

REVIEW ARTICLE

## Revisão sobre o fenômeno da hibridização em cetáceos e pinípedes

### Hybridization phenomenon in cetacean and pinniped species

Miriane do Nascimento  
Schaurich<sup>1</sup>

miri.schaurich@gmail.com

Fernando Ricardo Vieira Lopes<sup>1</sup>

nandulopes@gmail.com

Larissa Rosa de Oliveira<sup>1,2\*</sup>

larissaro@unisinos.br

## Resumo

O hibridismo é resultado do cruzamento entre indivíduos com conjuntos gênicos diferentes e isolados considerados como espécies que geram prole, frequentemente, infértil. As consequências evolutivas desse fenômeno dependem da aptidão, frequência de ocorrência do híbrido, mecanismos de isolamento reprodutivo e processos de especiação que envolvem as espécies parentais. Nos mamíferos, híbridos têm sido registrados em espécies aquáticas e terrestres, ocorrendo frequentemente em cativeiro e na natureza. Nesse sentido, esta revisão bibliográfica teve como objetivo verificar os casos de híbridos ocorridos em cetáceos e pinípedes publicados na literatura científica entre 1940 e 2010. Ao todo, foram encontrados 1.201 híbridos formalmente reportados em 37 publicações. Para os cetáceos, foram registrados 57 híbridos (natureza = 27; cativeiro = 30) e para os pinípedes, 1.144 híbridos (natureza = 1.137; cativeiro = 7). Uma possível explicação para esse fenômeno em vida livre seria a proximidade filogenética e a potencial falta de parceiros reprodutivos nas espécies que tiveram suas populações reduzidas devido à caça comercial ocorrida no passado. Esse fato é válido para os pinípedes, mas especialmente verdadeiro para a baleia-azul, *Balaenoptera musculus*. No caso dos pinípedes, também é importante ressaltar que cerca de 99% dos híbridos ocorreram nas ilhas subantárticas e em colônias reprodutivas simpátricas, o que facilitaria a hibridização. Como resultado deste fenômeno pode-se mencionar a potencial depressão por exocruzamento, fato que pode levar à perda de variabilidade genética, diminuição do potencial evolutivo e aumento no risco de extinção.

**Palavras-chave:** mamíferos aquáticos, Cetartiodactyla, Carnivora, híbridos, depressão por exocruzamento, ameaça à conservação.

## Abstract

The hybridism is the result of mating between two individuals from different and reproductively isolated gene pools accepted as species that usually generate infertile offspring. The evolutionary consequences of this phenomenon vary depending on the mating system, hybrid's frequency, the degree of reproductive isolation and the genetic differences between the parental species as well as their speciation process. Hybrids have been recorded frequently in aquatic and terrestrial mammals, both in nature and captivity. We review studies published in peer-reviewed journals between 1940 and 2010, in which hybrid cases were reported for cetaceans and pinnipeds. We found 37 scientific papers recording 1,201 hybrids: 57 in cetaceans (nature = 27; captivity = 30) and 1,144 in pinnipeds (nature = 1,137; captivity = 7). A possible explanation for this phenomenon in the wild could be the close phylogenetic relatedness between parental species and also the potential absence of conspecific breeding partners. This last factor could be a result of population decline due to commercial exploitation occurred in the past. This fact is valid for pinnipeds, but especially true for blue whales, *Balaenoptera musculus*. It is important to note that about

<sup>1</sup> Laboratório de Ecologia de Mamíferos. Universidade do Vale do Rio dos Sinos. Av. Unisinos, 950, 93022-000, São Leopoldo, RS, Brasil.

<sup>2</sup> Grupo de Estudos de Mamíferos Aquáticos do Rio Grande do Sul (GEMARS). Av. Tramandaí, 976, 95625-000, Imbé, RS, Brasil.

\*Corresponding author.



hemisfério norte da *Balaenoptera musculus*, a qual se acredita ter diminuído tão drasticamente a ponto de aumentar a frequência de híbridos com a *Balaenoptera physalus*, em decorrência da dificuldade em encontrar de parceiros reprodutivos (Árnason *et al.*, 1991; Bérubé e Aguilar, 1998).

Além disso, mais de mil híbridos de lobos-marinhos, inclusive indivíduos férteis, foram registrados para algumas populações antárticas e subantárticas (Wynen *et al.*, 2000; Goldsworthy *et al.*, 2008; Lancaster *et al.*, 2010). Acredita-se que esse fenômeno seja o resultado combinado entre a falta de parceiros reprodutivos em função da caça e da recuperação populacional nas áreas originais de ocupação histórica (Goldsworthy *et al.*, 2008; Lancaster *et al.*, 2010).

As análises mais antigas de híbridos em mamíferos marinhos baseavam-se exclusivamente na morfologia (e/ou morfometria) e vocalização (Condy, 1978; Heide-Jørgensen e Reeves, 1993; Reyes, 1996; Kovacs *et al.*, 1997; Brunner, 2002; Page *et al.*, 2002). Recentemente, foram associadas técnicas moleculares às análises morfológicas a fim de identificar híbridos e suas respectivas espécies parentais (Árnason e Gulberg, 1993; Kovacs *et al.*, 1997; Goldsworthy *et al.*, 1999; Willis *et al.*, 2004; Lancaster *et al.*, 2006, 2007b).

Considerando que as publicações sobre a hibridização em mamíferos aquáticos estão dispersas ao longo tempo e em diversos periódicos, o presente estudo teve como objetivo apresentar uma revisão bibliográfica dos casos de hibridismo em cetáceos e pinípedes publicados na literatura científica nos últimos 70 anos. A partir desse resultado, buscou-se identificar quais são as espécies parentais mais envolvidas na hibridização, a origem dos híbridos (reportados na natureza ou cativo) e os métodos mais utilizados para a identificação de híbridos em cetáceos e pinípedes (morfológicos, moleculares, ou ambos). A correta identificação e quantificação da hibridização nos mamíferos aquáticos

poderão auxiliar na compreensão da magnitude e impacto desse fenômeno sobre a conservação das populações naturais nesses grupos taxonômicos.

## Materiais e métodos

Para este estudo foi realizada uma revisão bibliográfica nos principais portais acadêmicos (*e.g.* Periódicos Capes, Pub Med, ISI of Knowledge, Scielo, Web of Science, Scopus etc.). Publicações sobre a ocorrência de híbridos em espécies de cetáceos e pinípedes, realizadas entre 1940 e 2010, em periódicos indexados, foram investigadas utilizando as seguintes palavras-chave: “cetacean hybrids”, “pinniped hybrids”, “hybridism”, “mammalian hybrids”, “marine mammal hybrids”, “Cetacea”, “Cetartiodactyla”, “Carnivora” e “Pinnipedia”.

As ocorrências de híbridos foram classificadas de acordo com o grupo taxonômico (cetáceos ou pinípedes). Posteriormente, foram registrados: o número total de híbridos por cruzamento (caso), a origem do híbrido (natureza ou cativo), as espécies parentais mais envolvidas na geração de híbridos e o método de detecção do híbrido: morfológico (fenótipo), molecular (genótipo), ou ambos.

Duas hipóteses sobre os eventos de hibridização nos mamíferos aquáticos estudados foram testadas com o teste Qui-quadrado:

(i) Há diferença entre a quantidade de híbridos registrados em cetáceos e pinípedes?

$H_0$ : não há diferença na quantidade de híbridos entre os grupos taxonômicos registrados;

$H_1$ : há diferença na quantidade de híbridos registrados.

(ii) Há associação entre o grupo taxonômico e a origem do híbrido (cativo ou vida livre)?

