

El significado de especie y de especiación: una perspectiva genética.

Alan R. Templeton.

INTRODUCCIÓN

¿Qué es una especie? Esta cuestión fundamental debe ser respondida antes de que el proceso de formación de las especies pueda ser investigado. Como cualquier vistazo general a la literatura evolutiva rápidamente revelará, existen muchas definiciones de especie. Estas diferentes definiciones reflejan los diversos tipos de preguntas evolutivas y/o de organismos con los cuales sus autores estaban principalmente interesados. En consecuencia, un concepto de especie sólo puede ser evaluado en términos de una meta o propósito particular. Mi meta es entender la especiación como un proceso genético evolutivo. Una asunción fundamental tras esta meta es que para la especiación, independientemente de una definición precisa de especie, lo mejor es una aproximación mecanística examinando las fuerzas evolutivas que operan sobre los individuos dentro de poblaciones o subpoblaciones y siguiendo sus efectos hacia arriba hasta que en último término causen que todos los miembros de esa población o subpoblación adquieran atributos fenotípicos que le confieran al grupo el status de especie.

Este énfasis en los mecanismos evolutivos genéticos que operan dentro de las poblaciones de individuos ubica completamente a la especiación dentro del dominio de la genética de poblaciones. De acuerdo con esto, lo que se requiere es un concepto de especie que pueda ser relacionado directamente con el marco mecanístico de la genética de poblaciones. Para alcanzar esta meta, repasaré en primer lugar tres conceptos de especie que poseen fuertes partidarios en la literatura actual: el concepto evolutivo de especie, el concepto biológico de especie, y el concepto de especie de reconocimiento. Todos estos conceptos de especie consideran a las especies como entidades biológicas reales e intentan definir a las especies en términos de alguna propiedad biológica fundamental. En este aspecto, todas estas definiciones son conceptos biológicos de especie, aunque una de ellas es referida usualmente como 'el concepto biológico de especie'. Dado que 'el concepto biológico de especie' define a las especies en términos de mecanismos de aislamiento, es mejor conocida como el concepto de aislamiento (Patterson, 1985). La terminología de Patterson será utilizada en el resto de este capítulo.

Luego de revisar los puntos fuertes y los débiles de estos tres conceptos, propondré un cuarto concepto biológico de especie, el concepto de cohesión, el cual intenta utilizar los puntos fuertes de los otros tres mientras evita sus puntos débiles con respecto a la meta de definir las especies de una forma que sea compatible con el marco mecanístico de la genética de poblaciones. De esta manera, puede lograrse una definición de especie que ilumine, en vez de oscurecer o desencaminar, a los mecanismos de especiación y a sus consecuencias genéticas.

TRES CONCEPTOS BIOLÓGICOS DE ESPECIE

El concepto evolutivo de especie.

Bajo esta definición, una especie consiste en una población o grupo de poblaciones que comparten un destino evolutivo común a través del tiempo. Esta definición tiene la ventaja de ser aplicable tanto a grupos vivientes como a grupos extintos y a organismos sexuales y asexuales. Además, pone énfasis en el hecho de que una unidad de especie puede mantenerse unida no sólo a través del flujo génico sino también a través de restricciones del desarrollo, genéticas y ecológicas. Finalmente, este concepto es útil debido

a que se asemeja a la definición operacional de especie utilizada por la mayoría de los taxónomos y paleontólogos en ejercicio. Las decisiones de dar status de especie se toman usualmente en base a patrones de cohesión fenotípica dentro de un grupo de organismos versus la discontinuidad fenotípica entre los grupos. Sin embargo, cuando se estudia una variedad de fenotipos, a menudo se descubre que los patrones de cohesión/discontinuidad varían en función del fenotipo que se mida. Una falla del concepto evolutivo de especie es que provee poca o ninguna guía acerca de cuáles son los rasgos más importantes en la definición de las especies.

Existen otras dos dificultades principales con este concepto. En primer lugar, está el problema de juzgar qué constituye un destino evolutivo 'común'. Obviamente, los polimorfismos pueden existir incluso dentro de las poblaciones locales, y muchas especies son politípicas. Debido a esto, destino evolutivo 'común' no significa 'idéntico', por lo cual debe hacerse algún juicio acerca de cuánta diversidad se permite dentro de un destino evolutivo 'común'. Finalmente, y lo más importante en relación a la meta de este capítulo, el concepto evolutivo de especie no es una definición mecanística. Trata sólo con la manifestación de la cohesión en vez de con los mecanismos evolutivos responsables de tal cohesión. Por lo tanto, no provee un marco adecuado para la integración de factores de la genética de poblaciones dentro del concepto de especie.

El concepto de especie de aislamiento.

El concepto de especie dominante en gran parte de la literatura evolutiva es conocido popularmente como el concepto biológico de especie. Mayr (1963) definió el concepto de especie de aislamiento como 'grupos de poblaciones naturales actual o potencialmente capaces de entrecruzamiento que se encuentran aisladas reproductivamente de otros grupos similares.' De forma similar, Dobzhansky (1970) afirmó que 'Las especies son sistemas de poblaciones: el intercambio genético entre estos sistemas se encuentra limitado o impedido por un mecanismo de aislamiento reproductivo o quizás por una combinación de varios de estos mecanismos.' Como White (1978) ha subrayado, el concepto de aislamiento de especie 'es al mismo tiempo una comunidad reproductiva, un pool de genes, y un sistema genético.' Son estos dos últimos atributos los que hacen a este concepto de especie particularmente útil para la integración de consideraciones de la genética de poblaciones en el problema del origen de las especies. La genética de poblaciones se ocupa de las fuerzas evolutivas que operan en los pools de genes y de los tipos de sistemas genéticos que surgen luego de que operen estas fuerzas. El concepto de aislamiento de especie es por tanto potencialmente útil en el análisis de la especiación desde la perspectiva de la genética poblacional, pero desafortunadamente posee algunas serias dificultades que deben ser rectificadas antes de que este potencial pueda ser comprendido.

Estas dificultades surgen del hecho de que este concepto de especie se define en términos de mecanismos de aislamiento. La Tabla 1 presenta una breve clasificación de los tipos de barreras de aislamiento, y tablas similares pueden encontrarse en cualquier libro sobre especiación de Mayr o Dobzhansky. Bajo el concepto de especie de aislamiento, estas barreras de aislamiento definen las fronteras de la comunidad reproductiva y del pool de genes y preservan la integridad del sistema genético de la especie.

TABLA 1. Clasificación de los mecanismos de aislamiento.

1. Mecanismos precopulatorios que impiden los cruzamientos interpopulacionales

a. Aislamiento ecológico o de hábitat: las poblaciones se aparean en distintos hábitats en la misma región

general, o utilizan distintos agentes polinizadores, etc.

b. Aislamiento temporal: las poblaciones se aparean en distintos momentos del año.

- c. Aislamiento etológico: parejas potenciales de distintas poblaciones se encuentran pero no se aparean.
2. Aislamiento postcopulatorio pero precigótico
- a. Aislamiento mecánico: ocurren apareamientos interpoblacionales pero no tiene lugar la transferencia de esperma.
- b. Mortalidad gamética o incompatibilidad: ocurre transferencia de esperma pero el óvulo no es fertilizado.
3. Aislamiento postcigótico
- a. Inviabilidad de la F1: los cigotos híbridos poseen viabilidad reducida.
- b. Esterilidad de la F1: los adultos híbridos poseen fertilidad reducida.
- c. Decaimiento de los híbridos: los híbridos de la F2 o de los retrocruzamientos poseen viabilidad o fertilidad reducida.
- d. Interacciones coevolutivas o citoplasmáticas: los individuos de una población infectada por un endoparásito o con un elemento citoplasmático particular son fértiles entre ellos pero la viabilidad y/o la fertilidad decaen cuando los apareamientos ocurren entre individuos infectados y no infectados.

Paterson (1985) ha señalado que una dificultad fundamental con el concepto de especie de aislamiento es que conduce a error cuando se piensa en el proceso de especiación. Por ejemplo, bajo el clásico modelo alopátrido de especiación, la especiación ocurre cuando las poblaciones se encuentran totalmente separadas una de la otra por barreras geográficas. Los mecanismos de aislamiento intrínsecos dados en la Tabla 1 son obviamente irrelevantes como barreras de aislamiento durante la especiación debido a que en alopatria no pueden funcionar como mecanismos de aislamiento. Por tanto, las fuerzas evolutivas responsables de este proceso de especiación alopátrida no tienen nada que ver con el 'aislamiento'. Esto también se aplica a otros mecanismos de especiación (Templeton, 1981). Esto no significa que el aislamiento no sea un producto del proceso de especiación en algunos casos, pero el producto (i.e., el aislamiento) no debe ser confundido con el proceso (i.e., la especiación). El concepto de aislamiento a sido perjudicial en los estudios de especiación precisamente porque ha fomentado esta confusión (Paterson, 1985).

El concepto de especie de reconocimiento.

