TEMA 6. Especiación. Concepto de especie. Aislamiento reproductivo. Poblaciones, razas y subespecies. Tipos y mecanismos de especiación. Poliploidía.

Concepto de especie.

Se han propuesto muchas definiciones de lo que es una especie. Hay que decir que una definición no es verdadera o falsa en sí, sino una convención que será más o menos útil en caracterizar un concepto. En un principio, las especies se idearon como unidades taxonómicas. Sin embargo, los individuos de una especie son variables y esto llevó a pensar que las especies son entidades arbitrarias impuestas a una variación continua. Mayr (1942) propuso el **concepto biológico de especie** definida como "grupo de poblaciones potencial o realmente se pueden cruzar entre sí y que están aisladamente reproductivamente de otros grupos". Esta definición, que fue aplicada de forma general, tiene no obstante algunos problemas: no se puede aplicar a organismos asexuales, se aplica a poblaciones y no a individuos, el criterio de cruzamiento (intercambio génico) puede confundir ya que en muchos casos se produce descendencia estéril o inviable. Se han propuesto otras definiciones de especie, pero la más popular es el **concepto filogenético de especie**: "un grupo de organismos que se pueden diagnosticar como diferentes de otros grupos en el que hay un patrón de descendencia común". Algunas definiciones son similares o están relacionadas con la anterior. Otras definiciones son el concepto de reconocimiento: "grupo de organismos con un método común de reconocimiento de pareja" o el concepto ecológico de especie: según este concepto, reconocemos grupos fenéticos de organismos "porque los procesos ecológicos y evolutivos que controlan la división de recursos tienden a producir estos grupos".

Mecanismos de aislamiento reproductivo.

La hibridación entre especies cercanas que viven en el mismo área se evita por mecanismos de aislamiento reproductivo. Se pueden pensar en diferentes mecanismos de aislamiento: por ejemplo las especies viven en diferentes habitats, o tienen diferentes patrones de cortejo, sus gametos no se fusionan, o la descendencia híbrida es estéril. Todos los mecanismos se pueden agrupar en dos categorías distintas: a) mecanismos prezigóticos que previenen la formación de zigotos híbridos y b) mecanismos de aislamiento postzigóticos que reducen la fertilidad de los zigotos híbridos. Una forma de aislamiento incompleto postzigótico es la llamada "regla de Haldane". Observó en que los casos de cruzamientos interespecíficos en los que entre los descendientes se da un sexo que es inviable o estéril, este es siempre el sexo heterogamético (XY en mamíferos, es decir los machos).

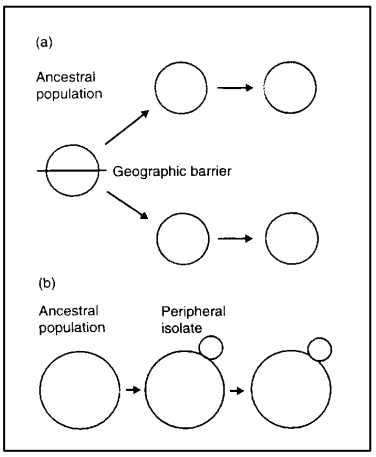

Fig. 6.1. Los dos modelos de especiación alopátrica. Por subdivisión (a) y por aislamiento de una población marginal (b).

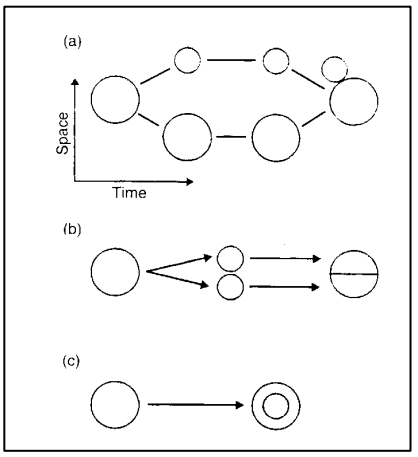

Fig. 6.2. Las tres teorías principales de especiación: a) alopátrica; b) parapátrica y c) simpátrica.

¿Cómo se forman nuevas especies?