$H_0$ : não existe associação entre o grupo taxonômico e a origem do caso de hibridismo;

$H_1$ : há associação entre o grupo taxonômico e a origem do caso de hibridismo.

## Resultados

Foram encontradas 37 publicações sobre cetáceos ( $n=22$ ) e pinípedes ( $n=15$ ) nos últimos 70 anos, as quais reportaram 1.201 híbridos (tabelas 1 e 2). Os pinípedes apresentaram 1.144 híbridos, enquanto os cetáceos, 57. Os testes estatísticos demonstraram que há diferença entre a proporção de híbridos entre cetáceos e pinípedes, sendo a proporção em pinípedes estaticamente maior que em cetáceos ( $g.l. = 1$ ;  $\alpha = 0,05$ ;  $\chi^2 calc. = 952,501$ ). Dessa forma, rejeitou-se  $H_0$ .

Além disso, foi detectada a existência de associação entre o grupo taxonômico e a origem do híbrido (cativo ou vida livre), já que a ocorrência de híbridos em pinípedes foi altamente associada à natureza ( $g.l. = 1$ ;  $\alpha = 0,05$ ;  $\chi^2 calc. = 1.144, 841$ ), principalmente porque dos 1.144 híbridos, 1.137 foram registrados na natureza. Dessa forma, rejeitou-se  $H_0$ .

Já para os cetáceos, aceitou-se  $H_0$  porque não foi detectada associação com o local de origem do híbrido ( $g.l. = 1$ ;  $\alpha = 0,05$ ;  $\chi^2 calc. = 0,178$ ). Esse fato ocorreu possivelmente porque o número de híbridos de cetáceos registrados na natureza e no cativo foi semelhante.

### Cetáceos

Foram contabilizados 14 cruzamentos interespecíficos e 57 híbridos para o grupo dos cetáceos. Os híbridos mais frequentes resultaram dos cruzamentos entre: o golfinho-nariz-de-garrafa, *Tursiops truncatus*, e o golfinho-de-Risso, *Grampus griseus* (28%); a baleia-azul, *Balaenoptera musculus* e a baleia-fin, *B. physalus* (24,6%); o boto-do-porto, *Phocoena phocoena*, e o golfinho-de-Dall, *Phocoenoides dalli* (12,3%); e o golfinho-nariz-de-garrafa, *T. truncatus*, e a falsa-orca, *Pseudorca crassidens* (12,3%).

Do total de casos registrados, 27 híbridos foram encontrados na natureza e 30 em cativo (Tabela 3). Os casos mais frequentes encontrados na natureza

**Tabela 1.** Registro dos cetáceos híbridos avaliados nesta revisão.**Table 1.** Hybrid cetaceans evaluated in this review.

Espécies parentais	Nº de híbridos	Referência
<i>B. physalus</i> x <i>B. musculus</i>	1	Bérubé e Aguilar (1998)
<i>B. physalus</i> x <i>B. musculus</i>	3	Árnason e Gulberg (1993)
<i>B. physalus</i> x <i>B. musculus</i>	10	Cooks (1887); Doroshenko (1970)
<i>P. phocoena</i> x <i>P. dalli</i>	6	Wills <i>et al.</i> (2004)
<i>P. phocoena</i> x <i>P. dalli</i>	1	Baird <i>et al.</i> (1998)
<i>T. truncatus</i> x <i>G. griseus</i>	3	Fraser (1940)
<i>T. truncatus</i> x <i>G. griseus</i>	13	Myazaki <i>et al.</i> (1992); Sezaki <i>et al.</i> (1984); Sylvestre e Tasaka (1985); Shimura <i>et al.</i> (1986)
<i>T. truncatus</i> x <i>D. delphis</i>	2	Duffield (1998) in Bérubé (2008)
<i>T. truncatus</i> x <i>S. bredanensis</i>	1	Dohl <i>et al.</i> (1974)
<i>T. truncatus</i> x <i>S. frontalis</i>	1	Herzing e Johnson (2003)
<i>T. truncatus</i> x <i>S. guianensis</i>	1	Caballero e Baker (2009)
<i>T. truncatus</i> gilli x <i>P. crassidens</i>	6	Nishiwaki e Tobayama (1982); Duffield (1998); Naess <i>et al.</i> (1998)
<i>T. truncatus</i> x <i>D. capensis</i>	2	Zorneter e Duffield (2003)
<i>T. truncatus</i> x <i>G. macrorhynchus</i>	2	Duffield (1998)
<i>S. longirostris</i> x <i>S. attenuata</i>	1	Silva-Jr. <i>et al.</i> (2005)
<i>S. longirostris</i> x <i>S. clymene</i>	1	Silva-Jr. <i>et al.</i> (2005)
<i>L. obscurus</i> x <i>D. capensis</i>	1	Reyes (1996)
<i>L. obscurus</i> x <i>L. peronii</i>	1	Yazdi (2002)
<i>M. monoceros</i> x <i>D. leucas</i>	1	Heide-Jørgensen e Reeves (1993)

**Tabela 2.** Registro dos cetáceos híbridos avaliados nesta revisão.**Table 2.** Hybrid pinnipeds evaluated in this review.

Espécies parentais	Nº de híbridos	Referência
<i>A. gazella</i> x <i>A. tropicalis</i>	1	Hill <i>et al.</i> (2001)
<i>A. gazella</i> x <i>A. tropicalis</i>	19	Kingston e Gwillian (2007)
<i>A. gazella</i> x <i>A. tropicalis</i>	20	Hofmeyr <i>et al.</i> (1997)
<i>A. gazella</i> x <i>A. tropicalis</i>	18	Goldsworthy <i>et al.</i> (1999)
<i>A. gazella</i> x <i>A. tropicalis</i>	9	Wynen <i>et al.</i> (2000)
<i>A. gazella</i> x <i>A. tropicalis</i>	141	Lancaster <i>et al.</i> (2006)
<i>A. gazella</i> x <i>A. tropicalis</i>	172	Lancaster <i>et al.</i> (2007a)
<i>A. gazella</i> x <i>A. tropicalis</i>	229	Goldsworthy <i>et al.</i> (2008)
<i>A. gazella</i> x <i>A. tropicalis</i>	32	Goldsworthy <i>et al.</i> (2009)
<i>A. gazella</i> x <i>A. tropicalis</i>	170	Lancaster <i>et al.</i> (2010)
<i>A. gazella</i> x <i>A. forsteri</i>	1	Goldsworthy <i>et al.</i> (1999)
<i>A. gazella</i> x <i>A. forsteri</i>	66	Lancaster <i>et al.</i> (2006)
<i>A. gazella</i> x <i>A. forsteri</i>	76	Lancaster <i>et al.</i> (2007a)
<i>A. gazella</i> x <i>A. forsteri</i>	77	Lancaster <i>et al.</i> (2007b)
<i>A. tropicalis</i> x <i>A. forsteri</i>	12	Lancaster <i>et al.</i> (2006)
<i>A. tropicalis</i> x <i>A. forsteri</i>	17	Lancaster <i>et al.</i> (2007a)
<i>A. tropicalis</i> x <i>A. forsteri</i>	16	Lancaster <i>et al.</i> (2007b)
<i>A. tropicalis</i> x <i>A. gazella</i> x <i>A. forsteri</i>	16	Lancaster <i>et al.</i> (2006)
<i>A. tropicalis</i> x <i>A. gazella</i> x <i>A. forsteri</i>	22	Lancaster <i>et al.</i> (2007a)
<i>A. tropicalis</i> x <i>A. gazella</i> x <i>A. forsteri</i>	22	Lancaster <i>et al.</i> (2007b)
<i>P. groenlandica</i> x <i>C. cristata</i>	1	Kovacs <i>et al.</i> (1997)
<i>P. hispida</i> x <i>H. grypus</i>	1	King (1983)
<i>A. pusillus</i> x <i>O. flavescens</i>	2	King (1983)
<i>A. pusillus</i> x <i>Zalophus</i> sp.	3	King (1983)
<i>C. ursinus</i> x <i>Z. californianus</i>	1	Duffield (1998)

foram nas famílias Balaenopteridae (*B. musculus* e *B. physalus*, n=14) e Phocoenidae (*P. phocoena* e *P. dalli*, n=7). Já em cativeiro todos os casos de híbridos foram registrados para a família Delphinidae, principalmente entre *T. truncatus* e *G. griseus* (n=16) e *T. truncatus* e *P. crassidens* (n=6). Os híbridos reportados em estudos publicados recentemente foram detectados através de técnicas moleculares (48% dos casos). Contudo, os primeiros trabalhos reportando híbridos foram baseados em dados morfológicos (47% dos casos) e apenas 5% integraram ambas as análises.