Paterson (1985) ha argumentado fuertemente que esta confusión puede ser evitada viendo a los así llamados mecanismos de aislamiento desde otra perspectiva. Por ejemplo, considérense los mecanismos de aislamiento precopulatorios listados en la Tabla 1. En la literatura evolutiva es común hallar afirmaciones de que complejos rituales de cortejo, señales para el apareamiento, etc. funcionan como barreras de aislamiento precopulatorias que existen para impedir la hibridación con otras especies. Los trabajos de Dobzhansky (1970) indican cuán dominante era esta idea en el pensamiento de uno de los principales arquitectos y proponentes del concepto biológico de especie. No obstante, como Tinbergen (1953) señaló, tales mecanismos precopulatorios tienen varias funciones además del aislamiento: la supresión o escape del comportamiento agresivo en el animal cortejado, la sincronización de las actividades del apareamiento, la persuasión de la pareja potencial para continuar con el cortejo, la coordinación en el tiempo y en el espacio del patrón de

apareamiento, la orientación de parejas potenciales para la cópula, y, finalmente, la propia fecundación. La importancia de estas otras funciones del comportamiento precopulatorio es ilustrada por el trabajo de Crews (1983) acerca del cortejo pseudomascuino y el comportamiento copulatorio del lagarto partenogenético sin machos, *Cnemidophorus uniparens*. En estos lagartos, la inseminación y el aislamiento precopulatorio son totalmente irrelevantes ya que la reproducción es estrictamente partenogenética. Aún así, las hembras muestran elaborados comportamientos de cortejo que se asemejan al cortejo de los machos de especies cercanamente emparentadas. Estos comportamientos sirven como iniciador neuroendócrino que coordina los eventos reproductivos. Obviamente, las conductas de apareamiento facilitan la reproducción en estos lagartos, pero el aislamiento es irrelevante.

La pregunta crítica se convierte entonces en ¿cuál de éstas varias funciones (o cuál combinación) es importante en el proceso de especiación? Paterson (1985) ha argumentado que el aislamiento es una función irrelevante en el proceso de especiación. En consecuencia, para examinar la razón de porqué surge una barrera 'de aislamiento' precopulatoria, es necesario focalizar la atención en las otras funciones de estos mecanismos precopulatorios y examinar las fuerzas evolutivas que operan sobre estas funciones (Paterson, 1985). Desde este punto de vista, todas las otras funciones de estos comportamientos precopulatorios pueden entenderse como facilitando la reproducción, no obstaculizándola como sucedía con la función del aislamiento. La función del aislamiento puede surgir de hecho como un efecto secundario de la evolución de las otras funciones, pero en general no es una parte activa del proceso de especiación.

En consecuencia, los mecanismos de aislamiento constituyen una forma de pensar acerca del proceso de especiación que conduce a error. Aunque todos los mecanismos listados en la Tabla 1 se definen en términos de impedir la reproducción entre las poblaciones, pueden también ser pensados de un modo intraespecífico como facilitando la reproducción dentro de las poblaciones. En general, es esta inversión positiva de las funciones dadas en la Tabla 1 la que juega el rol principal en la especiación. Paterson (1985) se centró en la función positiva de estos mecanismos en la facilitación de la reproducción entre los miembros de una cierta población. De acuerdo con esto, Paterson acepta la premisa, compartida con el concepto de aislamiento, de que una especie es un campo para la recombinación génica. A diferencia del concepto de aislamiento, el cual define los límites de este campo en un sentido negativo a través de mecanismos de aislamiento, Paterson define los límites de este campo en un sentido positivo a través de mecanismos de fertilización, es decir, adaptaciones que contribuyen en los procesos de meiosis y fecundación. Las especies se definen como la población más inclusiva de organismos biparentales individuales que comparten un sistema de fertilización común.

En cierto sentido, los conceptos de especie de aislamiento y de reconocimiento son las dos caras de una misma moneda. Dar vuelta la moneda es provechoso porque el concepto de reconocimiento da una visión más clara de los procesos versus el patrón evolutivos, mientras que el concepto de aislamiento conduce activamente a un error. Por tanto, dada la meta de definir la especie de tal manera que facilite el estudio de la especiación como proceso evolutivo, el concepto de reconocimiento es claramente superior al de aislamiento.

Paterson (1985) ha cargado al concepto de reconocimiento con varias restricciones que no provienen necesariamente de su definición primaria. La más seria de éstas es el uso exclusivo de los mecanismos de fertilización para definir una especie. Obviamente, un campo de recombinación génica requiere más que la fertilización; requiere un ciclo de vida completo en el cual los productos de la fertilización sean viables y fértiles. Además, los así llamados mecanismos 'de fertilización' de Paterson poseen otras funciones evolutivas que él ignora, como está bien ilustrado por el comportamiento de cortejo previamente discutido de los lagartos partenogenéticos. Por tanto, así como Paterson criticó a los mecanismos de

aislamiento porque éstos podían evolucionar por razones distintas al aislamiento, sus mecanismos 'de fertilización' de igual forma pueden evolucionar por razones distintas a la fertilización.

Puede hacerse otra crítica menor al concepto de Paterson (Templeton, 1987), pero deseo concentrarme en dos dificultades serias y fundamentales que comparten ambos conceptos, el de aislamiento y el de reconocimiento. Como muchos otros problemas en el mundo biológico, estos problemas son causados por el sexo -o demasiado, o demasiado poco.

RESTRICCIONES SEXUALES DE LOS CONCEPTOS DE AISLAMIENTO Y DE RECONOCIMIENTO.

Demasiado poco sexo.

Tanto el concepto de especie de aislamiento como el de reconocimiento sólo se aplican a organismos que se reproducen sexualmente (Vrba, 1985). De acuerdo con esto, grandes porciones del mundo orgánico quedan fuera del dominio lógico de estas definiciones de especie. Esta es una seria dificultad para las personas que trabajan con organismos partenogenéticos o asexuales.

Un aspecto particularmente problemático de la exclusión de las especies asexuadas es que la mayoría de las 'especies' partenogenéticas despliegan los mismos patrones de cohesión fenotípica dentro de ellas y de discontinuidad entre ellas que las especies sexuadas. Por ejemplo, Holman (1987) examinó cómo podían reconocerse las especies sexuadas y las especies asexuadas de rotíferos. Contrariamente a las predicciones hechas por el concepto de aislamiento, descubrió que las especies en los taxa asexuados eran de hecho consistentemente más reconocibles que aquellas de los taxa sexuados. Por consiguiente, concluyó que para los rotíferos asexuales 'las especies son reales y pueden ser mantenidas por factores no reproductivos.' Como ilustra este ejemplo, el mundo asexual se encuentra en su mayor parte tan bien subdividido (o quizás mejor) en taxa biológicos fácilmente definidos como lo está el mundo sexual. Esta realidad biológica no debería ser ignorada.

Ignorar a los taxa asexuales es una falla importante de los conceptos de aislamiento y de reconocimiento, pero esta falla es en realidad más extensa que lo que mucha gente cree. Por ejemplo, la genética evolutiva de las poblaciones con autofecundación es simplemente un caso especial de poblaciones partenogenéticas automíticas (ej., ver Templeton, 1974a). Por tanto, las especies con autofecundación también se encuentran fuera del dominio lógico de los conceptos de aislamiento y de reconocimiento. Pero el problema no termina con las especies con autofecundación. Por ejemplo, muchas especies de avispa poseen apareamientos obligados entre hermanos (Karlín y Lessard, 1986). Tal sistema de apareamiento, así como cualquier otro sistema cerrado de apareamiento, desplegará una dinámica evolutiva que puede ser considerada como un caso especial de automixis, tal como la autofecundación. Por tanto, todos los taxa sexuados con un sistema cerrado de apareamiento se encuentran por fuera del dominio lógico de los conceptos de aislamiento y de reconocimiento.

El problema no termina aquí, sin embargo. Los modelos para el análisis de la selección multilocus en poblaciones automíticas y con autofecundación fueron aplicados con mucho éxito a una población de cebada que poseía un 99.43% de autofecundación (Templeton, 1974b). La razón de este éxito es bien clara: con tanta autofecundación, la dinámica evolutiva de la población se aproximó mucho a la de una población 100% autofecundante. Cuando la exogamia se encuentra en un nivel tan bajo, su rol principal es el

de introducir variabilidad genética dentro de la población. Una vez introducida, el destino evolutivo de esa variación se asemeja más al de una población autofecundante que al de una población exogámica. Además, el impacto genético de la exogamia ocasional es reducido aún más por el aislamiento por distancia, lo que provoca que la mayor parte de la exogamia ocurra entre individuos casi genéticamente idénticos. En consecuencia, desde la perspectiva de la genética de poblaciones, esta población de cebada no puede ser considerada de ninguna manera como un 'campo para la recombinación génica', y entonces yace fuera del dominio lógico tanto del concepto de aislamiento como del de reconocimiento.

El problema del aislamiento por distancia previamente mencionado crea una restricción más en el dominio lógico de los conceptos de aislamiento y de reconocimiento. Una población exogámica caracterizada por un flujo génico muy limitado y tamaños efectivos poblacionales pequeños tendrá casi las mismas consecuencias genéticas y la misma dinámica evolutiva que una población predominantemente autofecundante. Ehrlich y Raven (1969) estuvieron entre los primeros en señalar en términos fuertes que muchas especies animales y vegetales no pueden ser consideradas como campo para la recombinación génica en ningún sentido significativo con respecto a los mecanismos evolutivos básicos, y por lo tanto también se encuentran por fuera del dominio lógico de los conceptos de aislamiento y de reconocimiento.

