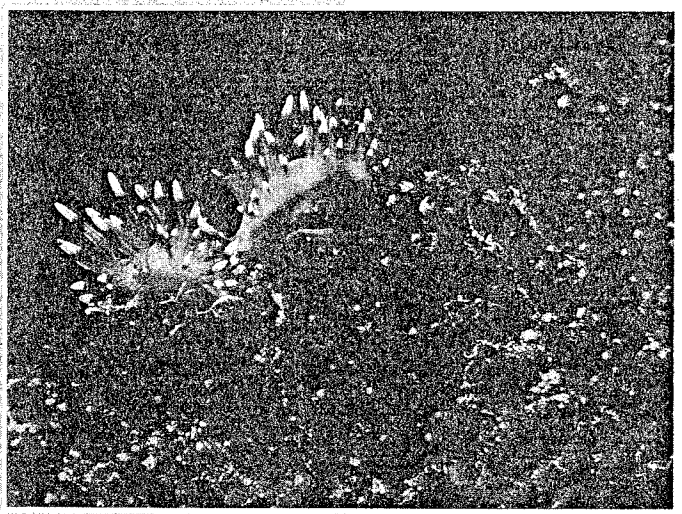
2 Classificação, Sistemática e Filogenia



Nossas classificações virão a ser, até onde elas puderem ser realizadas, genealogias.

Charles Darwin, *A Origem das Espécies*, 1859

E você vê que, toda vez que eu fiz mais uma divisão, acima vinham mais caixas baseadas nessas divisões, até que eu obtivesse uma enorme pirâmide de caixas. Finalmente você vê que, enquanto eu estava dividindo o ciclo em pedaços menores e menores, eu também estava construindo uma estrutura. Essa estrutura de conceitos é formalmente chamada uma hierarquia e, desde os tempos antigos, tem sido uma estrutura básica para todo o conhecimento ocidental.

Robert M. Pirsig, *Zen e a Arte da Manutenção de Motocicleta*, 1974

Este livro lida com o campo da **biologia comparada**, ou o que pode ser chamado de a ciência da diversidade da vida. Para entender a zoologia dos invertebrados, é necessário entender a biologia comparada, para a qual as tarefas são descrever as características e padrões de sistemas vivos e explicar esses padrões pelo método científico. Quando esses padrões resultaram de processos evolutivos, eles iluminam a história da vida na Terra. Biólogos têm empreendido estudos comparados de anatomia, morfologia, embriologia, fisiologia e comportamento durante mais de 150 anos. Muitos biólogos, particularmente sistematas, fazem isso com a intenção específica de recuperar a história da vida. Devido a não podermos observar essa história diretamente, temos que confiar na força do método científico para reconstruí-la ou inferi-la. Este capítulo provê uma visão geral desse processo. A biologia comparada, então, em sua tentativa para entender a diversidade do mundo vivo, lida com três elementos distintos: (1) descrições de organismos, particularmente em termos de semelhanças e diferenças em suas características; (2) a história filogenética dos organismos ao longo do tempo; (3) a história da distribuição dos organismos no espaço.

A área da sistemática biológica experimentou uma revolução em sua teoria e aplicação nos últimos 30 anos, especialmente com respeito à reconstrução filogenética. Alguns aspectos filosóficos e princípios operacionais desse excitante campo do saber são descritos neste capítulo. É essencial que os estudantes de biologia tenham uma boa compreensão de como são desenvolvidas as

classificações e inferidas as relações filogenéticas, e urgimos o leitor a que reflita cuidadosamente sobre as idéias apresentadas a seguir.

Classificação Biológica

O termo **classificação biológica** tem dois significados. Primeiro, significa o *processo* de classificar, o qual consiste em delimitar, ordenar e classificar organismos em grupos. Segundo, significa o *produto* desse processo, ou o próprio esquema classificatório. O mundo vivo tem uma estrutura objetiva que pode ser documentada empiricamente e pode ser descrita. Um objetivo da biologia é descobrir e descrever essa estrutura, e a classificação é uma maneira de se fazer isso. Realizar o processo de classificação biológica constitui uma das principais tarefas do sistemata (ou taxonomista).

A construção de uma classificação pode, a princípio, parecer direta; basicamente, o processo consiste em analisar padrões na distribuição dos caracteres entre os organismos. Com base em tais análises, espécimes são agrupados em **espécies**; espécies relacionadas são agrupadas em **gêneros**; gêneros relacionados são agrupados para formar as **famílias**; e assim sucessivamente. O processo de agrupamento cria um sistema de subordinação, ou de aninhamento, de **táxons** organizados de uma maneira **hierárquica** e que segue uma teoria básica. Se os táxons são agrupados corretamente, de acordo com seu grau de similaridade compartilhada, a hierarquia refletirá padrões de descendência evolutiva — a "descendência com modificação" de Darwin.

O conceito de similaridade é fundamental para taxonomia, o processo classificatório, e para a biologia comparada como um todo. **Similaridade**, avaliada com base nas características compartilhadas pelos organismos, é geralmente aceita por biólogos como sendo uma medida de relacionamento biológico (evolutivo) entre os táxons. O conceito de **relacionamento**, ou parentesco genealógico, também é fundamental para a sistemática e para a biologia evolutiva. Padrões de relacionamento são normalmente exibidos por biólogos em diagramas ramificados chamados **árvores** (por exemplo, árvores filogenéticas, genealógicas ou evolutivas). Uma vez construídas, tais árvores podem ser então convertidas em esquemas de classificação, os quais são um modo dinâmico de se representar nossa compreensão sobre a história da vida na Terra. Assim, árvores e classificações são, de fato, hipóteses da evolução da vida e da ordem natural que a evolução criou.

Classificações são necessárias por diversas razões, não apenas para catalogar eficientemente o enorme número de espécies de organismos na Terra. Mais de 1,7 milhão de espécies diferentes de procariotos e eucariotos já foram nomeadas e descritas. Apenas os insetos incluem quase um milhão de espécies nomeadas, e mais de 350.000 dessas são besouros! As classificações provêem um sistema detalhado para armazenamento e recuperação de nomes. Em segundo lugar, e mais importante para os biólogos evolutivos, as classificações servem a uma função descritiva. Essa função não só é servida pelas descrições que definem cada táxon, mas também, como ressaltado anteriormente, pelas hipóteses detalhadas de relações evolutivas entre os organismos que habitam a Terra. Em outras palavras, classificações são (ou deveriam ser) construídas a partir de relações evolutivas; quer dizer, dos padrões de ancestralidade e descendência descritos em árvores filogenéticas.

Assim, vemos que um esquema de classificação biológica é realmente um conjunto de hipóteses definido e sumariado por uma árvore filogenética. Assim, as classificações, como outras hipóteses e teorias em ciência, têm uma terceira função, a de predição. Quanto mais precisa e menos ambígua for a classificação, maior seu valor preditivo. Previsibilidade é outro modo de dizer testabilidade, e é a testabilidade que define o reino da ciência, em vez do reino da arte, da fé ou da retórica. Como outras teorias, classificações estão sempre sujeitas a refutação, refinamento e crescimento à medida que novos dados se tornem disponíveis. Esses novos dados podem ser na forma de espécies recentemente descobertas ou características dos organismos, novas ferramentas para a análise do caráter, ou novas idéias a respeito de como as características são avaliadas. Mudanças nas classificações refletem as mudanças em nossa visão e compreensão sobre o mundo natural.

Nomenclatura

Os nomes empregados nas classificações são governados por regras e recomendações que são análogas às regras de gramática, as quais governam o uso de um idioma. Os objetivos primários da **nomenclatura biológica** são a criação de classificações nas quais (1) qualquer tipo único de organismo tenha um e somente um nome correto e (2) que dois tipos de organismos nunca possuam o mesmo nome. A nomenclatura é uma ferramenta importante para os biólogos por facilitar a comunicação e a estabilidade.*

Antes da metade do século 18, os nomes de animais e plantas consistiam em uma a várias palavras ou, com freqüência, simplesmente uma frase descritiva. Em 1758 o grande naturalista sueco Carl von Linné (Carolus Linnaeus, na forma latinizada que ele preferia; em português é referido como Lineu) estabeleceu um sistema para nomear organismos que agora é denominado como **nomenclatura binomial**. O sistema de Lineu requer que todo organismo tenha um nome científico com duas partes – um **binômio**. As duas partes de um binômio são o nome ge-

*Geralmente evitamos usar nomes comuns, ou vernaculares, neste livro, simplesmente porque eles são freqüentemente inadequados. A maioria dos invertebrados não tem um nome específico comum, e os que têm tipicamente possuem mais de um nome. Por exemplo, várias dúzias de espécies diferentes são conhecidas como "lesmas". Toda sorte de criaturas é chamada de "aranhas", a maioria dos quais não são aranhas verdadeiras (Araneae) (por exemplo, "opiliões", "aranhas-do-mar", "caranguejos-aranha").

nérico, ou gênero, e o **epíteto específico**. Por exemplo, o nome científico para uma estrela-do-mar comum da costa pacífica dos Estados Unidos é *Pisaster giganteus*. Esses dois nomes, juntos, constituem o binômio; *Pisaster* é o nome genérico (gênero) do animal, e *giganteus* é seu epíteto específico. O epíteto específico nunca é usado sozinho, mas deve ser precedido pelo nome genérico, e o "nome da espécie" do animal é, assim, o binômio completo. O uso da primeira letra de um nome de gênero que precede um epíteto específico também é aceitável, desde que o nome tenha aparecido por extenso na página ou em um artigo curto (por exemplo, *P. giganteus*).

A versão do sistema de Lineu de 1758 é, de fato, a décima edição de seu famoso *Systema Naturae*, na qual foram listados todos os animais conhecidos por ele até aquele momento e incluídas diretrizes críticas para classificar os organismos. Lineu distinguiu e nomeou mais de 4.400 espécies de animais, inclusive *Homo sapiens*. O *Species Plantarum* de Lineu (no qual ele nomeou mais de 8.000 espécies) tinha feito o mesmo para as plantas em 1753. Lineu foi um dos primeiros naturalistas a enfatizar o uso das *semelhanças* entre as espécies ou entre outros táxons para construir uma classificação, em vez de usar as *diferenças* entre eles. Fazendo assim, embora de maneira desavisada, ele começou a classificar os organismos em virtude de suas relações genéticas e, conseqüentemente, evolutivas. Lineu produziu seu *Systema Naturae* 100 anos antes do aparecimento da teoria de evolução por meio da seleção natural, de Darwin e Wallace (1859), e portanto seu uso de semelhanças na classificação pressagiou a ênfase subseqüente dada pelos biólogos às relações evolutivas entre os táxons.

Os binômios são latinos (ou latinizados) devido ao costume seguido na Europa antes do século 18 de publicar documentos científicos em latim, o idioma universal de pessoas educadas daquele tempo. Durante várias décadas depois de Lineu, os nomes para os animais e plantas proliferaram e, freqüentemente, havia vários nomes para uma determinada espécie (nomes diferentes para o mesmo organismo são chamados **sinônimos**). O nome de uso comum era normalmente o mais descritivo ou, freqüentemente, era simplesmente aquele usado pela autoridade mais eminente da época. Além disso, alguns nomes genéricos e epítetos específicos eram compostos de mais de uma palavra cada. Essa falta de uniformidade nomenclatural conduziu, em 1842, à adoção de um código de regras formuladas sob os auspícios da British Association for the Advancement of Science (Associação Britânica para o Avanço da Ciência), chamado de código de Strickland. Em 1901, a então recentemente formada International Commission on Zoological Nomenclature (Comissão Internacional de Nomenclatura Zoológica) adotou uma versão revisada do código de Strickland, chamado **International Code of Zoological Nomenclature** (**I.C.Z.N.**, ou **Código Internacional de Nomenclatura Zoológica**, em português). Os botânicos tinham adotado um código semelhante para plantas em 1813, o Théorie Elémentaire de la Botanique (Teoria Elementar da Botânica), que se tornou em 1930 o International Code of Botanical Nomenclature (Código Internacional de Nomenclatura Botânica).

O I.C.Z.N. estabeleceu 1.º de janeiro de 1758 (o ano em que apareceu a décima edição do *Systema Naturae* de Lineu) como a data inicial para a nomenclatura zoológica moderna. Quaisquer nomes publicados no mesmo ano, ou em anos subseqüentes, são considerados como tendo aparecido depois do *Systema Naturae*. O I.C.Z.N. também mudou ligeiramente a descrição de nominação do sistema de Lineu, de uma nomenclatura binomial (nomes em duas partes) para uma **nomenclatura binominal** (nomes de dois nomes). Porém, ainda é comum ver a designação anterior em uso. Essa mudança sutil implica que o sistema deva ser verdadeiramente binário; quer dizer, nomes genéricos e específicos podem ser de apenas uma palavra cada. Embora o sistema seja binário, ele também aceita o uso de nomes de **subespécies**, criando então um **trinômio** (três nomes), dentro do qual está obrigatoriamente contido o binômio. Por exemplo, é sabido que a estrela-do-mar *Pisaster giganteus* tem uma forma distinta que ocorre na parte sul de sua área de distribuição, a qual é designada como a subespécie *Pisaster giganteus capitatus*.

