



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL**

**INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS**

**BACHARELADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

**BRUNA VALENTINI SIEGA**

**MAMÍFEROS HÍBRIDOS E O EFEITO DAS AÇÕES ANTRÓPICAS NA  
HIBRIDAÇÃO INTERESPECÍFICA**

**PORTO ALEGRE**

**2023**

BRUNA VALENTINI SIEGA

**Mamíferos híbridos e o efeito das ações antrópicas na hibridação interespecífica**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado como requisito parcial para a obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Orientadora: Prof<sup>ª</sup> Dr<sup>ª</sup> Maria João Ramos Pereira

PORTO ALEGRE

2023

BRUNA VALENTINI SIEGA

**Mamíferos híbridos e o efeito das ações antrópicas na hibridação interespecífica**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado como requisito parcial para a obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Orientadora: Prof<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup> Maria João Ramos Pereira

BANCA EXAMINADORA

---

Prof<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup> Maria João Ramos Pereira  
Instituto de Biociências – UFRGS

---

Prof Dr Thales Renato Ochotorena de Freitas  
Departamento de Genética – UFRGS

---

Dr Fernando Ricardo Vieira Lopes  
Museu Finlandês de História Natural  
Universidade de Helsinki

#### CIP - Catalogação na Publicação

Siega, Bruna Valentini  
Mamíferos híbridos e o efeito das ações antrópicas  
na hibridação interespecífica / Bruna Valentini Siega.  
-- 2023.  
42 f.  
Orientadora: Maria João Ramos Pereira.

Trabalho de conclusão de curso (Graduação) --  
Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto  
de Biociências, Bacharelado em Ciências Biológicas,  
Porto Alegre, BR-RS, 2023.

1. Hibridação interespecífica . 2. Impactos  
antrópicos. I. Pereira, Maria João Ramos, orient. II.  
Título.

Elaborada pelo Sistema de Geração Automática de Ficha Catalográfica da UFRGS com os  
dados fornecidos pelo(a) autor(a).

## AGRADECIMENTOS

Agradeço à minha mãe, Carla, por todo amor, suporte, paciência e por me proporcionar o privilégio de escolher o curso que eu desejava e de me dedicar integralmente aos estudos. Essa conquista também é tua!

Um agradecimento especial também aos meus avós, tios e primos por me acompanharem e incentivarem durante todo o período da graduação.

Às amigas que a Biologia me trouxe, Jéssica, Mariana G., Nathália, Carolinne e Victória, por vibrarem comigo nos momentos bons e por me apoiarem nos momentos ruins e de dúvidas nos últimos 5 anos. Vocês deixaram essa jornada mais leve e divertida.

Às minhas amigas do coração, Dóroti, Laura, Mariana D. e Maria Eduarda, por estarem sempre presentes, me escutando e me ajudando, e por me lembrarem do verdadeiro significado de apoio e amizade.

À minha orientadora, Prof<sup>ª</sup> Dr<sup>ª</sup> Maria João Ramos Pereira, por ter me guiado na escolha e no desenvolvimento desse projeto e por estar sempre disponível. Eu, com certeza, aprendi muito contigo e com as tuas aulas!

## SUMÁRIO

Resumo	8
Introdução	9
Metodologia	13
Resultados	14
Discussão	28
Conclusão	32
Referências	32

## ARTIGO

O manuscrito a seguir foi formatado seguindo as normas editoriais da revista Mammal Review (publicada pela Wiley).

## **Mamíferos híbridos e o efeito das ações antrópicas na hibridação interespecífica**

Bruna Valentini Siega<sup>1</sup> ([brunavalentinis@gmail.com](mailto:brunavalentinis@gmail.com))

Maria João Ramos Pereira<sup>1,2</sup> ([maria.joao@ufrgs.br](mailto:maria.joao@ufrgs.br))

1- Bird and Mammal Evolution, Systematics and Ecology Lab, Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brazil

2- Centre for Environmental and Marine Studies, Universidade de Aveiro , Portugal

## **Mamíferos híbridos e o efeito das ações antrópicas na hibridação interespecífica**

### **Resumo**

A hibridação interespecífica pode ser causada, ou pelo menos potencializada, pelas alterações globais antrópicas. Neste estudo, foi realizada uma revisão sistemática da literatura sobre fenômenos de hibridação em mamíferos terrestres, com ênfase nas espécies que hibridizam em um cenário resultante das ações antrópicas que vêm ocorrendo e se intensificando desde a Revolução Industrial. Foram selecionados 13 casos de hibridações recentes e os resultados sugerem que a principal causa das hibridações são as alterações na paisagem, principalmente as causadas pelo desmatamento para agricultura intensiva. A introdução de espécies e as mudanças climáticas também exercem influência no processo, porém em aparente menor escala. A hibridação interespecífica modifica a biodiversidade do planeta e tal processo acelerado pelas ações humanas, pode conduzir a impactos negativos para as espécies parentais, para os ecossistemas e serviços ecossistêmicos associados. Devem ser realizados esforços para diminuir as ameaças antrópicas contemporâneas e para retardar a perda da biodiversidade. O monitoramento das zonas híbridas é de extrema importância para obtermos mais informações sobre as populações de híbridos e para entender o que está acontecendo geneticamente tanto com os indivíduos híbridos, como com os indivíduos das espécies parentais.

Palavras-chave: alterações climáticas, alterações na paisagem, espécies exóticas; mudanças globais; zonas híbridas

## Introdução

A hibridação é o mecanismo responsável pelo fluxo gênico entre indivíduos que possuem complexos gênicos diferentes, ou seja, é definida como o cruzamento entre duas unidades taxonômicas distintas. Denomina-se híbrido o descendente que será formado a partir desta interação. A especiação híbrida é o processo de surgimento de novas espécies por meio de hibridação interespecífica (Lavrenchenko, 2014). A hibridação é um fenômeno importante, com potenciais consequências evolutivas. Este processo não constitui em si uma ameaça à conservação das espécies envolvidas, pois faz parte da história evolutiva da biota, mas pode tornar-se um problema para a conservação se for causado por mudanças no habitat ou na composição das espécies provocadas por ações humanas.

As consequências da troca de material genético entre indivíduos pertencentes a espécies diferentes têm sido motivo de debate entre os biólogos (Arnold, 1992). Com efeito, há muitas visões contrastantes sobre o papel da hibridação na evolução (Barton, 2001). Embora a hibridação interespecífica possa ser um processo que ameaça a integridade genética e a sobrevivência das espécies, por outro lado pode introduzir novas variações, algumas adaptativas, ao aumentar a aptidão dos indivíduos resultantes para as condições ambientais do momento.

A hibridação cria descendentes na primeira geração com um genoma misto que inclui o genoma mitocondrial (mtDNA) da mãe e o genoma nuclear (nDNA) de ambos os pais. Em mamíferos, todos os descendentes masculinos carregam o cromossomo Y do pai (yDNA). Diante disso, alguns resultados posteriores desse processo devem ser observados nas próximas gerações, pois se os híbridos forem viáveis, mas menos aptos do que qualquer uma das espécies parentais, o retrocruzamento com ambas as espécies parentais, possivelmente, resultará em uma zona híbrida estreita (Fig. 1). Já se a descendência híbrida não tiver nenhuma desvantagem em relação às linhagens parentais, um possível resultado pode ser que as duas espécies parentais sejam extintas, pelo menos localmente, enquanto formam uma nova espécie híbrida. Além disso, uma nova espécie também pode surgir se os híbridos tiverem uma vantagem seletiva sobre seus taxa progenitores e se eles se reproduzirem entre si, em vez de com membros de uma das populações parentais (Zinner *et al.*, 2011). Essas formas de hibridação são denominadas de bidirecionais; além destas também existe a hibridação unidirecional (introgressão) específica do sexo, que pode ocorrer quando, por

exemplo, um número limitado de machos ou fêmeas de um taxon se transfere para a população de outro taxon. Em alguns casos, a introgressão pode facilitar as respostas evolutivas das espécies às mudanças ambientais, promovendo a rápida aquisição de novas variantes genéticas adaptativas, aumentando assim o potencial adaptativo dessas espécies (Adavoudi & Pilot, 2022).

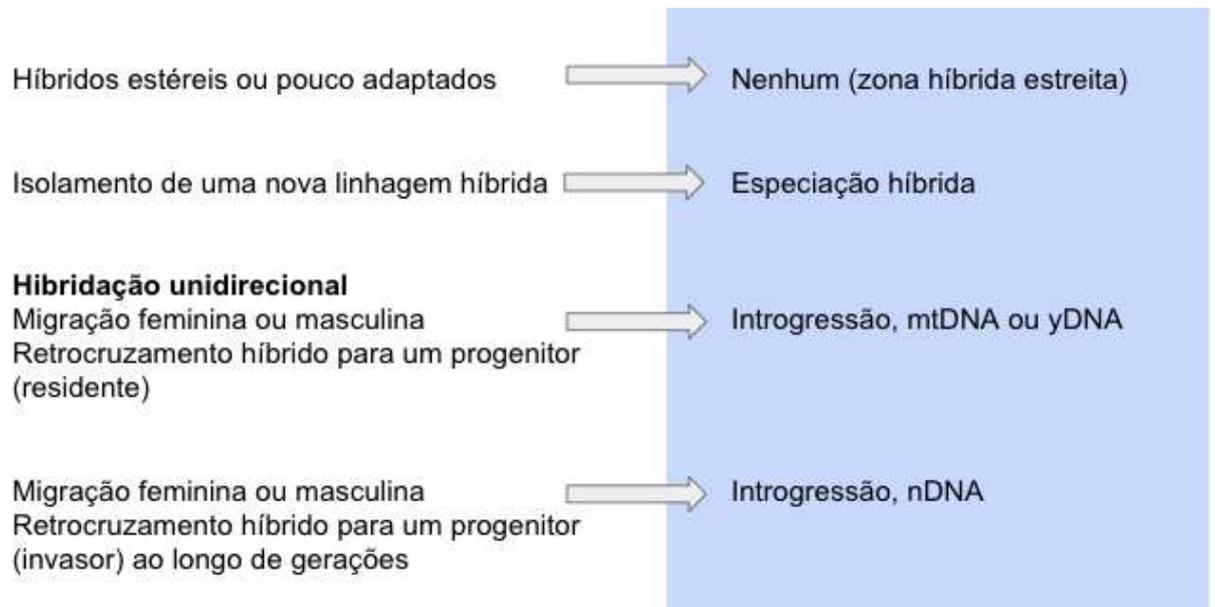


Figura 1. Possíveis resultados evolutivos da hibridação. Adaptado de Zinner *et al.* (2011).

Durante os últimos 150 anos, a pesquisa sobre hibridação interespecífica passou por três fases principais: a primeira fase foi caracterizada pela busca de casos de hibridação e a tentativa de desenvolver um quadro teórico; na segunda fase muitos exemplos de hibridação interespecífica foram explorados usando marcadores moleculares; e a terceira e atual fase é alimentada pela rápida integração de métodos genômicos e ecológicos (Schwenk *et al.*, 2008), no sentido de obter maior entendimento sobre as causas da hibridação e sobre como esse processo impacta não apenas as espécies envolvidas, mas também o habitat em que estão inseridas. A maioria dos estudos até ao momento concentrou-se em documentar eventos de hibridação e analisar suas causas, enquanto relativamente pouco se sabe sobre as consequências da hibridação e seu impacto sobre as espécies parentais (Draper *et al.* 2021).

