

**Curso de Evolución 2022**  
**Facultad de Ciencias**  
**Montevideo, Uruguay**  
<http://evolucion.fcien.edu.uy/>  
<http://eva.universidad.edu.uy/>



13c. Otras perspectivas sobre la especiación. Hibridación y evolución. Bases genéticas de la especiación.

## Algunas preguntas y problemas generales

- ¿existen reglas de la especiación?
- ¿hay “genes de la especiación”? ¿cuántos genes requiere la especiación?
- la hibridación y la introgresión, ¿rompen la cohesión de las especies?
- existen propuestas novedosas de modelos de especiación
- “adaptaciones alternativas”: potencial evolutivo de las especies

## Regla de Haldane

J.B.S. Haldane, 1922: cuando en la descendencia de dos razas de animales un sexo falta, es raro, o estéril, dicho sexo es el heterogamético (XY o ZW).

Machos heterogaméticos	fenotipo	cumplen la regla
<i>Drosophila</i>	esterilidad	112/114
	inviabilidad	13/17
Mamíferos	esterilidad	25/25
	inviabilidad	1/1
<b>Hembras heterogaméticas</b>		
Mariposas	esterilidad	11/11
	inviabilidad	29/34
Aves	esterilidad	21/23
	inviabilidad	30/30

## Bases de la regla de Haldane

La más ampliamente aceptada se basa en efectos de dominancia que enmascaran los factores de esterilidad en el sexo homogamético pero no en el heterogamético.

Experimentos en *Drosophila* y otros taxa (luego de la observación primaria de esterilidad en al menos una clase de machos híbridos):

- A. Introgresión por retrocruzadas de un cromosoma X en el genoma de otra especie.
- B. Introgresión restringida a regiones particulares del cromosoma X para localizar las regiones implicadas.
- C. Secuenciación de dichas regiones para identificar genes involucrados.

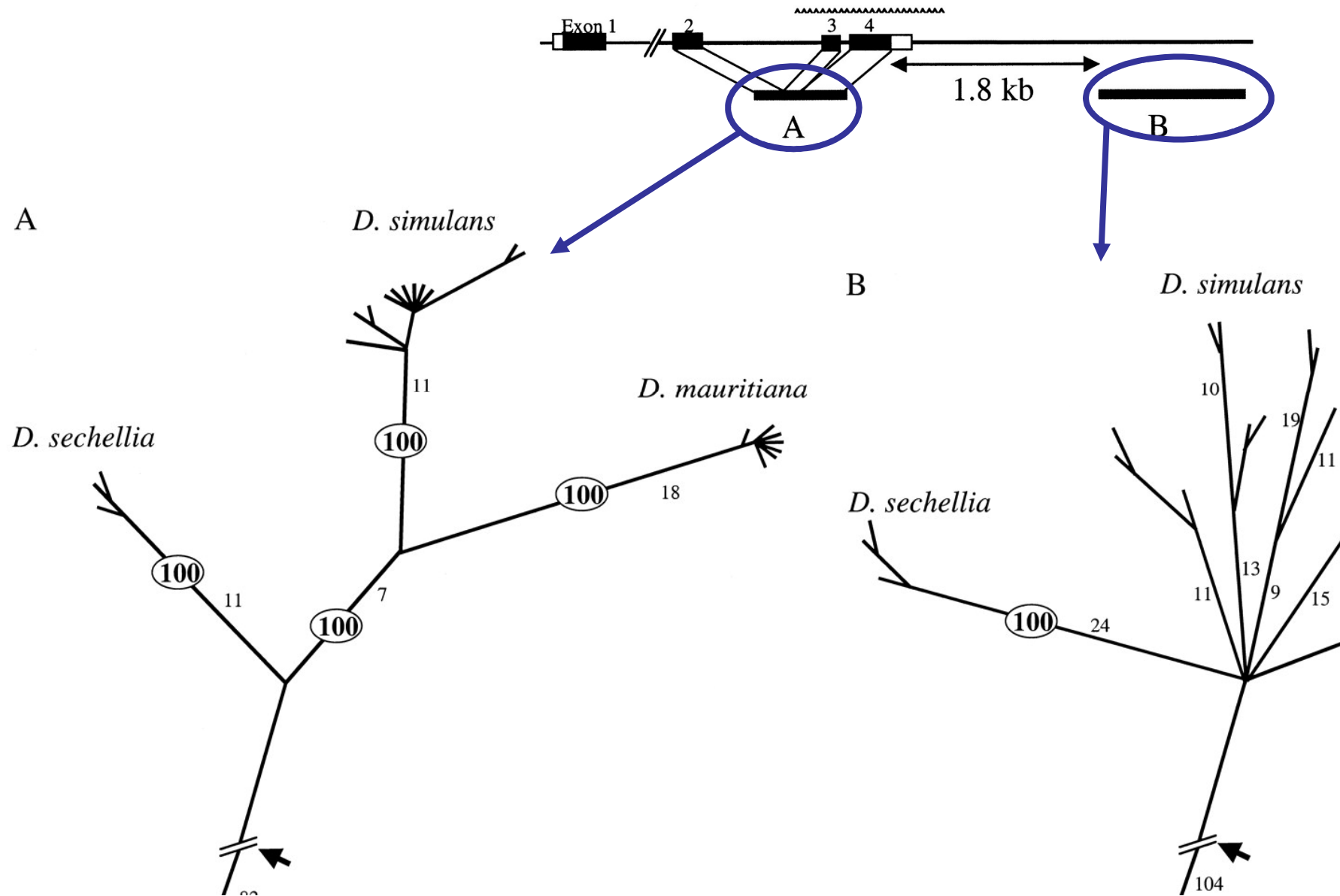
## ¿Hay genes de la especiación?