Todos os códigos de nomenclatura biológica compartilham dos seis princípios básicos seguintes:

1. Códigos botânico e zoológico são independentes um do outro. É então permissível, embora não recomendável, que um gênero de planta e um gênero de animal possuam o mesmo nome (por exemplo, o nome *Cannabis* é usado para um gênero de planta e para um gênero de aves).
2. Um táxon pode possuir somente um nome correto.
3. Em nenhum caso dois gêneros dentro de um determinado código podem possuir o mesmo nome (i. é, nomes genéricos são únicos); e em nenhum caso duas espécies dentro de um gênero podem possuir o mesmo nome (i. é, binômios são únicos).
4. Nomes científicos são tratados como latinos, independente de sua origem lingüística, e, conseqüentemente, estão sujeitos às regras gramaticais do latim.
5. O nome correto ou válido de um táxon está baseado na prioridade da publicação (primeiro uso).
6. Para as categorias de superfamília nos animais e ordem nas plantas, e para todas as categorias abaixo dessas, os nomes de táxons devem estar baseados em espécimes-tipo, espécies-tipo ou gêneros-tipo.*

Quando a aplicação estrita do código resulta em confusão ou ambigüidade, os problemas são referidos à comis-

*Quando um biólogo primeiro nomeia e descreve uma espécie nova, ele ou ela toma um espécime típico, declara-o como um espécime-tipo e deposita-o em uma instituição depositória segura, como um grande museu de história natural. Se os pesquisadores posteriores sentirem-se inseguros se eles estão ou não trabalhando com a mesma espécie descrita pelo autor original, eles podem comparar seus materiais com o espécime-tipo. Embora substancialmente de menor valor, as designações de espécie-tipo ou "típica" para um gênero, ou um gênero-tipo para uma família, servem a propósitos algo semelhantes de se estabelecer uma espécie ou gênero "típicos" para os quais um gênero ou uma família estão baseados.

são apropriada para uma decisão "legal". As decisões da Comissão Internacional de Nomenclatura Zoológica são publicadas regularmente em seu periódico, o *Bulletin of Zoological Nomenclature*. Note que as comissões internacionais só regem sobre assuntos "legais" ou de nomenclatura, não sobre questões de interpretação científica ou biológica; essas questões posteriores são problemas dos sistematas.

As categorias hierárquicas reconhecidas pelo I.C.Z.N. são as seguintes:

Reino
Filo
Superclasse
Classe
Subclasse
Coorte
Superordem
Ordem
Subordem
Superfamília
Família
Subfamília
Tribo
Gênero
Subgênero
Espécie
Subespécie

Os nomes acima representam as **categorias**; o grupo animal real que é colocado em qualquer nível categórico particular constitui um **táxon**. Assim, o táxon Echinodermata é colocado no nível hierárquico que corresponde à categoria de filo — Echinodermata é o táxon; filo é a categoria. Todas as categorias (e táxons) acima do nível de espécie são chamadas **categorias superiores** (e táxons superiores), distintas das **categorias do grupo de espécie** (espécie e subespécie).

A estrela-do-mar comum do Pacífico, *Pisaster giganteus*, é classificada como se segue:

Categoria	Táxon
Filo	Echinodermata
Classe	Asteroidea
Ordem	Forcipulatida
Família	Asteriidae
Gênero	*Pisaster*
Espécie	*Pisaster giganteus* (Stimpson, 1857)

Note que o nome de uma pessoa segue o nome da espécie nessa classificação. Esse é o nome do **autor** da espécie — a pessoa que primeiro descreveu o organismo (*Pisaster giganteus*) e deu seu nome. Nesse caso particular, o nome do autor está entre parênteses, o que indica que essa espécie está agora colocada em um gênero diferente daquele em que foi originalmente colocada pelo Professor Stimpson. Na **literatura primária** (i. é, artigos publicados em periódicos científicos profissionais), os nomes dos autores normalmente seguem o primeiro uso do nome de uma espécie. Na **literatura secundária**, como livros de ensino e revistas populares de ciência, os nomes de autores raramente são usados.

Os nomes dados aos animais e plantas são normalmente descritivos de algum modo, ou talvez indicativos da área geográfica na qual a espécie ocorre. Outros são nomeados em honra de pessoas por uma razão ou outra. Ocasionalmente se encontram nomes atribuídos por puro capricho, ou até mesmo nomes que parecem ter sido formulados por razões aparentemente diabólicas.*

A **definição de espécie biológica** (ou **conceito genético de espécie**), como classificado por Ernst Mayr, define espécies como sendo grupos de populações naturais que se cruzam (ou potencialmente cruzariam) e que são reprodutivamente isolados de outros grupos. Obviamente, essa definição não acomoda as espécies não sexuadas. Conseqüentemente, G. G. Simpson e E. O. Wiley desenvolveram o **conceito evolutivo de espécie**, que considera que uma espécie é uma linhagem única de populações de an-

*Entre os muitos nomes inteligentes dados a animais estão *Agra vation* (corruptela do inglês *aggravation*, que em português significaria agravante; um besouro tropical que foi extremamente difícil para o Dr. Terry Erwin coletar) e *Lightiella serendipida* (um pequeno crustáceo; o nome genérico é em honra do famoso naturalista do Pacífico S. F. Light, 1886-1947, e o epíteto específico é baseado em "serendipidade", uma palavra cunhada por Walpole em alusão ao conto "Os Três Príncipes de Serendip" que, em suas viagens, sempre estavam descobrindo, por casualidade ou sagacidade, coisas que eles não buscavam – o termo descreve habilmente as circunstâncias da descoberta inicial dessa espécie). No século 19, o naturalista britânico W. E. Leach erigiu numerosos gêneros de crustáceos isopódes cujas ortografias são anagramas do nome Caroline. Exatamente quem era Caroline (e a natureza da relação dela com Professor Leach) é ainda assunto de debate, mas a teoria mais aceita é de que o nome se refere a Caroline de Brunswick, que estava à vista de todos naquele momento da história. É dito que Caroline foi maltratada por seu marido (o Príncipe Regente, posteriormente George IV), e que ela seria uma senhora de fidelidade questionável. Leach, de Devon, pode ter tomado o lado de Caroline, homenageando-a com uma longa série de nomes genéricos, incluindo *Cirolana, Lanocira, Rocinela, Nerocila, Anilocra, Conilera, Olincera* e outros. A alegre atitude de nomear organismos nem sempre aconteceu sem implicações freudianas, como os nomes existentes *Thetys vagina* (uma salpa pelágica grande, oca e tubular), *Succinea vaginacontorta* (um caracol hermafrodita cuja vagina é torcida como um saca-rolhas), *Phallus impudicus* (um cogumelo) e *Amanita phalloides* e *Amanita vaginata* (duas espécies de cogumelos altamente tóxicos sobre as quais existem numerosas cerimônias e lendas aborígines). O nome de uma ave européia (cujo nome em inglês é *hoopoe* e se pronuncia "hū'Pū"), *Upupa epops*, é eufonicamente coincidente ao seu canto de chamada. O peixe *Zappa confluentus* foi nomeado por um fã de Frank Zappa, e os Grateful Dead têm uma mosca nomeada em sua honra (*Dicrotendipes thanatogratus*, que significa "morte agradecida" em português). Há um bivalve nomeado *Abra cadabra*, um esquizômida *Draculoides bramstokeri* e uma vespa *Aha ha*. Até mesmo Lineu criou um nome curioso para uma ameba comum, *Chaos chaos*. E, em um ataque de capricho, o entomólogo G. W. Kirkaldy criou os gêneros *Polychisme* (corruptela de "*Polly kiss me*", que em português significa "Polly me beije"), *Peggichisme, Marichisme, Dolychisme* e *Florichisme*. Há gêneros de peixe nomeados para *Zeus, Satan, Zen, Batman* e *Sayonara*. Há gêneros de insetos nomeados *Cinderella, Aloha, Oops* e *Euphoria*. Alguns outros binômios inteligentes são *Leonardo davincii* (uma traça), *Phthiria relativitae* (uma mosca) e *Ba humbugi* (um caracol). Alguns biólogos colaboraram erigindo nomes para animais novos, e muitos binômios excedem o comprimento de 30 letras, incluindo entre esses o quetognato *Sagitta pseudoserratadentatoides* (31 letras) e o ouriço-do-mar comum do Pacífico Norte *Strongylocentrotus drobachiensis* (31 letras). Crustáceos anfípodes provavelmente ganham o prêmio principal na categoria de nomes longos, com *Siemienkiewicziechinogammarus siemienkiewitschii* (47 letras) e *Cancelloidokytodermogammarus* (*Loveninsuskytodermogammarus*) *loveni* (61 letras, incluindo o nome do subgênero).

cestral-descendente que mantêm sua identidade separada das outras linhagens e que têm suas próprias tendências evolutivas e destino histórico. Em realidade, evidentemente, os biólogos confiam fortemente em aspectos anatômicos e morfológicos dos organismos como substitutos em delinear essas visões conceituais de espécies. Quer dizer, concebemos espécies como entidades genéticas ou evolutivas, mas as reconhecemos primariamente por seus caracteres fenotípicos. Conseqüentemente, uma compreensão desses caracteres é de grande importância (veja abaixo).

Táxons superiores (categorias e táxons acima do nível de espécie) são grupos naturais de espécies (ou linhagens) escolhidos pelos biólogos para serem nomeados, no intuito de refletir nosso estado de conhecimento relacionado a suas relações evolutivas. Táxons superiores, se corretamente construídos, representam linhagens de ancestral-descendente que, como as espécies, têm uma origem, uma ancestralidade e descendência comum e, finalmente, uma morte (a extinção da linhagem); assim, eles também são unidades evolutivas com limites definíveis. Não há nenhuma regra para quantas espécies devem compor um gênero – apenas que esse gênero seja um grupo natural. Também não há regras sobre quantos gêneros constituem uma família, ou se um grupo qualquer de gêneros deva ser reconhecido como uma família, ou uma subfamília, ou uma ordem ou qualquer outro grau de categoria. O que importa é simplesmente que o grupo nomeado (o táxon) seja um grupo natural. Conseqüentemente, é incorreto assumir que as famílias de insetos são, de alguma maneira, evolutivamente comparáveis às famílias de moluscos, ou que as ordens de vermes sejam comparáveis às ordens de caranguejos. Tampouco há qualquer regra sobre o grau da categoria e a idade geológica ou evolutiva. Esses aspectos de táxons superiores são freqüentemente compreendidos de maneira incorreta. Interessantemente, isto posto, táxons no nível de família freqüentemente tendem a ser os agrupamentos taxonômicos mais estáveis, normalmente reconhecíveis até mesmo por leigos – pense, por exemplo, nos gatos (Felidae), cachorros (Canidae), abalones (Haliotidae), joaninhas (Coccinellidae), mosquitos (Culicidae), polvos (Octopodidae) ou caranguejos-da-costa (Grapsidae). Essa estabilidade parece ser um artefato da história da taxonomia mas, entretanto, torna as famílias de táxons convenientes para estudar e discutir. Porém, os biólogos erram quando comparam táxons superiores de mesmo nível entre filos, pressupondo que eles sejam, de alguma maneira, equivalentes.

