

## Paleontologia e Evolução

### A problemática da espécie em Paleozoologia

Rogério Bordalo da Rocha

Departamento de Ciências da Terra e Centro de Investigação em Ciência e Engenharia Geológica (CICEGe),  
Universidade Nova de Lisboa, Campus de Caparica, P 2829-516 Caparica; rbr@fct.unl.pt

#### Resumo

**Palavras-chave:** Espécie tipológica, espécie biológica, noção de população, mecanismos de especiação, teoria sintética (ou gradualista), teoria dos equilíbrios pontuados

A noção de espécie em Paleontologia é de primordial importância uma vez que as determinações taxonómicas correctas são fundamentais para a definição das idades das camadas onde os fósseis são recolhidos. Particularmente desde 1940, a concepção biológica da espécie, ao introduzir a ideia de que esta corresponde à variabilidade de um conjunto de populações interfecundas, levou à substituição de uma concepção tipológica por outra populacionista.

Se a noção de espécie não é necessariamente idêntica para o conjunto dos seres vivos, maiores serão as dificuldades de interpretação no mundo particular dos cefalópodes fósseis, que se prestam bem a estudos de sistemática de populações, e em que esta noção repousa essencialmente sobre as semelhanças morfológicas. São, assim, apresentadas ideias gerais que nos levam da espécie tipológica à espécie biológica e do problema da definição de uma população em Paleontologia à importância da análise biométrica das associações fósseis. Os casos clássicos de polimorfismo e politipismo, em organismos actuais ou extintos, mostram que o conceito de espécie fóssil considerada num instante bem definido da sua duração, não difere em nada do da espécie biológica.

O estudo da evolução dos organismos fósseis permite entender as modalidades de evolução e os mecanismos de especiação aqui sintetizados e largamente documentados, a saber, a evolução sequencial ou anagénes e a evolução divergente ou cladogénese; estes mecanismos constituem a base da teoria sintética ou gradualista da evolução, desenvolvida nos trabalhos de Dobzhansky, Mayr, Huxley, Rensch e Simpson. Esta síntese termina com uma referência à teoria dos equilíbrios pontuados ou intermitentes de Gould e Eldredge, que apresentaram interpretação mais objectiva dos hiatos morfológicos, considerados como elementos da própria evolução.

Neste tema, de colaboração interdisciplinar indispensável entre zoólogos, geneticistas e paleontólogos, a Paleozoologia tem um papel fundamental pois é ela que transmite dinamismo e profundidade à dimensão do binómio espaço-tempo.

#### Abstract

**Key-words:** Typological species, biological species, population concept, speciation mechanisms, synthetic model (or phyletic gradualism), punctuated equilibria

The concept of species in Paleontology is of paramount importance since the correct taxonomic determinations are essential to establish the age of the beds where fossils are collected. Particularly since 1940, the concept of species from a biological context, corresponding to the variability of a set of interpopulation compatibility, led to a new approach, in which a typological conception has been replaced by a populationist one.

If the notion of species is not necessarily identical for all living organisms, the greater the difficulties of interpretation in the private world of cephalopod fossils. The latter, lend themselves well to population systematics, and where this concept of species rests primarily on the morphological similarities. Thus, the introduction of general ideas analyse “typological species”, “biological species”, the problem of the definition of a “population” in Paleontology, and also the importance of the biometric

analysis of fossil associations. The classic examples of polymorphism and polytypism, in existing or extinct organisms, show that the concept of fossil species, observed in a well-defined period of its lifetime, is no different from that of biological species.

The study of the evolution of fossil organisms allow us to understand the modalities of evolution and the mechanisms of speciation here synthesized and fully documented, namely the anagenesis or sequential evolution and the cladogenesis or divergent evolution; these mechanisms are the basis of the synthetic or gradualist theory of evolution developed by Dobzhansky, Mayr, Huxley, Rensch and Simpson. This summary ends with a reference to the theory of punctuated (or intermittent) equilibria proposed by Gould and Eldredge, who presented a more objective interpretation of morphological gaps, considered as elements of evolution itself.

The interdisciplinary collaboration between zoologists, geneticists and paleontologists, is compulsory in this domain. Paleozoology has a key role since it conveys the dynamism and depth to the dimension of space-time duality.

A Paleontologia, permitindo seguir a história da vida sobre a Terra no decurso do tempo, é particularmente sensível ao problema da definição do que é uma espécie. Com efeito, se a determinação do tempo relativo e o estabelecimento de sincronismos geológicos se baseiam inteiramente na duração de vida de populações agrupadas em espécies ditas características, é imprescindível que estas formas de referência correspondam a verdadeiras espécies biológicas, sofrendo, no decurso do tempo, modificações irreversíveis.



**Fig. 1** – No seio da espécie *Polymita picta* (Born, 1778) (x0,5), caracol das florestas de Cuba, existem indivíduos de cores e ornamentações variadas. O critério que define a espécie não é a morfologia mas sim a interfecundidade (foto gentilmente cedida por Peter Egerton).

Desde o seu estabelecimento por C. Lineu<sup>1</sup>, no século XVIII, em época anterior à da introdução da ideia de evolução nas ciências da vida, a noção de espécie modificou-se profundamente, particularmente pela adopção, desde 1940, da **concepção biológica da espécie**. A espécie, entidade real e objectiva, é considerada, a partir daquela altura, em contexto mais dinâmico, como uma

realidade colectiva e estatística; ela corresponde, assim, não à incarnação de um tipo fixo, mas à variabilidade de um conjunto de populações interfecundas (fig. 1). Para E. Mayr (1942, 1974) a *substituição da concepção tipológica pela concepção populacionista constitui a maior revolução filosófica que teve lugar em Biologia*; a paternidade desta concepção é atribuída normalmente a E. Mayr, mas é mais correcto dizer-se que ela se inscreve em corrente de pensamento de que os protagonistas maiores foram T. Dobzhansky e E. Mayr. Além deste novo conceito de espécie depreende-se, também, daqui um processo evolutivo essencial, a cisão de uma espécie em duas espécies distintas, ou especiação (Génermont *in* Le Guyader, 1997).

Não é porque um conjunto de indivíduos são semelhantes entre si que eles pertencem a uma mesma espécie; pelo contrário, porque são aparentados, eles descendem de antepassados comuns, possuem uma mesma constituição bioquímica e um mesmo património genético e apresentam semelhanças morfológicas (Tintant, 1987a). Esta similitude é consequência frequente, mas não necessária, de realidade bem mais profunda. Com efeito, os exemplos de independência entre a espécie e a morfologia são numerosos.

Populações naturais morfológicamente idênticas recusam, por vezes, quaisquer contactos sexuais, e devem ser, por isso, considerados como pertencentes a espécies distintas – é o caso das “espécies gémeas”<sup>2</sup> (as *sibling species* ou *espèces jumelles* dos autores anglo-saxónicos e franceses). O exemplo mais interessante é, provavelmente, o dos mosquitos responsáveis pelo paludismo, antigamente reunidos na espécie *Anopheles maculipennis*, mas actualmente distribuídos por seis espécies, das quais só três são transmissoras desta doença; estes indivíduos, indistinguíveis no estado adulto, mas vivendo em regiões e meios diferentes, tem apenas pequenas diferenças de comportamento e apresentam variações de pormenor na disposição das antenas e no arranjo das sedas das larvas (Grjebine *et al.*, 1976). Casos destes, frequentes na natureza actual, colocam ao paleontólogo questões praticamente insolúveis.

<sup>1</sup> *Carolus Nils Ingenmarsson Linnaeus* (1707-1778) iniciou estudos de medicina em Lund e Upsala; aos 24 anos apresentou uma classificação das plantas baseada nos seus órgãos sexuais. Entre 1732 e 1734, recolheu excelentes colecções naturalistas em viagens pela Lapónia e pela Dalecarlia. Em 1735 parte para os Países Baixos, onde, na Universidade de Hardrwijk, obtem o diploma de medicina; daqui segue para Leyden e depois para o Reino Unido e a França. Regressa a Estocolmo como médico e obtém, em 1741, o cargo de professor de medicina da Universidade de Upsala e, depois, o de professor de botânica. Como zoólogo fundou, em 1735, a taxonomia moderna com o seu *Systema Naturae*, em cuja 10ª edição (1758) estabeleceu, definitivamente, a classificação binominal, com um nome de género e outro de espécie para cada tãxone.

<sup>2</sup> Existem “espécies gémeas” em todos os grupos animais mas elas parecem ser mais frequentes em alguns deles, por exemplo os insectos, do que noutros, por exemplo os vertebrados, e raras nas aves; por outro lado, elas são particularmente comuns em animais onde os sentidos químicos (gosto, olfacto) estão mais desenvolvidos do que a vista.

Não se vai agora discutir a concepção biológica da espécie, bem conhecida por todos, geralmente adoptada sem contestação pelos neozoólogos e largamente desenvolvida em três volumes publicados entre 1976 e 1980 pela Sociedade Zoológica de França, sob a direcção de C. Bocquet, J. Génermont e M. Lamotte. Aqui, o propósito é apenas o de referir a aplicação deste conceito em Paleozoologia, limitando os exemplos principalmente a um grupo de cefalópodes fósseis, as amonites, que se prestam bem a estudos de sistemática de populações.

É de consenso geral que a noção de espécie não é necessariamente idêntica para o conjunto do mundo vivo; assim, existem, com certeza, diferenças importantes entre a espécie considerada no âmbito dos Metazoários com reprodução sexuada ou a espécie estudada no seio dos Protista ou dos Vegetais.

### 1. Da espécie tipológica à espécie biológica

Na origem, e segundo a concepção de C. Lineu, a espécie baseava-se na noção de *arquétipo*, quer dizer, um modelo ideal, uma forma no sentido aristotélico do termo, que se realizava de modo mais ou menos perfeito, através dos indivíduos que a constituíam. Estas espécies são necessariamente fixistas, imutáveis e definem-se pela existência de certos caracteres morfológicos comuns nas populações que as constituem; uma maior ou menor variabilidade pode existir (são as *variedades* de C. Lineu e seus sucessores), mas ela é puramente acidental e não interfere com a essência da espécie, cujos indivíduos partilham entre si semelhanças fundamentais – a noção de espécie repousa, assim, sobre semelhanças morfológicas; E. Mayr propôs, para esta concepção, a designação de teoria *essencialista* da espécie (Tintant, 1980).

Esta noção foi genericamente adoptada pelos paleontólogos, por geólogos uniformitaristas como James Hutton ou Charles Lyell, para os quais a imutabilidade das espécies era a contrapartida necessária para a uniformidade geológica do planeta, e também por catastrofistas como Alcide d'Origny e George Cuvier, que admitiam o fixismo das espécies em cada andar da história da Terra, mesmo que possam ter considerado uma certa evolução das faunas no decurso do tempo (Hooykaas, 1970).

Incompreensivelmente, a concepção tipológica<sup>3</sup> ainda está presente em muitos trabalhos paleontológicos recentes; esta situação pode, no entanto, ser explicada por dois factos particulares:

- o paleontólogo não dispõe, geralmente, para a descrição do seu material, senão de número restrito de caracteres puramente morfológicos;
- a preocupação constante, particularmente nos paleontólogos que trabalham também em biostratigrafia, de pôr em evidência as mais ínfimas variações morfológicas, esperando poder vir a

utilizá-las para, através de formas assim definidas, caracterizar unidades estratigráficas de menor duração temporal.

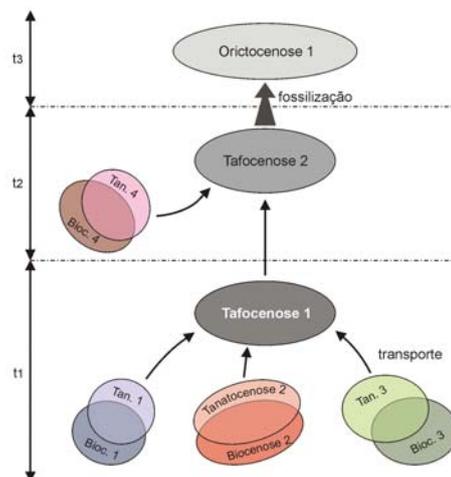
Nesta óptica, a espécie perde rapidamente o seu carácter essencialista para passar a ter uma concepção nominalista, onde contam apenas os indivíduos, e cujo agrupamento em espécies é puramente arbitrário, correspondendo apenas às necessidades do utilizador e à apreciação pessoal do investigador.

A meio do século XIX, Alcides d'Orbigny e seus colaboradores da *Paléontologie Française* interpretavam a espécie de modo muito lato, tendo em conta a sua variabilidade tanto no espaço como no tempo. E. Deslongchamps (1862), na mesma altura, afirma que *...les espèces subissent dans le cours de cette longue période de bien grandes modifications....et ces modifications se traduisent par une variabilité si grande ....qu'il devient presque toujours difficile de déterminer nettement les limites des espèces.*

Infelizmente, até o final do primeiro terço do século XX, os paleontólogos enveredaram pela via da pulverização das espécies, que atingiu o apogeu com os trabalhos de Buckman (1909-1928) e de Spath (1927-1933) sobre os amonóides jurássicos do Yorkshire (UK) e do Cutch (Paquistão). As populações de *Keplerites* sp., que Sowerby englobava, em 1827, em *Ammonites gowerianus*, foram distribuídas por dois géneros e seis espécies por Buckman (1909); Tintant (1963) agrupou todos estes *taxa* na variabilidade de *K. gowerianus* (Sowerby). Também Thierry (1974) agrupou numa só espécie, *Macrocephalites macrocephalus* (Schlotheim), os seis géneros e vinte espécies de *Macrocephalitidae* de Spath (1927).

