

Especiación: teorías, modelos y polémicas

ROSAURA RUIZ G.*

Ernst Mayr (1969) ha definido como especiación al mecanismo por el cual una especie puede llegar a formar dos o más especies. Lo distingue de otros procesos que originan especies como lo son la evolución filética, vía por la cual una especie se transforma en otra, así como de la fusión de especies, por la cual el número de especies disminuye.

Aunque Lamarck fue el primer biólogo preocupado por dar una explicación de la transformación de las especies en el tiempo, nunca se planteó la especiación como problema. Es decir, no intentó explicar las causas de la separación de dos poblaciones de la misma especie, las cuales llegan posteriormente a formar dos especies distintas. Esa necesidad de separación para la reproducción, que es la única posibilidad para la especiación, no es analizada ni mucho menos teorizada por Lamarck, para quien la separación en diferentes lugares produce especies diferentes sólo si las condiciones ambientales son distintas: "...si algún grano de alguna de las hierbas de la pradera...es transportado a un lugar elevado, sobre un césped seco, árido, pedregoso, muy expuesto a los vientos y puede germinar, la planta que pueda vivir en este lugar, al encontrarse siempre mal nutrida y si los individuos que ella produzca continúan existiendo en estas malas circunstancias, resultará una raza verdaderamente distinta de la que vive en la pradera y de la que sin embargo será originaria" (Lamarck, 1873. *TI.*, p. 226).

En general, para Lamarck las especies se modifican a fin de adaptarse a nuevas condiciones ambientales, ya sea porque éstas cambian o bien porque aquéllas se trasladan a otro lugar.

Sin embargo, aunque no profundiza en el tema, si sugiere que la separación reproductiva mantendrá las diferencias ad-

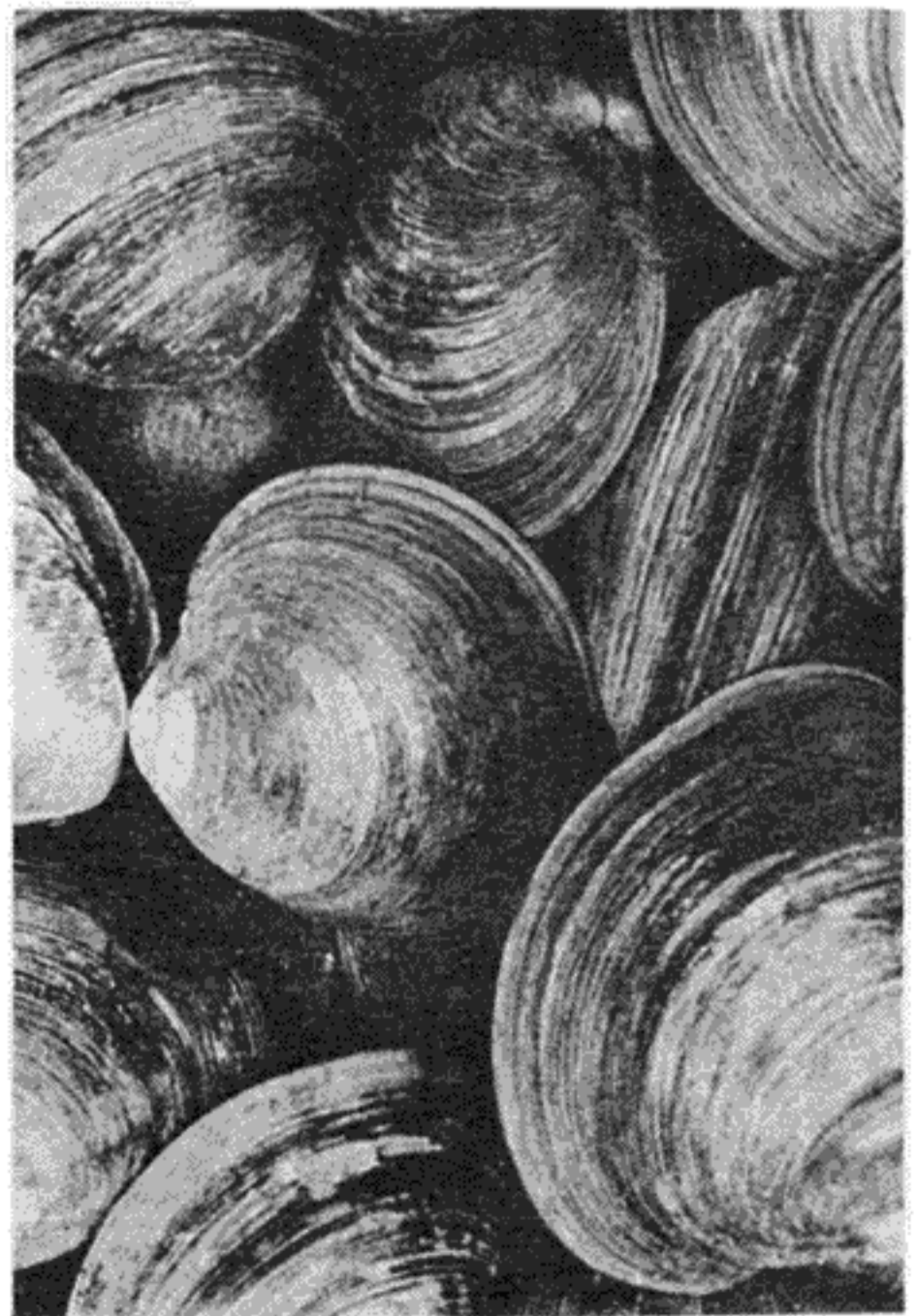


Foto: Joseph Heppt

* *Laboratorio de Historia de la Biología y Evolución de la Facultad de Ciencias de la UNAM*