Sistemática

A ciência da **sistemática** (ou **taxonomia**) é o mais antigo e abrangente entre todos os campos da biologia. O eminente biólogo George Gaylord Simpson referiu-se à sistemática como "o estudo dos tipos e diversidade da vida na Terra, e de quaisquer e todas as relações entre eles". O sistemata moderno é um historiador natural de primeira ordem. Seu treinamento é amplo, entremeando os campos da zoologia e botânica, genética, paleontologia, biogeografia, geologia, biologia histórica, ecologia e até mesmo etologia, química, filosofia, biologia celular e molecular. Ernst Mayr disse que o campo da sistemática pode ser pensado como um contínuo, desde a rotineira nominação e descrição de espécies, passando pela compilação de grandes compêndios e monografias faunísticos, até estudos mais sintéticos, como o ajuste dessas espécies em classificações que descrevem suas relações evolutivas, análises biogeográficas, estudo de biologia e genética de populações, e estudos evolutivo e de especiação. Mayr designou três estágios de estudo dentro desse contínuo, os quais ele chamou de alfa, beta e gama, correspondendo aos três níveis gerais de complexidade que ele percebia na sistemática. Quando um grupo de organismos é descoberto ou encontra-se em um estado de conhecimento pobre, o trabalho nesse grupo está necessariamente no nível alfa (por exemplo, a descrição de novas espécies). Só quando a maioria, ou pelo menos muitas, das espécies de um táxon são conhecidas é que o sistemata pode trabalhar nos níveis beta ou gama dentro daquele grupo (por exemplo, conduzir estudos evolutivos). Alguns biólogos preferem se referir a essas pessoas que trabalham no nível alfa como taxonomistas, reservando o termo "sistemata" para aqueles que se ocupam de estudos nos níveis beta ou gama. Embora essa possa ser uma maneira instrutiva para examinar o espectro de sistematas empenhados em um determinado grupo, é de fato uma simplificação total.* Em estudo sistemático, esses estágios se sobrepõem e se alternam entre eles de uma maneira bastante iterativa. Em suma, o papel da sistemática é documentar e entender a diversidade biológica da Terra, reconstruir a história dessa biodiversidade e desenvolver classificações naturais (evolutivas) de organismos vivos.

Os sistematas utilizam uma grande variedade de ferramentas para estudar as relações entre os táxons. Essas ferramentas não só incluem as técnicas tradicionais e altamente informativas de anatomia comparada e funcional, mas também os métodos de embriologia, serologia, fisiologia, imunologia, bioquímica, genética de populações e molecular e seqüenciamento de genes moleculares. Uma classificação convincente enraíza qualquer estudo de significado evolutivo, assim como uma avaliação completa para a enorme diversidade da vida. Sem a sistemática, a ciência da biologia abrasaria até travar ou, ainda pior, derivaria por entre feudos reducionistas isolados ou escolas deterministas sem um arcabouço conceitual ou de continuidade.

O campo da sistemática está experimentando atualmente uma bem-vinda revivescência de popularidade. Dentro da literatura mundial, há atualmente cerca de 200 periódicos científicos que publicam especificamente nos campos de sistemática e evolução, e cerca de outros 1.500 que cobrem o campo geral da história natural. Em 1991, cerca de

*Os europeus tendem a usar os termos "sistemática" e "biossistemática" para o campo como um todo, enquanto os norte-americanos freqüentemente tendem a usar mais "taxonomia". Neste texto, usamos os termos "taxonomia" e "sistemática" como intercambiáveis.

uma filogenia nova era publicada por dia; hoje o número provavelmente dobrou. Há pelo menos três causas para esse interesse rejuvenescido na biologia sistemática. A primeira é a consciência crescente de que foram treinados poucos sistematas durante os últimos 30 anos. Como os orientadores potenciais da geração prévia de sistematas se aposentam, poucos sistematas permanecem para continuar o trabalho em táxons importantes e nos problemas evolutivos. Hoje, para muitos grupos de organismos, simplesmente não há nenhum especialista trabalhando em qualquer lugar do mundo! Em segundo lugar está a descoberta recente de um grande número de compostos naturais importantes ocorrentes em animais e plantas, com propriedades anticâncer, antibiótica e outras. Aproximadamente 90% das prescrições médicas redigidas na América do Norte contêm combinações ativas primeiramente descobertas em organismos vivos. Muitas das plantas e animais mais "ativos" que os químicos estão descobrindo vêm de regiões pobremente conhecidas do mundo, como as florestas tropicais e recifes de coral, onde a maioria das espécies tem que ainda ser nomeada e descrita. Em terceiro lugar está o estado de deterioração rápida nos trópicos, nos quais se acredita que esteja abrigado aproximadamente 80% do total das espécies de plantas e animais da Terra. Essas regiões estão sendo destruídas por humanos a uma taxa de 50 milhões de acres por ano (uma área maior que o estado do Kansas, nos Estados Unidos). Estimativas de extinções antropogênicas nos trópicos, apenas para as espécies terrestres, atingem até 50% do total da fauna e flora mundiais antes do ano de 2050, se continuarem as tendências presentes de exploração humana. A extirpação de milhões de espécies de animais e plantas não é apenas um insulto ultrajante ao ambiente natural, mas também representa uma perda enorme de potenciais alimentícios, de drogas, de madeiras e de outras fontes de produto, e está danificando a biosfera global a ponto de reduzir a qualidade de vida para todas as criaturas, inclusive os seres humanos.

Conceitos e Condições Importantes

Um dos conceitos mais cruciais para nossa compreensão sobre a sistemática biológica e a teoria evolutiva em geral é o conceito de monofiletismo. Um **grupo monofilético** é um grupo de espécies que inclui a espécie ancestral e todos os seus descendentes — ou seja, um *grupo natural* (Fig. 2.1). Em outras palavras, um táxon monofilético é um grupo de espécies cujos membros estão relacionados uns aos outros por uma história de descendência (com modificação) única a partir de ancestral comum — uma linhagem evolutiva única.

Um grupo cujas espécies-membros são todas descendentes de um ancestral comum, mas que não contém *todas* as espécies descendentes desse ancestral, é chamado um **grupo parafilético**. O parafiletismo implica que, por alguma razão (por exemplo, falta de conhecimento, manipulação proposital da classificação), alguns membros de um grupo natural foram colocados em um grupo diferente. Como veremos adiante, existem muitos táxons parafiléticos dentro das classificações atuais para os animais, para consternação daqueles que preferem reconhecer somente táxons monofiléticos.

Um terceiro tipo possível de táxon é o **grupo polifilético** – um grupo que inclui espécies que surgiram de dois ou mais ancestrais imediatos diferentes. Tais táxons compostos foram estabelecidos principalmente devido ao conhecimento insuficiente relativo às espécies em questão.

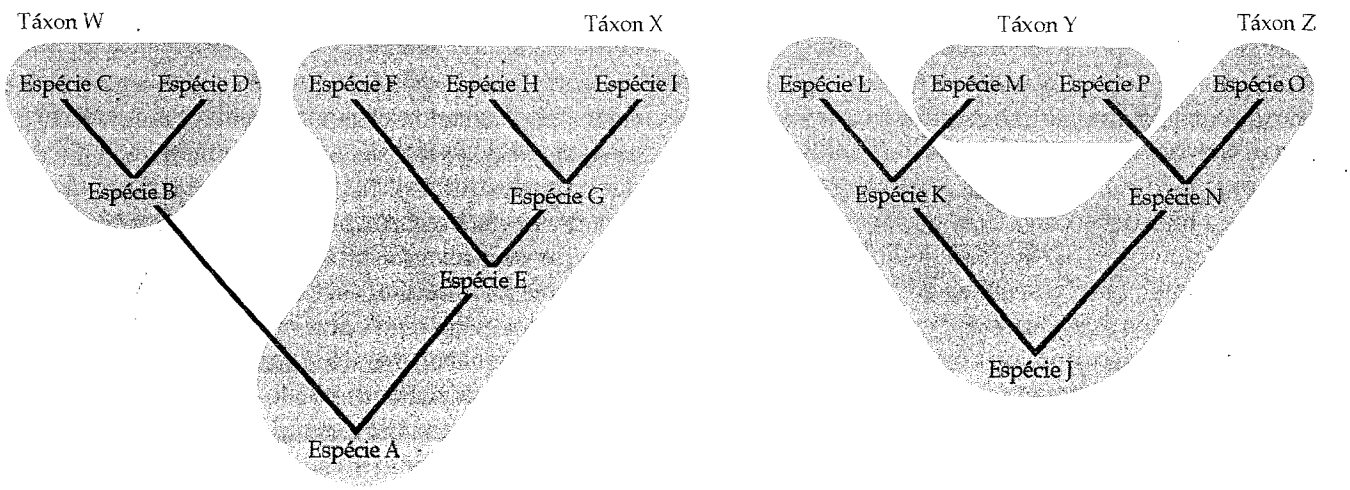


Fig. 2.1 Dois dendrogramas ilustrando três tipos de táxon. O táxon W, incluindo três espécies, é monofilético porque contém todos os descendentes (espécies C e D) de um ancestral comum exclusivo (espécie B) mais esse ancestral. O táxon X é parafilético porque inclui um ancestral (espécie A) mas somente *alguns* de seus descendentes (espécies E até I, deixando de fora as espécies B, C e D). O táxon Y é polifilético porque contém táxons que *não* são derivados de um ancestral comum exclusivo; as espécies M e P podem parecer muito semelhantes como resultado de convergência evolutiva ou paralelismo e, então, podem ter sido erroneamente colocadas juntas em um único táxon. O táxon Z é parafilético. Nesse caso, mais trabalhos com as espécies J até P poderiam finalmente revelar as relações corretas entre esses táxons, resultando em que a espécie M fosse classificada com as espécies K e L, e a espécie P, com as espécies N e O.

Um dos principais objetivos dos sistematas é descobrir tais táxons polifiléticos ou "artificiais" e, por meio de um estudo cuidadoso, reclassificar seus membros em táxons monofiléticos apropriados. Esses três tipos de táxons ou grupos de espécies são ilustrados diagramaticamente na Fig. 2.1.

Há muitos exemplos de táxons polifiléticos conhecidos, ou sobre os quais há suspeitas, na literatura zoológica. Por exemplo, o antigo filo Gephyrea continha o que hoje reconhecemos como três filos distintos — Sipuncula, Echiura e Priapula. Outro exemplo é o antigo grupo Radiata, que incluía todos os animais que possuem simetria radial (por exemplo, cnidários, ctenóforos e equinodermos). Outro exemplo ainda é o antigo "filo Protozoa", cujos membros são agora distribuídos entre muitos filos (veja Capítulo 5). Os Protozoa incluem nada mais que uma assembléia frouxa de eucariotos unicelulares e heterotróficos. Os táxons polifiléticos são normalmente estabelecidos porque as características ou caracteres utilizados para reconhecê-los e diagnosticá-los são o resultado de convergência evolutiva em linhagens diferentes, como será discutido adiante. A convergência apenas pode ser descoberta por meio de cuidadosos estudos embriológicos ou anatômicos comparados, algumas vezes requerendo os esforços de várias gerações de especialistas.

Os **caracteres** são os atributos, ou características, dos organismos ou grupos de organismos (táxons) em que os biólogos confiam para indicar o relacionamento com outros organismos semelhantes (ou outros táxons), além de distingui-los de outros grupos. Os caracteres são os produtos observáveis do genótipo, e podem ser qualquer coisa, desde as seqüências de aminoácidos dos genes até as expressões fenotípicas do genótipo. Um caráter pode ser geneticamente baseado em qualquer característica que os taxonomistas possam examinar e medir; ele pode ser uma característica morfológica, anatômica, do desenvolvimento ou molecular de um organismo, sua constituição cromossômica (cariótipo) ou a "impressão digital" bioquímica, ou até mesmo um atributo ecológico, fisiológico ou etológico (de comportamento). Durante os últimos 30-40 anos, foram desenvolvidas várias técnicas bioquímicas e moleculares para medir a semelhança entre os organismos; essas incluem hibridação de DNA, géis de eletroforese de proteínas e aminoácidos, índices imunológicos de semelhança e, recentemente, o seqüenciamento de nucleotídeos de genes. Todos esses tipos de "caráter" foram usados para criar árvores filogenéticas. Assim, uma variedade de tipos de dados está disponível para prover os caracteres aos sistematas, com os quais eles possam definir e comparar espécies e táxons superiores.

A base fundamental para a biologia comparada é o conceito de **homologia**. Caracteres que compartilham uma descendência a partir de um ancestral comum são chamados de **homólogos**. Em outras palavras, homólogos são caracteres que estão presentes em dois ou mais táxons, mas que filogenética e ontogeneticamente é possível descobrir que constituem o *mesmo* caráter no ancestral comum desses táxons (i. é, possuem bases genéticas e do desenvolvimento compartilhadas). Para comparar os caracteres entre organismos diferentes ou grupos de organismos, deve ser estabelecido que os caracteres que estão sendo comparados sejam homólogos. Nossa habilidade para normalmente reconhecer homólogos anatômicos depende da evidência embriológica ou do desenvolvimento e da posição relativa da estrutura anatômica em adultos (veja Capítulo 4).