- obviamente, la especiación tiene bases genéticas, pero ha sido posible identificar y secuenciar genes específicos
- un ejemplo: *odysseus* es parcialmente responsable de esterilidad en machos de *Drosophila* (el alelo de una especie causa esterilidad en otra)
- Wu: “genes de la especiación”
  - son los involucrados en la adaptación diferencial (natural no sexual y sexual) de las especies
  - tienen historias diferentes que los genes neutros
- Nosil: “caracteres de la especiación”
  - énfasis en el fenotipo, con bases genéticas que no se restringen necesariamente a uno o unos pocos genes (recordar el caso de los cíclidos)

## Odysseus, un “gen de la especiación” en *Drosophila*

- localizado en el cromosoma X
- gen con homeobox (funciones reguladoras)
- responsable de esterilidad híbrida en especies cercanas

# Odysseus, un “gen de la especiación” en *Drosophila*



## ¿Cuántos genes se requieren para la especiación?

- en casos excepcionales, con uno alcanza
- una mutación genera formas incompatibles de caracoles levógiros y dextrógiros
- este ejemplo implica que varios linajes pueden incorporarse a la nueva especie de manera independiente





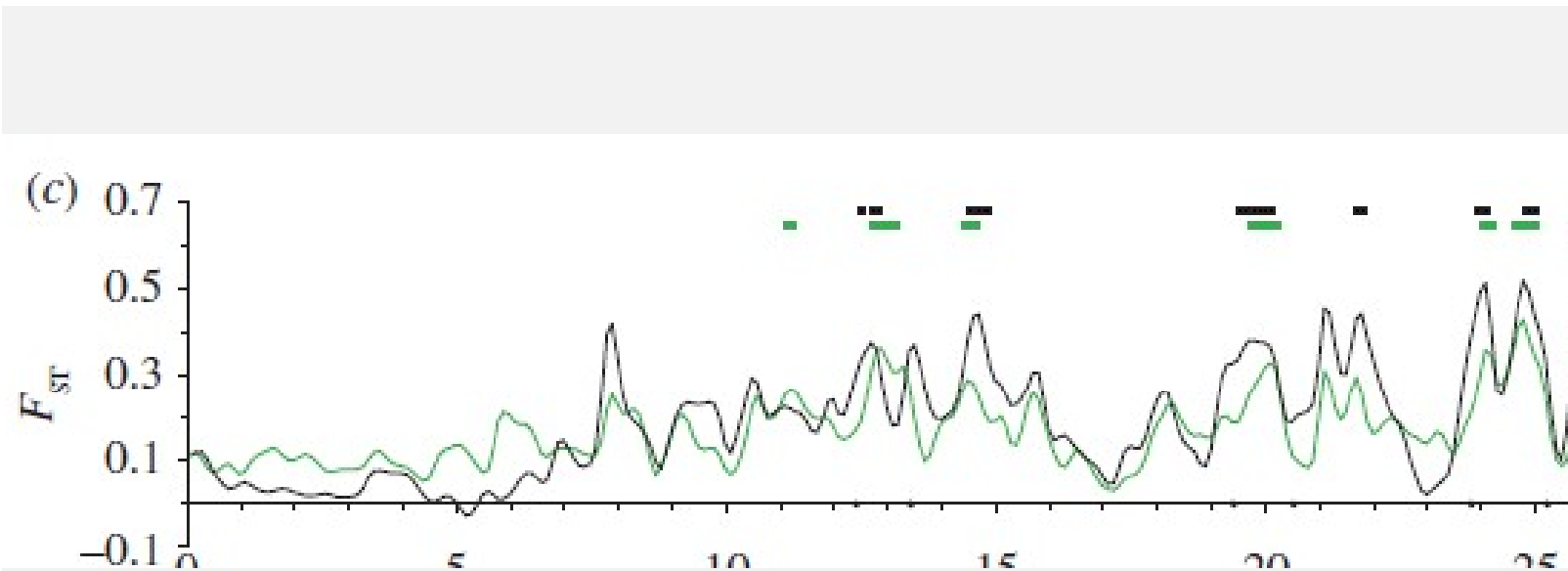
## ¿Cuántos genes se requieren para la especiación?

- la especiación incipiente suele involucrar múltiples genes
- pero siempre comprenden una fracción mínima del genoma
- especies plenas cercanas difieren en decenas a centenares de genes que se han vuelto monofiléticos recíprocos
- pero pueden ser polifiléticas para muchos otros

