

**Curso de Evolución 2022**

**Facultad de Ciencias**

**Montevideo, Uruguay**

<http://evolucion.fcien.edu.uy/>

<http://eva.fcien.udelar.edu.uy/>



11. Concepto biológico de especie. Críticas y alternativas: conceptos filogenético, de reconocimiento, y de cohesión.

12. La teoría sintética y la especiación: los aportes de Mayr y Dobzhansky. Mecanismos de aislamiento y reconocimiento específico. Evolución de los mecanismos de aislamiento y la hipótesis del refuerzo.

## 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)
  - estructura poblacional (local, geográfica)
  - flujo génico
  - selección natural no sexual y sexual
  - otros procesos de génesis de diversidad a nivel genómico: cambios en regiones regulatorias, duplicación/delección de genes y fragmentos del genóma
- 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.

## Conceptos de especie / especiación

- La realidad de las especies es clave para la macroevolución.
- La especie es un concepto clave en 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.

## Esencialismo

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

## Nominalismo

Las especies son unidades arbitrarias definidas por conveniencia por los taxónomos. Existen los individuos, pero no la especies.

Uno de los puntos de quiebre de Darwin fue la ruptura con el esencialismo.

Sin embargo, Darwin no fue nominalista.

**Visión clásica (teoría sintética) de la especiación:** la continuidad de la evolución lenta y gradual puede conducir a la formación de entidades discretas, que llamamos especies.

## Concepto biológico (de aislamiento): Mayr

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

**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 zoólogos.

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

En este marco...

**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

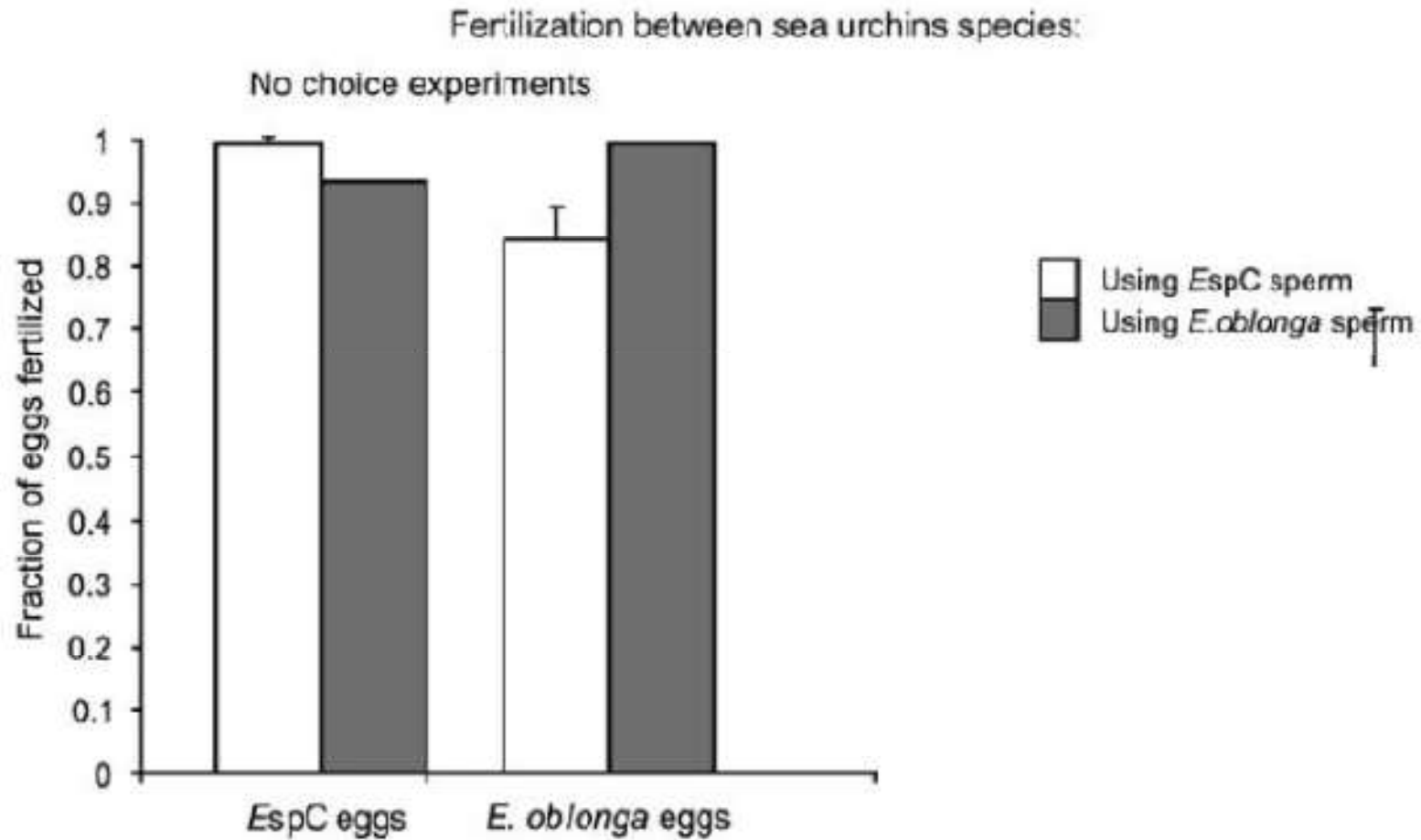
**Postcopulatorios**

## Aislamiento precigótico (y precopulatorio) etológico

Se manifiesta en el cortejo



Precigótico (y poscopulatorio):  
incompatibilidad (o al menos selectividad) gamética





