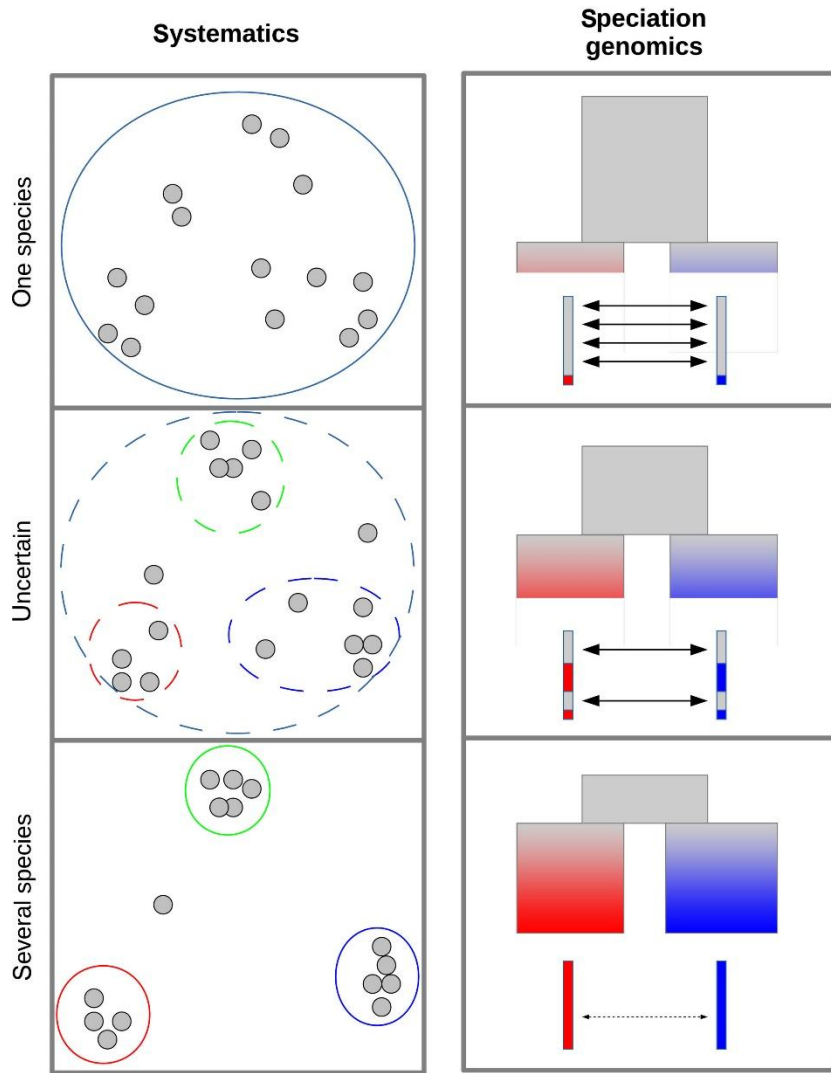


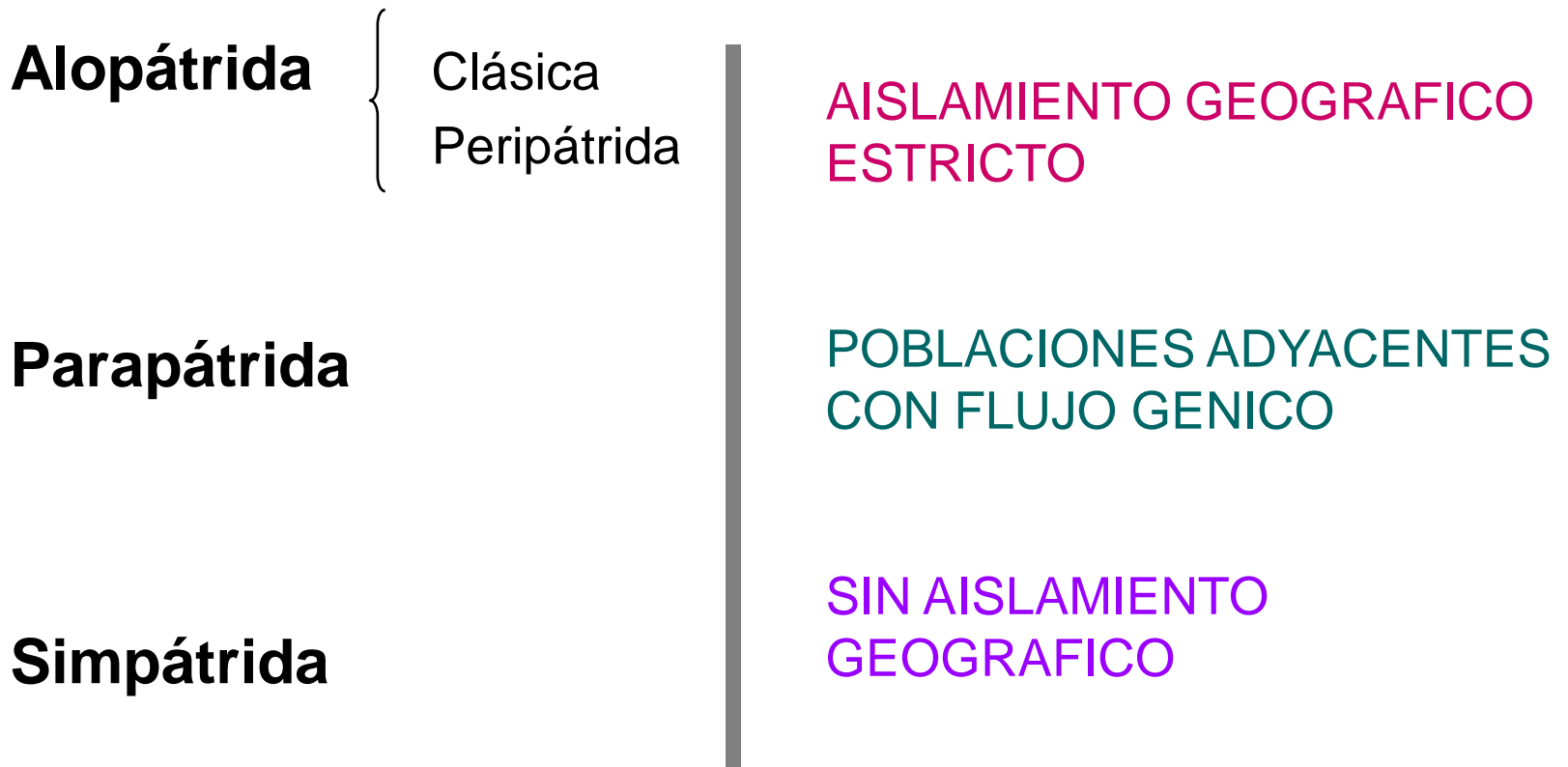
Curso de Evolución 2020
Facultad de Ciencias
Montevideo, Uruguay
<http://evolucion.fcien.edu.uy/>
<http://eva.fcien.udelar.edu.uy/>



13b. Modelos espaciales de especiación. Especiación alopátrida clásica y peripátrida. Efecto fundador. **Especiación parapátrida.** Especiación alocrónica. **Especiación simpátrida.**



Clasificación tradicional de los modos de especiación, de acuerdo al contexto geográfico:



La especiación alopátrida:

Con la ayuda externa de la barrera geográfica:

- Todos los procesos poblacionales normales (deriva genética, mutación, recombinación, selección sexual y no sexual) generan divergencia.
- En alopatría, el problema de la incompatibilidad entre las forma divergentes no existe.
- Cuando ocurre el contacto secundario:
 - Se ponen a prueba las consecuencias de la divergencia.
 - Pueden reforzarse los mecanismos de aislamiento.
- **Cualquier proceso de especiación factible sin aislamiento geográfico puede producirse con mayor facilidad con aislamiento geográfico.**

La especiación simpátrida:

- Al menos en las fases iniciales (sin aislamiento reproductivo), la divergencia por deriva genética no puede cumplir un papel importante.
- El grueso de la divergencia inicial tiene que deberse a la selección sexual y no sexual.
- ¿Cómo se asocia el aislamiento reproductivo a la divergencia ecológica?
 - Apareamientos condicionados por el habitat.
 - Preferencia de apareamientos basada en caracteres ecológicamente divergentes.
 - Selección en contra de los híbridos (cuidado: que en una etapa inicial de divergencia esto puede limitar la divergencia).