A homologia é uma relação absoluta: caracteres são ou não são homólogos. A homologia não ocorre em graus. A homologia também é completamente independente da função. As funções das estruturas homólogas podem ser semelhantes ou diferentes, mas isso não tem nada a ver com a homologia subjacente das estruturas envolvidas. Os genes, como estruturas anatômicas, podem ser caracteres homólogos se eles forem derivados de um gene ancestral comum, seja por duplicação (que gera **genes parálogos**), seja como cópias simples que passaram por eventos de especiação (**genes ortólogos**). O processo de descendência evolutiva com modificação produziu um padrão hierárquico de homologias que pode ser traçado nas linhagens de organismos vivos. É esse padrão que usamos para reconstruir a história de vida.

Homologia é um conceito que é aplicável para as estruturas anatômicas, para os genes e para os processos do desenvolvimento. Porém, a homologia em um desses níveis não necessariamente indica homologia em outro. Os biólogos deveriam sempre ser claros no que concerne ao nível no qual eles estão inferindo homologia: genes, seus padrões de expressão, seus papéis no desenvolvimento ou as estruturas às quais eles originam. Recentemente, alguns pesquisadores interpretaram padrões semelhantes de expressão de genes reguladores como evidência de homologia entre suas estruturas. Esse é um engano porque ignora as histórias evolutivas dos genes e das estruturas nas quais eles são expressos. O fato é que as funções dos genes homólogos (ortólogos ou parálogos), assim como aquelas das estruturas homólogas, podem divergir umas das outras ao longo do tempo evolutivo. Semelhantemente, as funções dos genes não-homólogos podem convergir com o passar do tempo. Portanto, semelhantemente, a função não é um critério válido para a determinação de homologia de genes ou das estruturas. Por exemplo, o fenômeno de recrutamento do gene (cooptação) pode conduzir a situações nas quais genes ortólogos são verdadeiramente expressos em estruturas não-homólogas durante o desenvolvimento. A maioria dos genes reguladores tem vários papéis distintos durante o desenvolvimento, e genes homólogos podem ser recrutados independentemente para papéis superficialmente semelhantes. Um exemplo clássico é o gene regulador *Distal-less*, que é expresso na porção distal dos apêndices de muitos animais durante suas embriogenias (por exemplo, artrópodes, equinodermos, cordados). Embora os domínios da expressão do gene *Distal-less* pudessem refletir um papel homólogo especificando eixos próximo-distais nos apêndices, os próprios apêndices não são claramente homólogos.

Tentativas para relacionar dois táxons comparando-se caracteres não-homólogos resultarão em erros. Por exem-

plo, as mãos dos chimpanzés e humanos são caracteres homólogos porque elas têm a mesma origem evolutiva e desenvolvimento; as asas de morcegos e borboletas, embora semelhantes em alguns aspectos, não são caracteres homólogos porque elas têm origens completamente diferentes. O conceito de homologia não tem nada a ver, no sentido estrito, com a semelhança ou grau de semelhança. Algumas características homólogas parecem muito diferentes em táxons diferentes (por exemplo, as nadadeiras peitorais de baleias e os braços dos humanos; as asas anteriores dos besouros e das moscas). Novamente, o conceito de homologia está relacionado ao nível de análise no qual é considerado. As asas dos morcegos e aves são homólogas como membros anteriores dos tetrápodes, mas elas não são homólogas como "asas", porque as asas evoluíram independentemente nesses dois grupos (isto é, as asas dos morcegos e das aves não compartilham uma asa ancestral comum). Homologia é um conceito poderoso, mas sempre temos que nos lembrar que as homologias são, na realidade, hipóteses, passíveis de testes e possíveis refutações.

Pelo fenômeno de **evolução convergente**, estruturas aparentemente semelhantes podem evoluir em grupos de organismos completamente sem relação, de modos bastante diferentes. Por exemplo, os primeiros biólogos foram enganados pelas semelhanças superficiais entre o olho dos vertebrados e o olho dos cefalópodes, as conchas dos moluscos bivalves e dos braquiópodes e as peças bucais picadoras de hemípteros (Hemiptera) e de mosquitos (Diptera). Estruturas como essas, que parecem superficialmente semelhantes, mas que surgem independentemente e têm origens genéticas e filogenéticas separadas, são chamadas **caracteres convergentes**. A falha em reconhecer as convergências entre os grupos diferentes de organismos levou à criação de muitos táxons "não-naturais", ou polifiléticos, no passado.

A convergência é freqüentemente confundida com o **paralelismo**. Caracteres paralelos são características semelhantes que surgiram mais de uma vez em espécies diferentes dentro de uma linhagem, mas que compartilham bases genéticas e do desenvolvimento comuns.* A evolução paralela é o resultado de uma homologia "distante" ou subjacente; para a evolução paralela ocorrer, o potencial genético para certas características tem que persistir dentro de um grupo, permitindo assim à característica aparecer e reaparecer em vários táxons. O paralelismo geralmente é encontrado em caracteres de "redução" morfológica, como a redução no número de segmentos, espinhos, raios de nadadeira e assim por diante, em muitos tipos diferentes de animais. Também é comum entre os animais segmentados, anelídeos e artrópodes. Os fenômenos de convergência e paralelismo poderiam ser pensados como um tipo de "redundância evolutiva". Um terceiro fenômeno nessa categoria geral é a **reversão evolutiva**, em que uma característica reverte para uma condição prévia, ancestral. Juntos, esses três processos evolutivos (convergência, paralelismo e reversão) constituem um fenômeno conhecido como **homoplasia** — a recorrência da semelhança na evolução (Fig. 2.2). Como você pode adivinhar, para os sistematas, a homoplasia é tanto fascinante como irritante!

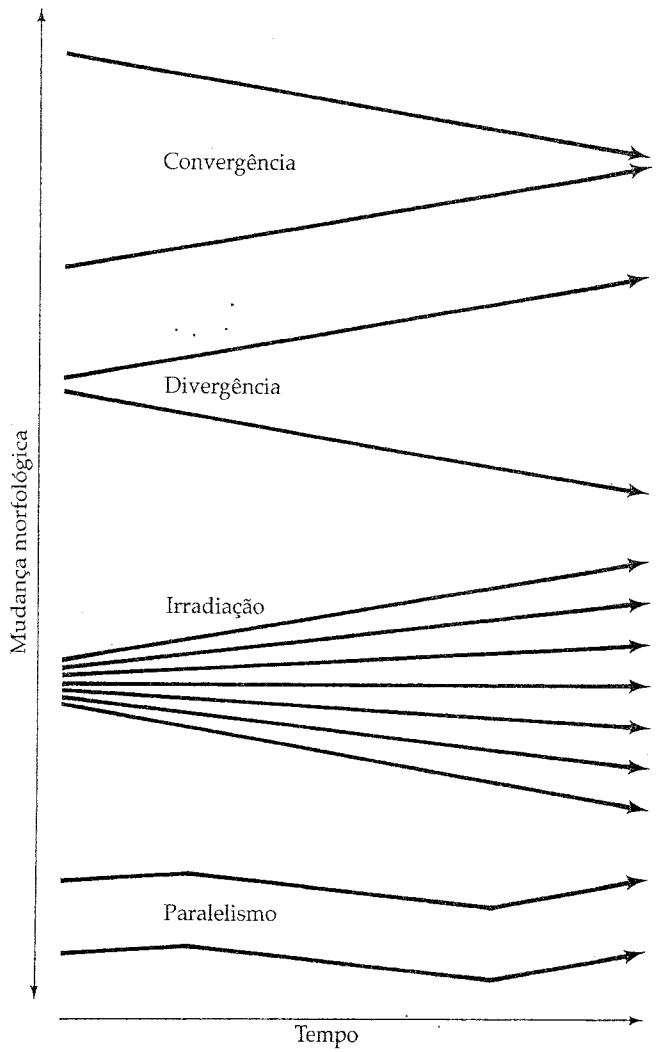


Fig. 2.2 Alguns padrões comuns de evolução exibidos por linhagens independentes. A convergência ocorre quando duas ou mais linhagens (ou caracteres) evoluem independentemente para um estado semelhante. A convergência geralmente se refere a táxons não relacionados (ou mesmo táxons distantemente relacionados) e aos caracteres que compartilham uma base genética comum (filogenética ou ontogenética). A divergência ocorre quando duas ou mais linhagens (ou caracteres) evoluem independentemente até se tornarem menos semelhantes. As irradiações são divergências múltiplas a partir de um ancestral comum que resulta em mais do que duas linhagens descendentes. A evolução paralela ocorre quando duas ou mais espécies (ou linhagens) mudam de maneira similar de tal modo que, a despeito de qualquer atividade evolutiva, elas permanecem semelhantes de algum modo, ou ficam mais semelhantes com o passar do tempo. O paralelismo geralmente se refere a táxons próximos relacionados, normalmente espécies, dentre as quais os caracteres ou estruturas em questão compartilham uma base genética comum.

*O paralelismo, nesse contexto, não é confundido com a evolução "em paralelo" das espécies (ou caracteres dentro das espécies), quer dizer, quando duas espécies (ou caracteres) mudam mais ou menos juntas com o passar do tempo. A coevolução hospedeiro-parasita é um exemplo de "evolução em paralelo".

Ao comparar caracteres homólogos entre as espécies, uma pessoa rapidamente observa que a variação na expressão de um caráter é a regra em lugar da exceção. As várias condições de um caráter homólogo são freqüentemente denominadas como seus **estados de caráter**.* Um caráter pode ter apenas dois estados contrastantes, ou pode ter vários estados diferentes em um mesmo táxon. **Espécies polimórficas** são aquelas que apresentam uma gama de variações fenotípicas ou genéticas como resultado da presença de numerosos estados de caracteres para a característica examinada. Um exemplo simples é a cor dos cabelos em seres humanos; preto, castanho, ruivo e loiro são todos estados do caráter "cor de cabelo". Não apenas os caracteres podem variar dentro de uma espécie, mas eles também têm tipicamente diversos estados entre os grupos de espécies dentro dos táxons superiores, como os padrões de pêlos do corpo entre os vários primatas ou os padrões de espinhos nas pernas dos crustáceos.

É importante compreender que um caráter é, realmente, uma hipótese — que dois atributos que pareçam diferentes em organismos diferentes são simplesmente estados alternativos da mesma característica (i. é, eles são homólogos). Note que as convergências não são homologias, enquanto os paralelismos e reversões representam uma homologia genética subjacente. Em outras palavras, alguns tipos de caracteres homoplásticos são homólogos e outros não. O reconhecimento e seleção dos caracteres apropriados são claramente de importância primária na sistemática biológica, e um cabedal já foi escrito sobre esse assunto. A sistemática é, em grande parte, uma procura pelos homólogos que definem as linhagens evolutivas naturais.

Outro conceito importante em sistemática e biologia comparada é o de dendrograma. Um **dendrograma** é um diagrama ramificado, ou uma árvore, que descreve as relações entre os grupos de organismos. Trata-se de um meio gráfico de expressar as relações entre as espécies ou entre os outros táxons. Supõe-se que a maioria dos dendrogramas represente relações evolutivas, com a base representando os ancestrais mais antigos (precoces) e os ramos mais apicais indicando divisões sucessivamente mais recentes de linhagens evolutivas. Mas os dendrogramas podem ser construídos com objetivos diferentes em mente. Os dendrogramas tradicionais preparados pelos biólogos foram chamados de **árvores evolutivas**, e eles objetivavam descrever uma variedade de idéias relativas à evolução dos organismos em questão. Tais árvores freqüentemente tinham (ou pelo menos implicavam) um componente de tempo como o eixo vertical e divergência genética ou morfológica como o eixo horizontal. Três exemplos de árvores evolutivas são mostrados na Fig. 2.3. Lembre-se de nossa discussão anterior, de que esquemas de classificação são derivados, no final das contas, de algum tipo de árvore. Vários tipos de dendrogramas são discutidos em maior detalhe nas páginas seguintes, e eles também aparecem ao longo de todo este livro para proporcionar ao leitor as teorias atuais na evolução de vários táxons dos invertebrados.

Quando examinamos dendrogramas e as classificações deles derivadas, é importante entender o conceito de grados e clados. Como mostrado na Fig. 2.4, um **clado** é um grupo ou ramo monofilético de uma árvore, o qual pode sofrer um pequeno ou alto grau de diversificação. Em outras palavras, um clado é um grupo de espécies relacionadas por descendência direta. Por outro lado, um **grado** é um grupo de espécies (ou táxons superiores) definido por meio de medidas um pouco mais abstratas. Na realidade, é um grupo definido por um nível particular de complexidade funcional ou morfológica. Assim, um grado pode ser polifilético, parafilético ou monofilético (no último, é também um clado). Um bom exemplo de grado é o grande grupo de táxons de gastrópodes que não possuem conchas. Porém, essas "lesmas" não constituem um clado, porque a perda de conchas ocorreu independentemente em várias linhagens diferentes; assim "lesmas" são um grupo polifilético. Um exemplo de um grado monofilético é o subfilo Vertebrata (animais com coluna vertebral).

