





Especiação



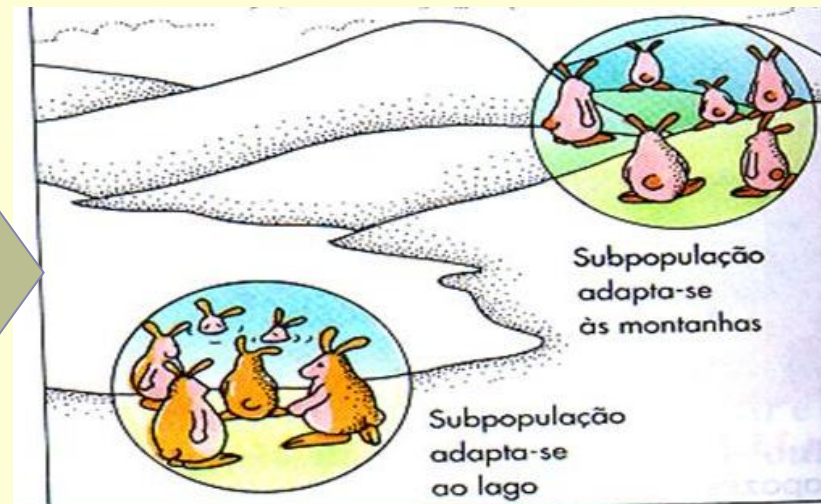
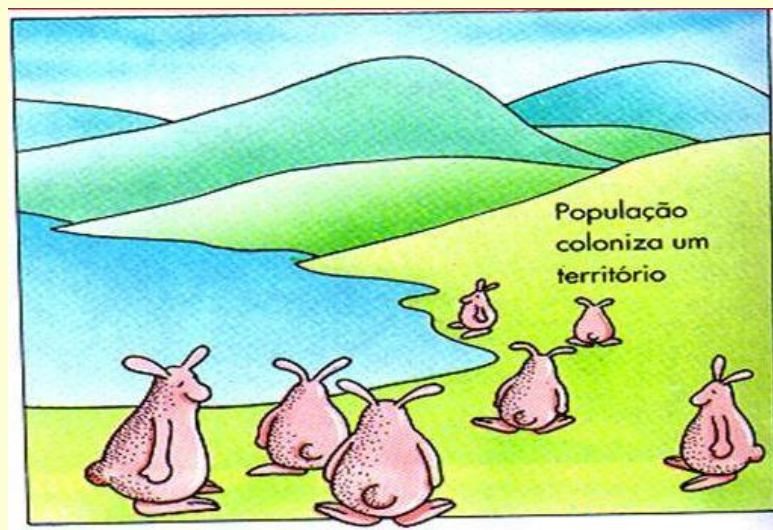


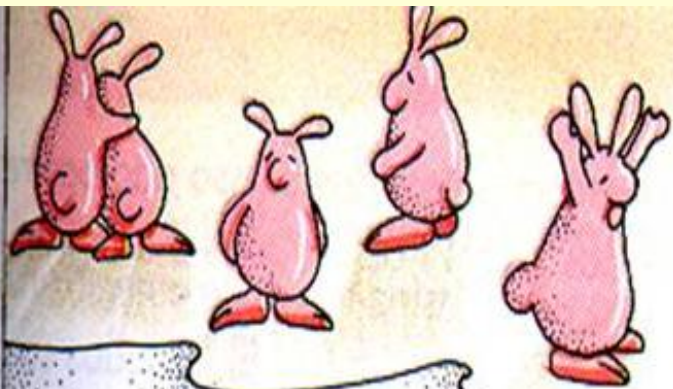
Especiação

- ⇒ Introdução
 - ⇒ Especiação alopátrica
 - ⇒ Especiação parapátrica
 - ⇒ Especiação simpátrica
 - ⇒ Especiação por hibridação
 - ⇒ Especiação por poliploidia
- 

Introdução

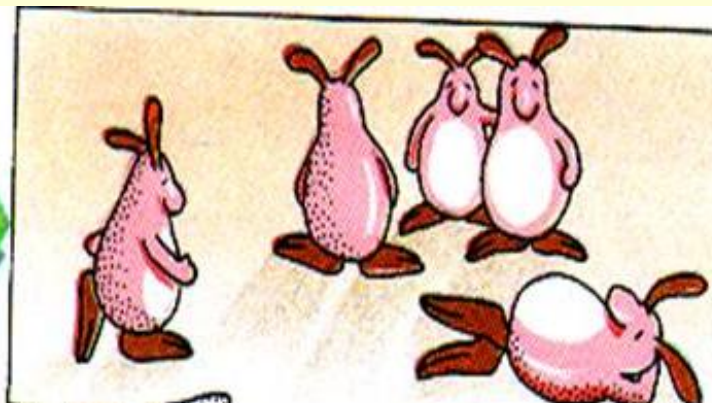
- ⇒ Especiação -> consequência do estabelecimento dentro de uma população de mecanismos dificultando ou impedindo a troca de genes com outras populações;
- ⇒ Processo que leva à diferenciação de populações que se tornam isoladas reprodutivamente.





Separação geográfica de dois grupos populacionais

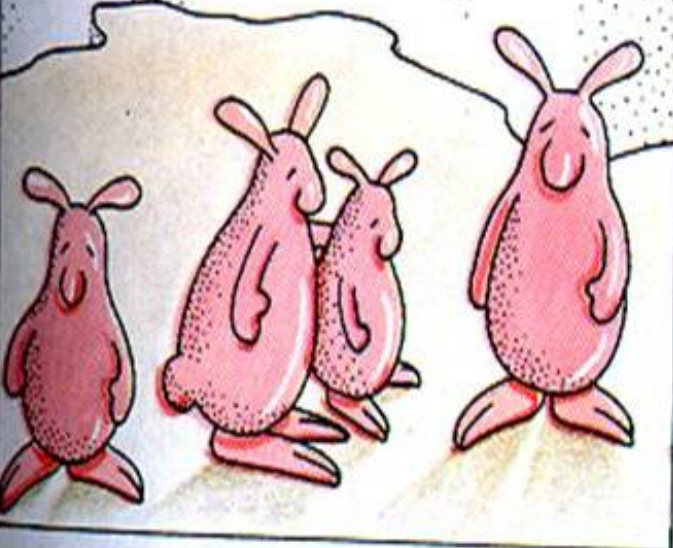
DIVERSIFICAÇÃO GÊNICA em relação à população original



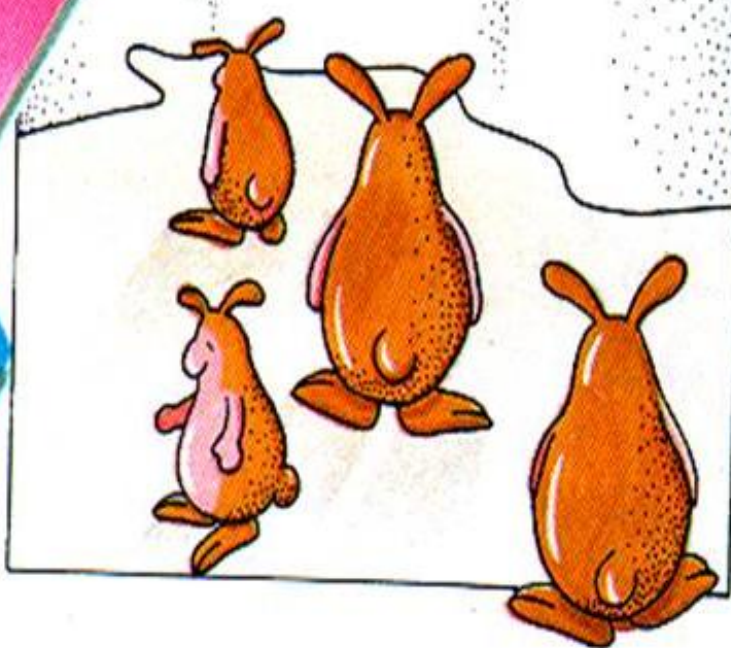
ISOLAMENTO GEOGRÁFICO

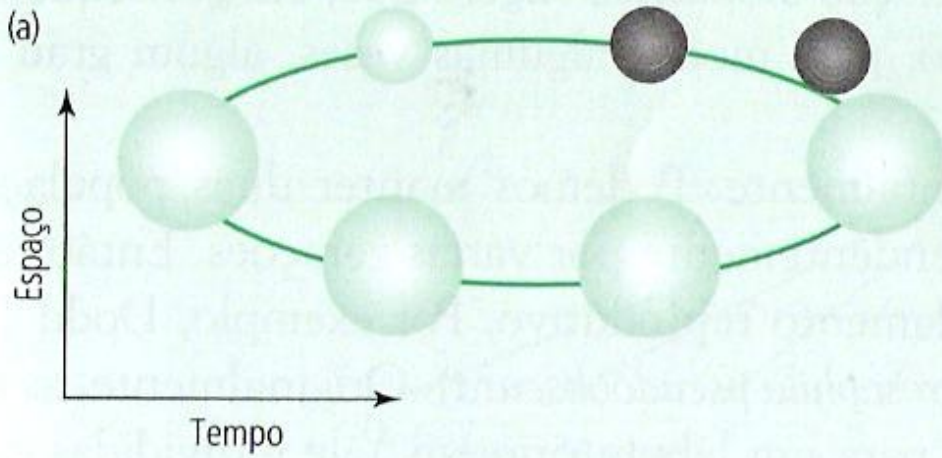
ISOLAMENTO REPRODUTIVO

Surgem duas novas espécies

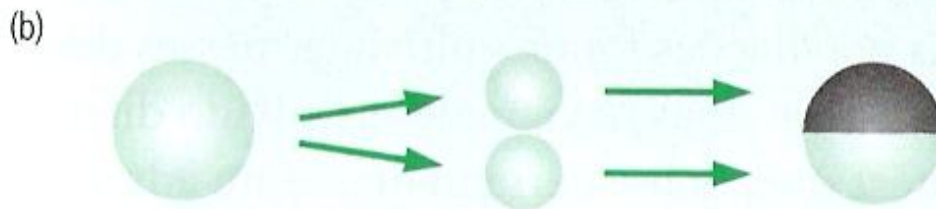


DIVERSIFICAÇÃO GÊNICA em relação à população original





Esp. alopátrica



Esp. parapátrica



Esp. simpátrica

Modo de especiação

Novas espécies se formam a partir de....

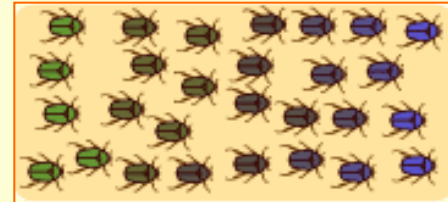
Alopátrica
(allo – outra;
patric – lugar)

populações isoladas
geograficamente



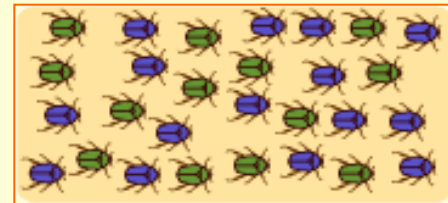
Parapátrica
(para – ao lado;
Patric – lugar)

população de distribuição
contínua

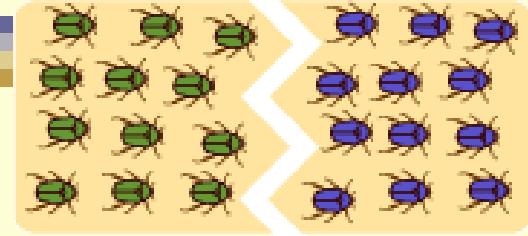


Simpátrica
(sym – mesmo;
patric – lugar)

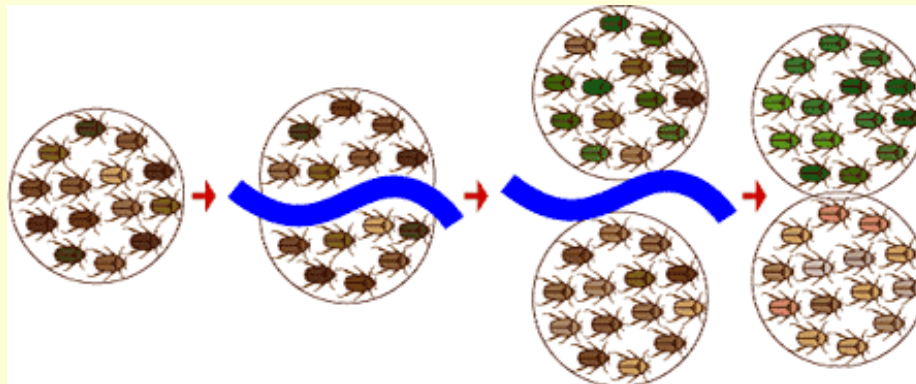
dentro da área de
distribuição da população
ancestral



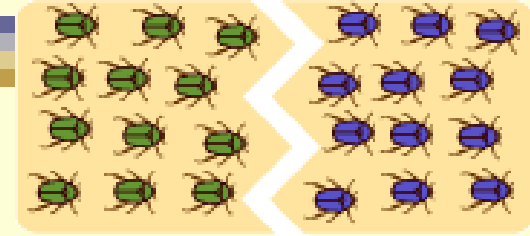
Especiação alopátrica



- ⇒ Processo gradativo no tempo em que as populações passam por um processo de diferenciação.
- ⇒ Existe inicialmente polimorfismo, onde formam-se raças locais, depois formam-se raças geográficas, até formarem-se espécies diferentes.
- ⇒ Neste processo a diferenciação ocorreu, porque ocorreu um prévio isolamento geográfico.