“La especiación simpátrida es una lucha entre la selección divergente y la recombinación” Felsenstein (discutir).

“La especiación simpátrida es una lucha entre la selección divergente y la recombinación” Felsenstein (discutir).

Microambiente 1

Microambiente 2

Divergencia ecológica

AA

aa

Divergencia en el cortejo

BB

bb

Cualquiera sea el mutante en cada caso, la selección actúa en su contra al comienzo del proceso.

Si los dos caracteres son independientes, la recombinación actuará en contra de su asociación.

Especiación sin aislamiento geográfico estricto

Parapátrida

- cromosómica
- ecológica (en gradientes)

POBLACIONES ADYACENTES
SIN BARRERAS EXTERNAS AL
FLUJO GÉNICO

Simpátrida

- por poliploidía
- alocrónica
- por selección sexual
- ecológica

SIN SEPARACIÓN
GEOGRÁFICA

La especiación parapátrida:

Paradoja:

- La especiación parapátrida tiene cierta “ayuda” de la separación espacial, a diferencia de la simpátrida.
- Sin embargo, es altamente improbable que las distribuciones geográficas no se fragmenten en algún momento, al menos en el Plio-Pleistoceno, que ha sido dominado por ciclos climáticos.
- La especiación parapátrida termina resultando en fases de alopatría y se vuelve indistinguible de la alopátrida.
- En consecuencia, hay mejores candidatos de especiación simpátrida que parapátrida.

ESPECIACIÓN SIMPÁTRIDA

- Propuesta por Darwin en 1859
- Desde los 1960's, amplia aceptación del modo alopátrido,
- Primera evidencia:

Estudio de laboratorio de Thoday y Gibson

Maynard-Smith: modelo simple con selección disruptiva

Bush propone el caso de *Rhagoletis pomonella*

En la última década:

resurgimiento del interés

muchos casos potenciales identificados

desarrollo de modelos matemáticos

técnicas moleculares disponibles

Especiación por poliploidía

- Mayr la reconoció como el principal modo viable de especiación instantánea, y también como el único factible en simpatría
- En cambio, ordenó la especiación gradual en términos geográficos, y sostuvo que la especiación alopátrida era la principal, si no la única



C. segetum:
 $2N=18$



C. coronarium:
 $2N=36$



C. indicum:
 $2N=54$

Chrysanthemum

salmón chinook: ¿especiación alocrónica?

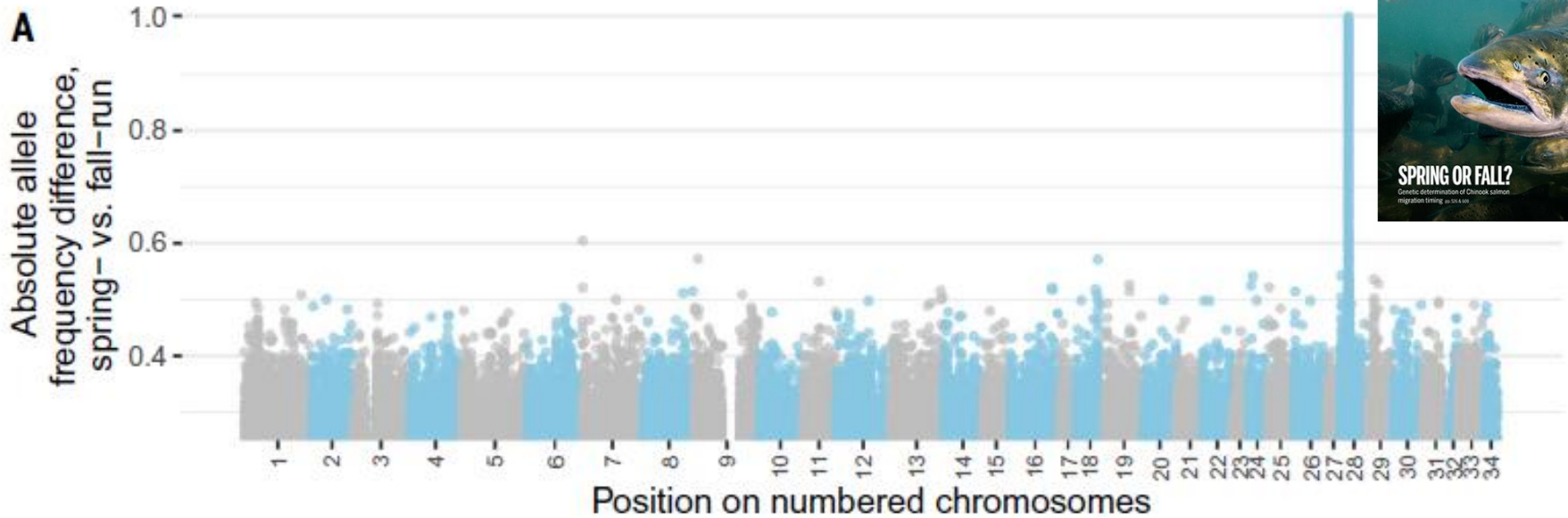
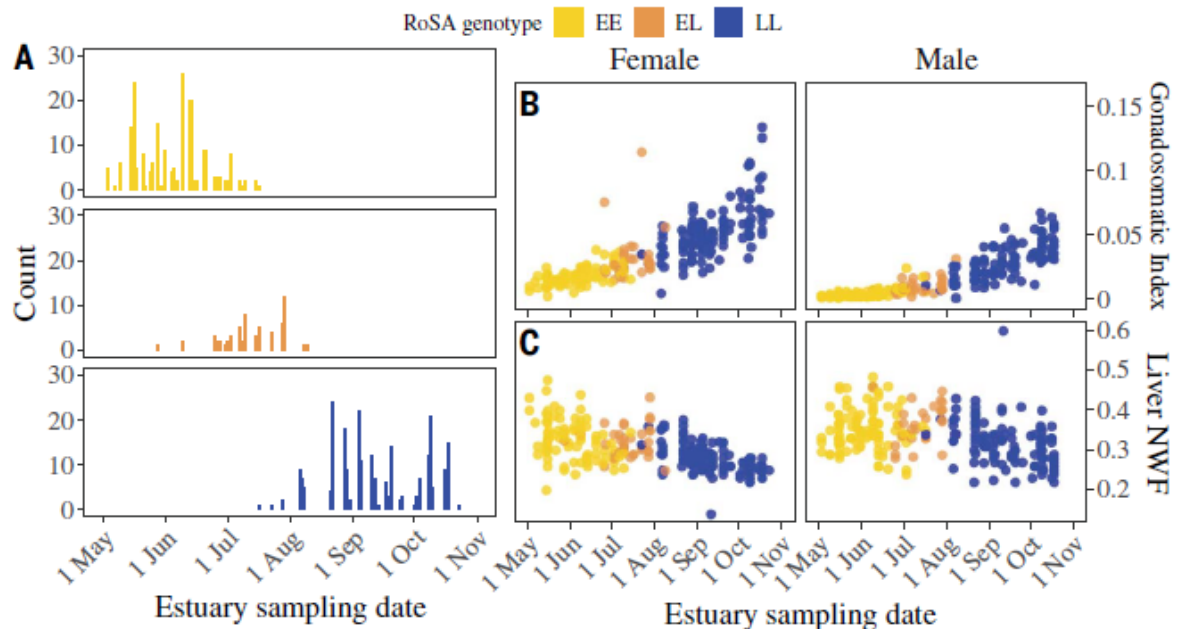


Fig. 4. Migration timing, physiological status, and RoSA genotype of Klamath River Chinook salmon (A) Distribution of freshwater entry timing by day and RoSA genotype of 502 Chinook salmon sampled in the Klamath River estuary. (B) Maturation status, and (C) adiposity of estuary fish by sampling date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



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

Tipos propuestos:

Especiación por **Poliploidía**

Especiación **Alocrónica**

Especiación por **Selección sexual**

Especiación **Ecológica**

estos procesos pueden estar involucrados en cualquier contexto geográfico (incluyendo la alopatría); pero son esenciales en la especiación simpátrida.

ESPECIACIÓN POR POLIPLOIDÍA

1) Hibridización

2) Poliploidía

- Se genera aislamiento reproductivo postcigótico.
- No existe controversia sobre su existencia
- Fácil de probar genéticamente
- Se observa principalmente en plantas (2-4% de los eventos de especiación) y en animales sin cromosomas sexuales

ESPECIACION ECOLOGICA

Ocurre cuando la **Selección Divergente** actuando sobre caracteres entre poblaciones o subpoblaciones con ambientes contrastantes **conduce directa o indirectamente al aislamiento reproductivo**

- Independiente del contexto geográfico: puede ocurrir en SIMPATRIA, PARAPATRÍA o ALOPATRÍA
- Ambiente se refiere a elementos bióticos y abióticos del hábitat, así como a interacciones con otras especies.
- Hábitats alternativos, recursos alternativos en el mismo hábitat, o recursos de distribución continua.