Um último conceito importante para nossa compreensão da sistemática é sobre os estados de caracteres que são primitivos contra os que são derivados. **Estados primitivos de caráter** são atributos de espécies relativamente "antigos" e foram retidos de algum ancestral remoto; em outras palavras, eles estiveram em cena por muito tempo, geológica ou genealogicamente falando. Os estados de caráter desse tipo são freqüentemente chamados de **ancestrais**. Por outro lado, os **estados avançados de caráter** são atributos das espécies que têm uma origem relativamente recente — freqüentemente chamados estados **derivados** dos caracteres. *Dentro* do filo Chordata, por exemplo, a presença de pêlo, glândulas de leite e três ossos do ouvido médio são estados de caráter derivados, cujo aparecimento evolutivo marcou a origem dos mamíferos (distinguindo-se assim de todos os outros cordados). Dentro de um subconjunto de Mammalia, entretanto, como os primatas, essas mesmas características representam características ancestrais retidas, enquanto a posse de um dedo polegar oponível é uma característica derivada que define o grupo.

Deve ser claro do parágrafo anterior que as designações "primitivo" e "derivado" são relativas, e que qualquer estado de caráter ou atributo pode ser compreendido *tanto* como ancestral ou derivado, dependendo do nível da árvore filogenética ou da classificação que está sendo examinada. Dedos polegares oponíveis podem ser uma característica derivada que define os primatas dentro da linhagem dos mamíferos, mas não é um estado de caráter derivado *dentro* da própria linhagem dos primatas (todos os primatas têm polegares oponíveis). Assim, no gênero de primatas *Homo*, "dedos polegares oponíveis" é uma característica primitiva (ancestral), e certas características do sistema nervoso, que distinguem os humanos de outros grupos basais de macacos, seriam consideradas derivadas (como

*No uso prático, os termos "caráter" e "estado de caráter" são freqüentemente usados de maneira intercambiável ao comparar espécies. Essa prática pode ser um pouco confusa. Quando o termo "caráter" for usado em uma discussão de dois ou mais homólogos, está sendo tipicamente usado no mesmo sentido de "estado de caráter".

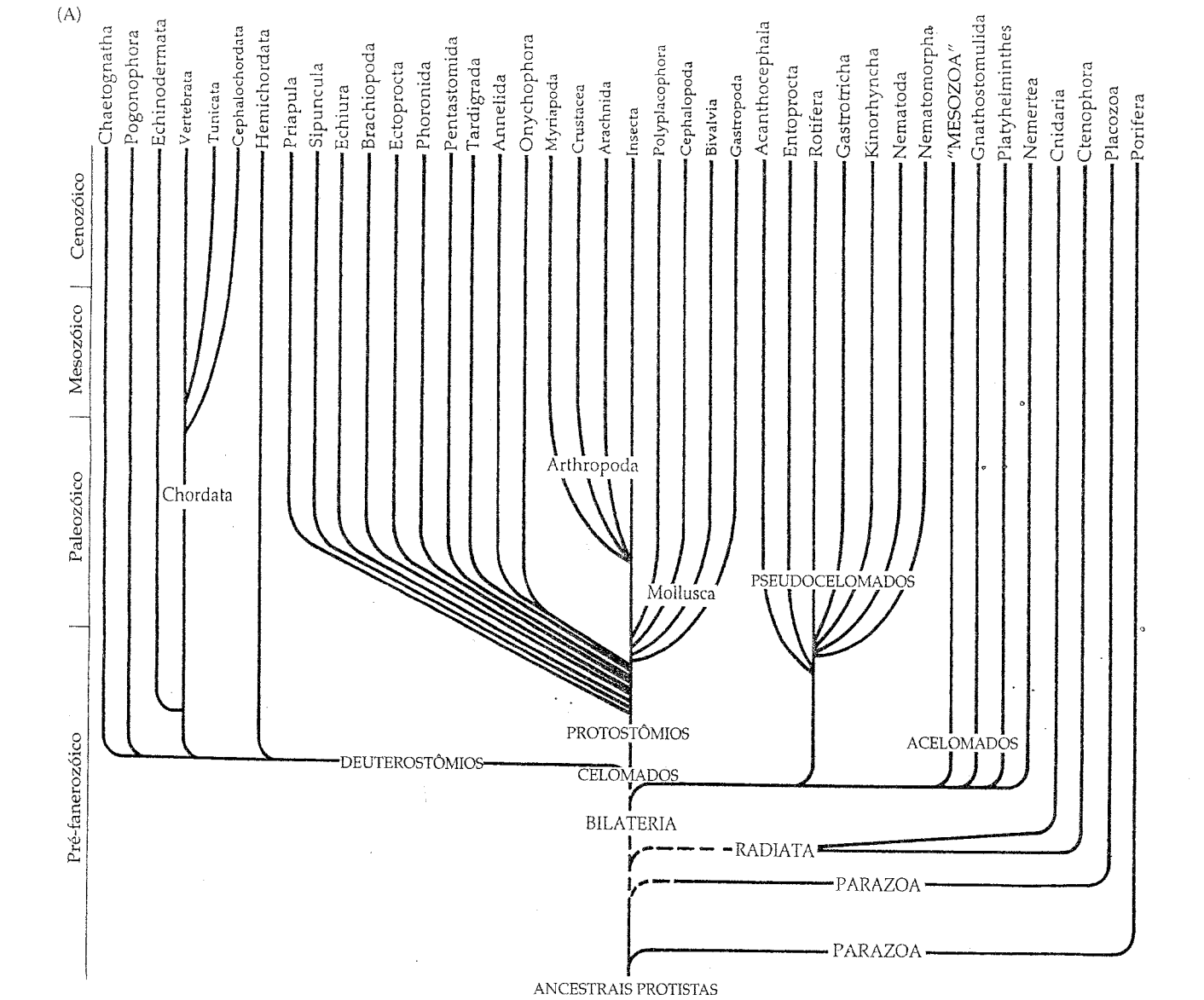


Fig. 2.3 Três tipos de árvores evolutivas tradicionais (*não* cladogramas) que representam a filogenia entre os Metazoa.

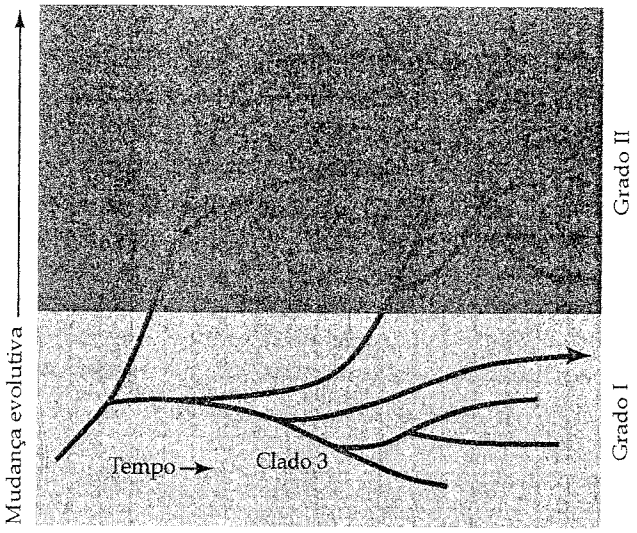


Fig. 2.4 Clados e grados. Os clados são ramos monofiléticos que podem sofrer vários graus de diversificação. Os grados são os grupos de animais classificados conjuntamente com base nos níveis de complexidade funcional ou morfológica. Os grados podem ser monofiléticos, parafiléticos ou polifiléticos. Nesta figura, o grado I é monofilético, abrangendo somente um único clado (clado 3); o grado II é polifilético devido ao nível associado de complexidade que foi alcançado independentemente pelas duas linhagens separadas, os clados 1 e 2.

o centro de Broca no cérebro humano). Assim, é conveniente definirmos mais precisamente os conceitos primitivo e derivado. A maneira menos ambígua para descrever e usar esses conceitos importantes é definir o local exato, na história de um grupo de organismos, em que um caráter sofre realmente uma transformação evolutiva de um estado para outro. Nesse ponto específico em uma árvore filogenética, em que uma transformação ocorreu, o novo estado de caráter (derivado) é denominado uma **apomorfia**, e o estado anterior (ancestral) é denominado uma **plesiomorfia**. O uso desses termos implica um posicionamento filogenético preciso do caráter em questão, e esse posicionamento constitui uma hipótese filogenética testável dentro e fora de si mesma.

Construindo Filogenias e Classificações

Do que você leu até agora neste capítulo, deveria ser evidente que os biólogos comparados, particularmente os sistematas, gastam uma boa parte de seu tempo buscando identificar e definir de maneira não ambígua duas entidades naturais, caracteres homólogos e grupos monofiléticos. Os biólogos podem apresentar suas idéias sobre esses assuntos de relações filogenéticas na forma de árvores, classificações ou discussões narrativas (cenários evolutivos). Em todos os três contextos, essas apresentações representam conjuntos de hipóteses evolutivas — hipóteses de ancestralidade comum (ou relações ancestral-descendente).

A maneira menos ambígua (e a mais testável) para apresentar hipóteses evolutivas é na forma de um dendrograma, ou uma árvore ramificada. Embora os esquemas de classificação sejam derivados, em última instância, de tais dendrogramas, eles nem sempre refletem precisamente o arranjo de grupos naturais na árvore. Discrepâncias entre as árvores filogenéticas e as classificações delas derivadas geralmente ocorrem quando os biólogos propositadamente optam por estabelecer ou reconhecer táxons parafiléticos. Embora a maioria dos sistematas defenda que apenas os táxons monofiléticos sejam reconhecidos em uma classificação formal, alguns táxons parafiléticos parecem persistir, por não outra razão além da tradição. Por exemplo, o grupo há muito reconhecido Reptilia é certamente parafilético, uma vez que exclui do grupo uma das linhagens mais distinguíveis, as aves. Como veremos no Capítulo 13, as classes Polychaeta e Oligochaeta provavelmente também são grupos parafiléticos. A questão de como lidar com tais táxons parafiléticos bem conhecidos e que há muito tempo são usados ainda está sendo debatida. Uma maneira de fazer isso poderia ser indicar sua condição parafilética por meio de um código no esquema de classificação (por exemplo, algum tipo de anotação ao lado do nome). Esse código informaria os leitores que, para ver as relações filogenéticas precisas de tais táxons, eles teriam que olhar a árvore filogenética. É evidente que o outro modo para lidar com tais táxons seria eliminá-los completamente, o que, em alguns casos (por exemplo, os Polychaeta), poderia demandar grandes revisões classificatórias.

A maioria dos pesquisadores atuais usa um método conhecido como **sistemática filogenética**, ou **cladística**, ao interpretar os dendrogramas biológicos e suas classificações resultantes. A sistemática filogenética teve sua origem em 1950, em um livro escrito pelo biólogo alemão Willi Hennig; a tradução inglesa (com revisões) apareceu em 1966. Sua popularidade cresceu continuamente desde aquele tempo. Ao longo dos anos, a cladística evoluiu bem além do arcabouço originalmente proposto por Hennig. Sua metodologia detalhada foi formalizada e ampliada, e provavelmente continuará a ser elaborada ainda durante algum tempo (para boas discussões sobre a sistemática cladística, ver Nelson e Platnick, 1981; Eldredge e Cracraft, 1980, e Wiley, 1981). A meta da sistemática filogenética é produzir hipóteses explícitas e testáveis acerca das relações genealógicas entre grupos monofiléticos de organismos. Como uma metodologia sistemática, a cladística é completamente baseada na *descendência comum mais recente* (i. é, genealogia). Os dendrogramas usados pelos sistematas filogenéticos são chamados **cladogramas**, e eles são construídos para descrever apenas a genealogia, ou as relações ancestral-descendente. O termo **cladogênese** refere-se a uma divisão; no caso da biologia, isso significa a divisão de uma espécie (ou uma linhagem) em duas ou mais espécies (ou linhagens). É esse processo de divisão que produz as relações genealógicas (ancestral-descendente).