## Aislamiento postcigótico: infertilidad del híbrido



Burro/a

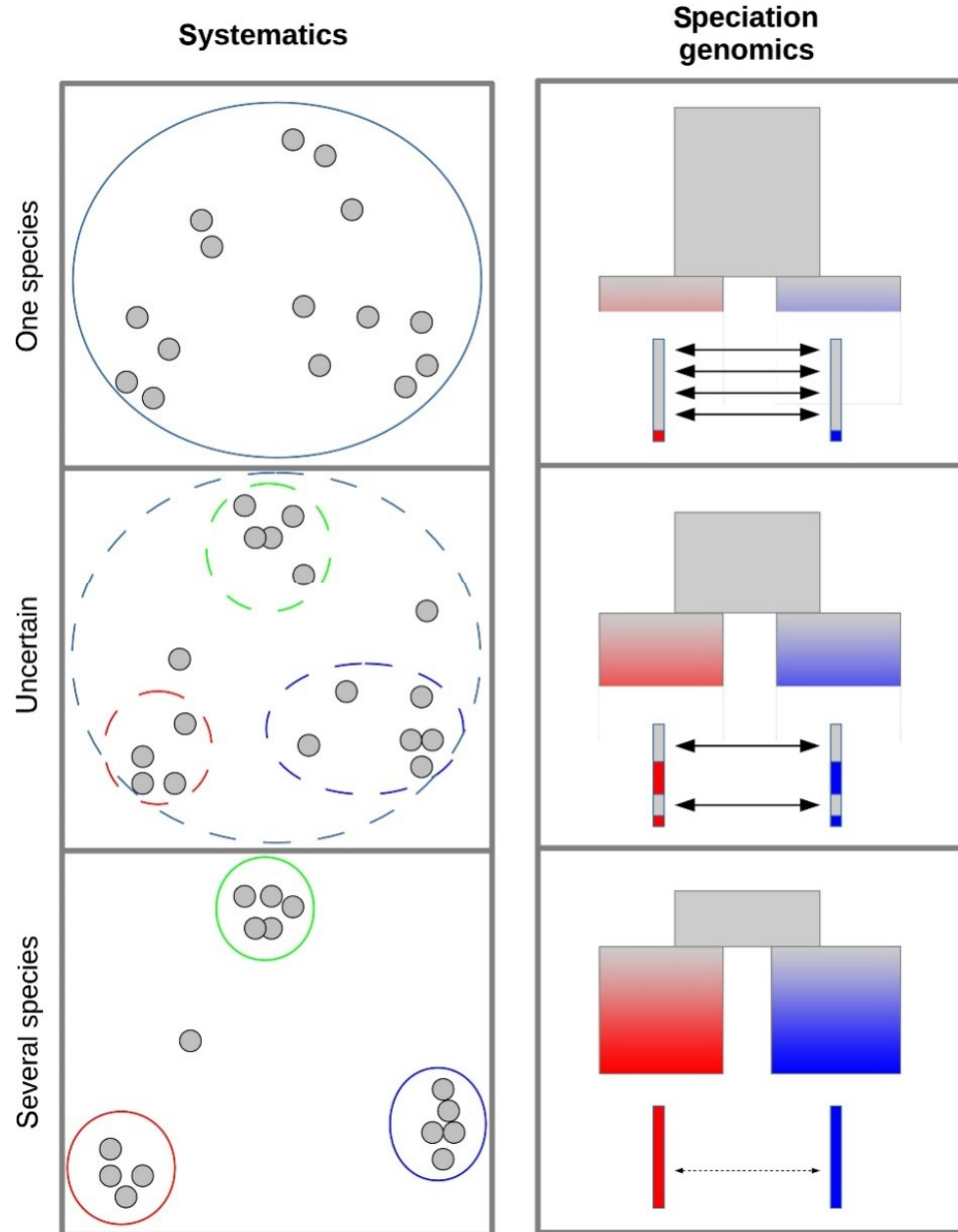


Caballo/yegua

Mula o burdéganos

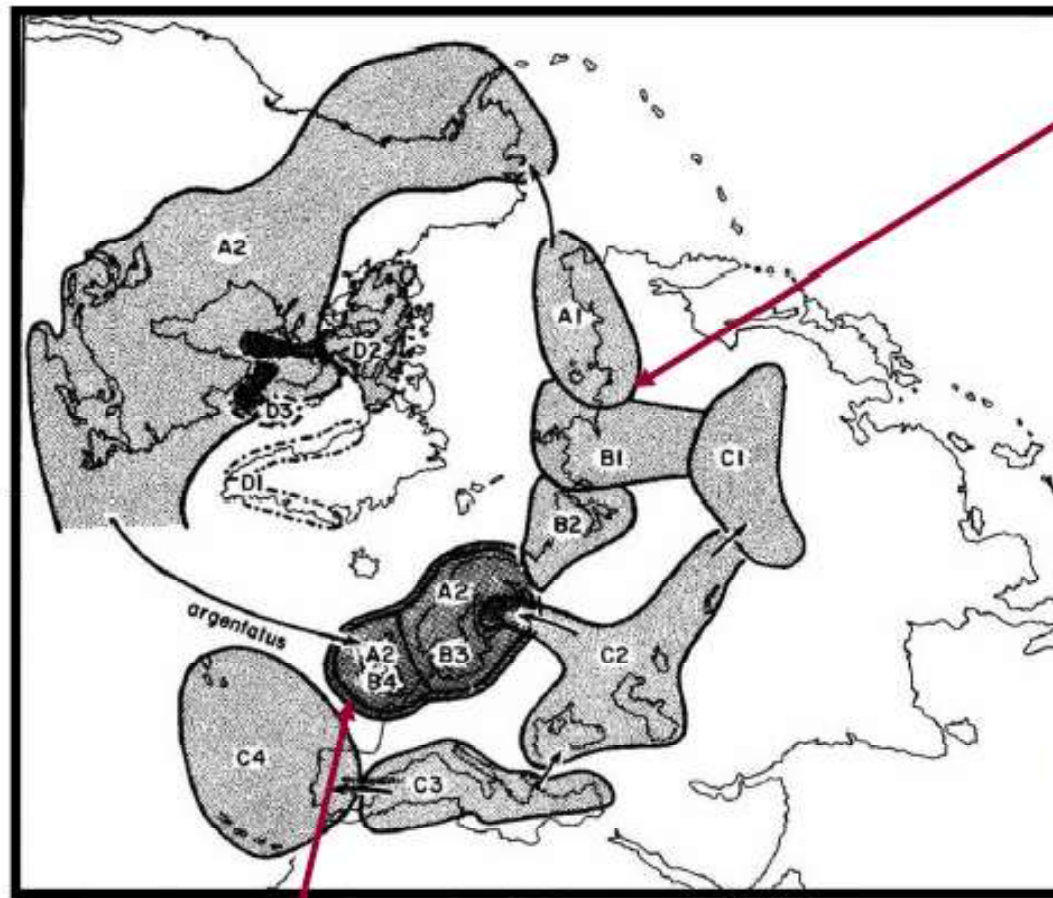


## Dos visiones del proceso de especiación



**FIGURE 1** Two views on the continuum of speciation. Left: Species are defined as groups of organisms resembling each other according to an arbitrary set of variables. Right: Species are defined as entities sufficiently diverged such that gene flow (arrows) is very rare or inexistent. Top: unambiguous single-species situation. Bottom: unambiguous multiple-species situation. Intermediate: ambiguous situation. Ambiguous situations appear when groups can be identified but intermediate individuals are common (left) and when gene flow exists but is limited to a fraction of the genome (right)

## Aislamiento reproductivo como subproducto de la divergencia



hibridación

- a. *argentatus*
- b. *fuscus*

aislamiento reproductivo



*Larus argentatus*

## **Concepto de especie basado en reconocimiento: Paterson**

**La especie se define como un grupo de organismos que comparten un sistema común de reconocimiento.**

Junto con el concepto biológico, pueden ser vistos como conceptos “reproductivos”; el reconocimiento se manifiesta en el cortejo.

### Ventajas sobre el concepto biológico:

- No se define una especie con respecto a otras, sino por su propio sistema de cortejo y reconocimiento.
- Desde un punto de vista más teórico, el evento clave en el surgimiento de una nueva especie podría ser la evolución de un nuevo sistema de reconocimiento de pareja.

## Problemas de ambos conceptos

### Desventajas (dificultades para su aplicación)

- 1) Especies entre las que ocurre hibridación frecuente.
- 2) Reproducción asexual.
- 3) Puede en algunos casos ser difícil identificar los mecanismos de aislamiento y reconocimiento en la naturaleza.
- 4) Identificación de especies en el registro fósil.
- 5) Identificación de especies alopátricas.

## Concepto de cohesión: Templeton

La especie es el grupo más comprensivo de individuos con el potencial de cohesión fenotípica mediante mecanismos intrínsecos de cohesión.

Variantes más recientes basadas en coalescencia: grados de concordancia de múltiples árboles de genes (característicos de las especies).

## Mecanismos de Cohesión (según Templeton 1989)

1) **Intercambiabilidad genética**: límites en la expansión de nuevas variantes por flujo génico.