Criterios en la clasificación de especiación

Relación geográfica entre las poblaciones (clásica)

	Alopátrida	Parapátrida	Simpátrida
Ecológica			
No ecológica*			

Mecanismos de generación del aislamiento reproductivo

* por divergencia pasiva y efectos pleiotrópicos (Mayr), o por selección sexual y evolución de sistemas de reconocimiento (Paterson)

Principales características:

- Aislamiento reproductivo es producto de la selección disruptiva o divergente, y no un subproducto de la divergencia pasiva
- Velocidad del proceso: puede ser extremadamente rápido
- No se requiere aislamiento geográfico
- Puede conducir primariamente al aislamiento precopulatorio, postcopulatorio o a ambos
- Produce predicciones que pueden examinarse, ya que deja huellas características que perduran cierto tiempo

Fase I: diversificación ecológica

Fase II: aislamiento reproductivo

¿Cómo se genera el aislamiento reproductivo?

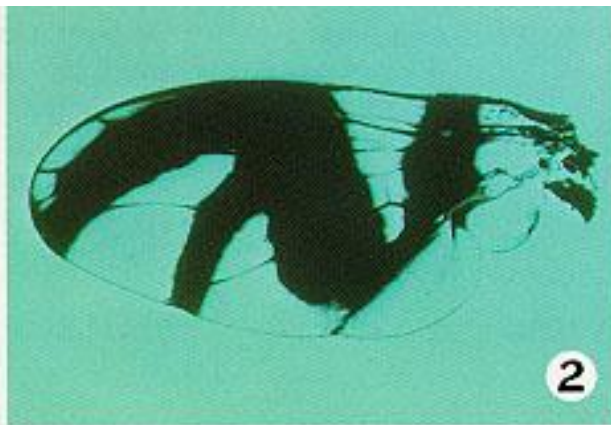
A) apareamientos preferenciales homogámicos

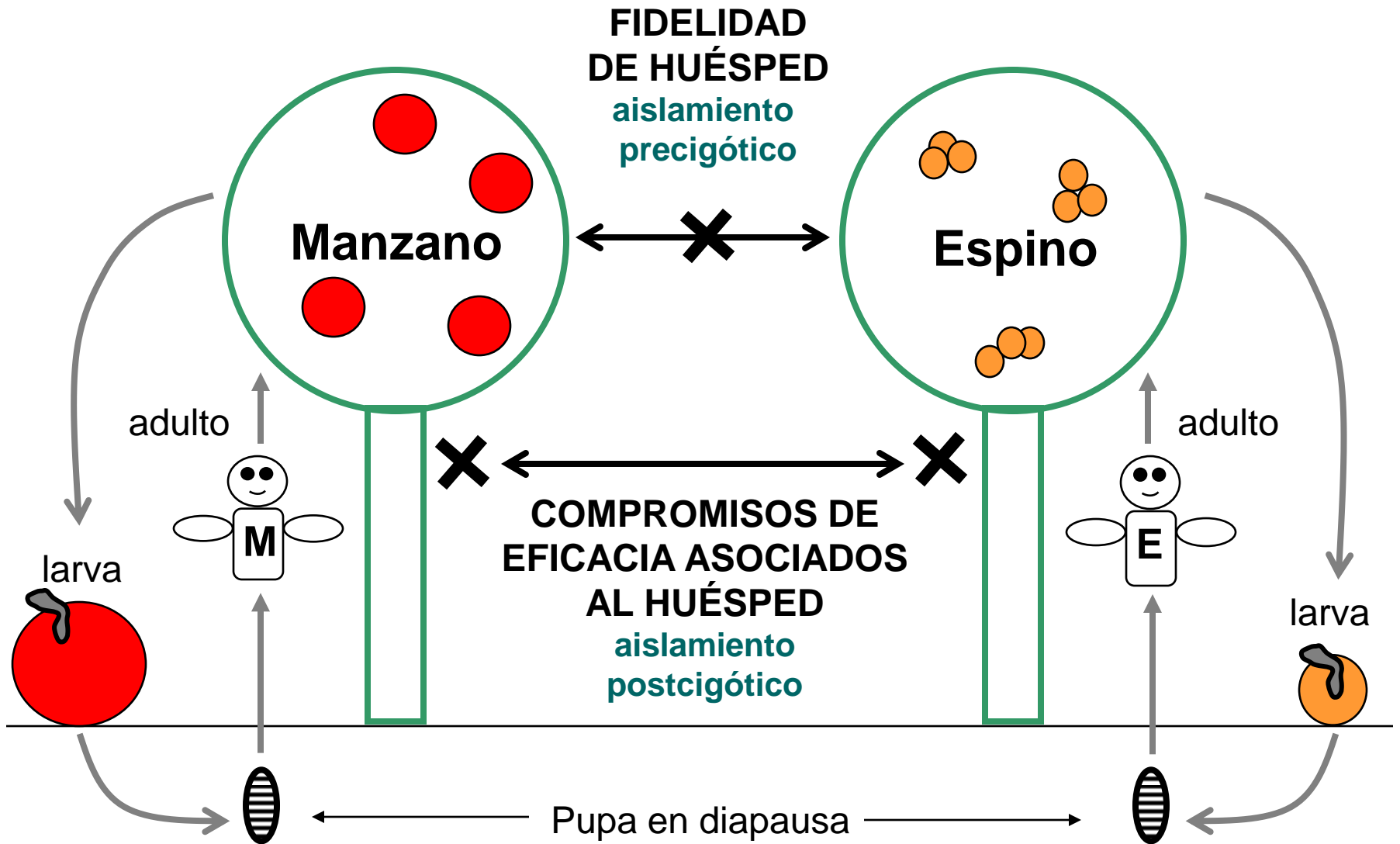
B) apareamientos preferenciales de habitat o de huésped
“fidelidad de hábitat / huésped”

CASO 1

Rhagoletis pomonella







Modelo de formación de razas en simpatría

1) Apareamiento Huésped- específico

Fidelidad de huésped / hábitat genera aislamiento precigótico

2) Compromiso de eficacia darwiniana asociado al huésped

Actúa como aislamiento postcigótico, reforzando el primer mecanismo

El aislamiento reproductivo evolucionará en simpatría como el subproducto pleiotrópico de la adaptación a distintos huéspedes.

Razas de huésped de *Rhagoletis pomonella*

(Bush, Feder)

huéspedes: espino (ancestral)
manzano (cambio de huésped hace unos 150 años)

- Fidelidad de huésped: sí
pero hay hibridación (6% de migración)
- Compromiso de eficacia darwiniana: sí
selección favorece salida de diapausa de acuerdo al tiempo de fructificación de la planta
- Diferenciación genética entre razas. ¡Pero hay evidencia de origen alopátrida y antigua de genes implicados en la adaptación a manzanos! Especiación “alospátrida” (2 fases)
- Evidencia empírica de que la selección está actuando y es lo suficientemente fuerte como para contrarrestar los efectos del flujo génico

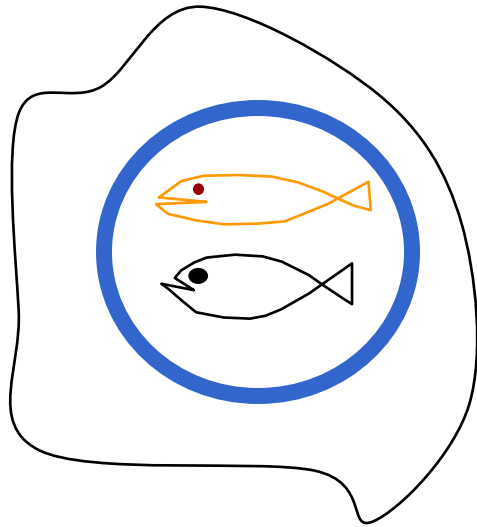
Especiación paralela

El aislamiento reproductivo entre ecotipos contrastantes de una especie evoluciona repetidamente en forma independiente en distintas áreas por los mismos mecanismos y en ausencia de barreras extrínsecas.