Zonas híbridas são classicamente definidas como regiões geográficas estreitas onde populações geneticamente distintas entram em contato, acasalam e produzem pelo menos alguns descendentes viáveis (Barton & Hewitt 1985) (Figs. 2 e 3). A ocorrência de eventos ocasionais de hibridação pode ser suficiente para causar mudanças duradouras na arquitetura

genômica das espécies. Assim, a hibridação pode ser rara, mas se ocorrer, terá potencialmente um grande impacto na origem e no destino das linhagens evolutivas (Schwenk *et al.*, 2008). Os experimentos de cruzamento que ocorrem em zonas híbridas naturais seriam, muitas vezes, impossíveis de replicar em laboratório e é difícil exagerar a importância de estudar a hibridação na natureza (Taylor & Larson, 2019). Diante disso, a hibridação fornece um cenário ideal para estudar a interação entre diferenciação genética e ecológica.



Figura 2. Mapa esquemático representativo da zona híbrida das espécies *Ctenomys lami* e *Ctenomys minus* (Ctenomyidae, Rodentia) no extremo sul do Brasil. Retirado de Ximenes (2009).

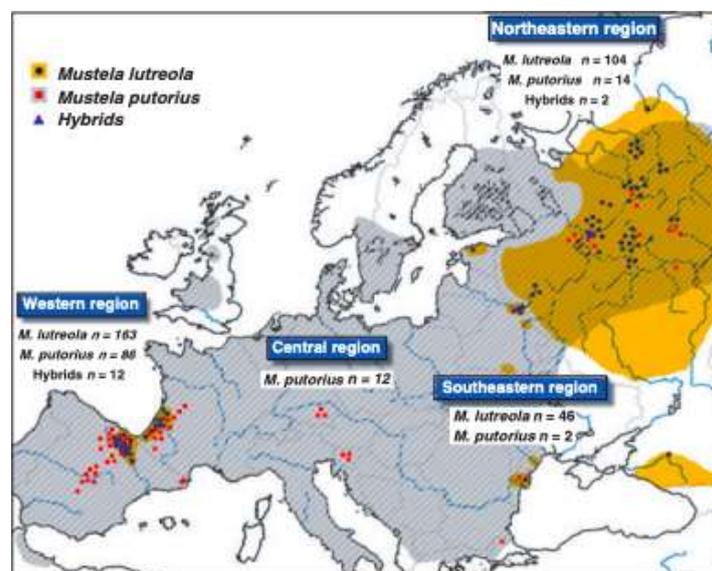


Figura 3. Distribuição de *Mustela lutreola* e *Mustela putorius* (Mustelidae, Carnivora) e as zonas híbridas detectadas na Europa. Retirado de Cabria *et al.* (2011).

Vários mamíferos híbridos já foram e estão sendo estudados. O maior número de exemplos conhecidos de especiação híbrida entre mamíferos é em Primates (Lavrenchenko,

2014), sendo algumas espécies conhecidas como resultado desse processo, como *Rungwecebus kipunji* (espécies parentais *Papio cynocephalus* e *Lophocebus sp.*) (Burrell *et al.* 2009) e *Macaca arctoides* (espécies parentais *M. fascicularis* e *M. assamensis/thibetana*) (Tosi *et al.*, 2003). Além disso, há vários exemplos de linhagens resultantes de hibridação em Rodentia, como *Mus musculus molossinus*, resultante do cruzamento entre *M. m. musculus* e *M. m. castaneus* (Yonekawa *et al.*, 1988), em Chiroptera, como *Artibeus schwartzi*, resultante do cruzamento entre *A. jamaicensis* e *A. planirostris* (Larsen *et al.*, 2010), e em Carnivora, como *Canis rufus* resultante do cruzamento entre *C. latrans* e *C. lupus* (Wayne & Jenks, 1991), entre outros. A hibridação também se faz presente no ambiente marinho em Cetartiodactyla, exemplificada pela espécie *Stenella clymene*, que tem como parentais as espécies *Stenella coeruleoalba* e *Stenella longirostris* (Amaral, 2014) e por estudos que observaram o cruzamento entre *Balaenoptera musculus* e *B. physalus* (Spilliaert *et al.*, 1991).

Os ambientes naturais da Terra foram alterados mais rapidamente por ações antrópicas na segunda metade do século XX do que em qualquer outro momento da história da humanidade (Habibullah *et al.*, 2021). As mudanças na paisagem, particularmente as que resultam em perda, fragmentação e destruição de habitats, representam a maior ameaça contemporânea à conservação da biodiversidade (Caro *et al.*, 2022). Estas mudanças são principalmente decorrentes da superexploração (a colheita de espécies no ambiente natural em taxas que não podem ser compensadas pela reprodução ou rebrota), da agricultura (a produção de alimentos, fibra e combustível, pecuária, aquicultura e a cultivo de árvores) (Maxwell *et al.*, 2016) e da urbanização. Além disso, a introdução de espécies exóticas (Jaureguiberry *et al.*, 2022), o aumento da frequência de incêndios florestais (Wagstaff, 2017) e os efeitos das mudanças climáticas por meio do aumento da temperatura e de eventos climáticos extremos, como inundações, ciclones e secas, também têm impactos negativos profundos na biodiversidade (Habibullah *et al.*, 2021).

Existem agora evidências inequívocas da existência de uma mudança climática global contemporânea. Os impactos das mudanças climáticas estão aumentando em frequência e intensidade em todo o mundo. As mudanças climáticas já estão causando eventos mais drásticos e frequentes (IPCC, 2022). Os efeitos das mudanças climáticas, como o aumento da temperatura e da precipitação, afetam organismos individuais, populações, a estrutura de comunidades, a distribuição de espécies e afetam funções ecossistêmicas (Habibullah *et al.*, 2021). Acredita-se que, individualmente, a maioria das espécies responderá a essa mudança climática por meio de deslocamentos da sua distribuição geográfica, em vez de adaptação *in*

*situ*, devido a maiores restrições na evolução rápida (Parmesan, 2006). Para algumas existirão recursos suficientes para sustentar populações além da faixa distribucional atualmente ocupada e, nesses casos, a mudança climática global pode disponibilizar novas áreas de ocupação, mais amplas, mais estreitas, ou com a mesma dimensão, mas em latitudes e longitudes distintas. Tais deslocamentos das áreas de distribuição podem resultar no aumento ou surgimento de simpatria entre espécies anteriormente parapatricas ou alopáticas, aumentando assim o potencial de hibridação (Garroway *et al.*, 2010). Além da mudança na distribuição das espécies, Thomas et al. (2004) apontam que as mudanças climáticas podem resultar no declínio de populações e na extinção de mais de um milhão de espécies terrestres nos próximos 50 anos. Entretanto, a magnitude relativa das ameaças devido à mudança do uso da terra/perda de habitat *versus* mudança climática novamente sugere que a primeira excede a segunda em três a dez vezes. Vários estudos de caso, usando distintas métricas, indicam que a mudança climática tem menos importância imediata do que outros fatores antropogênicos, principalmente a perda de habitat (Caro *et al.*, 2022).

No presente estudo temos como objetivo realizar uma revisão sistemática da literatura sobre fenômenos de hibridação em mamíferos terrestres, com ênfase nas espécies que hibridizam em um cenário resultante das alterações globais antrópicas, especificamente mudanças de habitat ou climáticas provocadas por ações humanas, e a introdução acidental ou planejada de espécies exóticas, mudanças essas que vêm ocorrendo e se intensificando desde a Revolução Industrial que se iniciou em 1760 e segue ocorrendo até os dias atuais. Pretende-se também discutir as possíveis consequências desse processo para a conservação da biodiversidade, visto que elas permanecem pouco exploradas.

## **Métodos**

Para acessar as informações necessárias e desenvolver a revisão sistemática sobre os mamíferos que hibridizam devido a alterações ambientais - de paisagem, climáticas e introdução de espécies exóticas - de origem humana, foi realizada uma busca por artigos científicos, teses e dissertações sobre o tópico nos bancos de dados do Google Scholar e do Web of Science. A pesquisa foi restringida para os trabalhos publicados entre 1990 e 2022. Uma primeira busca foi feita na língua inglesa utilizando combinações das palavras-chave "interspecific", "hybrid", "mammals", "evolution", "animal", "hybridization", "hybrid zones", "natural", "anthropogenic". Uma segunda pesquisa foi realizada na língua portuguesa

utilizando, também, uma combinação das palavras-chave ‘‘hibridação’’, ‘‘animal’’, ‘‘híbridos’’, ‘‘mamíferos’’, ‘‘natural’’, ‘‘antrópica’’, ‘‘zona híbrida’’. Em seguida, as ferramentas Litmaps (<https://www.litmaps.com/>) e Open Knowledge Maps (<https://openknowledgemaps.org/>), foram utilizadas para ajudar a mapear e encontrar artigos relacionados com outros que já haviam sido incorporados no trabalho.

Apesar da existência de vários conceitos de espécie, em todos eles, uma espécie é uma linhagem de metapopulação evoluindo separadamente (Queiroz, 2007). Assim, neste trabalho, consideramos o conceito filogenético de espécie, visto que em muitos casos o processo de divergência das linhagens ainda está em andamento.

## Resultados

De acordo com os critérios definidos, as buscas feitas em inglês resultaram num total de 1180 resultados, sendo que 57 destes trabalhos foram pré-selecionados. Após uma análise mais detalhada, apenas nove trabalhos satisfizeram todos os critérios desejados para o desenvolvimento desta revisão, sendo todos eles artigos científicos com revisão por pares. Já na busca feita em português, foram obtidos 194 resultados, sendo 18 pré-selecionados. Após outra análise mais detalhada, apenas cinco trabalhos foram selecionados: quatro dissertações de mestrado e um trabalho conclusão de curso.

Dentre os trabalhos selecionados foram detectadas hibridações provocadas por ações antrópicas em diversos grupos de mamíferos, como os primatas, os roedores, os carnívoros e os artiodáctilos. Além disso, percebe-se também que os trabalhos indicam que esse processo está ocorrendo em diversas regiões do mundo, dentre elas a América do Norte, América do Sul, a Europa e a África e que está sendo causado por diferentes tipos de intervenções humanas (Tabela 1).