- a) Sistemas de fertilización y desarrollo
- b) Mecanismos de aislamiento

2) **Intercambiabilidad demográfica**: factores que definen el nicho fundamental y limitan la expansión de nuevas variantes por deriva genética y selección natural

- a) Reemplazo: la deriva promueve identidad genética
- b) Desplazamiento:
  - Fijación selectiva
  - Transiciones adaptativas

## **Concepto Filogenético: Cracraft**

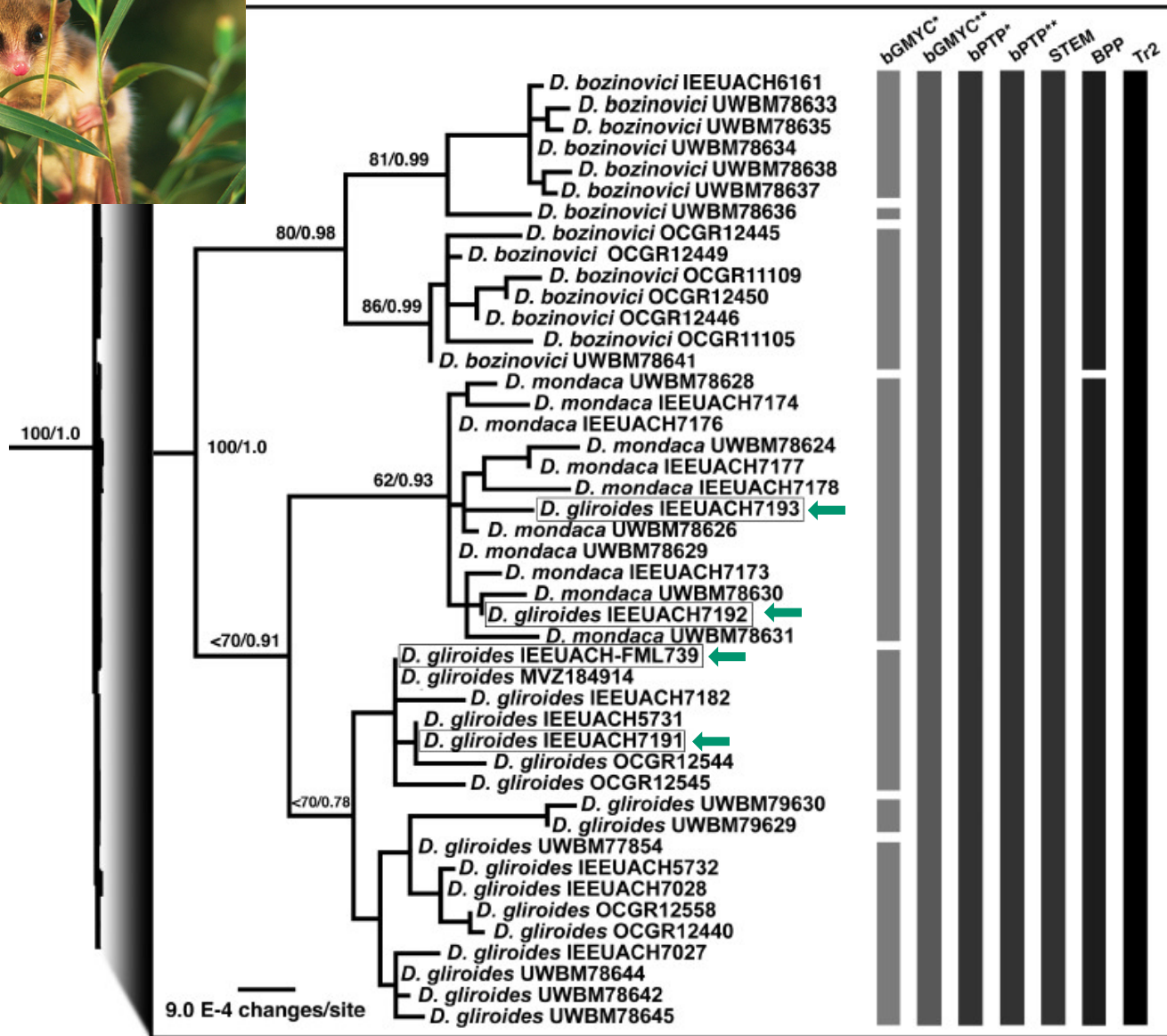
Las especies se reconocen como grupos monofiléticos, o al menos diagnosticables (pueden ser parafiléticos).

**La especie es un grupo irreducible de organismos, diagnosticables como distintos de organismos de otros grupos, y dentro del cual existe un patrón de ancestralidad y descendencia.**





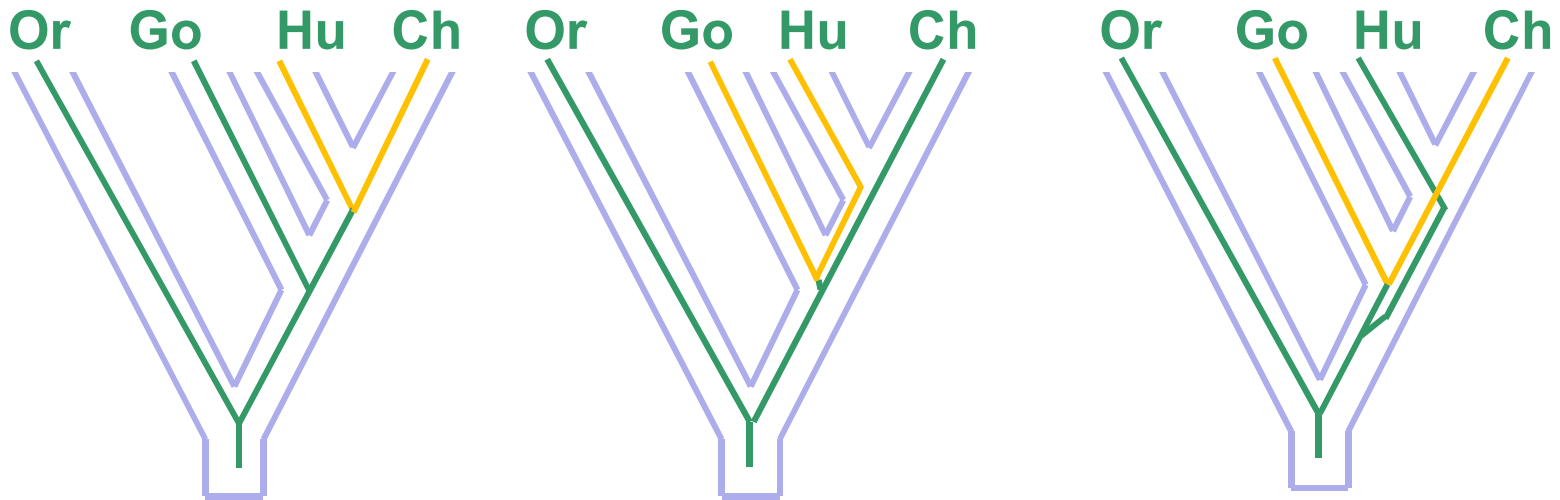
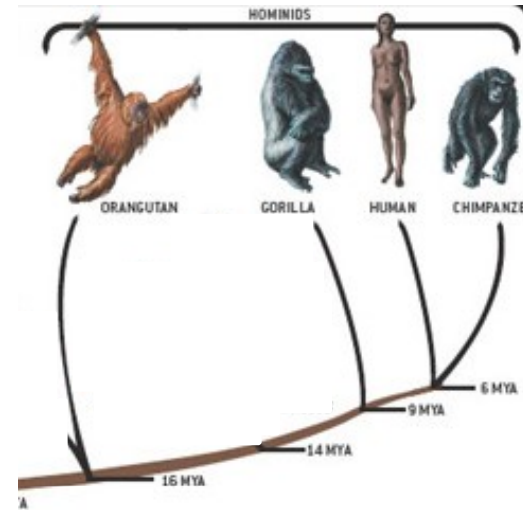
# Monito del monte – filogenia con 7 genes