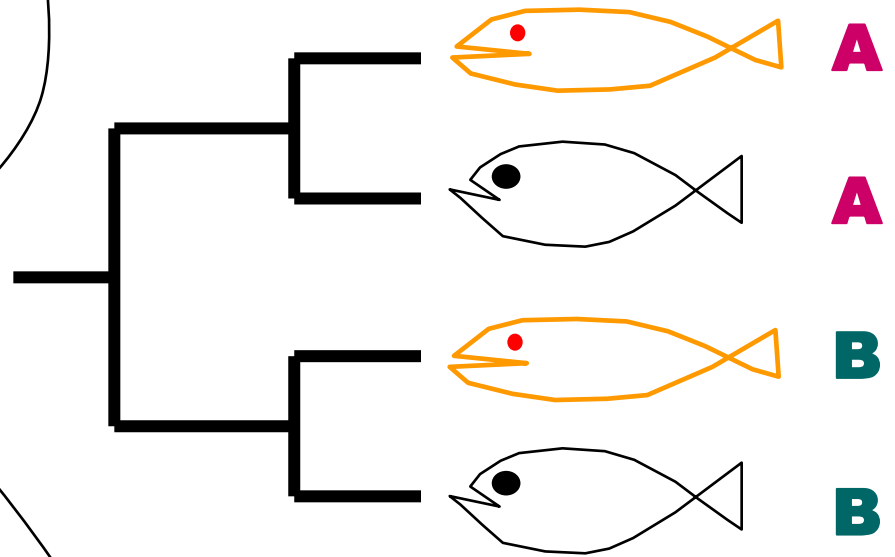
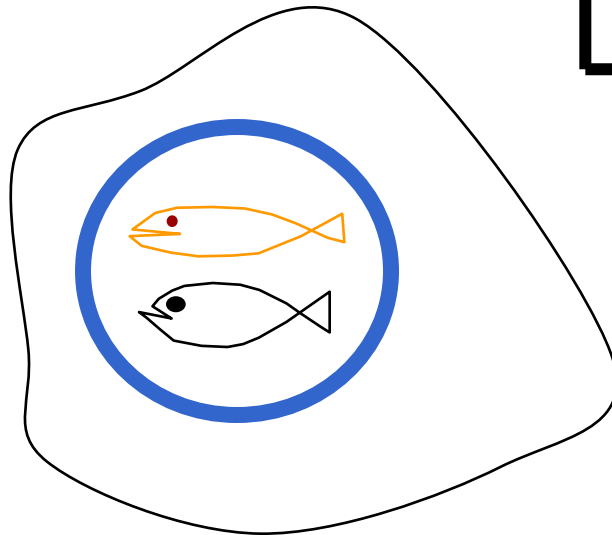
Es el tipo de evidencia más importante para probar la especiación simpátrida.

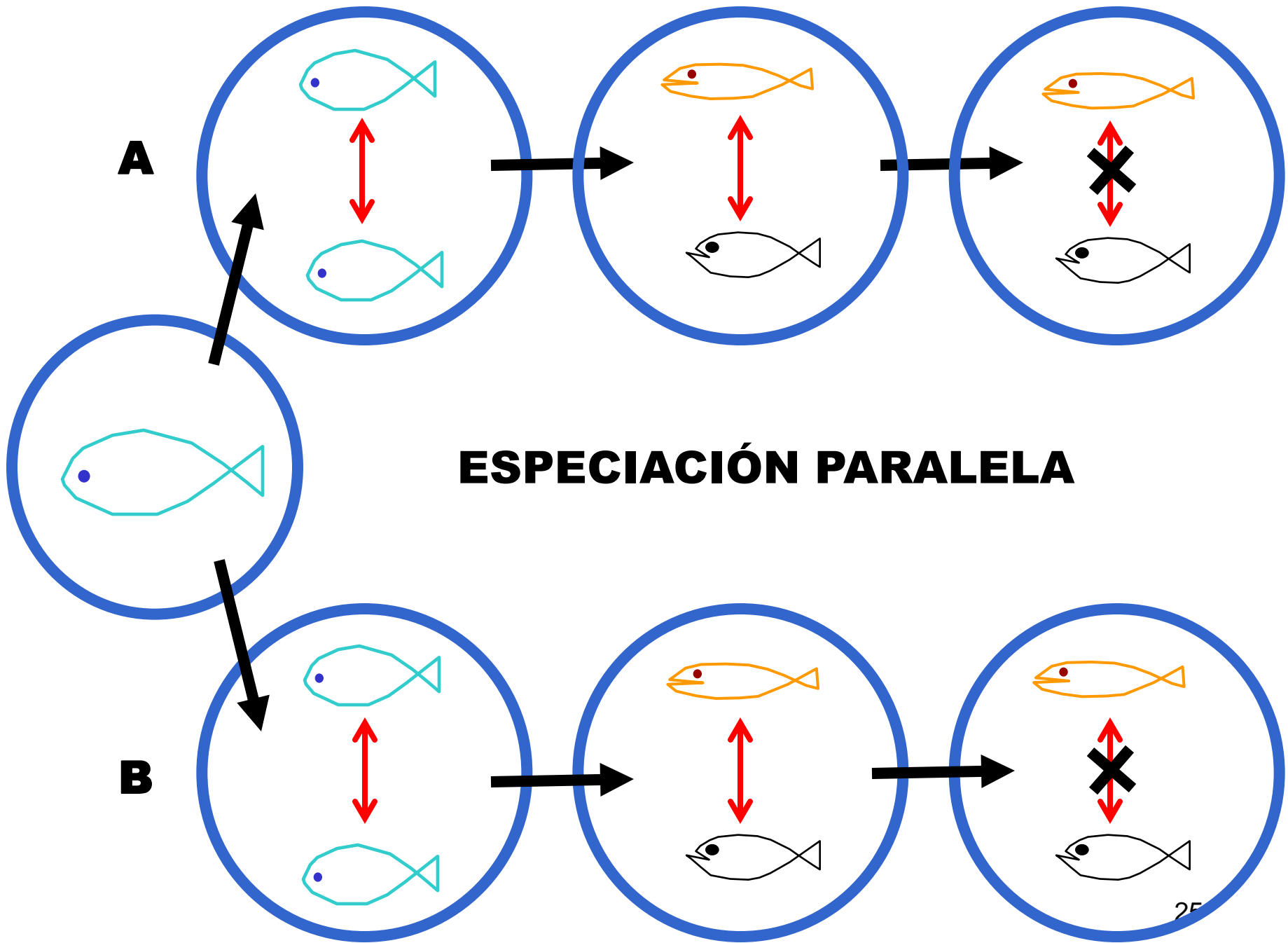
Patrón que no puede explicarse fácilmente por especiación alopátrida.