Espécies parentais	Região	Mecanismo para contato	Referência
<b>Ordem Primates</b>			
<i>Alouatta palliata</i>	América do Sul	Alterações na paisagem: fragmentação do habitat	Cortés-Ortiz <i>et al.</i> 2007
X			
<i>Alouatta pigra</i>			

<i>Cercopithecus mitis</i> X	África	Alterações na paisagem: agricultura e urbanização	Jong & Butynski 2010
<i>Chlorocebus pygerythrus</i>			
<i>Callithrix jacchus</i> X	América do Sul	Introdução de espécie: áreas florestadas urbanas e expansão para áreas de espécies nativas	Silva 2014
<i>Callithrix penicillata</i>			
<i>Callithrix aurita</i> X	América do Sul	Introdução de espécie: áreas florestadas urbanas e expansão para áreas de espécies nativas	Silvério 2022
<i>Callithrix penicillata</i>			
<b>Ordem Rodentia</b>			
<i>Ctenomys lami</i> X	América do Sul	Alterações na paisagem: agricultura intensiva	Ximenes 2009
<i>Ctenomys minutus</i>			
<i>Glaucomys volans</i> X	América do Norte	Mudanças climáticas: aumento da temperatura no período do inverno	Garroway <i>et al.</i> 2010
<i>Glaucomys sabrinus</i>			
<b>Ordem Carnivora</b>			
<i>Canis lupus</i> X	América do Norte	Alterações na paisagem: agricultura intensiva	Lehman <i>et al.</i> 1991
<i>Canis latrans</i>			
<i>Felis silvestris</i> X	Europa	Alterações na paisagem: urbanização Expansão de espécie domesticada para ambiente silvestre	Oliveira <i>et al.</i> 2007; Mendes 2014
<i>Felis catus</i>			
<i>Leopardus geoffroyi</i> X	América do Sul	Alterações na paisagem: agricultura intensiva	Trigo <i>et al.</i> 2008

*Leopardus tigrinus*

*Lycalopex vetulus*

América do Sul

Alterações na paisagem:  
agricultura intensiva

Garcez 2015

X

*Lycalopex gymnocercus*

*Mustela lutreola*

Europa

Alterações na paisagem:  
fragmentação do habitat

Cabria *et al.* 2011

X

*Mustela putorius*

*Ursus maritimus*

América do Norte

Mudanças climáticas:  
aumento das temperaturas

Pongracz *et al.* 2017

X

*Ursus arctos*

#### **Ordem Artiodactyla**

*Cervus elaphus*

Europa

Introdução de espécie:  
expansão de espécie exótica  
introduzida para áreas da  
espécie nativa

Senn *et al.* 2010

X

*Cervus nippon*

#### ***Hibridação e alterações na paisagem***

Segundo a WWF (2022), a devastação da cobertura vegetal nativa é, no presente, uma das principais ameaças às espécies da flora e fauna. Dentre os trabalhos selecionados para a realização desta revisão, oito deles representam situações em que a hibridação foi, se não causada, pelo menos potencializada, por alterações na paisagem realizadas por ação humana.

A produção agrícola é um dos principais motivos para a alteração e destruição dos habitats das espécies de mamíferos. Quatro casos de hibridação causados por este fator foram encontrados nesta revisão. Um dos casos foi registrado na América do Norte, em uma área que abrange Canadá e Estados Unidos e o processo de hibridação está ocorrendo entre duas espécies de canídeos: *Canis lupus*, lobo-cinzento, e *Canis latrans*, coiote (Lehman *et al.*, 1991). A dinâmica demográfica dos lobos-cinzentos e dos coiotes mudou drasticamente nos últimos dois séculos. Durante o final do Pleistoceno, os lobos-cinzentos habitaram toda a América do Norte, exceto as áreas costeiras do México, e se espalharam amplamente por vários habitats, incluindo florestas, planícies, desertos e tundras (Nowak, 1979). Com o

avanço da agricultura para o oeste e para o norte do continente norte-americano, o número de lobos diminuiu rapidamente pela perda de habitat e, também, por extermínio direto (Young, 1944). À medida que mais áreas florestais foram convertidas em terras agrícolas ao longo da área de distribuição dos lobos, os coiotes, mais oportunistas invadiram esses locais, com aumento populacional associado, aumentando também assim a sua área de simpatria com os lobos (Bergand & Chesness, 1978). Nesses locais ocorreram fenômenos de hibridação extensos, com a formação de zonas híbridas. De fato, a ideia de que a alteração ambiental induzida pelo homem pode levar à hibridação interespecífica não é nova (Anderson, 1948). Para coiotes e lobos, a condição de hibridação bem-sucedida parece ser a existência de uma região onde as densidades de coiotes estão aumentando e contatos interespecíficos frequentes são feitos. A população de lobos também sofre uma grande pressão devido à caça de controle de predadores, amplamente praticada até há poucas décadas e ainda em vigor em alguns locais do planeta. Visto que a população de coiotes se adapta mais facilmente a áreas de agricultura e a ambientes urbanos, esses animais não sofreram tanto, nem com a caça nem com as mudanças na paisagem, tendo até, em algumas instâncias, aumentado as suas densidades populacionais. Os genótipos híbridos de coiotes e lobos são restritos ao norte do Minnesota e Isle Royale (EUA), ao sul de Ontário e Quebec (Canadá), áreas onde os coiotes se tornaram abundantes somente a partir de 1900. Neste estudo, foram relatados pelo menos seis casos de hibridação e há evidências de evolução de sequência dentro das linhagens híbridas. Foi revelada uma introgressão unidirecional de genes resultantes do cruzamento entre lobos machos dispersos incapazes de encontrar parceiros da mesma espécie com coiotes fêmeas em áreas desmatadas que fazem fronteira com territórios de lobos. À medida que áreas historicamente ocupadas por lobos se tornam mais agrícolas, a integridade genética dos lobos parece estar cada vez mais ameaçada pelo cruzamento com coiotes (Lehman *et al.*, 1991).

Outro caso de hibridação potenciado por alterações na paisagem resultantes da produção agrícola ocorre entre os felídeos *Leopardus geoffroyi* e *Leopardus tigrinus* (Trigo *et al.*, 2008) no sul do Brasil. Essas duas espécies apresentam uma distribuição essencialmente alopátrica: *L. geoffroyi* ocorre na Bolívia, Paraguai, norte da Argentina e sul do Brasil, enquanto *L. tigrinus* ocorre desde a Costa Rica até ao sul do Brasil e nordeste da Argentina (Oliveira 1994; Eisenberg & Redford 1999). São vários os exemplos de zonas híbridas que parecem resultar de contactos secundários entre populações anteriormente alopátricas que se encontram devido a expansões demográficas provocadas por respostas a alterações climáticas

e de habitat. Com efeito, a alteração antrópica do habitat tem sido desenfreada em algumas áreas do estado do Rio Grande do Sul (RS), no sul do Brasil nos últimos dois séculos, e particularmente nas últimas três décadas (Rocha *et al.*, 2022), sendo provável que as populações das duas espécies não estivessem em contato direto antes das modificações antrópicas na paisagem da região. Estudos genéticos e filogenéticos sugerem uma recente expansão populacional das duas espécies, mas especificamente de *L. tigrinus*. Levantamentos de campo para determinar com mais exatidão a distribuição geográfica de *L. tigrinus* e *L. geoffroyi* no Rio Grande do Sul, realizados entre 1993 e 2004, revelaram uma estreita zona de contato entre essas espécies. Muitos indivíduos híbridos registrados na região da Depressão Central do Rio Grande do Sul, que consiste em um mosaico de campos, matas ciliares e fragmentos de sapal em meio a uma matriz de paisagens agrícolas, exatamente onde ocorre o contato entre as duas espécies (Eizirik *et al.*, 2006). Nesta região, vinham sendo observados indivíduos com padrões de coloração de pelagem atípicos, aparentemente “intermediários” entre as duas espécies (Eizirik *et al.*, 2006); tal padrão de coloração atípico levou Trigo e colaboradores (2008) a levantar a hipótese da existência de uma zona híbrida, tendo sido reconhecidos pelo menos 14 indivíduos (a maioria deles originários da zona geográfica de contato) exibindo sinais de introgressão genética interespecífica. Embora só tenha sido documentada a ocorrência de introgressão genética de *L. geoffroyi* para *L. tigrinus*, introgressão bidirecional pode estar ocorrendo, dada a observação de que *L. geoffroyi* carrega segmentos genômicos originários de *L. tigrinus* (Trigo *et al.*, 2008).

O cruzamento entre *Lycalopex vetulus* e *Lycalopex gymnocercus* (Garcez, 2015) foi documentado na América do Sul, mais especificamente no Brasil. *Lycalopex vetulus* ocorre principalmente em áreas de formações vegetais abertas do Planalto Central brasileiro e áreas periféricas de transição, atuando como onívoro do estrato subarbustivo em ambientes do Cerrado, onde se alimenta principalmente de insetos (térmitas), pequenos vertebrados e frutos, sendo considerado um ótimo dispersor de sementes (Dalponte, 1999; Nowak, 1999). As principais ameaças à espécie parecem ser a destruição de habitat e outros efeitos negativos diretos e indiretos causados pela ação antrópica (Lemos *et al.*, 2011). De fato, o Cerrado sofre uma elevadíssima pressão antrópica, restando menos de 20% de sua área original ainda em estado conservado; a enorme diversidade e grau de endemismo que encerra, associado ao grau de modificação já sofrido, levaram a que o Cerrado fosse classificado como um hotspot de biodiversidade e um dos 34 ecossistemas mais ameaçados do planeta (Mittermeier *et al.*, 2005). Além disso, outras ameaças a *L. vetulus* consistem de eventuais ataques por cães

domésticos nas proximidades de fazendas e áreas urbanas, atropelamentos, doenças, alta mortalidade de filhotes/juvenis e o eventual abate por caçadores com o intuito de proteger suas criações domésticas, já que os indivíduos são comumente confundidos com outra espécie simpátrica de canídeo, o cachorro-do-mato (*Cerdocyon thous*), à qual são supostamente atribuídas perdas de animais domésticos por predação (Spíndola *et al.*, 2008; Lemos *et al.*, 2013). Já *L. gymnocercus*, distribuiu-se mais para sul, ocorrendo no Rio Grande do Sul, Santa Catarina e Paraná, havendo registros recentes de sua ocorrência no sudeste do estado de São Paulo, evidenciando uma expansão de seu território e a possível simpatria com *L. vetulus* na região (Queirolo *et al.*, 2013). *Lycalopex gymnocercus* parece adaptar-se bem a alterações antrópicas da paisagem, embora a transformação do seu habitat em áreas agrícolas pareça ser, ainda assim, uma ameaça à sua preservação. O surgimento de áreas abertas devido a tais alterações na paisagem parece ter conduzido à expansão dos limites de distribuição geográfica das duas espécies, levando à formação ou ao aumento de uma zona de contato entre elas. Tal processo pode ter sido facilitado pelo fato de que ambas serem típicas de áreas abertas e possuírem hábitos generalistas e oportunistas, com alta capacidade de dispersão (Lucherini & Vidal, 2008). Garcez (2015) identificou seis híbridos entre as duas espécies através de análises genéticas, embora nenhum dos indivíduos híbridos encontrados pareça pertencer à geração F1, o que permite afirmar que os híbridos inicialmente gerados são, pelo menos parcialmente, férteis. A presença de híbridos férteis abre a possibilidade de que o processo de hibridação se expanda, gerando uma zona híbrida de grandes proporções ou mesmo a miscigenação completa entre as duas espécies, levando a uma descaracterização da constituição genética original das duas linhagens. Haplótipos mitocondriais de *L. gymnocercus* estavam presentes em cinco indivíduos de *L. vetulus*, o que apresenta evidências de mistura de material genético e sugere que fêmeas da primeira espécie cruzaram com machos da segunda. Por outro lado, a existência de um indivíduo de *L. vetulus* com evidência de mistura de material genético, porém sem um haplótipo mitocondrial proveniente de *L. gymnocercus*, indica a participação de fêmeas de *L. vetulus* no processo, podendo ter ocorrido a hibridação na direção oposta ou o cruzamento destas com machos híbridos F1 ou F2. O fato de haver um compartilhamento de haplótipo entre as duas espécies, sugere que se trata de um processo muito recente. Diante disso, Garcez (2015) colocou a hipótese de que a hibridação entre as duas espécies foi induzida por alterações antrópicas da paisagem, especificamente o desmatamento da Mata Atlântica que outrora atuou como barreira geográfica entre ambas.