### Pinípedes

Entre os pinípedes foram registrados nove cruzamentos interespecíficos envolvendo 11 espécies e totalizando 1.144 híbridos. Os cruzamentos mais frequentes neste grupo foram entre o lobo-marinho-antártico, *Arctocephalus gazella*, e o lobo-marinho-subantártico, *Arctocephalus tropicalis* (70,9%, n = 811), *A. gazella* e o lobo-marinho-da-Nova-Zelândia, *Arctocephalus forsteri* (19,2% n = 220); e *A. tropicalis* e *A. forsteri* (3,9% n = 45). Em 4,1% (n=60) das ocorrências de híbridos foi possível detectar geneticamente a presença de alelos de

*A. gazella*, *A. tropicalis* e *A. forsteri* em um único indivíduo (Lancaster *et al.*, 2006; Lancaster *et al.*, 2007a, b). Essas ocorrências são resultado do cruzamento de um híbrido com uma terceira espécie parental, tornando possível uma F2 genotipicamente composta por três espécies (Lancaster *et al.*, 2006).

Dos 1.144 híbridos registrados, 1.137 foram encontrados na natureza, e apenas sete em cativeiro. Na natureza, os híbridos mais frequentes ocorreram a partir do cruzamento das três espécies já mencionadas acima. Em cativeiro os casos mais frequentes foram híbridos gerados do cruzamento entre o lobo-marinho-sul-africano, *Arctocephalus pusillus* e o lobo-marinho-da-Califórnia, *Zalophus* sp. (n=3). Além disso, *A. pusillus* também esteve envolvido em outros dois casos com o leão-marinho-sul-americano, *Otaria flavescens*, e com *Zalophus* sp. Este último, por sua vez, gerou um híbrido com o lobo-marinho-do-norte, *Callorhinus ursinus*. Os demais cruzamentos estão listados na tabela 4. É importante salientar que os cruzamentos acima citados ocorreram em cativeiro, já que *A. pusillus* e *Zalophus* sp. habitam hemisférios diferentes (King, 1983; IUCN, 2011).

Dentre os 15 estudos publicados sobre

a presença de híbridos em pinípedes, 70% utilizaram exclusivamente técnicas moleculares na sua identificação, 15% dados morfológicos e apenas 15% combinaram a informações fenotípicas e genotípicas.

### Discussão

O fenômeno da hibridização é frequente e tem atraído a atenção de inúmeros pesquisadores e naturalistas que ao longo do tempo registraram sua ocorrência em diversos grupos de vertebrados como tubarões, répteis e mamíferos (Wilson, 1974; Van Gelder, 1977; Morgan *et al.*, 2011; Garrick *et al.*, 2012). Os indivíduos híbridos não são necessariamente inférteis, como se acreditava anteriormente. As consequências da existência de híbridos férteis para o processo evolutivo e de especiação dos grupos taxonômicos envolvidos podem variar de insignificantes a drásticas, dependendo fundamentalmente do tamanho populacional e da frequência de ocorrência desses híbridos (Arnold, 1992; Dowling e Secor, 1997; Orr, 1997; Avise, 2004). Como exemplo de efeito extremo da hibridização em populações naturais temos a introgressão gênica, que pode levar à extinção de uma espécie rara pela substituição completa do seu genoma pelo de outra espécie mais abundante. Como exemplo, pode ser citada a introgressão de genes mitocondriais de coiotes (*Canis latrans*) em populações de lobos-cinzentos (*C. lupus*) no norte dos EUA e Canadá (Lehman *et al.*, 1991).

Atualmente, as pesquisas relacionadas à hibridização trouxeram novas informações sobre fenômenos como a introgressão gênica (tartaruga-gigante-de-Galápagos, *Chelonoides elephantopus*, Garrick *et al.*, 2012) e adaptação local (tubarões australianos do gênero *Carcharhinus*, Morgan *et al.*, 2011). Recentemente, partes do genoma da tartaruga-gigante-de-Galápagos, endêmica da Ilha Floreana, foram detectadas em alguns indivíduos de *Chelonoides becki*, espécie

**Tabela 3.** Cetáceos híbridos registrados na natureza e em cativeiro.  
**Table 3.** Hybrid cetaceans registered in nature and captivity.

	Casos	Nº de híbridos
Natureza	<i>B. physalus</i> x <i>B. musculus</i>	14
	<i>P. phocoena</i> x <i>P. dalli</i>	7
	<i>Monodon monocerus</i> x <i>Delphinapterus leucas</i>	1
	<i>Stenella frontalis</i> x <i>T. truncatus</i>	1
	<i>Stenella longirostris</i> x <i>Stenella attenuata</i>	1
	<i>S. longirostris</i> x <i>Stenella clymene</i>	1
	<i>Lagenorhynchus obscurus</i> x <i>Delphinus capensis</i>	1
	<i>L. obscurus</i> x <i>Lissodelphis peronii</i>	1
Cativeiro	<i>T. truncatus</i> x <i>G. griseus</i>	16
	<i>T. truncatus</i> x <i>P. crassidens</i>	7
	<i>T. truncatus</i> x <i>Delphinus capensis</i>	2
	<i>T. truncatus</i> x <i>Delphinus delphis</i>	2
	<i>Globicephala macrorhynchus</i> x <i>T. truncatus</i>	2
	<i>T. truncatus</i> x <i>Steno bredanensis</i>	1

**Tabela 4.** Pinípedes híbridos registrados na natureza e em cativeiro.  
**Table 4.** Hybrid pinnipeds registered in nature and captivity.

	Casos	Nº de híbridos
Natureza	<i>A. gazella</i> x <i>A. tropicalis</i>	811
	<i>A. gazella</i> x <i>A. forsteri</i>	220
	<i>A. gazella</i> x <i>A. tropicalis</i> x <i>A. forsteri</i>	60
	<i>A. tropicalis</i> x <i>A. forsteri</i>	45
	<i>Phoca groenlandica</i> x <i>Cystophora cristata</i>	1
Cativeiro	<i>A. pusillus</i> x <i>Zalophus</i> sp.	3
	<i>A. pusillus</i> x <i>Otaria flavescens</i>	2
	<i>Pusa hispida</i> x <i>Halichoerus grypus</i>	1
	<i>Callorhinus ursinus</i> x <i>Zalophus californianus</i>	1

endêmica da Ilha Isabela. A existência desses híbridos levou os autores a sugerir que os espécimes teriam sido translocados entre as ilhas por piratas ou baleeiros no início do século XIX (Garrick *et al.*, 2012). Esse fato pode ter garantido a continuidade da última linhagem evolutiva da espécie *C. elephantopus*. Os autores também sugeriram que é possível a existência de indivíduos puros de *C. elephantopus* e que, caso esses sejam encontrados, permitiriam a realização de programas de reprodução em cativeiro assegurando a conservação da espécie, a qual se acreditava estar extinta na natureza. Estudos genéticos e morfológicos recentes também detectaram a existência de 57 híbridos de tubarão-de-ponta-negra-australiano (*Carcharhinus tilstoni*) e o tubarão-de-ponta-negra-comum (*Carcharhinus limbatus*) (Morgan *et al.*, 2011). Segundo os autores, o tubarão-de-ponta-negra-australiano é menor e habita exclusivamente águas tropicais ao norte da costa leste australiana. Já o tubarão-de-ponta-negra-comum ocorre mais ao sul e em águas mais frias. Entre as descobertas mais importantes de Morgan *et al.* (2011) está o fato de que indivíduos coletados ao sul da costa leste, ou seja, em regiões mais frias e que fenotipicamente pertenciam à *C. tilstoni* compartilham características genéticas com *C. limbatus*. Com isso, os autores concluíram que os espécimes híbridos desenvolveram uma tolerância