quiridas: "Si habiendo adquirido particularidades de forma o cualquier defecto, dos individuos se unieran, siempre reproducirían las mismas particularidades; y si las generaciones sucesivas se restringieran a semejantes uniones, se formaría una raza particular y distinta. Pero las mezclas perpetuas entre individuos que no tienen las mismas particularidades de forma, hacen desaparecer todas las particularidades adquiridas en circunstancias particulares" (*Ibid* T.I., p. 259).

Su concepción sobre la mezcla de los materiales hereditarios de los progenitores, hace a Lamarck pensar que la constante reproducción entre individuos que han adquirido distintas adaptaciones, llevará a la desaparición de tales diferencias. Pero nunca lo conduce a tratar de explicar de qué manera podrían adquirirse mecanismos de aislamiento reproductivo que evitaran ese regreso a la misma especie. Lo que sucede es que Lamarck no está tratando de explicar este momento de la evolución. Su intención es más bien explicar la evolución en general.

Tampoco puede afirmarse (como hace Mayr, 1976 p. 119) que la única forma de evolución que Lamarck tiene en mente es la filética, es decir, la transformación de una especie en otra, pues no debe olvidarse que Lamarck no admite la posibilidad de extinción de especies. Esto significa que una especie transformada en otra coexistirá siempre con la especie original, lo cual no es el caso en la evolución filética.

La especiación se constituye en problema con el darwinismo. Darwin sí planteó la cuestión, posiblemente debido a que el estudio de la competencia, en especial de la competencia intraespecífica, lo lleva primero a la noción de adaptación diferencial y de ahí a la de selección natural. Si hay individuos de una especie con diferencias en la adaptación a su ambiente, también puede haber variedades que tengan mayor adecuación en un habitat y que esto las separe de otras variedades de la misma especie para la reproducción. Esto ya está dentro de la problemática de la especiación.

Antes que Darwin otros naturalistas intentaron explicar no sólo los mecanismos de transformación de los seres vivos, sino también ese momento particular del proceso evolutivo el cual lleva a la producción de nuevas especies. Uno de ellos fue Leopold Von Buch, un naturalista muy leído por Darwin. Von Buch defendió la idea que las especies pueden originarse por separación geográfica, lo que necesariamente provoca el aislamiento para la reproducción. En su *Description physique des îles Canaries*, Von Buch escribe: "En los continentes los individuos de un género se dispersan a distancia y, por la diversidad de las estaciones, de la alimentación, del suelo, forman variedades que alejadas entre sí, no habiéndose cruzado con otras variedades y habiendo alcanzado por eso el tipo primitivo, se convierten al fin en especies constantes, particulares(...) En un lugar aislado por obstáculos naturales, por cadenas de montañas que establecen una separación más efectiva que los espacios considerables interpuestos por el mar, siempre se puede esperar encontrar allí especies de plantas enteramente nuevas y que no crecen en otras partes de la isla. Un azar favorable, por un encadenamiento particular de circunstancias, ha quizá transportado semillas por encima de las montañas. Abandonada a sí misma, la variedad que resulte de las nuevas condiciones a las que está expuesta constituirá allí, al transcurrir el tiempo, una especie distinta que se aleje mucho más de su forma primitiva en la medida

en que permanezca más tiempo en esa región, aislada, exenta de otras influencias" (Citado en Limoges, 1976).

Esa separación geográfica permite la acumulación de diferencias que conducen al aislamiento reproductivo. Continúa Von Buch: "Entonces, si por azar en otras direcciones se encontraran con alguna variedad igualmente alterada en su camino, por ser ambas especies muy diferentes, no llegarían a mezclarse" (*Idem*).

En una primera etapa de su concepción evolucionista, Darwin cree, como Von Buch, que el aislamiento es indispensable para la especiación. Posteriormente, pese a mantener la noción de herencia mezclada, no cree que sea imprescindible la separación geográfica. Darwin presenta otras soluciones que enseguida veremos. A nivel de especie la evolución es para Darwin resultado, sobre todo, de la competencia entre organismos de especies cercanas o de la misma especie. De ahí que la selección natural favorezca la especialización en la explotación de un lugar en la economía natural (nicho). Tal especialización ecológica puede provocar la separación para la reproducción sin necesidad de barreras geográficas: "en un mismo territorio, dos variedades del mismo animal pueden permanecer distintas mucho tiempo por no frecuentar los mismos lugares, por criar en épocas algo diferentes o porque los individuos de cada variedad prefieran unirse entre sí" (Darwin, 1969, p. 114). El problema fundamental es que cuando Darwin se refiere al aislamiento geográfico piensa en islas y entonces le preocupa más la magnitud del área y el tamaño de la población que ésta es capaz de soportar. En una población reducida, el número de variaciones posibles disminuye: "si un territorio aislado es muy pequeño, ya por estar rodeado de barreras, ya porque tenga condiciones físicas muy peculiares, el número total de sus habitantes será pequeño, y esto retardará la producción de nuevas especies por selección natural, ya que disminuyen las probabilidades de que aparezcan variaciones favorables" (*Idem* p. 116).