### 2. Aplicação da noção de população

Para o paleontólogo, o problema da definição de uma população é mais complexo do que para um biólogo, porque, à variação genética fundamental da população, podem juntar-se numerosas outras causas de variabilidade, ligadas, por um lado às condições de deposição



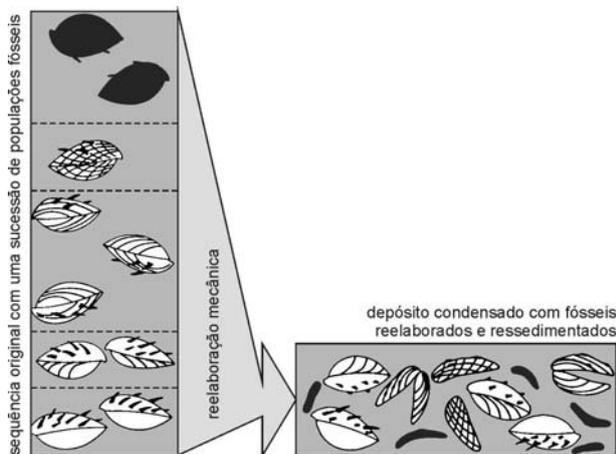
**Fig. 2** – Esquema sintético que mostra a interligação entre biocenoses, tanatocenoses, tafocenoses e orictocenoses. A orictocenosose final poucas vezes corresponde à biocenose original.

<sup>3</sup> A tipologia implica que as formas intermediárias são impossíveis, que os tipos são separados por descontinuidades absolutas. A tipologia reconhece a existência de uma variação biológica mas recusa-lhe qualquer carácter radical ou direccional; a variação não é, nunca, inter-tipo, como requer o conceito de evolução, ela é conservadora e limitada, sempre intra-tipo (Denton, 1992).

e de fossilização, por outro à *influência inevitável do factor tempo*. Nem sempre é fácil discernir e controlar a actuação destes diferentes parâmetros.

As associações fósseis, mesmo recolhidas em condições ideais, não são, senão raramente, o reflexo exacto da população original; o transporte ante- ou pos-mortem dos indivíduos pode alterar a composição das biocenoses, a fossilização pode eliminar certos tipos e conservar apenas outros. A oritocenose recolhida numa bancada raras vezes corresponde a uma biocenose inicial (fig. 2).

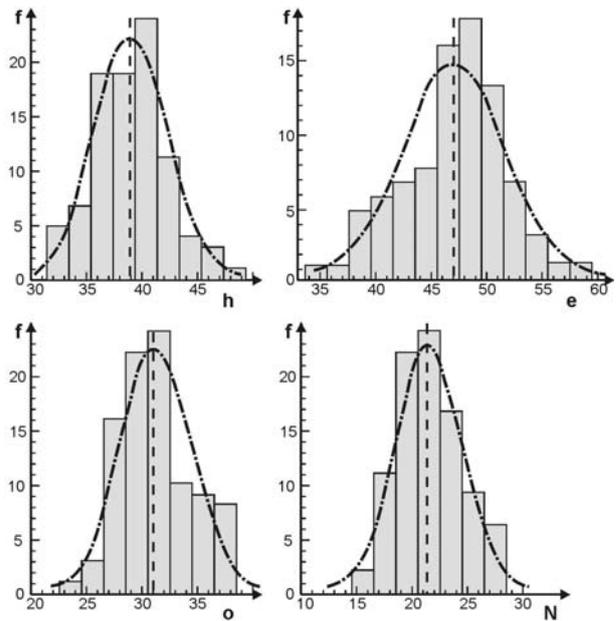
Por outro lado, uma associação fossilífera recolhida mesmo numa bancada muito pouco espessa e bem limitada, não é forçosamente isócrona. Os fósseis que a compõem podem pertencer a várias gerações, estendendo-se ao longo de grande intervalo de tempo e modificando profundamente a estrutura da população. Os fenómenos correntes de condensação, ressedimentação e reelaboração, bem conhecidos dos geólogos, podem dificultar e impedir qualquer utilização da sistemática de populações (fig. 3).



**Fig. 3** – Esquema de camada de condensação de fósseis reelaborados e ressedimentados, na qual as faunas mais recentes foram as que sofreram maior transporte (Ager, 1963, modificado).

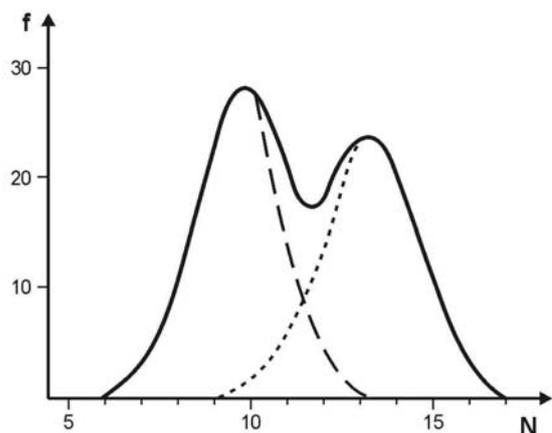
Na geologia portuguesa um dos exemplos mais interessantes de fenómenos de ressedimentação é o citado para a base do Jurássico Superior (Oxfordiano Médio, Zona de Plicatilis) da região do Cabo de S. Vicente – Sagres (Rocha, 1977), representada por horizonte de nódulos fosfatados e ferruginosos, onde foram recolhidas, conjuntamente:

- formas do Caloviano Superior, Zonas de Athleta e de Lamberti [*Paracnoceras calloviense*, *Hectioceras (Sublunuloceras) sp.*, *Kosmoceras sp. var.*, *Alligaticeras sp.*, *Choffatia sp. var.*, *Rursiceras caprinum*], desconhecidas na base do Oxfordiano;
- formas do Oxfordiano Inferior, Zonas de Mariae e de Cordatum [*Mirosphinctes mirus*, *Prososphinctes sp.*, *Properisphinctes sp.*, *Taramelliceras minax*];
- formas do Oxfordiano Médio, Zona de Plicatilis [*P. (Arisphinctes) plicatilis*, *Dichotomosphinctes sp.*, *Pachyceras (Tornquistes) helvetiae* morf. *kobyi*];
- formas que passam do Caloviano ao Oxfordiano Inferior a Médio [*Pseudaganides aganiticus*, *Sowerbyceras protortisulcatum*, *Parawedekindia arduennensis*, *Euspidoceras (Paraspidoceras) sp.*].



**Fig. 4** – Variabilidade de diversos caracteres morfológicos (h, e, o, N) de conchas de uma população de *Keplerites gowerianus* (Sowerby), da jazida de Poix (Ardenas, França) (Tintant, 1963), representada por histogramas e curvas de Gauss ajustadas. **f** – frequência; **h** – valor relativo da altura da última volta em mm (em relação ao diâmetro ao qual foram efectuadas as medidas); **e** – valor relativo da espessura da última volta em mm; **o** – valor relativo do diâmetro umbilical; **N** – número de costilhas internas por volta.

Apesar de todas estas dificuldades, é possível ao paleontólogo a recolha de associações fósseis em condições satisfatórias para o estudo da variabilidade de um conjunto de caracteres, qualitativos e quantitativos, que permitam testar a homogeneidade ou heterogeneidade de uma população. Assim, utiliza-se a análise biométrica dos exemplares que é feita sobre conjuntos naturais, separados uns dos outros por descontinuidades claras (fig. 4).



**Fig. 5** – Variabilidade bimodal de uma população de fósseis ressedimentados; assinala-se, a traço contínuo, a distribuição do número de costilhas internas numa associação de *Aegoceras sp.* do Carixiano de La Belle-Idée (Borgonha, França) (Dommergues, 1979). A tracejado: exemplar homogêneo de *A. maculatum* (Young & Bird); a pontuado: exemplar homogêneo de *A. capricornus* (Schlothheim).

Além dos dois exemplos já referidos para as amonites, um outro, particularmente demonstrativo de uma simplificação sistemática, é dado pelo estudo biométrico dos

Zeillerídeos (braquiópodes do Liásico Médio) feito por Delance (1974), que reuniu na espécie *Zeilleria (Cincta) numismalis* (Lamarck) as 18 espécies morfológicas de S. S. Buckman.

A análise biométrica das associações recolhidas aquando da realização de estudo estratigráfico fino, acompanhada por observações de pormenor das condições de sedimentação, permite reconhecer a existência ou não de associações homogêneas que podem ser assimiladas a verdadeiras populações, e distingui-las de outras, cuja estrutura mais complexa revela sinais manifestos de fenómenos de condensação, de ressedimentação (fig. 3), ou apenas de heterogeneidades, cujas causas têm de ser analisadas e explicadas (fig. 5).

### 3. Estrutura da espécie

Se a evidência de uma distribuição homogênea, unimodal e normal, para todos os caracteres de uma população, pode ser considerada como caracterizando uma espécie em Paleozoologia, o recíproco não é sempre verdadeiro, e a ocorrência de distribuição polimodal não implica necessariamente a presença de várias espécies diferentes; ela indica apenas a existência de uma heterogeneidade que pode traduzir, também, diferentes condições de sedimentação.

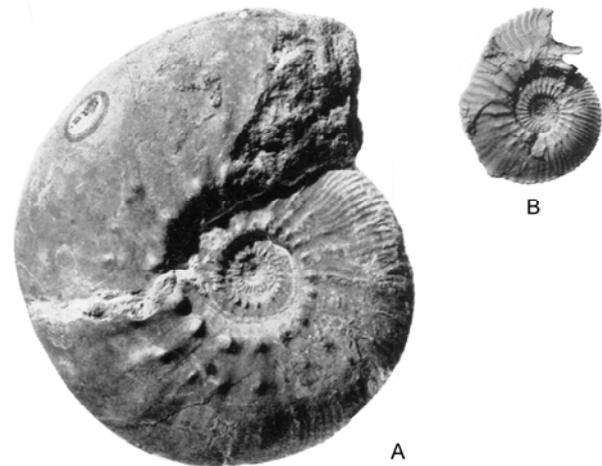
Dois fenómenos podem modificar este modelo esquemático e originar espécies de estrutura mais complexa, que não podem ignorar-se. São os casos clássicos do **polimorfismo** e do **politipismo**.

#### A) O polimorfismo

Uma espécie diz-se polimórfica quando evidencia a existência, no seio de uma população interfecunda, de várias formas morfológicas distintas, mais ou menos descontínuas, os *morfótipos*. Largamente estudado pelos biólogos, este fenómeno é menos bem conhecido em Paleozoologia; no entanto, sob a forma mais frequente e mais bem conhecida do dimorfismo sexual, ele tem sido invocado, desde há muito, em grupos bastante diversos.

Sugerido por d'Orbigny (1840) e formulado claramente por Munier-Chalmas (1892), a hipótese do **dimorfismo sexual** nas amonites foi retomada nos anos sessenta, quase simultaneamente por vários paleontólogos (Makowski, 1962; Callomon, 1963; Tintant, 1963), a partir de exemplos precisos e em diferentes grupos de amonites jurássicas e cretácicas. Por exemplo, na família dos Kosmoceratídeos, verifica-se acentuado dimorfismo e podem assinalar-se em associação (fig. 6):

- formas de grande tamanho (70 a 150 mm de diâmetro), com abertura simples e ornamentação quase inexistente na câmara de habitação – são as formas *macroconchas*, interpretadas como formas fêmea;
- formas duas a três vezes mais pequenas que as anteriores, com perístoma com apófises laterais e ornamentação persistente na câmara de habitação – são as formas *microconchas*, interpretadas como formas macho.



**Fig. 6** – Exemplo de dimorfismo, provavelmente sexual, em amonites do Caloviano Médio (Tintant, 1963, 1966). **A)** *Kosmoceras (K.) baylei* Tintant, x 0,65; Mamers (Sarthe, França). Forma macroconcha com abertura simples e ornamentação quase inexistente na câmara de habitação. **B)** *K. (Gulielmiceras) gulielmii* (Sowerby), x 0,65; Peterborough (Northamptonshire, Reino Unido). Forma microconcha com apófises laterais na abertura e ornamentação idêntica à das voltas internas da forma macroconcha.

Entre estes dois tipos de formas existe um paralelismo rigoroso que se encontra a todos os níveis taxonómicos. A semelhança é tão grande que, na ausência das câmaras de habitação, é muitas vezes impossível distinguir uma macroconcha jovem de uma microconcha adulta; por outro lado, as microconchas não se confundem com formas jovens, uma vez que apresentam todos os parâmetros característicos de formas adultas (câmara de habitação completa, últimas suturas apertadas, tendência para o desenrolamento da última volta, ...).

