

# **Especie y Especiación**

**Conceptos de especie**

**Concepto biológico de especie**

**Diagnosis de especies y CBE**

**Aislamiento reproductivo pre y postcigótico**

**Modelos de especiación: Alopátrica, Parapátrica y Simpátrica**

**Especiación: proceso gradual o rápido (por saltos)?**

**Equilibrios puntuados (intermitentes)**

Capítulos 14 y 15 Evolution, D. Futuyma (2005)

# Espece y Especiación

## Mecanismos de la microevolución

- Conocemos con cierto grado de detalle los mecanismos y procesos de la microevolución, los factores que los controlan, y las tasas a las que pueden operar:
  - deriva genética
  - mutación
  - recombinación
  - flujo génico - migración
  - selección natural y selección sexual
- La formación de especies es un proceso poblacional, pero sus consecuencias incluyen, al menos como posibilidad, la aparición de individualidad a un nivel superior al de los organismos.

## Microevolución y Macroevolución

# Especie y Especiación

## Conceptos de especie / especiación

- La especie es un concepto clave en sistemática, ecología, evolución, biodiversidad.
- Sin embargo, no hay un concepto de especie de aplicación y aceptación universales.
- Los procesos de formación de especies (especiación o cladogénesis) y sus vínculos con la microevolución (anagénesis) presentan importantes desafíos para la biología actual.
- El estudio de la especiación = puente entre micro y macro evolución: algunos pasos que llevan a especiación son observables, pero el proceso puede ser largo. También, la especiación ocurre demasiado rápido para documentarse bien en el registro fósil → debemos inferirlo de especies vivientes.

# ¿Qué es una especie?

## Esencialismo (concepto tipológico de especie)

Las especies son grupos de organismos asignables a esencias en la naturaleza. La variación es el “ruido”. Categorías fijas de organismos patrón o tipo.



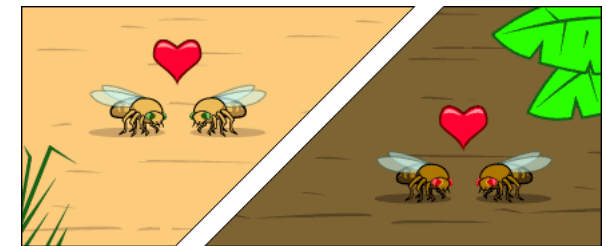
## Nominalismo

Las especies son unidades arbitrarias definidas por conveniencia por los taxónomos. No supone procesos y mecanismos por los que ocurre la especiación.

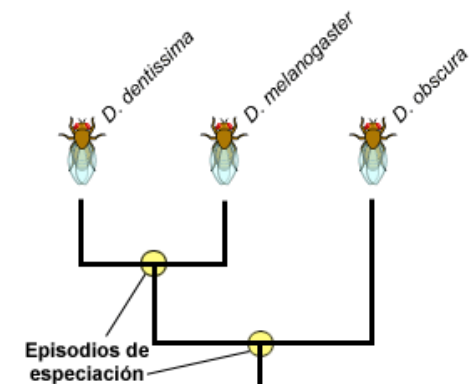


## Concepto biológico de especie (Mayr 1942)

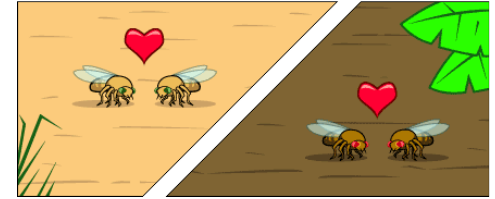
Las especies son grupos de poblaciones naturales formadas por organismos real o potencialmente capaces de entrecruzarse, y que están aislados reproductivamente de otros grupos similares. Enfatiza los mecanismos por los que ocurre la especiación.



**Concepto filogenético: grupo irreductible (basal) de organismos** que es diagnosticablemente diferente de otros grupos, dentro del cual hay un patrón de ancestro y descendencia. El grupo monofilético más pequeño con ascendencia común. Enfatiza el resultado de la especiación.



# Concepto biológico de especie (CBE)



Define a las especies en términos del entrecruzamiento (para organismos de reproducción sexual).

**Las especies son grupos de poblaciones naturales formadas por organismos real o potencialmente capaces de entrecruzarse, y que están aislados reproductivamente, de otros grupos de igual carácter.**

Es el concepto más aceptado entre los biólogos.

CBE describe una **unidad de evolución**.



No importa la diferencia física entre dos individuos de una población ellos son o pueden ser parte de una historia evolutiva común, debido al intercambio de genes. “En la apariencia no está la especie, en las consecuencias del apareamiento sí”.

El entrecruzamiento es impedido por los **mecanismos de aislamiento reproductivo**, un punto clave del concepto.

# Concepto biológico de especie (CBE)

Especiación = Evolución del aislamiento reproductivo

## Mecanismos de aislamiento

### A) Precigóticos (impiden unión de gametos)

1. Aislamiento temporal o de hábitat
2. Aislamiento etológico
3. Aislamiento mecánico

**Precopulatorios**

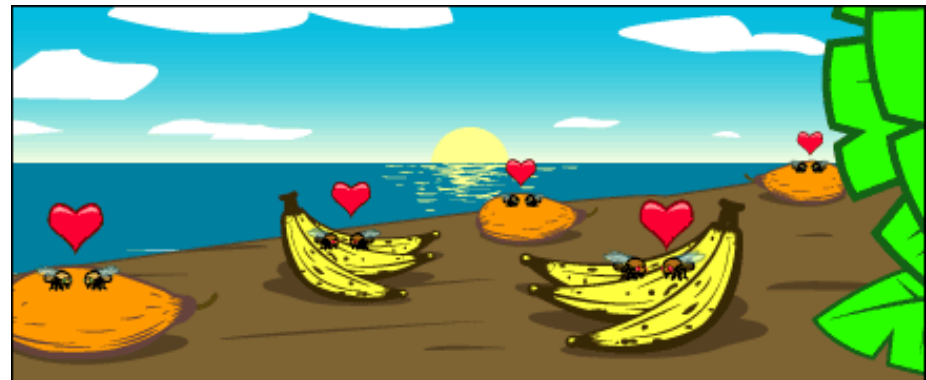
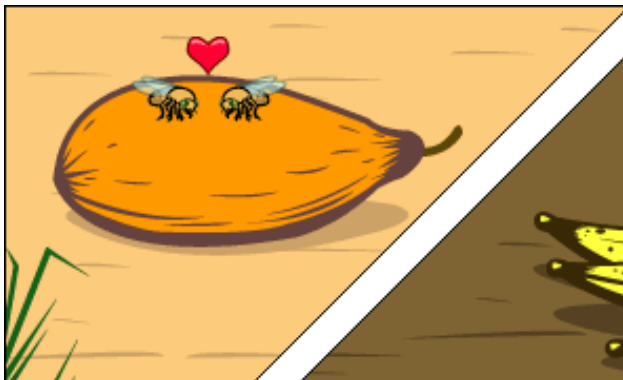
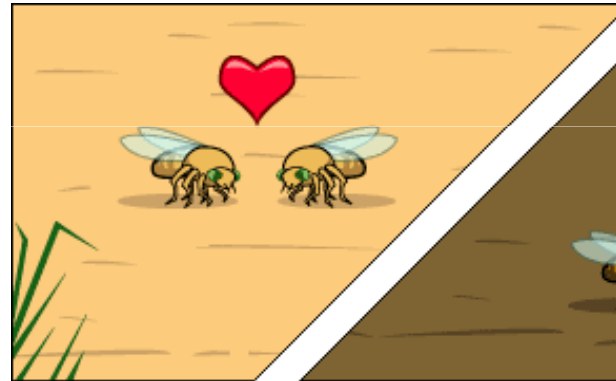
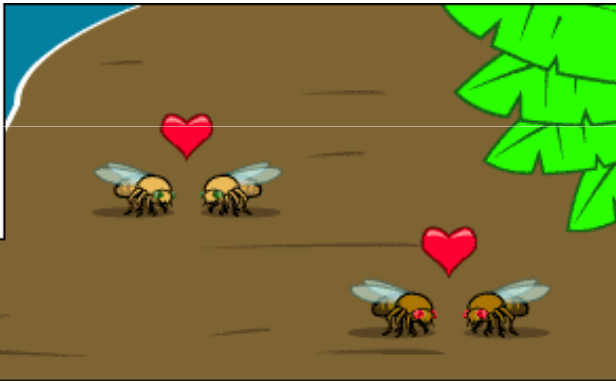
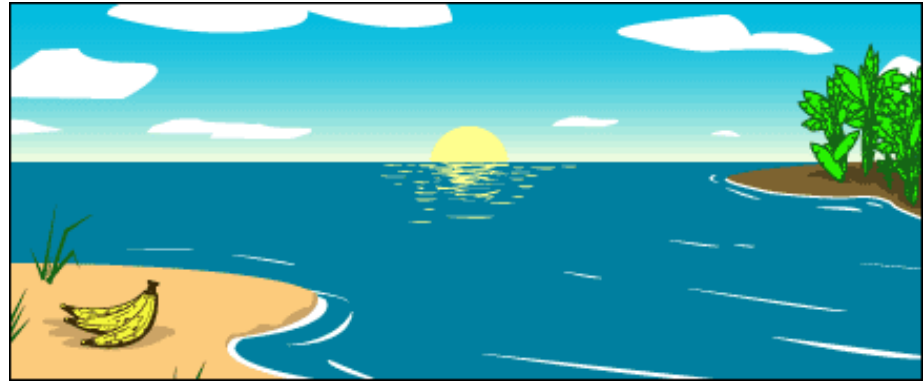
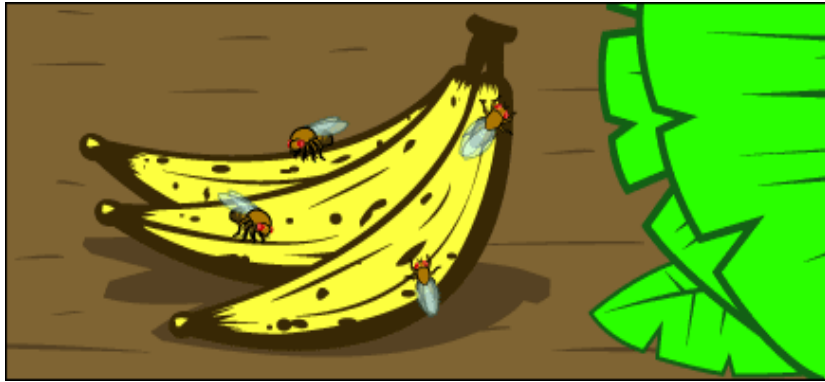
4. Incompatibilidad gamética