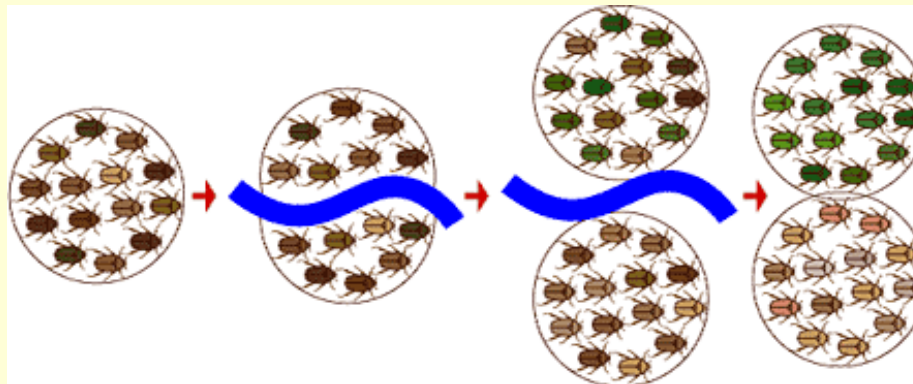
Especiação alopátrica



⇒ Na especiação alopátrica, em todos os casos, há dois processos evolutivos envolvidos:

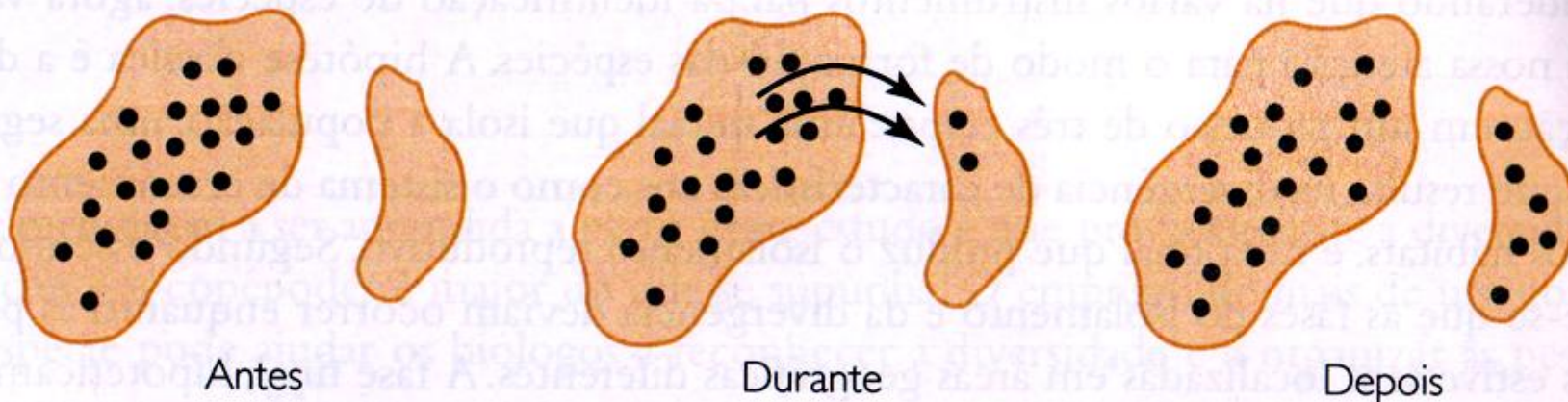
Deriva genética -> diferentes alelos são fixados de forma aleatória nas populações que foram isoladas;

Seleção natural -> as populações isoladas geograficamente irão experimentar pressões de seleção diferentes

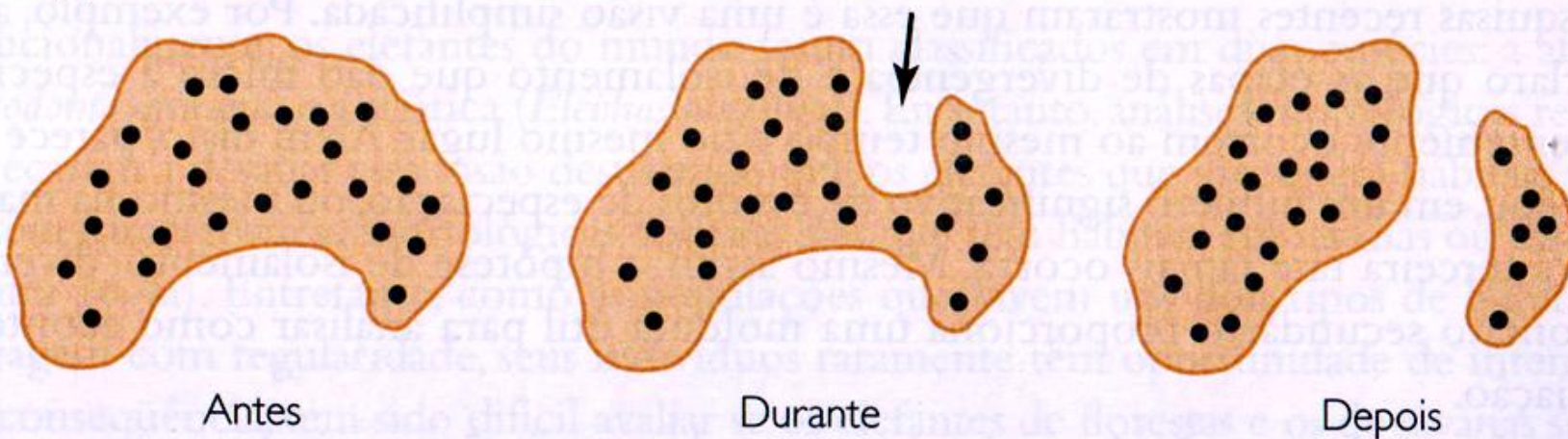


O isolamento pode ocorrer por dispersão ou por vicariância

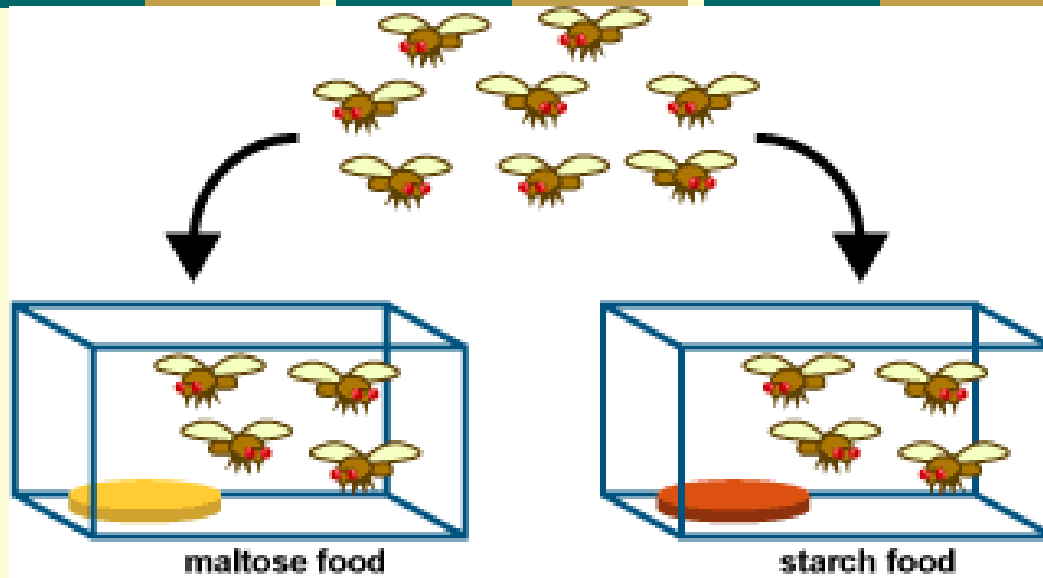
(a) Dispersão



(b) Vicariância

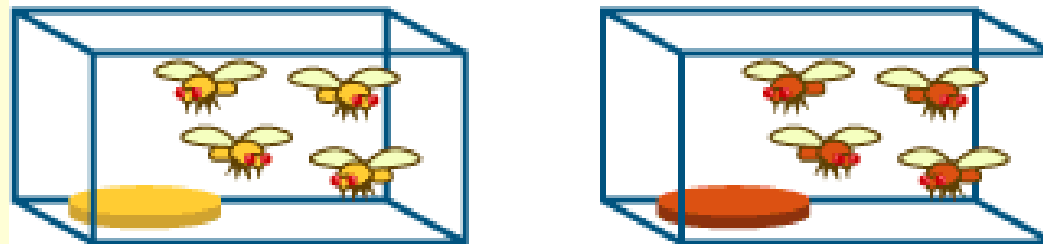


Alimentadas
com maltose

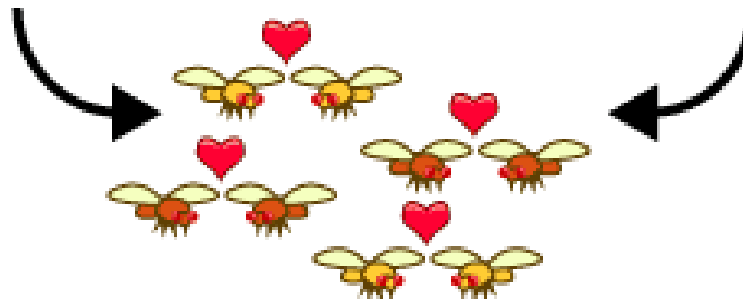


Alimentadas
com amido

Many generations pass



Cruzamentos
preferenciais



(b) Exemplos de resultados

Caixa experimental

	Fêmea	
	Amido	Maltose
Macho		
Amido	22	9
Maltose	8	20

$$\text{Índice de isolamento} = \left(\frac{42 - 17}{59} \right) = 0,42$$

Caixa controle

	Fêmea	
	Igual	Diferente
Macho		
Igual	18	15
Diferente	12	15

$$\text{Índice de isolamento} = \left(\frac{33 - 27}{60} \right) = 0,1$$

(c) Índice médio de isolamento para todos os 16 cruzamentos

Cruzamentos entre as populações do amido × da maltose

Cruzamentos-controle

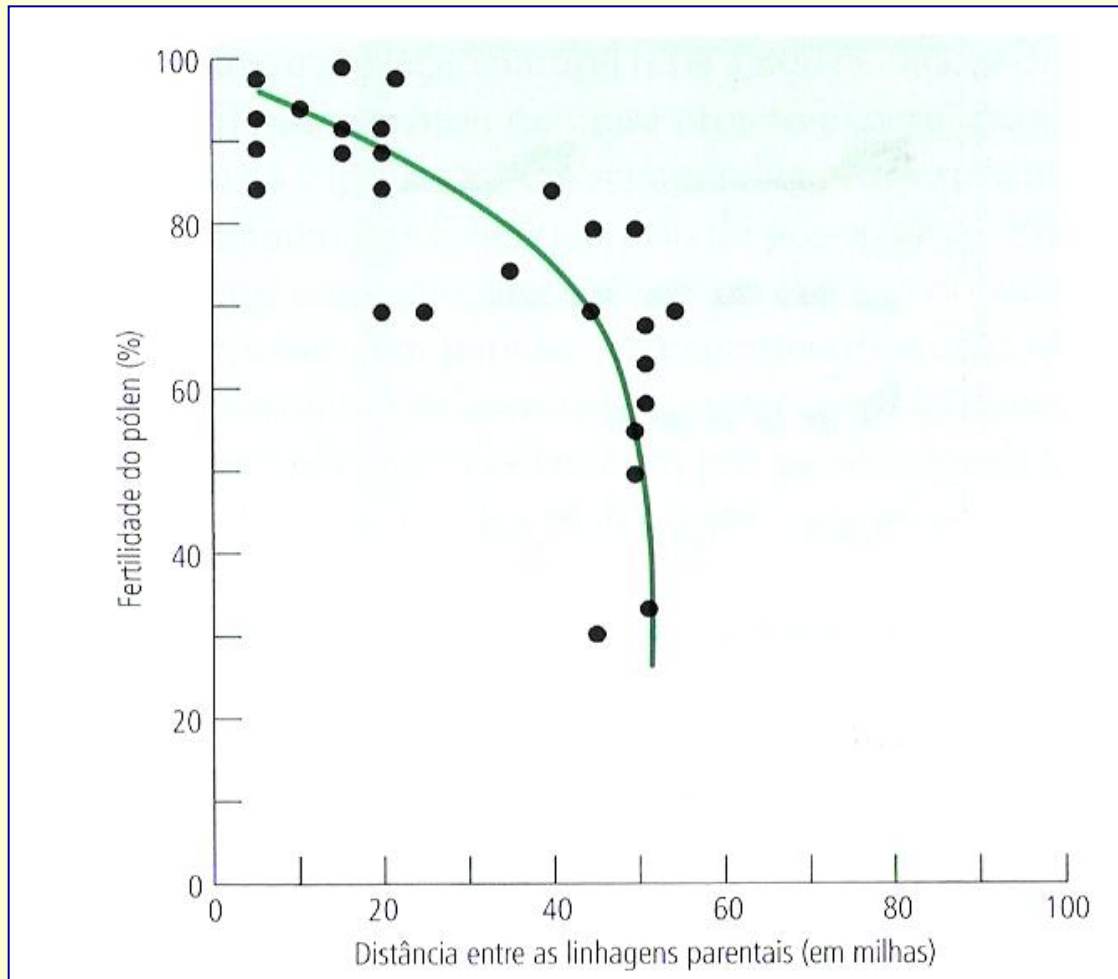
Índice de isolamento médio

0,33


0,014

O índice de isolamento é calculado como (número de cruzamentos com o mesmo tipo – número de cruzamentos com tipos diferentes) /

O isolamento reprodutivo é observado com frequência quando se cruzam membros de populações geograficamente distantes




Streptanthus glandulosus



Especiação alopátrica

Exemplos de barreiras geográficas:

- ⇒ Rios mudando seus cursos d'água;
 - ⇒ Formação de cadeias de montanhas;
 - ⇒ Movimentos de blocos de gelo;
 - ⇒ Pontes de terra surgindo, onde anteriormente era tudo coberto por água;
 - ⇒ Grandes lagos diminuindo para formar vários lagos pequenos;
 - ⇒ Ação antrópica, modificando as paisagens naturais (ex: fragmentação de habitats).
- 

Especiação alopátrica


Exemplo: peixes da família dos barrigudinhos (guarú guarú)
(*Cyprinodon* spp).




-> Grandes lagos interconectados durante os climas mais úmidos da última idade do gelo no Vale da Morte, na Califórnia. Com o tempo, o clima se tornou mais seco e os lagos secaram, deixando diversos lagos menores.



-> Gradualmente foram divergindo da espécie ancestral (deriva genética ou seleção natural), selecionando os peixes mais adaptados a cada lago em particular.

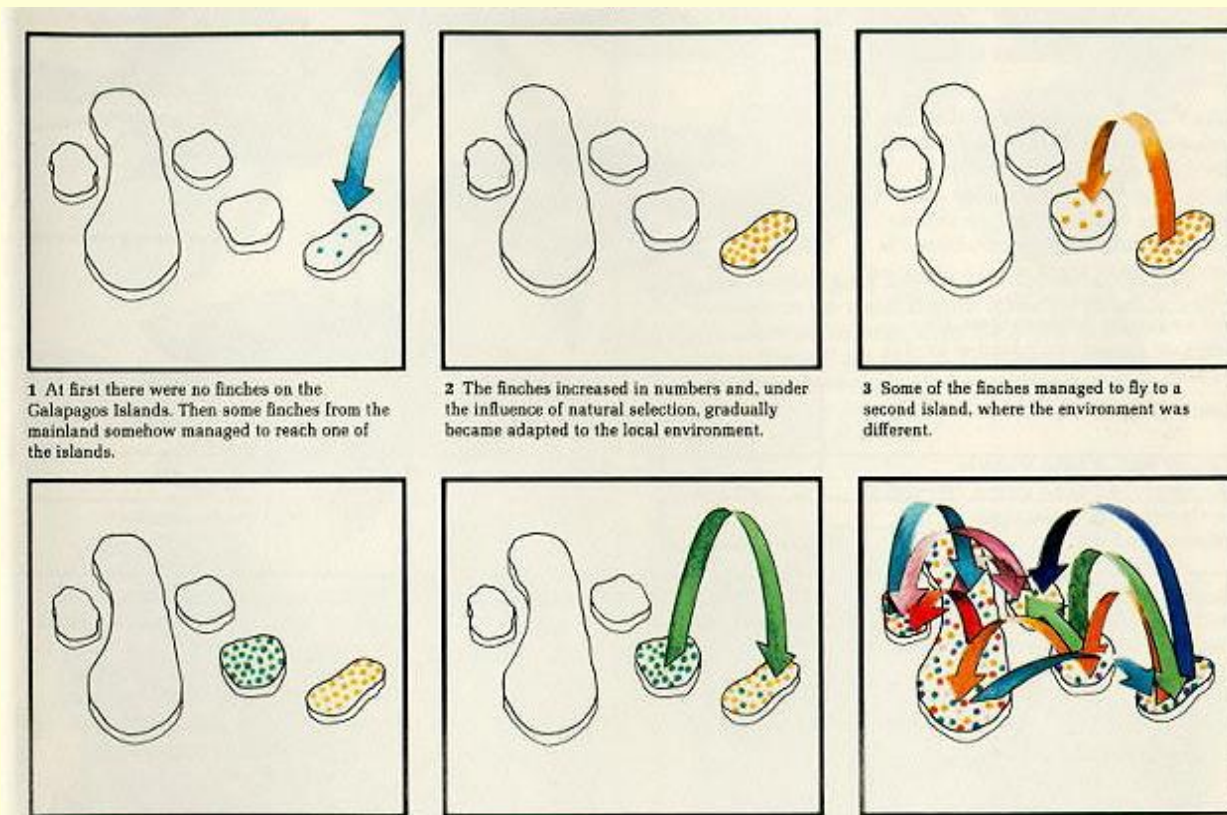


Especiação alopátrica

- ⇒ A especiação alopátrica também ocorre quando uma pequena população migra e coloniza uma nova área distante do local de ocorrência de sua espécie.
 - ⇒ Pequenas mudanças microevolucionárias se acumulam no tempo, por várias gerações, o que pode fazer surgir uma nova espécie, que quando colocada novamente junto com a espécie ancestral já não se cruza com esta.
 - ⇒ As espécies passaram pelo **teste de simpatria**.
- 

Especiação alopátrica

⇒ Ilhas -> excelentes para estudos desta natureza, já que as populações de uma mesma espécie que habitam diferentes ilhas estão separadas geograficamente entre si.