A sistemática filogenética confia fortemente no conceito de estados de caracteres ancestrais contra os derivados, como discutido anteriormente. Eles identificam essas homologias no sentido estrito, como plesiomorfias e

apomorfias. Uma apomorfia restrita a uma única espécie é chamada de **autapomorfia**, enquanto um estado de caráter apomórfico compartilhado entre duas ou mais espécies (ou outros táxons) é chamado de **sinapomorfia**. A identificação das sinapomorfias (também conhecidas como caracteres derivados compartilhados, ou novidades evolutivas) é o meio mais poderoso para reconhecer fortes relações evolutivas (genealógicas) por parte do sistemata filogenético. Devido às sinapomorfias serem estados de caracteres homólogos herdados de um ancestral comum imediato, todos os estados de caracteres homólogos podem ser considerados sinapomorfias em um (mas somente um) nível da relação filogenética e, portanto, eles constituem **simplesiomorfias** para todos os níveis taxonômicos mais baixos. Como notado anteriormente, pêlos, glândulas de leite e assim sucessivamente são sinapomorfias que definem exclusivamente o aparecimento dos mamíferos dentro dos vertebrados, mas esses estados de caracteres são simplesiomorfias *dentro* do grupo Mammalia. Pernas articuladas é uma sinapomorfia dos Arthropoda, mas *dentro* dos artrópodes as pernas articuladas são uma simplesiomorfia. A pedra angular da sistemática filogenética é o reconhecimento de que todos os homólogos definem grupos monofiléticos *em algum nível*. O desafio é, evidentemente, reconhecer o nível ao qual cada estado de caráter é uma sinapomorfia única. De maneira geral, sinapomorfias são características estruturais ou genéticas. Porém, em um sentido mais amplo e no contexto da definição de espécie biológica, o isolamento reprodutivo pode ser interpretado como uma sinapomorfia para uma determinada espécie. Assim, o isolamento reprodutivo incompleto (hibridação com sucesso) poderia ser visto como uma simplesiomorfia compartilhada entre as espécies envolvidas.

Numerosos métodos e critérios foram usados para determinar qual é a forma apomórfica e qual é a forma plesiomórfica entre dois estados de caráter — um processo chamado de **análise da polaridade do estado de caráter**. Nenhum método é à prova de falhas, mas alguns podem ser melhores que outros sob circunstâncias específicas. Apenas três métodos parecem ter uma base evolutiva forte *e* prover um meio razoavelmente poderoso para reconhecer o lugar relativo da origem de uma sinapomorfia em uma árvore: análise por grupo externo (busca pistas sobre os estados ancestrais dos caracteres em grupos supostamente mais primitivos que o grupo de estudo), estudos de desenvolvimento (análise ontogenética, ou buscar pistas sobre os estados de caráter ancestrais na embriogenia do grupo de estudo) e estudos do registro fóssil. A análise por grupo externo identifica os estados dos caracteres em questão em táxons que são proximamente relacionados ao grupo de estudo, mas não fazem parte do mesmo. Análises ontogenéticas identificam as mudanças de caráter que ocorrem durante o desenvolvimento de uma espécie (veja a discussão de ontogenia e filogenia no Capítulo 4). E o uso dos fósseis e as técnicas estratigráficas e datações associadas provêem informação histórica direta. Porém, o registro fóssil é bastante incompleto, e tais dados fragmentados podem ser incorretos. Essas técnicas de análise de polaridade não são discutidas em detalhes aqui; para aqueles com um maior interesse em sistemática, evolução e biologia comparada, referimos as leituras listadas ao final deste capítulo.

Uma análise cladística freqüentemente compreende quatro passos: (1) identificação de caracteres homólogos entre os organismos estudados, (2) avaliação do sentido da mudança de um caráter ou evolução do caráter (análise da polaridade dos estados de caráter), (3) construção de um cladograma de táxons que possuem os caracteres analisados e (4) teste do cladograma com novos dados (novos táxons, novos caracteres, novas interpretações sobre os caracteres, etc.). Os cladogramas descrevem apenas um tipo de evento: a origem ou seqüência de aparecimentos de um estado de caráter derivado exclusivo (sinapomorfia). Conseqüentemente, os cladogramas podem ser pensados, no sentido mais fundamental, como padrões de sinapomorfia mais inclusivos (aninhados). Porém, os biólogos definem e categorizam os táxons pelos estados de caracteres que eles possuem. Assim, em um sentido mais amplo, a ramificação seqüencial de conjuntos aninhados de novidades evolutivas (sinapomorfias) em um cladograma cria a "árvore da família" — *um padrão evolutivo de hipóteses de linhagens monofiléticas*.

Os sistematas filogenéticos adotaram o **princípio da parcimônia lógica*** e, portanto, geralmente preferem as

*Parcimônia é um método de lógica no qual se busca a economia de argumentações. O princípio da parcimônia, também conhecido como a navalha de Ockham, tem forte apoio na ciência. William de Ockham (Occam), um filósofo inglês do século 14, estabeleceu o princípio como "a pluralidade não deve ser assumida sem que haja necessidade". Releituras modernas seriam "Uma explicação dos fatos não deve ser nada mais complicado que o necessário" ou "Entre hipóteses concorrentes, favoreça a mais simples". Os cientistas em todas as disciplinas seguem essa regra diariamente, e ela pode ser vista como uma conseqüência de princípios mais profundos, os quais são apoiados por inferências estatísticas. Assim, as soluções parcimoniosas ou hipóteses são aquelas que explicam os dados do modo mais simples. Os biólogos evolutivos confiam no princípio da parcimônia lógica pela mesma razão que as outras disciplinas científicas: ao adotá-la, presume-se o menor número de suposições *ad hoc* e se produzem as hipóteses mais testáveis (i. é, as mais facilmente falseáveis). Se o apoio das evidências favorecer apenas uma hipótese, teríamos pouca necessidade de usar a parcimônia como um método. A razão pela qual dependemos da parcimônia em ciência é que, virtualmente, sempre há mais de uma hipótese que pode explicar os nossos dados. Considerações de parcimônia vêm à baila mais fortemente quando uma escolha deve ser feita entre hipóteses igualmente suportadas.

Em reconstruções filogenéticas, um determinado conjunto de dados pode ser explicado por um grande número de árvores possíveis. Um conjunto com dados de três táxons têm três árvores dicotômicas (todas as linhas se dividem em apenas dois ramos) possíveis para explicá-los. Um conjunto com dados de quatro táxons têm 15 árvores bifurcadas possíveis, um conjunto com dados de cinco táxons têm 105 árvores possíveis, e assim por diante. Assim, somente a evidência não necessariamente torna menor a classe de hipóteses admissíveis, e algum critério além das evidências (parcimônia) é requerido. A vantagem de se escolher a árvore mais curta (i. é, mais parcimoniosa) dentre um universo de possíveis árvores está em sua simplicidade, ou possibilidade de teste. A propósito, William de Ockham também negou a existência de universalidades, exceto nas mentes de humanos e no idioma. Essa noção resultou-lhe numa acusação de heresia por parte da Igreja, depois da qual ele fugiu para Roma e, lá, morreu da peste negra.

árvores que contêm o menor número de transformações evolutivas (mudanças de estados de caracteres). Tipicamente essa também será a árvore com menos redundância evolutiva (= homoplasia). Embora a parcimônia seja atualmente o único método de análise utilizado para análises de dados não-moleculares, o uso de dados de seqüências de genes gerou uma nova família de métodos baseados em modelos, os quais incorporam hipóteses de evolução dos nucleotídeos. Nesses métodos (i. é, máxima verossimilhança e métodos de distância), as seqüências de nucleotídeos de DNA de organismos do grupo de estudo são analisadas dentro de um arcabouço de suposições baseado em como acreditamos que os nucleotídeos operam e mudam com o passar do tempo.

A construção de um cladograma pode ser um processo demorado. O número de cladogramas matematicamente possíveis para umas poucas espécies é enorme — para três táxons há somente quatro cladogramas possíveis, mas para 10 táxons há aproximadamente 280 milhões de cladogramas possíveis, 34 milhões dos quais completamente dicotômicos. É desnecessário dizer que uma análise completa de uma família com várias dúzias de espécies e a determinação da árvore mais parcimoniosa não é possível sem a ajuda de um computador. Algoritmos para construção de cladogramas assistidos por computador começaram a aparecer no final da década de 1970. Esses programas geram cladogramas agrupando os táxons com base em conjuntos aninhados de sinapomorfias. Há vários programas bons disponíveis para análises filogenéticas. Os cladogramas neste texto foram gerados com o programa PAUP (Swofford, 2001).

Identificando-se os pontos precisos nos quais as sinapomorfias ocorrem, cladogramas não-ambíguos definem linhagens monofiléticas. Conseqüentemente, cladogramas são chamados de **hipóteses filogenéticas explícitas**. Sendo explícitos, eles podem ser testados (e potencialmente falseados) por qualquer um. As sinapomorfias são marcadores que identificam lugares específicos da árvore onde novos táxons monofiléticos surgem. Para os sistematas filogenéticos, uma filogenia consiste em um padrão de ramificação genealógica expresso como um cladograma. Cada divisão ou dicotomia produz um novo par de táxons derivados chamados de **táxons-irmãos** ou **grupos-irmãos** (por exemplo, espécies-irmãs). Grupos-irmãos sempre compartilham um ancestral comum imediato. Na Fig. 2.5, o conjunto W é o grupo-irmão do conjunto X; o conjunto W + X é o grupo-irmão do conjunto Y; e o conjunto W + X + Y é o grupo-irmão do conjunto Z. Esse padrão de conjuntos aninhados das relações hierárquicas resulta do fato de que a cladogênese é um processo histórico.

Como todas as hipóteses científicas, as análises cladísticas e seus cladogramas resultantes são testados pela descoberta de novos dados. Conforme novos caracteres ou novas espécies são identificados e seus estados de caráter elucidados, novas matrizes de dados são desenvolvidas e novas análises são empreendidas. Cladogramas também são testados quando seus caracteres são reavaliados, o que pode conduzir mudanças nas interpretações sobre os estados de caráter (= homólogos). Os cladogramas também podem ser testados com tipos diferentes de dados (por exemplo, hoje estão sendo usadas filogenias moleculares para testar gerações anteriores de filogenias baseadas em dados anatômicos, morfológicos e embriológicos). Hipóteses (ramos da árvore) que constantemente resistem à refutação são ditas altamente corroboradas. Por exemplo, o clado chamado Arthropoda foi examinado em várias análises cladísticas que utilizaram uma grande variedade de dados, e foi consistentemente demonstrado que ele constituía um grupo monofilético (i. é, é uma hipótese filogenética altamente corroborada).

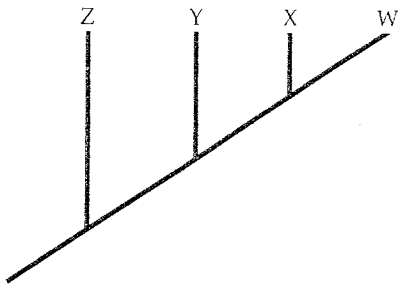
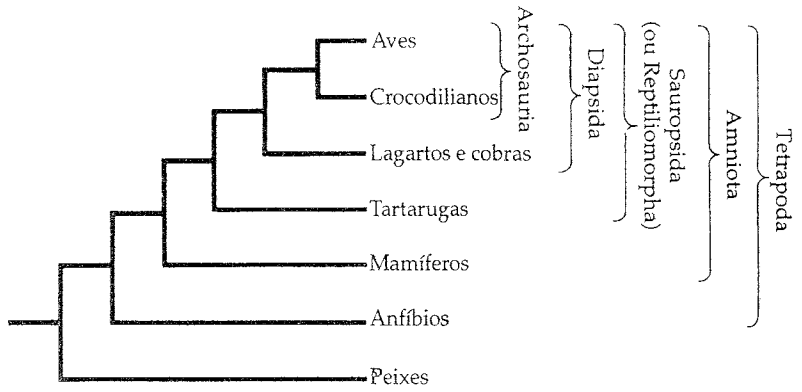


Fig. 2.5 Um cladograma de quatro táxons, ilustrando o conceito de grupos-irmãos. O táxon W é o grupo-irmão do táxon X; o táxon W + X é o grupo-irmão do táxon Y; o táxon W + X + Y é o grupo-irmão do táxon Z.

O passo final em uma análise cladística pode ser a conversão do cladograma em um esquema de classificação. Os sistematas filogenéticos estritos se esforçam para converter *diretamente* seus cladogramas em classificações com base na seqüência de ramificações encontrada. Eles usam, para a construção da classificação, apenas o tanto de informação contido no cladograma. Assim, os sistematas filogenéticos constroem classificações fundamentadas somente na genealogia. Sistematas filogenéticos não dão qualquer consideração taxonômica ao *grau de diferença* entre os táxons (i. é, o número e tipo de caracteres usados para separar os táxons), às taxas diferenciais de mudança nos vários grupos, ou aos eventos evolutivos diferentes daqueles relacionados à origem de novas apomorfias.