El ejemplo de la cebada conduce a una pregunta interesante. Si una población con un 99,47% de autofecundación se encuentra fuera del dominio lógico de los conceptos de aislamiento y de reconocimiento, ¿qué ocurre con una población con un 99% o con un 95% de autofecundación? El trabajo de Ehrlich y Raven (1969) conduce a un conjunto de preguntas similares: ¿en qué punto son el aislamiento por distancia y la subdivisión poblacional suficientemente débiles como para incluir a un taxa dentro del dominio lógico de los conceptos de aislamiento y de reconocimiento? A pesar de que no se trata de una pregunta fácil de responder, el problema de los taxa genéticamente cerrados es a menudo descartado en una o dos frases, siendo los taxa sexual o genéticamente cerrados tratados como tipos de categorías distintivas (por ej., Mayr 1970; Vrba 1985). Sin embargo, desde el punto de vista de los mecanismos evolutivos (y, por tanto, desde el punto de vista de la especiación como proceso evolutivo), existe un continuo desde la dinámica evolutiva panmíctica hasta la dinámica evolutiva genéticamente cerrada. En consecuencia, el dominio lógico de los conceptos de aislamiento y de reconocimiento no está en absoluto claro ni bien definido. La única certeza es que este dominio es mucho más restrictivo y limitado que lo que en general se percibe.

Demasiado sexo.

Como se ha discutido, los sistemas reproductivos genéticamente cerrados causan serias dificultades a los conceptos de aislamiento y de reconocimiento, pero también lo hacen los sistemas genéticamente abiertos. Por ejemplo, Grant (1957), uno de los más fuertes partidarios entre los botánicos del concepto de aislamiento, concluyó que menos del 50% de las especies exogámicas de 11 géneros de plantas californianas estaban bien delimitadas por el aislamiento de otras especies. Una y otra vez en las plantas, los taxónomos han definido especies que existen en grandes unidades conocidas como especies singámicas ("syngameons") que se caracterizan por una hibridación natural y un intercambio genético limitado. Grant (1981) define a las especies singámicas como 'la unidad más inclusiva de entrecruzamiento en un grupo de especies con hibridación.' La existencia frecuente de especies singámicas en las plantas crea serias dificultades tanto para el concepto de aislamiento como para el de reconocimiento debido a que el campo de la

recombinación genética es obviamente mayor que la especie taxonómica y que los grupos que se comportan como entidades evolutivamente independientes. Una solución es simplemente negar el status de especie de los miembros del grupo de especies singámicas. Por ejemplo, Grant (1981) se refiere a los miembros del grupo de las especies singámicas como 'semiespecies'. Bajo el concepto de reconocimiento, el propio grupo de especies singámicas sería la especie, dado que la definición de especie singámica de Grant es virtualmente idéntica a la definición de especie de Paterson (1985). Sin embargo, los botánicos no han tomado estas decisiones taxonómicas arbitrariamente. Las especies dentro de un grupo singámico son a menudo unidades reales en términos de morfología, ecología, genética y evolución. Por ejemplo, el registro fósil indica que dos especies de álamos americanos (los 'balsam poplars' y los 'cottonwoods', ambos del género *Populus*) han divergido hace al menos 12 millones de años y han generado híbridos a lo largo de este período (Eckenwalder, 1984). Aún cuando los híbridos se encuentran muy extendidos, son fértiles y antiguos, estas especies de árboles poseen y mantienen una cohesión genética, fenotípica y ecológica entre ellas y una distinción que las separa y se han mantenido como linajes evolutivos distintivos por al menos 12 millones de años (Eckenwalder, 1984). Por tanto, estos álamos son unidades biológicas reales que no deberían ser ignoradas.

Es común en los zoólogos reconocer que el concepto de aislamiento posee dificultades cuando es aplicado a las plantas superiores, exogámicas, pero luego argumentar que el concepto de aislamiento funciona razonablemente bien para animales multicelulares que se reproducen sexualmente. Sin embargo, esta visión ya no puede ser sostenida con la creciente resolución que proveen las técnicas del ADN recombinante. Por ejemplo, en mamíferos, se están llevando a cabo estudios en mi laboratorio en babuinos, ganado salvaje, cánidos, roedores subterráneos y ratas, ejemplos, respectivamente, de primates, ungulados, carnívoros y roedores -los cuatro grupos principales de mamíferos. En cada caso, existe evidencia de que ocurre hibridación interespecífica en forma natural (Baker et al., 1989; Davis et al., 1988; datos no publicados). A pesar de la hibridación, muchas de las unidades taxonómicas dentro de estos grupos representan unidades biológicas reales en el sentido morfológico, ecológico, genético y evolutivo. Por ejemplo, los lobos y los coyotes pueden formar híbridos, y de hecho lo hacen. No obstante, son bastante distinguibles morfológicamente unos de otros, poseen comportamientos extremadamente diferentes en términos de estructura social y caza, y representan linajes evolutivos distintivos con diferencias genéticas diagnósticas (Figura 1). Además, el registro fósil indica que han evolucionado como linajes distintivos y continuos por al menos 0,5 millones de años (Hall, 1978) y quizás por tanto tiempo como 2 millones de años (Nowak, 1978). Aunque estos taxa no satisfacen el criterio del concepto de especie por aislamiento, Hall (1978) argumenta que son grupos biológicamente reales y que el status de especie es claramente apropiado.

Las especies singámicas animales no se encuentran de ninguna manera limitadas a los mamíferos. *Drosophila heteroneura* y *D. silvestris* son dos especies hawaianas de *Drosophila* con las cuales hemos trabajado. Aunque son filogenéticamente muy cercanas y en gran medida simpátridas en la isla de Hawaii (Carson, 1978), son extremadamente distinguibles morfológicamente, siendo la diferencia más dramática que *silvestris* posee una cabeza redonda y *heteroneura* una cabeza con forma de martillo (Val, 1977). Pueden ser hibridadas en el laboratorio, y los híbridos y los F₂ y retrocruzamientos subsiguientes son completamente fértiles y viables (Val, 1977; Templeton, 1977; Ahearn y Templeton, 1989). Debido a que la morfología de los híbridos es conocida gracias a estos estudios de laboratorio, Kaneshiro y Val (1977) fueron capaces de descubrir que la hibridación interespecífica ocurre en la naturaleza. Nuestros estudios moleculares (DeSalle y Templeton, 1987) confirmaron que los híbridos realmente se forman en la naturaleza, y, lo que es más, que estos híbridos pueden retrocruzarse, y de hecho lo hacen, hasta tal punto que un

haplotipo mitocondrial de *heteroneura* puede hallarse asociado a una morfología aparentemente normal de *silvestris*. A pesar de esta hibridación natural, las especies pueden mantener, y lo hacen, sus muy distinguibles morfologías de base genética (Templeton, 1977; Val, 1977) y poseer distintas filogenias de su ADN nuclear (Hunt y Carson, 1983; Hunt et al., 1984) a pesar de la limitada introgresión observada con el ADN mitocondrial (DeSalle et al., 1986). Por tanto, tanto la morfología como las moléculas definen a estos taxa como linajes reales y evolutivamente distinguibles.

Como ilustran estos y otros estudios, los taxa animales despliegan frecuentemente la hibridación natural que produce híbridos fértiles y viables. Estos taxa se han reconocido usualmente como especies debido a sus morfologías y ecologías distintivas y debido a que los estudios moleculares modernos han revelado que se comportan como linajes evolutivos independientes, al menos con respecto a sus genomas nucleares. En otras palabras, muchas especies animales son miembros de grupos singámicos, tal como lo son las plantas. Por tanto, las especies singámicas son un problema extendido para los conceptos de aislamiento y de reconocimiento.

EL CONCEPTO COHESIVO DE ESPECIE.

Ahora es posible una nueva definición biológica de especie, la que llamo el concepto cohesivo de especie. La especie en el concepto cohesivo es la población más inclusiva de individuos que poseen el potencial para la cohesión fenotípica a través de mecanismos intrínsecos de cohesión (Tabla 2). Trataré ahora sobre el significado de este concepto de especie, mostrando cómo toma partes prestadas de los conceptos evolutivo, de aislamiento y de reconocimiento, mientras que evita sus serios defectos.

Al igual que el concepto evolutivo de especie, el concepto cohesivo de especie define a la especie en términos de cohesión genética y fenotípica. Como consecuencia, el concepto de cohesión comparte con el concepto evolutivo su fortaleza de poder ser aplicable a los taxa que se reproducen asexualmente (o por intermedio de otros sistemas cerrados o casi cerrados de apareamiento), y a los taxa que pertenecen a grupos singámicos. Al contrario que el concepto evolutivo de especie, el concepto de cohesión define a las especies en términos de los mecanismos que producen la cohesión más que de la manifestación de la cohesión en el tiempo evolutivo. Este es un enfoque mecanístico similar al que toma el concepto de aislamiento, si bien en este caso el foco se encuentra sobre mecanismos de cohesión en vez de mecanismos de aislamiento. Al definir una especie en términos de mecanismos de cohesión, el concepto cohesivo puede ser fácilmente relacionado con un marco mecanístico de genética de poblaciones y puede guiar en la comprensión de la especiación como proceso evolutivo. En particular, la especiación es ahora considerada como la evolución de los mecanismos de cohesión (como opuestos a los mecanismos de aislamiento). Esto significa también que el concepto de cohesión se centra principalmente en los taxa vivientes más que en los taxa fósiles.