Especiaçãoção alopátrica

Exemplo: esquilos que vivem nos platôs do Grand Canyon, nos Estados Unidos.



Especiação alopátrica

=> Geograficamente isolados das demais populações de esquilos quando o clima na região mudou.


=> A separação no tempo levou à diferenciação tanto na aparência como na ecologia.



Esquilos do Grand Canyon
(esquilos Kaibab)




Esquilos Abert

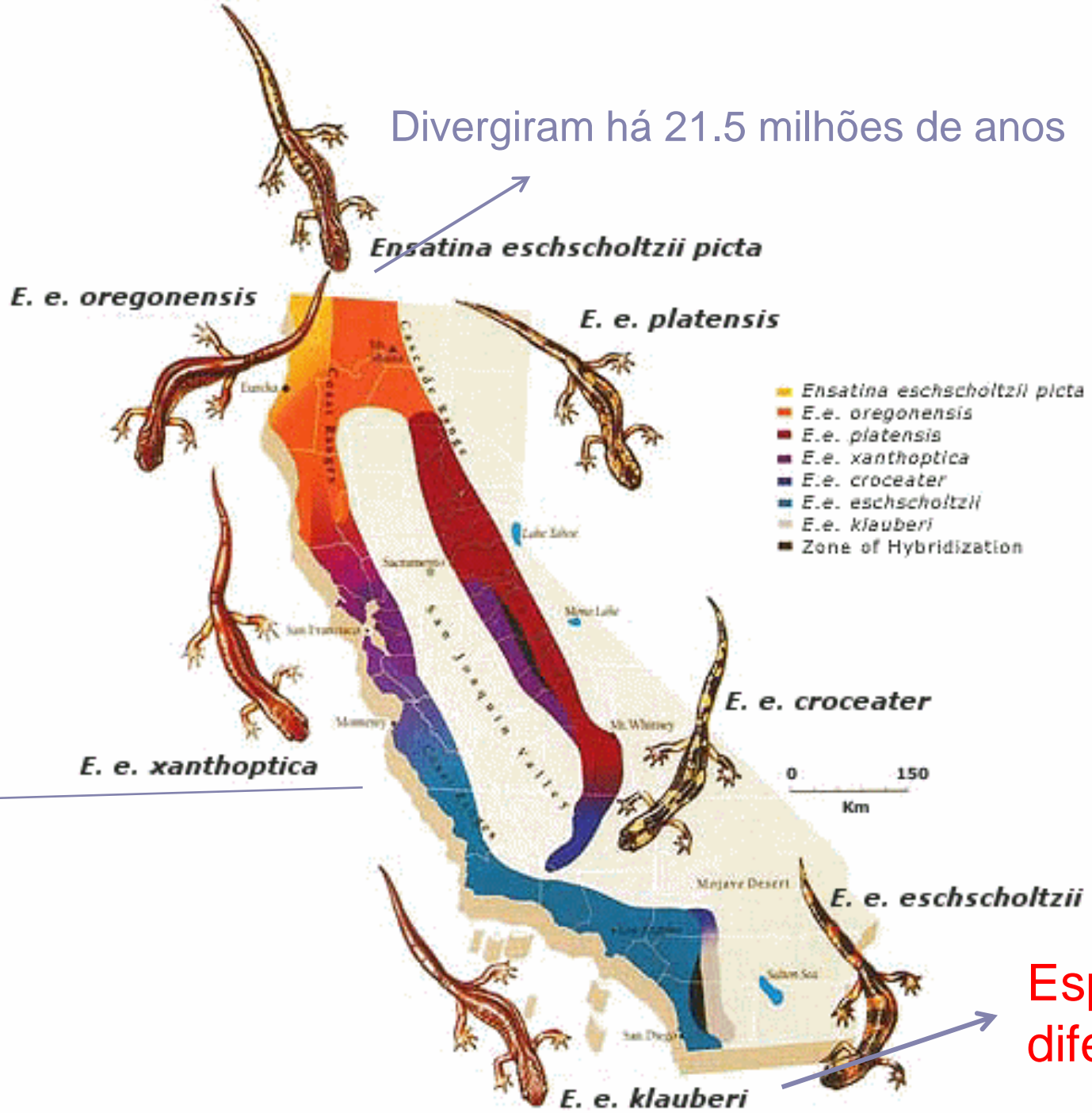


Especiação alopátrica

Espécies em anel

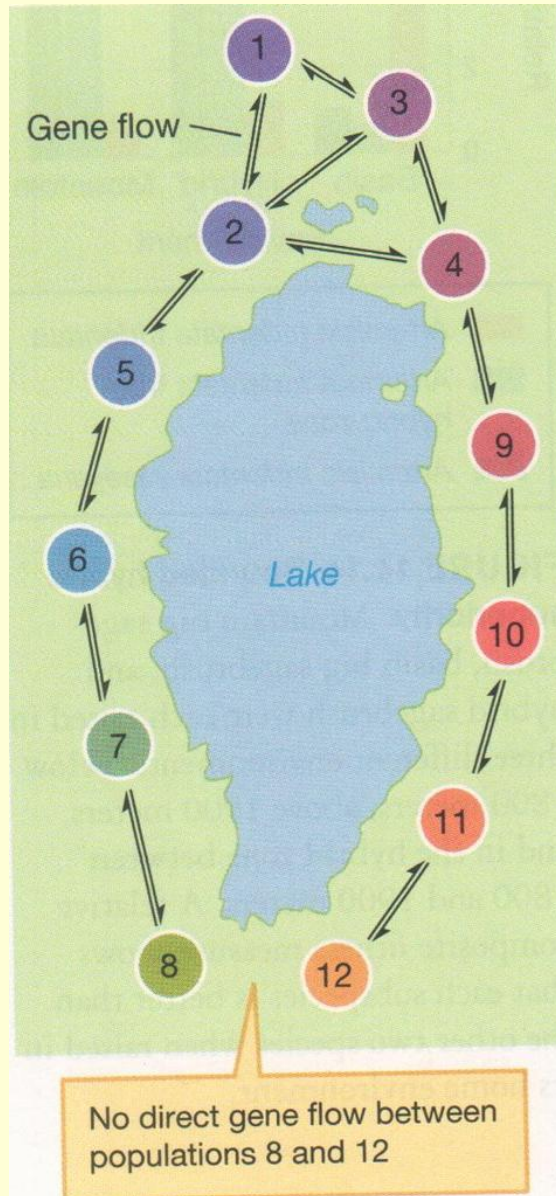
- => Há um conjunto quase contínuo de intermediários entre duas espécies distintas e esses intermediários estão arranjados em anel;
 - => Na maioria dos pontos do anel existe apenas uma espécie;
 - => Mas existem duas espécies onde os pontos extremos se encontram.
- 

Divergiram há 21.5 milhões de anos

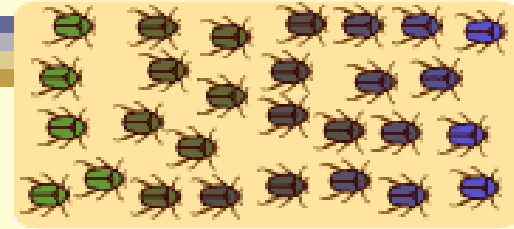


Fluxo Gênico


Espécies diferentes



Especiaçãoção parapátrica



- => É um processo mais rápido de especiação.
- => Ocorre geralmente em populações contíguas, vizinhas.
- => Existe polimorfismo, e normalmente está associado a ocorrência de zonas de hibridação.
- => É comum, em plantas, ocorrer uma mutação alterando o sistema reprodutivo.
Ex: alógama -> autógama




Especiação parapátrica

⇒ Exemplo: gênero *Gilia*

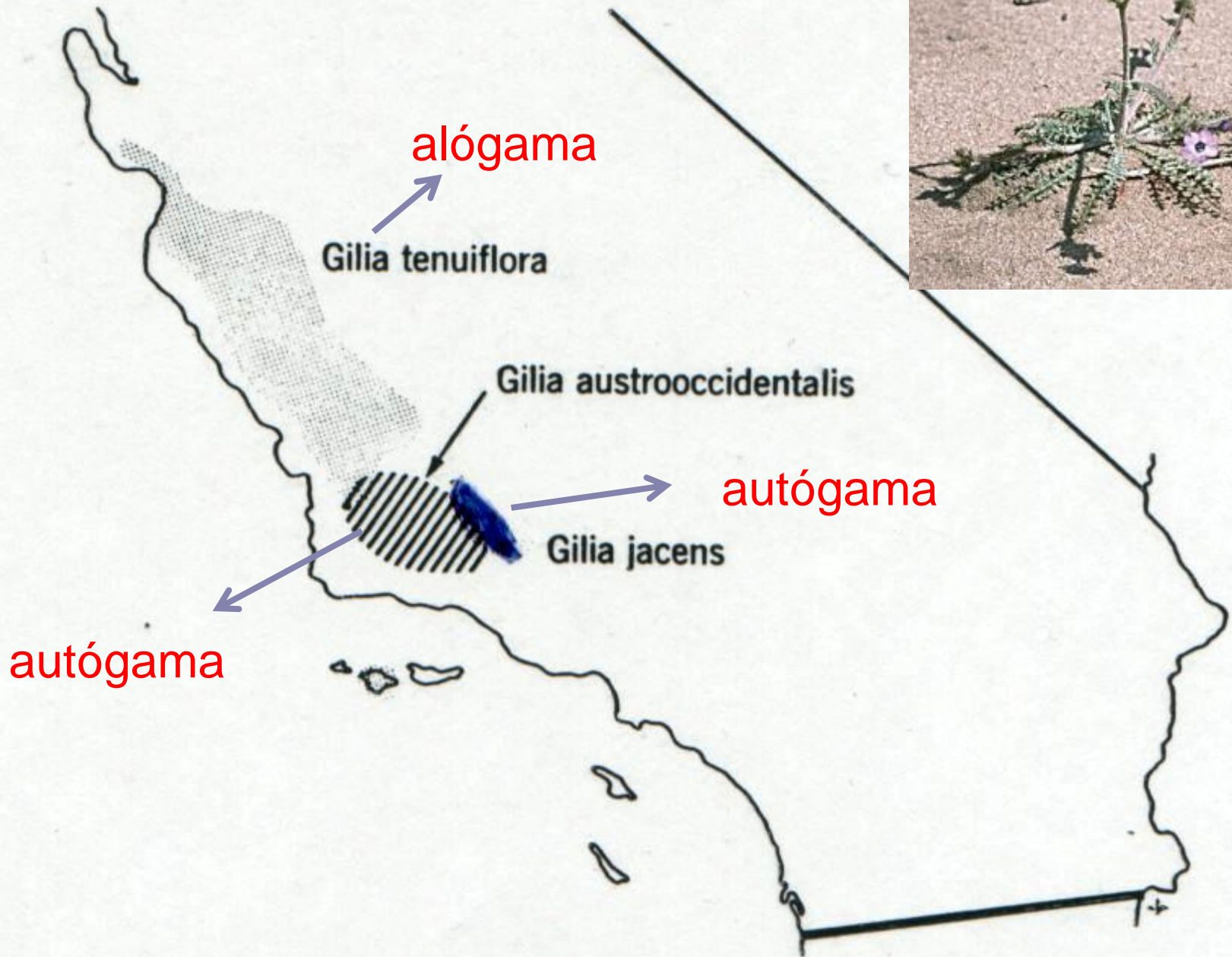
⇒ *G. tenuiflora*.

⇒ *G. austrooccidentalis* → uma população parapátrica.

⇒ *G. jacens* → distribuição menor ainda, na área marginal da *G. austrooccidentalis*.

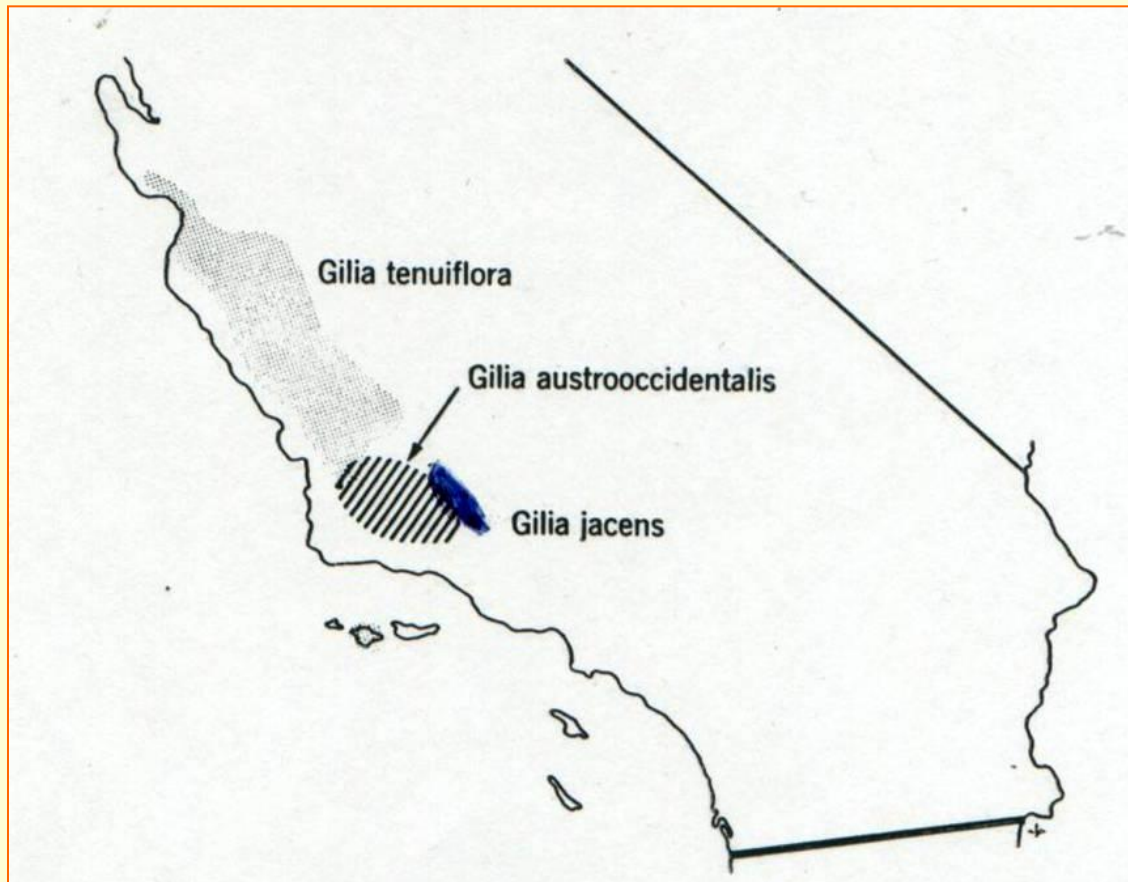


118 • DIVERGENCE OF SPECIES



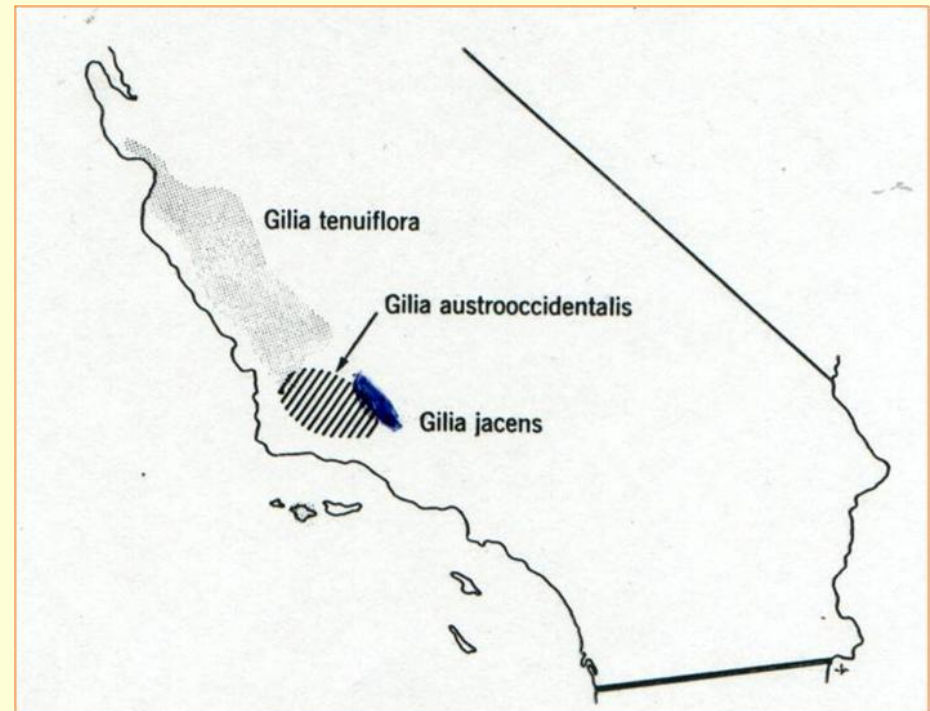
Especiação parapátrica

=> Hipótese: *G. austrooccidentalis* surgiu na área marginal da *G. tenuiflora* → mutação → autogamia → isolamento automático desta população → diferenciação

