

Diversidade taxonômica intraespecífica: como refinar a conservação biológica nos trópicos?

Intraspecific taxonomical diversity: how to refine biological conservation in the tropics?

Michel J F Barros

Departamento de Genética, Programa de Pós-Graduação em Genética e Biologia Molecular, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, CEP 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil.

Autor para correspondência: filgeo@gmail.com

Resumo Além da alta diversidade de espécies existente nas regiões tropicais, a elevada diversidade intraespecífica encontrada nestas regiões pode causar eventuais dificuldades para a tarefa de circunscrição de táxons. Desta forma, abordagens puramente morfológicas têm sido ultimamente consideradas por vezes insuficientes para o entendimento da complexidade taxonômica de algumas espécies e, em alguns casos, gerando até mesmo disparidades conceituais. Entretanto, devido aos iminentes riscos de extinção impostos pela destruição antrópica dos habitats, fatores como facilidade de aplicação e metodologia de baixo custo podem fortalecer a importância da taxonomia morfológica para a conservação da biodiversidade tropical. Contudo, alguns problemas na interpretação da diversidade e plasticidade morfológica pela taxonomia tradicional existem desde a origem desta ciência, os quais são aqui descritos, tomando-se como base o estabelecimento de estudos populacionais. Por fim, são propostas alternativas metodológicas que podem aumentar a acurácia e aplicabilidade do uso de caracteres morfológicos na delimitação de diversidade e variabilidade intraespecífica e maximizar sua utilidade em estratégias de conservação biológica, a saber: abordagens ao nível populacional; construção de bancos de dados morfométricos e a aplicação de métodos, sobretudo quantitativos.

Palavras-chaves: Taxonomia, morfologia, diversidade, conservação biológica.

Abstract Besides the high diversity of species in tropical regions, the high intraspecific diversity found in these regions can cause eventual difficulties for the task of taxa circumscription. Thus, purely morphological approaches can be sometimes considered insufficient for understanding the taxonomic complexity of some species and in some cases even generate conceptual disparities. However, due

to the imminent risk of extinction caused by anthropogenic habitat destruction, factors such as ease of implementation and low cost methodology can strengthen the importance of morphological taxonomy for the conservation of tropical biodiversity. Nevertheless, some problems in the interpretation of morphological diversity and plasticity by traditional taxonomy exist since the origin of this science, and are described herein, based on the establishment of population studies. Finally, methodological alternatives are proposed to enhance the accuracy and applicability of using morphological characters in the delimitation of intraspecific diversity and variability, and maximize their utility in biological conservation strategies, namely: population level approaches; construction of morphometric databanks; and the application of more quantitative methods.

Keywords: Taxonomy, morphology, diversity, biological conservation.

Introdução

As regiões tropicais estão entre as áreas com os mais elevados níveis de biodiversidade no planeta, com destaque para as florestas tropicais úmidas (Gaston 2000). Devido a isto, a caracterização desta complexa diversidade existente nos ecossistemas tropicais, sobretudo florestais, tem há muito estimulado investigações taxonômicas e o desenvolvimento de hipóteses sobre sua origem (Ashton 1969). Ainda nessas regiões, é também elevado o número de espécies semelhantes (Jablonski *et al.* 2006), o que, aliado à ampla e frequente plasticidade fenotípica dos organismos, destaca-se como eventual desafio aos taxonomistas nos trópicos. Sob uma concepção moderna para a origem do gradiente de diversidade latitudinal, os trópicos

funcionariam tanto como “berços” tais quais “museus”, ou seja, os táxons se originariam nestes locais e então se expandiriam pelo decorrer do tempo para as regiões de altas latitudes, sem perder sua distribuição inicial nos trópicos (Jablonski *et al.* 2006). Como resultado, as florestas tropicais atualmente abrigam números elevados de diversidade taxonômica, incluindo, por exemplo, grande parte dos recordes mundiais de espécies de árvores por hectare, na Amazônia (Valencia *et al.* 1994, Oliveira e Mori 1999). Estes números de espécies resultam também em grandes desafios para sua catalogação e conservação por pesquisadores e governantes. Assim, muitas espécies tropicais estariam sendo extintas antes mesmo de serem cientificamente descritas (Prance *et al.* 2000).