TABLA 2. Clasificación de los mecanismos de cohesión.

I. Intercambiabilidad genética: los factores que definen los límites de dispersión de las nuevas variantes

génicas a través del *flujo génico*.

A. Mecanismos que promueven la identidad genética a través del *flujo génico*

1. Sistema de fertilización: los organismos son capaces de intercambiar gametos que conduzcan a una fecundación exitosa.

2. Sistema de desarrollo: los productos de la fertilización son capaces de producir adultos viables y fértiles.

B. Mecanismos de aislamiento: la identidad genética se preserva por la falta de *flujo génico* con otros grupos.

II. Intercambiabilidad demográfica: los factores que definen el nicho fundamental y los límites de dispersión

de las nuevas variantes génicas a través de la *deriva genética* y la *selección natural*.

A. Reemplazabilidad: la *deriva genética* (la descendencia de un ancestro común) promueve la identidad genética.

B. Desplazabilidad:

1. Fijación selectiva: la *selección natural* promueve la identidad genética favoreciendo la fijación de una variante genética.

2. Transiciones adaptativas: la *selección natural* favorece a las adaptaciones que alteran directamente a

la intercambiabilidad demográfica. La transición está restringida por:

a. Restricciones mutacionales en el origen de la variación fenotípica heredable.

b. Restricciones en el destino de la variación heredable

i. Restricciones ecológicas.

ii. Restricciones del desarrollo.

iii. Restricciones históricas.

iv. Restricciones de la genética poblacional.

Como fue señalado por Paterson (1985), es útil definir los mecanismos subyacentes al status de especie de tal forma que las definiciones reflejen la función evolutiva más probable de los mecanismos durante el proceso de especiación. De acuerdo con esto, los mecanismos de cohesión serán definidos para que reflejen su función evolutiva más probable. La tarea básica es identificar esos mecanismos de cohesión que contribuyen a mantener a un grupo como un linaje evolutivo. La esencia misma de un linaje evolutivo desde una perspectiva de la genética poblacional es que nuevas variantes génicas pueden surgir en él, extenderse, y reemplazar a las variantes viejas. Estos eventos suceden por intermedio de las fuerzas microevolutivas estándar como el flujo génico, la deriva genética, y/o la selección natural. El hecho de que las variantes génicas presentes en un linaje evolutivo puedan ser rastreadas hasta un ancestro común significa también que los individuos que componen este linaje deben mostrar un alto grado de relacionamiento genético. Los mecanismos de cohesión que definen el status de especie son, por tanto, aquellos que promueven el relacionamiento genético y que determinan las fronteras poblacionales de la acción de las fuerzas microevolutivas.

Los conceptos de aislamiento y de reconocimiento se centran exclusivamente en el relacionamiento genético promovido a través del intercambio de genes vía reproducción sexual. Estas definiciones han elevado a una única fuerza microevolutiva -el flujo génico- como criterio concluyente y exclusivo del status de especie. No hay ninguna duda de que el flujo génico es una de las principales fuerzas microevolutivas, y por tanto los factores que definen los límites de dispersión de las nuevas variantes génicas a través del flujo génico son criterios válidos para el status de especie. De acuerdo con esto, la intercambiabilidad genética se incluye en la Tabla 2 como una importante clase de mecanismos de cohesión. La intercambiabilidad genética se refiere simplemente a la capacidad de intercambiar genes por

intermedio de la reproducción sexual. Esto implica un sistema de fertilización compartido en el sentido de Paterson (1985). El intercambio efectivo de genes también exige que los productos de la fertilización sean potencialmente viables tanto como fértiles (Templeton, 1987). Como se muestra en la Tabla 2, el rol del flujo génico en la determinación del status de especie puede ser definido tanto en un sentido positivo (I.A en Tabla 2) como en uno negativo (I.B en Tabla 2). Como se afirmó anteriormente, el sentido positivo provee generalmente de una visión más certera de los procesos evolutivos involucrados en la especiación.

El flujo génico no es la única fuerza microevolutiva que define las fronteras de un linaje evolutivo. En realidad, la deriva genética y la selección natural juegan un rol mucho más potente y universal debido a que estas dos clases de fuerzas microevolutivas son aplicables a todos los organismos, no sólo a las especies sexuadas exogámicas. Una pregunta importante es, por lo tanto, ¿qué factores definen los límites de dispersión de las nuevas variantes génicas a través de la deriva genética y la selección natural? Dado que estas fuerzas pueden operar en poblaciones asexuales, es obvio que los factores que limitan el campo de acción de la deriva y la selección no son necesariamente los mismos que los que limitan las acciones del flujo génico. Como vimos, el flujo génico requiere intercambiabilidad genética, es decir, la capacidad de intercambiar genes durante la reproducción sexual. Para que operen la deriva genética y la selección natural, se requiere otro tipo de intercambiabilidad: la intercambiabilidad demográfica (Tabla 2).

Desde una perspectiva ecológica, los miembros de una población demográficamente intercambiable comparten el mismo nicho fundamental (Hutchinson, 1965), aunque no necesitan ser idénticos en sus capacidades de explotar ese nicho. El nicho fundamental se define por las tolerancias intrínsecas (i.e., genéticas) de los individuos a varios factores ambientales que determinan el rango de ambientes en los cuales los individuos son potencialmente capaces de sobrevivir y reproducirse. El nicho realizado (Hutchinson, 1965) se refiere al subconjunto del nicho fundamental que es efectivamente ocupado por una especie. El nicho realizado es usualmente un subconjunto característico del nicho fundamental debido a la falta de oportunidades de ocupar ciertas porciones del nicho fundamental (por ejemplo, en alguna localidad los rangos ambientales pueden encontrarse dentro de los límites de tolerancia, pero hay barreras geográficas que impiden la colonización de dicha localidad) o debido a interacciones con otras especies que impiden la explotación de todo el rango de tolerancia ecológica. Por tanto, el nicho realizado está influenciado por muchos factores extrínsecos, pero la intercambiabilidad demográfica depende solamente de las tolerancias ecológicas intrínsecas.

Mientras los individuos compartan el mismo nicho fundamental, serán intercambiables entre ellos con respecto a los factores que controlan y regulan el crecimiento de la población y otros atributos demográficos. Es la intercambiabilidad demográfica la que es utilizada para definir a las poblaciones en la mayoría de los modelos de ecología de poblaciones y de comunidades. En realidad, la mayor parte de los modelos de éstas disciplinas ecológicas ni siquiera especifican el modo de reproducción, por lo que la intercambiabilidad genética no es utilizada para definir una población.

Desde una perspectiva genética, las probabilidades de que una mutación neutral o selectivamente favorable termine fijándose en una población demográficamente intercambiable son distintas de cero sin importar el individuo particular sobre el cual ha ocurrido la mutación. En otras palabras, cada individuo en una población demográficamente intercambiable es un potencial ancestro común de toda la población en algún punto del futuro. Las relaciones ancestro-descendiente pueden ser tan sencillamente definidas en poblaciones asexuales como en poblaciones sexuales. Por tanto, la intercambiabilidad

demográfica no requiere de intercambiabilidad genética y es un atributo biológico distintivo a nivel poblacional.

Así como la intercambiabilidad genética puede variar en fuerza, lo mismo puede hacer la intercambiabilidad demográfica. Desde una perspectiva ecológica, la intercambiabilidad demográfica completa sucede cuando todos los individuos de una población poseen exactamente los mismos rangos y capacidades de tolerancia a todas las variables ecológicas relevantes. La intercambiabilidad demográfica se debilita a medida que los individuos comienzan a diferir en sus rangos o capacidades de tolerancia. Desde una perspectiva genética, una población es completamente intercambiable demográficamente si la probabilidad de una mutación neutral o selectivamente favorable que se dirige a la fijación es exactamente la misma independientemente del individuo en el cual ocurra. Una población débilmente intercambiable demográficamente consistiría de miembros que poseen probabilidades de fijación muy diferentes (pero aún distintas de cero).

La intercambiabilidad demográfica nos permite incorporar fácilmente a otras fuerzas microevolutivas aparte del flujo génico que son importantes en la definición de un linaje evolutivo. Una de tales fuerzas microevolutivas es la deriva genética, que promueve la cohesión genética a través de las relaciones ancestro-descendientes (i.e., el concepto de idéntico por descendencia de la genética de poblaciones). Para el caso especial de los alelos neutros (alelos que no tienen ninguna importancia selectiva), la tasa a la cual la deriva genética promueve la identidad por descendencia depende solamente de la tasa de mutaciones neutras y es por tanto igualmente importante en las poblaciones grandes que en las pequeñas. Es interesante que esta predicción acerca de la tasa de evolución neutral y las otras predicciones básicas de la teoría neutral estándar no dependan de asumir que existe reproducción sexual -estas predicciones son igualmente aplicables a organismos asexuados. Aunque la teoría neutral no requiere de intercambiabilidad genética, la intercambiabilidad demográfica es una asunción crítica y necesaria (por ejemplo, Rothman y Templeton, 1980). Haciendo *solamente* la asunción de que existe intercambiabilidad demográfica, es inevitable que en algún punto en el futuro todos los alelos habrán descendido de un alelo que existe en el presente. No hace ninguna diferencia para la operación de la deriva genética si son los alelos o son los individuos que portan los alelos los que son intercambiables. Por tanto, la intercambiabilidad demográfica debe ser considerada como uno de los principales mecanismos de cohesión debido a que define los límites poblacionales para la acción de la deriva genética. Este aspecto de la intercambiabilidad demográfica es llamado 'reemplazabilidad' en la Tabla 2.