### B) Postcigóticos (esterilidad / inviabilidad en el híbrido)

1. Inviabilidad del híbrido
2. Esterilidad del híbrido

**Postcopulatorios**

# Aislamiento precigótico (y precopulatorio) ecológico



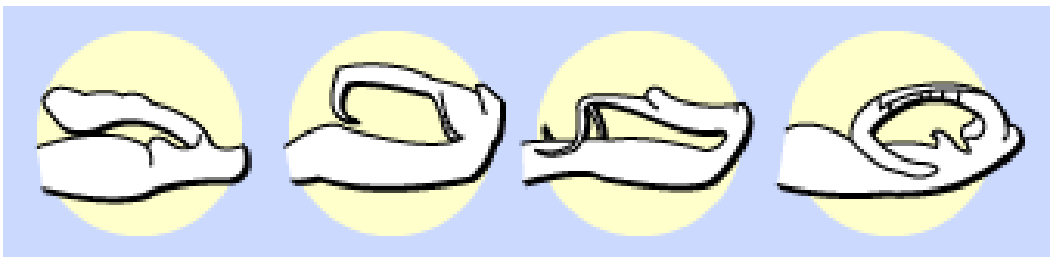
# Aislamiento precigótico (y precopulatorio) etológico

Se manifiesta en el cortejo

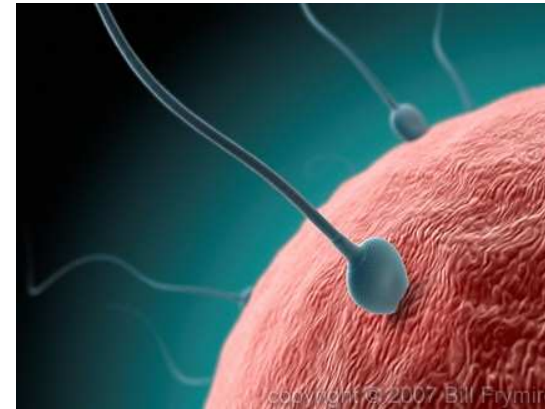
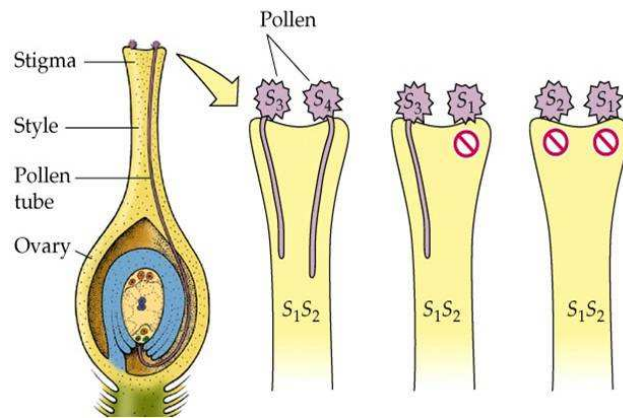




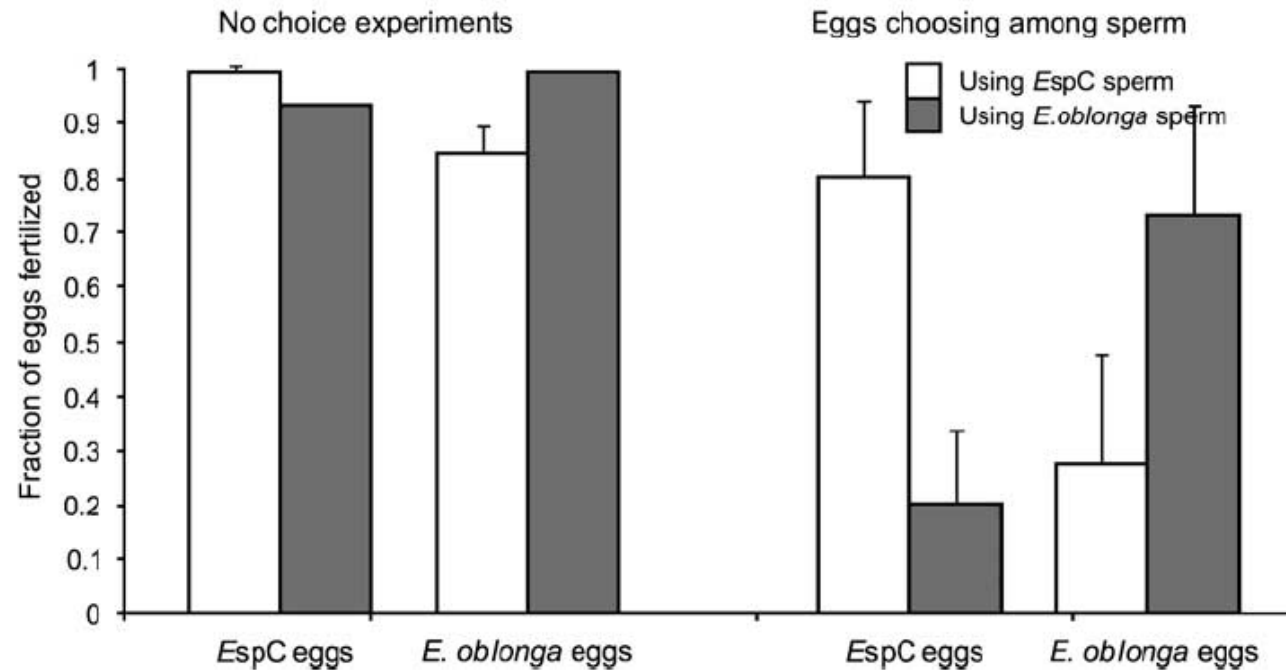
# Aislamiento precigótico (y precopulatorio) mecánico



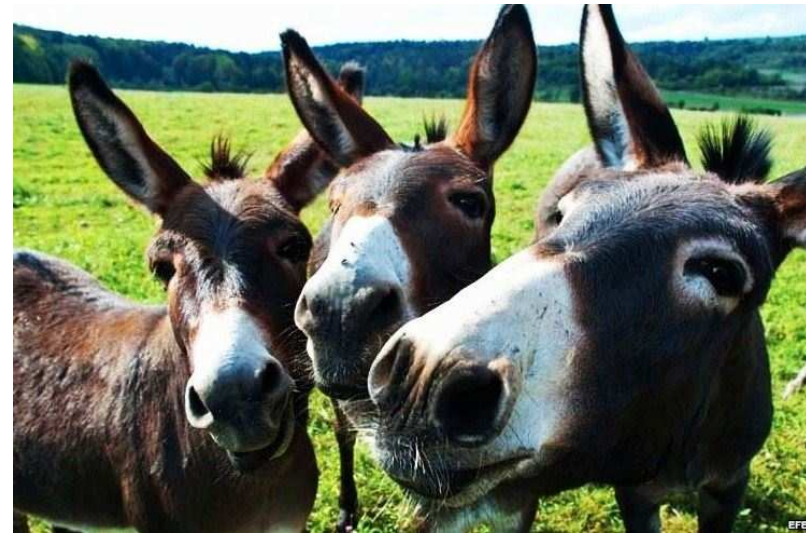
# Incompatibilidad gamética



Fertilization between sea urchins species:



## Postcigóticos: Inviabilidad y esterilidad de los híbridos

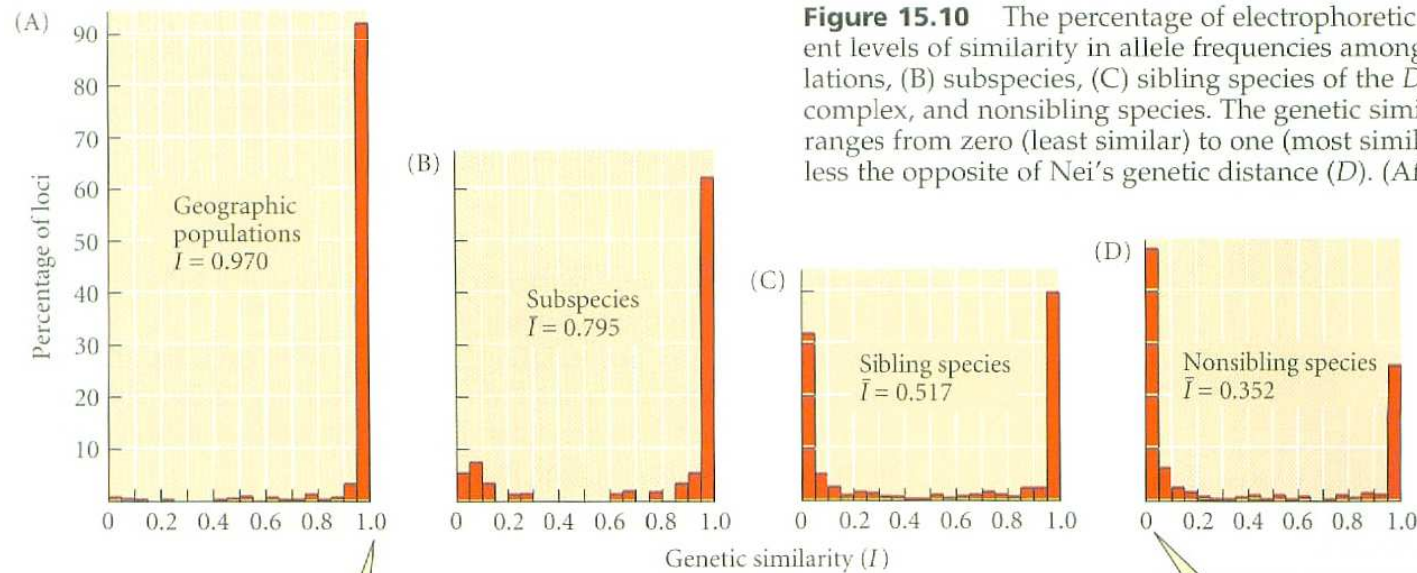


## Diagnosticando especies (CBE)

Las especies se definen por aislamiento reproductivo pero no se mide directamente el aislamiento para diagnosticar especies.

Pruebas de entrecruzamiento (asimétricas)

Las especies NO se definen por diferencias morfológicas pero los caracteres fenotípicos suelen usarse como diagnósticos.