A taxonomia tradicional ou lineana, que se consolidou através das publicações de Carl von Linné (ou Carolus Linnaeus, o nome latinizado), consiste de um sistema baseado sobretudo em caracteres morfológicos bem como em coloração de estruturas (p. ex., aquelas florais) para descrições de táxons. Este tipo tradicional de taxonomia é particularmente relevante para estudos em países que se localizam em ecossistemas tropicais, os quais muitas vezes são ricos em espécies, porém carentes em recursos para pesquisas (Balakrishnan 2005). No entanto, a acurácia de seus métodos e aplicabilidade dos resultados para o estudo da diversidade intraespecífica e populacional podem ser dificultadas por fatores que não estão sempre presentes nas elevadas latitudes, como no caso de muitos táxons tropicais que apresentam ampla distribuição e variação morfológica, os quais podem resultar em subestimativas da biodiversidade nestas regiões, prejudicando a conservação da real diversidade existente. Esta distribuição geográfica ampla nos trópicos, que resulta em elevada diversidade populacional ou de indivíduos em muitas espécies (embora algumas espécies apresentem distribuição consideravelmente menor), pode ser explicada pela grande extensão latitudinal dos trópicos, em contraste, p. ex., com regiões de clima temperado. Dentre os fatores que podem dificultar a conservação da diversidade intraespecífica, vale ressaltar o incipiente conhecimento da plasticidade fenotípica de muitos táxons (principalmente para diferenciá-la da diversidade genética hereditária), que consiste de um aspecto resultante de processos evolutivos (Schlichting e Levin 1986), diretamente influenciados pelo ambiente ou fatores externos de difícil caracterização, sobretudo no caso de espécies crípticas. Além disto, a frequente desconsideração da diversidade hereditária (aquela que é primariamente definida pelos genomas e que geralmente não varia em função do ambiente) intraespecífica e populacional na descrição morfológica tradicional de espécies pode causar generalizações e subestimativas de diversidade. Como consequência, os taxonomistas que se baseiam em métodos não moleculares são por vezes considerados muito conservadores na atribuição das espécies (Solé-Cava 2001), agrupando sutis diferenças que poderiam, na realidade, indicar a existência de entidades biológicas distintas.

Neste trabalho, foram abordados temas diversos relacionados aos problemas e soluções existentes na taxonomia tradicional para a conservação biológica, sobretudo nos trópicos, tomando-se em consideração as particularidades das espécies ocorrentes nestes ecossistemas, assim como as atuais limitações resultantes da origem e desenvolvimento da taxonomia. Por último, sustenta-se que estratégias populacionais ou em nível de indivíduo podem ser esclarecedoras para a taxonomia, permitindo a caracterização abrangente da diversidade e, portanto, gerando delimitações mais confiáveis. Essa condição é primordial para o entendimento do estado de conservação das espécies, assim como para o planejamento de ações para evitar extinções locais, em nível populacional ou metapopulacional, e de indivíduos, em comunidades ecológicas ou mesmo em distintos biomas. Além disto, é sugerido que a construção de bancos de dados e metadados morfométricos e a aplicação de métodos quantitativos podem contribuir significativamente para a melhoria da resolução taxonômica infraespecífica, e também específica/supraespecífica.

Diversidade e variabilidade morfológicas e sua interpretação pela taxonomia lineana