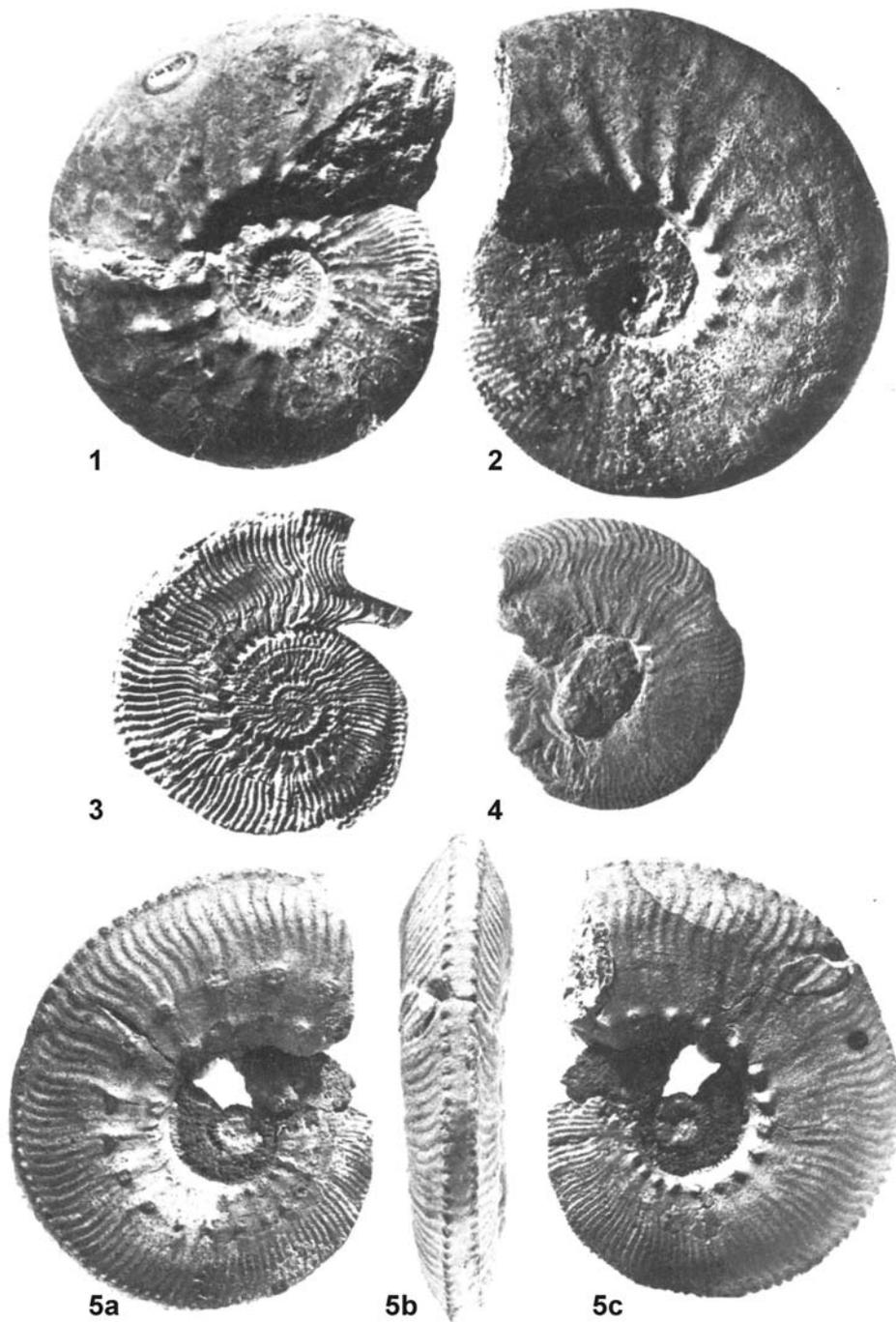
Dimorfismo igualmente acentuado encontra-se noutras famílias de amonites (*Hildoceratidae*, *Graphoceratidae*, *Oppeliidae*, *Cardioceratidae*, *Perisphinctidae*), podendo, no entanto, existir casos em que as diferenças entre as duas formas se limitam ao tamanho e à ornamentação (*Macrocephalitidae*, *Pachyceratidae*) ou apenas ao tamanho (*Dactylioceratidae*, *Erymnoceras* sp.).

Se o dimorfismo observado no seio das amonites foi, de facto, de origem sexual, ele ter-se-ia manifestado seguramente de modo variável, umas vezes bem marcado (Elmi, 1976), outras de modo menos evidente, como acontece em *Nautilus* sp., único cefalópode actual comparável às amonites, podendo mesmo, aparentemente, não existir (*Phylloceratidae* e *Lytoceratidae*). A confirmação desta hipótese obrigaria a revisão profunda da sistemática das amonites, integrando na mesma espécie os dois elementos de cada "casal", o que originaria enorme simplificação na respectiva classificação.

No entanto, a interpretação sexual para este dimorfismo é, actualmente, hipótese impossível de provar, e mais hipotética é, ainda, a atribuição de cada forma a sexo determinado. Esta interpretação tem sido recusada por certos autores que se baseiam na ausência de um dimorfismo sexual no *Nautilus* actual; no entanto, ele apresenta, de facto, dimorfismo sexual pouco marcado mas real – os indivíduos macho são maiores que as fêmeas e a forma da abertura da concha é diferente.

Mais recente, mas também mais difícil de provar, é a noção de um **dimorfismo não sexual**, em certos grupos de amonites jurássicas. Um exemplo foi apresentado por Tintant (1969, 1980), em população de Kosmoceratídeos do Caloviano Médio de Corlay (Saône et Loire, França) (fig. 7). O exemplar de *Kosmoceras* aff. *jason* (Reinecke) (fig. 7, 5 a-c) é uma forma anômala, em que o flanco esquerdo (5a) apresenta fortes tubérculos laterais e corresponde a *K. (K.) baylei* Tintant, enquanto que o

flanco direito (5c) não os possui e é atribuído a *K. (Zugokosmoceras) jason* (Rein.). A face ventral (5b) é normal e mostra que não se trata de exemplar traumático. Este indivíduo sugere, assim, que as quatro formas precedentes (fig. 7, 1 a 4), provenientes do mesmo horizonte e atribuídas a três subgêneros e quatro espécies distintos, não representam senão quatro morfótipos de uma mesma espécie biológica polimórfica – *K. jason* (Rein.).



**Fig. 7** – Polimorfismo de *Kosmoceras jason* (Reinecke), todos os exemplares x 0,70 (Tintant, 1980).

1. *K. (Kosmoceras) baylei* Tint. Adulto da forma macroconcha, com tubérculos laterais.
2. *K. (Zugokosmoceras) jason* (Reinecke). Adulto da forma macroconcha, sem tubérculos laterais.
3. *K. (Gulielmiceras) gulielmi* (Sowerby). Adulto da forma microconcha, com tubérculos laterais (morfótipo “macho” de 1).
4. *K. (G.) complanatum* Tint. Adulto da forma microconcha, sem tubérculos laterais (morfótipo “macho” de 2).
5. *K. aff. jason* (Rein.).

A explicação apresentada para esta anomalia é a existência de uma mutação somática afectando um blastómero em estado precoce da divisão celular; isto implicaria que os fenótipos das duas formas não estão separados senão por diferenças genéticas muito ténues, o que levaria a pensar em polimorfismo intraespecífico, e não em duas linhagens genericamente distintas. Nesta hipótese, a evolução das populações de *Kosmoceras* sp. reduzir-se-ia à evolução de uma única espécie biocronológica, exprimindo-se ao longo da sua história por quatro formas estáveis (fig. 7, 1 a 4), mas interfecundas.

Exemplos como este, normalmente detectáveis quando se faz o estudo paleontológico de uma população fóssil, levantam a questão de saber se se está em presença de fenómenos de polimorfismo intraespecífico ou de *taxa* diferentes.

Quando o polimorfismo for mais bem conhecido por zoólogos e geneticistas, for estudado em grupos muito variados, quando o seu determinismo genético e o controlo ecológico forem mais bem conhecidos, estar-se-á seguramente em melhor posição para interpretar os elementos paleontológicos. Aliás, estas comparações entre o actual e o passado são fáceis quando o grupo estudado apresenta ainda representantes no mundo actual, mas no caso de grupos fósseis completamente extintos o problema do polimorfismo é, ainda, muito delicado.

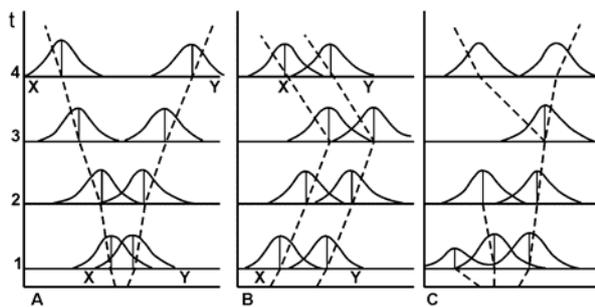


Fig. 8 – Esquema ilustrativo de relações possíveis de duas formas em caso de distribuição bimodal (Tintant, 1980, modificado).

A via mais lógica para resolver este problema em Paleozoologia parece ser, segundo Tintant (1980), a **análise da evolução da estrutura das populações** no decurso do tempo. Se se partir de um exemplar que apresenta, em determinada altura, distribuição bimodal característica, três casos podem ser postos em evidência (fig. 8):

- As duas formas observadas divergem nitidamente em níveis mais modernos; trata-se de uma cladogénese (ver & 4.2), e no tempo 1 as espécies X e Y podem ser consideradas como duas espécies incipientes (fig. 8.A).
- As duas formas evoluem de forma rigorosamente paralela ao longo da sua história, sem mostrarem tendência para um afastamento ou uma aproximação. Neste caso, observável no seio de populações de *Kosmoceras* sp., parece lógico interpretar as duas formas como morfótipos descontínuos de uma mesma espécie polimórfica (fig. 8.B).
- A distribuição das diversas formas no decurso do tempo é irregular e modifica-se em cada intervalo de tempo; certos morfótipos podem desaparecer

temporariamente, outros aparecem apenas em certos momentos. Estas variações podem explicar-se, por exemplo, pela migração temporária de umas formas para fora da região estudada; elas parecem, no entanto, poder ser interpretadas como um fenómeno de polimorfismo, onde a expressão dos diversos morfótipos está condicionada pelo jogo da selecção diversificante, que pode agir sobre a espécie de forma diferente em função do instante de tempo, como aliás acontece na natureza actual (fig. 8.C).

Para David & Samadi (2006) os estados polimórficos são transitórios; eles podem estar registados em populações fósseis mas, frequentemente, não se observam devido aos caprichos da sedimentação e da fossilização.

## B) O politipismo

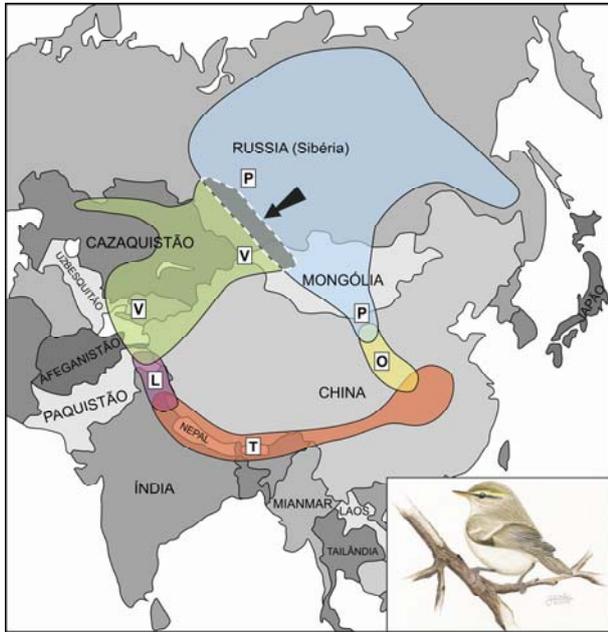
O politipismo corresponde à existência, na área de distribuição da espécie, de populações geográfica ou ecologicamente isoladas e morfologicamente diferentes.

Muitas vezes observam-se, na área de distribuição de uma espécie, variações quer contínuas (*clines*) quer mais frequentemente descontínuas, quando barreiras geográficas ou ecológicas a fragmentam em grupos de populações isoladas. Cada uma destas, susceptível de apresentar pequenas variações genéticas, e submetida a diferentes condições ambientais, pode divergir sob o efeito da selecção diversificante, para originar subespécies, e mesmo, nalguns casos, verdadeiras “espécies alopátricas”.

O factor determinante desta divergência é certamente o isolamento geográfico, mas não se pode seguramente negligenciar a acção de factores ecológicos.

Na natureza actual é clássico o exemplo de aves canoras do grupo das felosas troquilóides [*Phylloscopus trochiloides* (Sundevall, 1837)], inicialmente estudado por Ticehurst (1938) e Mayr (1942), que, baseando-se em variações observadas nas cores, nas formas e no tamanho do corpo de vários indivíduos conservados em museus, delimitaram as diferentes formas agrupadas nesta espécie. A forma inicial (subespécie *trochiloides*, T) vive no Sul do Himalaia e deu origem a duas séries de subespécies que contornam os altos maciços do Tibete e do Himalaia, umas por Este (*obscuratus*, O e *plumbeitarsus*, P), através da China, outras por Oeste (*ludlowi*, L e *viridanus*, V), através do Pamir; ao longo deste anel as populações vão apresentando modificações graduais a nível do comportamento e das características genéticas, mas as populações vizinhas são capazes de se cruzar. A Norte, no alto vale do Iénissei, os indivíduos da subespécie mongol *viridanus* (V) e da subespécie siberiana *plumbeitarsus* (P) tem uma área de repartição comum, com centenas de quilómetros de comprimento e uma a duas centenas de largo, na qual não são capazes de originar fenómenos de hibridação (fig. 9); com efeito, as variações graduais nos padrões de canto e de plumagem impedem o seu reconhecimento mútuo e, por isso, não se estabelecem contactos sexuais (Irwin *et al.*, 2001). Geneticamente comportam-se, aqui, como duas espécies distintas, apesar de estarem ligadas por uma cadeia de subespécies interfecundas, as *ring species* de Cain (1954)

e Wake (2001) ou *anneau de spéciation* de Lecointre (2009). Face à noção de espécie, este tipo de variação geográfica conduz a situação paradoxal, onde os indivíduos de uma mesma espécie acabam por não serem interfecundos, conduzindo assim à especiação; se a cadeia se interrompesse encontrar-nos-íamos em presença de duas espécies parcialmente simpátricas<sup>4</sup> e reprodutivamente isoladas na sua área de coexistência.



**Fig. 9** – Variações geográficas das felosas verdes [*Phylloscopus trochiloides* (Sundevall, 1837)] que vivem à volta dos altos planaltos do Tibete e do Sinkiang. Este exemplo ilustra bem um dos mecanismos que permitem o aparecimento de espécies novas por isolamento geográfico (Ticehurst, 1938; Mayr, 1942; Tintant, 1966, 1987a; Générumont, 1979; Devillers & Chaline, 1989; Delsol *et al.*, 1995; Irwin *et al.*, 2001; Lecointre, 2009). O desenho da felosa verde, no canto inferior direito, foi gentilmente executado por J. Simão (FCT, UNL).

Um vintena de outros exemplos desta modalidade de especiação pode ser citada, entre os quais o da salamandra *Ensatina eschscholtzii* Gray, 1850, com sete subespécies na costa pacífica dos EUA, cujos biótopos formam um anel em torno do vale de São Joaquim, na Califórnia; a Sul, as duas subespécies *klauberi* e *eschscholtzii* têm uma área de repartição comum mas não se hibridam (Lecointre, 2009).

A hibridação alopátrica resulta, normalmente, da expansão geográfica de conjuntos de populações devido a modificações de parâmetros ambientais; ela acontece com particular frequência após períodos de grandes transformações climáticas como, por exemplo, os que marcaram o final do Pleistocénico. Assim, durante os estádios glaciários os biótopos de espécies de zonas temperadas europeias reduziram-se a pequenos nichos, os refúgios glaciários,

que persistiram para Sul do limite da glaciação. Durante os interestádios glaciários estes conjuntos de populações expandiram-se para Norte e verificou-se que, em numerosos casos, eles tornaram-se suficientemente distintos uns dos outros para formarem zonas de hibridação ao longo dos limites dos seus biótopos (Mayr, 1974).