A Fig. 2.6 mostra um cladograma que tanto sistematas filogenéticos quanto taxonomistas tradicionais acreditam que represente a filogenia dos vertebrados. Porém, esses dois grupos de sistematas derivaram três esquemas de classificação diferentes para esse cladograma, incorporando arranjos hierárquicos diferentes dos táxons do mesmo. A diferença deve-se totalmente ao fato de que a visão do filogeneticista (ou "cladista") considera somente a seqüência de ramificação, enquanto a visão do sistemata tradicional considera o grau global de diferenças entre os táxons. Fazendo isso, os taxonomistas tradicionais estão dispostos a aceitar táxons parafiléticos.

Como mostrado em um cladograma, o produto da cladogênese (ou a divisão de um táxon) são duas (ou mais) novas linhagens que constituem grupos-irmãos. Outra maneira de deixar isso claro é dizer que os dois subconjuntos de qualquer conjunto definidos por uma sinapomor-



Esquema de classificação A

Filo Chordata
Subfilo Vertebrata
Classe Pisces (peixes)
Classe Amphibia (anfíbios)
Classe Reptilia (tartarugas, crocodilianos, cobras, lagartos)
Classe Aves (aves)
Classe Mammalia (mamíferos)

Esquema de classificação B

Filo Chordata
Vertebrata
Tetrapoda
Lissamphibia (anfíbios)
Amniota
Mammalia (mamíferos)
Sauropsida (Reptilomorpha)
Anapsida (tartarugas)
Diapsida
Lepidosaura (cobras, lagartos)
Archosauria
Crocodilia (crocodilianos)
Aves (aves)

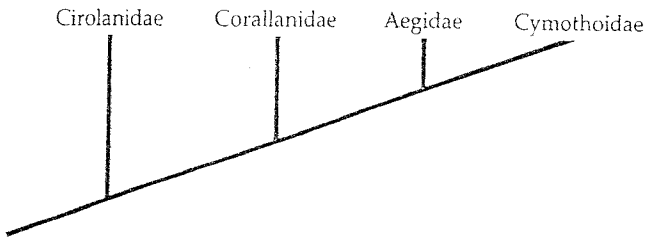
Esquema de classificação C

Filo Chordata
Subfilo Pisces
Classe Pisces
Classe Amphibia
Classe Mammalia
Classe Anapsida (tartarugas)
Classe Lepidosaura (cobras, lagartos
Classe Crocodilia (crocodilianos)
Classe Aves (aves)

Fig. 2.6 Algumas vezes a genealogia e a similaridade/dissimilaridade morfológica global podem conduzir a conclusões contraditórias sobre a classificação. O conflito entre os sistematas filogenéticos (para quem a genealogia tem prioridade) e os sistematas tradicionais (que enfatizam a similaridade/dissimilaridade global) é exemplificado no caso das aves e répteis. O cladograma nesta figura descreve a visão geralmente aceita das relações filogenéticas entre os grupos principais de vertebrados viventes. O esquema de classificação A representa uma classificação tradicional dos vertebrados, na qual os crocodilianos são classificados com os lagartos, as cobras e as tartarugas no táxon Reptilia, enquanto as aves são retidas como um táxon à parte, Aves. Os sistematas tradicionais, em seu desejo para expressar os padrões de ramificação e os graus de similaridade/dissimilaridade global em suas classificações, estão dispostos a aceitar táxons parafiléticos (como, por exemplo, Reptilia) para distinguir formalmente o que eles vêem como grupos "semelhantes" de vertebrados (de fato grados, não clados). Os esquemas B e C são classificações sistemáticas filogenéticas. O esquema de classificação B reflete estritamente o padrão de ramificação do cladograma; dessa forma, os répteis estão quebrados em táxons separados como um reconhecimento de suas relações genealógicas, e as aves e crocodilianos são classificados conjuntamente como um grupo-irmão separado dos outros répteis (chamados de Archosauria neste esquema). O esquema de classificação C também espelha estritamente a árvore, mas adota a convenção filogenética por seqüenciação. Nos esquemas B e C, todos os táxons são monofiléticos. Note que o esquema C requer quatro nomes taxonômicos a menos que o esquema B.

fia constituem-se em grupos-irmãos. Um bom exemplo do conceito de grupo-irmão pode ser visto em uma série de quatro famílias de crustáceos de isópodes marinhos (Fig. 2.7). Essas quatro famílias mostram uma tendência evolutiva desde vida livre (os Cirolanidae) até estilos de vida parasitários (os Cymothoidae). Os Cymothoidae (uma família de isópodes constituída por parasitas obrigatórios de peixes) são o grupo-irmão dos Aegidae (uma família de parasitas temporários de peixes); juntos eles constituem o grupo-irmão dos Corallanidae (micropredadores de peixes); e todos os três constituem o grupo-irmão dos Cirolanidae (carnívoros predadores e comedores de carniça). Cada um desses grupos-irmãos aninhados compartilha uma ou mais sinapomorfias exclusivas que os definem. Na Fig. 2.7, as sinapomorfias que definem o grupo-irmão Cirolanidae + Corallanidae + Aegidae + Cymothoidae se tornam simplesiomorfias em partes mais altas do cladograma (i. é, para cada uma das famílias separadas). Grupos-irmãos são, por definição, monofiléticos.

Como ilustrado na Fig. 2.6 (esquema de classificação B), alguns sistematas filogenéticos tomam a frente em sugerir que, para toda linhagem figurada em uma árvore, deva-se designar um nome formal e um grau de categoria taxonômica, e que cada membro do par de um grupo-irmão deva ter o *mesmo* grau de categoria taxonômica. Um momento de reflexão revela que, dando nomes a todos os pontos de ramificação de um cladograma, resultaria em uma proliferação enorme e inaceitável de nomes e graus de categorias taxonômicas. Outros sistematas filogenéticos propuseram um método para evitar tal proliferação de nomes, chamado de **convenção filogenética por seqüenciação**. Quando essa convenção é usada, táxons em seqüências *lineares* podem ter, todos, a mesma designação de categoria taxonômica (por exemplo, eles podem ser todos classifica-



Esquema de classificação A

Família Aegidae
Família Cirolanidae
Família Corallanidae
Família Cymothoidae

Esquema de classificação B

Família Cirolanidae
Família Corallanidae
Subfamília Corallaninae
Subfamília Aeginae
Tribo Aegini
Tribo Cymothoini

Esquema de classificação C

Família Cirolanidae
Família Corallanidae
Família Aegidae
Família Cymothoidae

Fig. 2.7 Um dendrograma de quatro grupos proximamente relacionados de crustáceos isópodes (parentes da barata-da-praia e do tatuzinho-de-jardim; veja Capítulo 16). O dendrograma pode ser compreendido como um cladograma ou como uma árvore tradicional. Neste exemplo em particular, os quatro táxons listados constituem uma série evolutiva "interessante", desde os Cirolanidae de vida livre, carnívoros e micropredadores, passando pelos parasitas temporários de peixes (os Corallanidae e os Aegidae) até os parasitas obrigatórios de peixes (os Cymothoidae). O esquema de classificação A descreve uma classificação desenvolvida por sistematas tradicionais e atualmente em uso. Os táxons podem ser listados na classificação em qualquer ordem (aqui, alfabeticamente), assim, a ordem de listagem não necessariamente reflete seu arranjo na árvore. O esquema B compreende a árvore como um cladograma, organizando os táxons dentro em uma *classificação subordinada (hierárquica)* e descrevendo precisamente a disposição do cladograma. O esquema C também compreende o dendrograma como um cladograma e utiliza a convenção filogenética por seqüenciação para organizar os táxons na ordem seqüencial exata em que eles aparecem na árvore. Não há nenhuma maneira de se converter a classificação tradicional do esquema A diretamente na árvore da qual ele foi derivado; conseqüentemente, as relações filogenéticas não podem ser averiguadas a partir da classificação. Os esquemas B e C podem ser diretamente convertidos para a árvore da qual eles foram derivados, porque eles refletem precisamente as relações genealógicas (filogenéticas) dos táxons.

dos como gêneros, ou todos como famílias, e assim por diante), desde que sejam listados no esquema de classificação na seqüência exata na qual os ramos aparecem no cladograma (esquema de classificação C). Assim, qualquer método para se criar um esquema de classificação permite a qualquer pessoa converter o esquema de classificação diretamente em um cladograma — ou seja, visualizar o padrão de ramificação filogenético representado.

Um dos exemplos mais ilustrativos da diferença de opinião entre os sistematas filogenéticos e os taxonomistas tradicionais relacionado às categorias taxonômicas dos grupos-irmãos é o caso dos crocodilianos e das aves, que podem ser descendentes de um ancestral comum exclusivo, sendo mais relacionados entre si que com qualquer outro grupo. Devido a essa relação, os crocodilianos e as aves formam um grupo-irmão para a maioria dos outros répteis (veja o cladograma na Fig. 2.6). Em outras palavras, as aves se originaram de um ramo dos répteis que também deu origem aos crocodilianos. Por meio da metodologia cladística (com bases genealógicas), aves e crocodilianos deveriam, portanto, ser considerados juntos, separados dos "outros répteis" (sistematas filogenéticos reconhecem tal conjunto como um grupo, chamando-o de Archosauria), ou as aves deveriam ser classificadas como "répteis" e a definição desse grupo teria que se expandir para incluir as aves (sistematas filogenéticos também reconhecem esse agrupamento, referindo-se freqüentemente ao mesmo como os Sauropsida, ou Reptilomorpha). Os sistematas tradicionais argumentam que, embora as aves e os crocodilianos possam ser "mais proximamente relacionados" em uma base genealógica (grupos-irmãos em um cladograma), as aves são muito diferentes dos répteis e, conseqüentemente, os dois grupos deveriam ser colocados em táxons completamente diferentes (esquema de classificação A na Fig. 2.6). Além disso, os sistematas tradicionais argumentam que, levando em conta todos os atributos, os crocodilianos são claramente membros do grado réptil (e deveriam ser retidos dentro dos Reptilia), enquanto as aves evoluíram muitos atributos novos e pertencem a um grado aviário separado. Em outras palavras, os crocodilianos retiveram características reptilianas mais primitivas (simplesiomorfias) que as aves e, por isso, os crocodilianos deveriam ser classificados com os outros répteis, não com as aves. A convenção filogenética por seqüenciação (Figs. 2.6 e 2.7 esquema C) é uma solução para esse dilema.

Uma crítica que a sistemática filogenética ocasionalmente ouve é que sempre descreve o processo de especiação com a divisão de uma espécie ancestral em duas espécies-irmãs, apesar de existir a probabilidade de numerosos outros modos de especiação (Fig. 2.8). Em um cladograma, uma vez que uma espécie nova aparece, uma "divisão" deve ser colocada na árvore, e os dois ramos representam grupos-irmãos, independentemente de a espécie original ter ou não mudado. Alguns biólogos dizem que essa prática é incorreta. Porém, essa crítica é infundada, e deriva de uma simples falta de compreensão. Em primeiro lugar, cladogramas nem sempre são completamente dicotômicos; eles podem ter pontos de ramificação que são tricotômicos ou até mesmo politômicos (Fig. 2.8D). Em segundo lugar, um táxon terminal em um cladograma pode não possuir sinapomorfias que o definam, portanto indicando que não só é o grupo-irmão de sua linhagem adjacente, mas também o ancestral real daquela linhagem. O cladograma dos anelídeos (veja Fig. 13.40, no Capítulo 13) é um exemplo. Os oligoquetos (minhocas e seus parentes) não possuem nenhuma sinapomorfia exclusiva que os definam; conseqüentemente, eles são descritos como os ancestrais hipotéticos diretos dos hirudíneos (sanguessugas e seus paren-

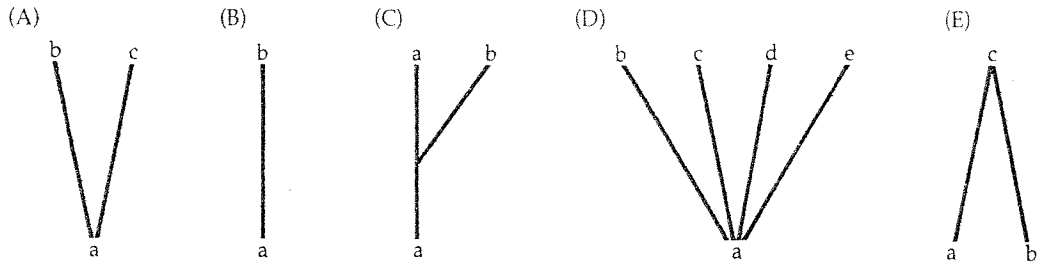


Fig. 2.8 Modelos comuns de especiação. (A) Uma espécie divide-se em duas novas espécies. (B) Uma espécie se transforma em outra. Esse tipo de especiação pode ser visto como gradual ou rápida. (C) Uma espécie permanece inalterada, enquanto uma população periférica isolada evolui em uma espécie nova distinta. Esse modelo provavelmente representa, para a maior parte dos evolucionistas, o modo mais comum de especiação. (D) A "irradiação explosiva", na qual uma espécie divide-se repentinamente em muitas espécies novas. Prediz-se que os eventos de especiação representados por esse modelo ocorrem quando uma espécie é repentinamente confrontada com um vasto número de novos hábitats ou "nichos vagos" para explorar, resultando em uma rápida especialização e isolamento reprodutivo, ao passo que os nichos novos são preenchidos. A irradiação explosiva também poderia ocorrer quando a distribuição de uma espécie difundida é fragmentada em numerosas populações menores e isoladas. (E) Uma espécie nova é criada por hibridação de duas outras espécies; esse tipo de especiação parece ser raro e pode acontecer principalmente em plantas e protistas.

tes) — isto é, as sanguessugas provavelmente evoluíram de um ancestral oligoqueto. Assim, "Oligochaeta" constitui um táxon parafilético. Um cladograma pode expressar qualquer tipo de evento de especiação; ele simplesmente o faz de um modo restrito — por meio de ramos que descrevem um padrão de sinapomorfias aninhadas.