à águas mais frias e ampliaram a distribuição geográfica do tubarão-de-ponta-negra-australiano, *C. tilstoni*, por apresentar uma maior plasticidade frente às possíveis mudanças ambientais. Na família Ursidae a presença de híbridos entre o urso-polar (*Ursus maritimus*) e o urso-marrom (*Ursus arctos*) tem sido alvo de pesquisas genéticas, comportamentais, ecológicas e de manejo e conservação, a fim de elucidar as razões e consequências do hibridismo para essas espécies (Roach, 2006; Doupe *et al.*, 2007; Cronin *et al.*, 2009; Preuß *et al.*, 2009). O urso-polar e o urso-marrom são filogeneticamente muito próximos e divergiram entre 200.000 e 300.000 anos atrás (Preuß *et al.* 2009, Cronin *et al.* 2009). O urso-marrom, *U. arctos*, habita as florestas de tundra ártica e o urso-polar, *U. maritimus*, ocupa a região circumpolar ártica que é limitada pelos mares congelados (IUCN, 2011). De acordo com as respectivas distribuições mencionadas acima, não seria esperada a hibridização na natureza entre essas duas espécies (Preuß *et al.*, 2009; Cronin *et al.*, 2009). Entretanto, no verão boreal os mares mais ao sul da região ártica derretem e forçam os ursos-polares a passar um longo período em jejum, levando-os também a forragear em terra firme (IUCN, 2011). Por outro lado, o urso-marrom já foi visto vagando próximo a regiões de mares congelados no Canadá ártico e na Sibéria (Doupe *et*

*al.*, 2007). Em 2006, um urso supostamente híbrido foi abatido no norte do Canadá (Roach, 2006; Preuß *et al.*, 2009) e as análises genéticas comprovaram que o espécime era um híbrido entre os ursos polar e marrom. Preuß *et al.* (2009) sugeriram que as mudanças climáticas globais tenderiam a prolongar a estação quente e, com isso, aumentar a probabilidade de hibridização entre essas duas espécies na natureza.

Outro exemplo a ser citado é a hibridização entre sirênios (peixes-boi e manatis), um grupo de mamíferos aquáticos não avaliado nesta revisão. Vianna *et al.* (2006) analisaram os cromossomos, o DNA mitocondrial (DNAm) e microsátélites de 330 espécimes do gênero *Trichechus*, e encontraram sete híbridos entre *Trichechus manatus* (peixe-boi-marinho) e *Trichechus inunguis* (peixe-boi-amazônico): dois na Guiana Francesa, três na Guiana e dois no Brasil na foz do Rio Amazonas. De acordo com os autores, todos foram previamente identificados como peixes-bois-marinhos. Contudo, as análises do DNAm indicaram uma linhagem materna da espécie amazônica, *T. inunguis*. Por outro lado, um dos indivíduos encontrados próximo à foz do Rio Amazonas, e identificado como peixe-boi-amazônico, apresentou DNAm da espécie marinha. O estudo dos microsátélites dos 330 indivíduos revelou ainda que alguns dos híbridos encontrados eram férteis, já que representavam a primeira geração de indivíduos oriundos de cruzamentos entre outros híbridos com indivíduos de uma das espécies de peixe-boi. É importante ressaltar que o peixe-boi-marinho está criticamente ameaçado no Brasil (MMA, 2008), o que torna a avaliação dos híbridos uma necessidade em qualquer plano de manejo da espécie. Isso é particularmente verdadeiro no caso de machos híbridos, pois sua ocorrência diminui o sucesso reprodutivo da espécie, que já apresenta baixa taxa reprodutiva e tamanho populacional reduzido.

Tanto as pesquisas apresentadas por Vianna *et al.* (2006) quanto por Doupé *et al.* (2007) e Preuß *et al.* (2009) demonstraram que uma zona de contato entre espécies filogeneticamente próximas é capaz de gerar híbridos férteis e merece atenção e esforços de conservação diferenciados ao serem manejadas. Isso é especialmente válido para híbridos de espécies incluídas em alguma categoria de ameaça à conservação, como é o caso da baleia-azul, a qual sofreu acentuada flutuação populacional devido à caça (Bérubé e Aguilar, 1998).

### Cetáceos

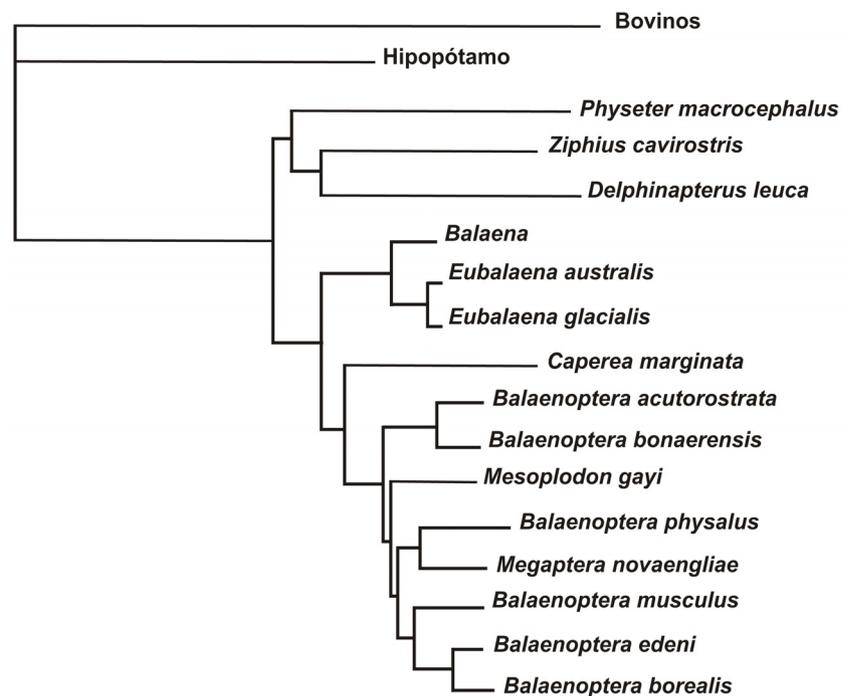
Os cruzamentos mais frequentes observados nesta revisão para os cetáceos ocorreram entre os balenopterídeos *Balaenoptera musculus* e *B. physalus* e delfínídeos *Tursiops truncatus* e *Grampus griseus*. Potenciais explicações para a alta frequência de hibridização entre essas espécies são a proximidade filogenética, pois essas espécies pertencem à mesma família e, no caso dos balenopterídeos, são congêneras, o número cromossômico igual para a maioria dos cetáceos ( $2n=44$ ), além das semelhanças genotípicas e fenotípicas das espécies envolvidas (Árnason, 1972; Árnason e Gulberg, 1993; Bérubé, 2008). Apesar da divergência relativamente antiga entre *B. musculus* e *B. physalus* (Figura 1), de aproximadamente 5 milhões de anos, possivelmente as diferenças genéticas acumuladas neste período não foram suficientemente marcantes para um isolamento reprodutivo completo, favorecendo, dessa forma, a hibridização (Árnason e Gulberg, 1993; Bérubé e Aguilar, 1998). Acredita-se também que o número de híbridos na natureza deva ser maior, possivelmente em função da dificuldade de observação desses cetáceos no mar, bem como pela falta de esforços de monitoramento costeiros e oceânicos em função dos altos custos e da existência de poucos profissionais capacitados nesta identificação (Bérubé, 2008).