A utilização desta concepção politípica da espécie é, evidentemente, mais delicada em Paleozoologia, face às dificuldades de comparação de associações fósseis de regiões diferentes, do estabelecimento do seu exacto sincronismo, da separação do que deve ser atribuído à variação estratigráfica ou à variação geográfica.

Habitualmente em Paleozoologia as variações geográficas parecem menos importantes quando comparadas com as variações cronológicas. No entanto, quando se comparam faunas de províncias paleobiogeográficas distintas é possível pôr em evidência fenómenos de politipismo.

Em grupos de evolução lenta, onde os problemas de sincronismo são menos importantes, são fáceis de evidenciar variações geográficas. Um exemplo clássico pode assinalar-se no seio dos *Phylloceratidae* - à forma ocidental *Holcophylloceras mediterraneum* (Neumayr), conhecida do Bajociano até o Oxfordiano, desde Portugal até a Turquia, corresponde, na Índia e em Madagascar, forma muito semelhante e com idêntica distribuição vertical, mas caracterizada por zona umbilical bastante mais larga; ninguém parece contestar a interpretação de *H. mediterraneum indicum* como subespécie geográfica. Outro exemplo é a comparação de Hildoceratídeos do Toarciano do Poitou (França) com faunas contemporâneas do domínio tetisiano (Gabilly, 1976), a qual mostra a existência de verdadeiras variações de ordem geográfica no seio de uma mesma espécie.

Também nos Braquiópodes, formas com evolução mais lenta e, face à sua vida bentónica, mais dependentes do meio ambiente que as amonites, pode citar-se a existência de espécies politípicas. Por exemplo, nas orictocenoses de *Zeilleria* sp. do Liásico Médio, existem diferenças assinaláveis; a *Zeilleria (Z.) mariae* (d'Orbigny), espécie típica das bacias inglesas, da Bacia de Paris e do Norte da Alemanha, corresponde, desde a Península Ibérica, passando pelo Sul do maciço central francês e até o Cáucaso, a subespécie geográfica *Z. mariae meridiana* Delance.

Estes exemplos mostram que a espécie fóssil considerada num instante bem definido da sua duração, **não difere em nada da espécie biológica**, tal como ela é estudada na natureza actual. A análise dos fenómenos de polimorfismo e de politipismo mostra bem que uma espécie é geralmente formada por populações geográfica e ecologicamente distintas, e que podem apresentar importantes diferenças morfológicas.

#### 4. A teoria sintética ou teoria gradualista da evolução

Até aqui tratou-se da espécie fóssil, praticamente independente do tempo, o que não é fácil para um paleontólogo. Com efeito, a característica fundamental da Paleozoologia (ou da Paleobiologia) é a introdução da nova dimensão chamada tempo.

O estudo dos fósseis permite entender as modalidades da evolução, as quais, confrontadas com os resultados

<sup>4</sup> Até recentemente, a maior parte dos especialistas considerava que a *especiação simpátrica*, isto é, a especiação sem isolamento geográfico, representava o principal "motor" da especiação; no entanto, Mayr (1974) mostrou bem a importância dominante da teoria da *especiação geográfica* nesta questão da multiplicação do número de espécies, considerando-a uma das teorias-chave da biologia evolutiva.

obtidos a partir da genética de populações, permitem melhor compreender os mecanismos da especiação, base das teorias modernas da evolução.

A Paleozoologia põe claramente em evidência dois tipos fundamentais de especiação, que intervêm alternativa ou concorrentemente para dar origem a formas novas; são eles a **evolução sequencial** ou **anagênese** e a **evolução divergente** ou **cladogênese**, que constituem a base da teoria sintética<sup>5</sup> (ou gradualista) da evolução, enunciada com base em trabalhos fundamentais do geneticista T. Dobzhansky<sup>6</sup>, do biólogo e ecologista J. Huxley<sup>7</sup>, do zoólogo especialista em sistemática E. Mayr<sup>8</sup>, do paleontólogo G. Simpson<sup>9</sup> e do zoólogo B. Rensch<sup>10</sup> (Chaline, 1999, 2006).

<sup>5</sup> Também designada, por alguns autores, como *neodarwinismo*. No entanto, Devillers & Tintant (1996) não concordam com esta designação, uma vez que, se é verdade que a teoria vai buscar as suas origens ao pensamento de Darwin, ela não ficou prisioneira do darwinismo original; ela incorporou dados novos e pôs, mesmo, em causa, alguns dos seus conceitos fundamentais.

<sup>6</sup> Theodosius Grigorevich Dobzhansky (1900-1975), de origem russa, trabalhou em Kiev e em Leninegrado, antes de migrar, em 1927, para os Estados Unidos, onde ensinou nas Universidades de Columbia, de Nova Iorque e da Califórnia; tendo trabalhado sobre as variações genéticas de *Drosophila pseudoobscura* Frolova & Astaurov, 1929, publicou, em 1937, a obra *Genetics and the Origin of Species*, considerada como o resultado final da fase experimental e ecológica da genética de populações e o início da teoria sintética da evolução (Blanc, 1982; Chaline, 2006).

<sup>7</sup> Julien Sorel Huxley (1887-1975), apaixonado pela ornitologia, estudou em Eton e Oxford e iniciou-se no estudo da embriologia e dos protozoários. Em 1910 é professor na Universidade de Oxford e em 1912 no Instituto Rice no Texas; após a guerra regressa a Oxford e daí, em 1925, vai para o King's College de Londres. Na sua *Evolution, The Modern Synthesis* (1942), o segundo livro fundamental da teoria sintética, desenvolveu uma síntese evolutiva, apoiando-se na teoria da selecção natural de R. A. Fischer, J. B. S. Haldane e S. G. Wright, centrada na espécie e suas variações geográficas, na especiação e nas tendências evolutivas. Teve papel importante na criação da UNESCO, de que foi, em 1946, o primeiro secretário geral e foi o fundador do World Wildlife Fund (WWF) (Blanc, 1982; Chaline, 2006).

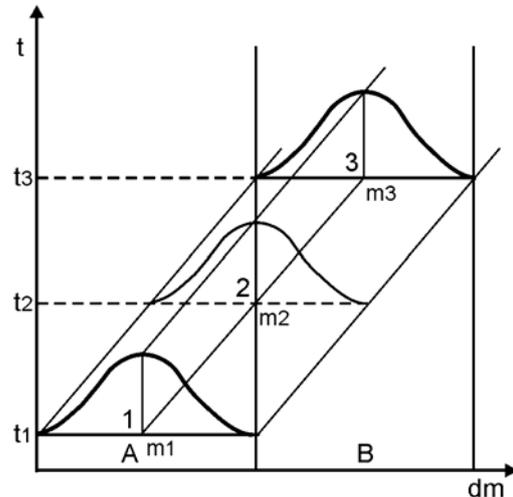
<sup>8</sup> Ernst Walter Mayr (1904-2005), nascido em família alemã apaixonada pela observação de pássaros, iniciou as suas pesquisas em Greifswald e, depois, em Berlim, sobre a simbiose destes com microrganismos vegetais. Em 1930 emigrou para os Estados Unidos, indo trabalhar, como ornitologista especialista em sistemática, para o Museu de História Natural de Nova Iorque e em 1953 é professor da Universidade de Harvard. A partir de 1930 recolheu e estudou aves de mais de 3 000 espécies, particularmente de ilhas do Pacífico Sul (Papua-Nova Guiné, Salomão, ...). Em 1942 publicou a *Systematics and origin of species*, com prefácio de T. Dobzhansky, o terceiro livro fundamental da teoria sintética (Blanc, 1982; Chaline, 2006), centrado sobre a espécie e suas subdivisões, onde definiu as regras da nova sistemática de populações. O seu livro *Animal species and evolution* (1963) foi considerado por muitos o livro mais importante desde "A origem das espécies" de Darwin. Foi autor de mais de 600 publicações incluindo 25 livros de síntese.

<sup>9</sup> George Gaylord Simpson (1902-1984) estudou na Universidade do Colorado (1918-1923) e doutorou-se na Universidade de Yale em 1926. Com sólida preparação científica de paleontologia e de biologia, dirigiu o Museu de História Natural de Nova Iorque e foi professor nas Universidades de Columbia (1945-1959), de Harvard (1959-1980) e do Arizona (1970-1984). O seu livro *Tempo and Mode in Evolution* (1944), um dos alicerces do neo-darwinismo e muito inovador em paleontologia, é considerado o quarto livro fundamental da teoria sintética; ele constitui uma tentativa de síntese da paleontologia e da genética. Com efeito, foi Simpson quem introduziu, em obra até aí de biólogos, a dimensão tempo; por um lado, compatibilizou a construção dos biólogos do presente com as observações dos paleontólogos, biólogos do passado, por outro, pôs em evidência as modalidades de intervenção dos processos evolutivos (Devillers & Tintant, 1996).

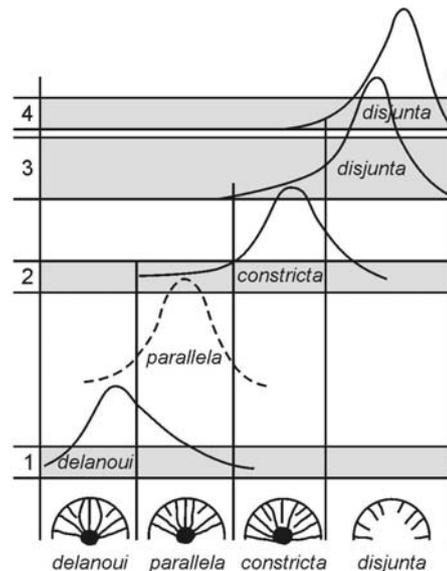
<sup>10</sup> Bernhard Rensch (1900-1990) foi o autor dos termos anagênese e cladogênese.

#### 4.1 Evolução sequencial ou anagênese (=especiação por transformação progressiva ou especiação filética in Roger, 1976) (fig. 10)

Quando é possível seguir, numa série geológica fossilífera tão contínua quanto possível, a evolução de uma mesma linhagem em período de tempo significativo, observa-se, muitas vezes, modificação regular e progressiva das sucessivas populações. A média e o conjunto da curva de distribuição deslocam-se sob o efeito de uma translação; observa-se, assim, no decurso do tempo, escorregamento progressivo do conjunto e, a certa altura, as duas populações extremas não têm qualquer elemento comum.



**Fig. 10** – Espécies sucessivas de uma linhagem evoluindo por anagênese (Tintant, 1966). Cada população (1-3), correspondendo às intersecções da linhagem com o tempo ( $t_1$  a  $t_3$ ), está materializada por uma curva de Gauss que exprime a variação morfológica  $dm$ . As populações 1 e 3 podem ser consideradas como duas espécies distintas (A e B); a população intermédia (2) corresponde a uma subespécie heterócrona intermédia entre A e B.



**Fig. 11** – Evolução anagênética de *Zaphrentis delanoui* Carruthers, 1910 do Carbonífero do Reino Unido (Sylvester-Bradley, 1958, modificado). Em ordenadas assinalam-se os diferentes níveis ricos de polípeiros (1 – Cemenstone; 2 – Lower Limestone; 3 – Upper Limestone; 4 – Millestone Grit); os intervalos entre estas unidades são proporcionais à espessura das camadas intercalares sem polípeiros.

Em evolução deste tipo não existe qualquer corte natural, qualquer descontinuidade genética. Por convenção, admite-se que quando duas populações diferem suficientemente para que a maior parte dos indivíduos que as compõem (95%) possam ser distinguidos, elas podem ser consideradas como espécies distintas. É o que está representado na figura 10, em que as populações 1 e 3 correspondem a duas espécies distintas (A e B) e a população 2 a uma subespécie heterócrona (=subespécies cronológicas in Newell, 1947; =espécies sucessivas in Imbrie, 1957; =transients in Tintant, 1972, 1980; =transient species da maioria dos autores de língua inglesa; =cronospécies dos autores franceses e ingleses). **A anagénesse não implica, assim, qualquer multiplicação do número de espécies, mas apenas uma transformação destas.**

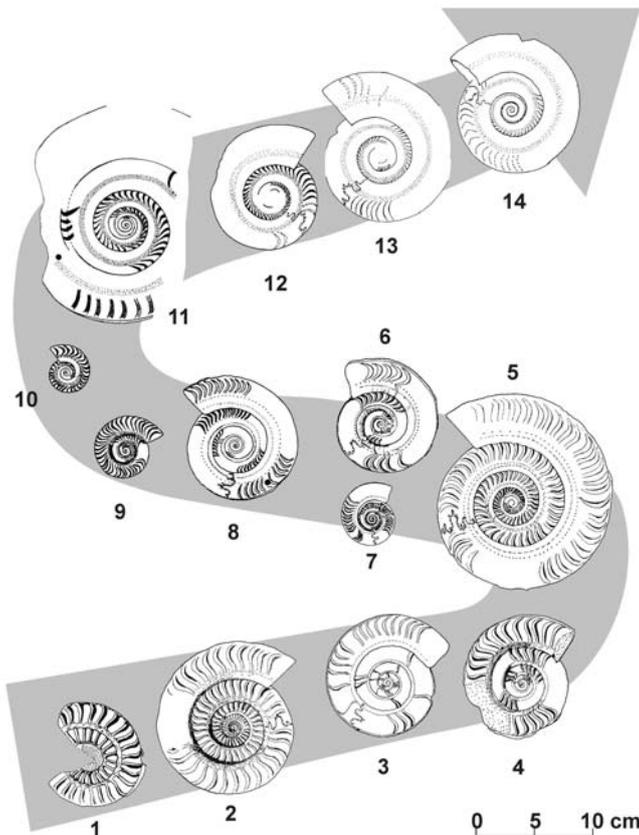
No entanto, na prática, o problema do paleontólogo não é o de procurar onde colocar os limites entre as espécies numa série contínua, mas sim o de procurar as ligações existentes entre as populações separadas no espaço e no tempo.

