

Mecanismos de especiación ecológica en plantas y animales

Eduardo Cuevas García✉

Laboratorio de Interacciones Bióticas, Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán.

Resumen

El proceso de especiación es sin lugar a dudas un tema central de la evolución que ha atraído la atención de numerosos naturalistas como Darwin y renombrados biólogos evolutivos de la llamada síntesis evolutiva (Mayr y Dobzhansky) y de la actualidad (Riesberg y Schemske) por mencionar algunos. Sin embargo, por tratarse de un tema tan complejo, existen diversos enfoques para abordar su estudio como el filogenético y el que se basa en la definición del concepto biológico de especie y la relevancia del aislamiento reproductivo. En este trabajo se presenta una breve revisión de los modelos de especiación y se enfatiza el papel del aislamiento reproductivo en el proceso de especiación de acuerdo al concepto biológico de especie. Se menciona cómo puede evolucionar el aislamiento reproductivo y algunos ejemplos de la acción de las barreras reproductivas en plantas y animales. Finalmente se menciona la relevancia de la hibridación, la cual ha sido menospreciada por algunos autores, y se aborda el conocimiento que se tiene actualmente de las bases genéticas del aislamiento reproductivo.

Introducción

Uno de los principales objetivos de la biología evolutiva es tratar de entender cómo se ha originado la gran diversidad de especies que han existido y las que actualmente existen en nuestro planeta. Paradójicamente, a pesar de lo tangible de esta diversidad de organismos reflejada en una impresionante variedad de formas, colores y tamaños, el entender el origen de las especies ha sido uno de los “misterios” más antiguos. Darwin se refirió al origen y la diversificación de las plantas con flor como “el misterio de misterios” y por muchos años después de la muerte de Darwin el origen de las especies permaneció como uno de los problemas evolutivos más relevantes no resueltos como lo llegó a decir a mediados del siglo pasado Dobzhansky (1951). Si bien en la actualidad tenemos más evidencias y por lo tanto una idea general mas completa del proceso de especiación, estamos lejos de entender en detalle cómo se han originado la mayoría de las especies.

Resulta obvio que para poder abordar el proceso de especiación, tenemos primero que definir que entendemos por especie. Si bien actualmente existen varias definiciones del concepto de especie, ninguna es lo suficientemente “inclusiva” para poderla aplicar a la totalidad de los organismos existentes. A lo largo de este escrito, voy a usar la definición propuesta por Mayr (1942) quien considera a las especies como grupos de poblaciones naturales que potencialmente pueden entrecruzarse y que están reproductivamente aislados de otros organismos (conocida como el concepto biológico de especie, CBE). Este concepto, fue ligeramente modificado por el mismo Mayr (1963) especificando que el CBE se aplica mejor a especies simpátricas. A pesar de que esta definición excluye a los organismos que no presentan reproducción sexual (como algunas bacterias, plantas e incluso especies de vertebrados como lagartijas partenogenéticas de los géneros *Cnemidophorus* y *Lacerta* que sólo se reproducen

asexualmente), actualmente es una de las definiciones más aceptadas por la mayoría de los biólogos evolutivos (pero ver Mallet, 2008) y por los estudiosos de la especiación en particular. Sin embargo, es importante mencionar que este concepto tiene muchas limitaciones y podría en algún futuro ser reemplazado por otro a la luz de nuevos modelos y evidencias empíricas. Una de las contribuciones relevantes de Dobzhansky (1951) a los estudios de especiación, consistió en proponer que para que puedan coexistir distintas formas ecológicas deben existir barreras que limiten el flujo de genes entre ellas. De ahí que uno de los enfoques centrales en el estudio de la especiación parta de la definición del CBE, en donde el aislamiento reproductivo es esencial para poder delimitar a una especie. Por lo tanto el tema central de muchos estudios de especiación es entender cómo han evolucionado las barreras y su contribución en el aislamiento reproductivo. En este contexto, la especiación puede definirse como el proceso de formación de nuevas especies por la presencia de barreras reproductivas, las cuales se definen como aquellas características intrínsecas o extrínsecas de los organismos que impiden o minimizan el intercambio de genes entre organismos de poblaciones distintas. Por lo tanto, cualquier característica que contribuya al aislamiento reproductivo es una causa potencial de especiación. Sin embargo, cabe mencionar que hay autores que consideran que los estudios de especiación deben centrarse en explicar los factores que promueven la diferenciación fenotípica entre las poblaciones (Johnson, 2006). Aunque comparto este punto de vista, actualmente existen pocos estudios que hayan abordado este enfoque por lo que el énfasis de esta revisión será en el aislamiento reproductivo.