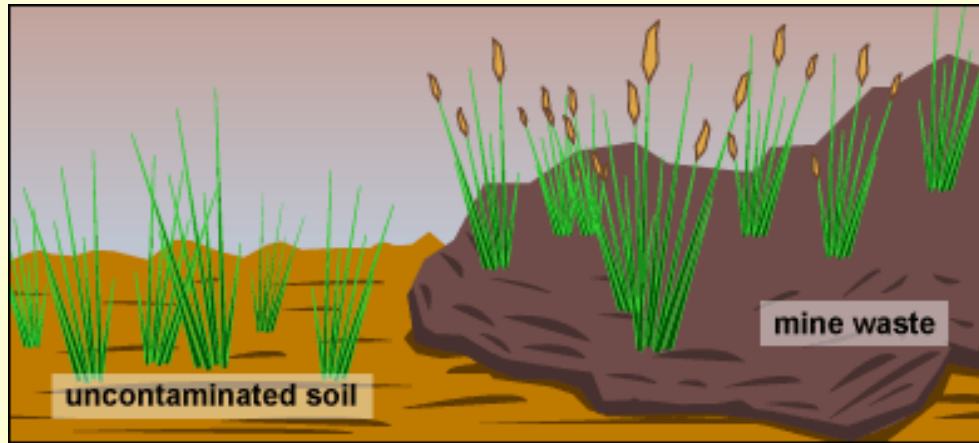


Especiação parapátrica

- => *G. jacens* → suporta maior estresse, seguida da *G. austrooccidentalis* e da *G. tenuiflora*.
- => Modificação genética afetando não só o sistema reprodutivo mas a capacidade de adaptação a condições de seca.
- => As 2 novas espécies ocuparam determinado território que não era ocupado por *G. tenuiflora*.



Especiação parapátrica

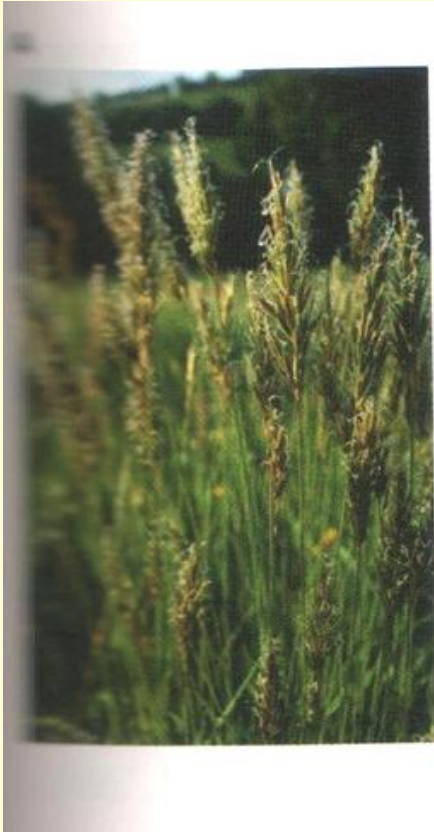


Plantas de *Anthoxanthum odoratum* adaptadas a solos de mina (contaminados) com distribuição contínua a plantas adaptadas a solos não contaminados.

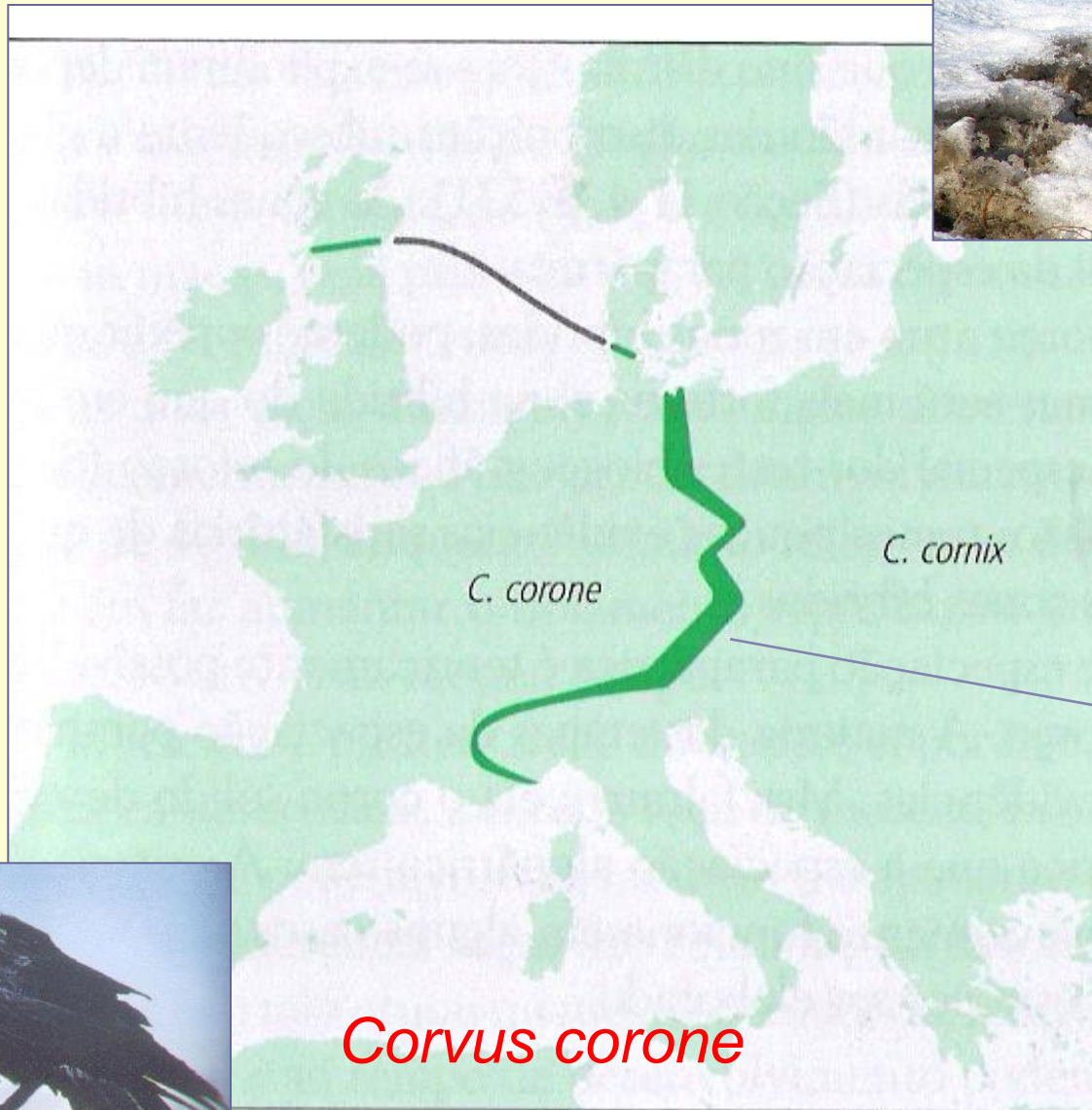
Fluxo gênico é diminuído em função da alteração da época de florescimento entre ambas as populações.

Isolamento reprodutivo temporal e ecológico

Especiação parapátrica



Especiaçãoção Parapátrica



Corvus cornix

zona
híbrida

Corvus corone





Especiação Parapátrica

Zona híbrida: uma região em que ocorrem intercruzamentos entre populações divergentes e na qual as proles híbridas são frequentes.


Podem ser produzidas quando ocorre **contato secundário** entre espécies que divergiram em alopatria.

Zona híbrida -> pode ser uma **zona de tensão** -> quando os híbridos entre as duas formas são seletivamente desvantajosos.

Ex: AA e aa -> vantajosos
Aa -> desvantajoso

Reforço!!


Especiação -> fim da zona híbrida





Reforço (reinforcement)

Evolução do isolamento reprodutivo:

- 1) Ele evolui quando a seleção natural favorece mudanças genéticas diferentes em populações que estão evoluindo separadamente.
 - 2) A seleção natural atua diretamente para aumentar o isolamento entre duas populações -> **reforço**.
- 

Reforço (reinforcement)

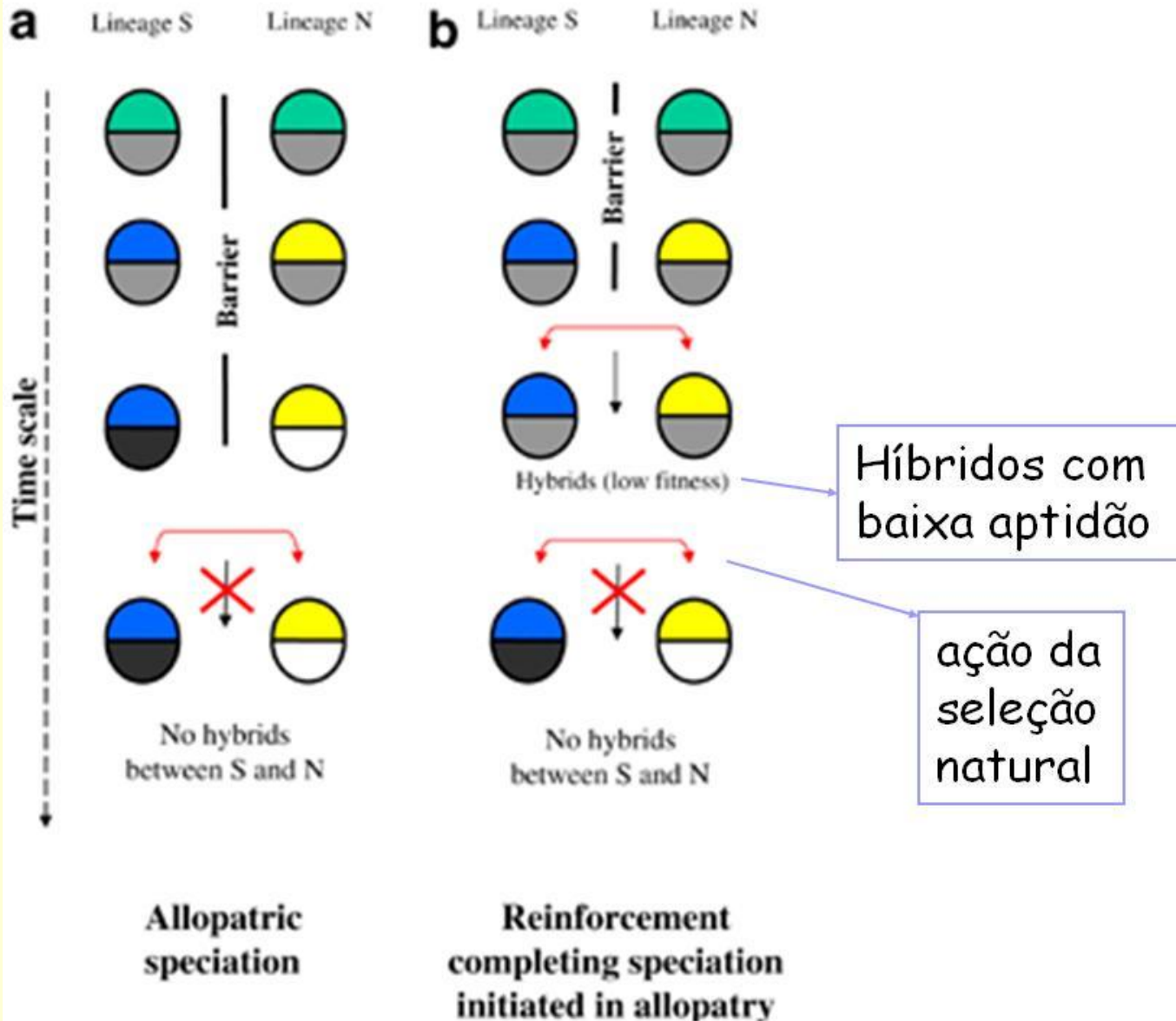


Tabela 16.3 Conseqüências do contato secundário e da hibridização

Quando as populações hibridizam, depois de terem divergido em alopatria, diversos resultados são possíveis. O tipo de zona híbrida formada e o eventual resultado dependem da adaptabilidade relativa dos indivíduos híbridos.

Adaptabilidade dos híbridos	Zona híbrida	Eventual resultado
Menor do que a das formas parentais	Relativamente estreita e de curta duração	Reforço (aumenta a diferenciação entre populações parentais)
Igual à das formas parentais	Relativamente larga e de longa duração	As populações parentais coalescem (a diferenciação entre as populações parentais diminui)
Maior do que a das formas parentais	Depende de a vantagem adaptativa ocorrer no ecótono ou no novo hábitat	Zona híbrida estável ou formação de uma nova espécie

Fig. 14.14

Adaptabilidade dos híbridos	Zona híbrida	Eventual resultado
Menor do que a das formas parentais	Relativamente estreita e de curta duração	Reforço (aumenta a diferenciação entre populações parentais)
Igual à das formas parentais	Relativamente larga e de longa duração	As populações parentais coalescem (a diferenciação entre as populações parentais diminui)
Maior do que a das formas parentais	Depende de a vantagem adaptativa ocorrer no ecótono ou no novo hábitat	Zona híbrida estável ou formação de uma nova espécie

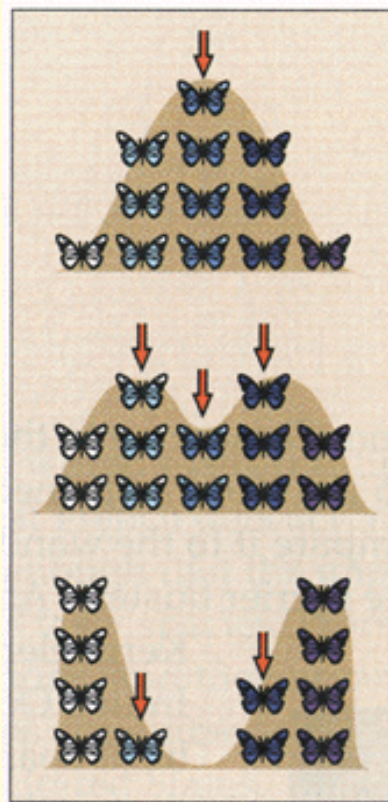
Híbridos menos adaptados -> o futuro da zona híbrida depende da força de seleção contra eles. Seleção intensa com reforço -> zona híbrida estreita e de vida curta. Seleção fraca -> zona híbrida maior e de vida longa. **Equilíbrio entre migração e seleção.**

Híbridos igualmente adaptados -> zona híbrida ampla. Híbridos encontrados com grande frequência no centro da zona híbrida e com menos freq. em direção às bordas. A zona híbrida será mais ampla quanto mais longe os indivíduos se deslocam e quanto maior o tempo de contato.