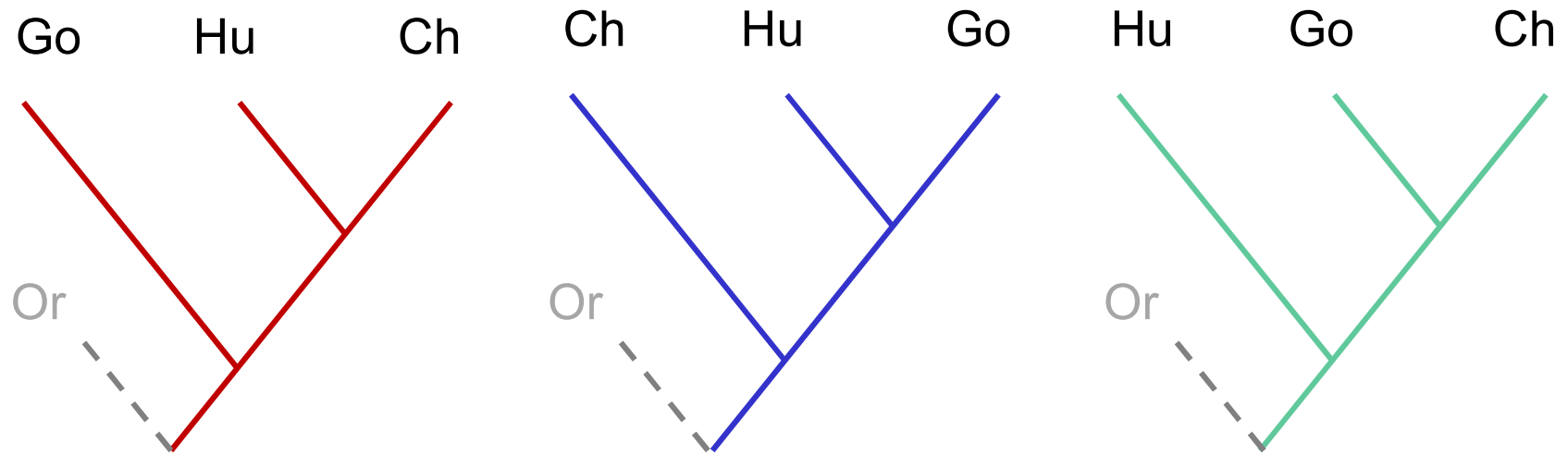
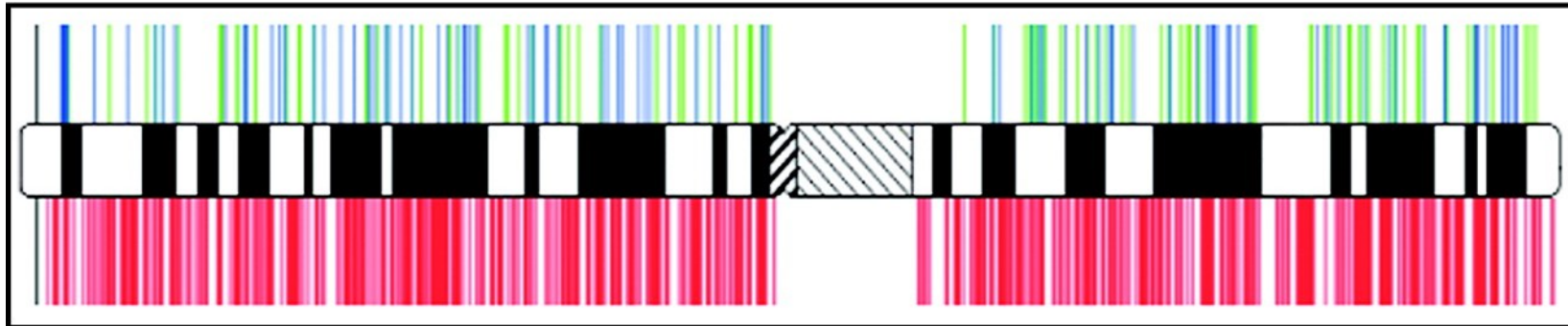
← Individuos de 1 localidad