De manera general el origen de una especie a partir de una preexistente ocurre en escalas de tiempo muy grandes (cientos o miles de generaciones) a lo largo de las cuales se van acumulando diferencias ecológicas y sexuales que diferencian a cada especie. Sin embargo, en ocasiones la especiación puede originarse por hibridación en un periodo de tiempo “breve”. Este tipo de especiación se considera muy relevante en la evolución de las plantas y será abordado más adelante. De igual forma veremos

✉ Autor de correspondencia: Eduardo Cuevas García. Laboratorio de Interacciones Bióticas, Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán. Email: eduardocuevas5@gmail.com.mx

que en algunos casos la especiación se puede “simular” en el laboratorio y obtener resultados a corto plazo.

Clasificación de los modelos de especiación en un contexto geográfico

Una manera de abordar un problema tan complejo como el origen de las especies ha sido clasificando los modelos de especiación en un contexto geográfico. En esta sección se mencionarán brevemente los principales tipos de especiación, sin embargo a lo largo del trabajo veremos que los demás temas se pueden ubicar también en un contexto geográfico. En los casos en donde la especiación ocurre sin que exista una barrera extrínseca se le denomina **especiación simpátrica**. A la evolución de barreras reproductivas en poblaciones que están separadas (i.e., por ríos, montañas, océanos) se le llama **especiación alopátrica**. Un tercer tipo de especiación es cuando una parte pequeña de una población muy extensa se separa del resto y posteriormente evoluciona de manera independiente, lo que se conoce como **especiación peripátrica** (Futuyma, 2005).

Especiación Alopátrica

De manera intuitiva resulta mucho más sencillo pensar que en las poblaciones separadas por barreras físicas puedan evolucionar barreras genéticas que eviten o reduzcan el flujo génico entre ellas. Quizá el principal defensor de la especiación alopátrica fue Ernst Mayr quien consideraba que el origen de la diversidad biológica era producto de este tipo de especiación. Mayr (1942) propuso que en poblaciones de una especie, separadas geográficamente, evolucionaban mecanismos de aislamiento reproductivo durante cientos o miles de generaciones que les permitían posteriormente estar en simpatria. En su libro de “Sistemática y el origen de las especies”, Mayr dedica todo un capítulo a ejemplos de especiación alopátrica. Sin embargo, debido a que no se disponía de datos filogenéticos y muchas especies solo se definían por criterios morfológicos, muchas de las especies que Mayr consideraba especies hermanas actualmente se sabe que no lo son. En la actualidad algunos de los mejores ejemplos de especiación alopátrica se han obtenido por estudios realizados en el Istmo de Panamá. Esta región emergió hace aproximadamente 3 millones de años y dividió la distribución de los organismos marinos a las costas del pacífico o del atlántico. Debido a que la temperatura, salinidad y marea son muy distintas entre ambos mares muchas de las especies también difieren. Un ejemplo de ello son algunas especies de camarones los cuales cuando se reúnen experimentalmente en el laboratorio producen menos del 1% de descendencia viable (Knowlton *et al.* 1993).

Otro ejemplo de especiación alopátrica lo constituyen especies de salamandras del género *Desmognathus*. Tilley *et al.* (1990) recolectaron hembras y machos de distintas poblaciones a lo largo de su distribución y registraron el número de apareamientos. Sus resultados mostraron que, el número de apareamientos entre poblaciones cercanas fue similar al de individuos de la misma población y disminuyó conforme aumentaba la distancia entre las poblaciones, hasta el aislamiento total entre las poblaciones más alejadas. De manera similar, la diferenciación genética aumentó con la distancia entre poblaciones.