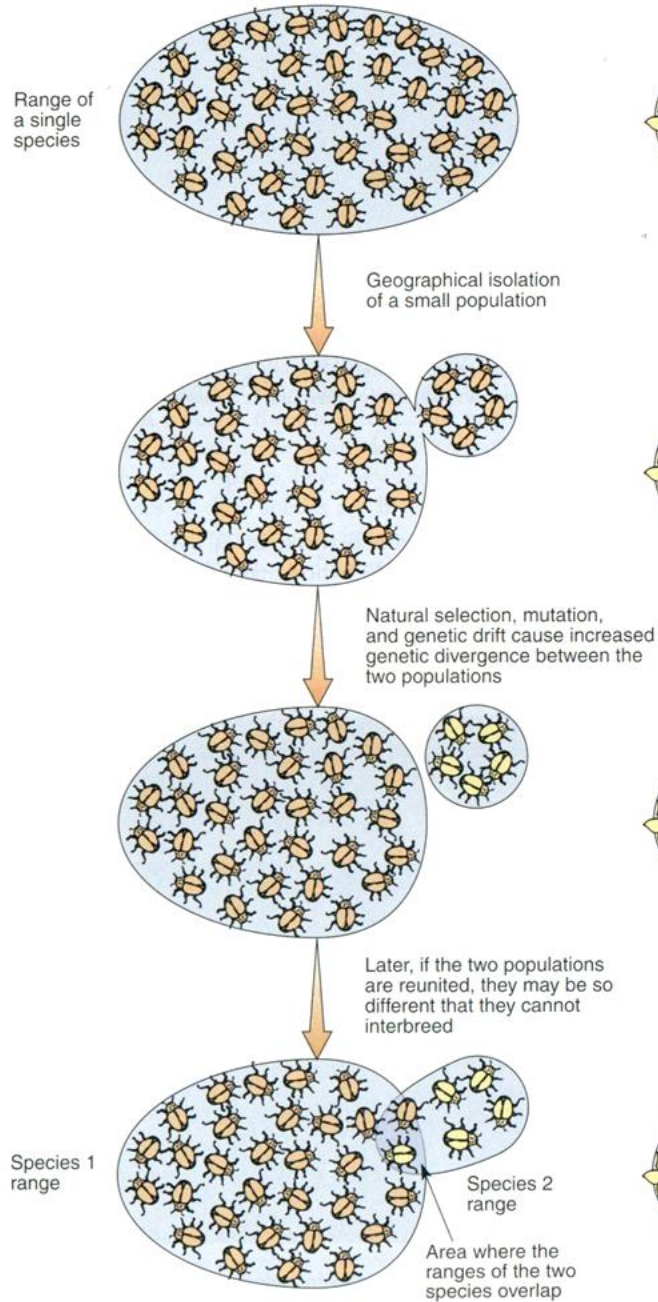
Híbridos mais bem adaptados que os não-híbridos -> futuro da zona depende da extensão dos ambientes nas quais os híbridos têm vantagem. Se os híbridos têm maior aptidão em ambientes diferentes das esp. Parentais -> formação de nova espécie no novo hábitat.

Especiação simpátrica

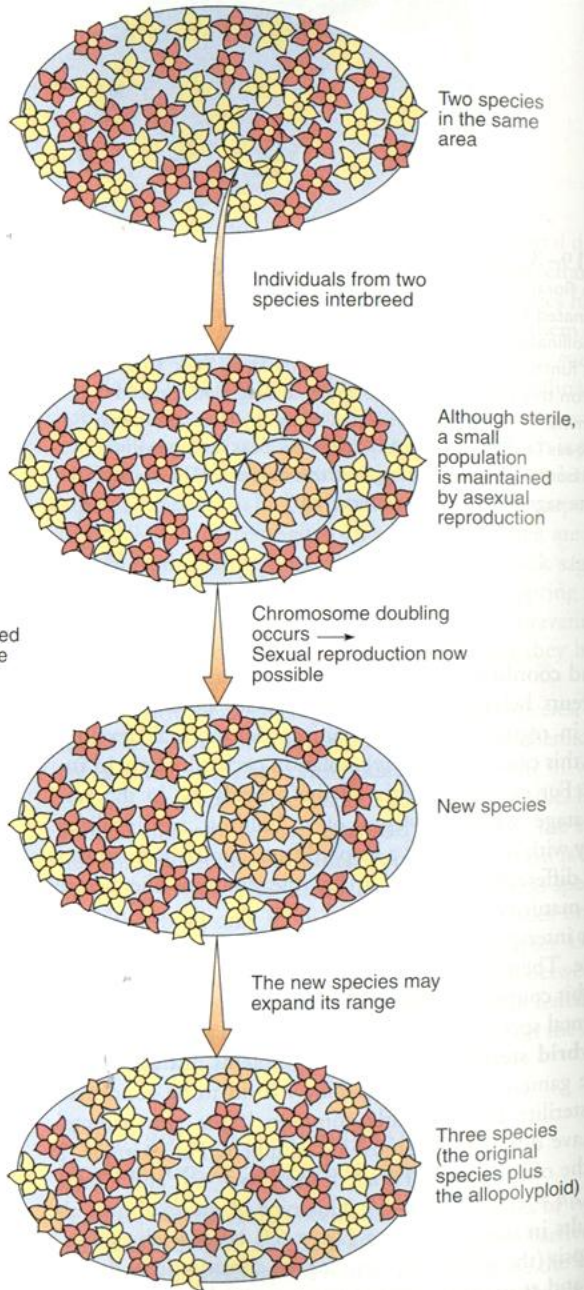
=> Um processo de especiação que ocorre dentro dos limites espaciais de uma população de reprodução cruzada, resultado de seleção disruptiva.



(a) Allopatric speciation



(b) Sympatric speciation (in plants)



Especiação simpátrica

⇒ Exemplo: Mosca das frutas (*Rhagoletis pomonella*), que ataca os pilriteiros (*Crataegus marshallii*) em Nova York.



Rhagoletis pomonella



Crataegus marshallii



Especiação simpátrica

=> As moscas depositam seus ovos nos frutos do pilriteiro, e suas larvas se alimentam do fruto.



=> Em 1864 -> observadas essas moscas em macieiras, após sua introdução nesta área.



Especiação simpátrica

- => Formação de 2 raças: a que deposita os ovos no pilriteiro e aquela que o faz na macieira.
- => Preferência das fêmeas por depositar os ovos no mesmo fruto de onde vieram
- => Preferência dos machos que vieram de maçã em copular com fêmeas nos frutos da maçã, e vice-versa.





=> Formam-se assim duas raças geneticamente diferentes.

=> Cerca de 140 gerações de idade.

É suficiente para formação de uma nova espécie??

Foram observados:

-> Diferentes padrões isoenzimáticos -> diferenças genéticas

-> Tempo de desenvolvimento: em maçãs = 40 dias
em pilrito = 5 a 60 dias

-> Os adultos das duas raças não estão ativos ao mesmo tempo -> isolamento reprodutivo temporal

→ Formação de duas espécies incipientes -> estão em isolamento amplo, apesar de incompleto.



Tabela 16.1 Especiação por seleção natural

Estudos recentes em populações que estão divergindo devido a diferenças de habitats ou de uso de recursos.

Espécies	Tipo de divergência em curso	Citação
Moscas das flores de corniso	Plantas hospedeiras diferentes	Dambrowski et al. 2005. <i>Evolution</i> 59: 1953–1964.
Broca europeia do milho	Plantas hospedeiras diferentes	Malausa et al. 2005. <i>Science</i> 308: 258–260.
Membracídeos	Plantas hospedeiras diferentes	Rodríguez et al. 2004. <i>Evolution</i> 58: 571–578.
Besouros de sementes	Plantas hospedeiras diferentes	Messina. 2004. <i>Evolution</i> 58: 2788–2797.
Besouros de folhas	Plantas hospedeiras diferentes	Funk, D. J. 1998. <i>Evolution</i> 52: 1744–1759.
Mariposa dos brotos do lariço	Plantas hospedeiras diferentes	Emelianov et al. 2004. <i>Proceedings of the Royal Society of London B</i> 271: 97–105.
Afídeos de leguminosas	Plantas hospedeiras diferentes	Via, S. 1999. <i>Evolution</i> 53: 1446–1457.
Lagarta dos cereais	Plantas hospedeiras diferentes	Pashley, D. P. 1988. <i>Evolution</i> 42: 93–102.
Cascudos do saboeiro	Plantas hospedeiras diferentes	Carroll, S., et al. 1997. <i>Evolution</i> 51: 1182–1188.
Galhadores da virgáurea	Plantas hospedeiras diferentes	Abrahamson, W. G. et al. 2001. <i>American Zoologist</i> 41: 928–938.
Larvas das moscas do vacínio (= mirtilo) e da maçã	Plantas hospedeiras diferentes	Feder, J. L. et al. 1989. <i>Entomological Experiments and Applications</i> 51: 113–123.
Bicho-pau (insetos)	Plantas hospedeiras diferentes	Nosil, P. et al. 2002. <i>Nature</i> 417: 440–443.
Hesperiídeos (borboletas)	Plantas hospedeiras diferentes	Hebert et al. 2004. <i>Proceedings of the National Academy of Sciences USA</i> 101: 14812–14817.
Truta branca dos lagos	Populações de indivíduos anões ou de tamanho normal	Lu, G. and L. Bernatchez. 1999. <i>Evolution</i> 53: 1491–1505.
Esgana-gatas de três ferrões (peixes de água doce)	Formas bênticas (de fundo) e formas limnéticas (de águas abertas)	Rundle, H. D. et al. 2000. <i>Science</i> 287: 306–308.




Especiação simpátrica por seleção sexual

Ex: *Drosophilas havaianas*

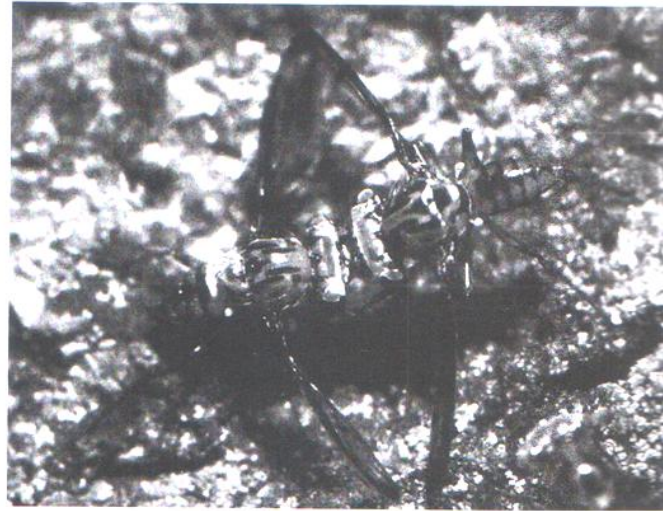
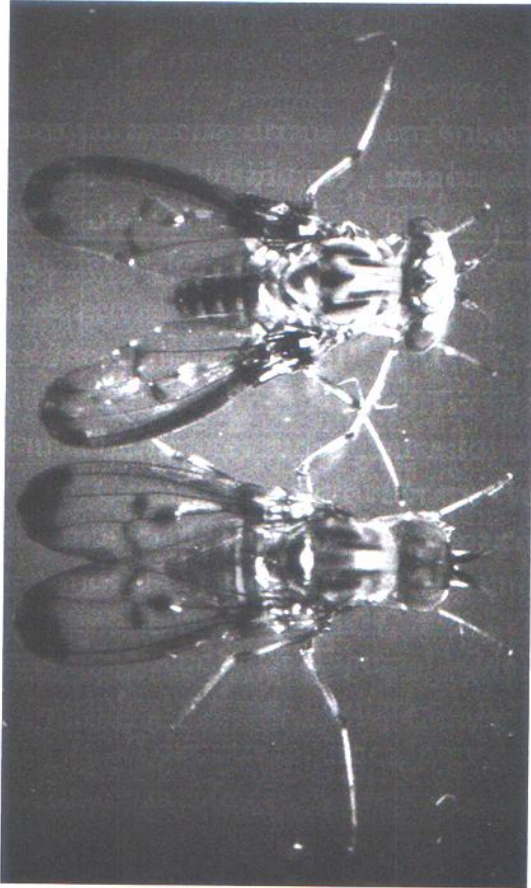
- > moscas fazem a corte e copulam em agrupamentos chamados 'leks'
- > os machos lutam por pequenos territórios de exibição e dançam ou cantam para as fêmeas, que visitam o 'lek' para escolher parceiros

Drosophila heteroneura -> cabeças largas, forma de martelo.

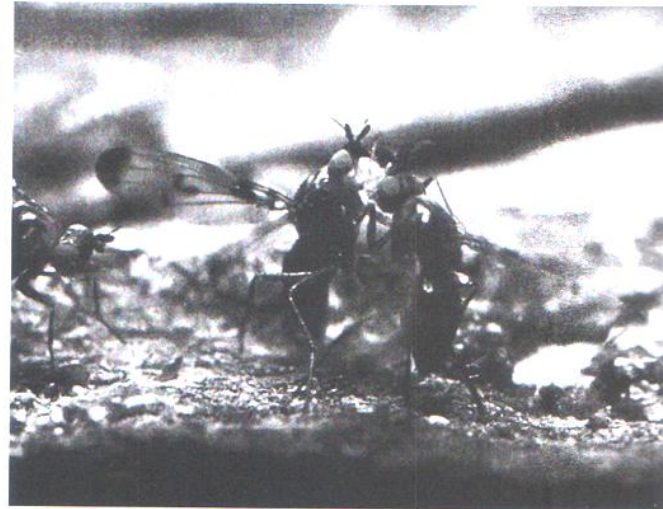
Drosophila silvestris -> não tem cabeças largas, e ao invés de dar cabeçadas, lutam no 'lek' em pé e engalfinhando-se.