# Árboles de genes en un árbol de especies

- ILS: incomplete lineage sorting



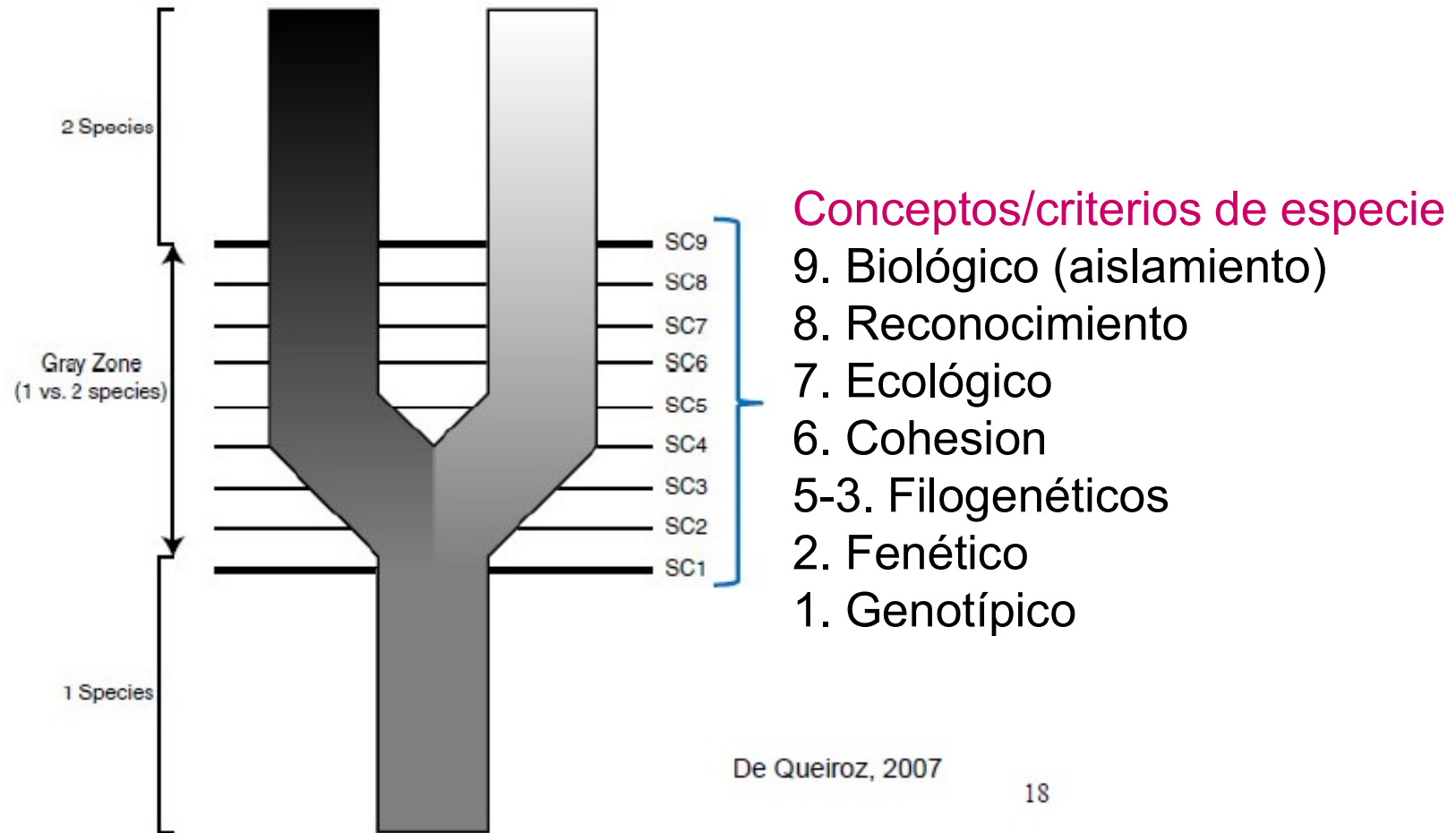
# Cromosoma 1 humano



## Conceptos de especie y delimitación de especies

Species concept	Property(ies)	Advocates/references
Biological	Interbreeding (natural reproduction resulting in viable and fertile offspring)	Wright (1940); Mayr (1942); Dobzhansky (1950)
Isolation	*Intrinsic reproductive isolation (absence of interbreeding between heterospecific organisms based on intrinsic properties, as opposed to extrinsic [geographic] barriers)	SC 9 Mayr (1942); Dobzhansky (1950)
Recognition	*Shared specific mate recognition or fertilization system (mechanisms by which conspecific organisms, or their gametes, recognize one another for mating and fertilization)	SC 8 Paterson (1985); Masters et al. (1987); Lambert and Spencer (1995)
Ecological	*Same niche or adaptive zone (all components of the environment with which conspecific organisms interact)	SC 7 Van Valen (1976); Andersson (1990)
Evolutionary (some interpretations)	Unique evolutionary role, tendencies, and historical fate	Simpson (1951); Wiley (1978); Mayden (1997)
Cohesion	*Diagnosability (qualitative, fixed difference) Phenotypic cohesion (genetic or demographic exchangeability)	SC 6 Grismer (1999, 2001) Templeton (1989, 1998a)
Phylogenetic Hennigian	Heterogeneous (see next four entries) Ancestor becomes extinct when lineage splits	(see next four entries) Hennig (1966); Ridley (1980); Meier and Wilmann (2000)
Monophyletic	*Monophyly (consisting of an ancestor and all of its descendants; commonly inferred from possession of shared derived character states)	SC 5 Rosen (1979); Donoghue (1985); Mishler (1985)
Genealogical	*Exclusive coalescence of alleles (all alleles of a given gene are descended from a common ancestral allele not shared with those of other species)	SC 4 Baum and Shaw (1995); see also Avise and Ball (1990)
Diagnosable	*Diagnosability (qualitative, fixed difference)	SC 3 Nelson and Platnick (1981); Cracraft (1983); Nixon and Wheeler (1990)
Phenetic	*Form a phenetic cluster (quantitative difference)	SC 2 Michener (1970); Sokal and Crovello (1970); Sneath and Sokal (1973)
Genotypic cluster (definition)	*Form a genotypic cluster (deficits of genetic intermediates, e.g., heterozygotes)	SC 1 Mallet (1995)

# Separación de linajes, divergencia (especiación) y conceptos de especie



## Ghiselin

Las especies no son clases, sino individuos

Ligado a una visión jerárquica de la individualidad en biología

## Concepto de especie

Biológico

De reconocimiento

De Cohesión

Filogenético

## Proceso de especiación

Aislamiento geográfico facilita divergencia  
Contacto secundario refuerza aislamiento

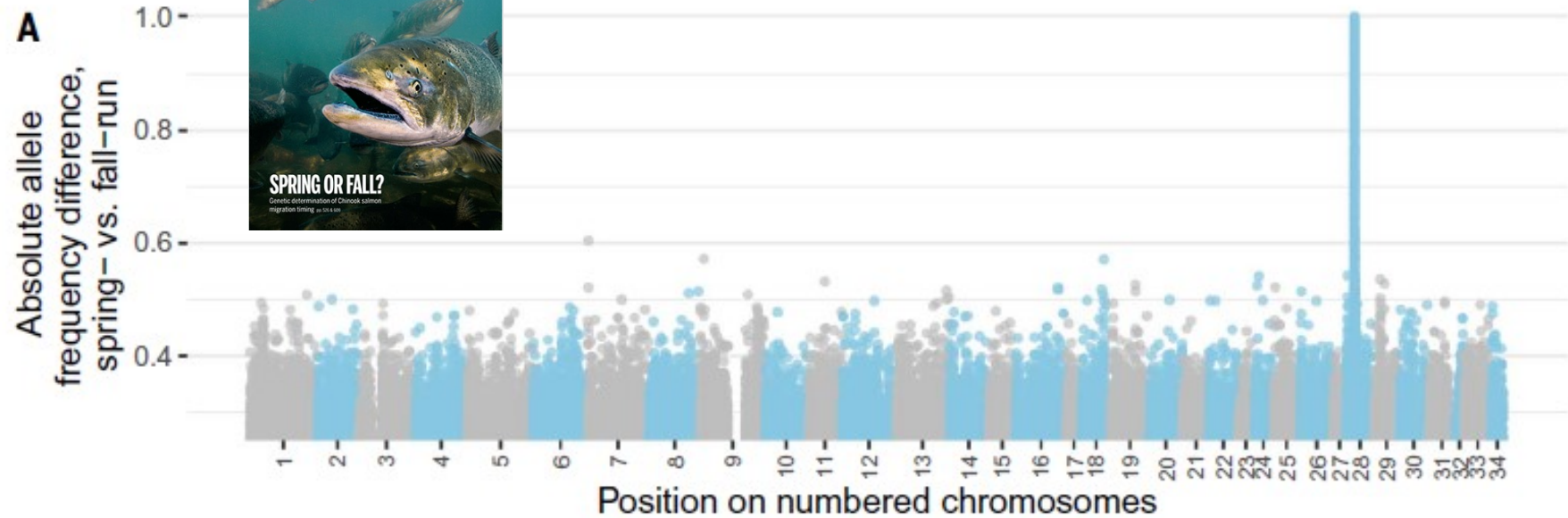
Evolución “positiva” de sistemas de  
reconocimiento (cortejo, cópula)

Combinación de mecanismos genéticos y  
ecológicos contribuyen a la cohesión e  
identidad de las especies

Formación de grupos monofiléticos  
recíprocos (o al menos diagnosticables:  
parafiléticos).

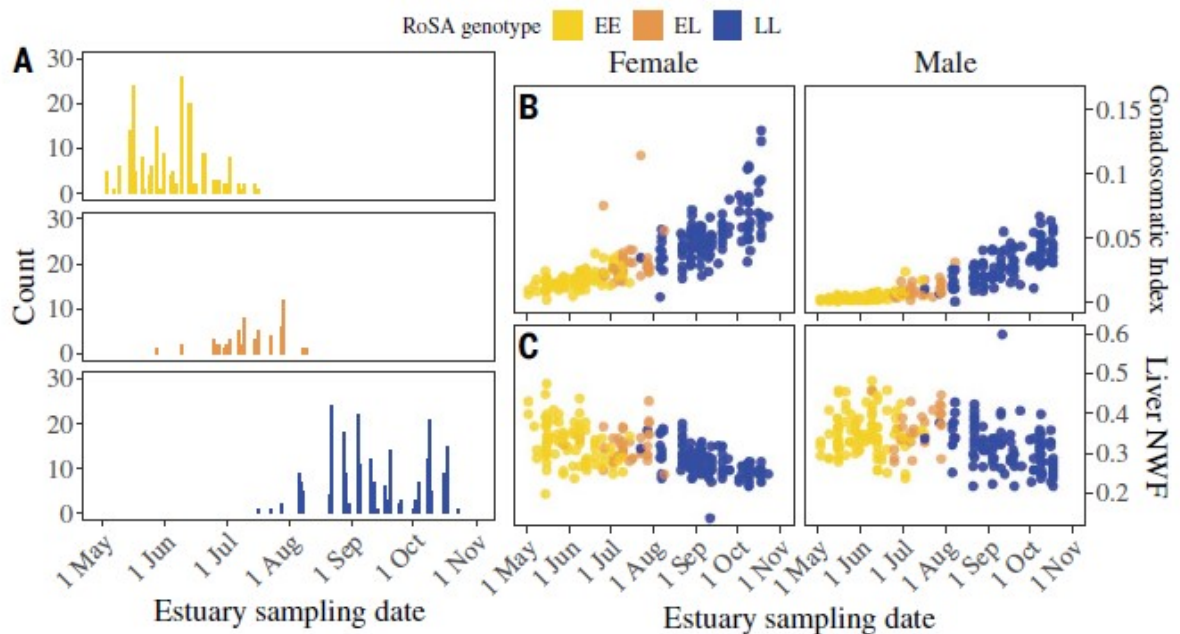


## Caso 1: salm3n chinook



**Fig. 4. Migration timing, physiological status, and RoSA genotype of Klamath River Chinook salmon (A)** Distribution of freshwater entry timing by day and RoSA genotype of 502 Chinook salmon sampled in the Klamath River estuary. **(B)** Maturation status, and **(C)** adiposity of estuary fish by sampling date and color coded by RoSA genotype. Data from 2009 and 2010 are combined.