# “Islas de divergencia”

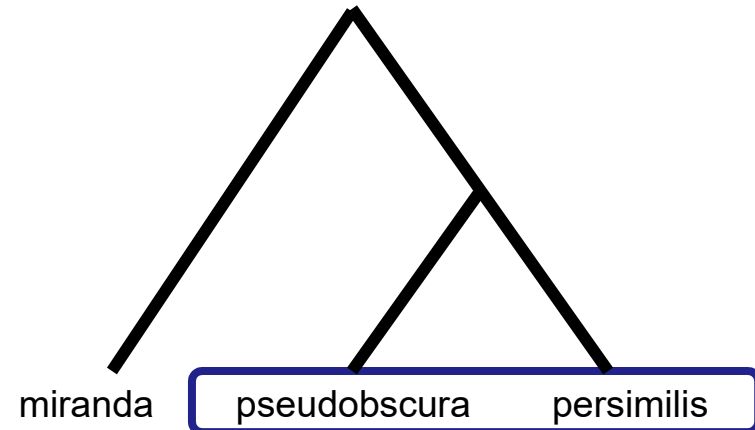
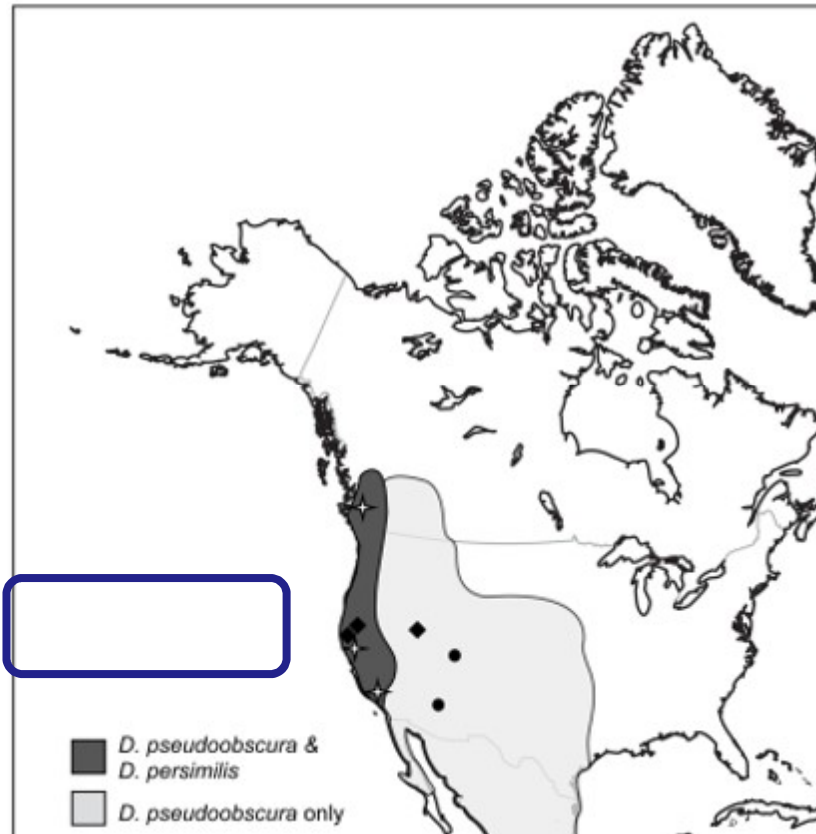
*Gasterosteus* (pez de 3 espinas)

- Divergencia entre 3 lagos y el mar
- Divergencia entre un lago en particular y el mar



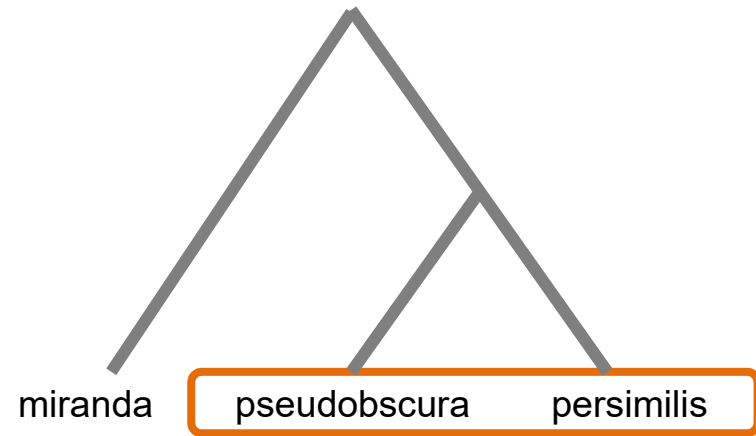
Hohenlohe et al. 2012

## Contacto secundario entre dos especies de *Drosophila*



- Hibridación infrecuente
- Diferencias cromosómicas
- ¿Filtran el flujo génico de manera diferencial?

# ¿Hibridación filtrada por reordenamientos?



## Predicciones

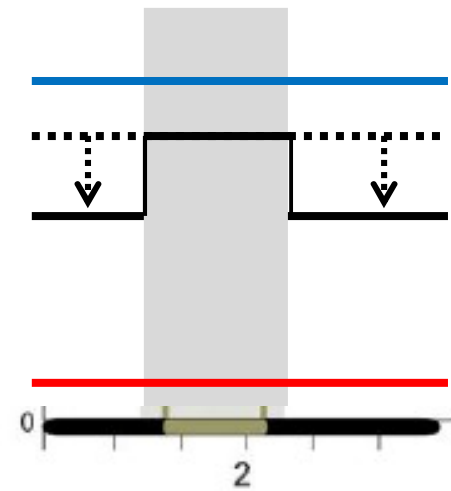
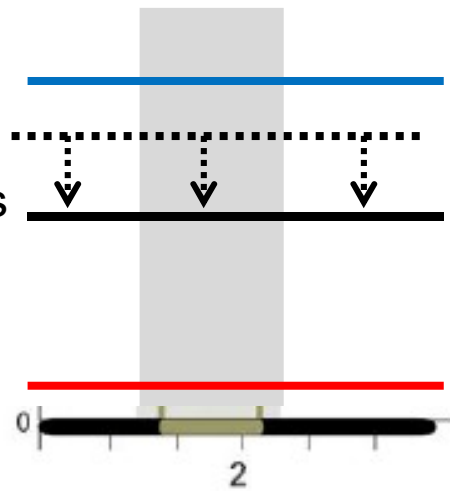
NO