Estudos que tomam em consideração a amplitude de variação fenotípica, como no uso de morfometria (Carvajal-Rodríguez *et al.* 2006) e os fatores bióticos e abióticos relacionados à história de vida dos organismos, fornecem subsídios valiosos à delimitação morfológica de espécies intimamente relacionadas. Isto pode facilitar a compreensão da origem e o estabelecimento de sua variação. Na natureza, os genomas podem apresentar uma complexa diversidade de alelos ou distintas propriedades com efeitos variáveis (Via *et al.* 1995) e estão sujeitos a expressão diferencial dos genes entre populações, gerando variadas formas e estruturas fenotípicas com grande relevância evolutiva (Oleksiak *et al.* 2002). Além disto, as variações ambientais também influenciam a alteração da expressão de genes, resultando em plasticidade fenotípica, ou seja, flexibilidades morfológicas, fisiológicas e comportamentais (Piersma e Drent 2003). A identificação dos efeitos do genótipo na expressão de características fenotípicas é ainda incipiente, de um ponto de vista a abranger a diversidade tropical, mas fundamental para a adequada caracterização ecológico-evolutiva das espécies e populações. Apesar do crescente número de trabalhos com abordagens filogenéticas, a taxonomia morfológica tradicional mantém sua importância e uso, evidenciando os caracteres e suas variações de maneira simples, ao contrário de métodos mais avançados para descrições populacionais. Além do mais, a taxonomia tradicional permite a pronta identificação de espécies novas. Isto pode ser constatado pelo crescente número de táxons que continuam sendo descritos ao longo dos últimos anos na maioria dos periódicos com este escopo. Entretanto, apesar de localizar e definir novas espécies, tratamentos explicitamente

geográficos da diversidade intraespecífica não são comuns nestas abordagens, cujo objetivo principal é primariamente circunscrever as espécies estudadas, geralmente através do uso de classes de caracteres e da obtenção de valores médios ou intervalos para muitos caracteres da espécie (p. ex., “folhas elíptico-oblongas, 20-30 cm de largura e 25-40 cm de comprimento”).

De acordo com os métodos da taxonomia tradicional, e nos tipos de descrições fenotípicas supramencionadas, os organismos e suas classes não são usualmente interpretados como unidades correlacionadas ao tempo ou espaço. As formas, apenas como ferramentas para sua caracterização e diferenciação. Devido a isto, na taxonomia morfológica de plantas comumente presente em publicações (como no Brasil, p. ex.), a variação inerente aos organismos recebe atenção apenas na medida em que contribui para a definição e nomenclatura dos mesmos (e, portanto, contrapõe nominalismo ao realismo). No entanto, as formas dos caracteres e estruturas dos organismos, como manifestações do dinamismo genético e muitas vezes fisiológico (um exemplo simples é a esclerofília em plantas de biomas tipicamente savânicos, como ocorre no Cerrado) frente às pressões ambientais aqui previamente citadas, representam funções ecológicas que não podem ser desconsideradas, uma vez que estas funções podem regular ou influenciar os caracteres fenotípicos. A alta plasticidade morfológica pode representar uma importante estratégia adaptativa para algumas espécies tropicais, garantindo desde a ocupação de nichos ecológicos diversos pelos organismos a até mesmo evitar a predação (Lewis *et al.* 1987). A variação dos caracteres pode ser mais bem compreendida, portanto, através de um entendimento ecológico dos ecossistemas em que as populações ou metapopulações ocorrem. Em macrófitas marinhas, p. ex., a grande plasticidade fenotípica presente é mais bem interpretada por estudos de morfologia comparada das populações em relação aos nichos ou ambientes físicos em que estas algas se distribuem (Reis 1990/1992), bem como por sua interação com fatores bióticos (Lewis *et al.* 1987), o que contribui para melhorar a delimitação das espécies e facilita a definição de estratégias para a conservação. Este detalhamento pode ser útil também na diferenciação de variações morfológicas com influência ambiental daquelas de ordem genética.

É senso comum que o conceito morfológico de espécie pode ser inferido de diferentes maneiras, de acordo com o julgamento pessoal de cada taxonomista, e nem sempre contemplando toda a diversidade presente. Apesar disto, quase todos os estudos biológicos, seja em nível molecular, celular, de indivíduos ou de populações, são comumente referentes ao táxon espécie (Balakrishnan 2005). Além disto, espécies parecem sensibilizar melhor o público e os promotores de políticas conservacionistas (Mace 2004). Assim, quando espécies são circunscritas de maneira inadequada à realidade das unidades ecológico-evolutivas em questão, podem comprometer a formulação e aplicação de estratégias para a conservação biológica. Tendo em vista que nem toda a diversidade e variação é passível de ser reconhecida através