Thompson *et al.*, *Science* **370**, 609–613 (2020)

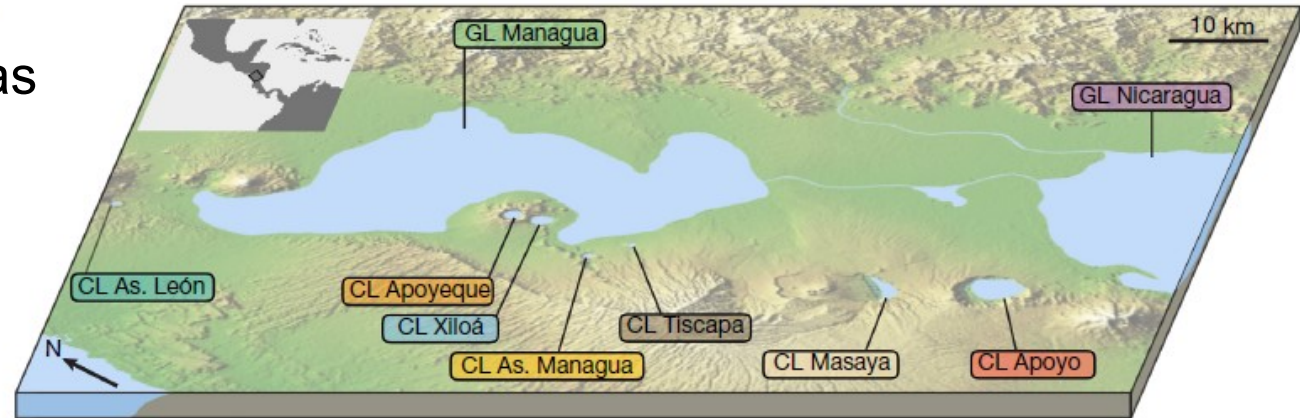




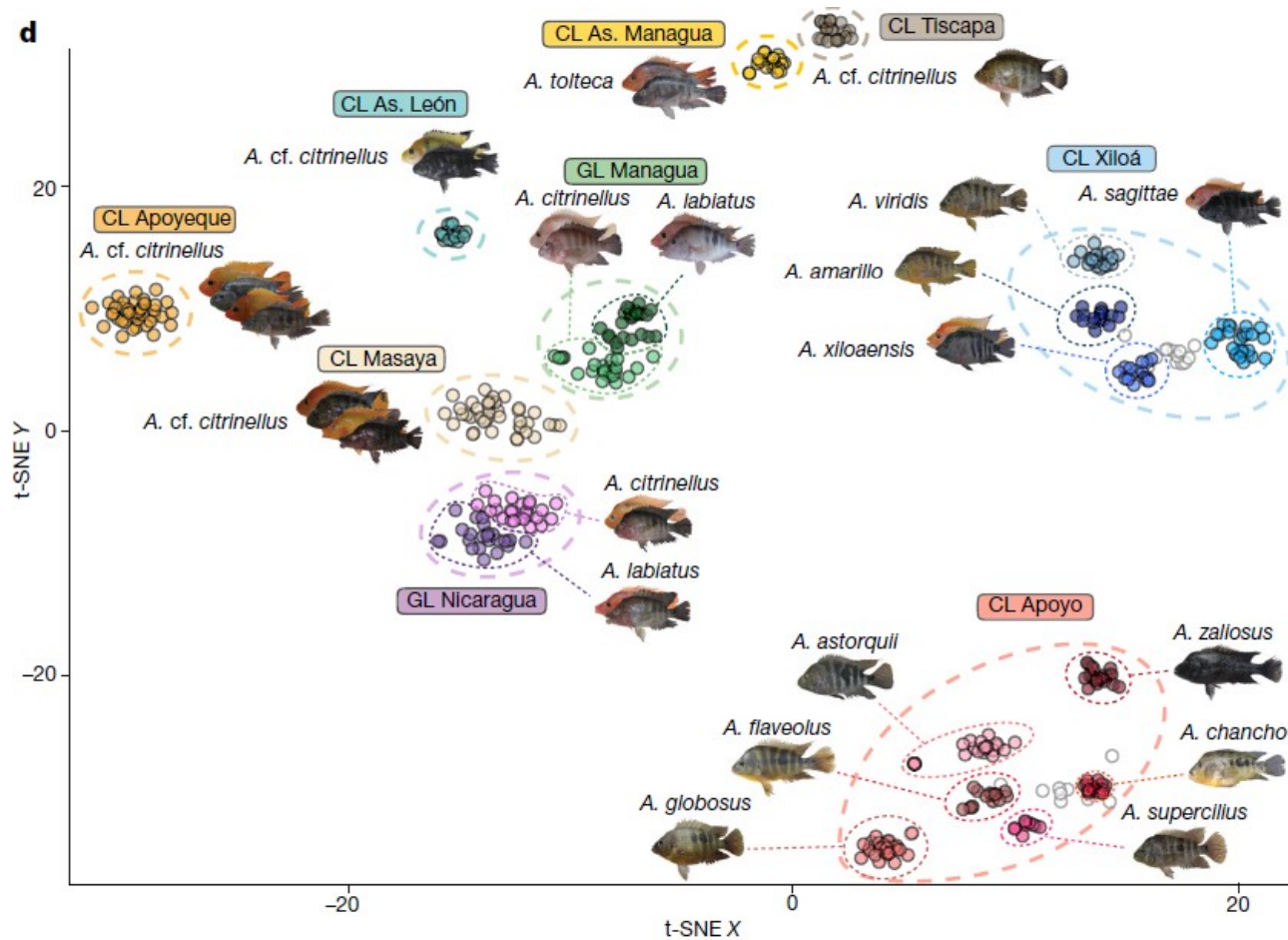
# Caso 2: cíclidos Midas

13 especies

c



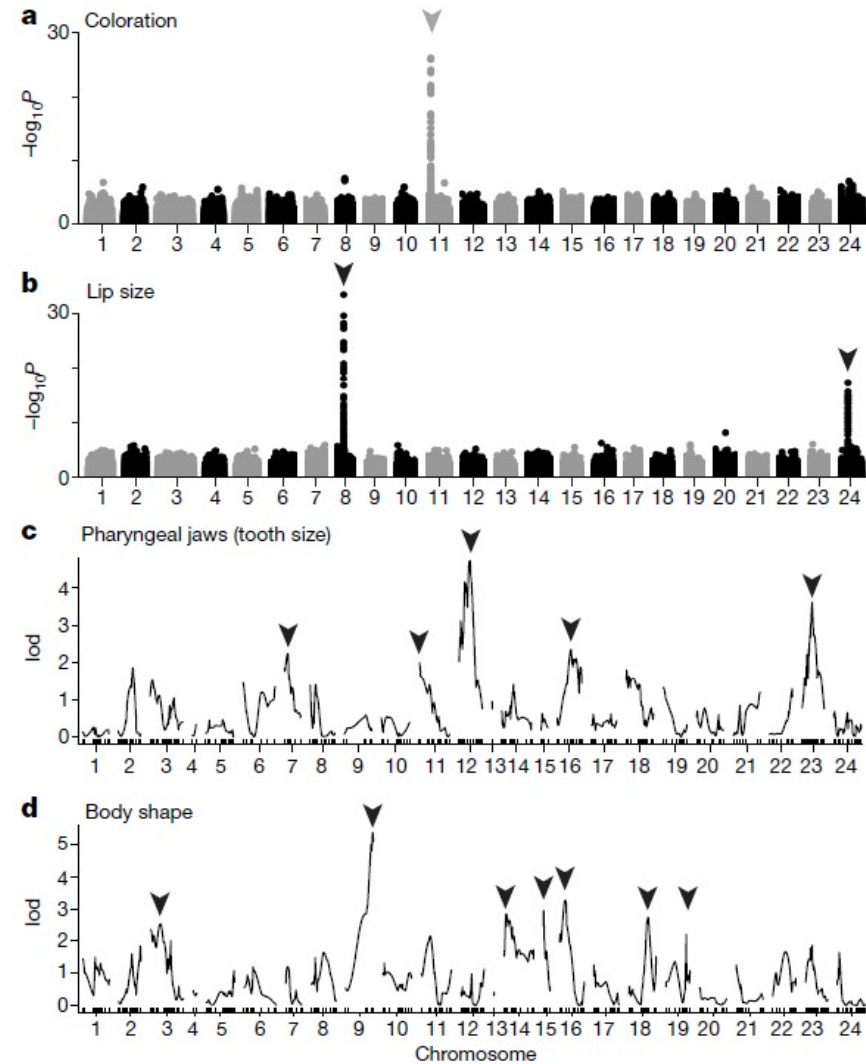