SÍ

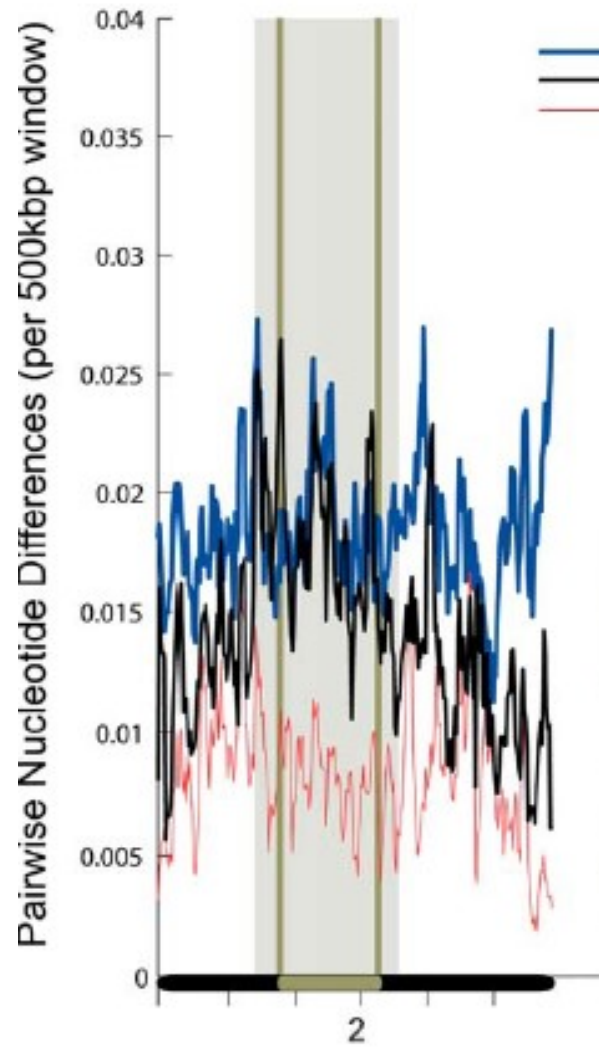
Divergencia

pseudobscura– miranda  
pseudobscura – persimilis

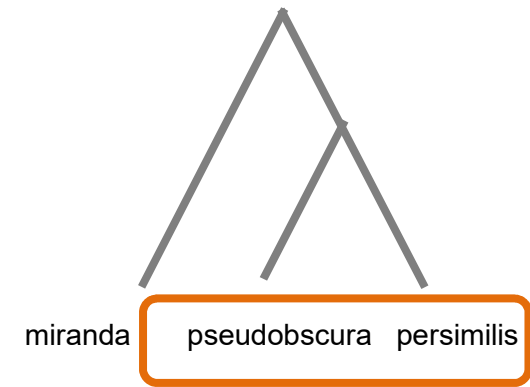
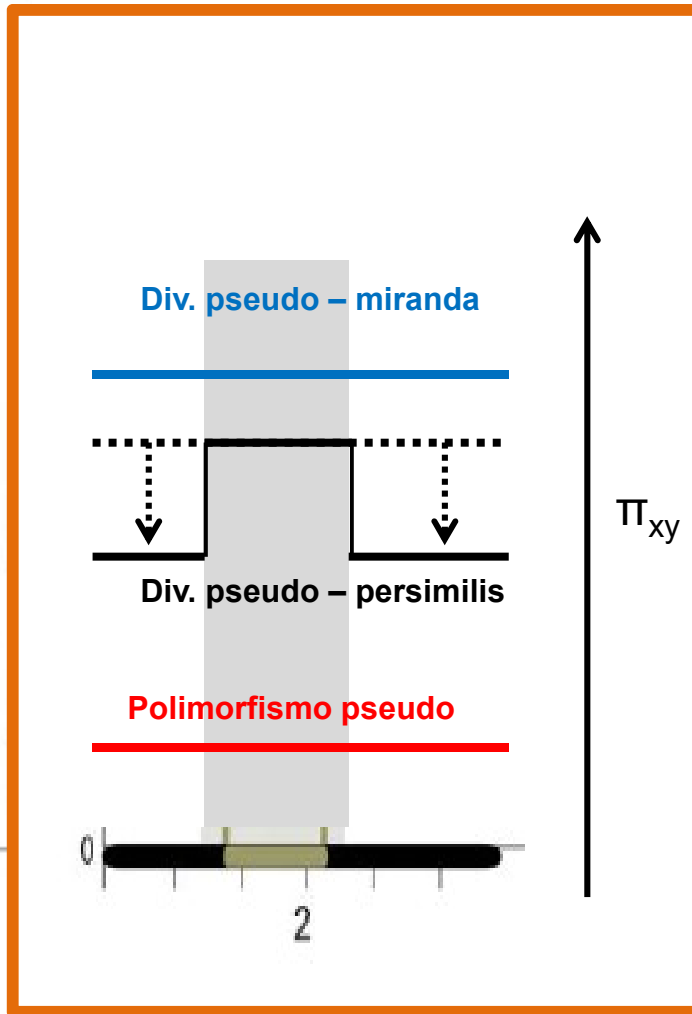
Polimorfismo  
pseudobscura



$\pi_{xy}$



— divergencia D. pseu.-D.mir.  
— divergencia D. pseu.-D. per  
— polimorfismo



## Cambios estacionales en la coloración del pelaje

*Lepus americanus*. Regulación dependiente del fotoperíodo.