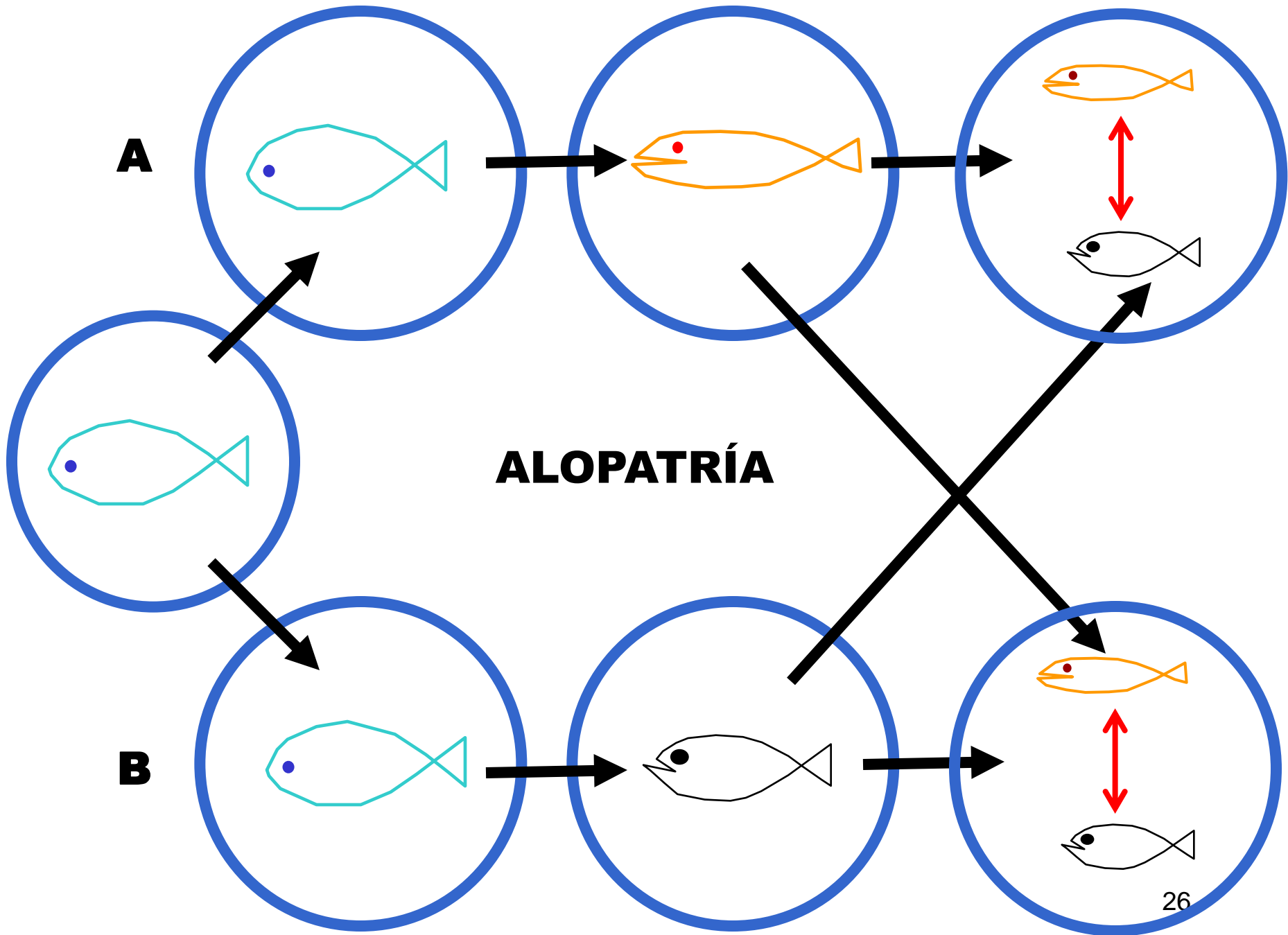
Área A



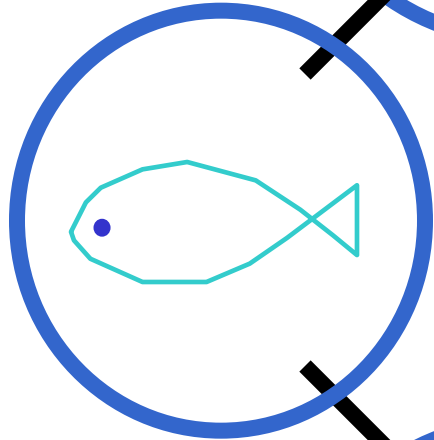
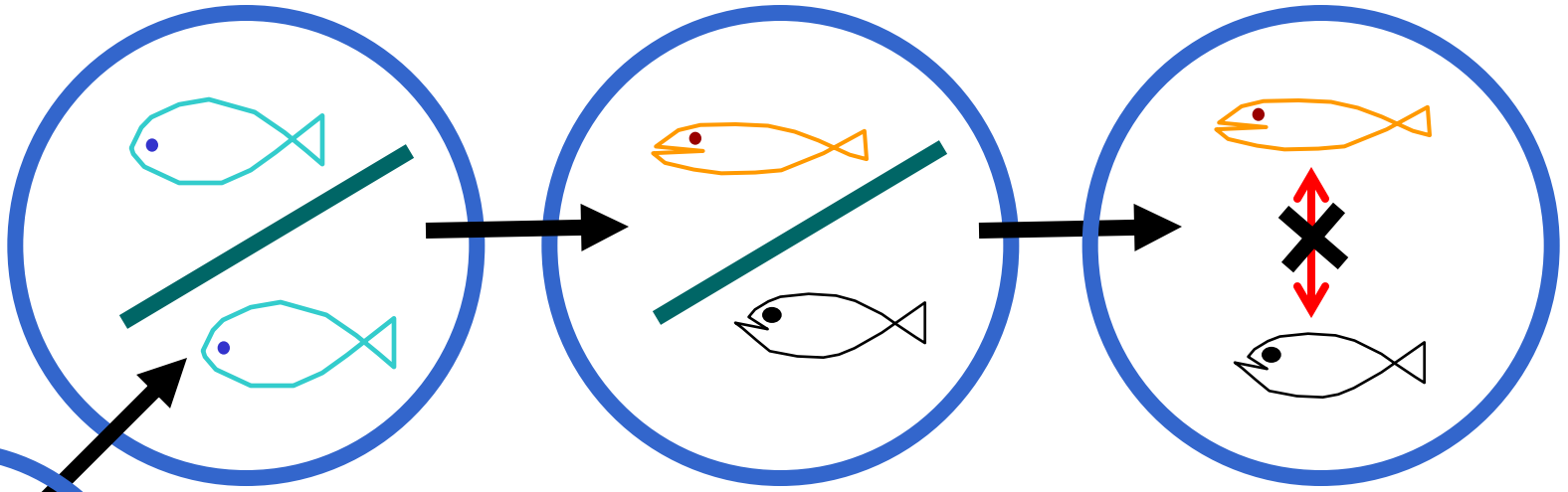
Área B