La selección natural es otra fuerza poderosa que puede contribuir en la definición de un linaje evolutivo. El concepto de selección natural no requiere de intercambiabilidad genética debido a que los modelos de selección se formulan tan fácilmente para poblaciones genéticamente cerradas como para las genéticamente abiertas (por ejemplo, Templeton, 1974a, 1974b). Como Darwin señaló, la selección natural requiere dos condiciones demográficas: (1) que los organismos puedan producir más descendientes de los que son necesarios para su estricto reemplazo, y (2) que un crecimiento poblacional ilimitado no puede ser mantenido indefinidamente. Cuando estas condiciones demográficas son acopladas a la variación heredable en rasgos que influyen en la supervivencia y la reproducción, la consecuencia lógica es que los descendientes de algunos individuos desplazarán a los de otros dentro de la población. Este aspecto de la intercambiabilidad demográfica se denomina 'desplazabilidad' en la Tabla 2.

La selección natural promueve la cohesión tanto favoreciendo el relacionamiento genético como afectando los límites de la propia intercambiabilidad demográfica. Siempre que la selección natural cause que una nueva mutación favorable se dirija a la fijación, el relacionamiento genético en ese locus es obviamente una consecuencia directa. Además,

mientras esta mutación se dirige a la fijación, ese subconjunto de la variación genética de la especie que permanece ligado a la nueva mutación también se dirige a la fijación. Esto se conoce como el efecto 'hitchhiking' (o genes ligados), y es importante notar que a medida que la intercambiabilidad genética declina en importancia, los efectos del 'hitchhiking' aumentan su importancia, por la simple razón de que la recombinación genética es menos efectiva para romper los estados iniciales del ligamiento que fueron creados en el momento de la mutación. Por tanto, la fijación selectiva de un alelo por intermedio de otro es un mecanismo de cohesión extremadamente poderoso en las poblaciones con sistemas de reproducción genéticamente cerrados (Levin, 1981). Como ejemplo, la Figura 2 muestra los resultados de la selección en una cepa partenogenética de *D. mercatorum* (Annest y Templeton, 1978). Como puede verse en esta figura, la población convergió rápidamente a un único genotipo para todos los loci marcadores que se examinaron. La dinámica de esta convergencia indicó que estaban operando fuerzas selectivas muy fuertes (Annest y Templeton, 1978). Otras réplicas de esta misma población, todas sujetas a recombinación genética durante la primera generación partenogenética, convergieron selectivamente hacia otros estados fenotípicos de los loci marcadores, indicando así que los loci marcadores no estaban siendo directamente seleccionados. Por consiguiente, la selección en quizás unos pocos loci promovió la identidad genética de todos los loci en estas poblaciones partenogenéticas.

El grado de intercambiabilidad demográfica está íntimamente entrelazado con los requerimientos de nicho ecológico del organismo y los hábitats que se encuentran disponibles para satisfacer dichos requerimientos. Son estos mismos requerimientos ecológicos y hábitats disponibles los que proveen muchas de las fuerzas selectivas que conducen el proceso de adaptación. Por tanto, el proceso de adaptación por selección natural puede alterar directamente los rasgos que determinan el grado de intercambiabilidad demográfica. Las transiciones adaptativas, por lo tanto, juegan un rol directo en la definición de los grupos de organismos demográficamente intercambiables

La importancia de las transiciones adaptativas en la definición de la intercambiabilidad demográfica abre un grupo enteramente nuevo de mecanismos de cohesión que restringen los cursos posibles de las transiciones adaptativas, como muestra la Tabla 2 (II.B.2). Los primeros son las restricciones mutacionales que limitan los tipos de variantes fenotípicas probables de ser producidas. Tales restricciones dificultan la alteración de algunos aspectos del sistema genético y de desarrollo que existe, pero facilitan el cambio evolutivo a lo largo de otras líneas. Por ejemplo, el género *Drosophila* consiste en algunas moscas que poseen pintas, nubes o patrones pigmentados en las alas, tal como la 'picture-wing' hawaiana, y en otras que poseen alas claras, como *D. melanogaster*. No obstante, como señala Basden (1984), nunca una drosophila de alas pintadas ha producido una mutante de alas claras, ni una mutante de alas claras ha producido jamás una mutante de alas pintadas. Este resultado negativo posee significación biológica para *D. melanogaster*, ya que probablemente ningún otro eucariota superior ha sido más extensamente analizado en busca de mutaciones visibles. Por consiguiente, Basden concluyó que a nivel de especie existe una traba para ciertos tipos de mutaciones. Esta es simplemente otra forma de afirmar que existen las restricciones que hacen que ciertas mutaciones sean imposibles o altamente improbables.

Dado que se ha producido variación fenotípica por el proceso mutacional, existen restricciones que influyen en el destino evolutivo de dicha variación (Tabla 2, II.B.2.b). En primer lugar, hay restricciones ecológicas que seleccionan en contra a ciertos fenotipos y que restringen el rango de variabilidad ambiental experimentada por la especie. Además, para que una transición adaptativa persista, debe haber un nicho disponible para los organismos con la nueva adaptación. Las restricciones ecológicas son sin lugar a dudas uno

de los mecanismos de cohesión más importantes que mantienen a las especies dentro de grupos singámicos, como es demostrado por lo que sucede dentro de estos grupos cuando las restricciones se alteran. Por ejemplo, bajo la mayoría de las condiciones ambientales, los robles rojos y negros viven juntos en los mismos bosques y desarrollan polinización cruzada. No obstante, permanecen como dos poblaciones distintas y cohesivas, debido a que las bellotas híbridas de la F₁ no germinan bien bajo las condiciones oscuras y frescas de un bosque maduro. Cuando un bosque es parcialmente aclarado y raleado (principalmente por la acción humana), las bellotas de los robles rojos y las de los robles negros germinan mal, mientras que las bellotas híbridas lo hacen muy bien. Como resultado, muchos bosques actuales consisten en una intergradación continua entre robles negros y rojos. Por tanto, la cohesión normal de las poblaciones de robles rojos y negros se pierde cuando las restricciones ecológicas son alteradas.

Las restricciones ecológicas son también importantes en los taxa asexuales debido a que éstas restricciones a menudo determinan los límites poblacionales de la fijación selectiva, lo cual es, como se mencionó previamente, un importante mecanismo de cohesión en los taxa con sistemas cerrados de reproducción. Además, el trabajo de Roughgarden (1972) predice que las poblaciones asexuales pueden desarrollar amplitudes de nichos más nítidamente delimitadas de lo que podrían las poblaciones sexuales equivalentes. Esta propiedad puede contribuir a explicar el hecho de que las especies asexuales sean más fácilmente reconocibles que las especies sexuales (Holman, 1987).

Las restricciones del desarrollo constituyen la segunda clase de mecanismos de cohesión relacionados al destino de la variación heredable en las transiciones adaptativas. Cuando existe una fuerte selección sobre determinado rasgo, la pleiotropía (una forma de restricción del desarrollo) se asegura de que otros rasgos también evolucionen. Por tanto, la pleiotropía puede facilitar los cambios evolutivos que de otra forma no ocurrirían. Aunque muchos investigadores han puesto énfasis en la naturaleza no adaptativa, incluso mal adaptativa, de estos cambios pleiotrópicamente inducidos, Wagner (1988) ha mostrado que la pleiotropía es esencial para la evolución de rasgos adaptativos complejos. Examinó un modelo en el cual la eficacia darwiniana depende de los estados simultáneos de varios rasgos y luego contrastó modelos de evolución adaptativa en los cuales todos los rasgos eran genéticamente independientes (no había pleiotropía ni restricciones del desarrollo) con un modelo al cual se le imponían restricciones del desarrollo. Halló que, cuando no hay restricciones del desarrollo, la tasa de evolución adaptativa decrece dramáticamente a medida que aumenta el número de caracteres involucrados en la integración funcional. Por tanto, las restricciones del desarrollo y la pleiotropía parecen ser necesarias para la evolución de fenotipos funcionalmente integrados.

Aún más evolución adaptativa puede ser facilitada incluso cuando la adaptación primaria induce efectos pleiotrópicos que son no adaptativos. Este fenómeno puede ser ilustrado por las adaptaciones a la malaria en humanos (Templeton, 1982). Las adaptaciones primarias a la malaria (tales como la condición falciforme) a menudo inducen efectos pleiotrópicos altamente deletéreos (como la anemia), los cuales, a su vez, generan procesos adaptativos secundarios en modificadores para disminuir o eliminar los efectos deletéreos (tales como la persistencia de la hemoglobina fetal para suprimir la anemia). De esta forma una sola transición adaptativa puede disparar una cascada de transiciones secundarias, las cuales se acumulan y pueden tener un gran impacto en la intercambiabilidad demográfica.