En cambio "en un territorio extenso y abierto no solamente habrá más probabilidades de que surjan variaciones favorables de entre el gran número de individuos de la especie que lo habitan, sino que también las condiciones de vida son mucho más complejas, a causa del gran número de especies ya existentes; y si alguna de éstas se modifica y perfecciona, otras tendrán también que hacerlo en la medida correspondiente, o serán exterminadas" (*Idem* p. 117).

En condiciones de simpatria, entonces bien puede ocurrir la separación para la reproducción, debido a condiciones ambientales o a caracteres conductuales que a la larga produzcan las barreras de esterilidad entre las nuevas especies surgidas. El aislamiento geográfico —por lo drástico de la restricción de intercambio de material hereditario—, tendrá una cierta eficacia en la producción de especies nuevas. Sin embargo, su eficiencia se verá disminuida cuando se trate de poblaciones pequeñas debido a la menor aparición de variaciones. Esta problemática de la variación, nunca resuelta por Darwin, lo llevó a considerar la especiación simpátrica como la más frecuente.

Mayr (1976) ha demostrado que Moritz Wagner (1813-1887) fue el mayor defensor del aislamiento como condición *sine qua non* para la formación de nuevas especies. En 1841 (cuando Darwin tenía ya su teoría pero todavía no la hacía pública) Wagner publicó las observaciones de sus viajes por

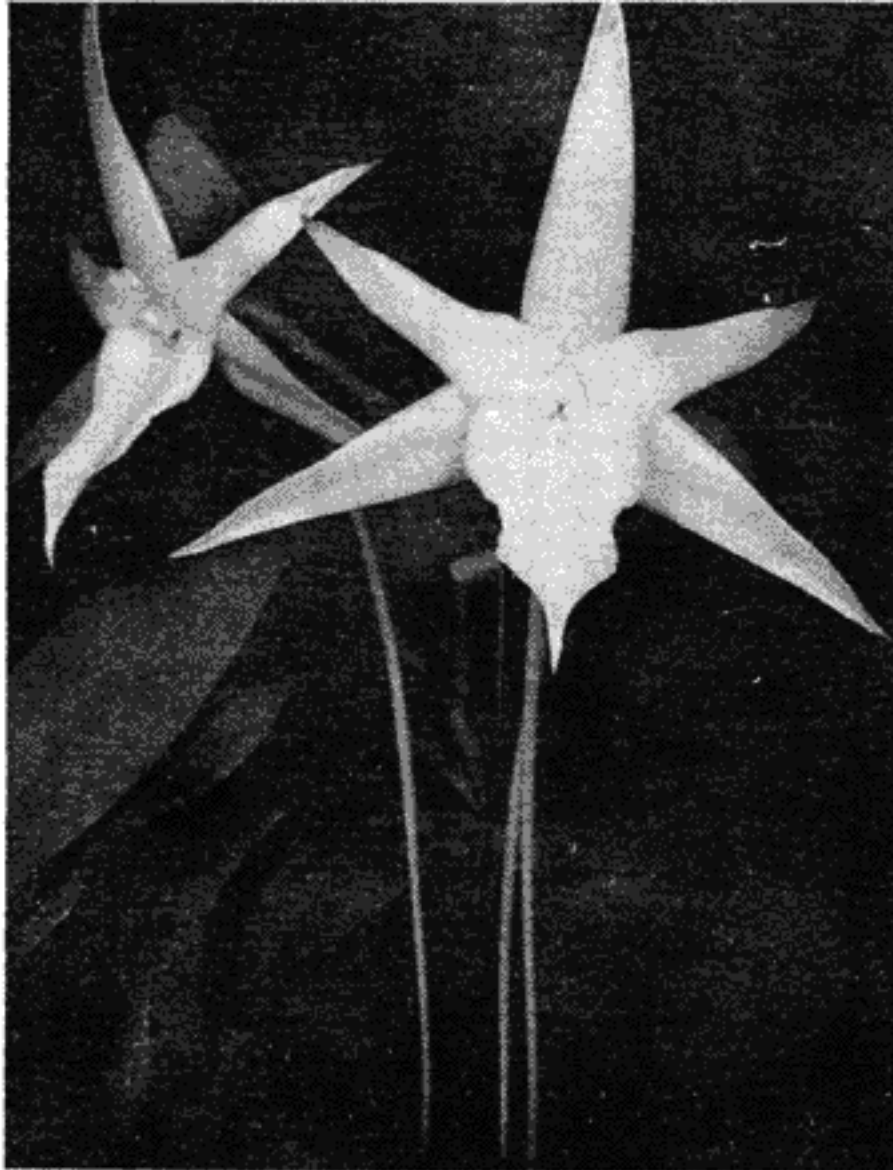


Foto: Odgen Tanner

Asia, Africa y América; durante los cuales descubrió que casi invariablemente las especies cercanas ocupaban rangos adyacentes, separadas de otras por ríos, montañas, valles o por alguna barrera a su dispersión.