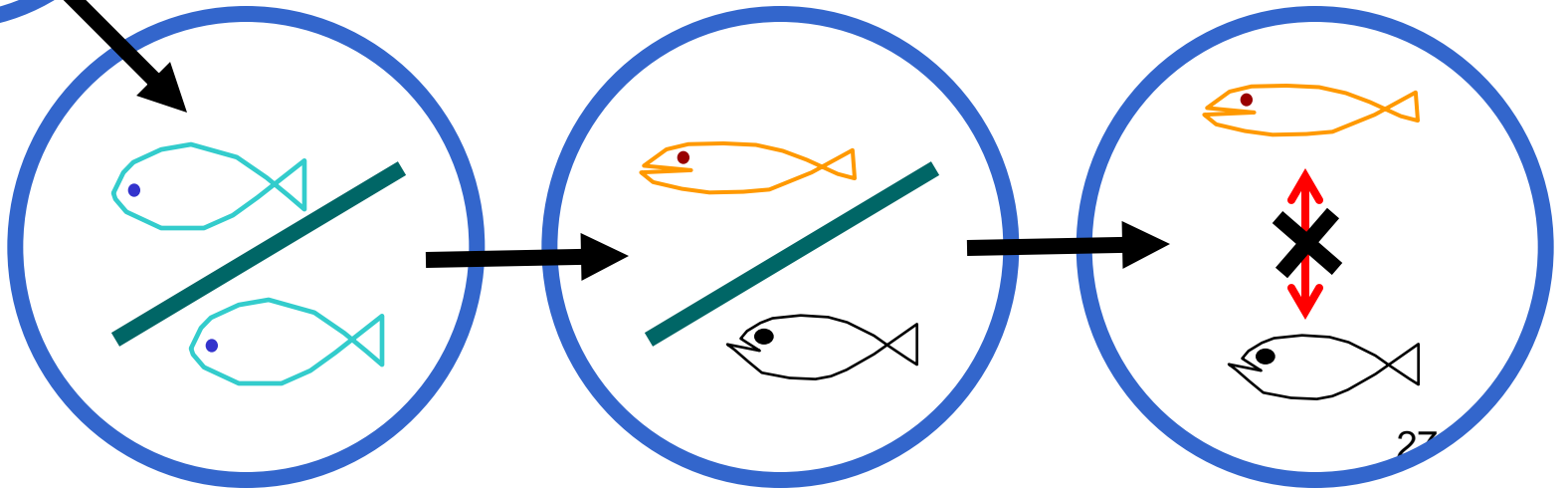




A



B

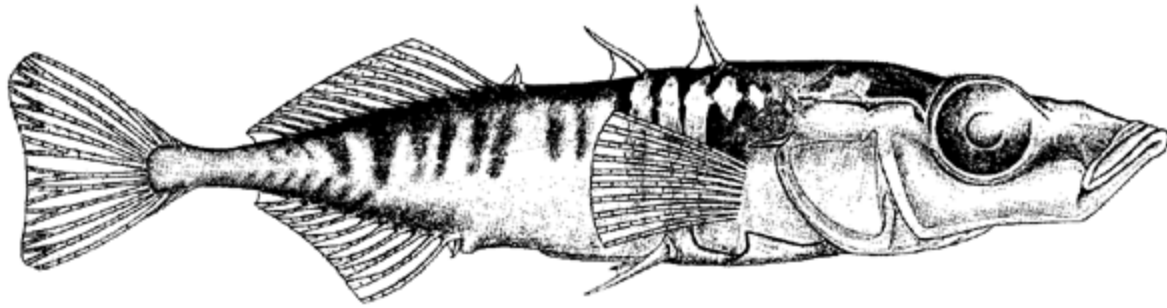


MICROALOPATRÍA

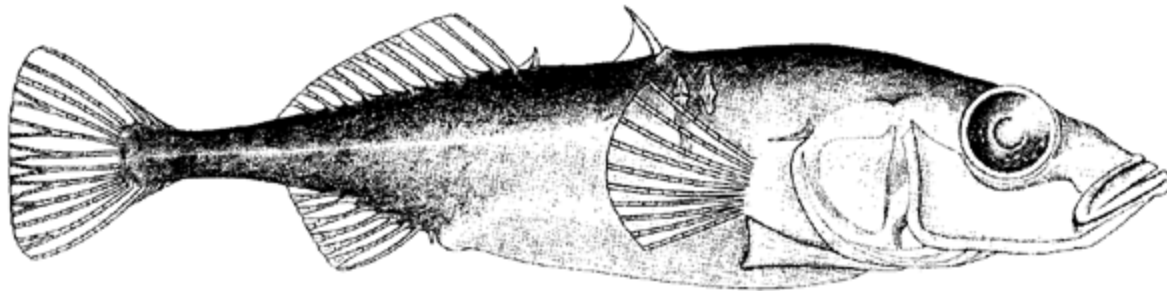


Gasterosteus
(pez de 3 espinas)





Forma limnética

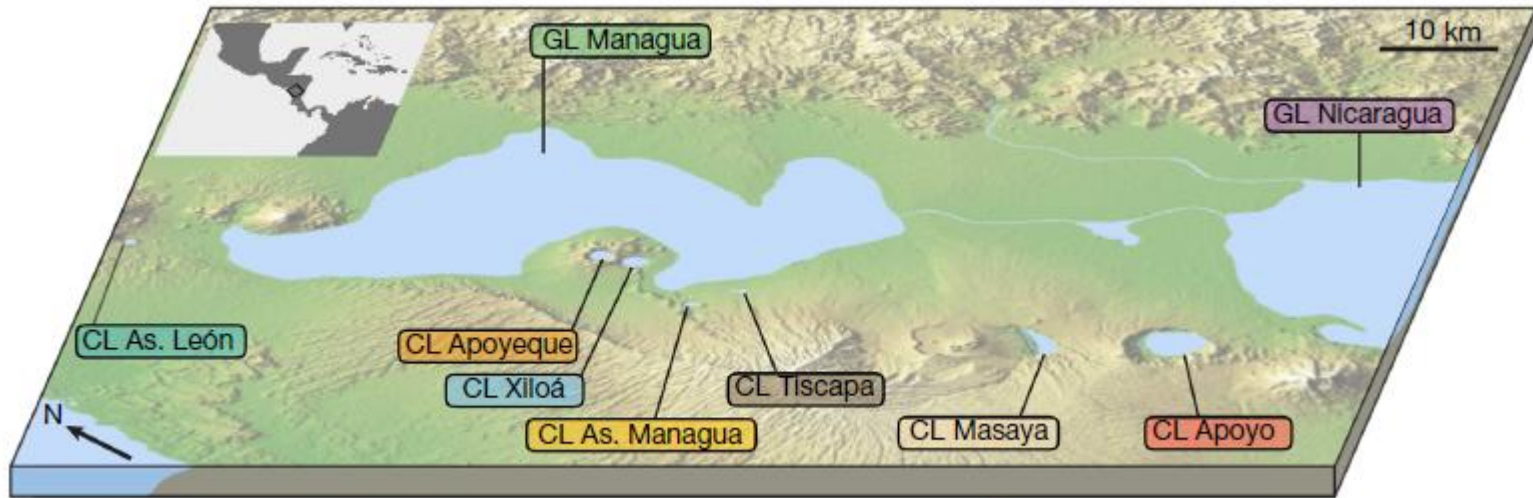


Forma béntica

En varios lagos en Canadá:

- Hay un par de especies simpátricas adaptadas a distintos nichos.
- Las morfologías tróficas son las mismas en cada lago (formas béntica y limnética)
- Colonización reciente desde el mar hace 15 000 años
- Cada lago es una población aislada
- Aislamiento reproductivo en la naturaleza. Híbridos en laboratorio.
- Pero hay evidencia de que podrían representar varios eventos de colonización (¿especiación iniciada en alopatría?)

Cíclidos en lagos volcánicos (Nicaragua)

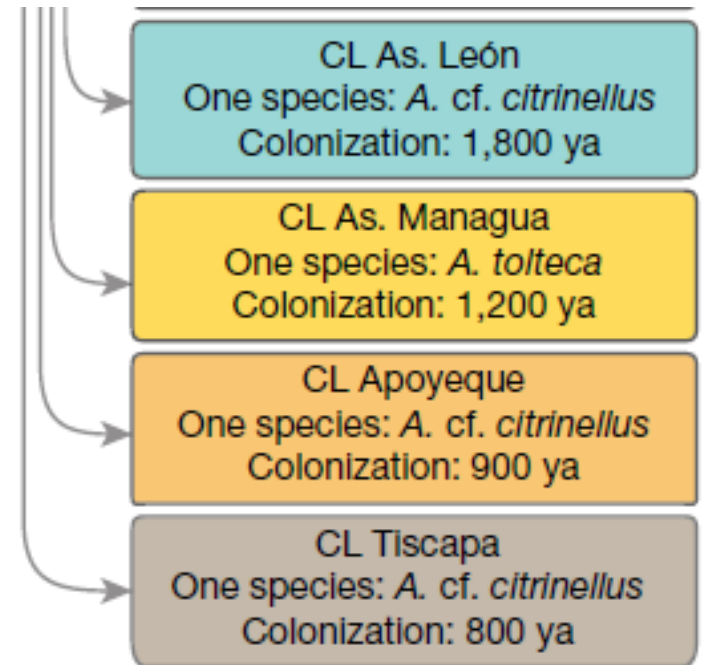
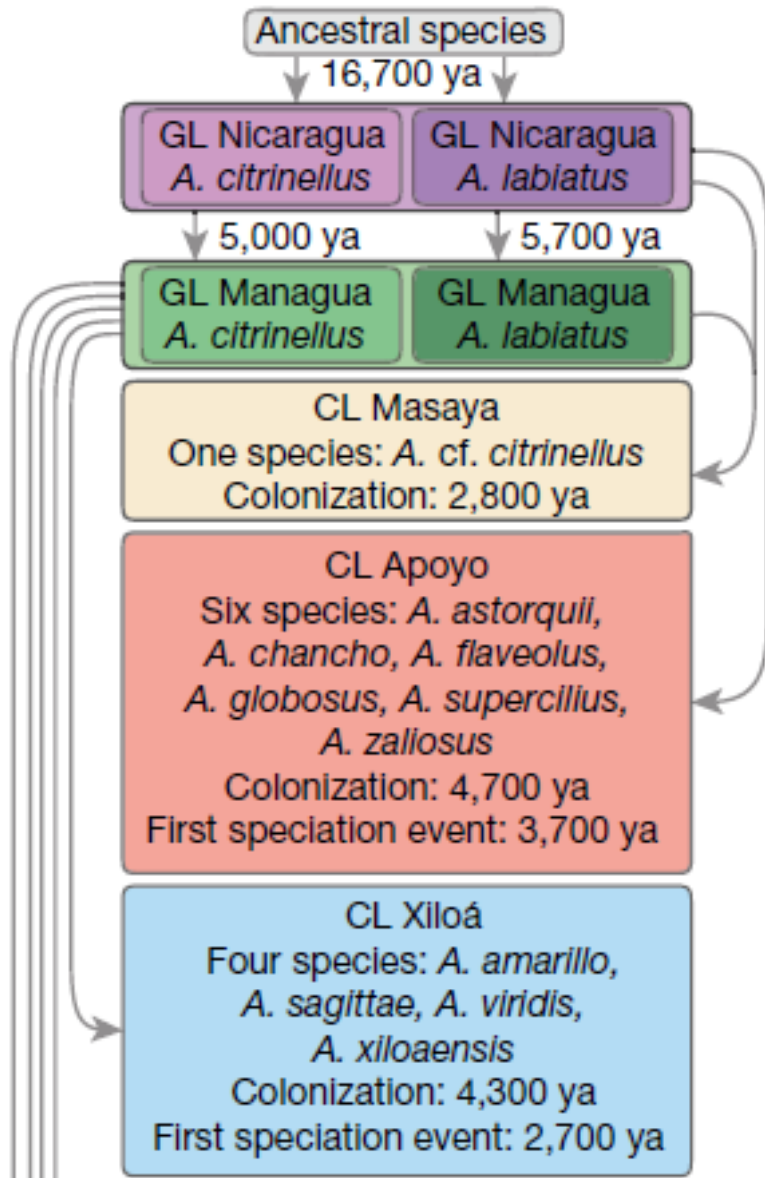


Dos lagos principales: Managua y Nicaragua; fuente de múltiples colonizaciones a...