Otro mecanismo de cohesión que restringe el destino evolutivo de la variabilidad fenotípica es la restricción histórica. La evolución es un proceso histórico y, en consecuencia, el potencial evolutivo de un linaje está modelado por sus transiciones adaptativas pasadas. Por ejemplo; un requisito para la evolución de la coloración aposemática en insectos con larvas gregarias es la evolución de la mala palatabilidad. Sin la

existencia previa del sabor desagradable, no hay fuerza selectiva a favor de la coloración de advertencia dentro de la progenie (Templeton, 1979). Por tanto, la adaptación del mal sabor es una restricción histórica para la evolución de la coloración aposemática y las larvas gregarias. Esta predicción fue puesta a prueba recientemente por Sillen-Tullberg (1988), quien mostró a través de un análisis filogenético que en todos los casos en los que la resolución era posible, el mal sabor evolucionó previamente a la evolución de larvas gregarias y aposemáticas. Como muestra este ejemplo, una adaptación puede hacer que una segunda sea más probable, reforzando así la cohesión del linaje que comparte estas transiciones adaptativas.

Las restricciones de la genética de poblaciones también limitan el destino evolutivo de la nueva variabilidad fenotípica. Estas restricciones emergen de la interacción de la estructura poblacional (sistema de apareamiento, tamaño poblacional, subdivisión poblacional) con la arquitectura genética subyacente a los rasgos seleccionados (la relación genotipo-fenotipo, número de loci, relaciones de ligamiento, etc.). Por ejemplo, en 1924 Haldane mostró que los genes dominantes selectivamente favorecidos son mucho más probables de ser fijados que los genes recesivos selectivamente favorecidos en las poblaciones con apareamientos al azar. Sin embargo, esta restricción desaparece si el sistema de apareamiento cambia desde apareamientos al azar hacia la endogamia (Templeton, 1982). De este modo, una alteración del sistema de apareamiento puede alterar la cohesión genética y fenotípica de una población haciendo que clases enteras de variabilidad genética nueva respondan a la selección natural.

VENTAJAS DEL CONCEPTO COHESIVO DE ESPECIE

El concepto cohesivo de especie define a la especie como linaje evolutivo a través de los mecanismos que limitan las fronteras poblacionales de la acción de las fuerzas microevolutivas básicas como el flujo génico, la selección natural y la deriva genética. La esencia genética de un linaje evolutivo es que una nueva mutación puede dirigirse a la fijación dentro del mismo; y la deriva genética así como el flujo génico son fuerzas poderosas que pueden causar tales fijaciones. Por tanto, no existe ninguna buena razón por la cual el flujo génico deba ser el único mecanismo microevolutivo utilizado para definir un linaje evolutivo; no obstante esto es precisamente lo que hacen los conceptos de aislamiento y de reconocimiento.

Bajo el concepto de cohesión, muchos mecanismos de cohesión con base genética (Tabla 2) pueden jugar un rol en la definición de una especie. No todas las especies serán mantenidas por los mismos mecanismos de cohesión o por las mismas combinaciones de mecanismos de cohesión, tal como los partidarios del concepto de aislamiento reconocen que no todos los mecanismos de aislamiento son igualmente importantes en todos los casos. Ajustando la combinación de mecanismos de cohesión, es posible tener en cuenta bajo un único concepto de especie a los taxa asexuales, a los taxa que caen dentro del dominio de los conceptos de aislamiento y de reconocimiento, y a los miembros de grupos singámicos.

La Figura 3 ofrece una representación gráfica simplificada de la importancia relativa en la definición de especie de la intercambiabilidad genética versus la demográfica sobre el continuo reproductivo completo. Para taxa asexuales, la intercambiabilidad genética no es relevante, y el status de especie se determina exclusivamente por la intercambiabilidad demográfica. A medida que el sistema reproductivo se vuelve más abierto, la intercambiabilidad genética no sólo se convierte en un factor, sino que la intercambiabilidad demográfica disminuye en importancia debido a que el reemplazo selectivo se vuelve cada vez menos efectivo en promover el relacionamiento genético. En un rango intermedio,

domina la intercambiabilidad genética porque los factores que determinan los límites del flujo génico también limitan la acción de la deriva y la selección en las poblaciones mendelianas exogámicas. En este dominio, los conceptos de aislamiento y de reconocimiento son válidos, y por tanto, ambos constituyen casos especiales del concepto cohesivo más general de especie. Finalmente, si nos movemos hacia el extremo del continuo de los grupos singámicos, decrece la importancia de la intercambiabilidad genética en relación a las restricciones ecológicas que definen la intercambiabilidad demográfica.

Esta continuidad en la aplicación del concepto de cohesión es consistente con la realidad biológica de que existe un continuo en el grado de apertura genética de los sistemas de reproducción que se encuentran en el mundo orgánico. Esta es una ventaja tremenda sobre los conceptos de aislamiento y de reconocimiento que son aplicables sólo al rango medio de este continuo reproductivo y que tratan con el resto del rango o bien negando la existencia de especies fuera de este rango (por ejemplo, Vrba, 1985) o utilizando conceptos de especies cualitativamente distintos (por ejemplo, Mayr, 1970) para imponerle al continuo reproductivo un carácter discreto artificial.

Otro punto fuerte del concepto de cohesión es que clarifica lo que se quiere decir con una 'buena especie' y la naturaleza de las dificultades que pueden ocurrir con los conceptos de aislamiento y de reconocimiento. Las 'buenas especies' son consideradas generalmente como taxa geográficamente cohesivos que pueden coexistir por largos períodos de tiempo sin ninguna ruptura en su integridad genética. El hecho de que no haya ruptura en la integridad genética a pesar de la simpatria implica la falta de intercambiabilidad genética entre los taxa. Sin embargo, la condición de coexistencia prolongada también implica que poseen nichos ecológicos diferentes (Mayr, 1970). Luego, las 'buenas especies' son aquellas que se encuentran bien definidas tanto por la intercambiabilidad genética como por la demográfica. (En forma similar, los miembros de un taxón superior 'bueno' carecen tanto de intercambiabilidad genética como demográfica.) Dada esta definición de 'buena especie', hay dos maneras principales de desviarse de este ideal. Una sucede cuando las fronteras poblacionales definidas por la intercambiabilidad genética son más estrechas que las definidas por la intercambiabilidad demográfica. Este es precisamente el problema de los taxa asexuales previamente discutido. La otra forma de desviación sucede cuando las fronteras definidas por la intercambiabilidad genética son mayores que las definidas por la intercambiabilidad demográfica -en otras palabras, el problema propuesto por las especies singámicas. Por tanto, estos dos problemas aparentemente tan dispares bajo los conceptos de aislamiento y de reconocimiento poseen de hecho un causa subyacente común: las fronteras definidas por la intercambiabilidad demográfica son diferentes de las definidas por la intercambiabilidad genética.

La especiación es generalmente un proceso, no un evento (Templeton, 1981). Mientras el proceso esté ocurriendo, la tendencia es a tener 'malas' especies. Aunque los taxa asociados con este proceso incompleto de especiación son la perdición para el taxónomo, proveen la mejor visión dentro de la especiación. Al proveer una definición precisa de 'mala especie' (el conflicto entre la intercambiabilidad genética y la demográfica), el concepto de cohesión es una herramienta útil para obtener una visión profunda dentro del proceso de especiación. Las 'malas especies' ya no deben ser consideradas como un diverso grupo de casos especiales; más bien, el concepto de cohesión provee los medios para ver los patrones observados en estos taxa problemáticos. Por ejemplo, Levene (1953) postuló un modelo hace mucho tiempo en el cual diferentes genotipos desarrollaban diferentes eficacias darwinianas en nichos demográficamente independientes. Sin embargo, en este modelo, hay intercambiabilidad genética completa y aún hay suficiente intercambiabilidad demográfica entre todos los genotipos dentro de los varios nichos realizados (a través del desplazamiento selectivo dentro del nicho) que se trata

claramente de un modelo de polimorfismo intraespecífico. La situación modelada por Levene (1953) porta ciertas semejanzas con los ejemplos de los grupos singámicos discutidos anteriormente en que surge un conflicto entre la intercambiabilidad genética y la demográfica (a través de la adaptación a diferentes nichos ecológicos realizados que alteran las tolerancias intrínsecas que definen al nicho fundamental). Por tanto, puede haber un continuo de fuerza relativa entre estos conflictivos criterios de fronteras entre las especies. Es interesante el hecho de que ha habido un reconocimiento implícito de esta tensión en la literatura de la especiación. La mayor parte de los modelos de especiación simpátrida comienzan con un modelo del tipo de Levene, siendo el modelo de Wilson (en este volumen) un ejemplo de ello (ver también Maynard Smith, 1966). Aunque estos modelos en detalle difieren en gran medida, el concepto de cohesión clarifica el significado evolutivo de esta clase entera de modelos de especiación: es la evolución de la *no*-intercambiabilidad demográfica lo que dispara en estos casos el proceso de especiación, y la especiación procede a través de los cambios en la importancia relativa de la intercambiabilidad genética y demográfica dentro y entre las poblaciones mientras se adaptan a diferentes nichos realizados. De este modo, de un grupo aparentemente diverso de modelos de especiación todos poseen un tema en común, y el concepto de cohesión permite discernir claramente este tema.