Especiación simpátrica

La especiación simpátrica la podemos definir como el origen del aislamiento reproductivo entre organismos que originalmente pertenecían a la misma población y por lo tanto potencialmente se podían reproducir. A diferencia de la especiación alopátrica, en donde el flujo génico está restringido por barreras geográficas, en la especiación simpátrica únicamente las características propias de los organismos son las responsables de evitar o reducir el flujo génico. De la misma manera que Mayr mostró su apoyo al modelo de especiación alopátrica, lo hizo en contra del modelo de especiación simpátrica. Sin embargo, actualmente se cuenta con modelos y estudios empíricos que apoyan este tipo de especiación. Un caso de especiación simpátrica es el que se da por medio de la hibridación la cual será abordada más adelante. Uno de los pocos ejemplos de especiación simpátrica en plantas que no implica hibridación ni poliploidías (duplicación de la dotación genética nuclear), es el de algunas orquídeas (*Chiloglottis*) polinizadas por engaño (tipo de polinización en el cual la planta no ofrece recompensas, i.e. polen o néctar). Estas orquídeas son polinizadas por avispa macho que son atraídas por los aromas producidos por las flores que simulan feromonas de avispa hembra. Se propone que el origen de algunas especies del género pudo haber sido por medio de mutantes que produjeron compuestos químicos modificados, capaces de atraer una o más especies de polinizadores distintos (Mant *et al.* 2005). Sin embargo, uno de los principales problemas relacionado con la especiación simpátrica es que muchos de los ejemplos que se proponen como evidencia de este tipo de especiación, también pueden ser explicados con modelos de especiación alopátrica. Por lo que la especiación alopátrica se considera la hipótesis nula al evaluar ejemplos empíricos de especiación. Se propone que uno de los mejores ejemplos de la especiación simpátrica, debiera darse en lugares remotos como las islas oceánicas. En este contexto se ha sugerido que varias especies de Coleópteros y Ortópteros endémicas a la isla Santa Elena (una pequeña isla en el atlántico sur de 122 Km²) pudieron originarse de esta manera. Sin embargo, debido a que varias de estas especies carecen de alas, no puede descartarse totalmente que la especiación haya sido de manera alopátrica aún en esta pequeña isla.

Uno de los ejemplos más referidos de especiación simpátrica es el de los peces de los lagos africanos. Se estima que en tres lagos (Victoria, Malawi y Tanganica) habitan más de 1500 especies endémicas de cíclidos. Muchos de los cíclidos se caracterizan por sus particulares hábitos alimenticios (pelágicos, bentónicos, depredadores de otras especies, carroñeros, etc.) (Coyne y Orr, 2004). Además, se considera que su conducta reproductiva y el marcado dimorfismo sexual son importantes para entender la especiación de este grupo. En muchas especies los machos presentan una coloración muy brillante y se ha observado que en algunas especies numerosos machos no logran reproducirse lo que se traduce en una fuerte selección sexual. Sin embargo, a pesar de que se sabe que varias especies presentan aislamiento reproductivo, la determinación del parentesco entre formas similares no ha podido establecerse en varios casos debido a la falta de filogenias confiables. A pesar de esto, estudios filogenéticos de los grandes grupos de cíclidos apoyan la hipótesis de una especiación simpátrica al proponer a una o pocas especies

ancestrales (Coyne y Orr, 2004).

A manera de conclusión podemos decir que aunque actualmente algunos modelos, estudios de laboratorio y campo apoyan la especiación simpátrica, ésta parece ser un fenómeno de especiación poco frecuente en comparación con la especiación alopátrica.

Clasificación de las barreras reproductivas

Con respecto a las barreras reproductivas, de manera tradicional se han dividido en aquellas que actúan antes de la formación del cigoto (precigóticas) y las que actúan después de su formación (postcigóticas) (Tabla 1). Sin embargo, debemos recordar que en realidad la acción de las barreras reproductivas actúa de manera continua a lo largo del ciclo de vida de los organismos. Algunos autores consideran que la evolución de las barreras precigóticas son las responsables de mantener separadas a las poblaciones naturales (Kirckpatrick y Ravigné, 2002). Es interesante señalar que en la gran mayoría de los casos las barreras reproductivas evolucionaron cuando las especies se encontraban separadas geográficamente, es decir en alopatría. Partiendo de esa idea, el hecho de que, actualmente, muchas especies cercanas filogenéticamente se encuentren en simpatría, se puede deber al aumento del ámbito de distribución o lo que se conoce como distribución secundaria.

¿Cómo puede evolucionar el aislamiento reproductivo?

Se ha propuesto que el aislamiento reproductivo, y por lo tanto la especiación, puede ser producto de la selección natural y la deriva génica. Sin embargo, la mayor evidencia empírica (estudios naturales, experimentos de laboratorio y análisis moleculares) muestra que la selección (natural y sexual) es la principal responsable de los eventos de especiación (Ridley, 1997; Kay y Schemske, 2008). Por el contrario existe poca evidencia que apoye a la deriva en eventos de especiación.