Para Mayr, las observaciones originales de Wagner, su relación geográfica de las especies incipientes y su conclusión empírica: la importancia del aislamiento geográfico para la especiación, siguen siendo válidas actualmente.

Darwin se inclina más por la especiación simpátrica y parece creer que el aislamiento geográfico bastaría para explicar la formación de dos especies a partir de dos poblaciones separadas; sin embargo su eterno problema, la herencia, no le permite resolver la cuestión de la necesidad de una gran cantidad de variaciones en las pequeñas poblaciones que generalmente existen en islas. Entonces, como se dijo antes, piensa que se requieren tamaños de población muy grandes para tener presentes numerosas variaciones y que estas poblaciones sólo pueden encontrarse en áreas continentales (por su mayor tamaño) y no en islas.

DE LA ESTERILIDAD A LOS MECANISMOS DE AISLAMIENTO

El efecto Wallace

Antes de que aparecieran los términos de aislamiento reproductivo, los naturalistas interesados en el asunto se referían en general a la adquisición de esterilidad. Darwin, Wallace y Wagner no diferenciarían entre el aislamiento geográfico o ecológico que provoca por separación la ausencia de reproducción, y los mecanismos intrínsecos que producen el aislamiento reproductivo, como serían por ejemplo, las diferencias en comportamiento sexual. La clave de la especiación para esos autores entonces era la esterilidad, pero la esterilidad de los

híbridos es sólo uno de los diversos mecanismos por el que dos especies no pueden reproducirse.

Uno de los problemas todavía no resueltos es el involucrado en aquella histórica polémica entre Darwin y Wallace; me refiero a la participación de la selección natural en la adquisición de los mecanismos de aislamiento. Darwin sostenía que la selección natural no podía jugar su papel en el desarrollo de la esterilidad ya que no creía que la esterilidad pudiese favorecer en algo a los híbridos. Consecuente con su concepción gradualista y seleccionista de la evolución, se pregunta cómo podría haberse adquirido la esterilidad a partir de la conservación de grados sucesivamente ventajosos a este carácter, es decir de disminución gradual de la fertilidad, tal y como defiende su teoría para cualquier otro carácter: "Cuando se considera la probabilidad de que la selección natural haya entrado en acción para hacer a ciertas especies mutuamente estériles, se verá que la dificultad principal consiste en la existencia de muchos pasos graduales desde una fecundidad levemente disminuida hasta la esterilidad absoluta" (Darwin (1859) p. 201).

Es evidente, reconoce Darwin, que para una especie incipiente sería benéfico adquirir cierto grado de esterilidad con relación a la especie madre, ya que se producirían menos descendientes que presenten algún deterioro. Sin embargo, su posición no admite dudas, sostiene que la selección natural no puede favorecer la esterilidad de un individuo si con esto no se produce como resultado un mejoramiento en la adaptación, sino de él mismo, de su comunidad, como es el caso de los insectos sociales (*Ibidem*).

En suma, para Darwin la adquisición de la esterilidad, "gracias a la cual se mantienen las especies separadas... ya que las especies que viven juntas difícilmente podrían haberse conservado distintas si hubieran sido capaces de entrecruzarse libremente... Es un resultado incidental de diferencias en el sistema reproductor de las especies progenitoras" (*Ibid*, p. 197). Estas diferencias serían consecuencia de la acumulación de otras modificaciones. Darwin nunca admitió que un carácter que requiere una variedad o especie para aumentar su adaptación pudiese aparecer en otro; o para explicarlo más, la selección natural no tiene manera de favorecer una modificación en una especie que favorezca a otra especie. Tal parecería ser su posición respecto a la concepción de Wallace, por ello afirma: "La selección natural no puede provocar lo que no es bueno para el individuo".

Wallace estaba en este punto totalmente en desacuerdo con Darwin. En su opinión, la esterilidad entre especies cercanas es resultado de la acción de la selección natural. (Esto se llama hoy efecto Wallace). Wallace considera que los distintos grados de esterilidad pueden ser pasos graduales que conlleven a la esterilidad absoluta y que esas variaciones en los niveles de esterilidad pueden ser acumuladas y favorecidas por la selección natural: "Me parece que, dada una diferenciación de una especie de dos formas, cada una de ellas se habrá adaptado a una forma especial de existencia, cualquier grado ligero de esterilidad tendría una ventaja, no para los individuos que presentan la esterilidad, sino para cada forma".

La visión de Wallace tiene lógica. Si dos poblaciones aledañas están adaptadas cada una a un sector del ambiente, los híbridos producidos por una mezcla no lo estarán a ninguno de los dos ambientes. Esta situación va en detrimento de los individuos de ambas poblaciones que tienden a cruzarse no con individuos de su misma variedad sino con la otra. La eliminación de la descendencia híbrida va acabando con la tendencia a la mezcla. Los organismos favorecidos por la

selección natural son los que prefieren reproducirse con los de su propia población.