de um só método (p.ex. morfologia, citologia, biologia molecular e outros), a combinação destes parece indicar uma boa abordagem para seu reconhecimento mais detalhado. Estudos de comparação da diversidade molecular, p. ex., têm também contribuído grandemente na descoberta de espécies evolutivamente distintas, mas crípticas ou indistinguíveis por morfologia (Solé-Cava 2001). Entretanto, como realizar trabalhos tão complexos e ao mesmo tempo conhecer para se conservar a enorme biodiversidade dos trópicos antes que uma grande parte desta desapareça? Ao passo que é necessário um nível detalhado de conhecimento das espécies para sua conservação, a previsão de perda das florestas tropicais é muitas vezes alarmante, tendendo a indicar iminentes extinções em massa (Wright e Muller-Landau 2006). Neste contexto, o método taxonômico tradicional, quando devidamente aplicado, afirma-se com potencial relevância para o desenvolvimento de estratégias de conservação em muitos ambientes, incluindo os trópicos.

Aplicabilidade e resiliência da taxonomia morfológica nas regiões tropicais

O sistema de Linnaeus forneceu um código de classificação e nomenclatura que foi estabelecido com sucesso, universalmente aceito e que tem servido por séculos na definição das espécies (Balakrishnan 2005). Seu método geralmente simples o diferencia dos estudos moleculares, nem sempre carecendo de técnicas sofisticadas. Além disto, os agrupamentos morfológicos tradicionais contribuíram grandemente à filogenia da vida e muitos dos antigos grupos morfológicos já foram de fato reconhecidos como entidades evolutivas reais pela sistemática filogenética (Scotland *et al.* 2003). De um modo geral, o sistema lineano teve papel fundamental no entendimento da biodiversidade, garantindo a fixação dos novos nomes através das descrições e dos tipos nomenclaturais. No entanto, o período de busca e descrição de novas entidades, por vezes denominado de período da *taxonomia alfa*, parece ter findado ao menos para a zona temperada do Hemisfério Norte (Radford *et al.* 1974), o que é corroborado pela existência de revisões detalhadas para a grande maioria dos níveis taxonômicos (embora muitas lacunas também ainda existam no conhecimento da diversidade ao nível populacional). Assim, o interesse dos antigos taxonomistas desta região, p. ex., tem se voltado para outras ciências além da clássica taxonomia morfológica, puramente descritiva, incorporando principalmente abordagens ecológicas e evolutivas. Divergentemente disto, esta taxonomia clássica ainda é intensa e crescente nos trópicos, talvez devido ao seu baixo custo e à facilidade de replicação do método em ambientes tão biodiversos (Balakrishnan 2005). No entanto, apesar da baixa necessidade de financiamento, severas limitações de fundos são observadas (Mace 2004) e consistem em uma das barreiras para a finalização das floras tropicais (Parnell 1993).

Portanto, as evidências sugerem que esta ciência será resiliente

por muitos anos nos trópicos, tão grande e complexa quanto a biodiversidade tropical (Radford *et al.* 1974). Porém, a prática do método taxonômico tradicional enfrenta, nestas regiões, problemas pouco frequentes nas zonas temperadas (Balakrishnan 2005). Dentre estes, a já discutida descrição da elevada diversidade de espécies intimamente relacionadas e sua complexa dinâmica de variação latitudinal, que frequentemente resultam em circunscrição imprecisa e agrupamentos de difícil resolução, muitas vezes denominados “complexos” de espécies afins, como verificado, p. ex., em muitos táxons do domínio florestal Atlântico (Barros e Morim 2014). Um extenso conjunto de fatores de difícil caracterização deve certamente ser maximizado nos trópicos devido à amplitude de distribuição de muitas espécies, conforme discutido acima, mas também de seus biomas (Davies *et al.* 2004), somados à consideravelmente longa história geográfica e evolutiva destes ambientes (Jablonski *et al.* 2006; Smith *et al.* 2012). Dentro deste conjunto de fatores, podem ser citadas antigas zonas de hibridização, espécies intimamente relacionadas e etc. Alguns destes fatores ainda não são adequadamente contemplados na aplicação do sistema lineano, não sendo facilmente adaptáveis às regras nomenclaturais. Isto se dá principalmente por estes processos (como táxons que derivam de híbridos complexos quanto à caracterização morfológica) serem insatisfatoriamente representados nos sistemas usuais de tipificação. Além do mais, o sistema usual de tipificação que, p. ex., na taxonomia de plantas nativas é regido pelo Código Internacional de Nomenclatura Botânica não impõe como obrigatoriedade a inclusão da variabilidade naturalmente observada em populações das espécies. Isto pode servir de exemplo para as descrições de novos táxons que se baseiam no caráter essencialista (ou reducionista) na atribuição de vouchers. Os elementos resultantes do processo evolutivo deveriam, portanto, ser encarados como tal quando da formulação do conceito de espécie, garantindo-se um conhecimento mais abrangente e aproximado de sua real diversidade e variação em escala geográfica e de indivíduos a serem analisados.