Outro problema que se depara ao paleontólogo, já anteriormente citado, é o carácter essencialmente descontínuo da sedimentação; não apenas as camadas fossilíferas podem estar separadas por outras estéreis, como também são comuns lacunas de sedimentação, de maior ou menor dimensão. Pode, assim, observar-se uma descontinuidade entre duas populações sucessivas, o que dá a impressão

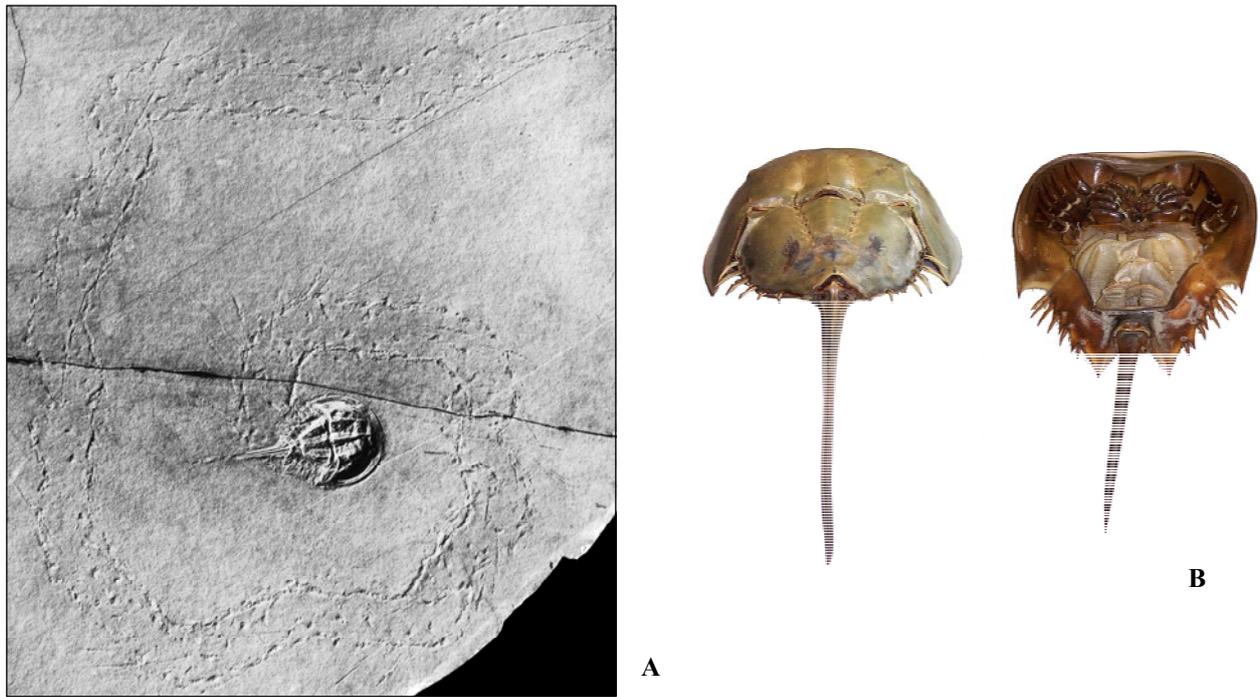
de salto brusco, quando apenas existe uma ausência de formas intermediárias entre duas populações mais ou menos diferentes.

Esta modalidade de evolução é uma das mais frequentes e melhor conhecidas; exemplos podem ser citados em vários grupos fósseis, dos foraminíferos aos celenterados, dos equinodermes aos bivalves, dos braquiópodes aos cefalópodes, para já não falar de vertebrados onde os exemplos mais interessantes são dados por roedores e equídeos.

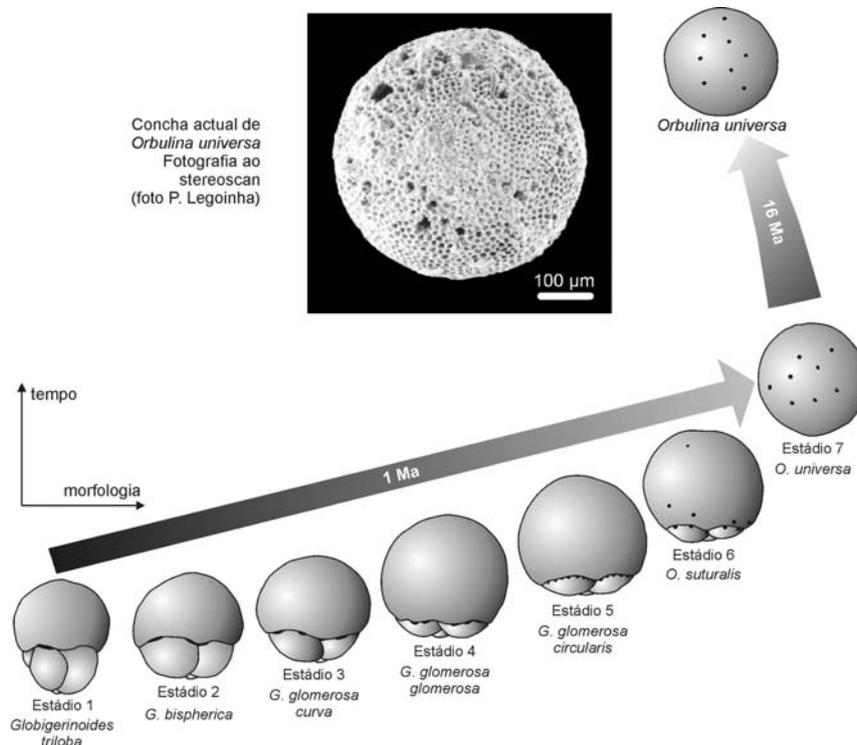
Exemplo clássico é o da evolução dos Tetracoralários do Carbónico Inferior do Reino Unido (Sylvester-Bradley, 1958); ocorrem aí quatro níveis fossilíferos ricos de *Zaphrentis delanouei* Carruthers, 1910, separados por camadas mais ou menos espessas sem polípeiros (fig. 11). O estudo da evolução destas formas mostra claramente que os quatro tipos morfológicos, durante muito tempo descritos como espécies distintas, correspondem a estádios sucessivos de uma mesma espécie cronológica, materializando bem uma evolução anagenética; as diferenças de composição entre as sucessivas populações são tanto mais fracas quanto mais próximos estratigraficamente estão os níveis que as contém. Entre os níveis 1 e 2, separados por espessa série sem polípeiros, as diferenças estão mais bem marcadas e correspondem apenas à ausência do tipo heterócrono *paralela*, intermédio entre os tipos *delanouei* e *constricta*.



**Fig. 12** – Evolução anagenética dos *Hildoceratidae* do Toarciano Médio do Poitou, França (topo da Zona de Serpentinus a base da Zona de Variabilis, horizontes VI a XII) (Gabilly, 1976). O tempo geológico está simbolizado por flecha sigmoidal a cinzento. O fim do fragmacone das conchas de amonites está assinalado por círculo a preto. Os sulcos laterais estão representados por espiral linear (a pontuado), quando são pouco marcados (5 a 8); nos indivíduos com sulco lateral bem marcado ele está representado por estreita banda espiral (a cinzento) (9-14). **1** – *Orthildaites douvillei* (Haug) (horizonte VI); **2** – *O. douvillei* (Haug) (hor. VI); **3** – *Hildoceras sublevisoni* Fucini (hor. VII); **4** – *H. caterinii* Merla (hor. VII); **5-6** – *H. tethysi* Géczy (topo do hor. VII); **7-8** – *H. lusitanicum* Meister (hor. IX); **9** – *H. apertum* Gabilly (base do hor. X); **10-12** – *H. bifrons* (Bruguière) morf. *quadratum* Prinz (hor. X); **13** – *H. bifrons* (Brug.) morf. *angustisiphonatum* Prinz (hor. X); **14** – *H. semipolium* (Buckman) (hor. XI - XII).



**Fig. 13** – A) Pista de agonia de límulo [*Kouphichnium walchi* (Desmarest, 1822)] em camada de calcário litográfico do Jurássico Superior de Solnhofen (foto de exemplar exposto no Museum beim Solenhofer Aktien-Verein, Maxberg, Alemanha; carapaça com 6 cm). B) Límulos actuais [*Limulus polyphemus* (Linnaeus, 1758)], também chamados caranguejos-ferradura, recolhidos, em Maio de 2008, na Edisto Island, Carolina do Sul, EUA (fotos gentilmente cedidas por Jo O’Keefe); a carapaça da esquerda tem 30 centímetros de comprimento. Trata-se de forma pancrónica, uma vez que a sua organização geral não parece ter-se modificado desde há centenas de milhões de anos.



**Fig. 14** – Origem e evolução da linhagem de *Orbulina universa* d’Orbigny, 1839, foraminífero que se individualizou progressivamente, por evolução anagenética, a partir de *Globigerinoides triloba* (Reuss, 1850), no Miocénico Médio, em período de tempo relativamente curto (cerca de 1 MA); a partir daí, e até a actualidade, durante cerca de 16 MA, ela apresenta-se como forma estável (Magniez *in* Chaline, 1983, modificado). As formas que representam os diferentes estádios de evolução são consideradas como táxones próprios, existindo mesmo formas intermediárias entre eles. O exemplar figurado foi recolhido na sequência deposicional S1, da divisão VIa do Serravaliano (~14Ma) da praia do Penedo Norte (Península de Setúbal, Portugal) (Legoinha, 2001) (foto gentilmente cedida por P. Legoinha).

É importante referir aqui que as taxas de evolução podem ser muito diferentes, em função dos grupos considerados. Alguns evoluem muito rapidamente (*Hildoceratidae* do Toarciano do Poitou (França) com 27 horizontes em 5 MA, portanto menos de 200 000 anos para cada espécie-índice) (Gabilly, 1976) (fig. 12), pelo que, qualquer pequena lacuna nas informações de campo, traduz-se imediatamente pela impressão de saltos bruscos (tipogénese e formas taquitélicas); pelo contrário, outras evoluem tão lentamente que parece haver uma quase total paragem na evolução (estasigénese e formas braditélicas). A este último processo se deve a sobrevivência na época actual de grupos arcaicos como os limulos [*Limulus polyphemus* (Linnaeus, 1758), fig. 13], *Nautilus* sp. e coelacantos (*Latimeria chalumnae* Smith, 1939).

Num mesmo grupo, numa mesma linhagem, as velocidades de evolução podem modificar-se e variar consideravelmente no decurso da sua história; a fases de evolução rápida podem suceder-se, bruscamente, fases de evolução lenta (fig. 14), paragens, ou mesmo evoluções negativas, isto é, o regresso a estádios passados.

A evolução de populações de *Kosmoceras* sp. mostra a existência, no Caloviano Médio de França, de formas inicialmente com diâmetros com pouco mais de 50 mm, as quais, no decurso da Zona de Jason, podem atingir cerca de 130 mm (fig. 15). Na Zona de Coronatum, após fase de cladogénese, verifica-se, nas novas formas que aparecem, paragem ou diminuição do tamanho dos indivíduos adultos, que podem atingir os valores da base do Caloviano Médio. Pelo menos numa linhagem (11-12 in fig. 15) novo crescimento se segue a fase de diminuição. Variações paralelas observam-se, neste mesmo grupo, para outros caracteres, particularmente a forma da secção e a ornamentação da câmara de habitação (Tintant, 1980).

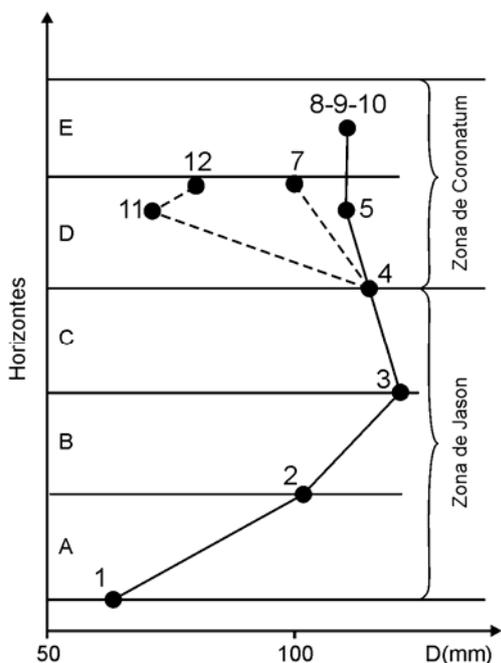


Fig. 15 – Variação do diâmetro máximo da concha em diferentes espécies (1 a 12) de linhagens sucessivas de *Kosmoceras* sp. no decurso do Caloviano Médio (Zonas de Jason e de Coronatum) de França (Tintant, 1980, modificado).

Estes factos opõem-se à hipótese de desenvolvimento regular, ontogénico, da evolução, orientado de modo preciso por factores internos; eles evocam, assim, muito mais a procura constante de um equilíbrio entre o meio interno comandado pela estrutura genética da população e o meio externo, constantemente equilibrado pelo jogo da selecção.

Estes exemplos servem também para mostrar que, em numerosos casos de evolução sequencial ou anagénesse, se observa a reversibilidade de certos caracteres. Este facto não se opõe em nada à lei da irreversibilidade da evolução, a qual se aplica às espécies, para o conjunto dos seus caracteres, e não sobre cada um dos biocaracteres considerados isoladamente.

Do ponto de vista genético a anagénesse parece corresponder, de facto, ao jogo da selecção direccional, como ela se manifesta na natureza actual; exemplos interessantes são os da adaptação de certos insectos ao DDT e de certas bactérias aos antibióticos<sup>11</sup>, ou o melanismo das borboletas nas zonas industriais da Europa ocidental (Ford, 1971; Tintant, 1987b; Devillers & Tintant, 1996; Chaline & Marchand, 2002).