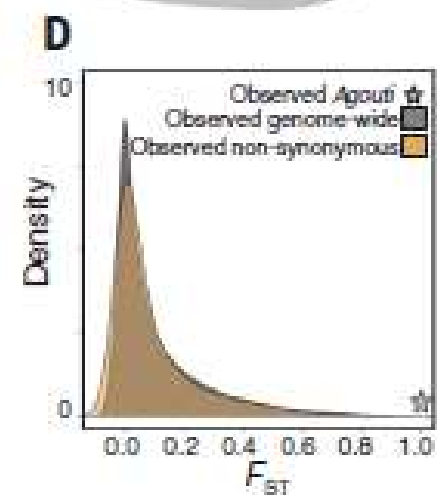
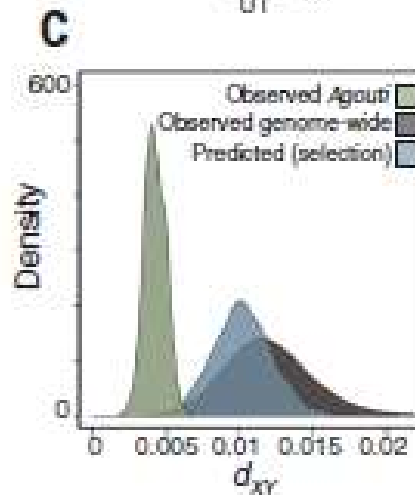
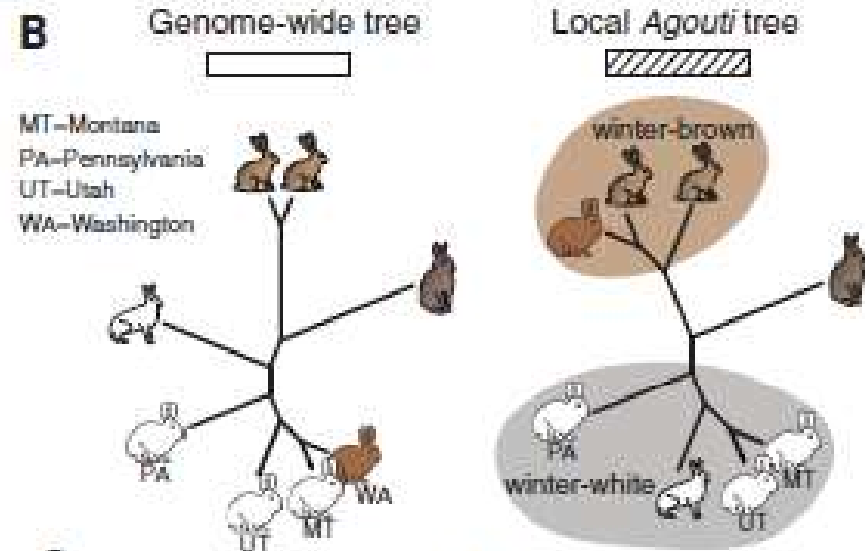
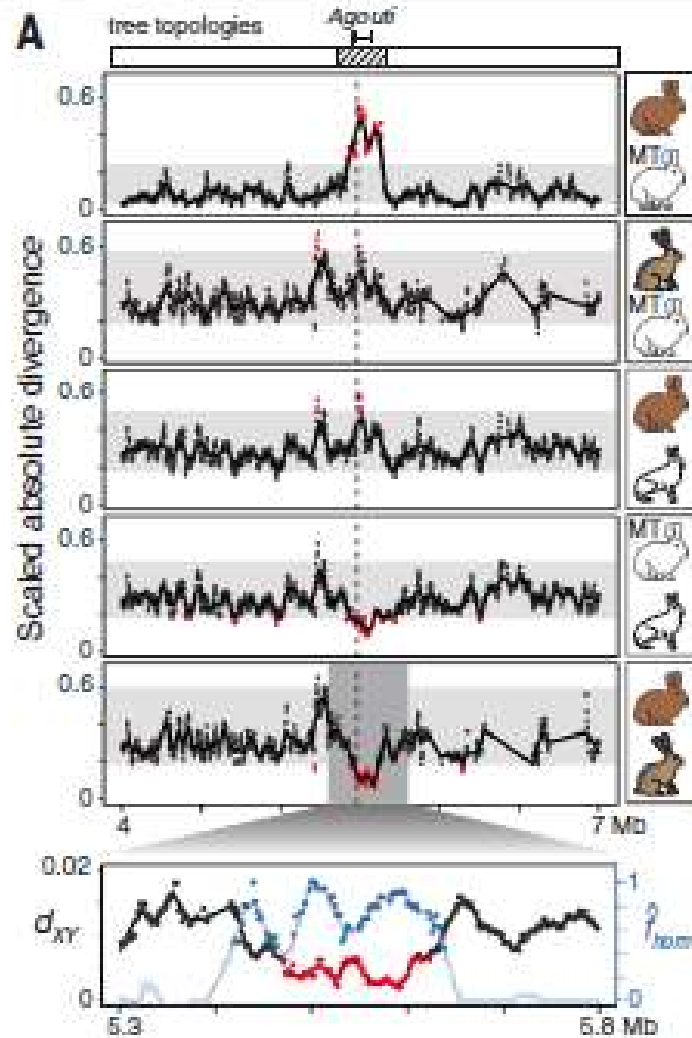
## Cambios estacionales en la coloración del pelaje

*Lepus americanus*

- Probabilidad de supervivencia ligada a la color del sustrato.
- La coloración blanca predomina a lo largo del rango de distribución en invierno.
- Sin embargo, algunas poblaciones mudan el pelaje en invierno manteniendo la coloración “marrón”.
- La probabilidad de coloración blanca del pelaje concide con el gradiente de cobertura de nieve en la region NW de la costa del Pacífico. Ambos morfotipos co-courren a lo largo de esta zona.