Los argumentos de Darwin no hacen mella en la explicación de Wallace, en realidad giran en torno a otros aspectos (como el que la selección natural no puede actuar para el bien de otra especie) pero no atacan el centro de la concepción de su contrincante.

Se manifiesta aquí la concepción de selección natural como una fuerza que sólo puede actuar en forma positiva para las especies.

AISLAMIENTO REPRODUCTIVO VS. AISLAMIENTO GEOGRAFICO

En términos actuales, el proceso de especiación tiene como resultado el aislamiento reproductivo entre al menos dos especies hermanas. Así el aislamiento reproductivo es el efecto y no la causa de la especiación.

Reconociendo que las especies no necesariamente están separadas por barreras de esterilidad, Dobzhansky (1937a) propuso el término de "mecanismos de aislamiento", en el que erróneamente incluye el aislamiento geográfico al lado de los mecanismos de aislamiento reproductivo que son realmente mecanismos intrínsecos por los cuales las especies diferentes no pueden reproducirse. Posteriormente, Dobzhansky (1937b) cambió el término a "mecanismos fisiológicos de aislamiento" para designar a todas las causas que impiden el intercambio de genes y dejar aparte el aislamiento geográfico. La forma usada actualmente: "mecanismos de aislamiento reproductivo", fue ideada por Mayr (1942). Mayr separa rotundamente los fenómenos de aislamiento geográfico y aislamiento reproductivo: "El término "mecanismo de aislamiento" se refiere sólo a las propiedades de poblaciones de especies que sirven para salvaguardar el "aislamiento reproductivo" entonces pueden definirse como "propiedades biológicas de los individuos que impiden que se crucen poblaciones real o potencialmente simpátricas" (Mayr, 1968 p. 106).

Los mecanismos de aislamiento reproductivo más estudiados son: aislamiento por ocupación de hábitat distinto; aislamiento estacional o temporal (maduración sexual desfasada); aislamiento mecánico (falta de correspondencia estructural entre órganos genitales); aislamiento por tener diferentes medios de polinización; y aislamientos etológicos (cuando comportamientos sexuales variantes no permiten el cruzamiento). Todos estos mecanismos evitan la cópula; los que se mencionan en seguida reducen el éxito de los cruzamientos interespecíficos: mortalidad gamética, mortalidad cigótica, inviabilidad del híbrido, esterilidad del híbrido.

AISLAMIENTO REPRODUCTIVO Y SELECCION NATURAL

La polémica entre Darwin y Wallace acerca del papel que puede jugar la selección natural favoreciendo el desarrollo de los mecanismos de aislamiento ha perdurado hasta nuestros días. Mayr, Dobzhansky, White, Grant y otros son los principales personajes discrepantes.

Fundamentalmente se encuentran dos teorías. Una, aunque en términos modernos, sostiene con Darwin que los mecanismos de aislamiento son un producto incidental de los cambios genéticos que ocurren cuando dos poblaciones están sepa-