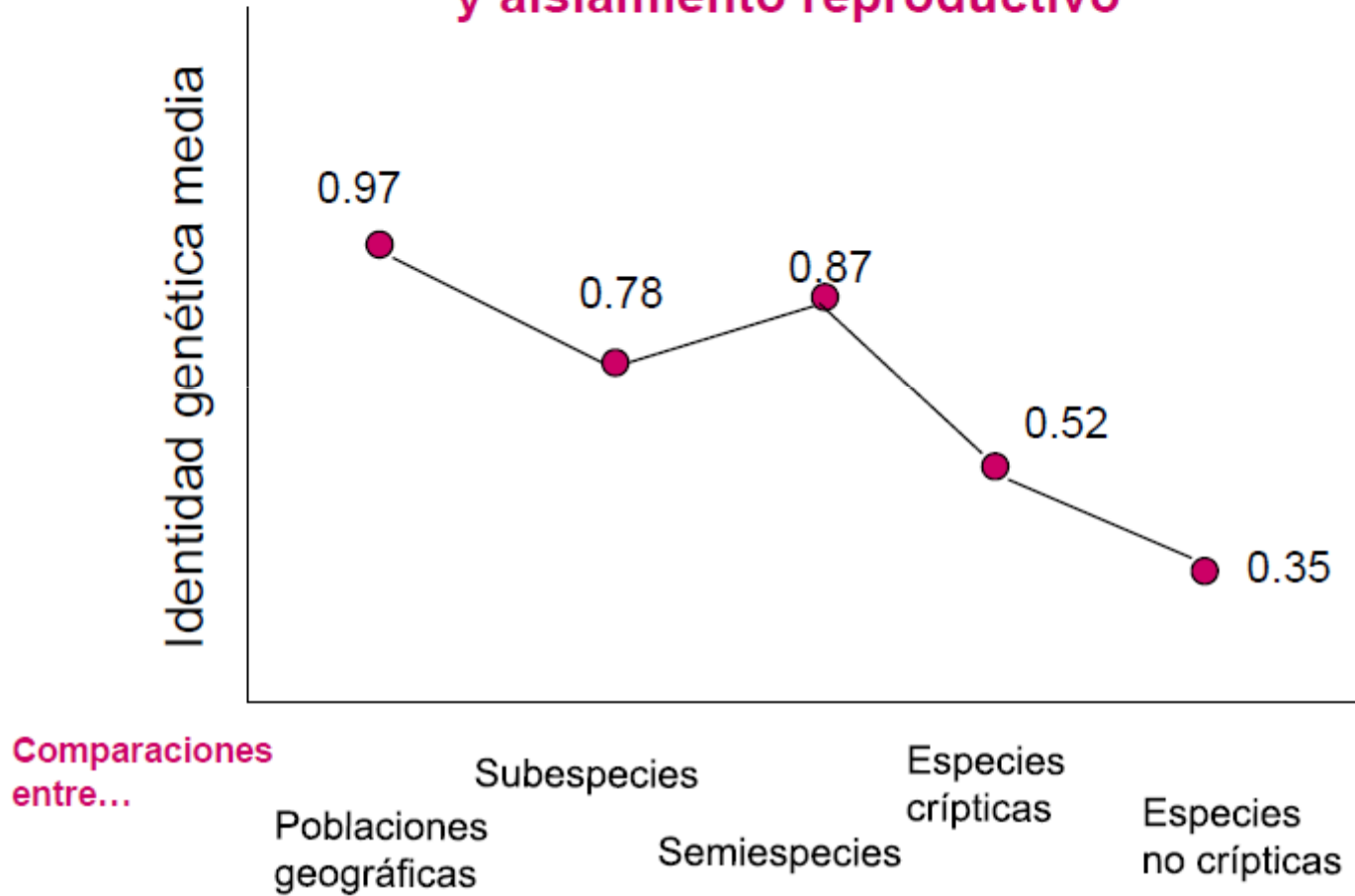


**Figure 15.10** The percentage of electrophoretic loci that exhibit different levels of similarity in allele frequencies among (A) geographic populations, (B) subspecies, (C) sibling species of the *Drosophila willistoni* complex, and nonsibling species. The genetic similarity index (Nei's  $I$ ) ranges from zero (least similar) to one (most similar). Nei's  $I$  is more or less the opposite of Nei's genetic distance ( $D$ ). (After Ayala et al. 1974.)

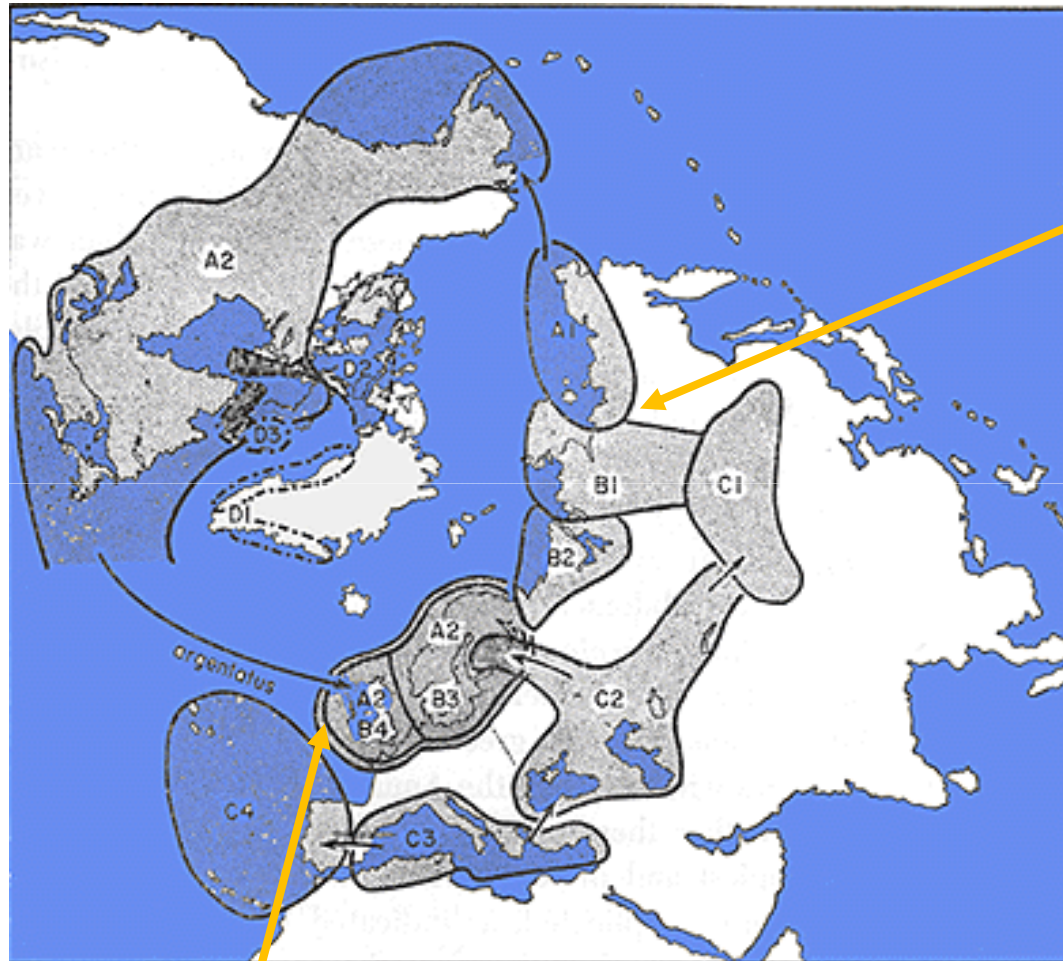
At most loci, conspecific populations have similar allele frequencies.

Nonsibling species are fixed for different alleles at a higher percentage of loci than subspecies or sibling species.

## Relación media entre divergencia genética y aislamiento reproductivo



# Aislamiento reproductivo como subproducto de la divergencia



hibridización

A. *Larus argentatus*

B. *Larus fuscus*



*Larus argentatus*

aislamiento reproductivo

# Especie y Especiación

La formación de especies es un proceso poblacional, pero sus consecuencias incluyen, al menos como posibilidad, la aparición de individualidad a un nivel superior al de los organismos.

Para que ocurra especiación tiene que haber interrupción del flujo génico.

Según el CBE la especiación es la evolución de las barreras biológicas del flujo génico (mecanismos de aislamiento reproductivo).

Barreras pre y postcigóticas. Ejemplos e implicancias.

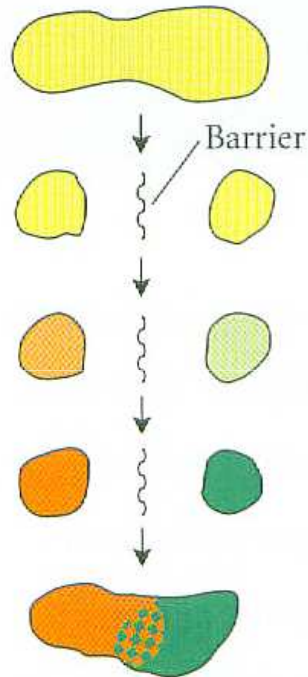
A mayor diferenciación entre poblaciones, mayor divergencia fenotípica y genética. Estas diferencias son comúnmente usadas para diagnosticar especies y podrían indicar o sugerir barreras de aislamiento reproductivo.

¿Cómo la diferenciación gradual por microevolución puede llevar al aislamiento reproductivo y la especiación?

El ordenamiento espacial de las poblaciones y especies pueden dar indicios de los procesos de especiación. Ejemplo, especies en anillo.