Divergências na circunscrição de categorias

A obscura distinção entre espécies e variedades tem há muito causado divergências de opiniões. Bentham (1842), por exemplo, reconheceu dentre muitas outras, duas espécies distintas de árvores: *Plathymenia reticulata* Benth. e *P. foliolosa* Benth., ambas atualmente interpretadas por Warwick e Lewis (2003) como sendo apenas uma espécie (*P. reticulata*). Fazendo menção às divergências taxonômicas geralmente observadas à época, Darwin (1859) já sugeria:

“Compare the several floras of Great Britain, of France, or of the United States, drawn up by different botanists, and see what a surprising number of forms have been ranked by one botanist as good species, and by another as mere varieties”.

Tais disparidades de opiniões até hoje permanecem em alguns

casos, podendo ser enfadonhas, subjetivas e, conseqüentemente, infrutíferas para a classificação e a conservação biológica. Isto confirma o valor de revisões que tomem em consideração aspectos quantitativos menos essencialistas, como substituição ou complemento às atribuições qualitativas ou generalizações muitas vezes utilizadas nas descrições morfológicas de espécies.

Algumas revisões taxonômicas recentes, justificando-se pelo grau de distinção morfológica e/ou geográfica, têm elevado subespécies ao nível de espécie, visando aumentar sua visibilidade, arrecadação de fundos e inclusão em legislação para conservação (Mace 2004). Por outro lado já há esforços para se garantir também a conservação de táxons infraespecíficos (Haig *et al.* 2006). De qualquer maneira, o mais relevante fator na atual descrição de táxons e planos para conservação talvez seja a significativa caracterização e inclusão da maior parte possível de diversidade e variação existente na natureza, através de amostragem apropriada. Portanto, seja no posicionamento de espécie ou subespécie e etc., as classificações deveriam refletir a verdadeira diversidade das entidades evolutivas (Zink 2004). Isto possibilitaria uma melhor interpretação destas entidades, evitando-se contenciosas, senão vãs, divergências conceituais ou puramente taxonômicas. Assim, a adoção da circunscrição já atribuída a uma entidade evolutiva, seja de espécie ou subespécie, pode evitar possíveis contratempos e dificuldades resultantes de posicionamentos divergentes, como na comparação de levantamentos florísticos, onde um número grande de publicações destoantes pode demandar maior esforço no levantamento da biodiversidade para uma dada região ou ecossistema.

Origem essencialista (reducionista) e perspectivas para estudos de taxonomia morfológica

Antes do relevante legado de Darwin (1859), assumia-se que as espécies possuíam uma “forma” ou “essência”, o que aparentemente derivou das teorias aristotélicas - desenvolvidas por Aristóteles, entre 387/322 a.C., filósofo grego aluno de Platão. As imperfeições dentro das espécies se deviam a erros ou desvios do padrão comum (Mallet 2007). Grande parte dos problemas hoje presentes na aplicação do conceito morfológico de espécie, talvez seja decorrente de sua origem essencialista, ou seja, a crença em espécies perfeitamente distintas e com características intrínsecas únicas e imutáveis. Como resultado, a biodiversidade global é hoje subestimada, o que pode por vezes ser mais notável nos trópicos, onde é alto o número de espécies proximamente relacionadas, geralmente definidas através de conceitos morfológicos tradicionais, muitas vezes baseados em caracteres qualitativos ou categóricos, para definir variáveis (neste caso, as estimativas de diversidade) que podem ser contínuas. Vale citar que um grande número de espécies hoje consideradas cosmopolitas em invertebrados marinhos resulta de taxonomia conservadora, baseada em caracteres morfológicos