Os métodos da sistemática filogenética forçam o sistemata a ser explícito sobre grupos *e* caracteres. O método também é amplamente independente de tendências da disciplina na qual é aplicado. Em seus princípios fundamentais, não é restrito à biologia, mas é aplicável a uma variedade de campos nos quais as relações que caracterizam os grupos são comparáveis ao conceito de homologia e possuem uma natureza hierárquica. Assim, foram aplicadas análises cladísticas a outros sistemas históricos, como lingüística e crítica textual (nos quais os "homólogos" são as línguas ou os textos compartilhados), e até mesmo para a classificação de instrumentos musicais. Eles também são usados em análises biogeográficas, nas quais os táxons são substituídos por suas áreas de endemismo apropriadas, e os "homólogos" são assim os grupos-irmãos compartilhados por áreas geográficas. Embora as informações armazenadas em um cladograma sejam restritas à genealogia, tais árvores são freqüentemente usadas para testar outros tipos de hipóteses, como modos de especiação, relações históricas entre áreas geográficas e coevolução em linhagens de hospedeiro-parasita.

Como enfatizado anteriormente, o conceito de similaridade tem um papel central na sistemática filogenética. Há realmente só três tipos de semelhança evolutiva expressos entre organismos: (1) novidades evolutivas compartilhadas herdadas de um ancestral comum imediato; (2) semelhanças herdadas de algum ancestral mais remoto (qualquer número de táxons descendentes pode reter tais semelhanças); e (3) semelhanças devido à convergência evolutiva. Sistematas filogenéticos aceitam somente o primeiro tipo de semelhança (sinapomorfias) como evidência válida para uma afinidade próxima (ancestralidade comum) entre dois táxons. Sistematas tradicionais também acreditam fortemente em sinapomorfias, mas também consideram o segundo tipo de semelhança (simplesiomorfias) em suas análises. Eles também usam o "grau de diferença" (i. é, números e tipos de semelhanças que distinguem uma linhagem) para classificar os organismos. O terceiro tipo de semelhança (convergência) não possui nenhum valor para as análises filogenéticas, e seu uso só serve para criar caos.

Vale notar que o conceito de caracteres derivados compartilhados tem sido usado durante muitas décadas, e uma revisão cuidadosa do trabalho produzido pelos sistematas mais críticos ao longo do tempo revelará aqueles que mais se esforçaram para delimitar os táxons monofiléticos e construir árvores filogenéticas fundamentadas, como prescreve a cladística, em conjuntos de sinapomorfias aninhadas. Porém, muitas classificações mais antigas existentes ainda são parcialmente baseadas em simplesiomorfias, em vez de somente em sinapomorfias, e essas classificações destinam-se a serem revisadas ao passo que mais estudos cladísticos são realizados.

Também houve uma tendência, durante os últimos 30 anos, no sentido de redefinir táxons para que eles estejam estritamente baseados em "caracteres positivos", ou a posse de características reconhecíveis distintas. Táxons antigamente reconhecidos baseados em "caracteres negativos" (a ausência de características) foram em grande parte redefinidos e reorganizados, ou simplesmente não são mais considerados válidos. O exemplo mais óbvio de um grupo baseado em caráter negativo é, evidentemente, os "Invertebrata". Os invertebrados são um grupo de conveniência, útil para propósitos didáticos, mas nada mais. Eles *não* são evolutivamente relacionados pela *ausência* de uma coluna vertebral — enquanto os vertebrados *são* relacionados pela presença de uma coluna vertebral (um sinapomorfia dos vertebrados). "Invertebrata" é um grupo parafilético.

Houve poucos testes metodológicos filogenéticos de histórias evolutivas *conhecidas*, embora algumas linhagens de animais de laboratório, cultivares de planta e de micror-

ganismos tenham sido estudados dessa maneira. Os métodos de reconstrução filogenética podem ser testados com essas tais filogenias conhecidas (ou com modelos de computador de filogenias simuladas). Até o momento, tais testes mostraram que os métodos cladísticos (i. é, reconstruções baseadas em histórias genealógicas e parcimônia) chegam próximos de recapturar as histórias evolutivas reais.

Não há nenhuma dúvida de que o futuro da sistemática biológica será excitante. A sistemática biológica está agora começando a ter papéis fundamentais em campos diversos como a ecologia, a biologia da conservação, o controle de pestes biológicas e a química de produtos naturais. Como nossas metodologias e filosofias atuais são refinadas, e como novas ferramentas são descobertas, elas interagirão com nossa visão de evolução e estimularão um crescimento contínuo e melhoria de nossa compreensão sobre a diversidade biológica e a história da vida.

Referências Selecionadas

Ayers, D. M. 1972. *Bioscientific Terminology: Words from Latin and Greek Stems*. University of Arizona Press, Tucson. [Um maravilhoso e pequeno livro de trabalho para aprender o básico da terminologia biológica.]

Blackwelder, R. E. 1967. *Taxonomy: A Text and Reference* Book. Wiley, New York. [Um texto agradável e pequeno sobre a taxonomia prática, a identificação de espécies, as práticas curatoriais, o uso de nomes, o uso da literatura taxonômica e a publicação; uma parte considerável do texto é devotada às complexidades da nomenclatura e às regras para a publicação de nomes, mudanças etc.]

Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. Cladistics 10: 295-304.

Carpenter, J. M. 1988. Choosing among equally parsimonious cladograms. Cladistics 4: 291-296.

Cracraft, J. and N. Eldredge (eds.). 1979. *Phylogenetic Analysis and Paleontology*. Columbia University Press, New York. [Um pouco desatualizado, mas ainda com excelentes discussões sobre reconstrução filogenética; uma visão eclética da sistemática e da evolução; boa leitura.]

Croizat, L. 1958. *Panbiogeography*. Published by the author. Caracas, Venezuela.

Croizat, L. 1964. *Space, Time, Form: The Biologycal Synthesis*. Published by the author. Caracas, Venezuela. [Os dois livros de Croizat que iniciaram a mudança do paradigma no campo da biogeografia.]

Croizat, L., G. Nelson, and D. E. Rosen. 1974. Centers of origins and related concepts. Syst. Zool. 23: 265-287.

Cummings, M. P., S. P. Otto and J. Wakeley. 1995. Sampling properties of DNA sequence data in phylogenetic analysis. Mol. Biol. Evol. 12(5): 814-822.

DeJong, R. 1980. Some tools for evolutionary and phylogenetic studies. J. Syst. Zool. Evol. Res. 18: 1-23.

Duncan, T. and T. Stuessy (eds.). 1984. *Perspective on the Reconstruction of Evolutionary History*. Columbia University Press, New York.

Eldredge, N. and J. Cracraft. 1980. *Phylogenetic Pattern and the Evolutionary Process: Method and Theory in Comparative Biology*. Columbia University Press, New York. [Ainda um dos melhores textos sobre teoria de classificação e análise cladística.]

Felsenstein, J. 1983. Parsimony in systematics: Biological and statistical issues. Annu. Rev. Ecol. Syst. 14: 313-333.

Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. Am. Nat. 126: 1-25.

Felsenstein, J. 2002. *Inferring Phylogenies*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Frizzell, D. L. 1933. Terminology of types. Am. Midland Nat. 14(6): 637-668. [Uma lista de toda variedade de "tipo" que Frizzell pôde localizar, a vasta maioria dos quais não tem nenhuma validade nomenclatural particular.]

Gould, S. J. and R. C. Lewontin. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme. Proc. R. Soc. Lond. Ser. B 205: 581-598.

Hall, B. K. 1994. *Homology. the Hierarchical Basis of Comparativve Biology*. Academic Press, San Diego, CA.

Hall, B. G. 2001. Phylogenetic Trees Made Easy: A How-To Manual for Molecular Biologists. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Harvey, P. H. and M. D. Pagel. 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, New York. [Uma elucidação detalhada do método.]

Hennig, W. 1979. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana. [A "terceira edição" do texto original de Hennig de 1950 sobre a teoria de classificação cladística; fique atento, pois a filosofia e a metodologia da cladística mudaram/cresceram bastante desde as idéias originais de Hennig.]

Hillis, D. M., J. P. Huelsenbeck and C. W. Cunningham. 1994. Application and accuracy of molecular phylogenies. Science 264: 671-677.

Hillis, D., C. Mortiz and B. Mable. 1996. *Molecular Systematics*, 2nd Ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Huelsenbeck, J. P. and J. J. Bull. 1996. A likelihood ratio test to detect conflicting phylogenic signal Syst. Biol. 45: 92-98.

Huelsenbeck, J. P. and B. Rannala. 1997. Phylogenetic methods come of age: Testing hypotheses in an evolutionary context. Science 276: 227-232.

International Commission on Zoological Nomenclature. 2000. *International Code of Zoological Nomenclature*, 4th Ed. The International Trust for Zoological Nomenclature, London. [O livro com as regras de nomenclatura.]

Jablonski, D. and D. Bottjer. 1991. Environmental patterns in the origins of higher taxa: The post-Paleozoic fossil record. Science 252: 1831-1833.

Jefferys, W. H. and J. O. Berger. 1992. Ockham's razor and Bayesian analysis. Am. Sci. 80: 64-72.

Jeffrey, C. 1977. *Biological Nomenclature*, 2nd Ed. Crane, Russak & Co., New York.

Kluge, A. G. and A. J. Wolf. 1993. Cladistics: What's in a word? Cladistics 9: 183–200.

Maddison, D. R. 1991. The discovery and importance of multiple islands of most-parsimonious trees. Syst. Zool. 40: 315-328.

Maddison, D. R. and W. P. Maddison. 2000. *MacClade 4.0*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Maddison, W. P. 1996. Molecular approaches and the growth of phylogenetic biology. Pp. 47-63 in J. D. Ferran's and S. R. Palumbi (eds.), *Molecular Zoology. Advances, Strategies, and Protocols*. Wiley-Liss, New York.

Maddison, W. P. 1997. Gene trees in species trees. Syst. Biol. 46: 523-536.

Maddison, W. P., M. J. Donoghue and D. R. Maddison. 1984. Outgroup analysis and parsimony. Syst. Zool. 33(1): 83-103.

Mayr, E. and P. D. Ashlock. 1991. *Principles of Systematic Zoology*, 2nd Ed. McGraw-Hill, New York. [A "bíblia" das sistemáticas não-cladísticas.]

Mickevich, M. E. and S. J. Weller. 1990. Evolutionary character analysis: Tracing character change on a cladogram. Cladistics 6: 137-170.

Mindell, D. P. and C. E. Thacker. 1996. Rates of molecular evolution: Phylogenetic issues and applications. Annu. Rev. Ecol. Syst. 27: 279-303.

Nelson, G. and N. I. Platnick. 1981. Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance. Cladistics 5: 167-182.

Nelson, G. and N. I. Platnick. 1981. *Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance*. Columbia University Press, New York. [Excelente revisão da história e desenvolvimento da sistemática e da biogeografia, bem como um completo, embora teórico, tratamento da cladística e da biogeografia de vicariância.]

Page, R. D. M. and E. C. Holmes. 1998. *Molecular Evolution: A Phylogenetic Approach*. Blackwell Science Ltd., Oxford.

Patterson, C. 1982. Morphological characters and homology. *In* K. Joysey and A. Friday, *Problems of Phylogenetic Reconstruction*. Systematics Association Special Volume no. 21. Academic Press, New York, pp. 21-74.