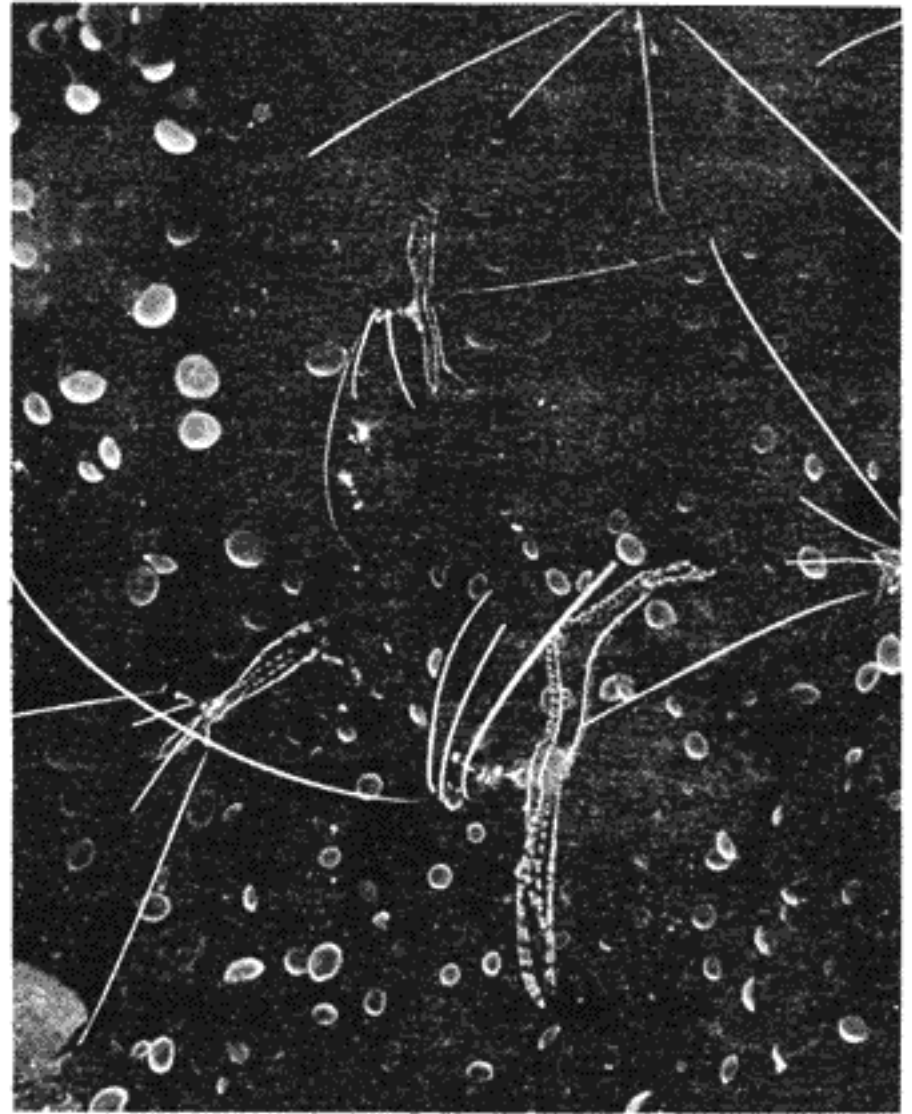


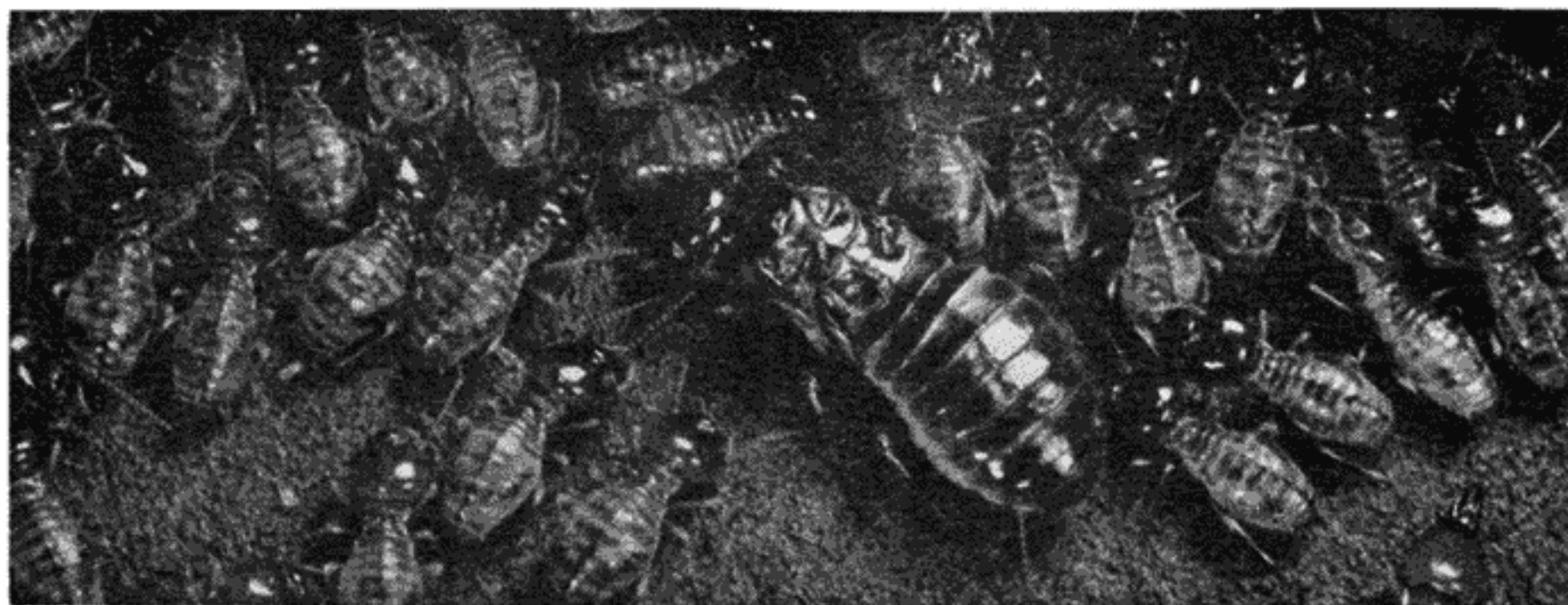
Foto: Stark

radas. La otra defiende como Wallace, que los mecanismos de aislamiento aparecen en aislamiento pero se perfeccionan por la acción de la selección natural cuando las especies incipientes reestablecen el contacto con las especies parentales.

Para Mayr (1975, p. 133) la evidencia científica actual indica que la gran parte de la base genética de los mecanismos de aislamiento es resultado incidental de la divergencia genética de acervos genéticos aislados y es adquirida durante su aislamiento. Esta posición es totalmente compatible con el planteamiento mayeriano de la imposibilidad de realización de la especiación simpátrica, pues para que la selección natural pudiera favorecer la aparición de mecanismos de aislamiento, tendría que tratarse de poblaciones aledañas.

Dobzhansky (1975, p. 356) tiene la posición contraria. Considera — como en su tiempo hizo Wallace — que la selección natural favorece la aparición y preservación de mecanismos de aislamiento. Sostiene que "el genotipo de una especie es un sistema integrado que se adapta a los nichos ecológicos en que vive la especie. La recombinación de genes en la descendencia de especies híbridas puede llevar a la formación de agrupamientos de genes discordantes que disminuyan los potenciales reproductivos de las dos poblaciones que se cruzan entre sí". En suma, para que la selección natural pueda fortalecer los mecanismos de aislamiento reproductivo debe haber una pérdida de aptitud a causa del flujo de genes entre las poblaciones, en ese caso la selección natural favorece los cruzamientos homogámicos.