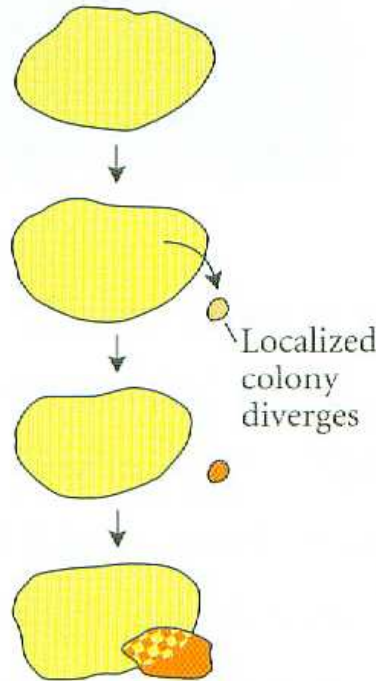
# Tipos de especiación - Gradual

(A) Allopatric speciation by vicariance



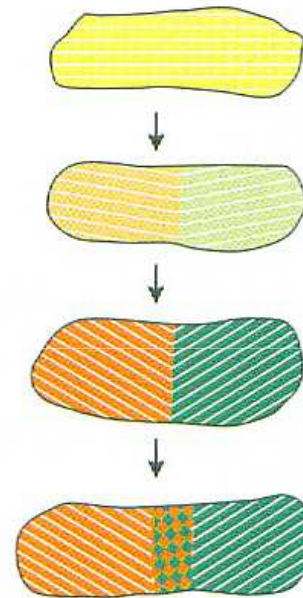
Barrier removed or new species disperse over it, re-establishing sympatry

(B) Peripatric speciation (founder effect)



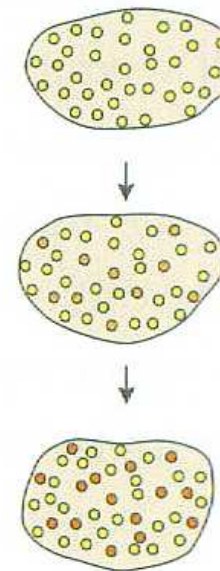
Range expansion re-establishes sympatry

(C) Parapatric speciation



Range expansion leads to sympatry

(D) Sympatric speciation



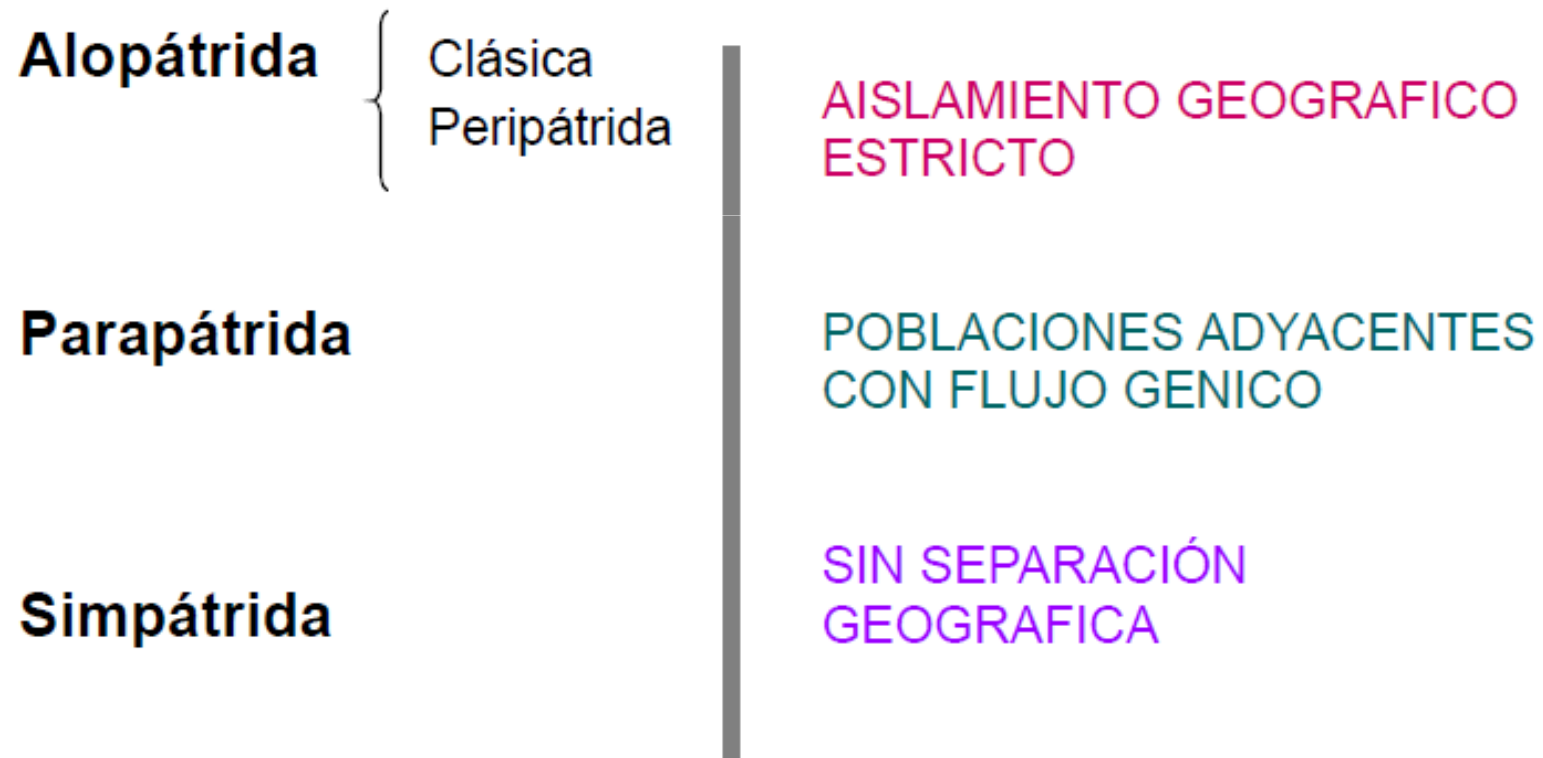
Genetic differences result in reproductive isolation

Divergent selection, even at a narrow environmental discontinuity, may oppose gene flow and result in reproductive isolation.



## Tipos de especiación - Gradual

Clasificación tradicional de los modos de especiación gradual, de acuerdo al rol del aislamiento geográfico:

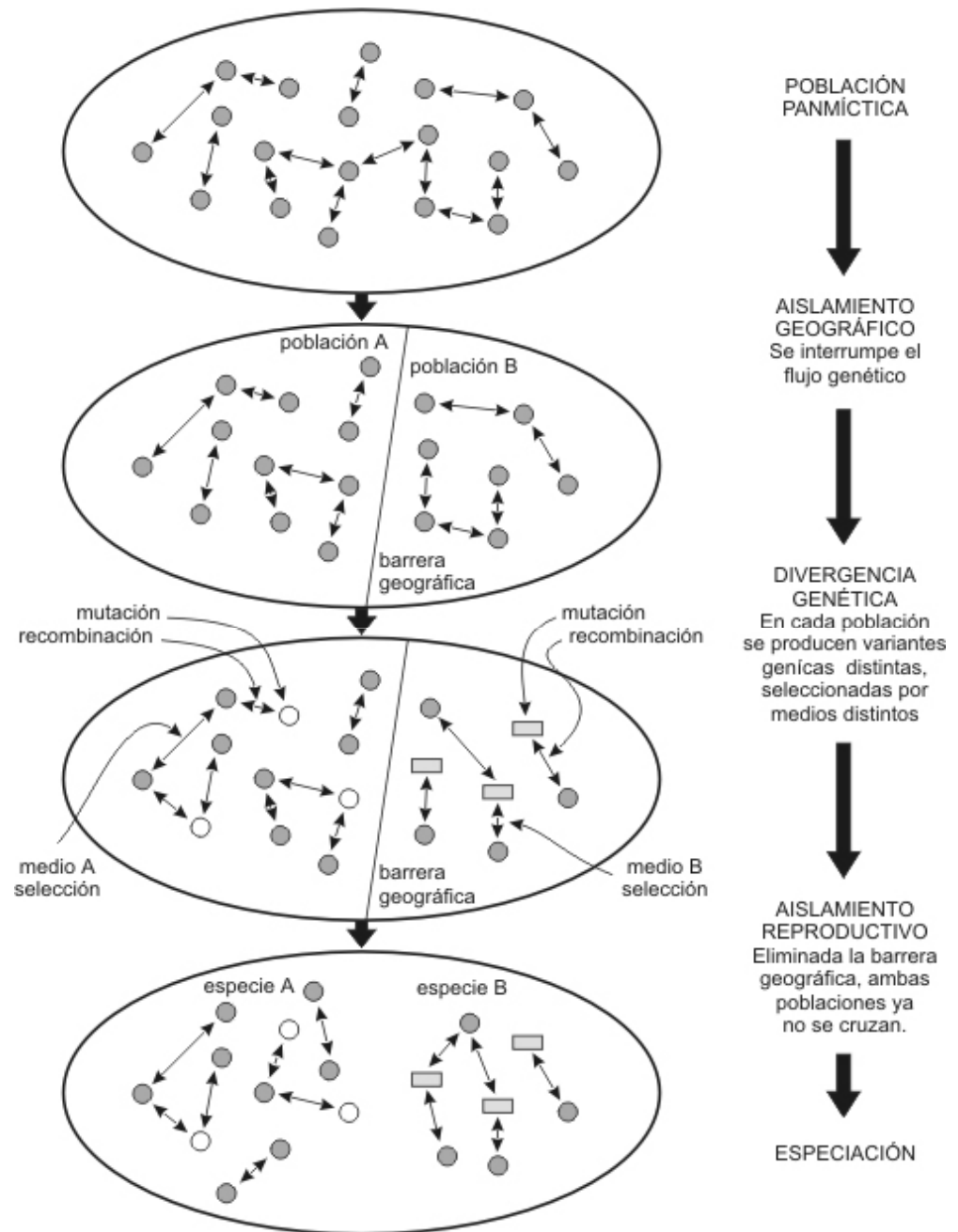


# Especiación alopátrica

Müller (1940) y Mayr (1963): la especiación es la “evolución del aislamiento reproductivo como subproducto de cambios genéticos que ocurren por otras razones”.

Proceso de especiación alopátrica:

1. Formación de una barrera geográfica que impida el intercambio genético entre subpoblaciones.
2. Diferenciación lenta y gradual en aislamiento.
3. Diferencias genéticas generadas llevan al aislamiento reproductivo, generalmente postcigótico.
4. Refuerzo: mecanismo de aislamiento precigótico favorecido por la selección una vez que hay contacto secundario entre especies en formación.