Alterações na paisagem realizadas para a prática agrícola, parecem também ter conduzido ao cruzamento entre *Ctenomys lami* e *Ctenomys minutus* (Ximenes, 2009), na América do Sul, mais precisamente no Rio Grande do Sul, Brasil. Segundo dados históricos e mapas do exército da região da Lagoa dos Barros e Coxilha das Lombas, *C. lami* e *C. minutus* eram linhagem isoladas por um banhado entre a Coxilha das Lombas e a Lagoa dos Barros (Arienti, 1986). *Ctenomys lami* é endêmica, possuindo uma área de distribuição restrita e ocorrendo em uma região profundamente descaracterizada ambientalmente por plantações agrícolas intensivas e contaminação por agrotóxicos. Na década de 1950, com o desenvolvimento de culturas de arroz nessa região, o banhado secou devido à drenagem para essas plantações (El Jundi, 2003). Isso pode ser observado atualmente com a extração de água da Lagoa dos Barros para irrigação das inúmeras plantações de arroz aí presentes, expondo áreas com solo arenoso. Com esses dados, Ximenes (2009) concluiu que o aparecimento de uma zona de contato foi causado pela atividade humana. O estudo dos cariótipos dos indivíduos analisados pela autora mostrou que os híbridos possuem capacidade de produzir gametas viáveis, pois a segregação dos cromossomos na meiose é regular, ou seja, não apresentam problemas em relação à fertilidade. A maioria dos cariótipos foi representada por híbridos intermediários provenientes de retrocruzamentos e cruzamentos entre híbridos, e apenas um cariótipo da F1 foi encontrado. Diante deste processo de hibridação, Ximenes (2009) sugere que existe o risco da perda da identidade específica das duas linhagens.

Hibridações resultantes do surgimento de zonas de contato devido ao desmatamento para urbanização são também conhecidas. Um desses casos está ocorrendo no México entre duas espécies de primatas neotropicais de grande porte: *Alouatta palliata* e *Alouatta pigra* (Cortés-Ortiz *et al.*, 2007). *Alouatta palliata* é encontrada atualmente desde o sul de Veracruz no México até ao centro da Guatemala e sul de Belize, continuando ao sul pelas Honduras, Nicarágua, Costa Rica, Panamá e a costa do Pacífico da Colômbia e Equador. Por outro lado, *A. pigra* está confinada à península de Yucatán no México, Belize e à parte central e oriental da Guatemala. Embora *A. palliata* e *A. pigra* sejam alopatricas na maior parte de sua distribuição, Smith (1970) relatou uma área de simpatria no estado de Tabasco, México. Atualmente esta área encontra-se altamente desmatada, havendo apenas pequenas manchas de vegetação com vários graus de perturbação. Durante uma série de expedições, a área onde a simpatria havia sido relatada foi pesquisada e foram encontrados grupos com indivíduos de *A. palliata* e *A. pigra* – através de identificações baseadas inicialmente em caracteres morfológicos - e indivíduos que possuíam características morfológicas de ambas as espécies.

Posteriormente, utilizando uma abordagem genética, Cortés-Ortiz e colaboradores (2007) evidenciaram a hibridação entre as duas linhagens. Os indivíduos híbridos foram detectados em paisagens fragmentadas onde as distribuições das duas espécies se sobrepõem e faziam parte de grupos mistos, que continham indivíduos de ambas as espécies parentais e em alguns casos indivíduos com características morfológicas únicas ou intermediárias. No total, 23 indivíduos da suposta zona híbrida possuíam totalmente os alelos de *A. palliata* ou *A. pigra* e continham o haplótipo mitocondrial da respectiva espécie, sugerindo que indivíduos das duas espécies parentais são ainda comuns dentro da zona híbrida. Treze outros indivíduos foram identificados como híbridos, incluindo sete fêmeas adultas, uma fêmea jovem e cinco machos adultos. Os autores demonstraram que a hibridação e os retrocruzamentos subsequentes são direcionados e que o único cruzamento provável entre as espécies parentais, macho *A. palliata* X fêmea de *A. pigra*, produz fêmeas híbridas férteis, mas falha em produzir machos viáveis ou férteis (Cortés-Ortiz *et al.*, 2007).

No continente africano, mais precisamente no Quênia, também foi registrada hibridação entre duas espécies de primatas: *Cercopithecus mitis* e *Chlorocebus pygerythrus* (Jong & Butynski, 2010). *Cercopithecus mitis* é uma espécie fundamentalmente florestal, ocorrendo em florestas e bosques densos, enquanto *C. pygerythrus* é uma espécie de borda de floresta e habitats pouco arborizados. Estas duas espécies são normalmente simpátricas na região de ecótono entre esses ambientes mais florestais e mais abertos. O fato de o ecótono ser um tipo de habitat comum no vasto mosaico da paisagem significa que essas duas espécies se encontram com frequência. No entanto, embora *C. mitis* e *C. pygerythrus* “se associem” em redor de fontes alimentares comuns ao longo do ecótono, essas associações seriam geralmente localizadas, breves e casuais. Contudo, o aumento das atividades agrícolas, exploração madeireira, estabelecimento de assentamentos, construção de estradas e turismo causaram extensa alteração paisagística com grande fragmentação do habitat de ambas as espécies, conduzindo ao aumento da área de contato entre *C. mitis* e *C. pygerythrus*. Além disso, as duas espécies se reúnem com particular frequência nas proximidades de residências humanas e instalações turísticas onde há comida e água abundantes todo o ano, grandes árvores para se abrigarem e poucos predadores. Nessas circunstâncias, *C. mitis* e *C. pygerythrus* podem mudar drasticamente seu comportamento de forrageamento enquanto estão em um ambiente humanizado relativamente seguro. Neste novo ambiente, as espécies provavelmente passam muito mais tempo próximas do que quando em seu habitat original, o

que favorece a quebra da barreira reprodutiva entre elas, ocorrendo a hibridação (Jong & Butynski, 2010).

A perda massiva de habitat e a fragmentação da paisagem, a urbanização progressiva e invasiva, a escassa disponibilidade de presas (resultado da diminuição acentuada do coelho-bravo, *Oryctolagus cuniculus*, principal presa natural nas paisagens mediterrânicas, Lozano *et al.*, 2003) e a caça parecem ter levado ao declínio populacional de *Felis silvestris*, gato-bravo, em Portugal e, eventualmente, promovido interações reprodutivas com *Felis catus*, gato-doméstico (Oliveira *et al.*, 2007). Com exceção das áreas litorâneas, os gatos-bravos eram comuns e relativamente abundantes na Península Ibérica (Nowell & Jackson 1996). No entanto, sua distribuição atual parece ser consideravelmente menor, tendo diminuído devido a várias alterações antrópicas, à semelhança de outras populações europeias. Oliveira e colaboradores (2007) coletaram indivíduos erroneamente pré-identificados como gatos-bravos em áreas protegidas, confirmando a sobreposição efetiva de ocupação entre gatos-bravos e gatos-domésticos nessas áreas. Os autores estimaram níveis relativamente reduzidos de introgressão (até 14%) sendo que, Lozano e Malo (2012) defendem que o fenómeno de hibridação, e a resultante introgressão, parece ser uma consequência e não a causa do declínio populacional pois, quando uma população de gato-bravo se torna tão diminuta ao ponto de dificultar o encontro entre parceiros sexuais, a procriação com os seus congêneros domésticos surge como opção e, uma vez presentes numa população, os indivíduos híbridos irão favorecer os cruzamentos subsequentes. Os descendentes desta hibridação são férteis e capazes de procriar com ambas as espécies (Pierpaoli *et al.*, 2003). Consequentemente, ao longo do tempo verifica-se uma introgressão dos caracteres genéticos do gato-doméstico na população selvagem, colocando em causa a integridade genética de gato-bravo (Daniels & Corbett 2003; Pierpaoli *et al.*, 2003; Hertwig *et al.*, 2009).

O quarto exemplo de hibridação causado por alterações antrópicas na paisagem é o de *Mustela lutreola* e *Mustela putorius* (Cabria *et al.*, 2011) no continente Europeu. *Mustela lutreola* é considerado um dos carnívoros mais ameaçados da Europa. É classificado como criticamente ameaçado (IUCN, 2015) devido ao acentuado declínio populacional no último século (Maran *et al.*, 1998). As populações europeias remanescentes estão restritas a habitats ribeirinhos em três áreas isoladas: oeste - sudoeste da França e norte da Espanha, nordeste - Estônia, Bielorrússia e Rússia, e sudeste - Romênia (Maran & Henttonen 1995). Os principais fatores que atualmente ameaçam as populações de *M. lutreola* são a perda de habitat, a

poluição, a caça e a hibridação com *Mustela putorius*. Já *Mustela putorius* é classificada como de menor preocupação (IUCN, 2015), apresentando populações abundantes e ampla distribuição por toda a Europa. No entanto, as suas populações parecem estar diminuindo em algumas partes do continente devido à escassez de presas, mudança de habitat e caça (Fernandes *et al.*, 2008). A hibridação entre estas espécies parece estar aumentando em frequência nas áreas de simpatria onde *M. lutreola* ocorre em densidades muito baixas (Sidorovich 2001; Lode' *et al.*, 2005) como um processo forçado que ocorre principalmente em condições de escassez de parceiros apropriados entre duas espécies com barreiras reprodutivas incompletas. Cabria e colaboradores (2011) detectaram padrão de introgressão unidirecional, o que parece ser explicado pela abundância relativa de *M. putorius*. As baixas taxas de hibridação e introgressão (3% e 0.9%, respectivamente) detectadas pelos autores sugerem que esses processos são ocasionais e podem ter pouca contribuição para o declínio histórico das populações ameaçadas de *M. lutreola*. Os dados também indicam que a hibridação é assimétrica, já que apenas machos de *M. putorius* cruzam com fêmeas *M. lutreola*. Além disso, o retrocruzamento e a introgressão genética foram detectados apenas entre fêmeas híbridas de primeira geração (F1) de *M. lutreola* com machos *M. putorius* (Cabria *et al.*, 2011). É importante enfatizar que as taxas de hibridação podem ter aumentado devido ao evidente declínio de *M. lutreola* (Sidorovich 2001; Lodé *et al.*, 2005). Até 86% (n = 12) dos híbridos genotipicamente confirmados foram capturados nas populações da Europa Ocidental, enquanto o restante correspondia a populações do nordeste da Europa (Cabria *et al.* 2011).