Grant (1951, 1963, 1977) ha defendido esta segunda hipótesis y ha aportado valiosos datos a su favor. En sus estudios de las hierbas anuales del género *Gilia* (Polemoniaceae), Grant ha mostrado evidencias de que los mecanismos de aislamiento pueden ser originados por selección natural. Este género tiene nueve especies, cinco de las cuales son simpátricas (en las faldas de cerros y valles de California) y las otras cuatro son completamente alopátricas entre ellas (en la costa e islas cercanas) y sólo raramente simpátricas con las poblaciones periféricas de los valles y faldas de cerros. Los híbridos producidos experimentalmente entre las nueve especies son altamente estériles, con



esterilidad cromosómica en todas las combinaciones (Grant, 1977, p. 226).

Grant encontró que estas plantas son anuales y florecen sólo durante una estación, por lo que la producción de semillas que se desarrollan en híbridos estériles representa una seria pérdida de potencial reproductivo. De acuerdo con Grant, esta reducción en el éxito de reproducción favorece a los individuos que desarrollan incompatibilidad para la formación de híbridos. Lo más interesante es que los mecanismos de aislamiento más fuertes ocurren entre especies simpátricas y no entre las alopátricas (Grant 1966). Estos en condiciones experimentales tienen mayor éxito en la reproducción cruzada.

El proceso de selección del aislamiento reproductivo, sostiene Grant, tiene lugar cuando se cumplen las siguientes condiciones: 1) Las poblaciones de la especie son simpátricas. 2) Son capaces de formar híbridos. 3) Los híbridos y su progenie son inviables o estériles, o de alguna manera adaptativamente inferiores. 4) La hibridización produce una pérdida en el potencial reproductivo y esta desventaja selectiva favorece la prevención de la hibridización. 5) Existe variación individual entre una o ambas especies parentales respecto a las características que afectan el aislamiento reproductivo (Grant, 1977).

En conclusión, los individuos que presenten barreras para la formación de híbridos tendrán una ventaja en la selección natural. Grant no sugiere que este fenómeno sea universal. La reducción del potencial reproductor será más grave en el caso de organismos efímeros como algunas plantas, animales e insectos pequeños; en estos casos sería más factible que la selección natural favoreciera la adquisición de mecanismos de aislamiento.

También se han realizado estudios de esta naturaleza en animales. Dobzhansky (1970, p. 359) se refiere a las observaciones de Ehrman en cepas simpátricas y alopátricas de *Drosophila paulistorum*. Estas se cuentan entre las más claras comprobaciones de como la selección natural puede dar origen a mecanismos de aislamiento. El que estos mecanismos sean reforzados en las zonas geográficas donde es más probable que ocurra la hibridación, es decir, en condiciones simpátricas, es una fuerte evidencia en apoyo a esta teoría.

LA ESPECIACION HOY

Mayr (1969) considera fundamentalmente dos formas de especiación: la instantánea y la gradual. Pese a que denomina a la especiación instantánea como "la idea ingenua según la cual una o dos especies progenitoras pueden dar origen a otra en una sola generación", reconoce que la poliploidía, (auto o poliploidía,

según sea el material genético multiplicado a partir de una especie o de dos) como un tipo de especiación instantánea, es una de las más importantes vías de origen de especies vegetales.

Grant (1971) considera que el 47% de especies de angiospermas son poliploides (Stebbins, 1978, estima que sólo el 30% son poliploides), 1.5% para coníferas y 95% de helechos. Mientras es tan común en plantas, es más bien rara en animales, donde es prácticamente confinada a las formas hermafroditas o partenogénicas.

Stebbins (1950) sugiere que esto se debe a que la poliploidía interfiere con la diferenciación celular en los animales, pero no en las plantas, cuyo proceso de desarrollo es más sencillo. Muller (citado en Mayr 1969) sostiene que la causa que provoca la esterilidad es la descompensación del equilibrio en los factores determinantes del sexo; de acuerdo con esta hipótesis, el equilibrio de los cromosomas sexuales es más delicado en los animales. En cuanto a la especiación gradual, Mayr (1969) reconoce solamente dos formas: la simpátrica y la alopátrica. Es conocida su radical inclinación a la especiación alopátrica, por lo que escribe respecto a la polémica: "Es bastante desalentador leer esta controversia perenne porque vuelven a aducirse los mismos antiguos argumentos en favor de la especiación simpátrica por decididamente que se hayan refutado anteriormente" (p. 463). Se queja: "La especiación simpátrica, como la hidra de Lerna, emite nuevas cabezas siempre que se le cortan las anteriores" (*Ibidem*).