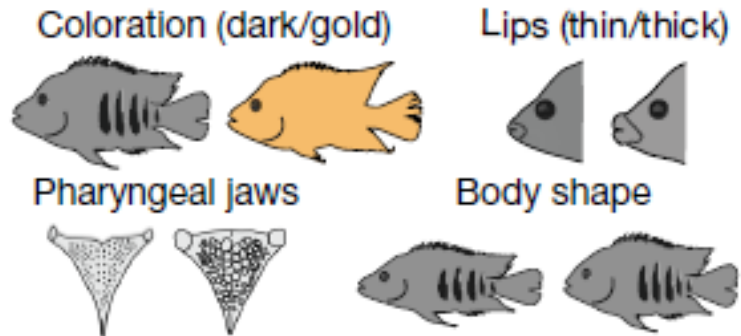
Múltiples lagos volcánicos (CL: cráter lakes), muchos extremadamente jóvenes (pocos miles de años).

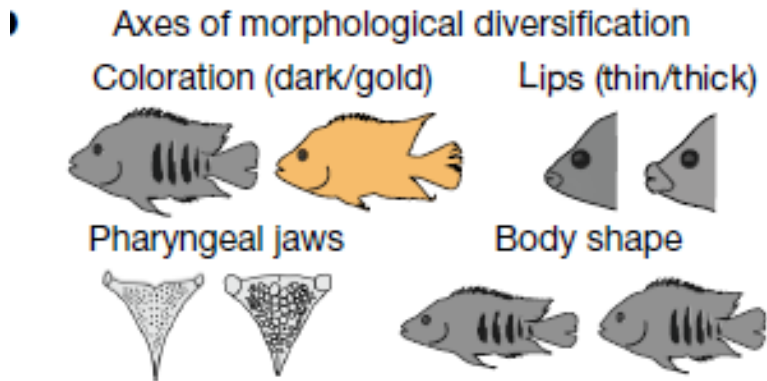
Krautt et al. 2020, Nature <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2845-0>

Cíclidos en lagos volcánicos (Nicaragua)



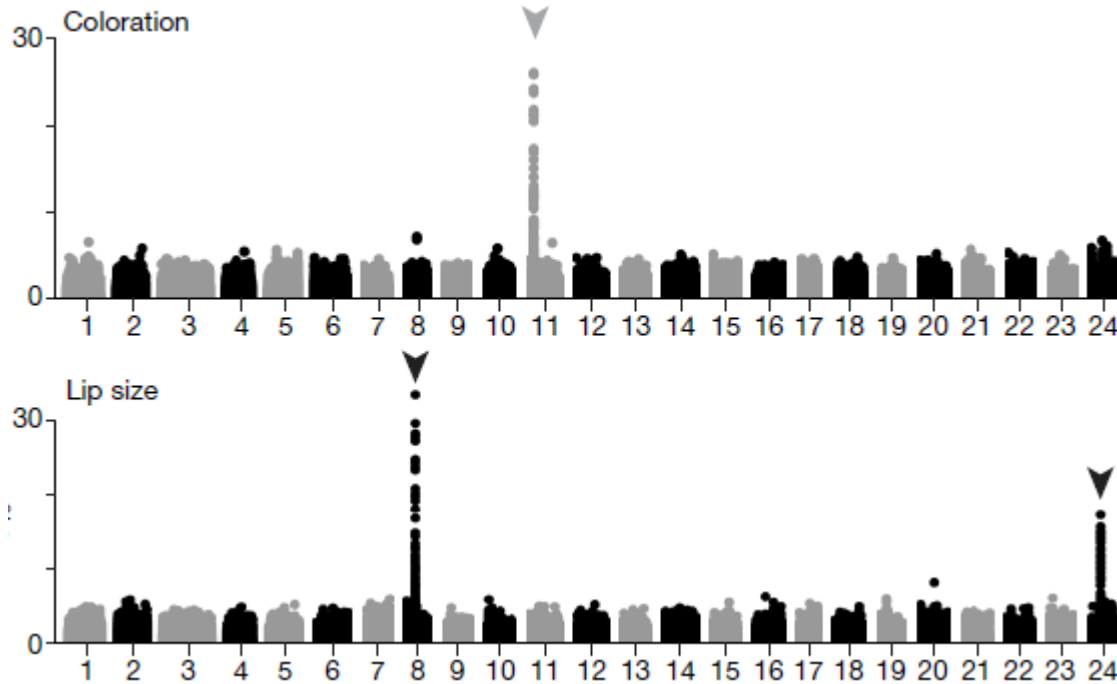
Axes of morphological diversification

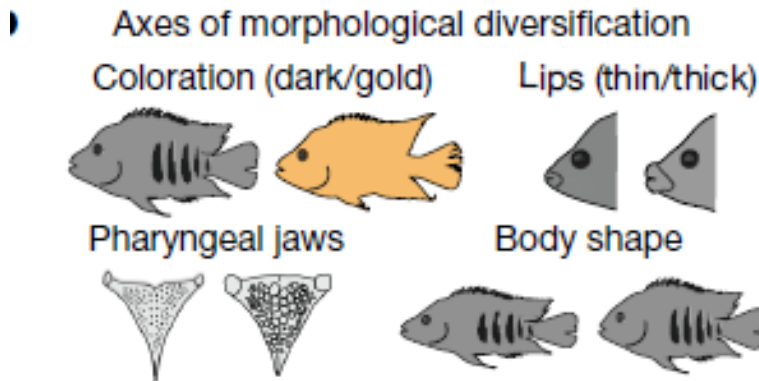




Coloración: un gen;
variación
intraespecífica.

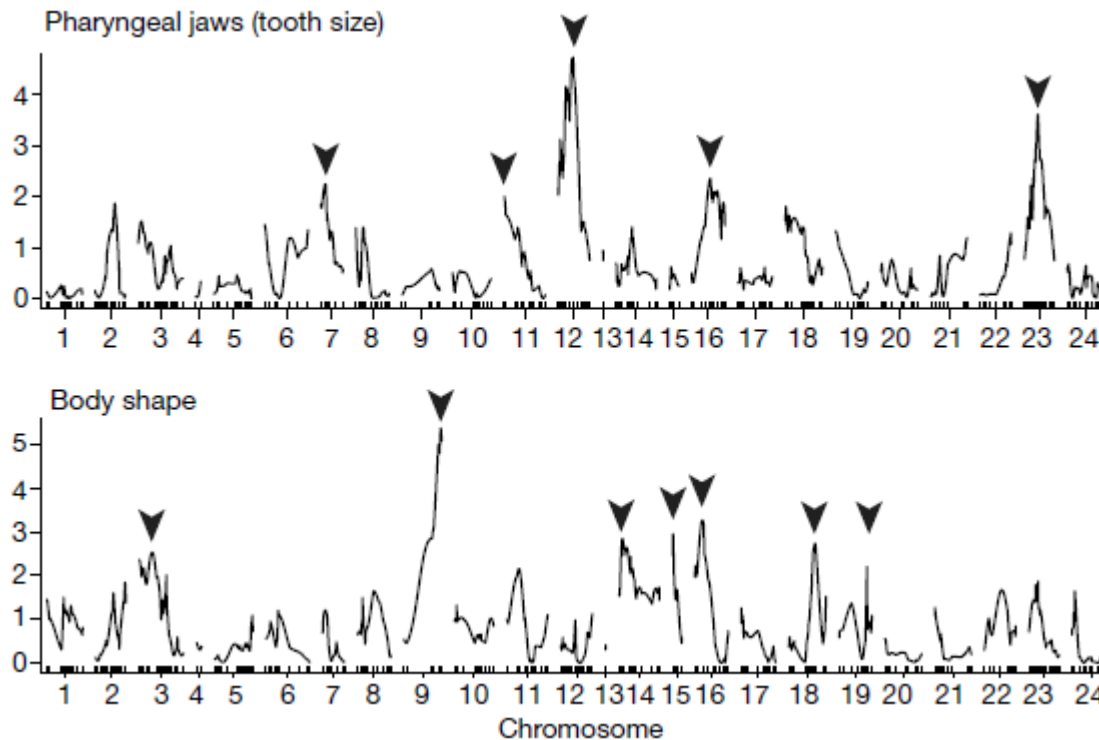
Tamaño del labio:
dos genes; carácter
asociado a
divergencia
ecológica
(alimentación) pero
no a preferencias de
apareamiento o a
divergencia
genómica.