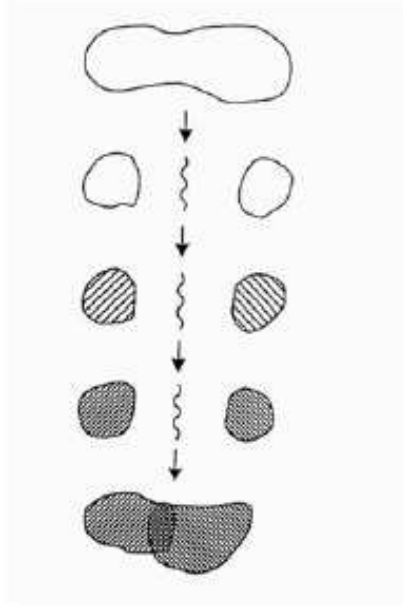


## Especiación alopátrica

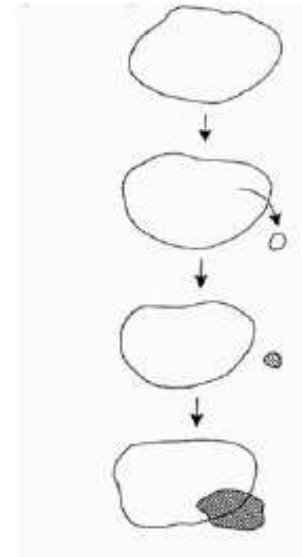
Mayr (1942):

“Una nueva especie se desarrolla si una población que ha quedado geográficamente aislada de la especie parental adquiere durante ese período caracteres que promueven o garantizan el aislamiento reproductivo cuando las barreras externas desaparecan”

Alopátrica clásica o vicariante



Peripátrica



# Especiación alopátrica

## Resultados experimentales

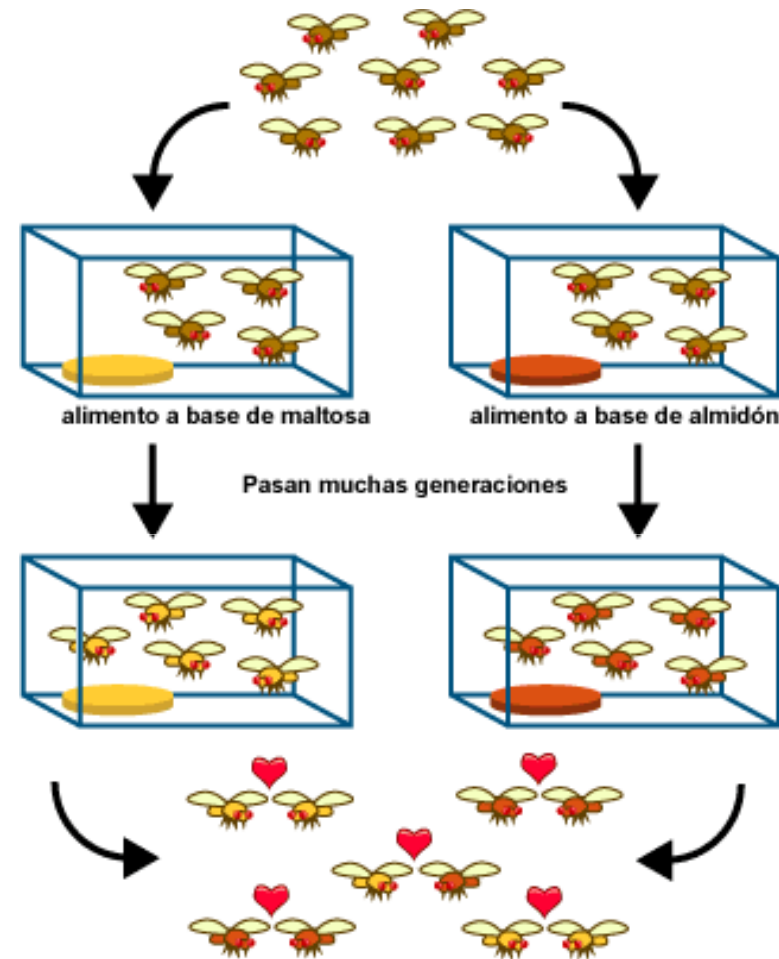
Diana Dodd (1989)

*D. pseudoobscura*

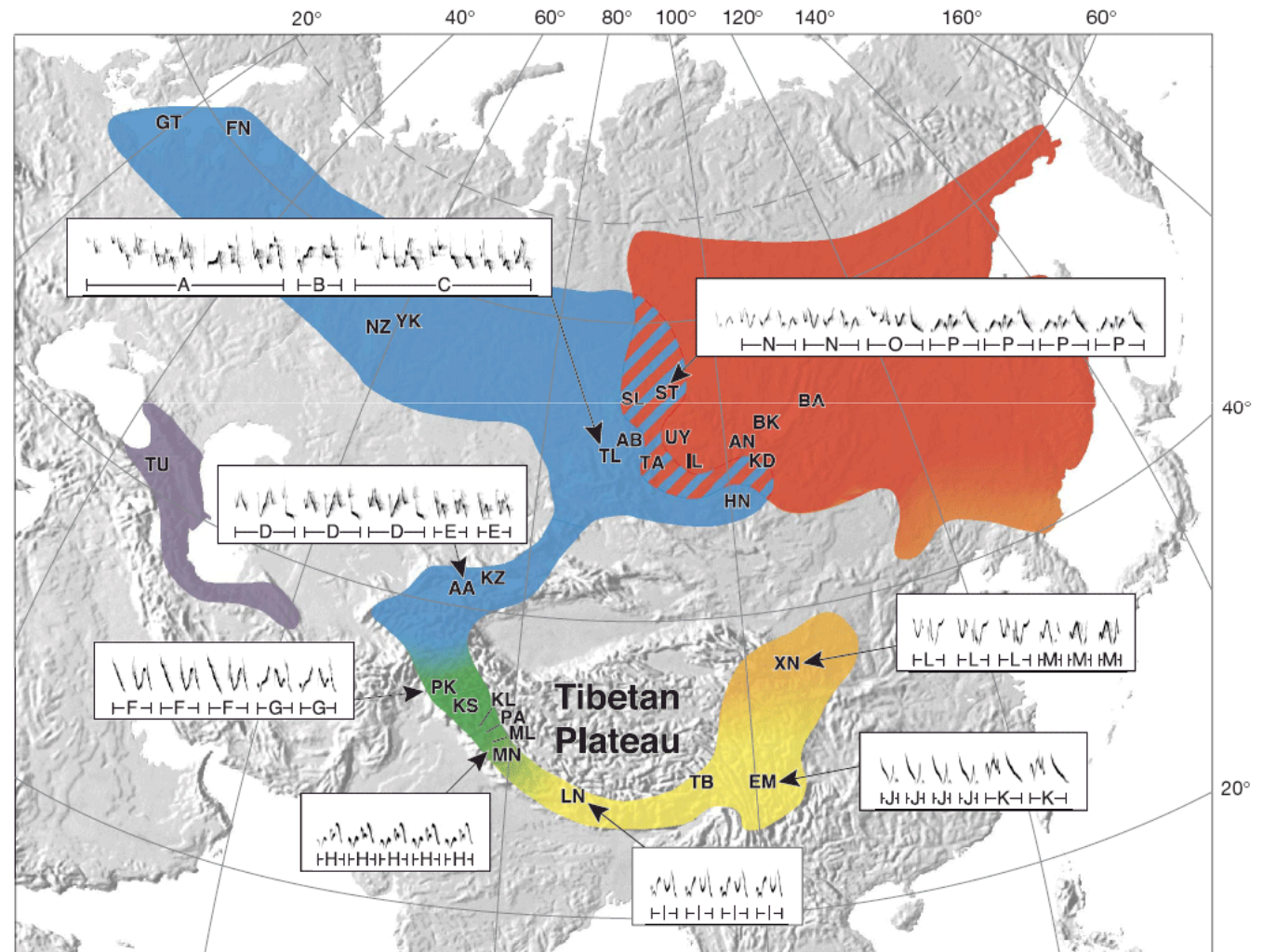
Una misma población fue dividida y cada subpoblación fue alimentada con una dieta basada en almidón y la otra en maltosa.

Después de muchas generaciones, se había producido cierto aislamiento reproductivo como consecuencia del aislamiento geográfico y la selección en los distintos ambientes.

Es probable que la selección para la utilización de diferentes fuentes de alimento afectase también a los genes implicados en el comportamiento reproductor.