# Adaptive introgression underlies polymorphic seasonal camouflage in snowshoe hares





**Adaptive introgression underlies  
polymorphic seasonal camouflage  
in snowshoe hares**

- Comparación entre los genomas MT and WA revela niveles altos de divergencia para el gen “Agouti”, indicando que el polimorfismo no es reciente.
- Por tanto, la divergencia debe reflejar el mantenimiento de un polimorfismo ancestral o ser debida a un evento de introgression.
- La divergencia intra-morfotipos es muy reducida considerando el gen Agouti, lo cual sugiere que los alelos responsables de la coloración han sido compartidos mediante eventos de hibridación entre especies.

Alelos responsables de la coloración han sido compartidos mediante hibridación entre las especies



*Lepus timidus*  
(Snow hare)



*Lepus americanus*  
(Snowshoe hare)



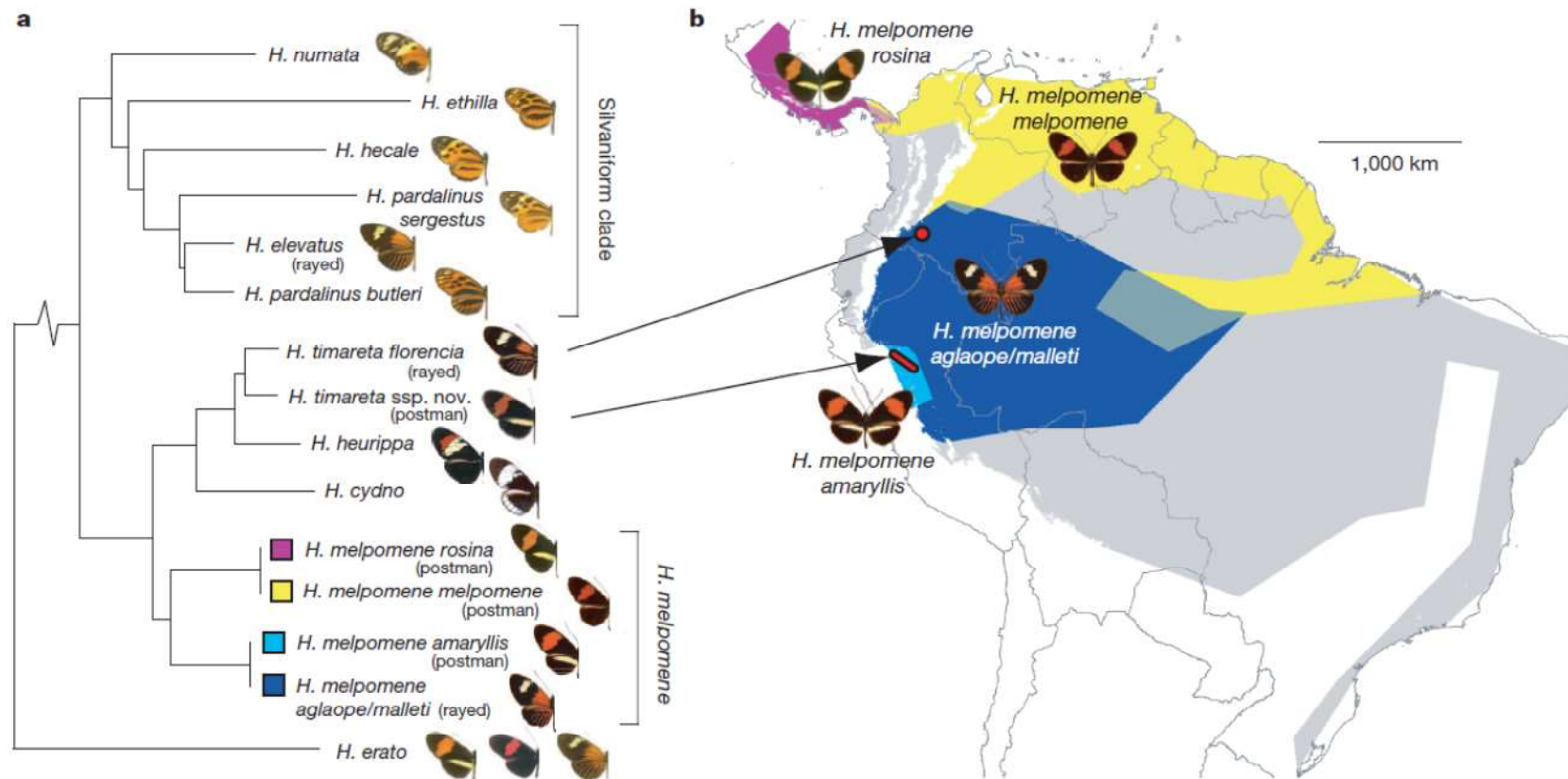
*Lepus americanus*  
(Snowshoe hare)



*Lepus californicus*  
(Black-tailed jackrabbit)