### ***Hibridação e espécies invasoras***

Espécies exóticas invasoras são espécies que, introduzidas fora da sua área de distribuição natural, ameaçam a diversidade biológica nativa através de competição ou do transporte de zoonoses. Além disso, ao modificarem a biota de determinada região podem ter consequências para o provimento de serviços ecossistêmicos. As espécies invasoras são consideradas a segunda maior causa de extinção de espécies no planeta, afetando diretamente a biodiversidade, a economia e a saúde humana e animal (IBAMA, 2022). Espécies invasoras podem ser localmente responsáveis pela redução da riqueza específica e pela alteração do pool gênico através da ocorrência de hibridação (Richardson *et al.*, 1989). Entretanto, a introdução de espécies exóticas não é um fator que age isolado no ambiente. Seus efeitos danosos são somados aos de outras ameaças como a destruição de habitats (Gurevitch &

Padilla, 2004). Uma das razões para que algumas espécies exóticas tenham tanta facilidade para invadir e dominar novos habitats, deslocando as espécies nativas, é a ausência de predadores naturais, doenças e parasitas, particularmente em ambientes insulares ou em regiões que já sofreram perturbações decorrentes da ação humana (Primack & Rodrigues, 2001). Todavia, nem todas as espécies invasoras representam o mesmo grau de ameaça, e nem toda comunidade invadida é igualmente afetada (Gurevitch & Padilla, 2004). Dentre os trabalhos selecionados para esta revisão, três deles representam situações em que a hibridação foi causada, ou potencializada, pela introdução de espécies.

A hibridação entre *Cervus elaphus*, veado-vermelho, e o introduzido *Cervus nippon*, veado-sika, está ocorrendo na Europa (Senn *et al.*, 2010). Originalmente do Japão, *C. nippon*, fortemente diferenciado geneticamente e morfológicamente de *C. elaphus* (Senn & Pemberton 2009), foi introduzido na Grã-Bretanha, em vários locais, por volta de 1900 (Ratcliffe 1987). As populações se expandiram com sucesso, especialmente na Escócia, onde ocorre em 40% do território (Ward 2005). Senn e colaboradores (2010) avaliaram até que ponto a hibridação entre as duas espécies de cervídeos está causando mudanças fenotípicas, considerando que a hibridação com uma espécie invasora tem o potencial de alterar o fenótipo e, portanto, a ecologia de uma contraparte nativa. A análise da estrutura populacional genética pelos autores revelou que 108 (7,95%) dos 1357 indivíduos amostrados podem ser considerados híbridos recentes. O padrão de hibridação na área de estudo foi semelhante ao descrito anteriormente por Senn & Pemberton (2009). Nenhum híbrido F1 (primeira geração) foi encontrado, e um exame dos genótipos revelou que a maioria dos híbridos recentes eram retrocruzamentos de várias gerações. Isso demonstra que, embora a hibridação F1 seja rara, os híbridos F1 são férteis e, portanto, necessariamente acasalam com indivíduos da população parental, resultando em progênie retrocruzada. No entanto, em um local (West Loch Awe) o padrão de hibridismo é diferente da maior parte da área de estudo, pois 43% dos indivíduos são híbridos (representando 65% dos híbridos no conjunto de dados) e, como a densidade de híbridos é alta, esses indivíduos não são apenas retrocruzados, mas também descendentes de cruzamentos entre híbridos. Como está ocorrendo a hibridação entre as duas espécies, existe o potencial para um extenso fluxo gênico entre as duas espécies. Evidências de introgressão de DNA mitocondrial sugerem que, na grande maioria dos casos, a hibridação ocorre entre fêmeas de veado-vermelho e machos de veado-sika (Senn & Pemberton 2009). Esse fluxo gênico é acompanhado por mudanças no peso, tamanho e morfologia da mandíbula, não existindo evidências de que a hibridação esteja causando

alterações nas taxas de fertilidade das populações de qualquer uma das espécies parentais. É provável que o aumento da similaridade fenotípica entre as duas espécies leve a uma maior hibridação e as consequências ecológicas disso são difíceis de prever. Do ponto de vista prático, é provável que a presença de veado-sika na Grã-Bretanha altere a ecologia e a aparência do veado-vermelho (Senn *et al.* 2010).

Casos de hibridação causados pela presença de espécies invasoras são também conhecidos no Brasil. Em Minas Gerais (MG) ocorre hibridação entre duas espécies de micos: *Callithrix jacchus* e *Callithrix penicillata* (Silva, 2014). *Callithrix jacchus* ocorre mais tipicamente no nordeste do Brasil, ocorrendo em Alagoas, Pernambuco, Paraíba, Rio Grande do Norte, Ceará, Piauí, Maranhão, Bahia e, possivelmente, Tocantins (Rylands *et al.*, 2009). *Callithrix penicillata* é, possivelmente, a espécie do gênero com distribuição geográfica mais ampla, ocorrendo nos estados da Bahia, Minas Gerais, Goiás, sudoeste do Piauí, Maranhão e norte de São Paulo (Hershkovitz, 1977). Apesar de serem nativos do Brasil, estes primatas são exóticos em vários estados da Federação (Morais Junior, 2010). Ambas as espécies foram introduzidas em quase todos os estados do sul e sudeste brasileiro. Minas Gerais contém uma grande diversidade de espécies de *Callithrix*, sendo *C. jacchus* a única espécie do gênero que não ocorre naturalmente, mas que se encontra amplamente disseminada no estado. Os relatos de hibridação entre espécies do gênero são cada vez mais frequentes. Nos habitats invadidos, as espécies introduzidas, como *C. jacchus* e *C. penicillata*, competem e hibridizam com espécies nativas, causando desequilíbrio nas comunidades. A maior parte dos indivíduos invasores está em áreas florestadas urbanas, como parques, praças e *campi* universitários, e apesar de se reproduzirem, sua sobrevivência parece depender de recursos disponibilizados direta e indiretamente por humanos (Santos *et al.*, 2006).

De acordo com Silva (2014), 16% dos híbridos entre espécies do gênero são resultado do cruzamento entre *C. jacchus* e *C. penicillata*. Esse cruzamento é um exemplo de hibridação promovida pela ação humana, visto que uma das espécies foi voluntariamente introduzida no estado (Silva, 2014). Além disso, as localizações dos híbridos estão ligadas às principais rodovias apontadas por RENCTAS (2001) como rotas terrestres de tráfico de animais silvestres. A autora refere ainda que a distribuição de alguns dos híbridos coincide com a de espécies ameaçadas como *C. aurita*, que ocorre nos fragmentos de Mata Atlântica em Minas Gerais (Silva, 2014).

Híbridos resultantes do cruzamento entre *Callithrix aurita* e *Callithrix penicillata* foram também detectados em Minas Gerais (Silvério, 2022). Endêmica da Mata Atlântica, *C.*

*aurita* é uma das 25 espécies de primatas mais ameaçadas do mundo. Além da perda do seu habitat natural, *C. aurita* é ameaçada pela introdução de espécies alóctones com as quais compete e hibridiza (Norris *et al.*, 2011; Melo *et al.*, 2018). Com efeito, a introdução de outras espécies, como o *C. jacchus* e *C. penicillata*, tem ameaçado grandemente *C. aurita*, tanto pela competição quanto pela hibridação (Pereira *et al.*, 2008; Carvalho *et al.*, 2018). Na região analisada por Silvério (2022), em três dos cinco fragmentos em que *C. aurita* foi encontrado também foram registrados grupos mistos ou híbridos. Os indivíduos híbridos avistados têm características fenotípicas de pelagem intermediária das espécies parentais *C. aurita* e *C. penicillata*, e podem ser favorecidos pela plasticidade ambiental de *C. penicillata*, o que possibilita a esses indivíduos terem áreas de vida menores, além de conseguirem sobreviver e se reproduzir em áreas bastante perturbadas (Vilela & Del-Claro, 2011). Uma situação de risco semelhante foi relatada no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, no Rio de Janeiro (Pereira *et al.*, 2008).

### ***Hibridação e mudanças climáticas***

À mudança do clima se somam todos os outros fatores anteriormente referidos, produzindo efeitos sinérgicos e de difícil previsão e monitoramento em termos de preservação da biota. As mudanças climáticas podem conduzir à alteração da área de ocorrência (expansão, retração ou deslocamento) e de habitat (HilleRisLambers *et al.*, 2013). Dois dos trabalhos encontrados nesta revisão revelam cenários em que a hibridação foi causada, ou pelo menos potencializada, por mudanças climáticas.

O processo de hibridação causado pelas mudanças climáticas está ocorrendo entre duas espécies de esquilos voadores *Glaucomys volans* e *Glaucomys sabrinus* (Garroway *et al.*, 2010) na América do Norte, abrangendo territórios no Canadá e nos Estados Unidos. Entre 1995 e 2003, o esquilo-voador-do-sul, *Glaucomys volans*, expandiu rapidamente a sua área norte de distribuição em aproximadamente 200 km (Bowman *et al.*, 2005). Esta espécie é típica das florestas decíduas temperadas orientais da América do Norte. A sua expansão distribucional parece ter resultado de uma série de invernos quentes, conduzindo ao aumento da área de contato entre *G. volans* e o esquilo-voador-do-norte, *G. sabrinus*, uma espécie típica da floresta boreal (Bowman *et al.*, 2005). A mudança na distribuição das duas espécies de esquilos voadores durante esse período criou um cenário em que uma expansão populacional induzida por mudanças climáticas aumentou rapidamente a simpatria local entre

essas espécies, normalmente parapátricas. Isso proporcionou a oportunidade de testar a previsão de que a mudança climática contemporânea pode atuar como um catalisador criando condições para a formação de zonas híbridas. Além dos efeitos das mudanças climáticas, a perda de habitat pode ter contribuído para o recente aumento da simpatria entre as espécies, visto que isso é observado na área de estudo da Pensilvânia, onde as pressões associadas ao desenvolvimento urbano resultaram na perda de quantidades substanciais de floresta de coníferas, o habitat preferido de *G. sabrinus* (Mahan et al., 1999).

Durante um estudo da dinâmica dos limites das espécies (Bowman *et al.*, 2005), alguns dos esquilos voadores capturados tinham características morfológicas intermediárias, dentre elas as medidas do tamanho do corpo e cor da pelagem. Diante disso, na amostra do estudo de Garroway e colaboradores (2010), após análises moleculares (DNA nuclear e mitocondrial), foram identificados 11 indivíduos híbridos (4% dos esquilos amostrados), todos ocorrendo em regiões de simpatria das espécies. Os dados forneceram fortes evidências de fertilidade híbrida e retrocruzamentos bem-sucedidos para ambas as espécies. Houve evidência de retrocruzamento, mas não de introgressão extensa, consistente com a hipótese de hibridação recente e não histórica. Até onde se sabe, este é o primeiro relato de formação de zona híbrida após uma expansão de distribuição induzida por mudanças climáticas contemporâneas. Este também é o primeiro relato de hibridação entre espécies de esquilos voadores norte-americanos (Garroway *et al.*, 2010).