(a) *Drosophila heteroneura*




(b) *Drosophila silvestris*

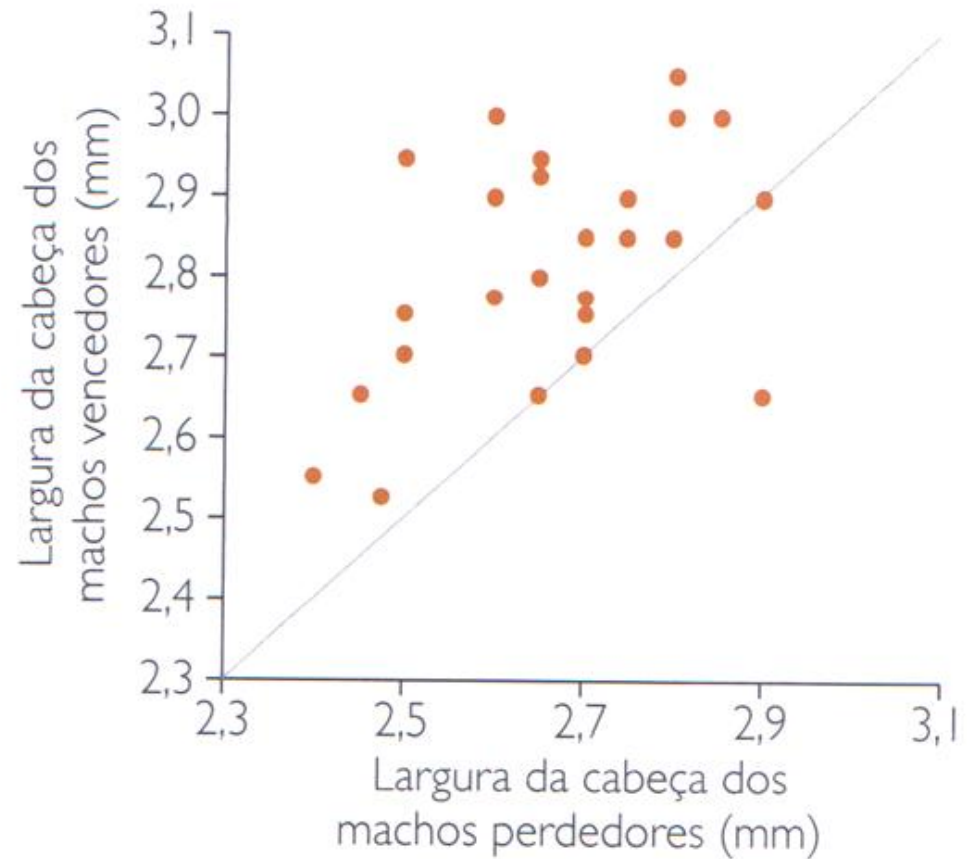
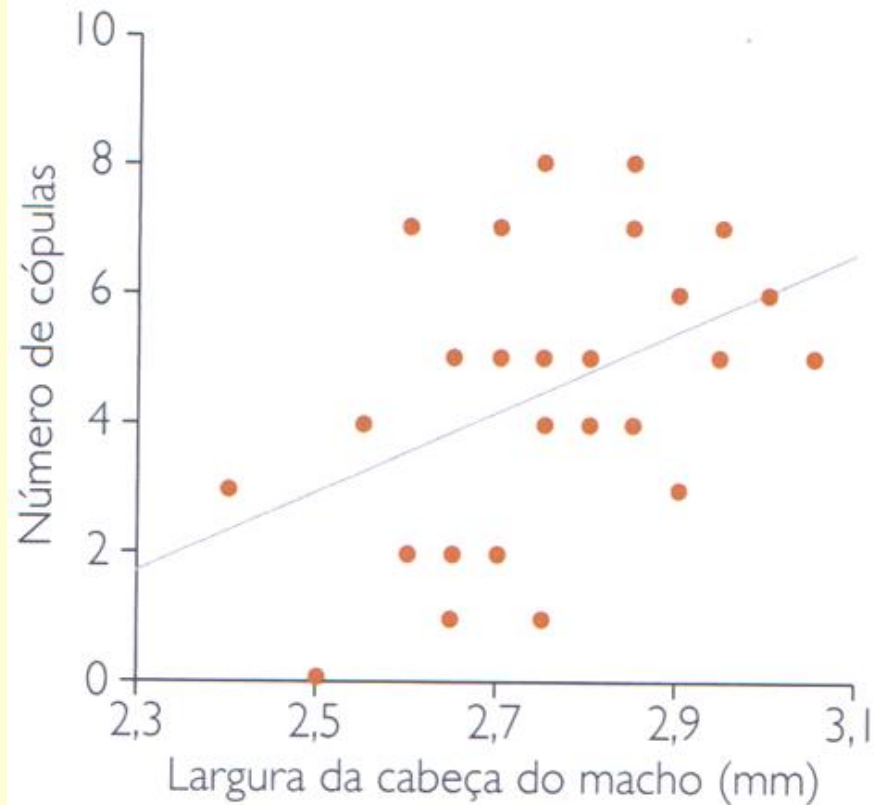


A diferenciação entre as populações seria com base nas estratégias e no armamento empregado nos combates entre machos e na escolha pela fêmea.



Hipóteses para um evento de especiação:

- No ancestral de *D. silvestris* e *D. heteroneura*, os machos tinham cabeça normal, cortejavam pondo-se em pé. As fêmeas escolhiam os mais bem sucedidos em combate;
 - Ocorreu uma mutação em uma pop. isolada -> machos com novo comportamento: dar cabeçadas;
 - Machos mutantes mais eficientes -> sucesso reprodutivo;
 - Mutação foi fixada -> mutações adicionais levaram a um aperfeiçoamento da característica
 - Levou ao surgimento de outra espécie.
- 




Evidências da seleção sexual quanto à largura das cabeças em *Drosophila heteroneura*

Tabela 16.2 Especiação por seleção sexual

Estudos recentes em populações que estão divergindo devido a diferenças no modo como as fêmeas escolhem os parceiros, como os machos atraem as fêmeas ou como os machos competem pelas fêmeas.


Espécie	Característica sob seleção	Citação
Grilos havaianos	Canto de cortejo do macho	Shaw, K. L., and E. Lugo. 2001. <i>Molecular Ecology</i> 10: 751–759.
Grilos do campo	Canto de cortejo do macho	Gray, D. A., and W. H. Cade. 2000. <i>Proceedings of the National Academy of Sciences USA</i> 97: 14449–14454.
Grilos do solo	Canto de cortejo do macho	Mousseau, T. A., and D. J. Howard. 1998. <i>Evolution</i> 52: 1104–1110.
Borboletas <i>Heliconius</i>	Padrão de asas e coloração	Jiggins, C. D. et al. 2001. <i>Nature</i> 411: 302–305.
Moscas sepsídeas	Genitália do macho	Eberhard, W. G. 2001. <i>Evolution</i> 55: 93–102.
Membracídeos	Vibrações de cortejo do macho	Rodríguez, R. L. et al. 2004. <i>Evolution</i> 58: 571–578.
Esgana-gatas de três ferrões	Tamanho corporal	McKinnon, J. S. et al. 2004. <i>Nature</i> 429: 294–298.
Ciclídeos do Lago Victoria	Coloração do macho	Haesler, M. P. and O. Seehausen. 2005. <i>Proceedings of the Royal Society of London B</i> 272: 237–245.
Ciclídeos do Lago Malawi	Coloração do macho	Knight, M. E. and G. F Turner. 2004. <i>Proceedings of the Royal Society of London B</i> 271: 675–680.
Pássaros-de-latada	Ornamentos de cortejo do macho	Uy, J. A. C., and G. Borgia. 2000. <i>Evolution</i> 54: 273–278.




Espeiação -> ação da seleção natural e da
seleção sexual

<https://www.youtube.com/watch?v=8yvEDqrc3XE>





Especiação de ciclídeos no lago Vitória

- => Processo rápido de especiação simpátrica no Lago Vitória, na África, de cerca de 500 espécies endêmicas -> evoluíram em um tempo relativamente curto, 12.400 anos.
 - => Este lago secou completamente durante o Pleistoceno (cerca de 12.400 anos atrás), quando a maior parte do norte da África estava seca.
 - => Essas espécies teriam evoluído quando o clima se tornou mais úmido e o lago Vitória voltou a ter água.
- 



© eTravelPhotos.com



© eTravelPhotos.com

Cichlid Diversity

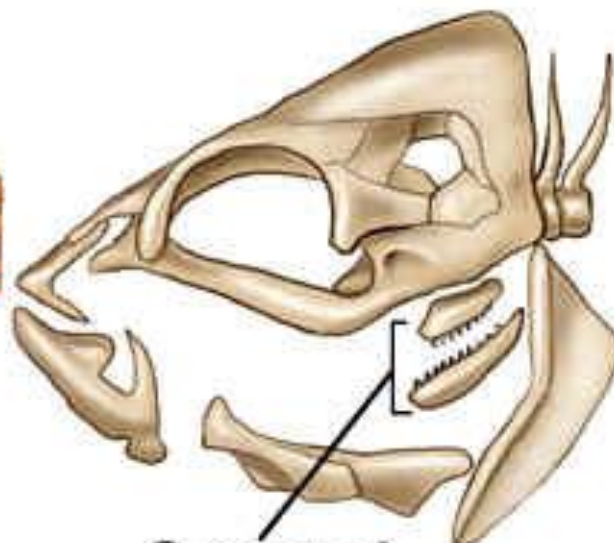
Fish eater



Zooplankton eater



Snail eater



Second set of jaws



Leaf eater



Algae scraper



Insect eater





Especiação por hibridação

⇒ A especiação por hibridação → hibridação ocorre entre indivíduos que pertençam a complexos gênicos adaptativos diferentes.

Ex: A → adaptado a seca
B → adaptado a condições de alta umidade.

⇒ Se eles se cruzarem, teremos a hibridação, porque pertencem a complexos gênicos adaptativos diferentes.

⇒ Podem ser duas espécies diferentes.



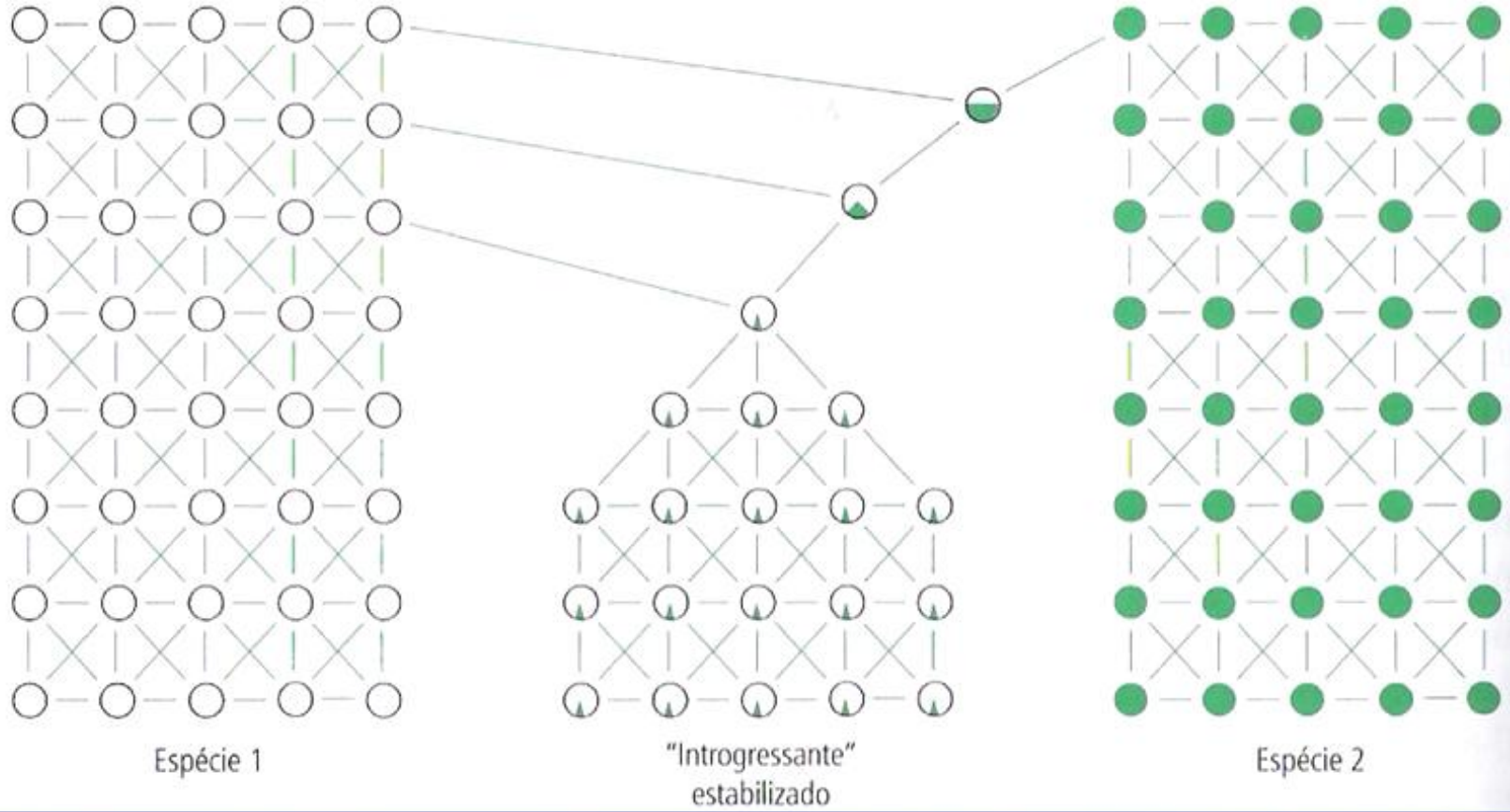


Especiação por hibridação

=> Para que ocorra a especiação entre indivíduos de complexos gênicos diferentes, há 3 condições:


- 1) que os híbridos sejam isolados reprodutivamente dos pais, pois se isto não ocorrer teremos o fenômeno da *introgressão*, formando populações altamente heterogêneas, chamadas de *enxame de híbridos*.
 - 2) que haja a estabilização das progênes híbridas -> se esses híbridos continuarem segregando não poderemos estabelecer um híbrido.
 - 3) que haja a restauração da fertilidade, já que é comum a alta esterilidade entre esses híbridos.
-

Mark Ridley



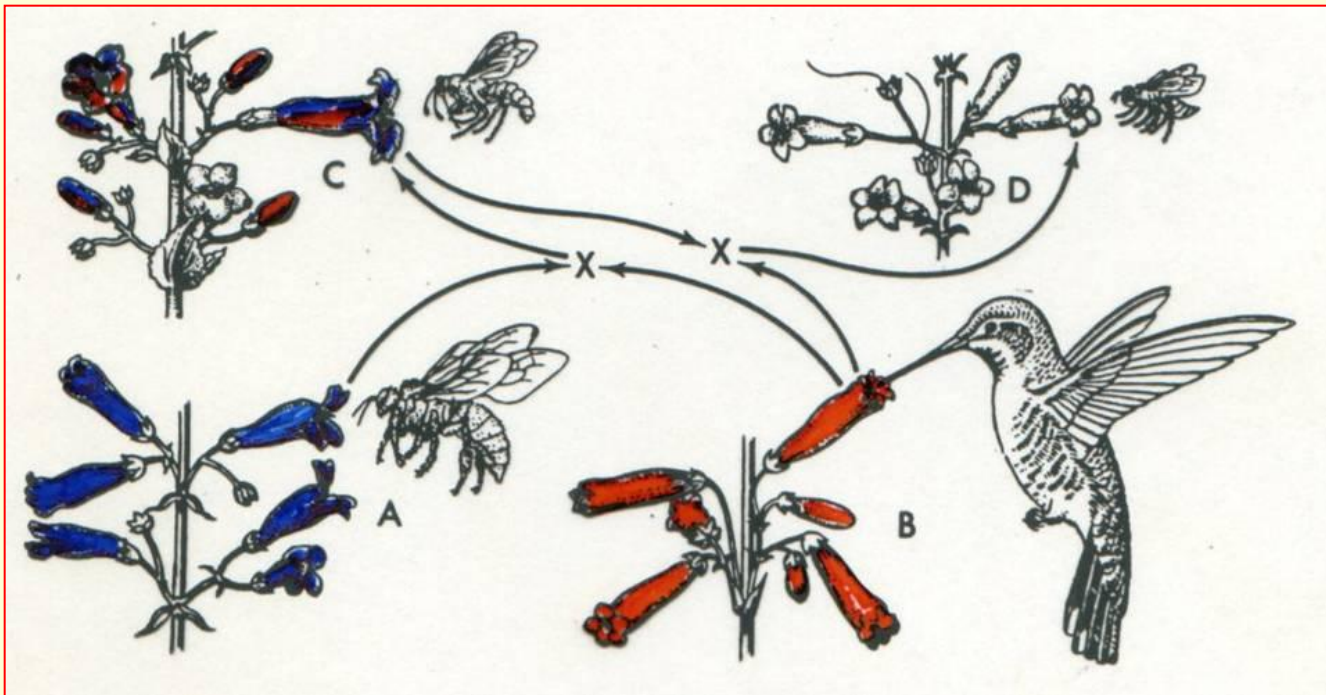


Especiação por hibridação

- => As barreiras de isolamento podem ser de diversos tipos
-> barreiras ecológicas, mecânicas, etológicas, etc.
 - => Exemplo clássico com o gênero *Pentstemon*.
 - => Este gênero ocorre na Califórnia, com as espécies:
P. centranthifolius, *P. grinnellii*, *P. spectabilis* e
P. clevelandii.
 - => São espécies diplóides, com nenhuma diferenciação cromossômica, todas $2n = 16$.
- 