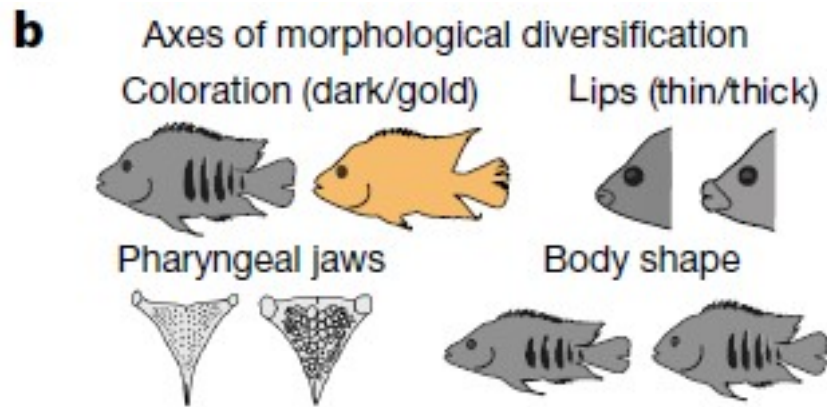
d



Kautt et al 2020

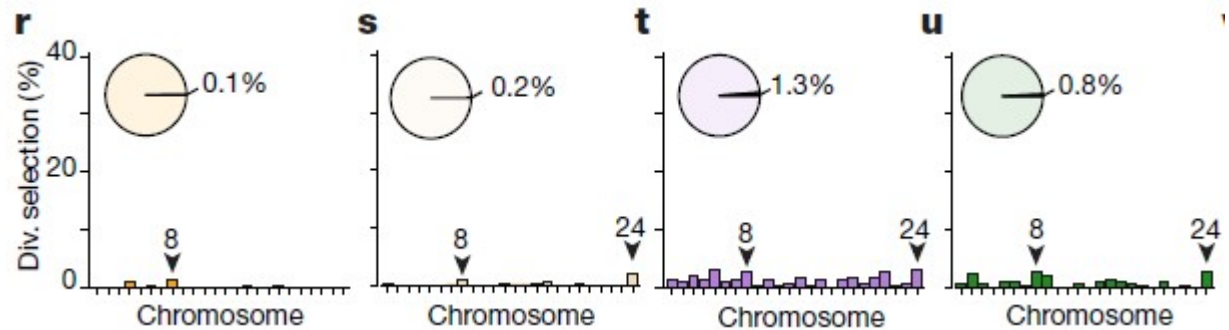
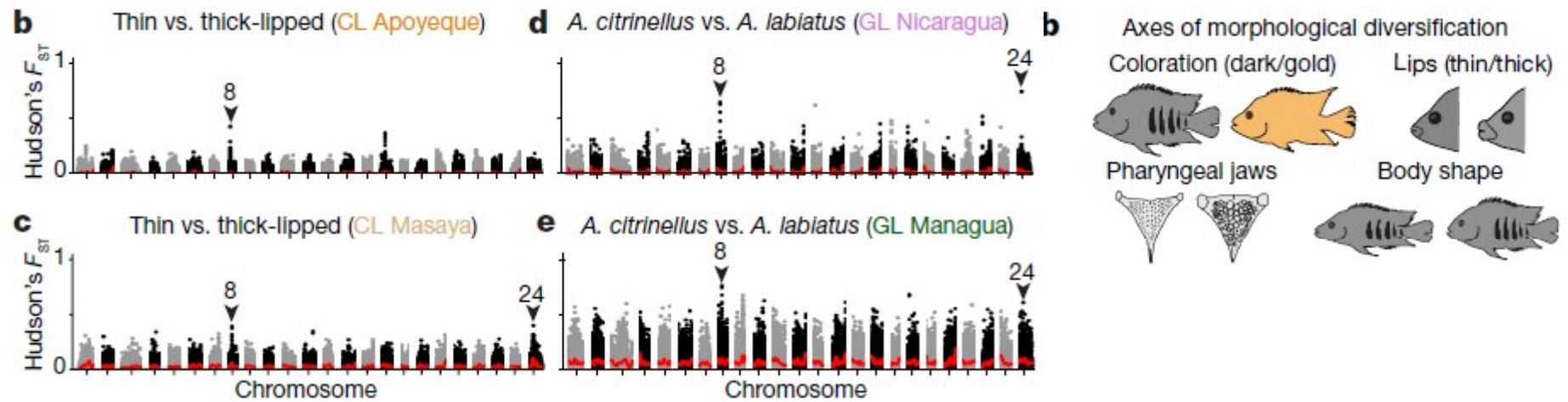
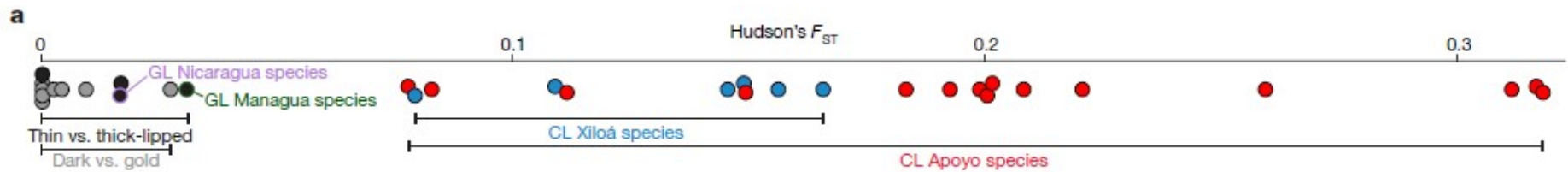
<https://doi.org/10.1038/s41586-020-2845-0>