inconsistentes, que na verdade encobrem a existência de um grande número de espécies crípticas, das quais algumas foram recentemente identificadas e servem como exemplo (Klautau *et al.* 1999). Tal subestimativa não se restringe a grupos de animais, pouco estudados, e até mesmo espécies vegetais bastante conhecidas englobam alta diversidade morfológica e molecular, pouco conhecida para as populações naturais remanescentes, como verifica-se, p. ex., no caso da espécie bandeira *Caesalpinia echinata* Lam. (Pau-brasil) (Cardoso *et al.* 1998). Tendo-se em vista que a atual crise de biodiversidade e os *hotspots* para conservação foram muitas vezes estabelecidos com base no conceito taxonômico tradicional de espécie (Agapow *et al.* 2004), os trópicos podem estar enfrentando extinção de uma grande porção de diversidade intraespecífica e populacional, insuficientemente refletida em muitas descrições morfológicas tradicionais.

Apesar das atuais proposições de novas abordagens na definição de espécies, a morfologia ainda prevalece com grande resistência, talvez não somente por consistir no método mais acessível e participativo de classificação de organismos, mas também por ser mais didático e facilitar a compreensão por não-taxonomistas. É certamente mais fácil para não-cientistas a identificação de espécies através da aparência externa do que por análises, p. ex., de Genética de Populações (embora esta seja extremamente útil - ver exemplo em Palumbi e Cipriano 1998), o que pode ter consequências relevantes no manejo da extensa biodiversidade tropical e seus ecossistemas. Além disto, é iminente uma revolução da aplicação de métodos morfológicos mais refinados, como morfometria geométrica, nos quais as abordagens estatísticas avançam consideravelmente no rigor quantitativo (Adams *et al.* 2004). Também, a utilização de dimensões fractais, onde quanto maior a dimensão aplicada, maior o grau de complexidade de uma estrutura (Souza e Buckeridge 2004), fornece novas perspectivas à interpretação dos caracteres morfológicos. Estas abordagens têm sido utilizadas com sucesso em identificações biométricas de plantas através do reconhecimento de padrões foliares (Plotze *et al.* 2005). Também devem ser mencionados avanços em outros métodos estatísticos, assim como em técnicas de microscopia e ultraestrutura para estudo da morfologia e a inerente diversidade e variabilidade de caracteres morfológicos. Paralelamente, estudos de evolução dos caracteres fenotípicos, aliados ao entendimento de suas bases moleculares da diversidade, por si só irão resultar em maior robustez e confiabilidade no uso da taxonomia morfológica para a identificação dos organismos.

Formas alternativas de identificação das variações são certamente necessárias em muitos casos, como na conservação de espécies ameaçadas, onde a utilização de ferramentas moleculares é fundamental para a identificação e monitoramento de populações (Palumbi e Cipriano 1998). Entretanto, aspectos como o conhecimento geográfico das características morfológicas dos táxons, sua história de vida e desenvolvimento de estruturas, assim como a plasticidade morfológica de caracteres em distintos nichos e comunidades ecológicas podem reforçar o valor dos trabalhos puramente

morfológicos. As discussões e reavaliações dos métodos tradicionais, portanto, têm um papel relevante e estratégico no avanço científico, conforme ressaltado por Kuhn (2003), sendo urgente, principalmente nos países tropicais, a abertura de mais espaços acadêmicos para estas reflexões. Tais incentivos podem fazer parte de encontros direcionados ou publicações em geral, que permitam o debate e conseqüentemente a consolidação de novos rumos interdisciplinares ou multidisciplinares, necessários ao avanço da taxonomia morfológica tradicional. Além do mais, quanto ao uso de morfologia, abordagens em nível populacional dos indivíduos, representando tamanhos amostrais estatisticamente significativos, podem auxiliar no entendimento da variabilidade e plasticidade de caracteres específicos.