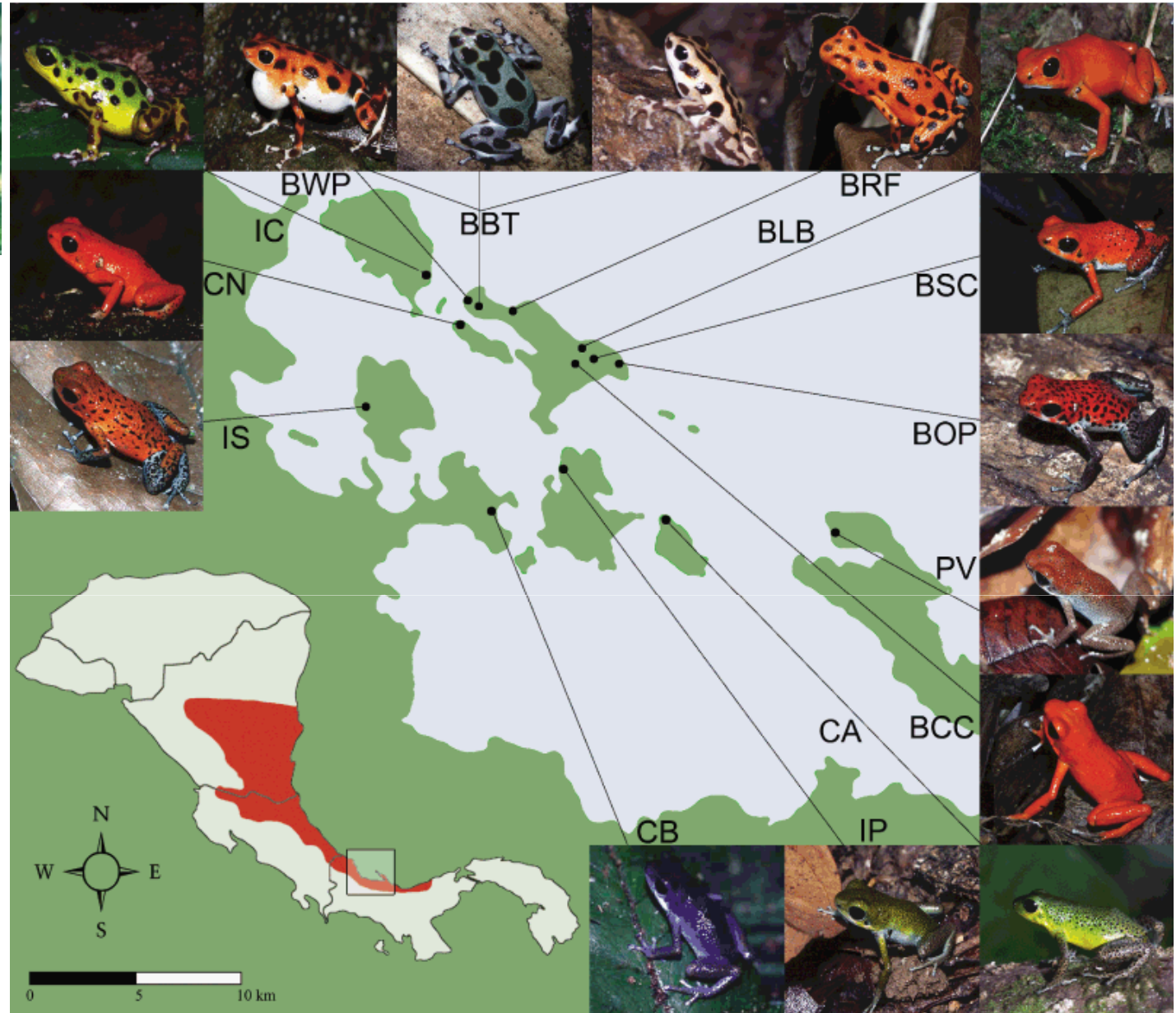


# Mosquitero troquiloide *Phylloscopus trochiloides*





*Dendrobates pumilio*



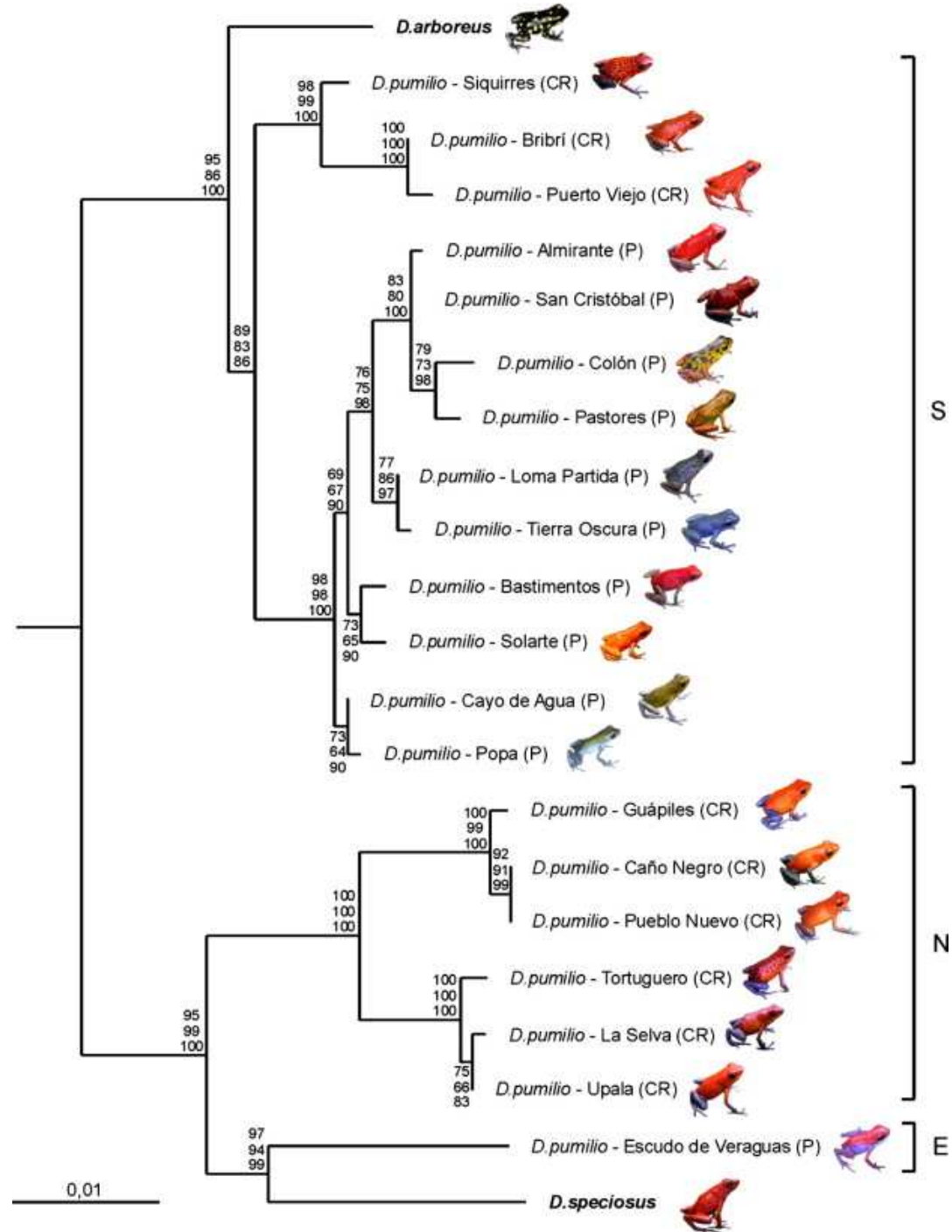
Distribución parcial y patrones de coloración de *Dendrobates pumilio*. Se distribuye por Nicaragua, Costa Rica y Panamá y como podemos observar, su coloración cambia muchísimo de una población a otra.

# *Dendrobates pumilio*

Grupo monofilético

Tres grupos bien distinguibles genética y geográficamente.

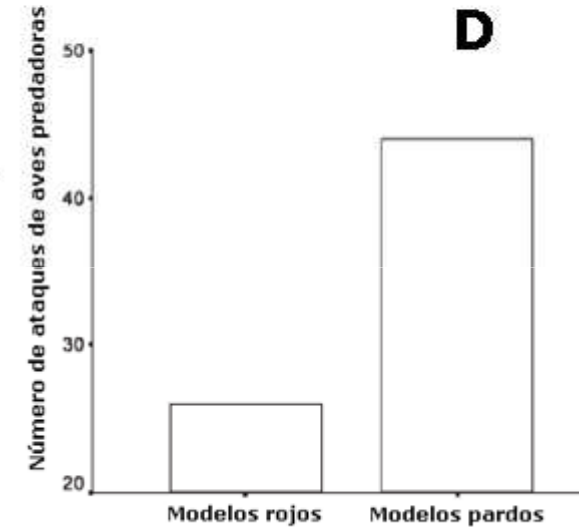
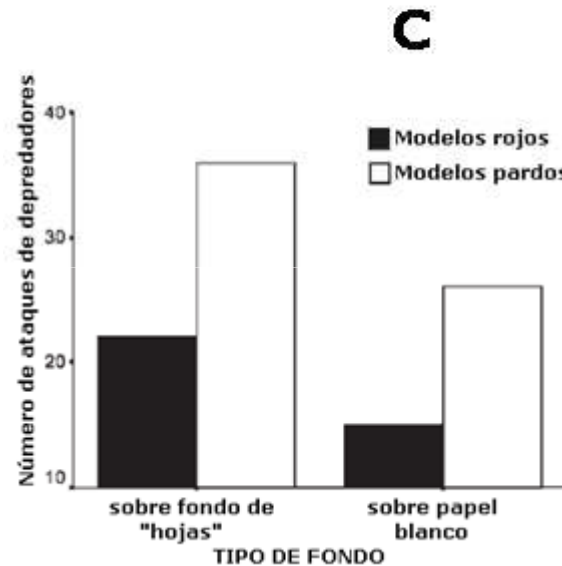
Se sugiere que podrían ser consideradas 3 especies diferentes.



La coloración es un carácter bajo control genético y del que depende la supervivencia y reproducción.

La coloración marca la diferencia entre ser o no ser atacado por los depredadores (aves).

El color de los machos también incidiría en la elección de las hembras. Las hembras tienden a aparearse preferentemente con machos del mismo color.



El aislamiento geográfico, conducido de forma acelerada por la Selección Sexual, a medio o incluso corto plazo (entre 6.000 y 10.000 años) es capaz de generar una extraordinaria diversidad en una sola especie. Generando poblaciones que están en pleno camino, asegurado gracias al establecimiento de tales barreras pre-reproductoras, de convertirse en especies totalmente independientes.



## Especiación alopátrica clásica

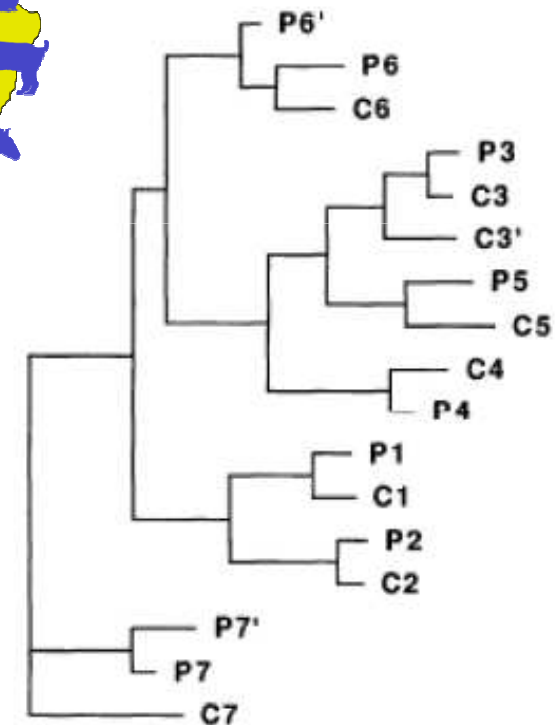
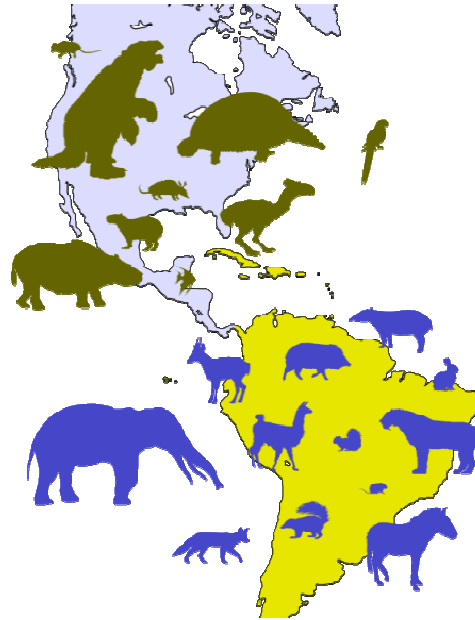
Istmo de Panamá se cerró hace 3 millones de años.

Knowlton et al. 1993  
Filogenia de especies de camarones (Altheus) a ambos lados:

Pares de especies hermanas a cada lado del istmo.

Experimentos de cortejo:  
Menos afinidad para reproducirse en pares de especies con más divergencia genética.

Pares de especies con más divergencia son especies de aguas más profundas.

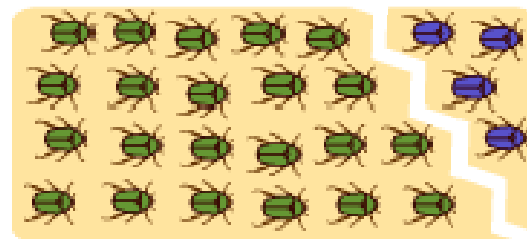
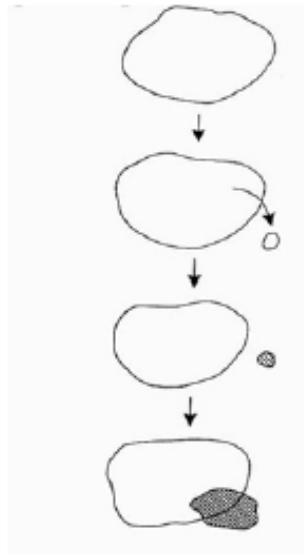


P: Pacífico, C: Caribe

# Especiación peripátrica

Una nueva población periférica pequeña derivada de una parental más distribuida diverge y adquiere aislamiento reproductivo.