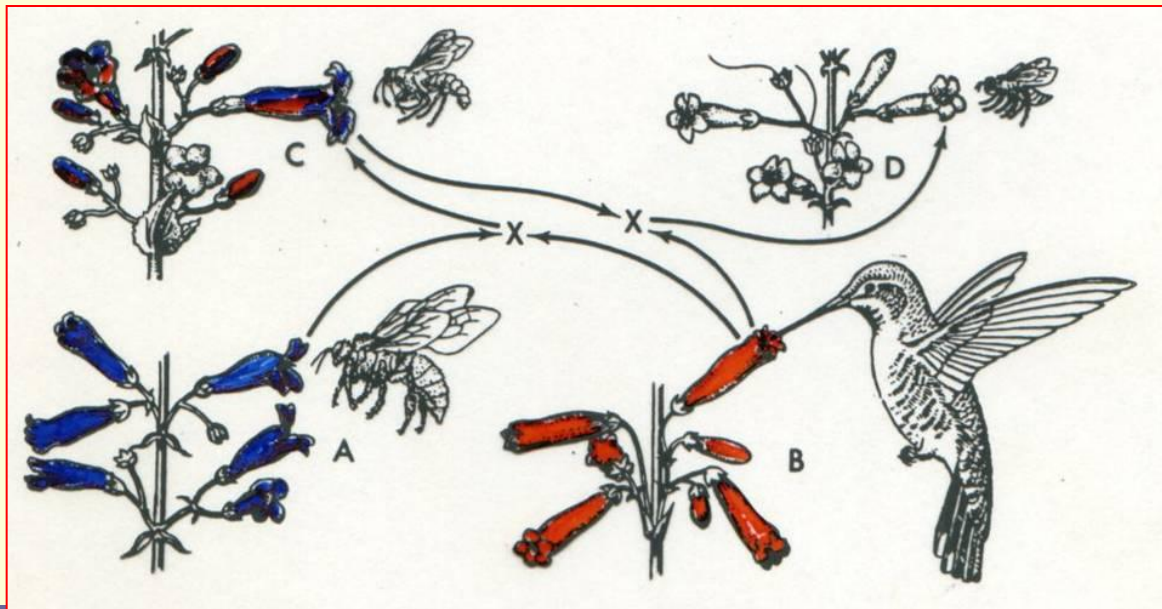
Especiação por hibridação

- => *P. grinnellii* (A) ocorre nas montanhas e é polinizada por abelhas grandes do gênero *Xylocopa*.
- => *P. centranthifolius* (B) ocorre em áreas baixas e é polinizada por beija-flor.



Especiação por hibridação

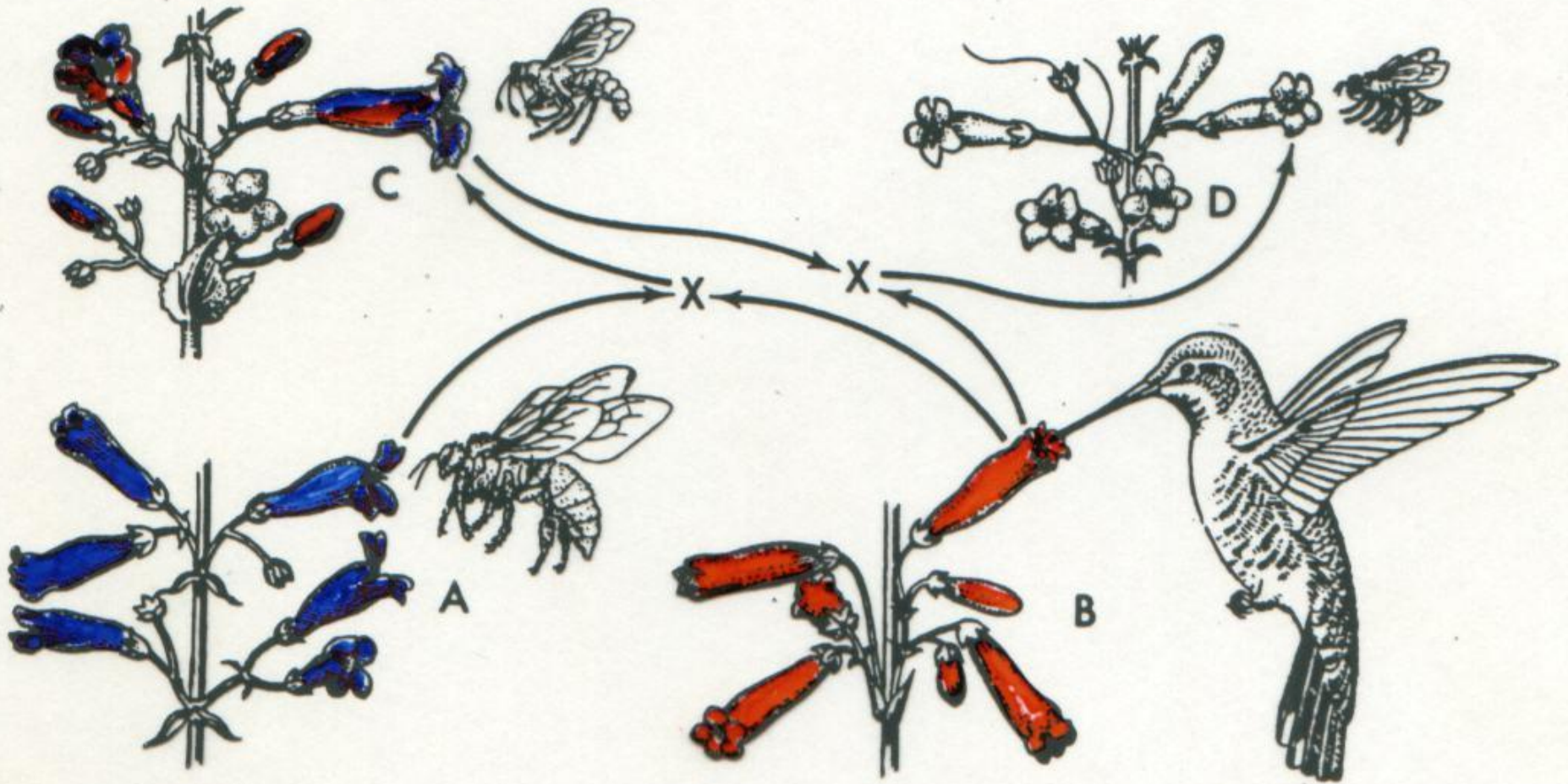
- => São duas espécies separadas por habitat, por agente polinizador, e também por barreiras mecânicas, pelo tipo diferente de flor.
- => Existem duas outras espécies derivadas dessas e uma delas é a *P. spectabilis* (C) -> polinizada por vespas solitárias -> cruzamento entre A e B.



Especiaçãoção por hibridação

P. spectabilis

P. clevelandii



P. grinnellii

P. escarlate (*P. centranthifolius*)



P. spectabilis
wasp-pollinated
(lavender, inflated)
subsection *Spectabiles*



P. clevelandii
bee-and hummingbird-pollinated
(magenta, semi-inflated)
subsection *Spectabiles*



P. grinnellii
carpenter-bee pollinated
(pink, inflated)
subsection *Spectabiles*



P. centranthifolius
hummingbird-pollinated
(red, tubular)
subsection *Centranthifolii*






Especiaçãoção por hibridação

=> Exemplo: gênero *Iris*.

=> *Iris fulva* (cor laranja) e *I. hexagona* (cor violeta) e *I. brevicaulis* (cor violeta mas porte mais alto, habitando ambientes mais secos)

=> Deram origem à *I. nelsonii* (mostra similaridades a *I. fulva* e *I. hexagona*, e tem genes de *I. brevicaulis*).

=> Neste caso, sabe-se que ocorreram repetidos retrocruzamentos com *I. fulva* -> Sua sobrevivência como espécie distinta se deve a diferenças ecológicas, de habitat -> áreas intermediárias entre as parentais.