A maioria dos híbridos gerados pelos cetáceos ocorreu em cativeiro, principalmente entre *T. truncatus* e *G. griseus*. Essa hibridização provavelmente foi favorecida pelo confinamento dessas espécies, já que 13 dos 16 casos de hibridismo reportados na literatura ocorreram no aquário de Enoshima em Kanagawa, Japão (Sylvestre e Tasaka, 1985; Sezaki *et al.*, 1984; Shimura *et al.*, 1986; Duffield, 1998). Além disso, *T. truncatus*, foi a espécie de cetáceo mais envolvida em casos de hibridismo nesta revisão, estando presente em todos os cruzamentos reportados em cativeiro. Sugere-se que esse fato possa ser explicado pela alta sociabilidade da espécie associada à sua abundância em zoológicos e oceanários, o que facilitaria as cópulas interespecíficas (Sylvestre e Tasaka, 1985). Além disso, caso sejam encontrados híbridos de cetáceos de maneira crescente na natureza não se descarta a possibilidade da ocorrência de híbridos representarem evidências indiretas da diminuição das populações naturais de

determinadas espécies que foram muito caçadas no passado, como é caso de *B. musculus* e *B. physalus* (Bérubé e Aguilar, 1998). Essas espécies atualmente encontram-se em perigo de extinção (IUCN, 2011) e podem estar enfrentando problemas no encontro de parceiros reprodutivos como sugerido por Bérubé e Aguilar (1998) (Lei de Allee - Berryman, 1999).

### Pinípedes

Diferentemente dos cetáceos, o número de pinípedes híbridos foi significativamente maior na natureza. Nos pinípedes os cruzamentos mais frequentes ocorreram entre três espécies do gênero *Arctocephalus*: *A. gazella*, *A. tropicalis* e *A. forsteri*. Acredita-se que essas espécies tiveram uma alta frequência de hibridização em função da proximidade filogenética (Figura 2), da recente divergência evolutiva (1,5 e 3, 1 MYA) (Demeré *et al.*, 2003; Yonezawa *et al.*, 2009) e do número cromossômico igual ( $2n=36$ ) (Árnason, 1972). Cabe ressaltar que a delimitação



**Figura 1.** Filogenia da ordem Mysticeti (adaptada de Perrin *et al.*, 2008).  
**Figure 1.** Phylogeny of Mysticeti order (adapted from Perrin *et al.*, 2008).

de algumas espécies e a filogenia do gênero *Arctocephalus* é recente e ainda mal resolvida (e.g. Yonezawa *et al.*, 2009; Berta e Churchill, 2011). Um exemplo disso é o caso de *A. gazella* e *A. tropicalis*, as quais mesmo sendo consideradas espécies distintas devido às diferenças morfológicas e genéticas (Reppening *et al.*, 1971), ainda continuam hidridizando (Goldsworthy *et al.*, 2009).

Além disso, outra razão importante para a ocorrência de híbridos no gênero *Arctocephalus* é a existência de uma zona de contato em densas colônias reprodutivas como nas Ilhas Crozet (Kingston e Gwilliam, 2007), Marion (Condy, 1978) e Macquaire (Lancaster *et al.*, 2006). Neste último arquipélago, foram registrados aproximadamente 99% dos casos de hibridismo ocorridos na natureza para os pinípedes. Acredita-se que, após o término da caça, as populações locais dos lobos-marinhos estariam se recuperando, colonizando novas áreas e recolonizando as áreas originais de ocupação histórica (Wynen *et al.*, 2000; Lancaster *et al.*, 2006; Goldsworthy *et al.*, 2009). Dessa forma, o crescimento populacional

das espécies do gênero *Arctocephalus* em colônias simpátricas poderia facilitar os cruzamentos interespecíficos e a geração de híbridos (Dobzhansky, 1937; Muller, 1942; Thornhill, 1993; Schuller, 1998; Primack e Rodrigues, 2001; Frankham *et al.*, 2002).

A existência de híbridos em mamíferos aquáticos pode ser um sinal de que os caminhos evolutivos dessas espécies chegaram a uma encruzilhada, em que o exocruzamento aparenta ser a única alternativa, porém não a melhor. Contudo, a potencial consequência evolutiva da hibridização é a introgressão gênica que pode levar a extinção de uma espécie pela substituição total do seu genoma pelo de outra espécie (Bérube, 2008). A única certeza evolutiva, neste caso, é o aumento do risco de extinção para todas as espécies parentais envolvidas na hibridização (e.g. Frankham *et al.*, 2002).

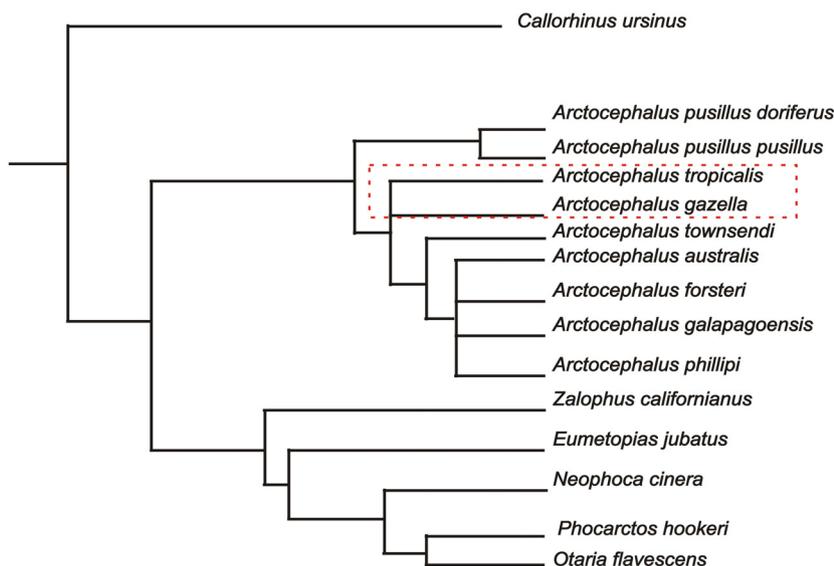
### Agradecimentos

Agradecemos aos colegas do Laboratório de Ecologia de Mamíferos da Unisinos, em especial a Nathália Freitas e Lúcia Fraga, pelo auxílio na revisão dos dados gerados para este

estudo. Também agradecemos a Gabriela Ávila e Luiz Felipe Benites, pelas sugestões e pelos momentos de debate científico que contribuíram muito para esta revisão. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pelo apoio a linha de investigação em mamíferos aquáticos (MCT/CNPq 14/2010-479199/2010-8) e pela concessão da bolsa de estudos de FRVL (processo no. 148039/2011-1).