De forma abstracta podemos pensar en una especie compuesta de individuos que se cruzan entre sí. Unos individuos portando variantes genéticas pueden diferenciarse y esto hacer que se crucen preferentemente entre ellos y finalmente se forme una barrera reproductora entre las dos poblaciones de individuos. Con el tiempo, se pueden desarrollar diferencias fenéticas, ecológicas y de comportamiento ligadas al aislamiento reproductivo. De esta forma se han formado dos especies distintas a partir de una sóla. La cuestión principal en el estudio de la especiación es el porqué y en qué circunstancias se formarán variantes genéticas que se aislan reproductoramente. ¿Es necesaria la separación geográfica entre las dos poblaciones? (especiación alopátrica), ¿se puede dar entre poblaciones contiguas? (especiación

parapátrica), ¿o se puede dar dentro del rango geográfico de la especie ancestral? (especiación simpátrica).

Las poblaciones de una especie generalmente muestran variación geográfia para algún o muchos caracteres, especialmente en variación métrica. Por ejemplo, los gorriones son más grandes en el norte que en poblaciones más al sur por razones de termoregulación, un hecho que se da en muchos organismos. Esto define clinas, o gradientes de variación continua a menudo mantenidos por selección natural. Una especie puede originar dos especies si su distribución geográfica se parte por una barrera geográfica (una cadena montañosa, un río, tectónica de placas, etc.). Si la separación geográfica es lo suficientemente grande, las dos poblaciones evolucionarán de forma independiente. Diferentes alelos se fijarán en cada población sea por deriva, por selección diferencial o ambas. Si las dos poblaciones se encuentran de nuevo en el futuro, pueden haber desarrollado mecanismos pre o postzigóticos de aislamiento. Este es el esquema básico de la **especiación alopátrica**. Cuando dos poblaciones separadas geográficamente se reencuentran el aislamiento reproductivo puede haberse completado o no. En el segundo caso, los individuos de un tipo pueden preferir cruzarse con los del mismo tipo, pero eventualmente pueden formarse híbridos a partir de cruzes entre individuos de los dos tipos. Si la eficacia biológica de los híbridos es menor que la de las formas parentales, la selección actuará aumentando el aislamento reproductor, esto se denomina "**refuerzo secundario**". En teoría, el refuerzo se puede dar primariamente (aún en ausencia de separación geográfica) si los híbridos entre dos formas tienen una eficacia reducida o si la selección favorece una preferencia reproductora.

La especiación alopátrica expuesta más arriba supone la subdivisión de una población en dos por una barrera geográfica, pero se ha propuesto también que se pude producir a partir de poblaciones marginales en el área de distribución geográfica que tienen una probabilidad mayor de separarse del resto de la población. Esto coincide con lo que generalmente se observa en poblaciones naturales: los individuos en la parte más distal muestran más variación que los de la parte central de su distribución geográfica. Otra de las ideas consiste en que si los individuos aislados son poco numerososse de un "efecto fundador" por deriva genética (la probabilidad de fijación de una nuevo alelo es mayor en poblaciones pequeñas).

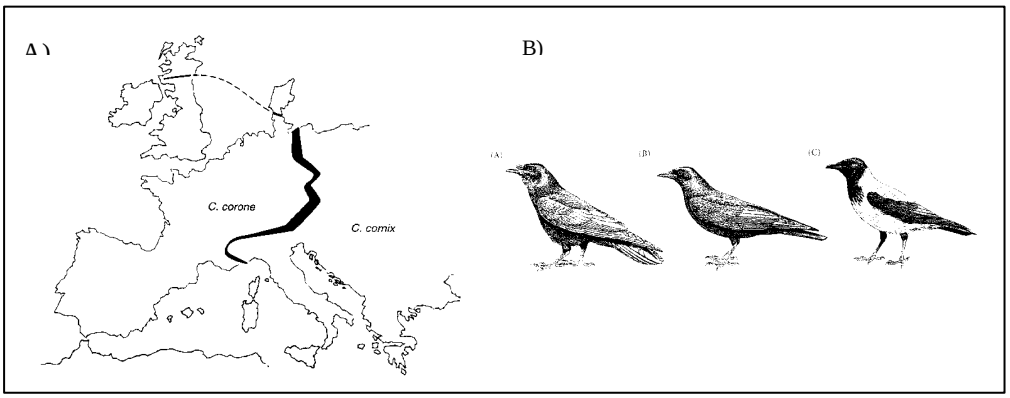

Fig. 6.3. Zona híbrida entre *Corvus corone* (B-b) y *C. cornix* (B-c) en Europa.