Nótese también que la selección natural es la fuerza que dirige la especiación en todos estos modelos de especiación simpátrida, siendo secundarios los efectos del flujo génico. Debido a que el concepto de cohesión incorpora explícitamente a un amplio grupo de fuerzas microevolutivas como importantes en la especiación, podemos tratar directamente a la selección natural como si fuera en estos modelos el disparador primario de la especiación en vez de tener que explicar constantemente el significado evolutivo de la selección natural en términos de sus efectos secundarios sobre el flujo génico. El concepto de cohesión por lo tanto facilita el estudio de la especiación como un proceso evolutivo volviendo explícito el rol jugado por una amplia muestra de fuerzas evolutivas que incluyen al flujo génico, pero que no están limitadas al mismo.

Como ilustran los modelos de especiación del tipo de Levene, una de las fuerzas evolutivas importantes en la especiación es la selección natural. La selección natural es importante para la definición de especie bajo el concepto de cohesión en parte debido al impacto de las transiciones adaptativas en la intercambiabilidad demográfica. Es interesante que Mayr (1970) argumenta que la mayoría de las especies poseen nichos ecológicos distintivos (es decir, que no son demográficamente intercambiables) y que esta diferencia ecológica es la 'piedra angular de la evolución' porque sirve como base de la diversificación del mundo orgánico, de la radiación adaptativa, y del progreso evolutivo. Si bien Mayr concluye por lo tanto que 'el significado evolutivo de especie' yace en su distinción ecológica, aún argumenta que las transiciones adaptativas y la selección natural no juegan en general un rol directo en la especiación y contribuyen a definir una especie sólo a través del 'producto secundario incidental' que constituyen los mecanismos de aislamiento. Mayr permite que las presiones selectivas refuercen los mecanismos de aislamiento y acentúen la exclusión ecológica si se ha establecido la simpatría, pero pone énfasis en que esto ocurre sólo luego de que el proceso de especiación ha sido básicamente completado. Por tanto, bajo el concepto de aislamiento, los factores responsables del 'significado evolutivo de especie' no juegan un rol directo en la definición de especie. Bajo el concepto de cohesión, el significado evolutivo de una especie puede surgir directamente de los atributos que la definen.

ESPECIACIÓN

Ahora que la especie ha sido definida, ¿qué es la especiación? La especiación es el proceso por el cual nuevos sistemas genéticos de mecanismos de cohesión evolucionan dentro de una población. Este proceso puede considerarse análogo al proceso de asimilación genética de los fenotipos individuales. La asimilación genética es un proceso discutido por Waddington (1957) a la luz de su trabajo con la mosca de la fruta, *Drosophila melanogaster*. Por ejemplo, descubrió que sometiendo algunas cepas de esta mosca a choques térmicos, muchas de las moscas expresarían un fenotipo en el cual se observa la falta de cierta vena de las alas. Inicialmente, este fenotipo 'crossveinless' parecía ser puramente ambiental. Seleccionando artificialmente a las moscas que expresaban el fenotipo, Waddington descubrió que estaba seleccionando también a la predisposición genética para expresar este fenotipo. Por lo tanto, luego de varias generaciones este fenotipo 'ambiental' adquirió una base genética hasta tal punto que eventualmente comenzó a expresarse aún en ausencia del choque térmico. En forma similar, una alteración puramente ambiental en la manifestación de la cohesión puede conducir a condiciones evolutivas que favorecen la asimilación del nuevo patrón de cohesión dentro del pool génico. Por ejemplo, considérese el caso de la especiación alopátrida en el cual un taxa ancestral que se encontraba distribuido en forma continua en una región es luego dividido, por la erección de alguna barrera geográfica, en dos subpoblaciones totalmente aisladas. La erección de la barrera geográfica altera potencialmente la manifestación de varios mecanismos de cohesión. Para taxa sexuados, se altera el relacionamiento genético a través del flujo génico, y para taxa tanto sexuados como asexuados, el potencial para el relacionamiento genético a través de la deriva génica y la selección natural se altera tan pronto como las poblaciones se vuelven demográficamente independientes debido a la separación geográfica. Además, si la barrera geográfica se asocia con la alteración ambiental o con la alteración de los sistemas de apareamiento, las alteraciones en las restricciones de las transiciones adaptativas pueden ser directamente inducidas y un nuevo nicho realizado puede ser ocupado. Sin embargo, nada de esto constituye la especiación hasta que estas alteraciones en la manifestación de la intercambiabilidad genética y demográfica son genéticamente asimiladas dentro del pool génico como nuevos mecanismos de cohesión. Por consiguiente, la especiación es la asimilación genética de patrones alterados de intercambiabilidad genética y demográfica dentro de los mecanismos intrínsecos de cohesión.

Esta es una definición simple de la especiación, pero debido a la amplitud del concepto cohesivo de especie, esta definición puede utilizarse para estudiar una gran variedad de procesos evolutivos que contribuyen a la formación de una nueva especie dentro de un mismo marco mecanístico. Esta es una perspectiva excitante, y espero que resulte en una aplicación más profunda de la genética evolutiva al problema del origen de las especies.

RESUMEN

El 'concepto biológico de especie' define a las especies como comunidades reproductivas que están separadas de otras comunidades similares por barreras intrínsecas de aislamiento. Sin embargo, existen otros conceptos 'biológicos' de especie, por lo cual el concepto biológico clásico de especie se describe mejor como el concepto de especie 'por aislamiento'. El propósito de este capítulo era proveer una definición biológica de especie que provenga directamente de los mecanismos evolutivos responsables de la especiación y sus consecuencias genéticas.

Los puntos fuertes y débiles de los conceptos evolutivo, de aislamiento y de reconocimiento fueron revisados y los tres fueron juzgados como inadecuados para este propósito. Como alternativa, propuse el concepto cohesivo que define a la especie como el grupo más inclusivo de organismos que poseen el potencial para la intercambiabilidad genética y demográfica. Este concepto toma ideas prestadas de los tres conceptos biológicos de especie. A diferencia de los conceptos de aislamiento y de reconocimiento, es aplicable a todo el continuo de sistemas reproductivos observados en el mundo orgánico. A diferencia del concepto evolutivo, identifica mecanismos específicos que dirigen el proceso evolutivo de la especiación. El concepto cohesivo facilita el estudio de la especiación a la vez que es compatible con las consecuencias genéticas de dicho proceso.

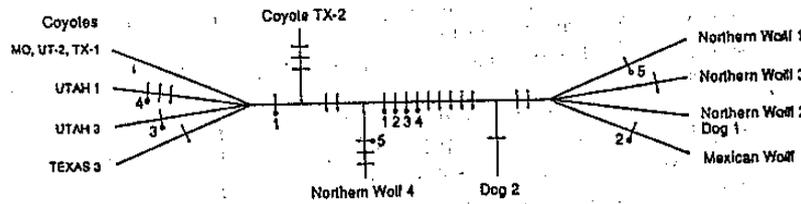


FIGURA 1. Cladograma sin raíz de los coyotes, lobos y perros norteamericanos construido bajo máxima parsimonia. El cladograma se basa en el mapeado del ADN mitocondrial por medio de los sitios de restricción de endonucleasas. Cada línea que cruza un segmento del cladograma indica un único cambio evolutivo en el mapa dentro de ese segmento evolutivo. Fue inferido que cinco sitios han cambiado dos veces, y sus dos posiciones inferidas dentro del cladograma se indican con las líneas cruzadas numeradas.

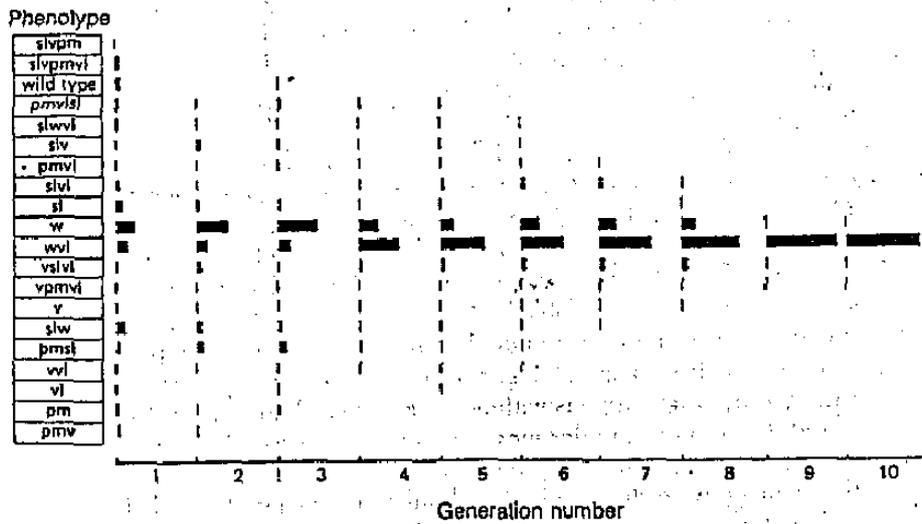


FIGURA 2. Selección clonal en una población partenogenética de *Drosophila mercatorum*. La generación inicial era heterocigota para varios marcadores visibles en todos los cromosomas principales (sl, w, v, pm, y vl). La reproducción partenogenética durante esta generación inicial crea un gran número de genotipos dado que ocurre recombinación meiótica y entrecruzamiento en estas cepas automíticas. Luego de la primera generación la recombinación genética es irrelevante dado que virtualmente todas las moscas son totalmente homocigotas. De Annett y Templeton (1978).