A construção de bancos de dados morfométricos deve, de maneira complementar ao avanço nas descrições, permitir, ou ao menos facilitar, a realização de amostragens em nível populacional ou de indivíduos. Assim, a disponibilização para o acesso público e online de dados atualmente restritos a repositórios de coleções biológicas pode beneficiar amplamente os estudos morfológicos e tornar mais prático e viável o uso de caracteres intraespecíficos para espécies tropicais, sobretudo aquelas com extensos limites de distribuição geográfica e considerável variação e plasticidade ao logo de gradientes espaciais. Finalmente, a incorporação de métodos experimentais e quantitativos para análise de caracteres junto às descrições morfológicas pode também tornar menos parcial a taxonomia tradicionalmente usada, além de evitar julgamentos *a priori* na circunscrição dos táxons. Assim, uma maior abrangência da diversidade de caracteres poderá também ser incluída nas circunscrições da variação intraespecífica, reforçando os conceitos de espécies e tornando mais apropriadas as estratégias para sua conservação. A interpretação do ponto de vista ecológico-evolutivo da plasticidade dos caracteres morfológicos é, sem dúvidas, o principal caminho interdisciplinar a ser seguido para o avanço da taxonomia morfológica que visa fornecer dados à conservação de espécies.

Agradecimentos

À equipe de professores e taxonomistas da Escola Nacional de Botânica Tropical, do Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, através dos quais aprendi a lidar com o método taxonômico tradicional, e desvendar os problemas científicos e práticos da taxonomia de espécies tropicais, dentre os quais alguns foram aqui sintetizados e discutidos.

Referências:

- Adams DC, Rohlf FJ, Slice DE (2004) Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. *Italian Journal of Zoology* 71: 5-16.
Agapow PM, Bininda-Emonds ORP, Krandall KA, Gittleman JL, Mace