### Referências

ÁRNASON, Ú. 1972. The role of chromosomal rearrangement in mammalian speciation with special reference to Cetacea and Pinnipedia. *Hereditas*, **70**:113-118.  
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1601-5223.1972.tb00999.x>  
 ÁRNASON, U.; SPILLAERT, R.; PALSDOTTIR, A.; ÁRNASON, A. 1991. Molecular identification of hybrids between the two largest whale species, the blue whale (*Balaenoptera musculus*) and the fin whale (*B. physalus*). *Hereditas*, **115**:183-189.  
 ÁRNASON, U.; GULBERG, A. 1993. Comparison between the complete mtDNA sequences of the blue and the fin whale, two species that can hybridize in nature. *Journal of Molecular Evolution*, **37**:312-322.  
<http://dx.doi.org/10.1007/BF00178861>  
 ARNOLD, M.L. 1992. Natural hybridization as an evolutionary process. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **23**:237-261.  
<http://dx.doi.org/10.1146/annurev.es.23.110192.001321>  
 ARNOLD, M.L.; HODGES, S.A. 1995. Are natural hybrids fit or unfit relative to their parents? *Trends in Ecology and Evolution*, **10**(2):67-71.  
[http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)88979-X](http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347(00)88979-X)  
 AVISE, J.C. 2004. *Molecular Markers, Natural History, and Evolution*. 2ª ed., Sunderland, Sinauer Associates, 459 p.  
 BAIRD, R.W.; WILLS, P.M.; GUENTHER, T.J.; WILSON, P.J.; WHITE, B.N. 1998. An intergeneric hybrid in the family Phocoenidae. *Canadian Journal of Zoology*, **76**:198-204.  
 BALHARRY, E.; STAINES, B.W.; MARQUISS, M.; KRUK, H. 1994. Hybridisation in British Mammals. *Joint Nature Conservation Committee Report*, **154**:1-42.  
 BASTIDA, R.; RODRÍGUEZ, D.; SECCHI, E.; DA SILVA, V. 2007. *Mamíferos Acuáticos de Sudamérica y Antártica*. 2ª ed., Buenos Aires, Vázquez Mazzini Ed., 368 p.  
 BERRYMAN, A. 1999. Population cycles: the relationship between cycle period and reproductive rate depends on the relative dominance of bottom-up or top-down control. *Oikos*, **87**(3):589-593.  
<http://dx.doi.org/10.2307/3546824>



**Figura 2.** Filogenia dos pinípedes (adaptado de Démeré *et al.*, 2003).  
**Figure 2.** Pinniped phylogeny (adapted from Démeré *et al.*, 2003).

- BERTA, A.; CHURCHILL, M. 2011. Pinniped taxonomy: review of currently recognized species and subspecies, and evidence used for their description. *Mammal Review*, **42**(3):207-234. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2907.2011.00193.x>
- BÉRUBÉ, M. 2008. Hybridism. In: W.F. PERLIN; B. WÜRSIG; J.G.M. THEWISSEN, *Encyclopedia of Marine Mammals*. San Diego, Academic Press, p. 588-592.
- BERUBÉ, M.; AGUILAR, A. 1998. A new hybrid between a blue whale, *Balaenoptera musculus*, and a fin whale, *B. physalus*: Frequency and implications of hybridization. *Marine Mammals Science*, **14**:82-98. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1748-7692.1998.tb00692.x>
- BRUNNER, S. 2002. A probable hybrid – *Zalophus californianus* × *Otaria byronia*. *Journal of Mammalogy*, **83**(1):135-144. [http://dx.doi.org/10.1644/1545-1542\(2002\)083<0135:APHSLZ>2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1644/1545-1542(2002)083<0135:APHSLZ>2.0.CO;2)
- CABALLERO, S.; BAKER, C.S. 2009. Captive-Born intergeneric hybrid of a Guiana and Bottlenose Dolphin: *Sotalia guianensis* × *Tursiops truncatus*. *Zoo Biology*, **29**(5):647-57.
- COCKS, M.A. 1887. The fin whale fishery of 1886 on the Lapland coast. *Zoologist*, **11**(121):207-222.
- CONDY, P.R. 1978. Distribution, abundance, and annual cycle of fur seals (*Arctocephalus* spp.) on the Prince Edward Islands. *South Africa Journal of Wildlife Research*, **8**(4):159-168.
- CRONIN, M.A.; AMSTRUP, S.C.; TALBOT, S.L.; SAGE, G.K.; AMSTRUP, K.S. 2009. Genetic variation, relatedness, and effective population size of Polar Bears (*Ursus maritimus*) in the southern Beaufort Sea, Alaska. *Journal of Heredity*, **100**(6):681-690. <http://dx.doi.org/10.1093/jhered/esp061>
- DEMÉRÉ, T.A.; BERTA, A.; PETER, J.A. 2003. Pinnipedimorph evolutionary biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **279**:32-76. [http://dx.doi.org/10.1206/0003-0090\(2003\)279<0032:C>2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1206/0003-0090(2003)279<0032:C>2.0.CO;2)
- DOBZHANSKY, T. 1937. *Genetics and the Origin of Species*. New York, Columbia University Press, 364 p.
- DOHL, T.P.; NORRIS, K.S.; KANG, I. 1974. A porpoise hybrid: *Tursiops* × *Steno*. *Journal of Mammalogy*, **55**:217-221. <http://dx.doi.org/10.2307/1379276>
- DOROSHENKO, N.V. 1970. A whale with features of fin whale and blue whale. *Timro*, **70**:255-257.
- DOUPÉ, 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*, **60**(3):271-276.
- DOWLING, T.E.; SECOR, C.L.; 1997. The role of hybridization an introgression in the diversification of animals. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **28**:593-619. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.28.1.593>
- DUFFIELD, D.A. 1998. Examples of captivity hybridization and a genetic point of view. In: P.G.H. EVANS; E.C.M. PARSONS (eds.), *World Marine Mammal Science Conference*, Mônaco, **12**:421.
- FRASER, F.C. 1940. Three anomalous dolphins from Blacksod Bay, Ireland. *Proceeding of the Royal Irish Academy*, **45B**:413-455.
- FRANKHAM, R.; BALOU, J.D.; BRISCOE, D.A. 2002. *Introduction to conservation genetics*. Cambridge, Cambridge University Press, 617 p. <http://dx.doi.org/10.1017/CBO9780511808999>
- GARRICK, R.C.; BENAVIDES, E.; RUSSELLO, M.A.; GIBBS, J.P.;POULAKAKIS, N.; DION, K.B.; HYSENI, C.; KAJDACSI, B.; MÁRQUEZ, L.; BAHAN, S.; CIOFI, C.; TAPIA, W.; CACCONE, A. 2012. Genetic rediscovery of an 'extinct' Galápagos giant tortoise species. *Current Biology*, **22**(1):10-11. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2011.12.004>
- GAVA, A.; FREITAS, T.R.O. 2002. Characterization of hybrid zone between chromosomally divergent populations of *Ctenomys minutus* (Rodentia: Ctenomyidae). *Journal of Mammalogy*, **83**(3):843-851. [http://dx.doi.org/10.1644/1545-1542\(2002\)083<0843:COAZHB>2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1644/1545-1542(2002)083<0843:COAZHB>2.0.CO;2)
- GOLDSWORTHY, S.D.; BONESS, D.J.; FLEISCHER, R.C. 1999. Mate choice among sympatric fur seals: female preference for conphenotypic males. *Behaviour Ecology and Sociobiology*, **45**:253-267. <http://dx.doi.org/10.1007/s002650050560>
- GOLDSWORTHY, S.; MCKENZIE, J.; PAGE, B.; LANCASTER, M.; BOOL, N. 2008. Population status and trends in the abundance for conphenotypic males. *Behavior Ecology and Sociobiology*, **45**:253-267. <http://dx.doi.org/10.1007/s002650050560>
- GOLDSWORTHY, S.; MCKENZIE, J.; PAGE, B.; LANCASTER, M.; SHAUGHNESSY, P.D. 2009. Fur seals Macquarie Islands: post-sealing colonization, trends in abundance and hybridization of three species. *Polar Biology*, **32**:1473-1486. <http://dx.doi.org/10.1007/s00300-009-0645-y>
- GOODMANN, S.J.; BARTON, N.H.; SWANSON, G.; ABERNETHY, K.; PEMBERTON, J.M. 1999. Introgression Through Rare Hybridization: A Genetic Study of a Hybrid Zone Between Red and Sika Deer (Genus *Cervus*) in Argyll, Scotland. *Genetics Society of America*, **152**(1):355-371.
- GOTO, S.; IJIMA, H.; OGAWA, H.; OHYA, K. 2011. Outbreeding depression caused by intraspecific hybridization between local and nonlocal Genotypes in *Abies sachalinensis*. *Restoration ecology*, **19**(2):243-250. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1526-100X.2009.00568.x>
- GRANT, P.R.; GRANT, B.R. 1997. Hybridization, sexual imprinting, and mate choice. *The American Naturalist*, **149**(1):1-28. <http://dx.doi.org/10.1086/285976>
- HALDANE, J.B.S. 1922. Sex-ratio and unisexual sterility in hybrid animals. *Journal of Genetics*, **12**:101-109. <http://dx.doi.org/10.1007/BF02983075>
- HEIDE-JØRGENSEN, M.P.; REEVES, R.R. 1993. Description of an anomalous monodontid skull from West Greenland: a possible hybrid? *Marine Mammal Science*, **9**(3):258-268. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1748-7692.1993.tb00454.x>
- HERZING, D.L.; JOHNSON, C.M. 2003. Interspecific interactions between Atlantic spotted dolphins (*Stenella frontalis*) and bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Bahamas, 1985-1995. *Aquatic mammals*, **23**(2):85-99.
- HILL, M.C.; FERGUSON, J.W.H.; BESTER, M.N.; KERLEY, G.I.H. 2001. Preliminary comparison of calls of the hybridizing fur seals *Arctocephalus tropicalis* and *A. gazella*. *African Journal*, **36**(1):45-53.
- HOELZEL, A.R.; HALLEY, J.; O'BRIEN, S.J.; CAMPAGNA, C.; ARNBOM, T.; LEBOEUF, B.; RALLS, K.; DOVER, G.A. 1993. Elephant seal genetic-variation and the use of simulation-models to investigate historical population bottlenecks. *Journal of Heredity*, **84**(6):443-449.
- HOFMEYR, G.J.G.; BESTER, M.N.; JONKER, F.C. 1997. Chances in population sizes and distribution of fur seals at Marion Islands. *Polar Biology*, **17**:150-158. <http://dx.doi.org/10.1007/s0030000050117>
- HOWARD, D.J.; BERLOCHER, S.H. 1998. *Endless Forms: species and speciation*. New York, Oxford University Press, 470 p.
- IUCN. 2011. IUCN Red List Threatened Species. Disponível em: <http://www.iucnredlist.org/>. Acessado em: 24/01/2012.
- KING, J.E. 1983. *Seals of the world*. Ithaca, University Press/British Museum (Natural History) and Cornell, 240 p.
- KINGSTON, J.J.; GWILLIAM, J. 2007. Hybridization between two sympatrically breeding species of fur seal at Iles Crozet revealed by genetic analysis. *Conservation genetics*, **8**:1133-1145. <http://dx.doi.org/10.1007/s10592-006-9269-8>
- KOVACS K.M.; LYNDRERSEN, C.; HAMMILL, M.O.; WHITE, B.N.; WILSON, P.J.; WHITE, N.B.; WILSON, P.J.; MALIK, S. 1997. A Harp Seal X Hooded Seal Hybrid. *Marine Mammalogy*, **13**:460-468. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1748-7692.1997.tb00652.x>
- LANCASTER, M.; GEMMELL, N.J.; NEGRO, S.; GOLDSWORTHY, S.; SUNNUCKS, P. 2006. Ménage à trois on Macquarie Islands: hybridization among three species of fur seals (*Arctocephalus* spp.) following historical population extinction. *Molecular Ecology*, **15**(12):3681-3692. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.03041.x>
- LANCASTER, M.; BRADSHAW, C.; GOLDSWORTHY, S.D.; SUNNUCKS, P. 2007a. Lower reproductive success in hybrid fur seal males