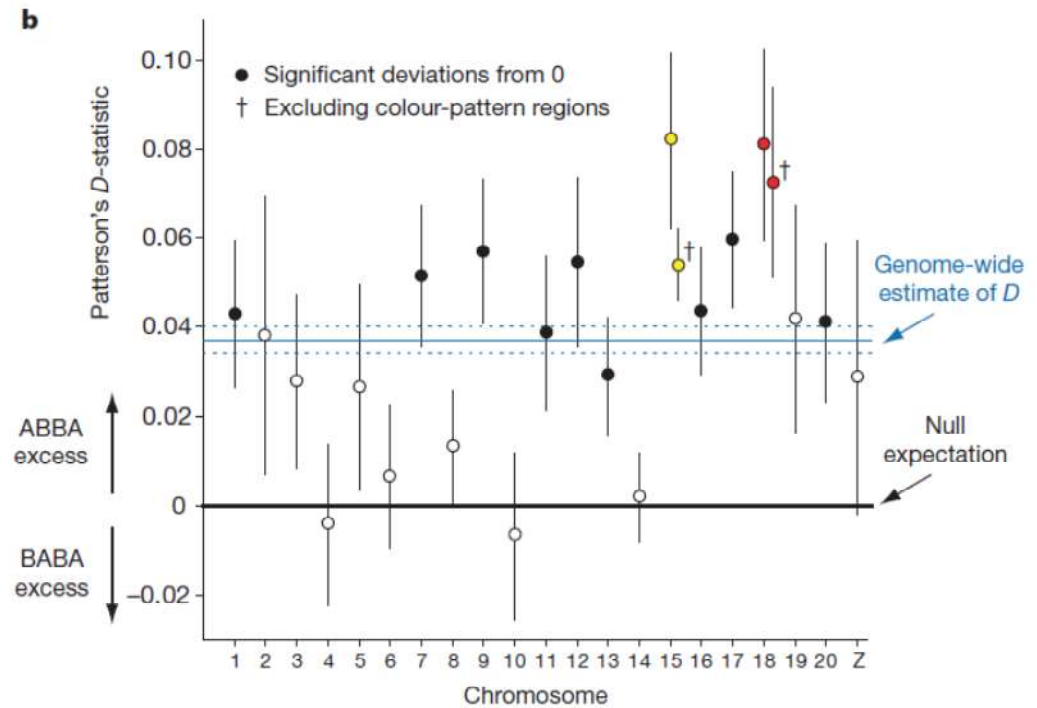
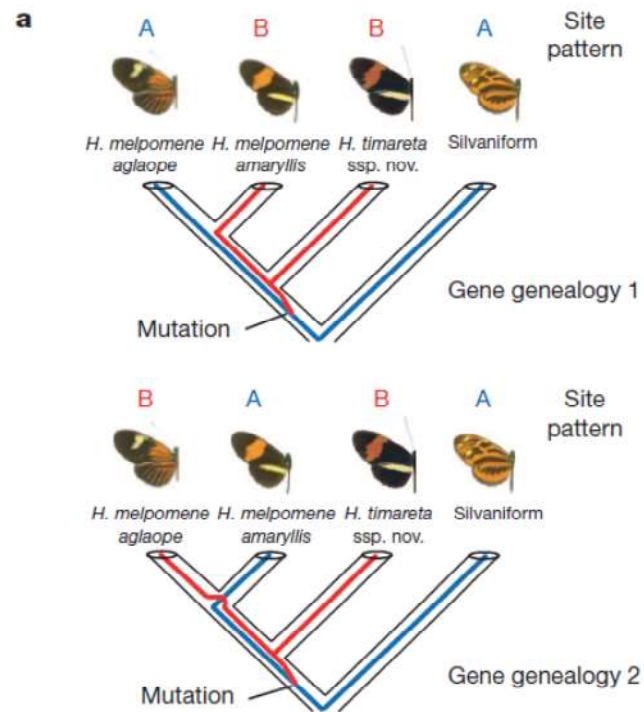
## Butterfly genome reveals promiscuous exchange of mimicry adaptations among species

The *Heliconius* Genome Consortium\*



## Butterfly genome reveals promiscuous exchange of mimicry adaptations among species

The *Heliconius* Genome Consortium\*



# Incomplete lineage sorting rather than hybridization explains the inconsistent phylogeny of the wisent

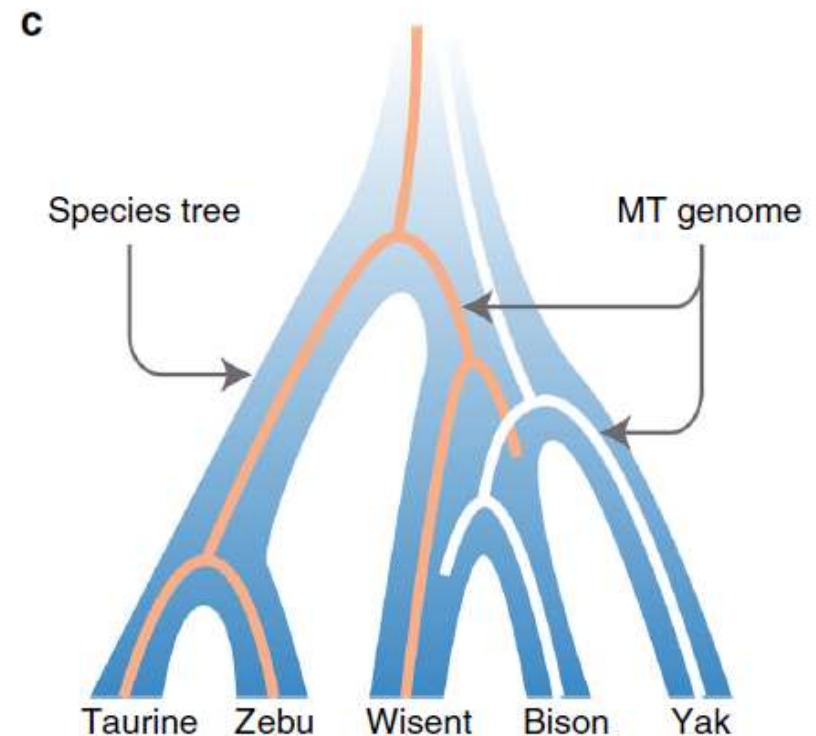
Kun Wang<sup>1,2</sup>, Johannes A. Lenstra<sup>3</sup>, Liang Liu<sup>4</sup>, Qunjun Hu<sup>2</sup>, Tao Ma<sup>2</sup>, Qiang Qiu<sup>1</sup> & Jianquan Liu<sup>1,2</sup>