Mudanças climáticas parecem ainda ter potenciado a hibridação entre espécies muito emblemáticas na América do Norte, mais precisamente no Canadá: *Ursus maritimus*, urso-polar, e *Ursus arctos*, urso-pardo. (Pongracz *et al.*, 2017). Embora as áreas de distribuição das duas espécies se sobreponham historicamente ao longo da costa norte da América do Norte, Ásia e Europa, o urso-polar é uma espécie marinha, predadora de pinípedes, em geral não ocorrendo nos mesmos locais que o urso-pardo nas épocas de acasalamento. No entanto, desde 2004, com o aquecimento global generalizado, tornou-se cada vez mais comum observar ursos-pardos a centenas de quilômetros a norte de seus tradicionais limites distribucionais, às vezes 500 km ou mais do continente, exatamente em área típica de ocorrência de urso-polar no Arquipélago Ártico do Canadá (Doupé *et al.*, 2007). Ao longo da última década, foram confirmados híbridos entre as duas espécies nesta região, desencadeando extensa discussão e especulação sobre o impacto da hibridação nas espécies progenitoras. Por meio de coletas, avistamentos e capturas, foi documentado um aumento da presença de ursos-pardos e combinando as observações de campo de híbridos

com análise genética e análise de parentesco foram identificados quatro híbridos de primeira geração (F1) e quatro descendentes de híbridos (F1) e ursos-pardos, ou seja quatro retrocruzamentos. Estes oito indivíduos híbridos foram rastreados até uma única fêmea de urso-polar que acasalou com dois ursos-pardos. Foram coletadas amostras de um dos machos progenitores e o genótipo do outro foi deduzido a partir dos seus cinco descendentes. Os dois ursos-pardos machos são progenitores tanto da geração F1 quanto da geração retrocruzada com ursos-pardos. Portanto, o que inicialmente parecia ser uma onda repentina de hibridação no oeste do Ártico canadense se originou com o acasalamento incomum entre três indivíduos parentais não-híbridos. A observação de que a expansão da área de distribuição do urso-pardo é impulsionada pelos machos é consistente com o conceito de dispersão com viés de sexo: ou seja, que os machos se dispersam a distâncias maiores do que as fêmeas. A história fica menos clara quando consideramos que ambos os pais documentados de ursos-pardos de descendência híbrida cruzaram com a mesma fêmea de urso-polar. Dado que muitos ursos-polares fêmeas estão potencialmente disponíveis para reprodução na região, essa notável coincidência sugere um elemento de escolha individual de parceiro, ou seja, a quebra das barreiras das espécies pode começar com preferências atípicas de acasalamento de determinados indivíduos. Além disso, em 2006, a caça de um urso híbrido perto de Sachs Harbour, Northwest Territories, recebeu ampla cobertura na imprensa, estimulando preocupações de que, como resultado do aquecimento do clima e da expansão do urso-pardo na faixa de urso polar, os ursos-polares possam ser absorvidos pelas espécies-irmãs mais abundantes (Pongracz *et al.*, 2017).

## **Discussão**

As hibridações interespecíficas em mamíferos causadas por alterações globais antrópicas são evidentes e estão ocorrendo em todo o planeta. Nesta revisão, verificamos que a maior parte das situações relatadas ocorreram na América do Sul, seguida pela América do Norte e pela Europa e, por fim, pela África. Contudo, tal pode estar apenas associado a um viés relacionado com maior número de estudos nessas regiões e com a realização de buscas apenas em inglês e português.

A invasão de espécies e as mudanças climáticas são fatores que promovem a hibridação, mas percebe-se que, principalmente na América do Sul, na Europa e na África, a principal causa das hibridações estão sendo as alterações na paisagem, principalmente as

causadas pelo desmatamento para agricultura intensiva; efetivamente, a destruição e a fragmentação dos habitats é, conforme Caro e colaboradores (2022) já haviam demonstrado, a principal causa da perda da biodiversidade atualmente. Dentre os casos em que a mudança no uso da terra para aproveitamento agrícola é identificada como causa da hibridação (Lehman *et al.*, 1991; Trigo *et al.*, 2008; Garcez, 2015; Ximenes, 2009), observou-se que pelo menos uma das espécies envolvidas na hibridação apresentou uma expansão na sua área territorial ou pelo menos um descolamento do local onde ocorria anteriormente. Isso possibilitou o encontro entre espécies que antes não viviam em simpatria e a formação de zonas híbridas, todas elas produzindo descendentes férteis. Nos casos em que a hibridação foi relatada em locais onde os habitats foram modificados principalmente pelo desmatamento realizado para urbanização (Jong & Butynski, 2010; Cortés-Ortiz *et al.*, 2007; Oliveira *et al.*, 2007; Cabria *et al.*, 2011), viu-se que a hibridação está ocorrendo em densidades relativamente baixas, provavelmente porque esses ambientes não suportam densidades elevadas de uma ou ambas as espécies, mas levando em consideração que são processos recentes essa hibridação pode representar uma ameaça para as espécies parentais futuramente. Também é interessante ressaltar que o comportamento de forrageamento e abrigo das espécies quando estão em um ambiente humanizado relativamente seguro pode mudar. Neste novo ambiente, as espécies provavelmente passam muito mais tempo próximas do que quando em seu habitat natural, o que pode favorecer a quebra das barreiras reprodutivas entre elas, favorecendo a hibridação (Jong & Butynski, 2010).

Observaram-se também na América do Sul e na Europa casos de hibridação (Senn *et al.*, 2010; Silva, 2014; Silvério, 2022) causados diretamente pela introdução de espécies. Em todos os casos, as espécies introduzidas estão hibridando com espécies nativas, o que pode colocar em risco estas últimas, visto que os híbridos são férteis e que as linhagens parentais se encontram mais vulneráveis. É provável que a presença das espécies invasoras altere a ecologia das espécies nativas (Senn *et al.* 2010), com as quais competem por recursos (Santos *et al.*, 2006). Uma das razões para que algumas espécies exóticas tenham tanta facilidade para invadir e dominar novos habitats, deslocando as espécies nativas, é a ausência de predadores naturais e por elas serem vetores de novas doenças e parasitas, com as quais as espécies nativas não co-evoluíram, particularmente em regiões que já sofreram perturbações decorrentes da ação humana (Primack & Rodrigues, 2001).

Na América do Norte, observou-se que a maioria dos casos relatados de hibridação interespecífica está associada a alterações na distribuição das espécies devido às mudanças

climáticas, principalmente o aumento da temperatura. Tanto na hibridação entre as duas espécies de esquilos voadores (Garroway *et al.*, 2010) quando na hibridação entre as espécies de ursos (Pongracz *et al.*, 2017), uma das espécies expandiu seu limite de distribuição, gerando a simpatria. Visto que os efeitos das mudanças climáticas estão aumentando cada vez mais, tanto em frequência quanto em intensidade (IPCC, 2022), atuando sobre organismos individuais, a estrutura de comunidades e até funções ecossistêmicas (Habibullah *et al.*, 2021), os casos de hibridação certamente tenderão a aumentar nos próximos anos. Embora a evolução rápida ocorra em determinados caracteres, ela apresenta restrições em outros, pelo que possivelmente uma grande parte das espécies não se adaptará ao novo clima nas regiões que atualmente ocupa, se extinguindo ou respondendo a essa mudança climática por meio de deslocamentos da sua distribuição geográfica (Parmesan, 2006). Essa hipótese do deslocamento dos limites distribucionais funciona para as situações em que existem recursos disponíveis suficientes nas áreas adjacentes aos limites atuais para sustentar populações dessas espécies. Quando isso não acontecer, o destino mais provável para as populações é o declínio e eventual extinção (Thomas *et al.* 2004).

A maioria dos estudos encontrados por nós nesta revisão parece representar casos de hibridações recentes. Ainda é difícil prever qual será o futuro de cada uma das espécies envolvidas nestes processos, mas arriscamos algumas reflexões. Nas situações em que uma das populações das espécies envolvidas na hibridação apresenta um tamanho reduzido (Lehman *et al.*, 1991; Oliveira *et al.*, 2007; Cabria *et al.*, 2011; Garroway *et al.*, 2010; Pongracz *et al.*, 2017), provavelmente a espécie mais vulnerável possui maior probabilidade de perder a sua identidade genética, visto que na maioria desses casos foi identificada introgressão unidirecional: por exemplo, machos de *M. putorius* cruzam com fêmeas *M. lutreola* e machos de *C. lupus* cruzam com fêmeas de *C. latrans*. Também foram encontrados casos em que as populações das espécies parentais possuem tamanhos similares, mas onde a hibridação é direcional. De fato, Córtes-Ortiz e colaboradores (2007) identificaram que há um único cruzamento provável entre as espécies parentais em *Alouatta* spp.: machos de *A. palliata* cruzam com fêmeas de *A. pigra*, produzindo fêmeas híbridas férteis, mas falhando em produzir machos viáveis ou férteis. Também Senn & Pemberton (2009), encontraram evidências que sugerem que na grande maioria dos casos, a hibridação ocorre entre fêmeas de *C. elaphus* e machos de *C. nippon*, sendo ambas espécies relativamente abundantes. Outros dois trabalhos demonstraram compartilhamento de haplótipos entre as duas espécies, sugerindo introgressão bidirecional (Trigo *et al.*, 2008; Garcez, 2015), o que sugere que,

nestes casos, as duas espécies parentais correm o risco de perda de identidade. Outro aspecto interessante levantado pelo estudo de Pongracz *et al.* (2017) em ursos na América do Norte, é o da quebra das barreiras entre as espécies poder começar com preferências atípicas de acasalamento entre determinados indivíduos.

Na maioria dos trabalhos foi relatada a identificação inicialmente equivocada de alguns indivíduos híbridos, principalmente quando o fenótipo era o critério utilizado na análise inicial. No caso da hibridação entre *M. lutreola* e *M. putorius*, Sidorovich (2001) avaliou a frequência e as características ecológicas de indivíduos híbridos entre as duas espécies, encontrando características morfológicas que permitem a identificação do fenótipo híbrido intermediário. Porém, mesmo quando padrões intermediários fenotípicos, como aqueles associados à coloração da pelagem, dão pistas para a existência de fenômenos de hibridação, é necessário que ferramentas genéticas, como a análise e comparação do DNA mitocondrial e nuclear das duas espécies envolvidas na hibridação, sejam utilizadas para que informações precisas sobre os indivíduos estudados sejam obtidas. Oliveira e colaboradores (2008) sustentam essa ideia, visto que incongruências entre classificações fenotípicas e genéticas foram encontradas nos indivíduos analisados no seu estudo. A presença de fenótipos intermediários representa um provável aumento da similaridade fenotípica entre as duas espécies e pode levar a um aumento dos eventos de hibridação (Senn *et al.* 2010). As consequências ecológicas disso ainda são difíceis de prever.