- indicates fitness costs to hybridization. *Molecular Ecology*, **16**:3187-3197.  
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03339.x>
- LANCASTER, M.L.; GOLDSWORTHY, S.D.; SUNNUCKS, P. 2007b. Multiple mating strategies explain unexpected genetic mixing of New Zealand fur seals with two congeners in a recently recolonized population, *Molecular Ecology*, **16**:5267-5276.
- LANCASTER, M.; GOLDSWORTHY, S.; SUNNUCKS, P. 2010. Two behavioral traits promote fine-scale species segregation and moderate hybridization in a recovering sympatric fur seal population. *BMC Evolutionary Biology*, **10**:143-152.  
<http://dx.doi.org/10.1186/1471-2148-10-143>
- LEHMAN, N.; EISENHAWER, A.; HANSEN, K.; MECH, L.D.; PETERSON, R.O.; GOOGAN, P.J.P.; WAYNE, R.K. 1991. Introgression of coyote mitochondrial DNA into sympatric North American gray wolf populations. *Evolution*, **45**:104-119.  
<http://dx.doi.org/10.2307/2409486>
- MAYR, E. 1963. *Populations, Species and Evolution: an abridgment of animal species and evolution*. Cambridge, Belknap Press of Harvard University Press, 459 p.
- MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE (MMA). 2008. *Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção*. Belo Horizonte, Fundação Biodiversitas, 1420 p.
- MORGAN, J.A.T.; HARRY, A.V.; WELCH D.J.; STREET, R.; WHITE J.; GERAGHTY, P.T.; MACBETH, W.G.; TOBIN, A.; SIMPFENDORFER, C.A.; OVENDEN J.R. 2011. Detection of interspecies hybridisation in Chondrichthyes: hybrids and hybrid offspring between Australian (*Carcharhinus tilstoni*) and common (*C. limbatus*) blacktip shark found in an Australian fishery. *Conservation genetics*. Disponível em: <http://www.springerlink.com/content/147031537857tx27>. Acessado em: 24/01/2012.
- MULLER, H.J. 1942. Isolating mechanisms, evolution and temperature. *Biological Symposium*, **6**:71-125.
- MYAZAKI, N.; HIROSAKI, Y.; KINUTA, T.; OMURA, H. 1992. Osteological study of a hybrid between *Tursiops truncatus* and *Grampus griseus*. *Bulletin of the National Science Museum (Japan)*, **18**(2):79-74.
- NÆSS, A.; HAUG, T.; NILSSEN, E. M. 1998. Seasonal variation in body condition and muscular lipid contents in northeast atlantic minke whale *Balaenoptera acutorostrata*. *Sarsia*, **83**:211-218.
- NISHIWAKI, M.; TOBAYAMA, T. 1982. Morphological study on the hybrid between *Tursiops* and *Pseudorca*. *The Scientific Reports of the Whales Research Institute. Tokyo*, **34**:109-121.
- OLIVEIRA, L.R.; MEYER, D.; HOFFMAN, J.; MAJLUF, P.; MORGANTE, J.S. 2009. Evidence of genetic bottleneck in an El Niño affected population of South American fur seals, *Arctocephalus australis*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **89**(8):1717-1725.  
<http://dx.doi.org/10.1017/S0025315409000162>
- ORR, H.A. 1997. Haldane's rule. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **28**:195-218.  
<http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.28.1.195>
- PAGE, B.; GOLDSWORTHY, S.D.; HINDELL, M.A.; MCKENZIE, J. 2002. Interspecific differences in male vocalizations of three sympatric fur seals (*Arctocephalus* spp.). *The Zoological Society of London*, **258**:49-56.  
<http://dx.doi.org/10.1017/S095283690200119X>
- PERRIN, W.F.; WÜRSIG, B.; THEWISSEN, J.G.M. 2008. *Encyclopedia of Marine Mammals*. 2ª ed., San Diego, Academic Press, 1352 p.
- PREUB, A.; GANSLOBER, U.; PURSCHKE, G.; MAGIERA, U. 2009. Bear-hybrids: behaviour and phenotype. *Der Zoologische Garten*, **78**:204-220.  
<http://dx.doi.org/10.1016/j.zoolgart.2009.08.005>
- PRIMACK, R.B.; RODRIGUES, E. 2001. *Biologia da Conservação*. Londrina, Editora Planeta, 328 p.
- QUILICHINI, A.; DEBUSSCHE, M.; THOMPSON, J.D. 2001. Evidence for local outbreeding depression in the Mediterranean island endemic *Anchusa crispa* Viv. (Boraginaceae). *Heredity* **87**:190-197.  
<http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2540.2001.00897.x>
- REEVES, R.R.; STEWART, B.S.; LEATHERWOOD, S. 1992. *The Sierra Club Handbook of seals and sirenians*. San Francisco, Sierra Club Books, 359 p.
- REPENNING, C.A.; PETERSON, R.S.; HUBBS, C.L. 1971. Contributions to the systematics of the southern fur seals, with particular reference to the Juan Fernández and Guadalupe species. In: H. BURT (ed.), *Antarctic Pinnipedia. American Geophysical Union*. Washington, DC, Antarctic Research Series, p. 1-34.
- REYES, J.C. 1996. A possible case of hybridism in wild dolphins. *Marine Mammals Science*, **12**:301-307.  
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1748-7692.1996.tb00581.x>
- ROACH, J. 2006. Grizzly-Polar Bear Hybrid Found - But What Does It Mean? National Geographic News. Disponível em: <http://news.nationalgeographic.com/news/2006/05/polarbears.html>; Acessado em 27/01/2012.
- SCHLUTER, D. 1998. Ecological causes of speciation. In: D.J. HOWARD; S.H. BERLOCHER (eds.), *Endless forms: species and speciation*. Oxford, Oxford University Press, p. 114-129.
- SEZAKI, K.; HIROSAKI, Y.; WATABA, S.; HASHINOMOTO, K. 1984. Electrophoretic characters of the hybrids between two dolphin *Tursiops truncatus* and *Grampus griseus*. *Bulletin of Japanese Society of Science Fisheries*, **50**(10):1771-1776.  
<http://dx.doi.org/10.2331/suisan.50.1771>
- SILVA-JR, J.M.; SILVA, F.J.L.; SAZIMA, I. 2005. Two presumed interspecific hybrids in the genus *Stenella* (Delphinidae) in the tropical West Atlantic. *Aquatic mammals*, **31**(4):468-472.  
<http://dx.doi.org/10.1578/AM.31.4.2005.468>
- SHIMURA, E.; NUMACHI, K.; SEZAKI, K.; HIROSAKI, Y.; WATABE, S.; HASHINOMOTO, K. 1986. Biochemical evidence of hybrid formation between the two species of dolphin *Tursiops truncatus* and *Grampus griseus*. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, **52**:725-730.  
<http://dx.doi.org/10.2331/suisan.52.725>
- SHORT, R.V. 1997. An introduction to mammalian interspecific hybrids. *Journal of Heredity*, **88**:355-357.  
<http://dx.doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a023117>
- SHORT, R.V. 1975. The contribution of the mule to scientific thought. *Journal of Reproductive and Fertility*, **23**:359-364.
- SYLVESTRE, J.R.; TASAKA, S. 1985. On the intergeneric hybrids in cetaceans. *Aquatic Mammals*, **11**:101-108
- THORNHILL, N.W. 1993. Natural History of inbreeding and outbreeding: *theoretical and empirical perspectives*. Chicago, University of Chicago Press, 575 p.
- VAN GELDER, R.G. 1977. Mammalia hybrid and generic limits. *American Museum Novitates*, **2035**:1-25.
- VIANNA J.; BONDE, R.; CABALLERO, S.; GIRALDO, J.; LIMA, R.; CLARCK, A.; MARMONTEL, M.; MORALES-VELA, M.; SOUZA, M.J.; PARR, L.; RODRÍGUEZ-LOPEZ, M.A.; MIGNUCCI-GIANNONI, A.A.; POWELL, J.A.; SANTOS, F.R. 2006. Phylogeography, phylogeny and hybridization in trichechid sirenians: implications for manatee conservation. *Molecular Ecology*, **15**:433-447.  
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02771.x>
- WALDICK, R.C.; KRAUS, S.; BROWN, M.; WHITE, B.N. 2002. Evaluating the effects of historic bottleneck events: an assessment of microsatellite variability in the endangered, North Atlantic right whale. *Molecular Ecology*, **11**:2241-2249.  
<http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-294X.2002.01605.x>
- WEBER, D.S.; STWART, B.S.; LEHMAN, N. 2004. Genetic consequences of a severe Population Bottleneck in the Guadalupe fur seal (*Arctocephalus townsendi*). *Journal of Heredity*, **95**(2):144-153.  
<http://dx.doi.org/10.1093/jhered/esh018>
- WILLIS, P.M.; CRESPI, B.J.; DILL, L.M.; BAIRD, R.W.; HANSON, M.B. 2004. Natural hybridization between Dall's porpoises (*Phocoenoides dalli*) and harbour porpoises (*Phocoena phocoena*). *Canadian Journal of Zoology*, **82**:828-834.  
<http://dx.doi.org/10.1139/z04-059>
- WILSON, A.; MAXON, L.; SARICH, V. 1974. Two types of molecular evolution. Evidence from studies of interspecific hybridization. *Proceeding of national academy of sciences*, **71**:2843-2847.  
<http://dx.doi.org/10.1073/pnas.71.7.2843>