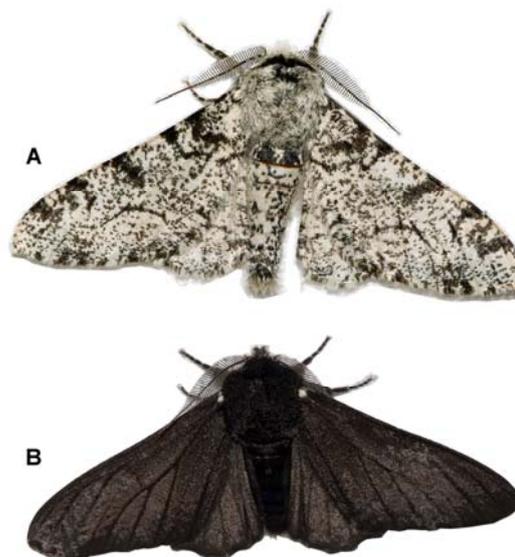


Fig. 16 – Diferentes formas da traça ou falena da bétula [*Biston betularia* (Linnaeus, 1758)]. A – morfótipo *typica*; B – morfótipo *carbonaria* (Ford, 1971) (fotos gentilmente cedidas por Olaf Leilinger).

Este último caso foi particularmente estudado na Grã-Bretanha, com populações de traças (também conhecidas por mariposas ou falenas) da bétula [*Biston betularia* (Linnaeus, 1758)], borboletas nocturnas com asas brancas salpicadas de preto (fig. 16). Até 1848 só o morfótipo *typica* foi assinalado; nessa altura, R. Edleston identificou um indivíduo melânico na região de

<sup>11</sup> A utilização generalizada de antibióticos na medicina hospitalar tem levado ao aparecimento de novas bactérias, cada vez mais resistentes, particularmente abundantes nos meios hospitalares. Este facto tem provocado o ressurgimento de doenças como a tuberculose, que já não pode ser tratada com os antibióticos clássicos; assim, têm de se utilizar, em conjunto, vários antibióticos de tipos diferentes uma vez que a probabilidade de aparecimento simultâneo de várias “mutações de resistência” é quase nula por parte das bactérias (David & Samadi, 2006).

Manchester mas, alguns decénios depois, o morfótipo *carbonaria* tinha conquistado os biótopos do morfótipo *typica* nas zonas industriais, enquanto que este persistia sobretudo em zonas rurais. A mutação *carbonaria*, dominante, além da vantagem do mimetismo, apresentava mortalidade larvar reduzida e conferia aos indivíduos adultos melhor resistência à poluição. Nas zonas industriais, nos troncos enegrecidos pelos fumos das fábricas, o morfótipo *typica*, bem visível, era presa fácil para os predadores; pelo contrário, nas zonas rurais, a coloração destes indivíduos era semelhante à dos troncos das bétulas.

As modificações progressivas das espécies realizam-se, assim, sob a acção de variações do meio exterior; mas este último, em vez de agir directamente sobre o organismo, como pensavam os "lamarckistas", não intervem, senão indirectamente, por meio da selecção.

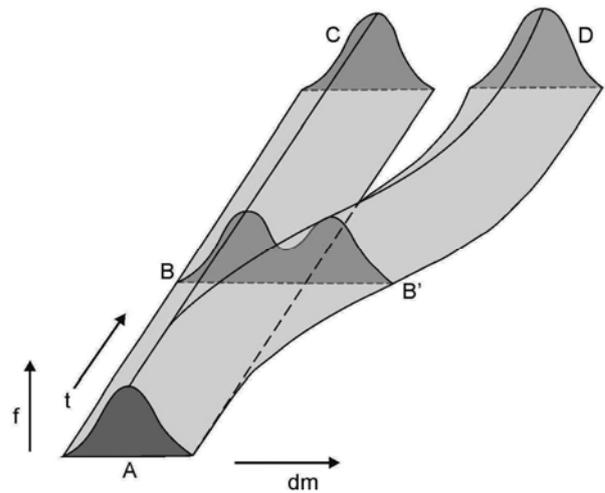
Esta concepção, baseada sobre a experiência da genética de populações, permite compreender porque é que grupos zoológicos vizinhos, colocados perante idênticas condições de vida, podem ter, em certos momentos da história geológica, destinos completamente diferentes.

Porque é que as amonites desapareceram no limite Cretácico-Terciário, enquanto outros cefalópodes (nautilus, lulas, ...), cujo modo de vida que parece ser perfeitamente idêntico, atravessam (sem problemas?) este momento crucial da vida na Terra? Os destinos radicalmente opostos que tiveram serão devidos a importante diferença nas respectivas estruturas genéticas (Tintant, 1980), ou apenas a uma diferença de regime alimentar, marcada pelo desaparecimento do fitoplâncton, principal (?) alimento das amonites (com aparelho mastigador não calcificado), enquanto que os nautilus, com aparelho calcificado, seriam carnívoros (Thierry, 1987)?

Mais recentemente, Landman (2005) admite ligação entre a extinção das amonites e a de várias espécies de plâncton, devidas provavelmente a modificações da química das águas superficiais oceânicas após os impactos meteoríticos do final do Cretácico. Para este autor, as amonites, que possuíam conchas externas pequenas, deveriam ter uma fase inicial de vida (semanas? meses?) pseudolarvar no seio do plâncton, bem diferente da dos nautilus, com concha mais espessa e ovos nitidamente maiores, que deveriam viver perto dos fundos marinhos; por seu lado, as lulas (e organismos próximos), que não possuem concha calcária, teriam também uma fase inicial de vida planctónica como as amonites. Pode, assim, pensar-se que terá sido a modificação do quimismo das águas que terá dificultado/impedido o crescimento das conchas das amonites, e levado à sua extinção.

#### 4.2. *Evolução divergente ou cladogénese* (=especiação por divisão de uma espécie em duas novas espécies ou especiação evolutiva in Roger, 1976) (fig. 17)

Esta segunda modalidade fundamental da evolução consiste na divisão de uma população primitivamente contínua, em duas ou mais, separadas por uma barreira que limita ou suprime as trocas genéticas e permite evolução divergente. Se a divergência assim criada é suficiente as duas populações podem deixar de ser interfecundas, dando lugar a verdadeiras espécies ou *clades* (C e D in fig. 17).

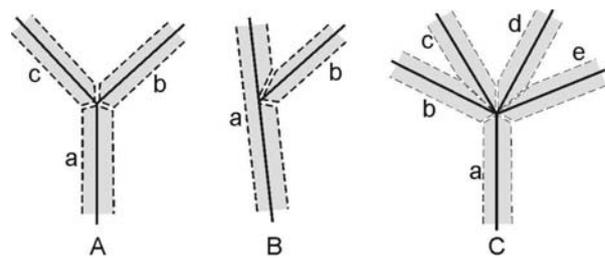


**Fig. 17** – Esquema de evolução por cladogénese (Tintant, 1972). No decurso do tempo, o aparecimento de uma possível barreira vai originar, no seio da espécie A, a individualização de duas populações divergentes, originando inicialmente as subespécies B e B', e, depois, duas espécies distintas (C e D).

**dm** – variação morfológica; **f** – frequência; **t** – tempo.

No seu conjunto as modalidades deste fenómeno podem ser várias:

- Uma *cladogénese simétrica*, na qual dois clades novos divergem a partir de uma origem comum; cada um (b e c in fig. 18A) pode ser considerado como uma nova espécie, diferente da inicial (a in fig. 18A).
- Uma *cladogénese assimétrica* (=especiação por colonização in Roger, 1976), em que a espécie inicial se prolonga sem modificação e se assiste à divergência de um novo ramo lateral (clade), que dá lugar a uma nova espécie (b in fig. 18B).
- Uma *radiação adaptativa*, quando numerosos clades aparecem quase simultaneamente em determinado momento, originando verdadeira explosão da forma primitiva (fig. 18C).



**Fig. 18** – Diferentes modalidades de evolução por cladogénese (Tintant, 1966, modificado). **A** – cladogénese simétrica; **B** – cladogénese assimétrica; **C** – radiação adaptativa.

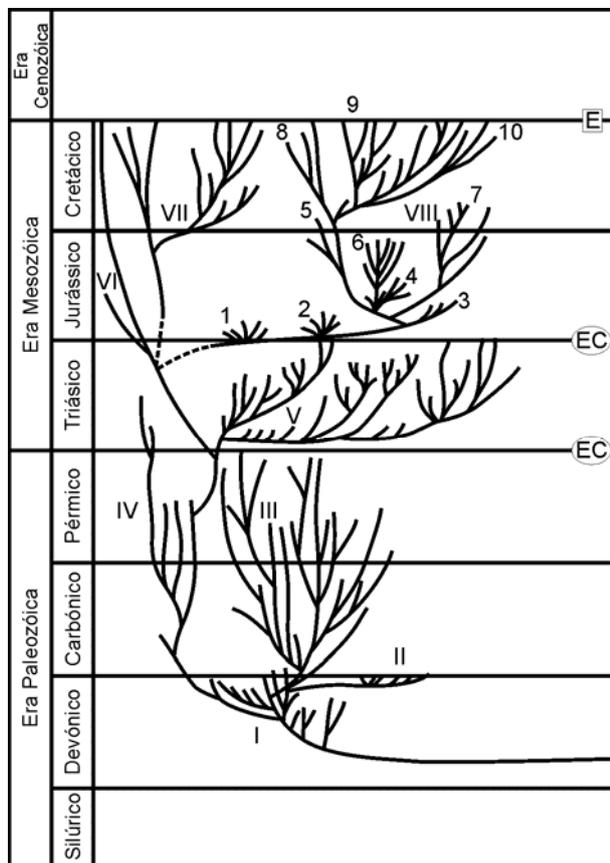
Para se manifestar, a cladogénese precisa de três condições essenciais:

1. *A existência de uma barreira eficaz que isole os fragmentos disjuntos de uma população primitivamente contínua* – O isolamento geográfico, cujo papel é fundamental na natureza actual (Mayr, 1974), é, sem dúvida, um dos factores predominantes da cladogénese. A sua individualização no seio de populações fósseis nem sempre é fácil, pelas mesmas razões que tornam difícil o estudo do politípismo.

Além dos factores geográficos, parece que qualquer outra barreira eficaz, seja ela de origem ecológica, etológica, genética ou outra, pode conduzir a cladogéneses, se ela implicar isolamento eficaz e prolongado.

2. *A existência de diferenças genéticas entre populações isoladas* – Esta condição não é absolutamente necessária, porque a acção da selecção sobre populações com a mesma composição genética, mas colocadas em meios ambientes diferentes, pode ser suficiente para criar divergências consideráveis. No entanto, ela facilitará e acelerará certamente o fenómeno.

3. *A existência de condições ambientais diferentes nas zonas ocupadas pelas novas populações disjuntas* – Trata-se de condição absolutamente indispensável; se o isolamento é necessário para permitir a cladogénese, somente as variações ecológicas vão originar a divergência de dois ou mais grupos assim disjuntos, segundo os mecanismos que são os da anagénese.

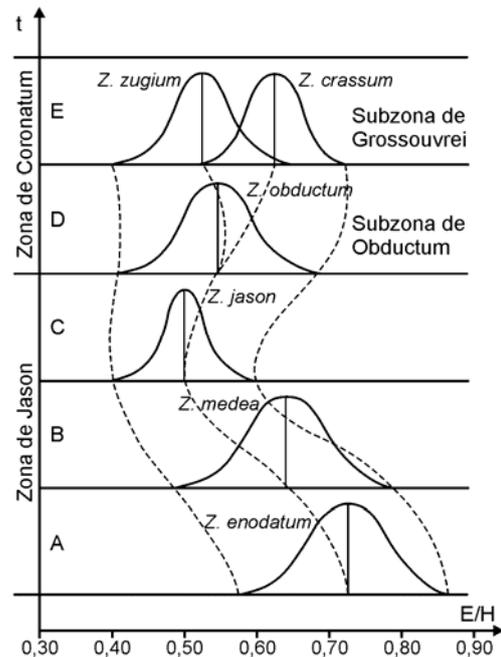


**Fig. 19** – Evolução dos Ammonoidea durante as Eras Paleozóica e Mesozóica (Kennedy *in* Hallam, 1977; Tintant, 1985, modificado). Os números romanos indicam as principais subordens (I. Anarcestina; II. Clymeniina; III. Goniatitina; IV. Prolecanitina; V. Ceratitina; VI. Phylloceratina; VII. Lytoceratina; VIII. Ammonitina) e os números árabes as superfamílias (1. Psilocerataceae; 2. Eoderocerataceae; 3. Hildocerataceae; 4. Hammatocerataceae; 5. Haplocerataceae; 6. Stephanocerataceae; 7. Perisphinctaceae; 8. Desmocerataceae; 9. Hoplitaceae; 10. Acanthocerataceae). De assinalar dois grandes momentos de modificações drásticas, um no final do Pérmico e outro no final do Triásico, seguidos inicialmente por fases de “explosão” cladogenética (EC) e, depois, por evoluções mais lentas, essencialmente anagenéticas; no final do Cretácico dá-se o desaparecimento ou extinção (E) deste grupo fóssil.

Devido à sua rapidez, o fenómeno cladogenético é difícil de observar em Paleozoologia, particularmente na fase inicial. Normalmente só se dá conta dele um pouco tardiamente, quando os novos clades se encontram bem desenvolvidos e atingem nível taxinómico igual ou superior à espécie. Daqui o papel importante que certos autores lhe atribuem na origem das categorias superiores.

Exemplo clássico é dado pela evolução dos Ammonoidea onde se podem marcar dois instantes de explosão cladogenética, a primeira no final do Pérmico e outra no final do Triásico, com o aparecimento de novas subordens ou novas superfamílias, a que se seguem fases de evolução mais lenta (fig. 19). A regressão que, no final do Triásico, a nível mundial, originou, sem dúvida, importante redução da plataforma continental, na qual viviam a maioria destas formas, provocou crescimento considerável da taxa de selecção, conduzindo rapidamente ao desaparecimento da maior parte das amonites. Aquando da transgressão liásica, pelo contrário, uma imensa plataforma continental abriu-se, e numerosos nichos ecológicos livres foram sendo progressivamente colonizados pelos raros sobreviventes da fauna triásica; as amonites diversificam-se aí rapidamente e dão origem a uma panóplia de formas novas.