En el caso de que los individuos presenten una característica que aumente el aislamiento reproductivo, y como consecuencia directa tengan una mayor adecuación, la selección natural puede

favorecer a dichos individuos. Un ejemplo de lo anterior son dos especies de plantas del género *Mimulus* las cuales presentan morfologías florales contrastantes adaptadas a abejas (*M. lewisii*) y colibríes (*M. cardinalis*) y serán abordadas más adelante. Sin embargo, en la mayoría de los casos el aislamiento reproductivo es un subproducto de la selección natural sobre ciertas características no relacionadas con el aislamiento reproductivo. En este caso, el aislamiento evoluciona por efectos pleiotrópicos (cuando la acción de un gen tiene efectos en otro(s) gen).

Especiación como subproducto de la acción de la selección natural

Es importante señalar que muchas de las barreras reproductivas que actualmente existen entre especies cercanas, posiblemente evolucionaron por causas distintas a la de evitar la reproducción entre estas. Como evidencia de lo anterior, existen 14 estudios de selección artificial en los que a una población inicial se le dividió y posteriormente se sometió cada una a condiciones ambientales contrastantes para promover la selección divergente, y al final del experimento (después de varias generaciones) se estimó el aislamiento precigótico. Sorprendentemente, en 10 de los 14 estudios se encontró algún tipo de aislamiento precigótico (Ridley, 1997). Por otra parte, se ha propuesto que probablemente la acción de la selección natural ha sido la responsable de la evolución del aislamiento reproductivo en muchas especies de plantas con flor. Por ejemplo, en el género *Mimulus* hay especies que han colonizado suelos que retienen poca humedad y la selección natural ha favorecido que estas especies florezcan y se reproduzcan primero que otras especies del género que no están en este tipo de suelo (Macnair y Gardner, 1998). Estos resultados apoyan la idea de la evolución del aislamiento precigótico como un subproducto de la selección y posterior adaptación a condiciones ambientales distintas.

¿Qué tan rápido evoluciona el aislamiento reproductivo?

Una aproximación para tratar de entender la relación que existe entre el tiempo de especiación y la fuerza del aislamiento

Tabla 1. Barreras reproductivas precigóticas y postcigóticas en plantas y animales

Precigóticas	Plantas con flor	Animales
Aislamiento geográfico	Similar en plantas y animales	
Aislamiento fenológico	Distintos picos de floración	Distintos tiempos de eclosión de larvas, maduración
Aislamiento floral	Exclusivo de las plantas con flor. Diferentes formas de flores atraen diferentes polinizadores	
Sistema de apareamiento	Distintos tiempos de exposición del polen y/o receptividad del estigma	Distintas conductas reproductivas (cortejos, etc.)
Competencia polínica	Baja o nula germinación de granos de polen interespecíficos	Competencia espermática
Polinización/inseminación	Mecanismos de autoincompatibilidad	Reconocimiento de gametos
Postcigóticas		
Viabilidad	Tasas de germinación	Eclosión de huevos, nacimientos
Sobrevivencia	Plántulas	Inviabilidad
Fecundidad	Estériles, producción de flores, producción de polen, óvulos	Esterilidad

reproductivo entre las especies, ha sido el uso de análisis comparativos. En estos estudios el grado de diferenciación genética (D) entre pares de especies puede tomar valores de 0 (cuando las frecuencias alélicas son idénticas entre las dos especies) a ∞ (cuando no comparten ningún alelo). En el caso del aislamiento precigótico y postcigótico 0 indica la falta de aislamiento y 1 un aislamiento total. Un modelo ideal para este y otros tipos de estudios de especiación lo constituye el género de moscas *Drosophila*. Aunque se han empleado otros sistemas en este tipo de estudios (peces, salamandras, aves, mamíferos) ninguno se compara con la gran cantidad de especies de moscas que se han podido entrecruzar (171 reportes de híbridos inter específicos, Coyne y Orr, 1997). En particular, se ha estudiado la evolución del aislamiento precigótico (comportamiento), postcigótico (inviabilidad y esterilidad de híbridos) y el aislamiento total. Uno de los resultados más relevantes de este estudio, es que tanto la fuerza del aislamiento precigótico como la del postcigótico aumentan con el tiempo. Además, cuando se comparan únicamente pares de especies que divergieron recientemente ($D < 0.5$) el aislamiento dado por el comportamiento es significativamente más alto que el dado por la inviabilidad y la esterilidad de los híbridos (Coyne y Orr, 1997). A manera de conclusión, podemos decir que el aislamiento precigótico ha evolucionado más rápido que el postcigótico en el caso de *Drosophila*.