Apesar da hibridação interespecífica ocorrer naturalmente, ela está sendo induzida, mesmo que indiretamente, por ações humanas, modificando a biota do planeta. Diante disso, esse processo pode significar impactos negativos para as espécies parentais e para os ecossistemas a longo prazo. A pauta de combate às mudanças climáticas é muito conhecida, mas na realidade pouco efetiva na prática. Ainda que o fosse, por si só não seria suficiente para prevenir, ou retardar, a perda adicional de biodiversidade (Tingley *et al.*, 2013), a menos que sejam feitos maiores esforços para diminuir também outras ameaças contemporâneas, como a destruição e a fragmentação de habitats para os mais diversos fins de exploração produtiva - agricultura, silvicultura, pecuária, urbanização, mineração, quando insustentáveis -, tráfico de vida selvagem, disseminação de espécies invasoras e caça. Também vale a pena ressaltar que diminuir as taxas de desmatamento tropical e reduzir o comércio de animais selvagens, reduziria significativamente os riscos de futuros surtos de patógenos (Dobson *et al.*, 2020). Além disso, considerando que é esperado que a proteção da vida selvagem ocorra ativamente em parques naturais, é evidente que tal não acontece em muitas situações, tal

como relatado por Mendes (2014), em que gatos domésticos foram encontrados em áreas de proteção em Portugal, e no caso descrito por Pereira e colaboradores (2008) em que espécies invasoras de sagui foram encontradas dentro de Parque Nacional da Serra dos Órgãos, no Rio de Janeiro, Brasil. Nos dois casos, as espécies novas nesses ambientes estão colocando em perigo as espécies nativas. Sendo assim, o monitoramento e o controle das espécies que estão dentro de áreas de proteção precisam ser reforçados para evitar a hibridação e outros impactos nas espécies nativas. As práticas de gestão holística que beneficiam tanto o clima quanto a biodiversidade são fundamentais para as políticas de conservação (Díaz *et al.*, 2020).

### **Conclusão**

Através de 13 casos de hibridação interespecífica selecionados para esta revisão, demonstrou-se que a causa antrópica mais comum condizente a esse processo é alteração na paisagem. Introdução de espécies e as mudanças climáticas também contribuem para esse processo, mas em uma escala menor, pelo menos aparentemente.

Consideramos de extrema importância o monitoramento das zonas híbridas para obtermos mais informações sobre as populações de híbridos e para entender o que está acontecendo geneticamente tanto com os indivíduos híbridos, como com os indivíduos das espécies parentais.

### **Referências Bibliográficas**

- Adavoudi, R., & Pilot, M. (2022). Consequences of hybridization in mammals: A systematic review. *Genes*, 13(1), 50.
- Amaral, A. R., Lovewell, G., Coelho, M. M., Amato, G., & Rosenbaum, H. C. (2014). Hybrid speciation in a marine mammal: the clymene dolphin (*Stenella clymene*). *PloS one*, 9(1), e83645.
- Anderson, E. (1948). Hybridization of the habitat. *Evolution*, 2(1), 1.
- Arienti, L. M. (1986). Evolução Paleogeográfica da Bacia do Rio Gravataí. *Curso de Pós Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Dissertação de Mestrado. 182p.*

- Arnold, M. L. (1992). Natural hybridization as an evolutionary process. *Annual review of Ecology and Systematics*, 23(1), 237-261.
- Barton, N. H. (2001). The role of hybridization in evolution. *Molecular ecology*, 10(3), 551-568.
- Berg, W. E., & Chesness, R. A. (1978). Ecology of coyotes in northern Minnesota. *Coyotes: biology, behavior, and management*. Academic Press, New York, New York, USA, 229-247.
- Bowman, J., Holloway, G. L., Malcolm, J. R., Middel, K. R., & Wilson, P. J. (2005). Northern range boundary dynamics of southern flying squirrels: evidence of an energetic bottleneck. *canadian Journal of zoology*, 83(11), 1486-1494.
- Burrell, A. S., Jolly, C. J., Tosi, A. J., & Disotell, T. R. (2009). Mitochondrial evidence for the hybrid origin of the kipunji, *Rungwecebus kipunji* (Primates: Papionini). *Molecular phylogenetics and evolution*, 51(2), 340-348.
- Cabria, M. T., Michaux, J. R., Gómez-Moliner, B. J., Skumatov, D., Maran, T., Fournier, P., ... & Zardoya, R. (2011). Bayesian analysis of hybridization and introgression between the endangered european mink (*Mustela lutreola*) and the polecat (*Mustela putorius*). *Molecular Ecology*, 20(6), 1176-1190.
- Carnieli Jr, P., de Oliveira Fahl, W., Castilho, J. G., de Novaes Oliveira, R., Macedo, C. I., Durymanova, E., ... & Kotait, I. (2008). Characterization of Rabies virus isolated from canids and identification of the main wild canid host in Northeastern Brazil. *Virus Research*, 131(1), 33-46.
- Caro, T., Rowe, Z., Berger, J., Wholey, P., & Dobson, A. (2022). An inconvenient misconception: Climate change is not the principal driver of biodiversity loss. *Conservation Letters*, 15(3), e12868.
- Carvalho, R. S., Bergallo, H. G., Cronemberger, C., Guimaraes-Luiz, T., Igayara-Souza, C. A., Jerusalinsky, L., ... & Wormell, D. (2018). *Callithrix aurita*: a marmoset species on its way to extinction in the Brazilian Atlantic Forest. *Neotropical Primates*, 24(1), 1-8.

Cortés-Ortiz, L., Duda Jr, T. F., Canales-Espinosa, D., García-Orduña, F., Rodríguez-Luna, E., & Bermingham, E. (2007). Hybridization in large-bodied New World primates. *Genetics*, *176*(4), 2421-2425.

da Rocha, D. S., Trindade, J., & Volk, L. D. S. (2022). Uso e cobertura da terra no Rio Grande do Sul, no bioma Pampa e no território do Alto Camaquã: período de 1985 a 2021: dados do MapBiomas (coleção 7).

Dalponte, J. C., & Lima, E. D. S. (1999). Disponibilidade de frutos e a dieta de *Lycalopex vetulus* (Carnivora-Canidae) em um cerrado de Mato Grosso, Brasil. *Brazilian Journal of Botany*, *22*, 325-332.

Daniels, M. J., & Corbett, L. (2003). Redefining introgressed protected mammals: when is a wildcat a wild cat and a dingo a wild dog?. *Wildlife Research*, *30*(3), 213-218.

de Jong, Y. A., & Butynski, T. M. (2010). Three sykes's monkey *Cercopithecus mitis* × vervet monkey *Chlorocebus pygerythrus* hybrids in Kenya. *Primate Conservation*, *2010*(25), 43-56.

De Queiroz, K. (2007). Species concepts and species delimitation. *Systematic biology*, *56*(6), 879-886.

Díaz, S., Zafra-Calvo, N., Purvis, A., Verburg, P. H., Obura, D., Leadley, P., ... & Zanne, A. E. (2020). Set ambitious goals for biodiversity and sustainability. *Science*, *370*(6515), 411-413.

Dobson, A. P., Pimm, S. L., Hannah, L., Kaufman, L., Ahumada, J. A., Ando, A. W., ... & Vale, M. M. (2020). Ecology and economics for pandemic prevention. *Science*, *369*(6502), 379-381.

Doupe, J. P., England, J. H., Furze, M., & Paetkau, D. (2007). Most northerly observation of a grizzly bear (*Ursus arctos*) in Canada: photographic and DNA evidence from Melville Island, Northwest Territories. *Arctic*, 271-276.

Draper, D., Laguna, E., & Marques, I. (2021). Demystifying negative connotations of hybridization for less biased conservation policies. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 268.

- Eisenberg, J. F., & Redford, K. H. (1989). *Mammals of the Neotropics, Volume 3: Ecuador, Bolivia, Brazil* (Vol. 3). University of Chicago Press.
- Eizirik, E., Indrusiak, C., Trigo, T. C., Sana, D. A., Mazim, F. D., & Freitas, T. R. O. (2006). Refined mapping and characterization of a geographic contact zone between two Neotropical cats, *Leopardus tigrinus* and *L. geoffroyi* (Mammalia, Felidae). *Cat News*, 45, 8-11.
- El Jundi, T. A. R. J. (2003). *Estudo da variabilidade cromossômica em Ctenomys lami (Rodentia-Ctenomyidae) ao longo de sua distribuição geográfica através de marcadores moleculares. Programa de Pós-Graduação em Genética e Biologia Molecular, UFRGS: Porto Alegre, 84 pp* (Tese de Doutorado).
- Fernandes M, Maran T, Tikhonov A. (2008) *Mustela putorius*. IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species, Version 2010.4. <http://www.iucnredlist.org>.
- Garcez, F. S. (2015). Filogeografia e história populacional de *Lycalopex vetulus* (Carnivora, Canidae), incluindo sua hibridação com *L. gymnocercus*.
- Garroway, C. J., Bowman, J., Cascaden, T. J., Holloway, G. L., Mahan, C. G., Malcolm, J. R., ... & Wilson, P. J. (2010). Climate change induced hybridization in flying squirrels. *Global Change Biology*, 16(1), 113-121.
- Gurevitch, J., & Padilla, D. K. (2004). Are invasive species a major cause of extinctions?. *Trends in ecology & evolution*, 19(9), 470-474.
- Habibullah, M. S., Din, B. H., Tan, S. H., & Zahid, H. (2022). Impact of climate change on biodiversity loss: global evidence. *Environmental Science and Pollution Research*, 29(1), 1073-1086.
- Hershkovitz, P. (1977). *Living new world monkeys (Platyrrhini)*. University of Chicago Press.
- Hertwig, S. T., Schweizer, M., Stepanow, S., Jungnickel, A., Böhle, U. R., & Fischer, M. S. (2009). Regionally high rates of hybridization and introgression in German wildcat populations (*Felis silvestris*, Carnivora, Felidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 47(3), 283-297.

HilleRisLambers, J., Harsch, M. A., Ettinger, A. K., Ford, K. R., & Theobald, E. J. (2013). How will biotic interactions influence climate change–induced range shifts?. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1297(1), 112-125.

IBAMA - Instituto do Meio Ambiente e do Recurso Naturais Renováveis-

<http://www.ibama.gov.br/>

IUCN (2015) The IUCN Red List of Threatened Species. <http://www.iucnredlist.org/>

Jaureguiberry, P., Titeux, N., Wiemers, M., Bowler, D. E., Coscieme, L., Golden, A. S., ... & Purvis, A. (2022). The direct drivers of recent global anthropogenic biodiversity loss. *Science advances*, 8(45), eabm9982.

Larsen, P. A., Marchán-Rivadeneira, M. R., & Baker, R. J. (2010). Natural hybridization generates mammalian lineage with species characteristics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(25), 11447-11452.

Lavrenchenko, L. A. (2014). Hybrid speciation in mammals: Illusion or reality?. *Biology Bulletin Reviews*, 4(3), 198-209.

Lehman, N., Eisenhawer, A., Hansen, K., Mech, L. D., Peterson, R. O., Gogan, P. J., & Wayne, R. K. (1991). Introgression of coyote mitochondrial DNA into sympatric North American gray wolf populations. *Evolution*, 45(1), 104-119.

Lemos, F. G., & Facure, K. G. (2011). Seasonal variation in foraging group size of crab-eating foxes and hoary foxes in the Cerrado biome, Central Brazil. *Mastozoología neotropical*, 18(2), 239-245.

Lemos, F. G., de Azevedo, F. C., de Mello Beisiegel, B., Jorge, R. P. S., de Paula, R. C., Rodrigues, F. H. G., & de Almeida Rodrigues, L. (2013). Avaliação do risco de extinção da Raposa-do-campo *Lycalopex vetulus* (Lund, 1842) no Brasil. *Biodiversidade Brasileira*, (1), 160-171.

Lodé, T., Guiral, G., & Peltier, D. (2005). European mink–polecat hybridization events: hazards from natural process?. *Journal of Heredity*, 96(2), 89-96.