## Caso 2: cíclidos Midas

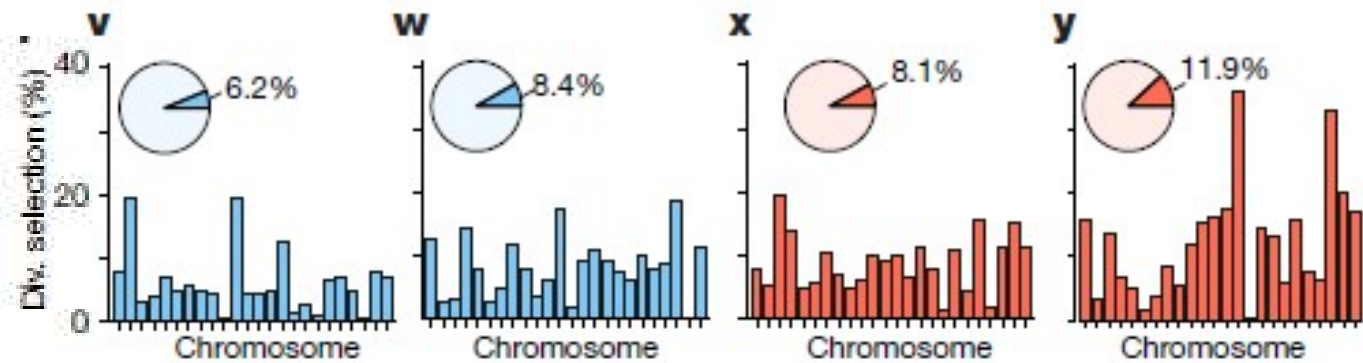
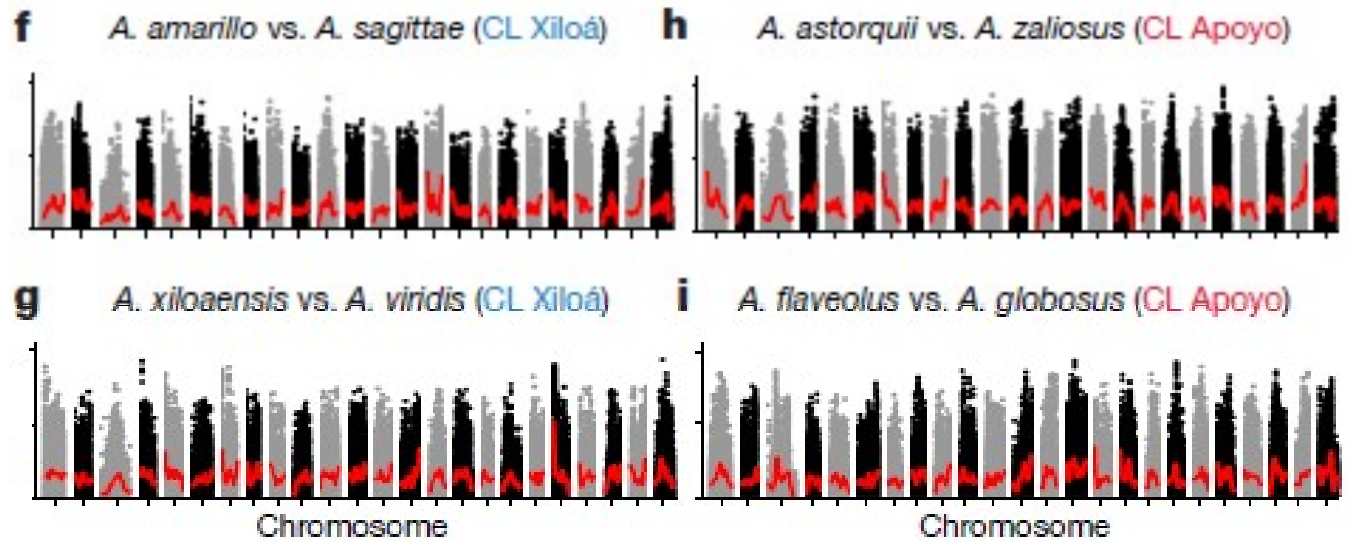
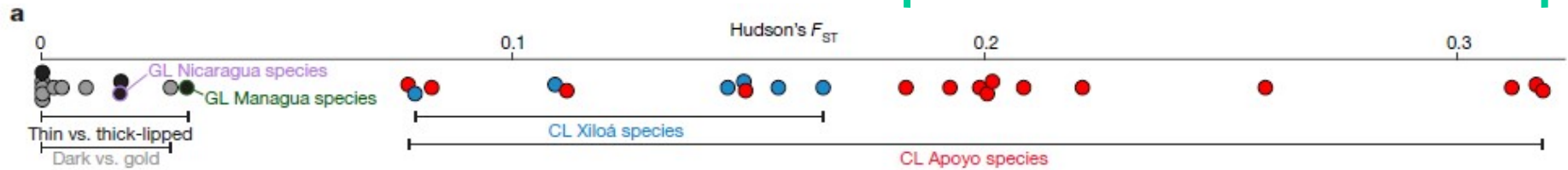


**Fig. 2 | Genotype–phenotype association mapping.** **a, b**, GWA mapping for dark/gold coloration (**a**) and lip size (**b**). For coloration there is one peak of high association (arrowhead) on chr. 11; for lip size we found two peaks, one on chr. 8 and one on chr. 24. **c, d**, QTL mapping for pharyngeal jaw tooth size (**c**) and body shape (geometric morphometrics PC1 scores; **d**). For pharyngeal jaws and body shape we detected five and seven QTLs (arrowheads) of small effect (2–7% of variation) that together explain 22.7 and 29.8% of the phenotypic variance, respectively. GWA analyses for pharyngeal jaws and body shape are shown in Extended Data Fig. 6d, e. lod, log odds ratio.

## Caso 2: cíclidos Midas



# Caso 2: cíclidos Midas



## Nuevos intentos de síntesis (adelanto)

Algunas constataciones recientes:

a) Las especies pueden mantener su identidad en presencia de flujo génico (especies con límites “semi permeables”).

b) Existe un conjunto característico de adaptaciones diferenciales intransferibles (por sus consecuencias negativas en la eficacia darwiniana en otras especies).

c) Las especies uniparentales presentan patrones comparables (en los dos puntos anteriores) a las de reproducción biparental.

Conceptos de especie “génico” y “de eficacia diferencial”.

## Conceptos de especie

- pese a su importante papel, no existe un concepto de especie exento de dificultades
- cada concepto está ligado a una idea de cómo ocurre el proceso de especiación
- los conceptos encuentran dificultades porque la realidad biológica es compleja y no hay puntos de corte claros en los casos difíciles
- los conceptos presentados no son sino ejemplos de clases que incluyen variantes importantes
- existe un concepto general de especie vinculado a la existencia de un linaje con un curso independiente de evolución (una “rama” en el árbol de la vida, reconocible en un momento dado)

# Especiación, aislamiento reproductivo, y diversidad

- los mecanismos de aislamiento actúan en una secuencia (reconocimiento, cortejo, cópula, fertilización, desarrollo, desempeño de híbridos...)
- por tanto, cualquier mecanismo que actúe en forma temprana en la secuencia ganará importancia respecto a los restantes
- no debemos confundir la importancia de diferentes mecanismos actualmente con su significación a lo largo del proceso de especiación
- la formación de especies es un requisito necesario, pero no suficiente, para la acumulación de diversidad taxonómica; la persistencia de las especies es igualmente necesaria, e involucra aspectos adicionales (ejemplo, pérdida de aislamiento en cíclidos africanos)