Ejemplos de la acción de las barreras reproductivas en plantas

Como se mencionó anteriormente, uno de los principales objetivos de los estudios de especiación es determinar la importancia relativa de las diferentes barreras precigóticas y postcigóticas. Además, este tipo de estudios pueden revelar si una sola barrera es suficiente para impedir el flujo génico entre dos especies, y si las barreras actúan de manera simétrica, es decir, si actúan de la misma forma independientemente de cual sea la especie receptora y cual la donadora de polen.

Una de las aportaciones a los estudios de especiación fue hecha por Coyne y Orr (1989) quienes propusieron una forma de estimar el aislamiento reproductivo total a partir de la contribución relativa de cada barrera. De esta forma, la fuerza de cada barrera se mide en una escala de 0 a 1, en donde el cero representa el flujo libre de genes entre dos especies y 1 representa el aislamiento reproductivo total. Hay que tener en cuenta que las barreras reproductivas actúan de manera secuencial durante el ciclo de vida de los organismos, por lo que cada barrera solo reduce el flujo génico que ha escapado a barreras anteriores. Además, esta forma de evaluar las barreras reproductivas pone a prueba en poblaciones naturales la utilidad del CBE.

Los mejores modelos para evaluar el papel de las distintas barreras en el aislamiento reproductivo lo constituyen pares de especies hermanas filogenéticamente, que coexistan al menos en alguna región. Idealmente también se debe identificar la base molecular de cada barrera, por lo que si se estudian especies poco relacionadas, se puede sobre estimar el número de genes inicialmente relacionado con el aislamiento reproductivo. Actualmente, existen muy pocos ejemplos que hayan cuantificado el efecto individual de todas las barreras precigóticas y postcigóticas que intervienen en el aislamiento reproductivo

de dos especies. De manera general en muy raras ocasiones una barrera es suficiente para impedir el flujo génico entre dos especies o poblaciones (Lowry *et al.* 2008). Además, se ha encontrado que en promedio, la fuerza de las barreras precigóticas es del doble en comparación con las postcigóticas.

El modelo más estudiado donde se ha evaluado la acción de las distintas barreras reproductivas lo constituyen especies del género *Mimulus* (Schemske y Bradshaw, 2003). *M. lewisii* y *M. cardinalis* son dos especies hermanas que presentan una morfología floral contrastante y en donde las cruas entre ambas especies producen híbridos fértiles. *M. lewisii* presenta flores rosadas de corola ancha que producen poco néctar. Por el otro lado, *M. cardinalis* tiene flores rojas, tubulares, angostas y producen mayor cantidad de néctar. La distribución de ambas especies se traslapa únicamente en una pequeña área de la Sierra Nevada de California a 1400 m de altitud. Sorprendentemente las observaciones de polinizadores en esta población simpátrica mostraron que el 100% de las visitas a *M. lewisii* fue hecha por abejas y en el caso de *M. cardinalis* el 97% de las visitas fueron por colibríes (Schemske y Bradshaw, 1999). Con el fin de saber qué características florales son las que favorecen o reducen las visitas de abejas y colibríes, los autores realizaron cruas entre ambas especies de tal forma que en la F2 obtuvieron una gran gama de combinaciones de morfos florales. Es decir, flores rojas (como las de *M. cardinalis*) pero de corola ancha, o de color rosa (como *M. lewisii*) pero de forma tubular, entre otras combinaciones. Posteriormente expusieron estas plantas a los polinizadores y observaron que el aumento en la concentración de pigmentos (antocianinas y carotenos) y el volumen de néctar reduce la visita de abejas, mientras que el aumento en el área del pétalo las incrementa. Estos resultados muestran claramente que el color (aislamiento etológico) y la forma de las flores (aislamiento mecánico) tienen un importante papel en el aislamiento reproductivo de estas dos especies. Además, los autores encontraron que la base genética de dichas características (forma y color de flores) está determinada por pocos genes. Otros estudios en el género *Costus* (Costaceae) (*C. pulverulentus* y *C. scaber*) se encontró que las barreras precigóticas contribuyeron entre un 99 y 100 % del aislamiento reproductivo total dependiendo de que especie se usara como materna (Kay, 2006).

Sin embargo, existen otros casos en donde se ha encontrado un fuerte traslape del periodo de floración y de polinizadores, tal es el caso de dos especies de *Chamaecrista* (Costa *et al.* 2007). Los autores concluyeron que las barreras precigóticas estaban ausentes o eran muy débiles.

Aunque los estudios más completos que han evaluado en detalle la serie de barreras reproductivas de varios pares de especies sugieren que las barreras precigóticas contribuyen significativamente más en el aislamiento total, resultaría aventurado extrapolar estos resultados a la totalidad de las angiospermas debido al reducido número de estudios realizados hasta ahora.