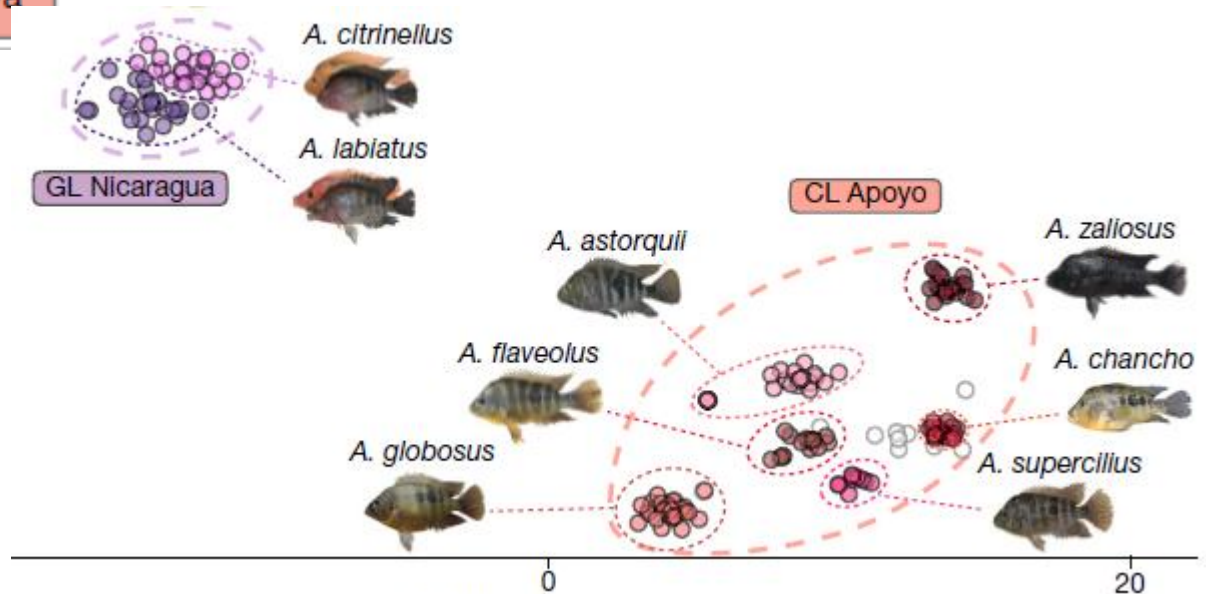
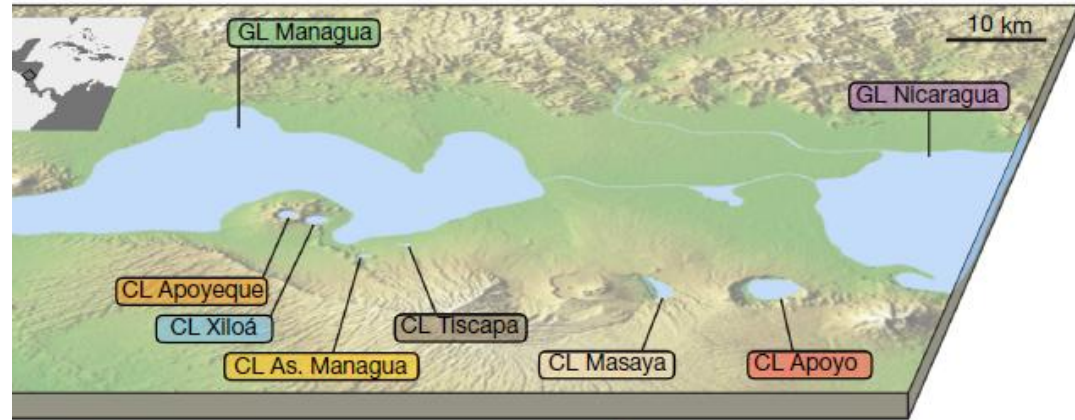
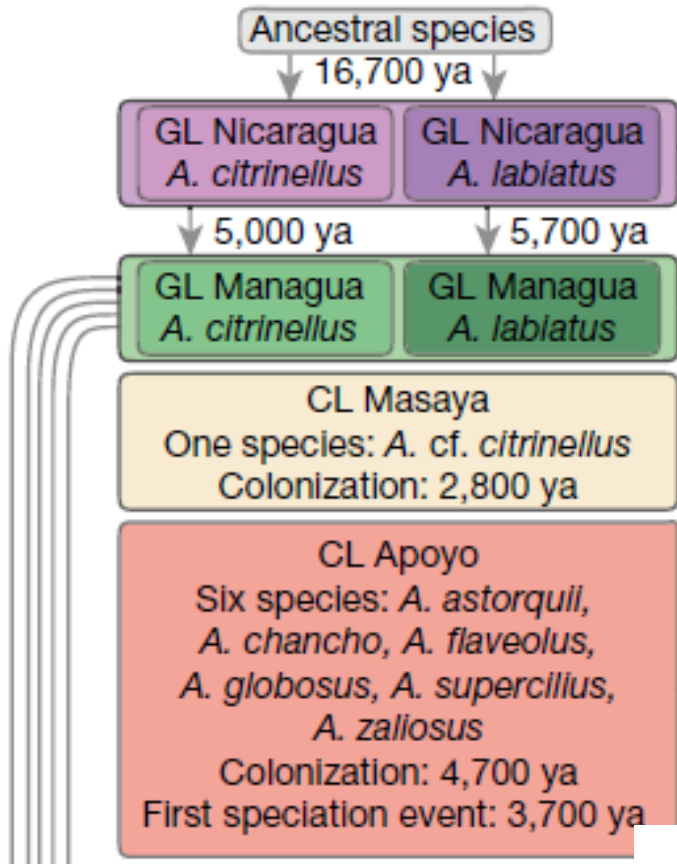


Mandíbulas
faríngeas,
Forma corporal:

Poligénicos,
asociados a
divergencia
ecológica, a
preferencias de
apareamiento, y a
divergencia
genómica.



Cíclidos (Nicaragua)



Cíclidos de Nicaragua

- **Caracteres de base genética simple (1-2 loci):** importantes en la divergencia ecológica local (en múltiples especies), pero no llevan a la especiación.
- **Caracteres poligénicos:** asocian divergencia ecológica local con preferencias de apareamiento; divergencia genómica adicional se asocia a la divergencia específica de estos caracteres.
- **De los mejores ejemplos de especiación simpátrida, rápida, guiada por divergencia ecológica y sexual coordinada.**

Resumen de casos

- **Poliploidía:** simpátrida e instantánea; no problemática cuando no hay herencia cromosómica del sexo.
- **Rhagoletis:** parece haber tenido una fase inicial alópátrida, seguida de una fase simpátrida de adaptación de la forma tropical a un ambiente nuevo (manzanos) en zonas templadas.
- **Peces de tres espinas (Gasterosteus) :** semejante al anterior en que las dos formas parecen representar dos colonizaciones independientes de lagos postglaciares desde el ambiente marino.
- **Cíclidos:** tanto en África como en Centroamérica, incluyen los mejores candidatos a especiación simpátrida guiada por la selección no sexual y sexual:.

Importancia de la especiación simpátrida en la naturaleza

- En teoría se ha demostrado que es plausible.
- Existen unos pocos casos bien documentados y creíbles, pero poca evidencia de que la especiación simpátrida es común.
- Pero es difícil descartar eventos de aislamiento geográfico. La especiación simpátrida es “una lucha entre la selección divergente y la recombinación” (Felsenstein) que la primera sólo gana en ciertos casos.
- Evidencia creciente a favor del papel de la selección positiva (no sexual y sexual) en la especiación.