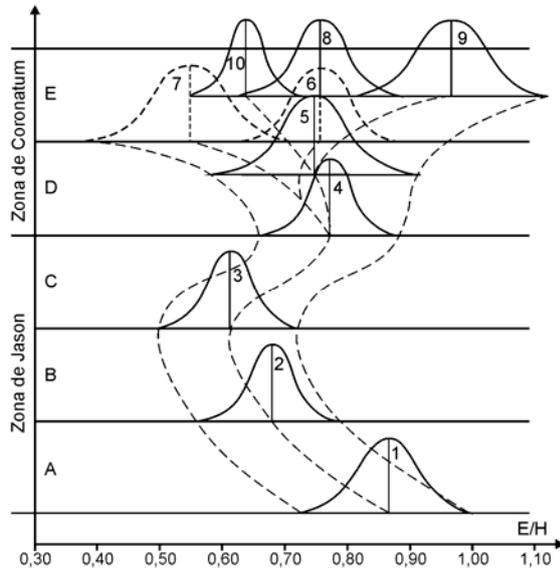
Assim, pode dizer-se que **uma cladogénese inicia-se de modo muito modesto e tímido, a partir do isolamento de uma população no seio de uma espécie.**



**Fig. 20** – Evolução da forma da secção na linhagem de *K. (Zugokosmoceras)* sp. no Caloviano Médio (Tintant, 1963, modificado). Após evolução anagenética durante a Zona de Jason, a espécie *K. (Z.) obductum* (Buckman) dá lugar, por cladogénese, a duas espécies com distribuição geográfica diferente, *K. (Z.) zugium* (Buck.) e *K. (Z.) crassum* Tintant. A-E – horizontes estratigráficos sucessivos.; E/H – índice de espessura da secção.

A análise da evolução de populações de *Zugokosmoceras* sp. do Caloviano Médio de França permite pôr em evidência certas cladogéneses cujo determinismo parece poder ser de ordem geográfica. Após evolução puramente

anagenética, bem conhecida em toda a Europa ocidental desde a Zona de Jason até a parte média da Zona de Coronatum, estas formas sofrem fase de cladogénese. A espécie *Z. obductum* (Buckman), com larga expansão geográfica desde o Reino Unido até o Mediterrâneo e desde o Poitou à Polónia, dá origem a duas espécies distintas, com repartição geográfica nitidamente diferente; por um lado, *Z. zugium* (Buck.), limita-se exclusivamente à parte ocidental da área de distribuição de *Z. obductum* (Buck.), desde o Reino Unido até o Poitou, por outro, *Z. crassum* Tintant encontra-se apenas para Leste, do Jura ao Cáucaso (Tintant, 1963; fig. 20).



**Fig. 21** – Variação da forma da secção, expressa pelo índice de espessura (E/H), na linhagem de *K. (Kosmoceras) s.s.*, no decurso do Caloviano Médio (Tintant, 1963). Em cada nível estratigráfico (A-E) as curvas de distribuição das espécies 1 a 10 foram construídas com os valores reais das médias e desvios-padrão. Como no exemplo anterior, à evolução anagenética durante a zona de Jason (níveis A a C) segue-se fase cladogenética durante a zona de Coronatum (nível D, particularmente). 1. *K. planicerclus* (Buckman); 2. *K. nodosum* Callomon; 3. *K. baylei* Tintant; 4. *K. bigoti* R. Douvillé; 5. *K. pollucinum* Teisseyre; 6. *K. castorinum* Tint.; 7. *K. grossouvrei* R. Douv.; 8. *K. fibuliferum* (Buck.); 9. *K. bizeti* R. Douv.; 10. *K. trinode* (Buck.)

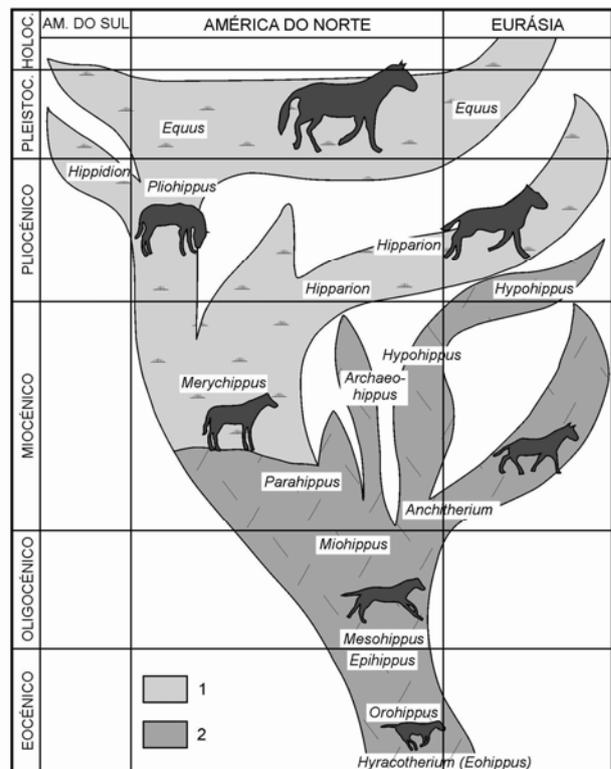
Ao mesmo tempo, no ramo paralelo de *Kosmoceras s.s.*, afectado também por fenómenos de cladogénese, não há qualquer evidência de repartições geográficas diferentes (*Ibid.*; fig. 21); as novas espécies são, mesmo, em grande parte simpátricas. Se o isolamento geográfico tem papel bastante importante na cladogénese, ele não é o único em causa, os factores ecológicos intervêm também, seguramente.

Cladogénese de origem aparentemente ecológica parecem ser as produzidas, por exemplo:

- a) No início do Miocénico, na história dos Equídeos (fig. 22), com o aparecimento do género *Merychippus*, cujos indivíduos se adaptam a um novo ambiente de estepe (corrida em meio aberto), com regime alimentar feito de gramíneas, particularmente pelo desenvolvimento de molares hipsodontes munidos de cimento, e que contrastam com as formas anteriores – desde *Hyracotherium (=Eohippus) sp.*

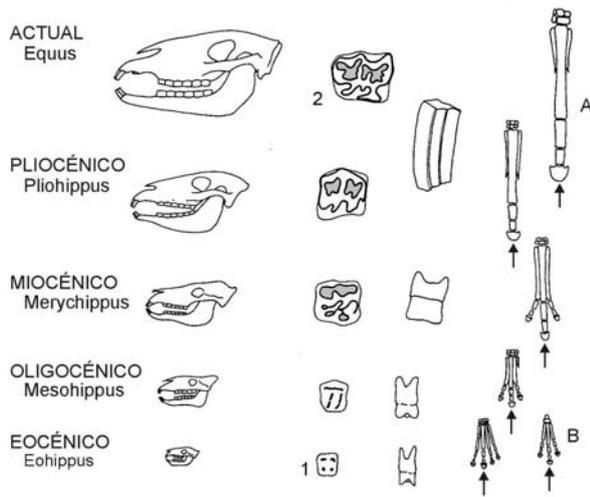
até *Mesohippus sp.*, adaptadas à vida em floresta (corrida em meio fechado), comedores de folhas, e com dentes baixos, braquiodontes e desprovidos de cimento (fig. 23). Nesta linhagem evolutiva clássica<sup>12</sup>, bem conhecida nos Estados Unidos pela sucessão de oito géneros desde *Eohippus* até *Pliohippus*, as principais transformações afectaram o tamanho dos indivíduos, as proporções da cabeça, o encéfalo, a dentição e os membros (Edinger, 1948; Gregory, 1951; Babin, 1971; Lehman, 1973; Roger, 1976; Storer *et al.*, 1977; Blanc, 1982; Lethiers, 1998; Chaline & Marchand, 2002; Lecoindre, 2009). Segundo G. Simpson as tendências desta linhagem não emanam de uma tendência imanente ao aperfeiçoamento (ortogénese) mas sim à manutenção da selecção natural na mesma direcção; daqui, as modificações progressivas, particularmente dos dentes e das patas (Blanc, 1982).

- b) No Cretácico Superior (Turoniano-Senoniano) do Sul do Reino Unido, com a evolução de populações de *Micraster sp.* (ouriço spatangóide). A linhagem principal (*M. leskei* – *M. cortestudinarium* – *M. coranguinum*), que apresenta evolução anagenética lenta, sugere forte adaptação a vida endobentónica; deste tronco destaca-se, por cladogénese, na base do Senoniano, *M. (Isomicraster) senonensis* (Lambert, 1895), forma que parece mais adaptada a modo de vida bentónico (Kermack, 1954) (esta espécie é atribuída actualmente ao género *Gibbaster* Gauthier, 1887).



**Fig. 22** – Filogenia dos Equídeos (Simpson *in* Babin, 1971, modificado). 1 – comedores de ervas; 2 – comedores de ramos.

<sup>12</sup> Esta linhagem, apresentada na maior parte dos textos de biologia evolutiva, é considerada, no entanto, por alguns autores (Simpson, 1953; Denton, 1992) como parcialmente apócrifa.



**Fig. 23** – Esquema que mostra, na evolução dos Equídeos, as principais transformações que afectaram as proporções dos ossos da cabeça, os caracteres da dentição e os membros (alongamento e redução numérica dos dedos) (Babin, 1971, modificado). 1 – molares braquiodontes (baixos); 2 – molares hipsodontes (altos); A – pé elástico (*pied à ressort*); B – pé “mole” (*pied à coussinet*); a seta indica o astrágalo.

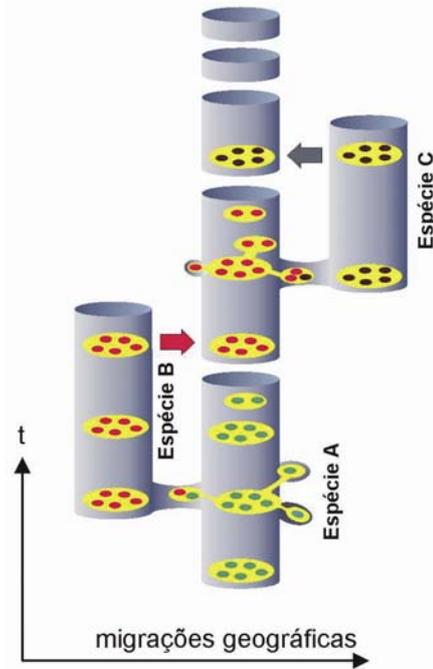
É perfeitamente injustificado, como o fazem certos autores, opor a anagénesse, processo microevolutivo jogando a nível da espécie, à cladogénese, processo macroevolutivo responsável pela origem das categorias taxinómicas superiores à espécie. Na realidade, estas duas modalidades evolutivas operam inicialmente a nível infraespecífico e este facto tenderia a confirmar que os mecanismos implicados no aparecimento das grandes categorias não difere fundamentalmente dos que presidem à origem das espécies.

**A cladogénese parece muito mais eficaz e rápida do que a anagénesse**, mas, na realidade, verifica-se que as duas modalidades estão estreitamente ligadas, e são muito mais complementares do que opostas. A anagénesse sozinha seria incapaz de explicar a multiplicidade dos *taxa* que compõem actualmente o mundo vivo, mas a cladogénese sozinha não podia por si só explicar a evolução.

### 5. A teoria dos equilíbrios pontuados ou intermitentes

Com o seu carácter multidisciplinar, a teoria sintética ou gradualista (*vide* & 4) apresentava-se aos paleontólogos como o único modelo evolutivo. Todos os exemplos estudados não visavam senão a sua confirmação e certas observações, que podiam ser contraditórias ao “dogma gradualista”, eram deliberadamente ignoradas. Por exemplo, os “períodos de estabilidade evolutiva” (*stases*), reconhecidos particularmente pelos estratígrafos, foram muitas vezes ignorados pelos evolucionistas, ao mesmo tempo que os “saltos evolutivos” eram sistematicamente interpretados como “lacunas faunísticas”. Assim, só as observações gradualistas eram tidas em consideração e a tendência era a da procura das “formas intermédias”, os exemplos reclamados por C. Darwin (David & Laurin *in* Chaline, 1983).

Foi como reacção a esta situação que S. J. Gould<sup>13</sup> e N. Eldredge apresentaram interpretação mais objectiva dos mesmos elementos paleontológicos, uma vez que, segundo eles, estes mostravam poucos exemplos demonstrativos da evolução gradualista; além disso, consideravam que esta era aplicada, muitas vezes, dogmaticamente, pelos defensores da teoria sintética. Ora, o registo dos elementos paleontológicos é essencialmente eventual, irregular e descontínuo, devido às condições de sedimentação; assim, baseando-se em trabalhos sobre trilobites da espécie *Phacops rana* do Devónico Médio do Estado de Nova Iorque e gasterópodes pulmonados (*Poecilozonites bermudensis zonatus*) das séries quaternárias das Bermudas, propuseram modelo alternativo ao do gradualismo filético, tendo constatado que as espécies ficavam em estabilidade (*stase*) durante milhões de anos, em equilíbrio com o seu meio ambiente, e que este equilíbrio era interrompido por acontecimentos raros de formação de novas espécies, mas rápidos à escala geológica (Eldredge & Gould, 1972; Gould & Eldredge, 1977; Chaline, 2006).



**Fig. 24** – A teoria dos equilíbrios pontuados segundo S. J. Gould e N. Eldredge (David & Laurin *in* Chaline, 1983).

Esta teoria, chamada dos *equilíbrios pontuados*<sup>14</sup>, considera, assim, o encaminamento da evolução das espécies como a sucessão de períodos de estabilidade

<sup>13</sup> Stephen Jay Gould (1941-2002) foi professor de geologia, biologia e história das ciências na Universidade de Harvard, onde ocupou um Gabinete por cima do de E. Mayr.

<sup>14</sup> Em 1993, Chaline *et al.*, com base nesta teoria, integrando as *stases*, as pontuações e o gradualismo propuseram um *modelo alargado de equilíbrios e desequilíbrios pontuados* onde a evolução se processa por saltos evolutivos que conduzem à formação de novas espécies. Uma vez formadas, estas podem, quer evoluir por gradualismo filético irreversível, quer apresentar variações ecofenotípicas reversíveis e, muitas vezes, iterativas, quer, finalmente, permanecer em *stase* até à sua extinção (Chaline, 2006). Lethiers (1998) designa, também, esta *teoria* como *dos equilíbrios intermitentes*.

(*stases*) interrompidos por processos de especiação rápida, responsáveis pela diversificação dos seres vivos.