Ejemplos de la acción de las barreras reproductivas en animales

En la **tabla 1** se puede apreciar que la acción de varios tipos de aislamiento reproductivo son similares entre plantas y animales.

Una de las principales diferencias es que las plantas con flor dependen para su reproducción, en muchos casos, de vectores bióticos (principalmente insectos y aves) y por lo tanto de su comportamiento.

Ernest Mayr consideraba que el aislamiento dado por el comportamiento animal es el principal responsable de la especiación. Un hecho que motivó el estudio del aislamiento conductual es la presencia de muchas especies simpátricas con un marcado dimorfismo sexual, como el que muestran las aves del paraíso de Nueva Guinea, las cuales no muestran atracción entre los miembros de distintas especies. El aislamiento etológico o conductual reduce la atracción, y en consecuencia las oportunidades de apareamiento entre los individuos de especies distintas. Una forma en la que uno podría inferir la presencia de este tipo de aislamiento entre dos o más especies simpátricas de animales y que se reproducen en la misma época del año, es la ausencia de individuos híbridos. Sin embargo, la mayoría de los estudios de preferencia de pareja se ha realizado en el laboratorio en donde se puede reunir a un macho y una hembra de dos especies, u ofrecerle a una hembra que elija entre dos machos (conespecífico y heteroespecífico). Con este tipo de experimentos es relativamente sencillo demostrar la presencia del aislamiento etológico, pero detectar la(s) característica(s) responsable(s) del mismo es bastante más complicado. El género *Drosophila*, ha sido uno de los más estudiados y solo en algunos casos se ha podido detectar que la vibración de las alas o ciertas feromonas son las responsables del aislamiento reproductivo. En otros casos, se ha demostrado que la coloración de las alas de las mariposas es una característica que determina el que una hembra se aparee con un macho de su misma especie, como en el género *Pieris*. Estos resultados se han obtenido por medio de experimentos donde se modificó la coloración de las alas de los machos y se registró la aceptación por parte de las hembras (Wiernasz y Kingsolver, 1992). En ocasiones el aislamiento se da por medio de señales auditivas, lo cual se ha demostrado al reproducir ciertos sonidos de machos conespecíficos y heteroespecíficos a hembras de ranas (*Physalaemus*), aves (*Passerina cyanea* y *P. amoena*), y grillos (*Teleogryllus commodus* y *T. oceanicus*) (Coyne y Orr, 2004).

Además del aislamiento etológico, existen otros como el mecánico, que se refiere a la incapacidad de fertilización entre dos especies dada por la distinta morfología de las estructuras reproductivas, y el aislamiento gamético dado por la falta de reconocimiento de los gametos, su inviabilidad, o su incapacidad de fusionarse.

Hibridación y Especiación

La hibridación se define como la cruce entre individuos de dos poblaciones diferenciadas o especies distintas. Este fenómeno puede estar acompañado con eventos que dupliquen el genoma del híbrido (en comparación a la o las especies parentales) lo que da como resultado individuos poliploides (con varias copias de cada gen) que están aislados reproductivamente por barreras postcigóticas de las especies parentales (diploides generalmente). El origen de especies dado por poliploidías es el caso más “rápido” de especiación el cual puede ocurrir de una generación a otra. Hasta hace algunos años se estimaba que entre el 50 y 75% de las especies de angiospermas podían estar relacionadas con eventos

de poliploidías (Grant, 1981; Lewis, 1980). Actualmente se considera que los eventos de poliploidías en las plantas con flor han sido tan recurrentes desde las primeras angiospermas, que ya no suele hacerse la pregunta de cuál es el número de especies originadas por este fenómeno sino más bien cuántas veces, linajes particulares han tenido eventos de poliploidía (Soltis *et al.* 2009).

En otros casos la hibridación puede dar como resultado híbridos que conserven el mismo número de cromosomas que los padres (hibridación homoploide). Este tipo de hibridación parece ser poco frecuente debido a que los híbridos de las primeras generaciones tienen muy baja adecuación (por problemas cromosomales durante la meiosis). Además, no resulta fácil detectar a estos híbridos ya que no presentan ninguna característica distintiva (como el cambio del número de cromosomas de los poliploides). Actualmente existen entre 15 y 20 reportes bien documentados de este tipo de híbridos (Rieseberg y Willis, 2007). En términos evolutivos este tipo de especiación puede tomar poco tiempo como se demostró en *Helianthus anomalus*, especies que probablemente se originó en menos de 60 generaciones (Ungerer *et al.* 1998).