La diversidad de árboles de genes apoyan que el reparto incompleto de linajes mitocondriales es el responsable de la discordancia entre niveles, aunque existen valores notorios de flujo génico entre especies.



*Bisón europeo, Bison bonasus*

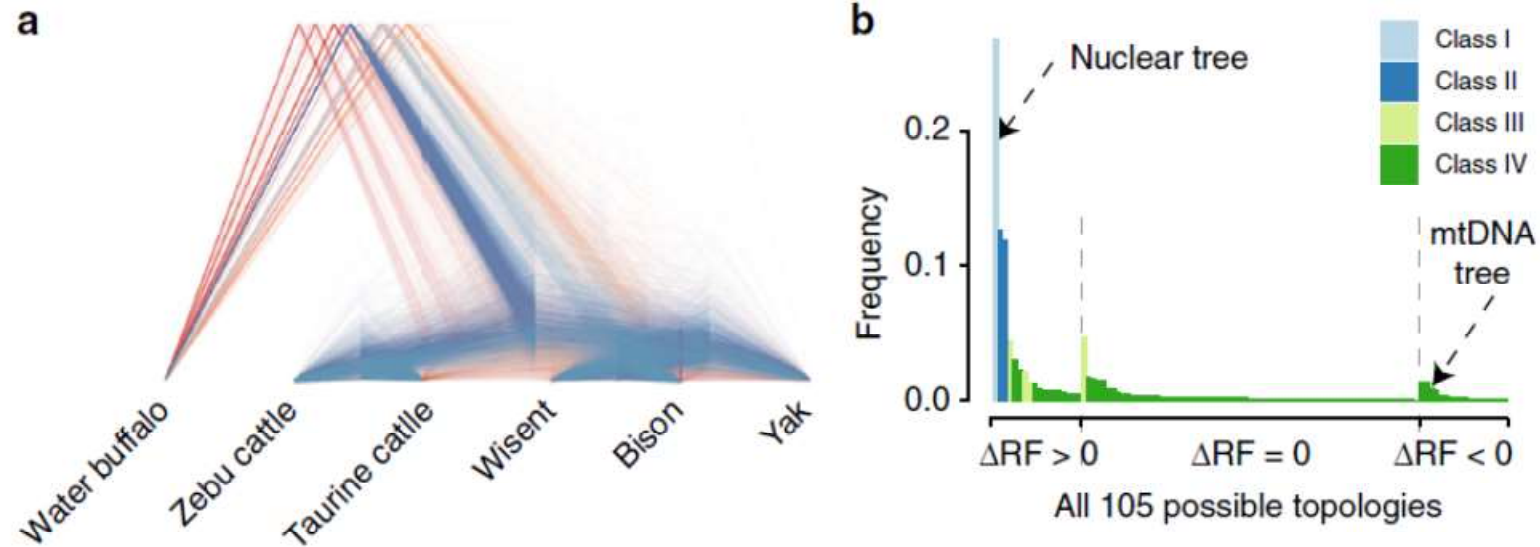
(<https://en.wikipedia.org/wiki/File:Wisent.jpg>)



# Incomplete lineage sorting rather than hybridization explains the inconsistent phylogeny of the wisent

Kun Wang<sup>1,2</sup>, Johannes A. Lenstra<sup>3</sup>, Liang Liu<sup>4</sup>, Qunjun Hu<sup>2</sup>, Tao Ma<sup>2</sup>, Qiang Qiu<sup>1</sup> & Jianquan Liu<sup>1,2</sup>

Árboles de genes con el mayor soporte de bootstrap. Las líneas azules indican la filogenia nuclear más frecuente.



## Algunas tendencias emergentes en la especiación

- el aislamiento geográfico parece estar asociado a la mayor parte de los eventos de especiación
- la divergencia temprana de las especies suele estar concentrada en genes particulares que divergen de modo adaptativo
- los genes ligados a los cromosomas sexuales suelen estar implicados en la divergencia temprana entre especies
- las regiones con recombinación reducida (cercanas a los centrómeros, resultantes de inversiones pericéntricas) divergen y mantienen su divergencia con más facilidad que otras

## Comentarios finales sobre las especies y la especiación

- se trata de un tema central en biología
- las especies son claves en la comprensión de la biodiversidad
- en la especiación convergen los procesos microevolutivos con los de la macroevolución
- apenas hemos esbozado los conceptos de especie y los procesos de especiación
- el tema se encuentra en una fase de avance muy rápido



**“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.***