- Lozano, J., & Malo, A. F. (2012). Conservation of the European wildcat (*Felis silvestris*) in Mediterranean environments: a reassessment of current threats. *Mediterranean ecosystems: dynamics, management and conservation*. Nova Science Publishers, Hauppauge, NY, 1-31.
- Lozano, J., Virgós, E., Malo, A. F., Huertas, D. L., & Casanovas, J. G. (2003). Importance of scrub–pastureland mosaics for wild-living cats occurrence in a Mediterranean area: implications for the conservation of the wildcat (*Felis silvestris*). *Biodiversity & Conservation*, 12, 921-935.
- Lucherini, M., & Luengos Vidal, E. M. (2008). *Lycalopex gymnocercus* (carnivora: canidae). *Mammalian Species*, (820), 1-9.
- Mahan, C. G., Steele, M. A., Patrick, M. J., & Kirkland JR, G. L. (1999). The status of the northern flying squirrel (*Glaucomys sabrinus*) in Pennsylvania. *Journal of the Pennsylvania Academy of Science*, 15-21.
- Maran, T., & Henttonen, H. (1995). Why is the European mink (*Mustela lutreola*) disappearing?—A review of the process and hypotheses. In *Annales Zoologici Fennici* (pp. 47-54). Finnish Zoological and Botanical Publishing Board.
- Maran, T., MacDonald, D. W., Kruuk, H., Sidorovich, V. E., & Rozhnov, V. V. (1998). The continuing decline of the European mink *Mustela lutreola*: Evidence for the intraguild aggression hypothesis. *Behaviour and Ecology of Riparian Mammals*. pp. Cambridge University Press, Cambridge, 297-324.
- Maxwell, S. L., Fuller, R. A., Brooks, T. M., & Watson, J. E. (2016). Biodiversity: The ravages of guns, nets and bulldozers. *Nature*, 536(7615), 143-145.
- Melo, F. R., Ferraz, D. S., Valença-Montenegro, M. M., Oliveira, L. C., Pereira, D. G., & Port-Carvalho, M. (2018). *Callithrix aurita* (É. Geoffroy Saint-Hilarie, 1812). *Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade, editor. Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção*, 2, 206-213.

Mendes, T. F. C. (2014). *Adequabilidade da Charneca do Infantado para o gato-bravo (Felis silvestris) e influência da presença do gato doméstico (Felis catus)*.

Mittermeier, R. A., Gil, P. R., Hoffmann, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Mittermeier, C. G., ... & Da Fonseca, G. A. B. (2005). Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions: Conservation International. *Sierra Madre, Cemex*, 315.

Morais Júnior, M. M. D. (2010). Os Saguis (*Callithrix* spp., ERXLEBEN, 1777) Exóticos invasores na bacia do rio São João, Rio de Janeiro: Biologia Populacional e Padrão de distribuição em uma paisagem fragmentada. *Universidade estadual do norte fluminense Darcy Ribeiro–UENF Campos dos Goytacazes–RJ julho de*.

Norris, D., Rocha-Mendes, F., Marques, R., de Almeida Nobre, R., & Galetti, M. (2011). Density and spatial distribution of buffy-tufted-ear marmosets (*Callithrix aurita*) in a continuous Atlantic Forest. *International Journal of Primatology*, 32, 811-829.

Nowak, R. M. 1979. North American Quaternary Canis. Museum of Natural History, University of Kansas.

Nowak, R.M. 1999. Walker's Mammals of the World. The John Hopkins University Press. Baltimore, USA.

Nowell, K., & Jackson, P. (Eds.). (1996). *Wild cats: status survey and conservation action plan* (Vol. 382). Gland: IUCN.

Oliveira TG (1994) *Neotropical Cats: Ecology and Conservation*. EDUFMA, São Luís.

Oliveira, R., Godinho, R., Randi, E., Ferrand, N., & Alves, P. C. (2008). Molecular analysis of hybridisation between wild and domestic cats (*Felis silvestris*) in Portugal: implications for conservation. *Conservation Genetics*, 9, 1-11.

Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 37, 637-669.

Pereira, D. G., de Oliveira, M. E. A., & Ruiz-Miranda, C. R. (2008). Interações entre calitriquídeos exóticos e nativos no Parque Nacional da Serra dos Órgãos-RJ. *Revista Espaço e Geografia*, 11(1).

Pierpaoli, M., Biro, Z. S., Herrmann, M., Hupe, K., Fernandes, M., Ragni, B., ... & Randi, E. (2003). Genetic distinction of wildcat (*Felis silvestris*) populations in Europe, and hybridization with domestic cats in Hungary. *Molecular ecology*, 12(10), 2585-2598.

Pongracz, J. D., Paetkau, D., Branigan, M., & Richardson, E. (2017). Recent hybridization between a polar bear and grizzly bears in the Canadian Arctic. *Arctic*, 151-160.

Pörtner, H. O., Roberts, D. C., Adams, H., Adler, C., Aldunce, P., Ali, E., ... & Ibrahim, Z. Z. (2022). *Climate change 2022: Impacts, adaptation and vulnerability* (p. 3056). Geneva, Switzerland:: IPCC.

Primack, R. B., & Rodrigues, E. (2001). Ameaças à diversidade biológica. *Biologia da conservação*, 121-127.

Queirolo, D., Kasper, C. B., & de Mello Beisiegel, B. (2013). Avaliação do risco de extinção do graxaim-do-campo *Lycalopex gymnocercus* (G. Fischer, 1814) no Brasil. *Biodiversidade Brasileira*, (1), 172-178.

Ratcliffe, P. R. (1987). Distribution and current status of sika deer, *Cervus nippon*, in Great Britain. *Mammal Review*, 17(1), 39-58.

RENTAS- Rede Nacional de Combate ao Tráfico de Animais Silvestres. (2001). 1º Relatório Nacional Sobre o Tráfico de Fauna Silvestre. [http://www.rentas.org.br/pt/trafico/rel\\_rentas.asp](http://www.rentas.org.br/pt/trafico/rel_rentas.asp).

Richardson, D. M., Macdonald, I. A. W., & Forsyth, G. G. (1989). Reductions in plant species richness under stands of alien trees and shrubs in the fynbos biome. *South African Forestry Journal*, 149(1), 1-8.

Rylands, A. B., Coimbra-Filho, A. F., & Mittermeier, R. A. (2009). The systematics and distributions of the marmosets (*Callithrix*, *Callibella*, *Cebuella*, and *Mico*) and callimico

(Callimico)(Callitrichidae, Primates). *The smallest anthropoids: The marmoset/callimico radiation*, 25-61.

SANTOS, C., de Morais JR, M. M., Oliveira, M. M., Mikich, S. B., & Ruiz-Miranda, C. R. (2006). Estudos com espécies de primatas invasores e problema: ecologia, comportamento e propostas de manejo. *A Primatologia no Brasil*, 10, 101-118.

Schwenk, K., Brede, N., & Streit, B. (2008). Introduction. Extent, processes and evolutionary impact of interspecific hybridization in animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1505), 2805-2811.

Senn, H. V., & Pemberton, J. M. (2009). Variable extent of hybridization between invasive sika (*Cervus nippon*) and native red deer (*C. elaphus*) in a small geographical area. *Molecular ecology*, 18(5), 862-876.

Senn, H. V., Swanson, G. M., Goodman, S. J., Barton, N. H., & Pemberton, J. M. (2010). Phenotypic correlates of hybridisation between red and sika deer (genus *Cervus*). *Journal of Animal Ecology*, 414-425.

Sidorovich, V. E. (2001). Findings on the ecology of hybrids between the European mink *Mustela lutreola* and polecat *M. putorius* at the Lovat upper reaches, NE Belarus. *Small Carnivore Conservation*, 24, 1-5.

Silva, F. D. F. R. D. (2014). Distribuição do gênero *Callithrix* no estado de Minas Gerais: introdução de espécies e hibridação.

Silvério, S. L. B. (2022). Influência do uso e ocupação do habitat sobre a presença de *Callithrix aurita* (É. Geoffroy Saint-Hilaire, 1812)(primates: callitrichidae) em fragmentos de mata atlântica na região de Guidoal–MG.

Smith, J. D. (1970). The systematic status of the black howler monkey, *Alouatta pigra* Lawrence. *Journal of mammalogy*, 51(2), 358-369.

Spilliaert, R., Vikingsson, G., Arnason, U., Palsdottir, A., Sigurjonsson, J., & Arnason, A. (1991). Species hybridization between a female blue whale (*Balaenoptera musculus*) and a

male fin whale (*B. physalus*): molecular and morphological documentation. *Journal of Heredity*, 82(4), 269-274.

Taylor, S. A., & Larson, E. L. (2019). Insights from genomes into the evolutionary importance and prevalence of hybridization in nature. *Nature ecology & evolution*, 3(2), 170-177.

Tingley, M. W., Estes, L. D., & Wilcove, D. S. (2013). Climate change must not blow conservation off course. *Nature*, 500(7462), 271-272.

Tosi, A. J., Morales, J. C., & Melnick, D. J. (2003). Paternal, maternal, and biparental molecular markers provide unique windows onto the evolutionary history of macaque monkeys. *Evolution*, 57(6), 1419-1435.

Trigo, T. C., Freitas, T. R. O., Kunzler, G., Cardoso, L., Silva, J. C. R., Johnson, W. E., ... & Eizirik, E. (2008). Inter-species hybridization among Neotropical cats of the genus *Leopardus*, and evidence for an introgressive hybrid zone between *L. geoffroyi* and *L. tigrinus* in southern Brazil. *Molecular ecology*, 17(19), 4317-4333.

Vilela, A. A., & Del-Claro, K. (2011). Feeding behavior of the black-tufted-ear marmoset (*Callithrix penicillata*) (Primata, Callitrichidae) in a tropical cerrado savanna. *Sociobiology*, 58(2), 1-6.

Wagstaff, S. J. (2017). Disaster and biodiversity in New Zealand: review and consideration. *Biology International Special Issue 36*: 47-61.

Ward, A. I. (2005). Expanding ranges of wild and feral deer in Great Britain. *Mammal Review*, 35(2), 165-173.

Wayne, R. K., & Jenks, S. M. (1991). Mitochondrial DNA analysis implying extensive hybridization of the endangered red wolf *Canis rufus*. *Nature*, 351(6327), 565-568.

WWF- World Wildlife Fund- <https://www.wwf.org.br/>

Ximenes, S. S. F. (2009). Análises citogenéticas em uma zona híbrida interespecífica entre *Ctenomys minutus* e *Ctenomys lami* (Rodentia: Ctenomyidae) na planície costeira do Sul do Brasil.

Yonekawa, H., Moriwaki, K., Gotoh, O., Miyashita, N., Matsushima, Y., Shi, L. M., ... & Tagashira, Y. (1988). Hybrid origin of Japanese mice "Mus musculus molossinus": evidence from restriction analysis of mitochondrial DNA. *Molecular Biology and Evolution*, 5(1), 63-78.

Young, S. P. (1978). *Its history, life habits, economic status, and control*. University of Nebraska Press.

Zinner, D., Arnold, M. L., & Roos, C. (2011). The strange blood: natural hybridization in primates. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 20(3), 96-103.