Para algunos autores la hibridación tiene poca relevancia en la evolución, debido a que consideran que sus efectos son temporales y por lo tanto transitorios (Mayr, 1992; Schemske, 2000). Para otros, la hibridación es una fuerza evolutiva que crea oportunidades de adaptación, y en ocasiones puede ser la responsable de la especiación (Rieseberg *et al.* 2003; Ellstrand *et al.* 1996). Uno de los principales problemas para resolver esta controversia es que, hasta hace algunos años, existía muy poca evidencia empírica. Sin embargo, recientemente se ha demostrado que la hibridación ha jugado un papel relevante en la adaptación y especiación, como es el caso del género *Helianthus* (girasoles). Para probar que la hibridación es relevante en la evolución, no es suficiente tener evidencias de que una o más especies son producto de la hibridación (lo cual en muchos casos no es una tarea sencilla) sino que es necesario demostrar que los híbridos no son transitorios. Una manera en la que se ha abordado este problema es obteniendo evidencia de que la hibridación ha jugado un papel clave en la adaptación a nuevos ambientes, generalmente extremos, en comparación con la de los progenitores. El género *Helianthus* está formado por 11 especies y se tiene evidencia filogenética de que tres especies (*H. anomalus*, *H. deserticola* y *H. paradoxus*) son producto de la hibridación entre *H. annuus* y *H. petiolaris*. Mientras que la distribución de las especies híbridas se restringe a ambientes extremos (desérticos o salobres), las especies parentales muestran una amplia distribución (Rieseberg *et al.* 2003). Además, por medio de cruces experimentales entre *H. annuus* y *H. petiolaris* se han podido reconstruir (híbridos sintéticos) las características morfológicas y fisiológicas de las especies híbridas. Posteriormente se compararon éstas características con las de las especies parentales y se encontró que un gran número de ellas exceden los valores promedio de las especies parentales. Además, los autores probaron si alguno de los caracteres de los híbridos tenían un valor adaptativo. En el caso de *H. paradoxus* que habita en lugares salobres, se observó que presentaba mecanismos de exclusión y secuestro de sodio y otros minerales (presentes en otras especies salobres y que se

interpretan como adaptaciones a este hábitat). *H. anomalus*, que habita en las dunas de arena, presenta semillas grandes (que reducen las probabilidades de quedar enterradas), y un rápido crecimiento de raíces lo que aumenta las probabilidades de llegar a las reservas de agua.

Bases genéticas del aislamiento reproductivo.

En una revisión en especies de angiospermas, donde se investigó el número de genes relacionados con el aislamiento reproductivo entre pares de especies, se encontró una gran variación que va de 1 a 17 genes. Sin embargo en la mayoría de los estudios se han detectado genes particulares que contribuyen fuertemente en el aislamiento reproductivo total (20% o más) (Lowry *et al.* 2008).

Se ha estimado que el número de genes relacionado con la inviabilidad de los híbridos entre *Drosophila melanogaster* y *D. simulans* es de alrededor de 200 (Presgraves *et al.* 2003). Sin embargo se sabe que prácticamente cada gen puede causar inviabilidad total lo que se traduce en una barrera efectiva contra el flujo génico. De ahí que lo más probable es que haya evolucionado uno después del otro, pero actualmente no podemos saber que gen o genes fueron los primeros en causar la inviabilidad de los híbridos. Un caso extremo de especiación dado por un solo gene es el de una especie de caracol en el que se sugiere que el gene que controla la espiralidad de la concha (derecha o izquierda) determina el aislamiento reproductivo (Coyne, 1992).

Hasta aquí hemos visto de manera resumida las aportaciones que se han dado utilizando el concepto del aislamiento reproductivo en el área de especiación, proceso fundamental de la teoría evolutiva. Existen otros enfoques que no fueron abordados aquí como el filogenético y filogeográfico que pueden ayudar a tener un panorama más completo del proceso de especiación. En los próximos años con la integración de disciplinas como la geografía, la ecología y desde luego con los avances en el área de la genómica podrán darnos una nueva visión del proceso de especiación (Safran y Nosil, 2012).