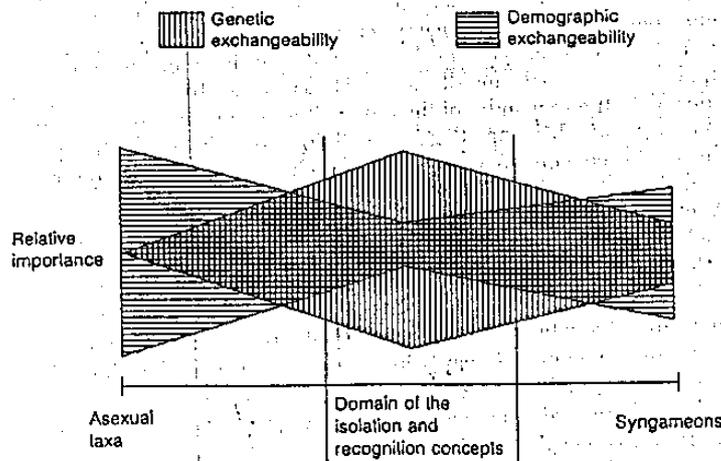


FIGURA 3. Importancia relativa de la intercambiabilidad demográfica y genética a lo largo del continuo reproductivo. Las áreas marcadas por líneas verticales indican la importancia de la intercambiabilidad genética, y el ancho de esta área en cualquier punto particular del continuo reproductivo indica su importancia en la definición de las especies. De forma similar, las áreas marcadas por líneas horizontales indican la importancia de la intercambiabilidad demográfica. El diagrama muestra sólo la tendencia general de la importancia relativa. Debido a que la fuerza de la intercambiabilidad tanto genética como demográfica puede variar continuamente, la importancia relativa puede alterarse en relación a la mostrada en el diagrama virtualmente en cualquier punto del continuo reproductivo, excepto para taxa asexuales.

LITERATURE CITED

- Ahearn, J. N., and A. R. Templeton. 1989. Interspecific hybrids of *Drosophila heteroneura* and *D. silvestris*. I. Courtship success. *Evolution* 43:347-361.
- Armist, L., and A. R. Templeton. 1978. Genetic recombination and clonal selection in *Drosophila mercatorum*. *Genetics* 89:193-210.
- Baker, R. J., S. K. Davis, R. D. Bradley, M. J. Hamilton, and R. A. Van Den Busche. 1989. Ribosomal DNA-mitochondrial DNA, chromosomal and electrophoretic studies on a contact zone in the pocket gopher, *Geomys*. *Evolution*, in press.
- Baden, E. B. 1984. The species as a block to mutations. *Drosophila Inform. Serv.* 60:57.
- Carson, H. L. 1978. Speciation and sexual selection in Hawaiian *Drosophila*. Pp. 93-107 in: P. F. Brussard (ed.), *Ecological Genetics: The Interface*. Springer-Verlag, New York.
- Crews, D. 1983. Alternative reproductive tactics in reptiles. *BioScience* 33:562-566.
- Davis, S. K., B. Read, and J. Balke. 1988. Protein electrophoresis as a management tool: Detection of hybridization between Banteng (*Bos javanicus* d'Alton) and domestic cattle. *Zoo Biol.* 7:155-164.
- DeSalle, R., L. V. Giddings, and A. R. Templeton. 1986. Mitochondrial DNA variability in natural populations of Hawaiian *Drosophila*. I. Methods and levels of variability in *D. silvestris* and *D. heteroneura* populations. *Heredity* 56:75-85.
- DeSalle, R., and A. R. Templeton. 1987. Comments on "The Significance of Asymmetrical Sexual Isolation." *Evolution*, *Biol.* 21:91-97.
- Dolzhansky, Th. 1970. *Genetics of the Evolutionary Process*. Columbia University Press, New York.
- Eckenswelder, J. E. 1984. Natural intersectional hybridization between North American species of *Populus* (Salicaceae) in sections *Algebras* and *Tacamulaca*. III. Palcobotany and evolution. *Can. J. Bot.* 62:336-342.
- Ehrlich, P., and P. Raven. 1969. Differentiation of populations. *Science* 165:1228-1232.
- Grant, V. 1957. The plant species in theory and practice. Pp. 39-80 in: E. Mayr (ed.), *The Species Problem*. American Association for the Advancement of Science, Publication No. 50, Washington, D. C.
- Grant, V. 1981. *Plant Speciation*, 2nd ed. Columbia University Press, New York.
- Haldane, J. B. S. 1924. A mathematical theory of natural and artificial selection. Part 1. *Trans. Cambridge Philos. Soc.* 23:19-41.
- Hall, R. L. 1978. Variability and speciation in canids and hominids. Pp. 153-177 in: R. L. Hall and H. S. Sharp (eds.), *Wolf and Man: Evolution in Parallel*. Academic Press, New York.
- Holman, E. W. 1987. Recognizability of sexual and asexual species of rufflers. *System. Zool.* 36:381-386.
- Hunt, J. A., J. C. Bishop III, and H. L. Carson. 1984. Chromosomal mapping of a middle-repetitive DNA sequence in a cluster of five species of Hawaiian *Drosophila*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 81:7146-7150.
- Hunt, J. A., and H. L. Carson. 1983. Evolutionary relationships of four species of Hawaiian *Drosophila* as measured by DNA reassociation. *Genetics* 104:353-364.
- Hutchinson, G. E. 1965. The niche: An abstractly inhabited hypervolume. Pp. 26-78 in: *The Ecological Theatre and the Evolutionary Play*. Yale University Press, New Haven.
- Kaneshiro, K., and F. C. Val. 1977. Natural hybridization between a sympatric pair of Hawaiian *Drosophila*. *Am. Natur.* 111:897-902.
- Karlin, S., and S. Lessard. 1986. *Theoretical Studies on Sex Ratio Evolution*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Levene, H. 1953. Genetic equilibrium when more than one ecological niche is available. *Am. Natur.* 87:311-313.
- Levin, B. R. 1981. Periodic selection, infectious gene exchange and the genetic structure of *E. coli* populations. *Genetics* 99:1-23.
- Maynard Smith, J. 1966. *Sympatric Speciation*. *Am. Natur.* 100:637-650.
- Mayr, E. 1963. *Animal Species and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Mayr, E. 1970. *Populations, Species, and Evolution*. Belknap Press, Cambridge, MA.
- Nowak, R. M. 1978. Evolution and taxonomy of coyotes and related canids. Pp. 3-16 in: M. Bekoff (ed.), *Coyotes: Biology, Behavior, and Management*. Academic Press, New York.
- Peterson, H. E. H. 1985. The recognition concept of species. Pp. 21-29 in: E. S. Vrba (ed.), *Species and Speciation*. Transvaal Museum Monograph No. 4, Pretoria.
- Rohlfman, E. D., and A. R. Templeton. 1980. A class of models of selectively neutral alleles. *Theor. Pop. Biol.* 18:135-150.
- Roughgarden, J. 1972. Evolution of niche width. *Am. Natur.* 106:683-718.
- Sillen-Tullberg, B. 1988. Evolution of gregariousness in aposematic butterfly larvae: A phylogenetic analysis. *Evolution* 42:293-305.
- Templeton, A. R. 1974a. Density dependent selection in parthenogenetic and self-mating populations. *Theor. Pop. Biol.* 5:229-250.
- Templeton, A. R. 1974b. Analysis of selection in populations observed over a sequence of consecutive generations. I. Some one locus models with a single, constant fitness component per genotype. *Theor. Appl. Genet.* 45:179-191.
- Templeton, A. R. 1977. Analysis of head shape differences between two interfertile species of Hawaiian *Drosophila*. *Evolution* 31:630-642.
- Templeton, A. R. 1978. A frequency-dependent model of brood selection. *Am. Natur.* 114:515-524.
- Templeton, A. R. 1981. Mechanisms of speciation—a population genetic approach. *Annu. Rev. Ecol. System.* 12:23-48.
- Templeton, A. R. 1982. Adaptation and the integration of evolutionary forces. Pp. 15-31 in: R. Milkman (ed.), *Perspectives on Evolution*. Sinauer, Sunderland, MA.
- Templeton, A. R. 1987. Species and speciation. *Evolution* 41:233-235.
- Timbergen, N. 1953. *Social Behaviour in Animals*. Methuen, London.
- Val, F. C. 1977. Genetic analysis of the morphological differences between two interfertile species of Hawaiian *Drosophila*. *Evolution* 31:611-629.
- Vrba, E. S. 1985. Introductory comments on species and speciation. Pp. ix-xviii in: E. S. Vrba (ed.), *Species and Speciation*. Transvaal Museum Monograph No. 4, Pretoria.
- Waddington, C. H. 1957. *The Strategy of the Genes*. Allen & Unwin, London.
- Wagner, G. 1988. The influence of variation and of developmental constraints on the rate of multivariate phenotypic evolution. *J. Evol. Biol.* 1:45-66.
- White, M. J. D. 1978. *Modes of Speciation*. Freeman, San Francisco.