Iris hexagona

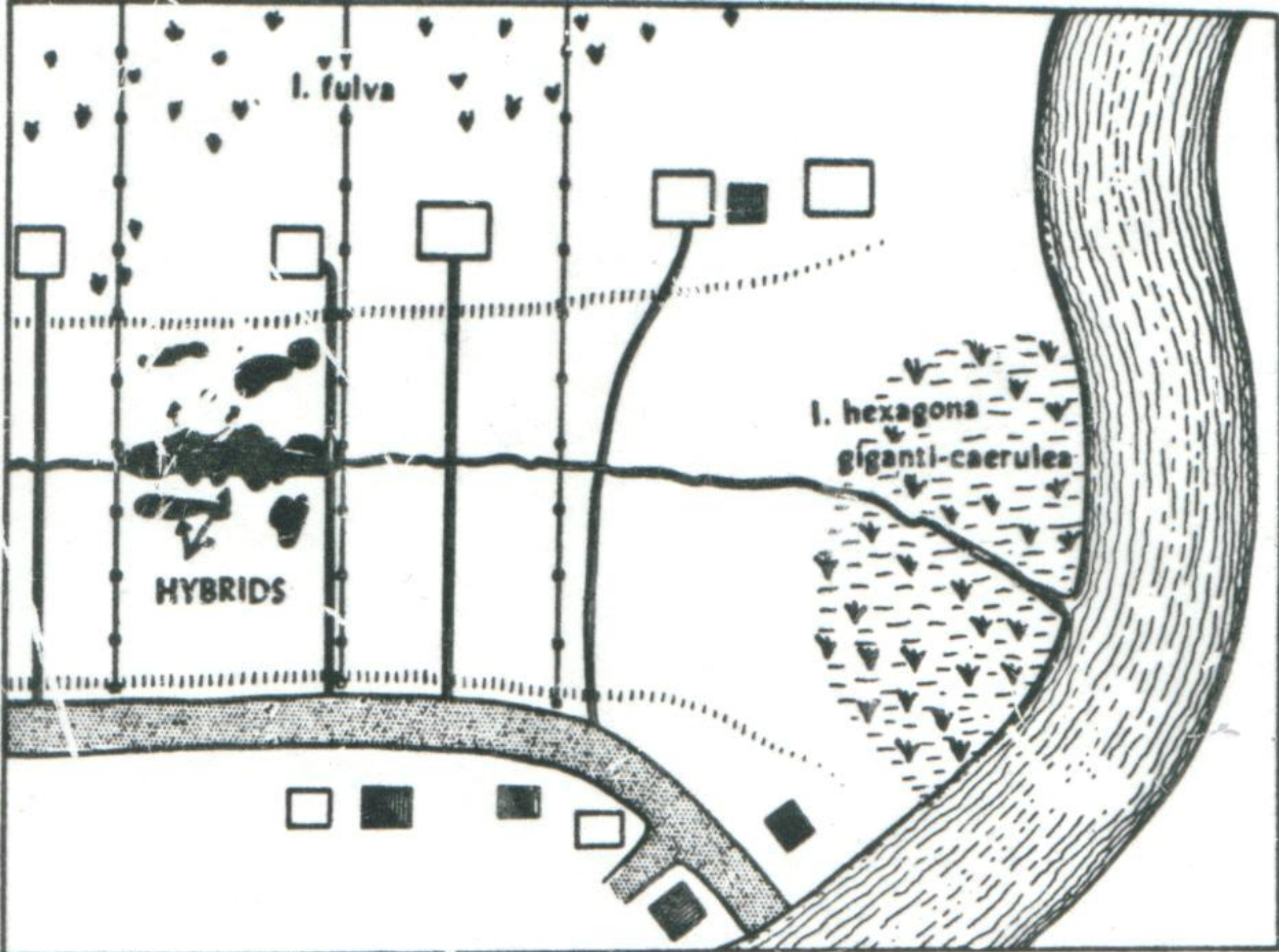


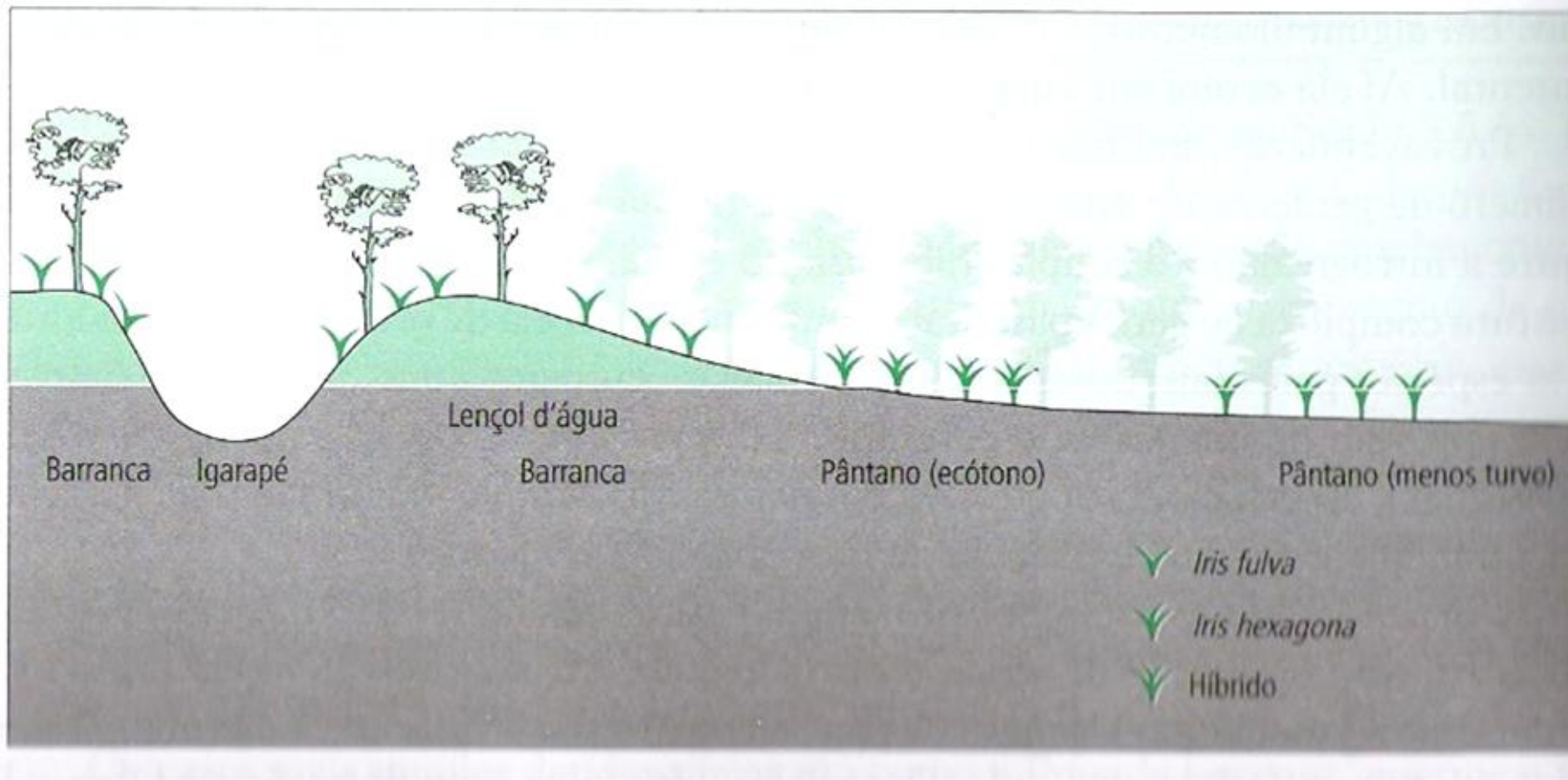
Iris brevicaulis

Iris fulva



Iris nelsonii

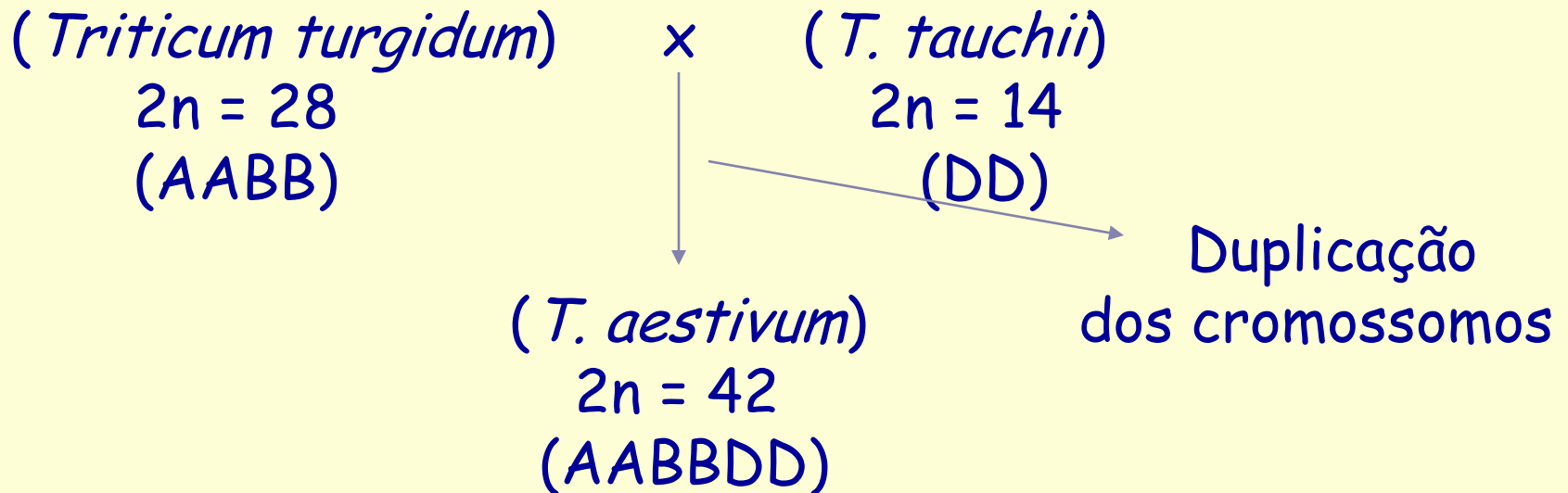


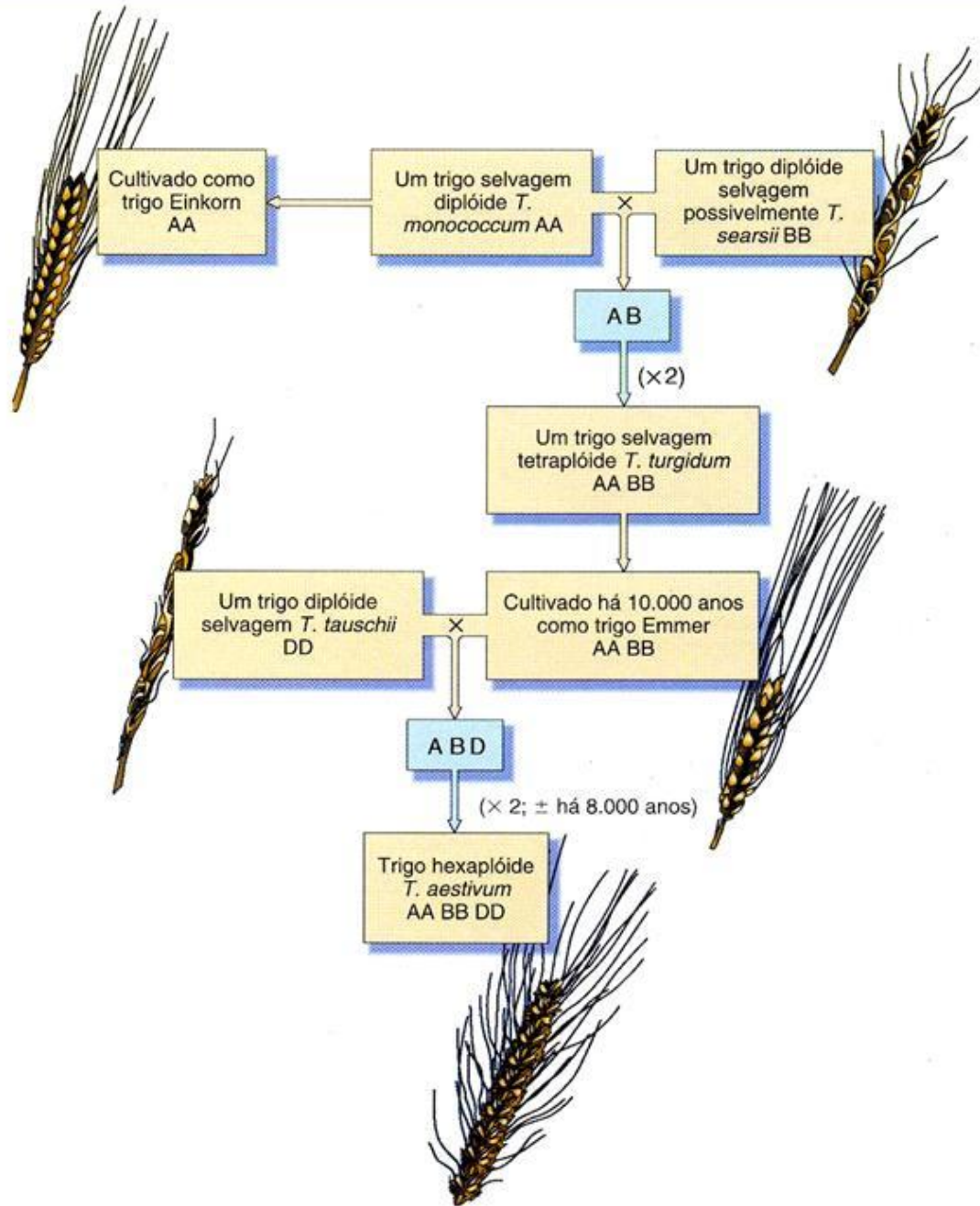


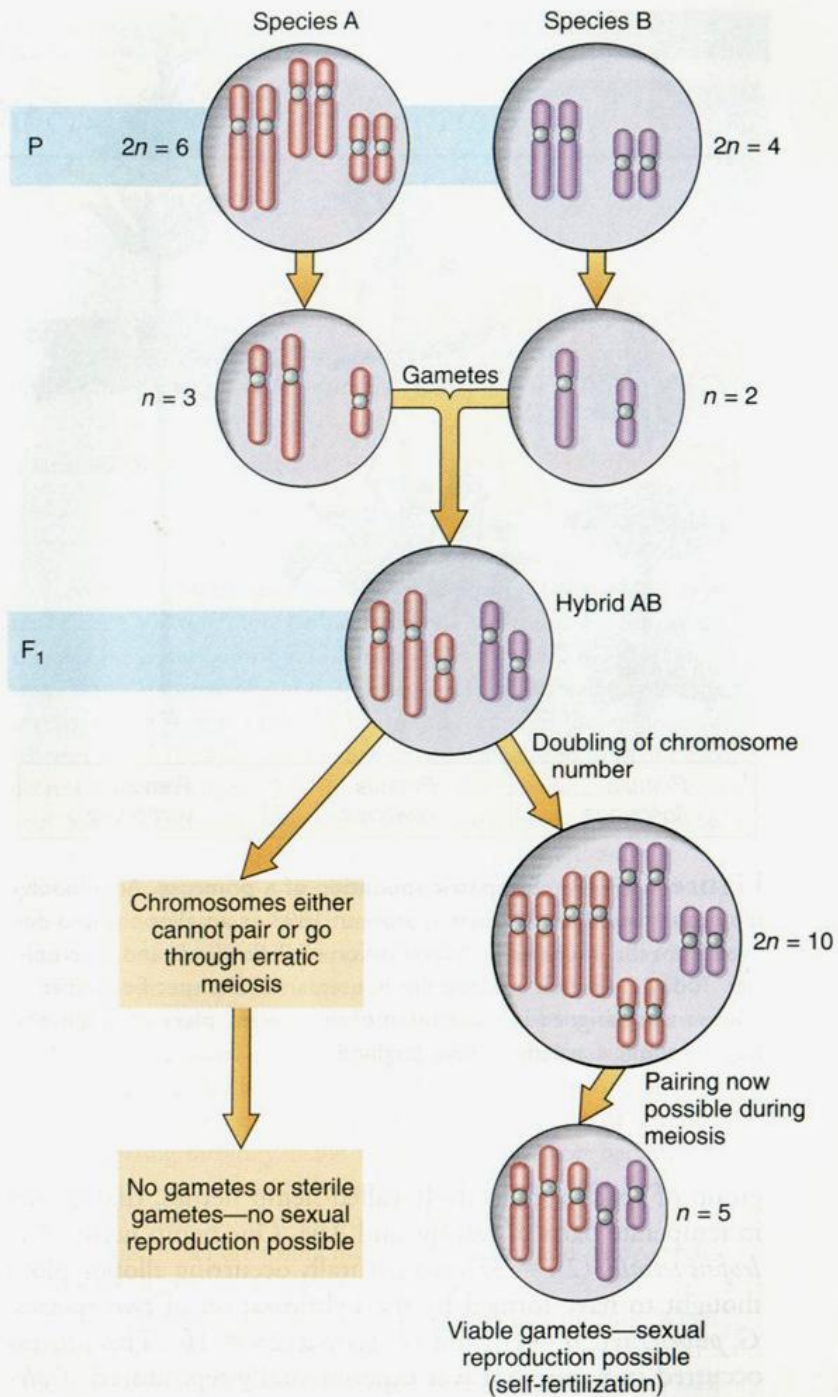
Especiação por poliploidia

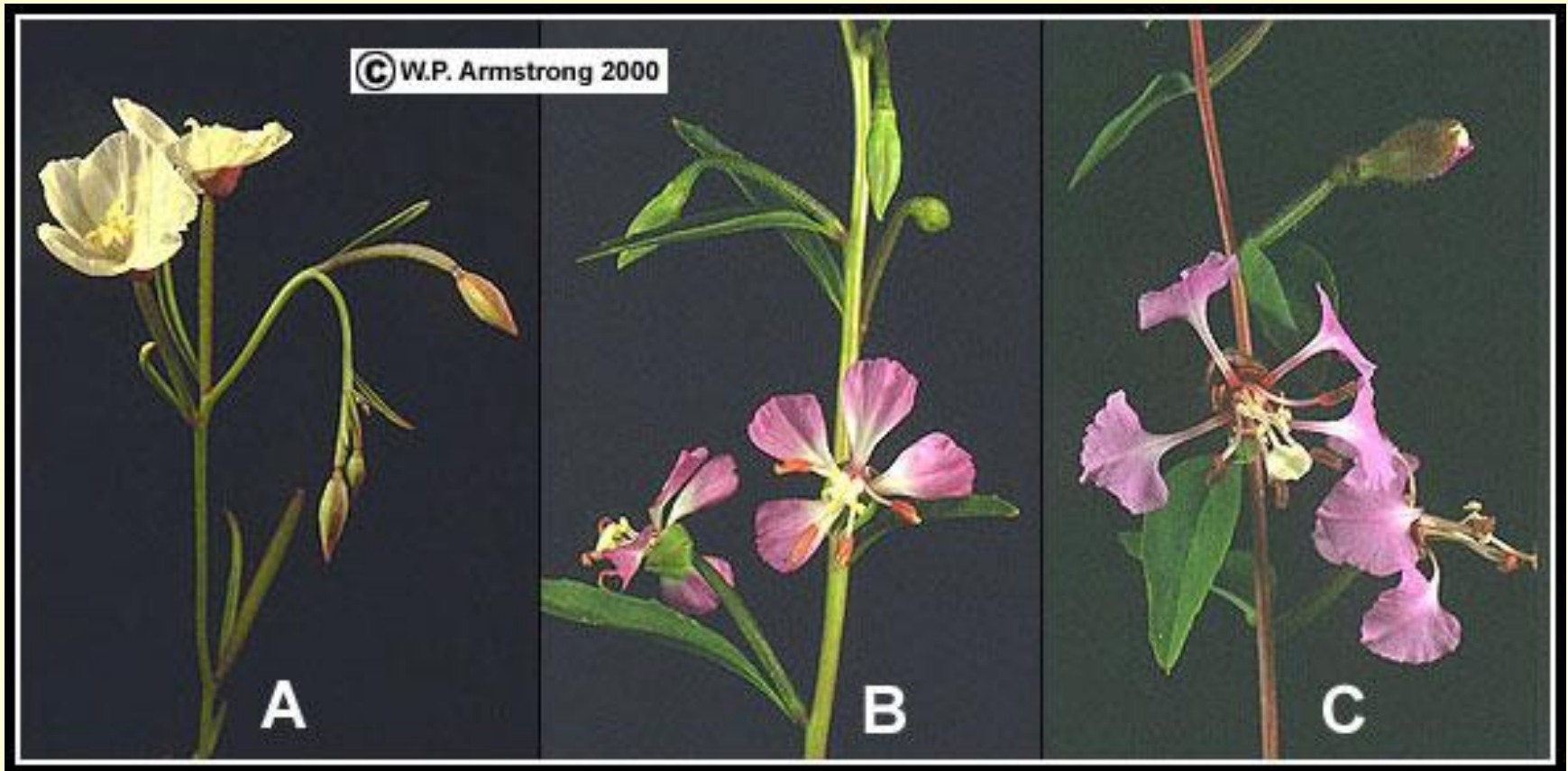
=> É também um processo de especiação simpátrica, obtido por **poliploidia**. Quando este é seguido de **hibridização**, é conhecido como **alopoliploidia**.

=> Exemplo: trigo










A. Willow-Herb Clarkia (*Clarkia epilobioides*) ($2n = 18$)

B. Delicate Clarkia (*C. delicata*) ($2n = 36$) -> híbrido

C. Elegant Clarkia (*C. unguiculata*) ($2n = 18$)



Especiaçãoção por poliploidia

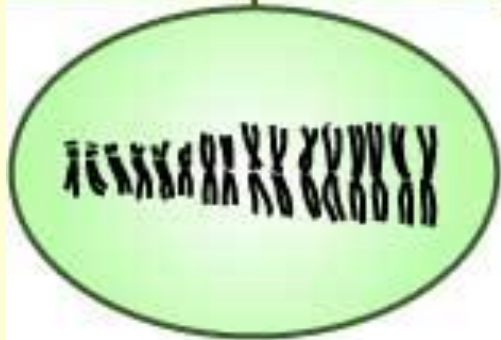
- => Exemplo: gênero *Primula*, documentado em 1898, no Royal Botanic Gardens em Kew, Inglaterra.
 - => Híbrido interespecífico de *P. floribunda* ($2n = 18$) e *P. verticillata* ($2n = 18$) -> *P. kewensis*, ($2n = 18$), mas estéril.
 - => Em 3 épocas diferentes foi observada a formação espontânea de um ramo desta planta, que era alopoliplóide, com $2n = 36$ cromossomos e fértil.
- 



alopoliplóide

<i>Primula floribunda</i>	<i>Primula kewensis</i>	<i>Primula verticillata</i>
---------------------------	-------------------------	-----------------------------

Especiação por poliploidia




Diplóide

tetraplóide

Gênero *Anemone*



Especiaçãoção por poliploidia

- => Muitas espécies de plantas superiores surgiram por poliploidia.
 - => Ex: trigo, cevada, batata, tabaco, algodão, alfafa, a maioria das gramíneas forrageiras.
 - => Já em animais é muito mais raro, e ocorre quase que exclusivamente nos organismos de reprodução assexuada => A esterilidade é alta.
- 



Referências bibliográficas:

Cap. 14 – Especiação. In: Ridley, M. *Evolução*, 3ª ed., 2006.

Cap. 16 – Mecanismos de especiação. In: Freeman, S. & Herron, J.C. *Análise Evolutiva*, 4ª ed., 2009.