La adaptación (SN) puede ser el desencadenante de la divergencia, pero al tratarse de poblaciones pequeñas, los factores estocásticos (deriva génica) pueden tener mayor importancia.



## *Zosterops lateralis* en Oceanía

La diversidad de alelos decrece en sucesivas colonizaciones.

Las poblaciones divergen entre el continente y las islas y entre islas.

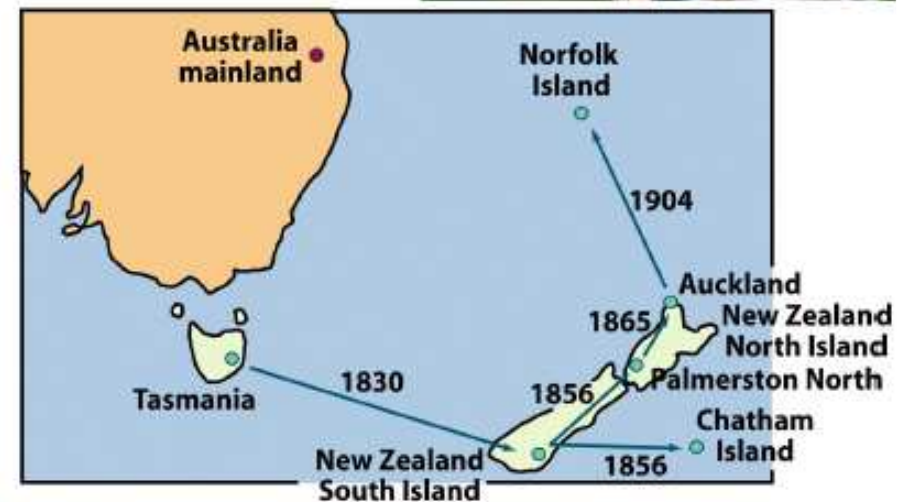
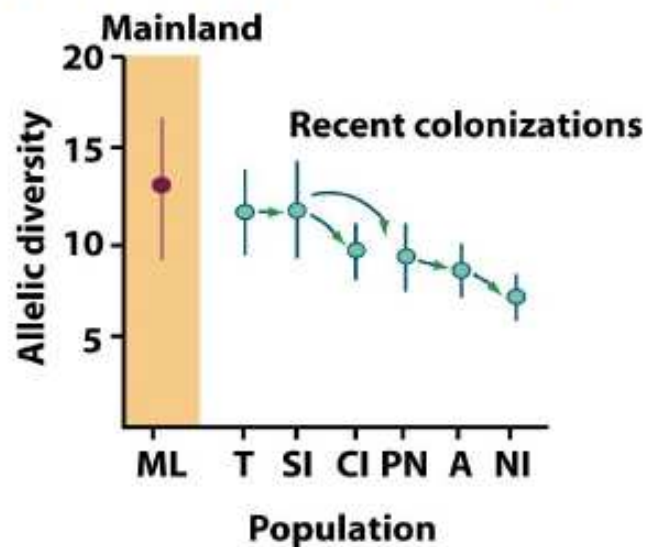
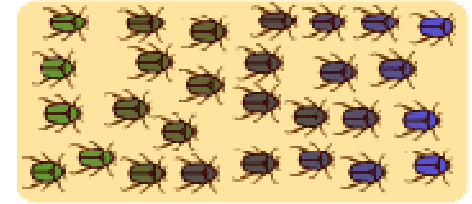


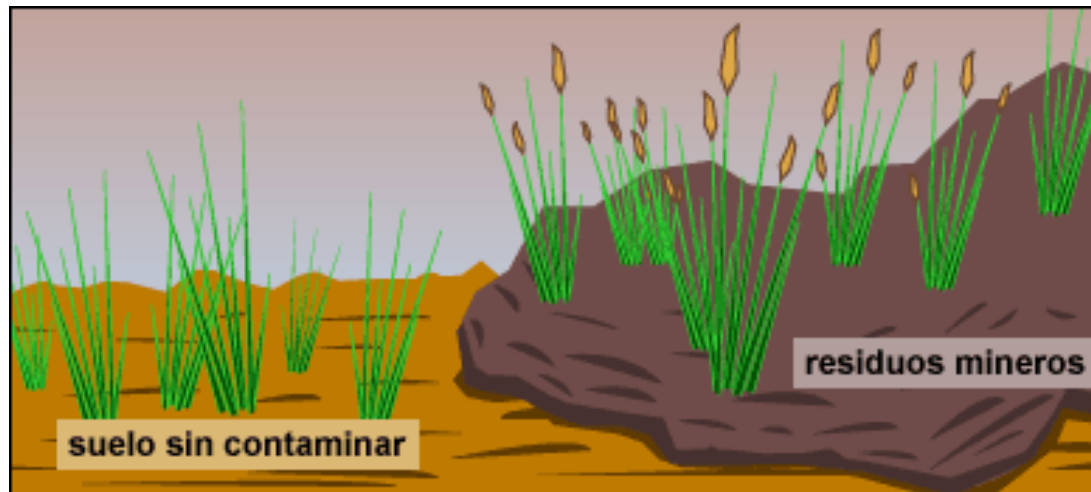
Figure 7-15b: Evolutionary Analysis, 4/e  
© 2007 Pearson Education, Inc.

# Especiación parapátrica



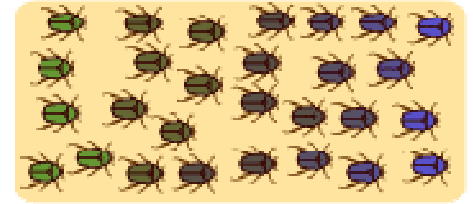
La especiación se produce sin una separación geográfica completa de las poblaciones.  
No hay una barrera externa al flujo génico.

1. La población se expande a una zona contigua donde el ambiente es diferente y se selecciona un morfo alternativo .
2. La selección favorece diferentes óptimos a ambos lados.
3. Se origina una clina abrupta.
4. Si la diferenciación adaptativa es suficiente la zona de contacto se convierte en una zona híbrida o zona de tensión .
5. Si los híbridos tienen menor fitness entonces la selección natural puede reforzar el aislamiento reproductivo .



Gramínea *Anthoxanthum odoratum*

# Especiación parapátrica



En teoría la especiación parapátrica es, desde el punto de vista teórico, correcta/plausible.

Pero es difícil establecer si dos especies modernas con distribución parapátrica han evolucionado en parapatría o pasaron por una fase de alopatría.

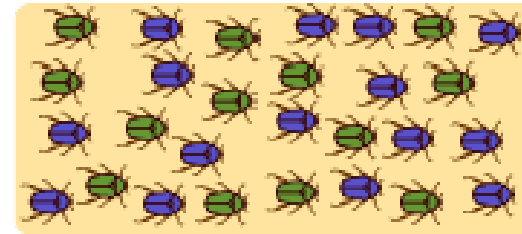
Hay muy pocos ejemplos claros y mucho debate.

# Especiación simpátrica

A diferencia de los tipos anteriores, la especiación simpátrica **no requiere una distancia geográfica a gran escala para reducir el flujo génico** entre partes de la población.

¿Cómo podría reducirse el flujo génico y producirse la especiación en una población que se aparea al azar?

**Tipos propuestos:**



Especiación por **Poliploidía**

Especiación por **Selección sexual**

Especiación **Ecológica**

**Cíclidos de los cráteres  
de Camerún**  
(Schliewen et al. 1994)



# Especiación simpátrica

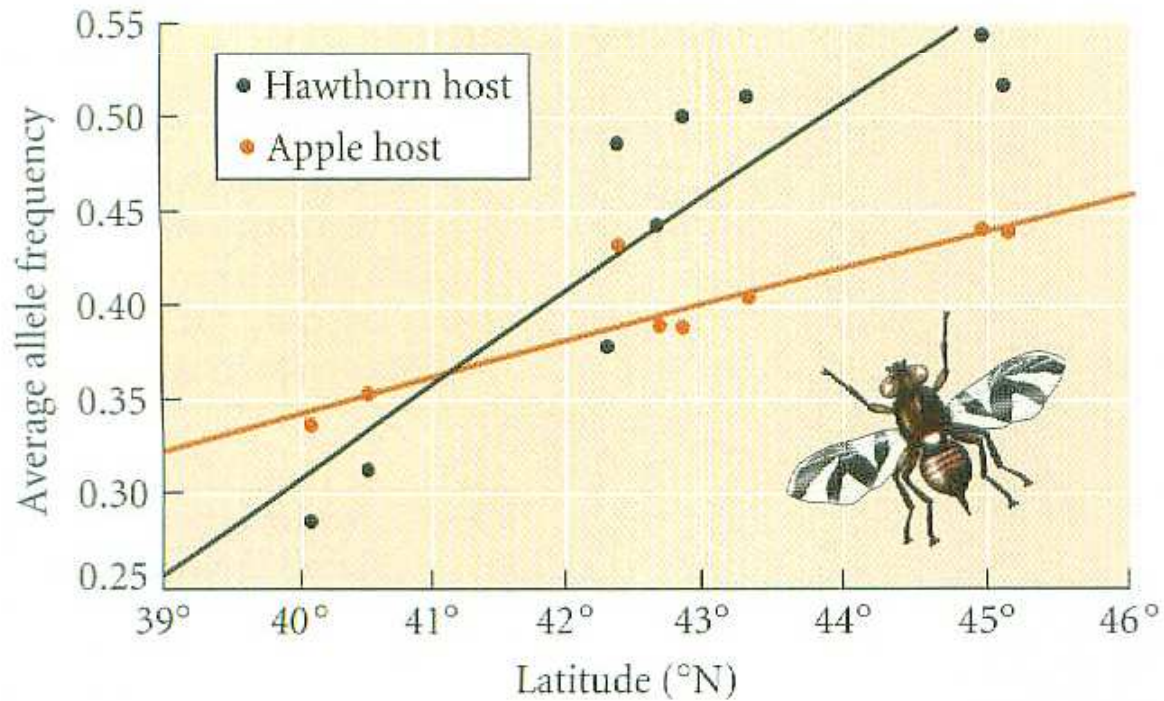
Mosca de la fruta *Rhagoletis pomonella*



manzano



espino





# Micro y Macroevolución

## Posturas:

Los procesos que producen la diferenciación de una población no se distinguen cualitativamente de aquellos que acaban produciendo especies (son los mismos!). La macroevolución no sería más que una microevolución continuada y las grandes diferencias entre taxones de alto rango el resultado de infinitud de “pequeños” cambios acumulados a lo largo de largos períodos de tiempo.