Os processos de especiação, quase instantâneos à escala geológica, podem ser explicados por mecanismo de renovação importante e rápido do património genético no seio de pequenas populações isoladas.

Assim, as novas espécies aparecem a partir de pequenas populações onde as mutações se transmitem rapidamente a um máximo de indivíduos; as mutações (verde e vermelho da espécie A e preto e vermelho da espécie B *in* fig. 24) aparecem em pequenas populações da espécie-mãe (espécie A, verde; espécie B, vermelho) e umas delas podem originar novas espécies estáveis (espécie B, vermelho e espécie C, preto) que recolonizam o biótopo das espécies-mãe logo que estas se extinguem.

Sugestiva comparação gráfica das diferenças entre a evolução gradual e a evolução intermitente é dada por Whitfield (1994, p. 178), sob a forma do deslocamento rotativo, na horizontal, de um cilindro e de um prisma hexagonal.

## 6. Conclusões

Uma palavra de conclusão para referir o papel fundamental da Paleozoologia neste domínio, pois é ela que transmite dinamismo e profundidade à dimensão do *binómio espaço-tempo*.

Com a perspectiva temporal, a espécie actual aparece como simples secção, estática e imóvel, numa linhagem em plena evolução, como um *transiente* (subespécie heterócrona) de uma espécie cronológica, onde populações

sucessivas se encadeiam, modificando-se mais ou menos rapidamente no decurso do tempo.

Qualquer espécie corresponde ao resultado de longa história e ela não pode ser plenamente entendida sem esta, mas esta história só pode ser, total ou parcialmente, revelada pela Paleozoologia. Por outro lado, a espécie assim visionada, permite compreender os mecanismos da evolução.

Zoólogos, geneticistas e paleontólogos, cada um no seu domínio de actuação, com as suas metodologias próprias e observações particulares, contribuem com soluções complementares para a resolução destes problemas; a sua colaboração interdisciplinar é, não só indispensável, como bastante desejável.

## Agradecimentos

O texto apresentado resume duas conferências efectuadas, há anos, no Museu Nacional de História Natural e na Faculdade de Ciências do Porto, sobre um tema abordado em várias conversas com o Professor Henri Tintant, a quem muito devo da minha formação de paleontólogo e a quem presto, aqui e agora, sentida homenagem póstuma.

Vários foram os colegas e amigos que me aconselharam e apoiaram na execução desta síntese. Assim, agradeço, ao Professor António Ferreira Soares e ao Doutor Christian Meister as suas sugestões e leituras críticas, aos colegas Professores José Carlos Kullberg, Paulo Legoinha e Joaquim Simão, o apoio na informatização das ilustrações, a cedência de uma foto de *Orbulina universa* e o desenho da felosa verde e aos revisores científicos as críticas e sugestões de modificações ao texto. Aos internautas Peter Egerton (Canadá), Jo O'Keefe (EUA) e Olaf Leilinger agradeço a disponibilidade demonstrada para utilização de fotografias suas, de um caracol de Cuba, de um límulo actual e de dois morfótipos da falena da bétula, que muito valorizam alguns dos exemplos aqui citados.

## Bibliografia

- AGER D. (1963) – *Principles of Paleocology*. McGraw-Hill Book Comp., New York, 371 p.
- BABIN C. (1971) – *Éléments de Paléontologie*. Libr. A. Colin, Paris, Sér. Géologie, 408 p.
- BLANC M. (1982) – Les théories de l'évolution aujourd'hui. *La Recherche* 12, 26-40.
- BUCKMAN S. S. (1909-1928) - *Yorkshire Type Ammonites*, in 8° I-II. Welsey and Son, London, seguido de *Type Ammonites*, III-VII, Wheldon and Welsey, London.
- CALLOMON J. H. (1963) - Sexual dimorphism in Jurassic Ammonites. *Trans. Leicester Lit. Phil. Society* 57, 21-56.
- CHALINE J. (Coord.) (1983) – La grande enigme de l'évolution. Des premiers bactéries jusqu'à l'homme. *Dossiers Histoire Archéologie* 73, 5-77.
- (1999) – *Les horloges du vivant. Un nouveau stade de la théorie de l'évolution?* Hachette Littérature, Évreux, 236 p.
- (2006) – *Quoi de neuf depuis Darwin. La théorie de l'évolution des espèces dans tous ses états*. Ellipses Éd., Paris, 479 p.
- CHALINE J., LAURIN B., BRUNET-LECOMTE P. & VIRIOT L. (1993) – Morphological Trends and Rates of Evolution in Arvicolid (Arvicolidae, Rodentia) at species level: toward a Punctuated Equilibria/Disequilibria Model. *In*: CHALINE J. & WERDELIN L. (Eds.), *Modes and tempo of Evolution in Quaternary*, Quaternary International, 19, 27-39.
- CHALINE J. & MARCHAND D. (2002) – *Les merveilles de l'évolution*. Editions Universitaires de Dijon, 268 p.

- DAVID P. & SAMADI S. (2006) – *La théorie de l'évolution. Une logique pour la biologie*. Flammarion, Champs Université, Manchecourt, éd. rev., 312 p.
- DELANCE J. (1974) – Zeilleridés du Lias d'Europe occidentale: Systématique des populations, Phylogénie, Biostratigraphie. *Mém. Géol. Univ. Dijon* 2, 406 p.
- DELSOL M., PARENT J.-P., MOUTERDE R., RUGET CH., EXBRAYAT J.-M., SENTIS P., BOUDCHICHE L. & NICOLIN J. P. (1995) – *L'origine des espèces aujourd'hui. L'espèce existe-t-elle? L'impasse ponctualiste*. Ed. Boubée, Paris, 363 p.
- DENTON M. (1992) – *Évolution. Une théorie en crise*. Flammarion, Paris, 385 p.
- DESLONGCHAMPS E. E. (1862-1885) – *Paléontologie Française ou description des animaux invertébrés fossils de la France: Terrain Jurassique. I. Brachiopodes*. Masson & Fils, Paris, 448 p.
- DEVILLERS CH. & CHALINE J. (1989) – *La théorie de l'évolution. État de la question à la lumière des connaissances scientifiques actuelles*. Dunod, Paris, 310 p.
- DEVILLERS CH. & TINTANT H. (1996) – *Questions sur la théorie de l'évolution*. P. U. F., Coll. Premier Cycle, Paris, 254 p.
- DOBZHANSKY T. G. (1937) – *Genetics and the Origin of Species*. Columbia Univ. Press, New York, 354 p.
- DOMMERMUES J. L. (1979) – *Le Carixien bourgignon*. Thèse 3<sup>ème</sup> cycle Univ. Dijon, 195 p.
- EDINGER T. (1948) – Evolution of horse brain. *Geol. Soc. America Mem.* 25.
- ELDREDGE N. & GOULD S. J. (1972) – Punctuated Equilibria: An Alternative to Phyletic Gradualism. In: SCHOPF T., *Models in Paleobiology*. Freeman, Cooper & Co, San Francisco, 82-115.
- ELMI S. (1976) – Differences chronologiques dans l'évolution morphologique des dimorphes d'une meme lignée (Ammonoïdes jurassiques). *Haliotis* 6, 71-95.
- FORD E. B. (1971) – *Ecological Genetics*. Chapman & Hall, London, 3<sup>ème</sup> éd.
- GABILLY J. (1976) – *Le Toarcien à Thouars et dans le Centre-Ouest de la France. Biostratigraphie – Évolution de la faune*. Éd. CNRS, Les stratotypes français 3, Paris, 217 p.
- GENERMONT J. (1979) – *Les mécanismes de l'évolution*. Dunod Univ., Paris, 236 p.
- GOULD S. J. & ELDREDGE N. (1977) – Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology* 3(2), 115-151.
- GREGORY W. K. (1951) – *Evolution emerging*. The MacMillan Comp, New York, 736 p.
- GRJEBINE A., COZ J., ELOUARD J. M., MOUCHET J. & RAGEAU J. (1976) – La notion d'espèce chez les moustiques: étude de quatre complexes. *Mém. Soc. Zoologique France* 38, 249-306.
- HALLAM A. (Ed.) (1977) – *Patterns of Evolution*. Elsevier, Amsterdam, 591 p.
- HOYKAAS R. (1970) – *Continuité et discontinuité en géologie et biologie*. Éd. Seuil, Coll. Science ouverte, Paris, 366 p.
- HUXLEY J. S. (1942) – *Evolution, The Modern Synthesis*. Allen & Orwin, London, 645 p.
- IMBRIE J. (1957) – The species problem with fossils animals. In: MAYR E. (Ed.), *The species problem*. Amer. Assoc. Advanc. Sci., Washington, Publ. 50, 125-153.
- IRWIN D. E., BENSCH S. & PRICE T. (2001) – Speciation in a ring. *Nature* 409, 333-337.
- KERMACK A. E. (1954) – A biometrical study of *Micraster coranguinum* and *M. (Isomicraster) senonensis*. *Phil. Trans. Royal Soc. London* B237, 375-428.
- LANDMAN N. H. (2005) – Mesozoic Ammonites. *American Paleontologist* 13 (2), 8-11.
- LE GUYADER H. (Dir.) (1997) – L'évolution. *Pour la Science*, Doss. Hors-sér., 146 p.
- LECOINTRE G. (Dir.) (2009) – *Guide critique de l'évolution*. Belin, Paris, 570 p.
- LEGOINHA P. (2001) – *Biostratigrafia de foraminíferos do Miocénico de Portugal (Bacia do Baixo Tejo e Algarve)*. Tese Univ. Nova Lisboa, 238 p.
- LEHMAN J. P. (1973) – *Les preuves paléontologiques de l'évolution*. Presses Univ. France, Paris, 176 p.
- LETHIERS F. (1998) – Evolution de la biosphère et événements géologiques. *Gordon Breach Science Publish.*, Paris, 321 p.
- MAKOWSKI H. (1962) – Probleme of sexual dimorphism in Ammonites. *Paleont. Polonica* 12, 92 p.
- MAYR E. (1942) – *Systematics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York, 334 p.
- (1963) – *Animal species and evolution*. Harvard Univ. Press, Cambridge (Mass., EUA), 797 p.
- (1974) – *Populations, espèces et évolution*. Hermann Édité., Paris, 496 p.
- MUNIER-CHALMAS E. (1892) – Sur la possibilité d'admettre un dimorphisme sexuel chez les Ammonitidés. *C. R. Somm. Soc. Géol. France*, 3<sup>ème</sup> sér., XX, CLXX-CLXXIV.

- NEWELL N. D. (1947) – Intraspecific categories in Invertebrate Paleontology. *Evolution* I (3), 163-171.
- ORBIGNY A. D' (1840) – *Paléontologie Française. Terrains crétacés. Tome 1<sup>er</sup>. Céphalopodes*. Éd. auteur, Paris, 1-120.
- ROCHA R. B. (1977) – Estudo estratigráfico e paleontológico do Jurássico do Algarve ocidental. *Ciências Terra (UNL)* 2, 178 p.
- ROGER J. (1976) – *Paléontologie évolutive*. Masson, Paris, Coll. Biol. Évolutive 2, 1-159.
- SIMPSON G. G. (1944) – *Tempo and Mode in Evolution*. Columbia Univ. Press, New York, 237 p.
- (1953) – *The Major Features of Evolution*. Columbia Univ. Press, Biological Series XVII, New York, 434 p.
- SOWERBY J. C. (1822-1846) – The Mineral Conchology of Great Britain; or coloured figures and descriptions of those remains of testaceous animals or shells, which have been preserved at various times and depths in the earth. *Ed. Meredith*, London, IV (pars)-VII, 112+168+230+80 p., pl. 338-648.
- SPATH L. F. (1927-1933) – Revision of the Jurassic Cephalopod fauna of Kachh (Kutch). *Mem. Geol. Surv. India, Pal. Indica* IX (2, I), 1-945.
- STORER T. I., USINGER R.L., NYBAKKEN J. W. & STEBBINS R. C. (1977) – *Elements of Zoology*. McGraw-Hill Books Co, New York, 4<sup>a</sup> ed.
- SYLVESTER-BRADLEY P. C. (1958) – The description of fossil populations. *Journ. Paleont.* 32 (1), 214-235.
- THIERRY J. (1974) – Le genre *Macrocephalites* au Callovien inférieur (Ammonites, Jurassique moyen). *Mém. Géol. Univ. Dijon* 4, 491 p.
- (1987) – L'apparition et la diversification des invertébrés aquatiques. La disparition des ammonites. *In: Sél. Reader's Digest, La fabuleuse aventure de la vie. Ses origines et son évolution*, 232-235.
- TICEHURST C. B. (1938) – *A systematic review of the genus Phylloscopus*. British Mus. London, 193 p.
- TINTANT H. (1963) – Les Kosmocératidés du Callovien inférieur et moyen d'Europe occidentale. Essai de Paléontologie quantitative. *Publ. Univ. Dijon* XXIX, 1-500.
- (1966) – La notion d'espèce en Paléontologie. *Mise à jour scient.* 1, 273-294.
- (1969) – L'espèce et le temps. Point de vue du paléontologiste. *Bull. Soc. Zool. France* 94 (4), 559-576.
- (1972) – La conception biologique de l'espèce et son application en stratigraphie. *Mém. Bur. Rech. Géol. Min.* 77(1), 77-87.
- (1980) – Les problèmes de l'espèce dans le règne animal. VIII - Problématique de l'espèce en Paléozoologie. *Mém. Soc. Zool. France* III (40), 321-372.
- (1985) – L'évolution des céphalopodes: gradualisme ou ponctualisme? *Comptes Rendus Acad. Sc.* 2 (5), 409-427.
- (1987a) – L'extraordinaire diversité du vivant. L'apparition des espèces. *In: Sél. Reader's Digest, La fabuleuse aventure de la vie. Ses origines et son évolution*, 134-135.
- (1987b) – Les grandes tendances de l'évolution. *In: Sél. Reader's Digest, La fabuleuse aventure de la vie. Ses origines et son évolution*, 142-143.
- WAKE D. (2001) – Speciation in the round. *Nature* 409, 299-300.
- WHITFIELD PH. (1994) – *Histoire naturelle. L'évolution*. Éd. Nathan, Paris, 220 p.