La llamada **especiación parapátrica** supone que las nuevas especies pueden formarse a partir de poblaciones contiguas más que de unas completamente separadas. La evidencia viene de una clase de variación llamada zona híbrida. Una zona híbrida es un área de contacto entre dos formas o razas de una especie en la cual tiene lugar la hibridación. Uno de los ejemplos clásicos es el de las dos especies de cuervo *Corvus corone* y *C. cornix* en Europa, este último está distribuido en el este y *C. corone* en el oeste y las dos especies se encuentran a lo largo de una línea en Europa central, formando híbridos. Por lo tanto su especiación es todavía incompleta. Para que esto sea producido por especiación parapátrica, debe de haberse producido sin separación geográfica, una población inicialmente distribuida uniformemente se expande a un área contigua en la cual el ambiente favorece unos nuevos genotipos, formándose una clina brusca en la zona fronteriza. Este tipo de contacto se denomina primario, mientras que bajo la teoría

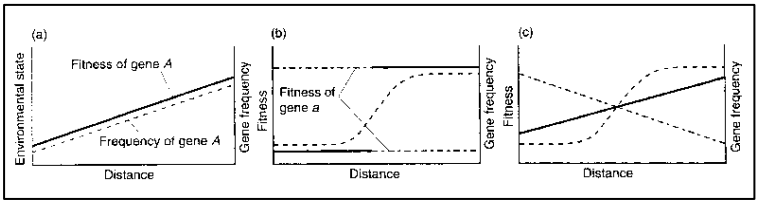

Fig. 6.4. Una clina puede formarse por: efecto de un ambiente que varía de forma continua (a); cuando la selección favorece diferentes genotipos en diferentes ambientes discretos (b), o como antes pero el ambiente varía de forma gradual (c).

alopátrica la zona híbrida se formaría de forma secundaria. Muchas de las zonas híbridas que se observan en la naturaleza se han producido por contracciones y posteriores expansiones en la distribución geográfica causados por las glaciaciones del Pleistoceno, por lo que son de tipo secundario. En la zona híbrida, se puede dar refuerzo si los híbridos son seleccionados en contra (con lo cual se acabarán formando dos nuevas especies) o la clina se puede mantener estable y ser mantenida indefinidamente por selección natural.

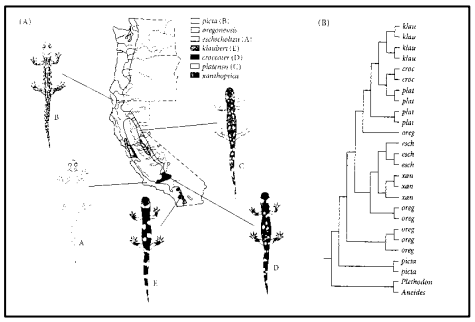

Fig. 6.5. Círculo de subespecies en el lagarto *Ensatina eschscholtzii.*

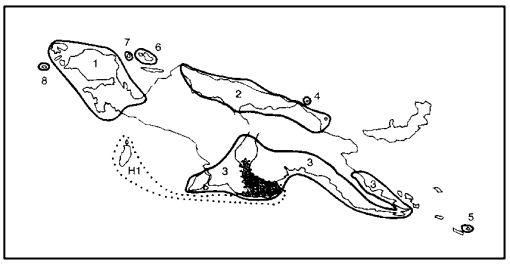

Fig. 6.6. El grupo de razas del ave *Tanysiptera hydrocharis-galatea* en Nueva Guinea. Las formas de las islas periféricas son tan distintas que se describieron como especies separadas.