Los mecanismos que rigen una y otra no tienen porqué ser similares y existirían explicaciones alternativas a la selección gradual, como la simbiogénesis o las formulaciones más duras del **equilibrio puntuado**.

# Controversias

**¿La macroevolución puede reducirse a la microevolución?**

**Patrones y procesos**

**Patrones (ritmo evolutivo): ¿La evolución es gradual?**

**Procesos (modos/mecanismos): ¿Puede la especiación explicarse por la actuación a lo largo de grandes periodos de tiempo de la SN y la DG o se requieren procesos de cambio no contemplados por la Teoría Sintética? ¿Existe o no desacoplamiento entre macro y microevolución?**

# Equilibrio puntuado o intermitente

Niles Eldredge y Stephen Jay Gould (1972)

Equilibrios puntuados: una alternativa al gradualismo filético?

- Problema: explicar la persistencia de especies aparentemente invariables por millones de años en el registro fósil.
- Punto de quiebre: el ritmo evolutivo y los modos de especiación
- Propuesta: pensar en la especie como unidad de Evolución.
- Extensión del darwinismo a otro nivel jerárquico: el de las Especies.

# **Equilibrio puntuado o intermitente**

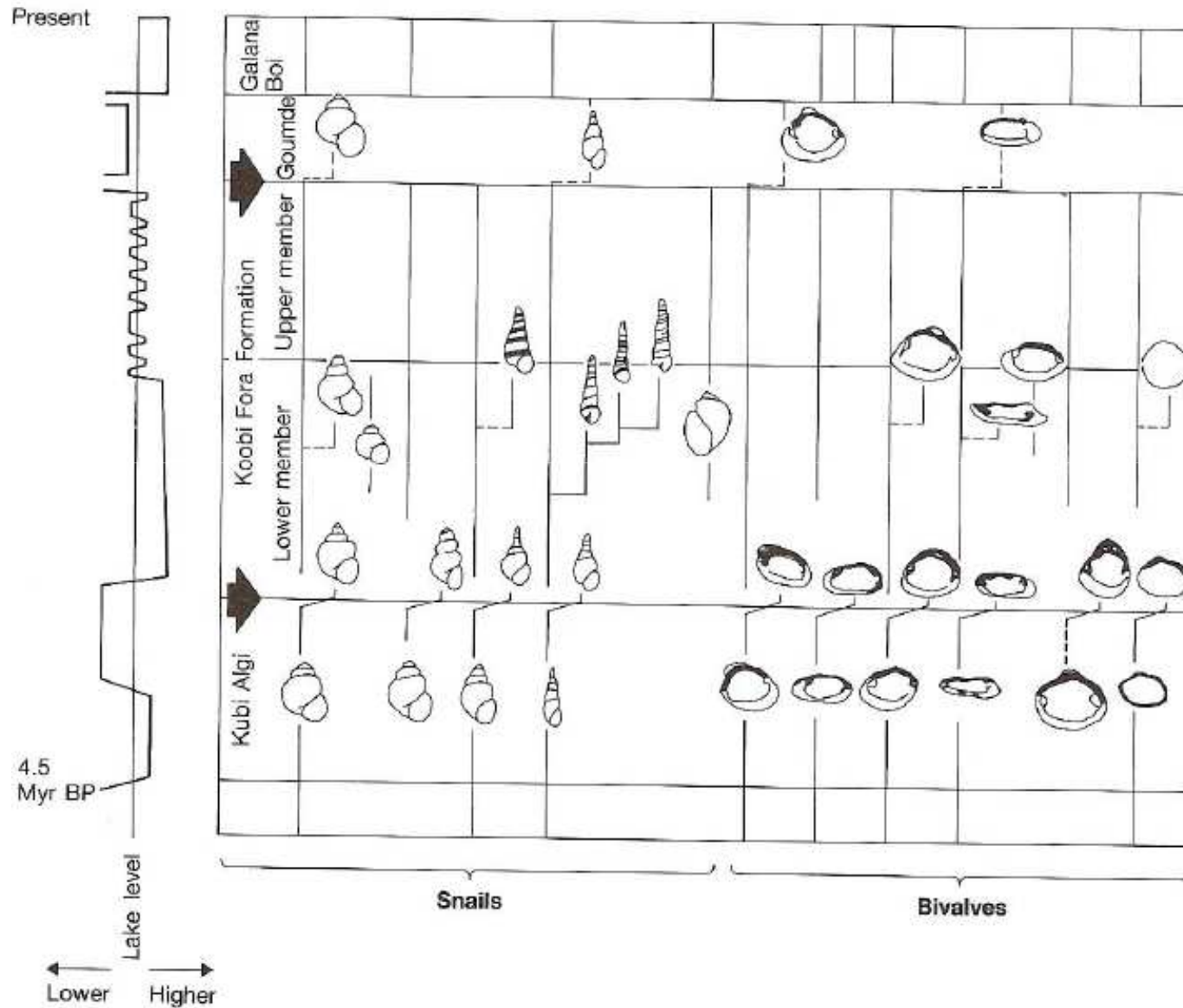
Niles Eldredge y Stephen Jay Gould (1972)

## **Observación paleontológica:**

En el registro fósil las especies aparecen bruscamente y luego persisten virtualmente incambiadas durante largos períodos de tiempo.

Contradicción aparente con la visión neodarwinista, según la cual, si el registro fósil fuese perfecto, la transición gradual entre las especies se vería reflejada en las series fósiles.

# Caracoles del lago Turkana durante el Plioceno y Pleistoceno



# Ejemplos de estasis en el registro fósil



Figure 16-181 Evolutionary Analysis, 4/e



Figure 16-180 Evolutionary Analysis, 4/e

Bacterias que forman estromatolitos  
1.800mya



Figure 16-174 Evolutionary Analysis, 4/e  
© 2007 Pearson Prentice Hall, Inc.



Figure 16-175 Evolutionary Analysis, 4/e  
© 2007 Pearson Prentice Hall, Inc.

*Ginkgo biloba*  
40mya



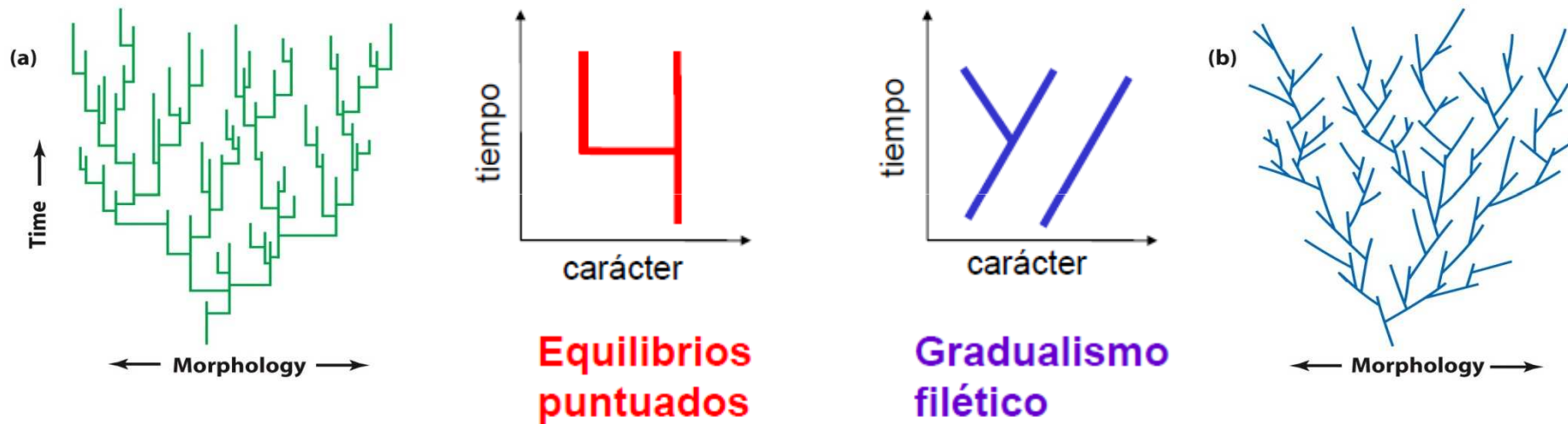
Cangrejo cacerola  
150 mya

# Equilibrio puntuado o intermitente

Niles Eldredge y Stephen Jay Gould (1972)

Ritmo al que evolucionan las especies

**Estasis:** largos períodos sin cambios morfológicos aparentes seguidos de cambios abruptos (episódicos) con especiación (**puntuación**).



---

<b>Modo</b>	cladogénesis	anagénesis
<b>Ritmo</b>	puntuado	gradual

**Mecanismos:** selección de especies (versión fuerte)  
especiación peripátrica (moderada)

## **Nuestro conocimiento actual de la especiación:**

- proceso poblacional gradual (a escala poblacional), puede ser “rápido”, o aún “instantáneo”, a escala geológica
- la especiación rápida generalmente implica divergencia mediada por selección natural (incluyendo sexual)
- por lo general, la consolidación de un perfil diferencial de una especie nueva conlleva múltiples adaptaciones



## EN RESUMEN...

- El Equilibrio puntuado, intenta explicar el cambio macroevolutivo que surge de patrones del registro fósil.
- Plantea un desacoplamiento entre macro y microevolución, siendo la especiación el punto de quiebre.
- No descarta la SN, pero le asigna un papel menor, prácticamente nulo en la especiación.
- No hay evidencia suficiente para determinar importancia relativa.
- Su relevancia más bien radica en plantear la posibilidad de que la evolución ocurra a ritmos variables.
- Propone la selección de especies como mecanismo macroevolutivo.
- La selección de especies no ha podido ser demostrada en la práctica y carece de fundamento teórico.
- No hay que invocar necesariamente la selección de especies para explicar una tendencia macroevolutiva; la misma puede ser simplemente producto del azar, o deberse a efectos de otros niveles inferiores o superiores.

**“Sin especiación, no habría diversificación del mundo orgánico, ni radiación adaptativa, y habría muy poco avance evolutivo. La especie, por tanto, es la piedra fundamental de la evolución.”**

**Mayr, 1963. *Animal species and evolution.***