- WYNEN, P.L.; GOLDSWORTHY, S.D.; GUINE, C.; BESTER, M.N.; BOYD, I.L.; GJERTZ, I.; HOFMEYR, G.J.G.; WHITE, R.W.G.; SLADE, R. 2000. Postsealing genetic variation and population structure of two species of fur seal (*A. gazella* and *A. tropicalis*). *Molecular ecology*, **9**:299-314.  
<http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-294x.2000.00856.x>
- WIRTZ, P. 1999. Mother species–father species: unidirectional hybridization in Animals with female choice. *Animal behaviour*, **58**:1-12.  
<http://dx.doi.org/10.1006/anbe.1999.1144>
- YAZDI, P. 2002. A possible hybrid between the dusky dolphin (*Lagenorhynchus obscurus*) and the southern right whale dolphin (*Lissodelphis peronii*). *Aquatic mammals*, **28**(2):211-217.
- YONEZAWA, T.; KOHNO, N.; HASEGAWA, M. 2009. The monophyletic origin of sea lions and fur seals (Carnivora; Otariidae) in the Southern Hemisphere. *Gene*, **441**:89-99.  
<http://dx.doi.org/10.1016/j.gene.2009.01.022>
- ZORNETER R.H.; DUFFIELD, D. A. 2003. Captive-born bottlenose dolphin x common dolphin (*Tursiops truncatus* x *Delphinus capensis*) intergeneric hybrids. *Canadian Journal of Zoology*, **81**:1755-1762.

Submitted on March 29, 2012  
 Accepted on September 9, 2012