Un tercer tipo propuesto es la **especiación simpátrica**, que supone que una especie se fragmenta en dos sin ninguna separación del rango ancestral de distribución geográfica. Esta es la que ha causado mayor discusión, ya que el problema es si dos subpoblaciones que comparten una misma área geográfica pueden diferenciarse reduciendo el flujo génico entre ellas pero sin eliminarlo del todo. Datos experimentales indican que la especiación simpátrica puede darse en casos en los que dos poblaciones que coexisten en la misma distribución geográfica tienden a separse en el tiempo en que se reproducen y en el microhabitat que ocupan. Un caso bien conocido es el de la mosca peste de los manzanos *Rhagoletis pomonella*. El manzano no es sin embargo la planta hospedadora original, empieza a serlo en 1864 y de las manzanas se expande a cerezos, perales y rosales en Estados Unidos. Cada población con diferente hospedador constituye una nueva raza genética que "prefiere" aparearse con individuos que tienen un frutal determinado como planta explotada, sin embargo en el laboratorio pueden cruzarse entre sí por lo que la especiación no es completa.

Algunos casos concretos de especiación.

Los pinzones de Darwin e las Galápagos se cree que se han especiado a partir de una única especie colonizadora de forma alopátrica. Las Galápagos se han formado por actividad volcánica en los últimos 5 millones de años a medida que los volcanes se formaban desde el lecho marino. Las islas nunca han estado unidas entre ellas y desde luego al continente. Se cree que hace unos 3 millones de años un

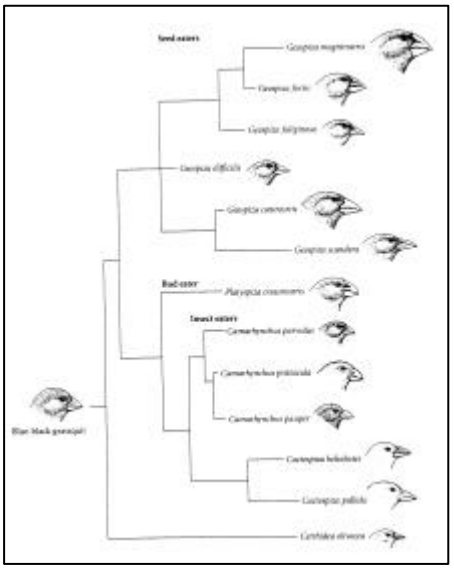

Fig. 6.7. Especiación en los pinzones de Darwin del género *Geospiza* .y géneros relacionados en las islas Galápagos.

pequeño grupo de individuos colonizó desde Sud o Centroamérica una de las islas. Una vez se estableció se dispersó colonizando otras islas, las poblaciones aisladas siendo sometidas a distintas fuerzas selectivas y diferenciándose. La siguiente fase, consistió en un contacto secundario entre ellas, si los híbridos no se formaban o eran estériles la especiación se había consumado alopátricamente. En el caso contrario, podría darse "refuerzo" por menor eficacia de los híbridos. Otros casos son la extraordinaria especiación de *Drosophila* en las islas Hawaii y la especiación explosiva de peces cíclidos del género *Haplochromis* en el lago Victoria (Africa). En ambos casos, se cree que la selección sexual ha jugado un papel determinante en la especiación por establecimiento de una barrera prezigótica. En los dos grupos de organismos, los machos de especies simpátricas relacionadas difieren en color (caso de los peces) o en los dibujos de alas y cuerpo (caso de las *Drosophila*), mientras que las hembras de distintas especies son mucho más similares. Las diferencias en el comportamiento de cortejo de los machos y la selección sexual asociada a heterogeneidad espacial parecen haber provocado la formación de numerosas especies en estos grupos.

Poliploidía y especiación en plantas.