Referencias

- Costa C, Lambert S, Borda E y Queiroz P (2007) Post-zygotic reproductive isolation between sympatric taxa in the *Chamaecrista desvauxii* complex (Leguminosae-Caesalpinioideae). *Ann. Bot.* 99: 625-635.
- Coyne J, Orr HA (1989) Patterns of speciation in *Drosophila*. *Evolution* 43: 362-381.
- Coyne J, Orr HA (1997) "Patterns of speciation in *Drosophila*" revisited. *Evolution* 51: 295-303.
- Coyne J, Orr HA (2004) *Speciation*. Sinauer Sunderland.
- Coyne J (1992) Genetics and speciation. *Nature* 355: 511-515.
- Dobzhansky M (1951) *Genetics and the origin of species*. Columbia University Press, New York. 3a edición.
- Futuyma D (2005) *Evolution*. Sinauer Press, Sunderland, Massachusetts
- Ellstrand N, Rieseberg L (1996) Distribution of spontaneous plant hybrids. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 93: 5090-5093
- Grant V (1981) *Plant speciation*. Columbia University press, New York
- Kay K, Schemske D (2008) Natural selection reinforces speciation in a radiation of neotropical rainforest plants. *Evolution* 62: 2628-2642.
- Kirckpatrick M, Ravigné V (2002) Speciation by natural and sexual selection: models and experiments. *Am. Nat.* 159:S22-S35.
- Knowlton N (1993) Sibling species in the sea. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24: 189-216.
- Johnson S (2006) Pollinator driven speciation in plants. En Harder L y Barrett SCH (eds.), *Ecology and evolution of flowers*. Pp.295-310. Oxford University Press.
- Lewis W (1980) Polyploidy in angiosperms: Dicotyledons. En: Lewis, W. (ed). *Polyploidy: Biological relevant*, 241-268. Plenum Press, New York.
- Lowry DB, Rockwood RC, Willis JH (2008) Ecological reproductive isolation of coast and inland races of *Mimulus guttatus*. *Evolution*. 62: 2196-2214.
- Lowry DB, Modliszewski L, Wright K, Wu C, Willis J (2008) The strength and genetic basis of reproductive isolating barriers in flowering plants. *Phil. Trans. R- Soc. B.* 363: 3009-3021.
- Macnair MR, Gardner M (1998) The evolution of edaphic endemics. En Howard D y Berlocher (eds.), *Endless forms: species and speciation*. Pp: 157-171.
- Mallet J (2008) Hybridization, ecological races and the nature of species: empirical evidence for the ease of speciation. *Phil. Trans. R- Soc. B.* 363: 2971-2986.
- Mant J, Brower C, Peakall R (2005) Phylogeography of pollinator-specific sexually deceptive *Chiloglottis* taxa (Orchidaceae): evidence for sympatric divergence? *Molecular ecology* 14: 3067-3076.
- Mayr E (1942) *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press, New York.
- Kay KM (2006) Reproductive isolation between two closely related hummingbird-pollinated neotropical gingers. *Evolution* 60: 538-552.
- Mayr E (1963) *Animal species and evolution*. Belknap Press, Cambridge, MA.
- Mayr E (1992) A Local Flora and the Biological Species Concept. *American Journal of Botany* 79:222-238.
- Presgraves D, Balagopalan L, Abmayr S, Orr H (2003) Adaptive evolution drives divergence of a hybrid inviability gene between two species of *Drosophila*. *Nature* 423: 715-719.
- Ridley M (1997) *Evolution*. Oxford University Press, New York.
- Rieseberg L, Raymond O, Rosenthal D, Lexer C (2003) Major ecological transitions in wild sunflowers facilitated by hybridization. *Science* 301: 1211-1216.
- Rieseberg LH, Willis J (2007) Plant speciation *Science* 317: 910-914.
- Safran RJ, Nosil P (2012) Speciation: The Origin of New Species. *Nature Education Knowledge* 3:17
- Schemske D (2000) Understanding the origin of species. *Evolution* 54: 1069-1073.
- Schemske D, Bradshaw H (1999) Pollinator preference and the evolution of floral traits in monkey flowers (*Mimulus*). *Proc. Natl. Acad. Sci.* 96: 11910-11915.
- Soltis D, Albert V, Leebens-Mack J, Bell C, *et al.* (2009) *Am. J. Bot.*

96: 336-348.

- Tilley SG, Verrel P, Arnold S** (1990) Correspondence between sexual isolation and allozyme differentiation: A test in the salamander *Desmognathus ochrophaeus*. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 87: 2715-2719.
- Ungerer M, Baird S, Pan J, Rieseberg L** (1998) Rapid hybrid speciation in wild sunflowers *Proc. Nat. Acad. Sci.* 95: 11757-11762.
- Wiernasz D, Kingsolver J** (1992) Wing melanin pattern mediates species recognition in *Pieris occidentalis*. *Anim. Behav* 43: 89-94.