- GM, Marshall JC, Purvis A (2004) The impact of species concept on biodiversity studies. **The Quarterly Review of Biology** 79: 161-179.
- Ashton PS (1969) Speciation among tropical forest trees: some deductions in light of recent evidence. **Biological Journal of the Linnean Society** 1: 155-196.
- Balakrishnan R (2005) Species concepts, species boundaries and species identification: a view from the tropics. **Systematic Biology** 54: 689-693.
- Barros MJF, Morim MP (2014) *Senegalia* (Leguminosae, Mimosoideae) from the Atlantic Domain, Brazil. **Systematic Botany** 39: 452-477.
- Bentham G (1842) Notes on Mimosoideae, with a synopsis of species. **London Journal of Botany** 1: 494-528.
- Cardoso MA, Provan J, Powell W, Ferreira PCG, Oliveira DE (1998) High genetic differentiation among remnant populations of the endangered *Caesalpinia echinata* Lam. (Leguminosae, Caesalpinioideae). **Molecular Ecology** 7: 601-608.
- Carvajal-Rodríguez A, Guerra-Varela J, Fernández B, Rolán E, Rolán-Álvarez E (2006) An example of the application of geometric morphometric tools to the morphological diagnosis of two sibling species in *Nassarius* (Mollusca, Prosobranchia). **Iberus** 24: 81-88.
- Darwin C (1859) The origin of species. London, J. Murray Press.
- Davies TJ, Barraclough TG, Savolainen V, Chase MW (2004) Environmental causes for plant biodiversity gradients. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Biological Sciences** 359: 1645-1656.
- Gaston KJ (2000) Global patterns in biodiversity. **Nature** 405: 220-227.
- Haig SM, Beaver EA, Chambers SM, Draheim HM, Dugger BD, Dunham S, Elliott-Smith E, Fontaine JB, Kesler DC, Knaus BJ, Lopes IF, Loschl P, Mullins TD, Sheffield LM (2006) Taxonomic considerations in listing subspecies under the U.S. Endangered Species Act. **Conservation Biology** 20: 1584-1594.
- Jablonski D, Roy K, Valentine JW (2006) Out of the tropics: evolutionary dynamics of the latitudinal diversity gradient. **Science** 314: 102-106.
- Klautau M, Russo CAM, Lazoski C, Boury-Esnault N, Thorpe JP, Solé-Cava AM (1999) Does cosmopolitanism result from overconservative systematics? A case study using the marine sponge *Chondrilla nucula*. **Evolution** 53: 1414-1422.
- Kuhn TS (2007) **A Estrutura das Revoluções Científicas**. Editora Perspectiva, São Paulo, 9ª edição [tradução por Beatriz Vianna Boeira e Nelson Boeira, do original "The Structure of Scientific Revolutions"].
- Lewis SM, Norris JN, Searles RB (1987) The regulation of morphological plasticity in tropical reef algae by herbivory. **Ecology** 68: 636-641.
- Mace GM (2004) The Role of Taxonomy in Species Conservation. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Biological Sciences** 359: 711-719.
- Mallet J (2007) Species, concepts of. In, Levin SA *et al.* (Org) **Encyclopedia of Biodiversity**. Online update 1, pp. 1-5, Elsevier, Oxford.
- Oleksiak MF, Churchill GA, Crawford DL (2002) Variation in gene expression within and among natural populations. **Nature Genetics** 32: 261-266.
- Oliveira AA, Mori SA (1999) A central Amazonian terra firme forest. I. High tree species richness on poor soils. **Biodiversity and Conservation** 8: 1219-1244.
- Palumbi SR, Cipriano F (1998) Species identification using genetic tools: the value of nuclear and mitochondrial gene sequences in whale conservation. **The Journal of Heredity** 89: 459-464.
- Parnell J (1993) Plant taxonomic research, with special reference to the tropics: problems and potential solutions. **Conservation Biology** 7: 809-814.
- Piersma T., Drent J (2003) Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design. **Trends in Ecology and Evolution** 18: 228-233.
- Plotze RO, Falvo M, Pádua JG, Bernacci LC, Vieira MLC, Oliveira GCX, Bruno OM (2005) Leaf shape analysis using the multiscale Minkowski fractal dimension, a new morphometric method: a study with *Passiflora* (Passifloraceae). **Canadian Journal of Botany** 83: 287-301.
- Prance G.T., Beentje H., Dransfield J, Johns R (2000) The tropical flora remains undercollected. **Annals of the Missouri Botanical Garden** 87: 67-71.
- Radford AE, Dickinson WC, Massey JR, Bell CR (1974) **Vascular plant systematics**. Harper & Row Publishers. New York.
- Reis RP (1990/1992) Variações morfológicas das *Chlorophyta* da Lagoa de Araruama, Rio de Janeiro. **Rodriguésia** 42/44: 25-37.
- Schlichting CD, Levin DA (1986) Phenotypic plasticity: an evolving plant character. **Botanical Journal of the Linnean Society** 29: 37-47.
- Scotland RW, Olmstead RG, Bennet JR (2003) Phylogeny reconstruction: the role of morphology. **Systematic Biology** 52: 539-548.
- Smith BT, Bryson Jr. RW, Houston DD, Klicka J (2012) An asymmetry in niche conservatism contributes to the latitudinal species diversity gradient in New World vertebrates. **Ecology Letters** 15: 1318-1325.
- Solé-Cava AJ (2001) Biodiversidade molecular e genética da conservação. In: Matioli SR (org) **Biologia Molecular e Evolução**. Editora Holos, Ribeirão Preto, pp 171-190.
- Souza GM, Buckeridge MS (2004) Sistemas complexos: novas formas de ver a Botânica. **Revista Brasileira de Botânica** 27: 407-419.
- Valencia R, Foster RB, Villa G, Condit R, Svenning J, Hernández C, Romorelax K, Losos E, Magård E, Balslev H (2004) Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. **Journal of Ecology** 92: 214-229.
- Via S, Gomulciewicz R, De Jong G, Scheiner SM, Schlichting CD, Van Tienderen PH (1995) Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. **Trends in Ecology & Evolution** 10: 212-217.
- Warwick MC, Lewis GP (2003) Revision of *Plathymenia* (Leguminosae-Mimosoideae). **Edinburgh Journal of Botany** 60: 111-119.
- Wright SJ, Muller-Landau HC (2006) The future of tropical forest species. **Biotropica** 38: 287-301.
- Zink RM (2004) The role of subspecies in obscuring avian biological diversity and misleading conservation policy. **Proceedings of the Royal Society of London, Biological Sciences** 271: 561-564.