En plantas, en las que se dan con frecuencia cruzamientos interespecíficos se dan a menudo híbridos que generalmente son estériles porque los cromosomas de las especies progenitoras no segregan de forma regular en la meiosis. Para que se forme una nueva especie, se debe superar la esterilidad y la forma más evidente es por poliploidía, constituyéndose esto en un caso especial de especiación simpátrica. Si los números cromosómicos de las especies parentales se doblan en el híbrido, cada cromosoma aparea en meiosis con su homólogo y la meiosis pasa a ser estable. Los poliploides serán fértiles entre ellos pero están separados reproductoramente de los parentales, por lo tanto son nuevas especies. En muchos casos, sin embargo, los híbridos son parcialmente fértiles con los parentales y los híbridos tienen una compleja mezcla de genes de las dos especies parentales. Esta última posibilidad se denomina **introgresión** y la especiación, en este caso, se da más lentamente. La fase transitoria en la formación de una nueva especie por poliploidía o introgresión requiere que haya un número mínimo de individuos para que el establecimiento de la nueva especie tenga éxito. Esto es más probable en especies con reproducción asexual o con autofecudación, de hecho la especiación se da más frecuentemente en plantas con estas posibilidades reproductivas. Otro aspecto, es que para que la nueva especie híbrida sobreviva debe de estar adaptada a distintas condiciones ecológicas que las progenitoras, de lo contrario compite con ellas hasta que se extingue si su eficacia biológica es menor.

Puntos principales

1. El concepto fenético de especie define una especie como un grupo de organimos que son lo suficientemente similares.

2. El concepto biológico define la especie como un conjunto de individuos con capacidad de producir descendencia. La descendencia de cruzamientos entre individuos de especies distintas se evita por mecanismos de aislamiento reproductivo.

3. Otras definiciones son las del concepto de reconocimiento o el concepto ecológico de especie. Las discontinuidades de los recursos disponibles para una especie o la competencia interespecífica a menudo condiciona la variación fenotípica en unidades discretas.

4. El concepto filogenético de especie hace incapié en las relaciones por descendencia de los linajes evolutivos.

5. Ha sido discutido si las especies se forman únicamente por división geográfica de subpoblaciones (alopátrica) o se puede dar también en poblaciones de distribución contigua (parapátrica) o darse en la misma área geográfica (simpátrica).

6. La especiación alopátrica se puede dar por subdivisión o por poblaciones periféricas que quedan aisladas.

7. La especiación parapátrica se puede dar si se forma una clina discontinua que forma una zona híbrida que posteriormente desarrolla barreras reproductoras.

8. La especiación simpátrica es considerada únicamente en aquellos casos en los que se establece un polimorfismo estable y posteriormente la reproducción es más probable entre cada tipo polimórfico. Se ha podido dar en el caso de cambio de hospedador de algunos parásitos.

9. El "refuerzo" es el aumento del aislamiento reproductor por selección natural: los híbridos son seleccionados en contra. La especiación parapátrica y, especialmente la simpátrica requiren refuerzo para poder completar el aislamiento entre dos especies. La especiación alopátrica puede tener lugar con o sin refuerzo

10. Muchas especies de plantas se han formado por hibridación de dos especies preexistentes, seguido de poliploidía de los híbridos.

Bibliografía

- Futuyma, D. J. 1998. *Evolutionary Biology*. Third edition. Sinauer Associates. Chapter 15 & 16. Figuras 6.3B, 6.5 y 6.7.
- Ridley, M. 1996. *Evolution*. Second Edition. Blackwell Science. Chapter 15 & 16. Figuras 6.1, 6.2, 6.3A, 6.4, 6.6 y 6.7.

Preguntas

- ¿En qué teoría de especiación dos especies se forman en el mismo área de distribución geográfica de su especie antecesora?

a) especiación alopátrica
b) especiación parapátrica
c) especiación simpátrica

- ¿Que teoría de especiación requiere que se de necesariamente el proceso conocido como "refuerzo"?

a) alopátrica
b) parapátrica
c) simpátrica

- ¿En qué tipo de especiación esperamos que la evolución sea más rápida durante la especiación que entre eventos de especiación?

a) simpátrica
b) hibridación
c) especiación periférica

- ¿Cuál de estos factores llevaría al establecimiento de una clina más brusca?

a) una fuerte selección contra individuos heterocigotos
b) una migración muy frecuente
c) la presencia de selección estabilizadora en toda la región geográfica

- El concepto conocido como "refuerzo" significa que

a) la selección natural actúa incrementando el aislamiento prezigótico entre dos poblaciones
b) la especiación se da más simpátrica o parapátricamente que alopátricamente
c) los híbridos tienen una eficacia biológica más baja que las dos formas parentales

- Explicar porqué existen las zonas híbridas de acuerdo con a) la teoría de especiación alopátrica y b) la teoría de especiación parapátrica.