Las teorías de la especiación geográfica y simpátrica destacan la importancia de los factores ecológicos en la especiación. Difieren, señala Mayr, en la secuencia en que se suceden los pasos durante el proceso de especiación. La teoría alopátrica sostiene que un acontecimiento extrínseco separa el acervo de genes único, en varios acervos, y considera que los factores ecológicos desempeñan el papel principal después de que las poblaciones se han separado geográficamente. Según la teoría simpátrica, el desdoblamiento del acervo de genes es causado por factores ecológicos (*Idem* p. 463). Este problema fundamental, la separación de acervos genéticos que así sufrirán diferentes eventos de mutación, presión de selección, deriva y recombinación en sus frecuencias, etc., es, de acuerdo con Mayr, irresoluble en condiciones simpátricas.

ACTUALIDAD DE LA POLEMICA

Se mencionó ya la discusión sobre la participación de la selección natural en el proceso de adquisición de mecanismos de aislamiento. Vimos que es una polémica iniciada por Darwin y Wallace y que hoy, pese a los grandes avances que ha tenido la biología en general y en particular la biología evolutiva, tiene

lugar entre los más grandes sucesores de aquellos que fundaron la teoría de la selección natural.

Hay además otros puntos de discrepancia, como el si es adecuado clasificar todos los modos de especiación en términos geográficos o si es necesario introducir alternativas no espaciales sino considerando otros factores. Tal sería el caso de la hipótesis de la especiación adaptativa (Bush, 1982) o la cuántica (Grant, 1977).

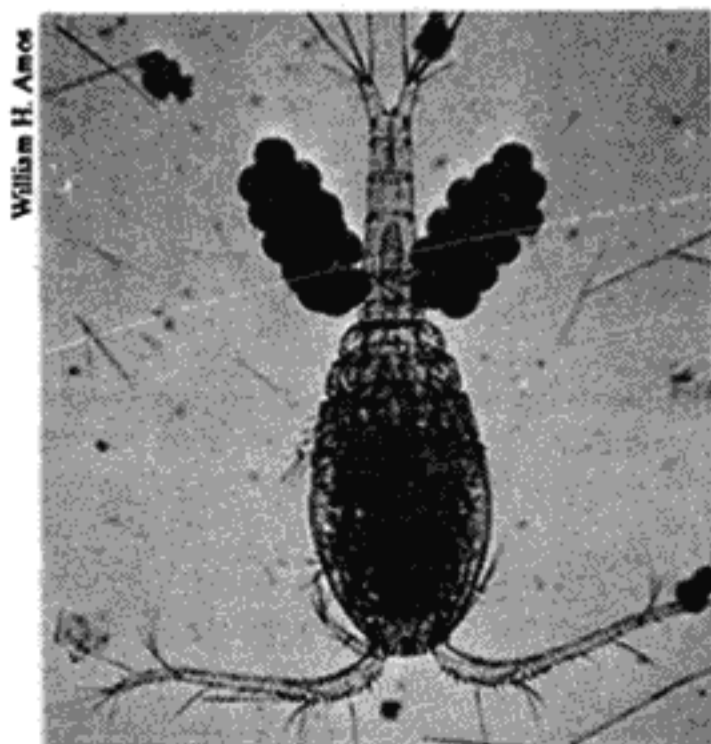
En cuanto a la especiación referida a situaciones geográficas, el debate más fuerte se presenta actualmente en un sentido similar al discutido entre Darwin y Wagner; esto es, la posibilidad de que se logre la formación de especies sin que haya barreras geográficas que separen a las poblaciones originales.

Si bien el proceso de especiación finaliza con la adquisición de algún mecanismo de aislamiento reproductivo por las poblaciones, es evidente que para que éste se logre, se requiere de algún medio que impida la reproducción interpoblacional, el cual debe ser necesariamente externo, ya que al tratarse de la misma especie, por definición, no puede haber impedimento para el cruzamiento. Mientras exista flujo genético entre ambas poblaciones, jamás se alcanzarán las diferencias suficientes para lograr el aislamiento reproductivo que permitirá la existencia y reconocimiento de dos especies distintas. Por ello, toda teoría que pretenda interpretar la especiación tendrá que incluir una parte de explicación sobre el cómo pueden dos poblaciones —que no tienen un mecanismo que evite el cruzamiento— permanecer reproductivamente aisladas.

Esta dificultad hace que numerosos autores, entre ellos Wagner, Jordan y Mayr, se inclinen definitivamente por la especiación alopatrica, ya que ahí la separación geográfica tiene una eficiencia indiscutible. Sin embargo, permanentemente reaparecen hipótesis de especiación simpátrica. ¿Mera necesidad como sugiere Mayr? Aparentemente no. Lo que sucede es que hay situaciones en las que es muy difícil probar que en algún momento hubo separación geográfica que diciera origen a dos especies diferentes que hoy se encuentran juntas. La actual polémica sobre especiación tiene mucho que ver con este problema.

LA ESPECIACION SIMPATRICA

Esta hipótesis plantea que la indispensable separación para la



reproducción puede lograrse sin barreras geográficas. Cuando una población se divide en dos subpoblaciones y cada una de ellas desarrolla diferencias a nivel de la adaptación respecto a ciertos caracteres ecológicos como el nicho y el habitat, o etológicos como las pautas de acoplamiento sexual, los lugares y estaciones de reproducción; uno o varios de estos factores producirían similar efecto al del aislamiento geográfico: impedirían el libre flujo de genes.

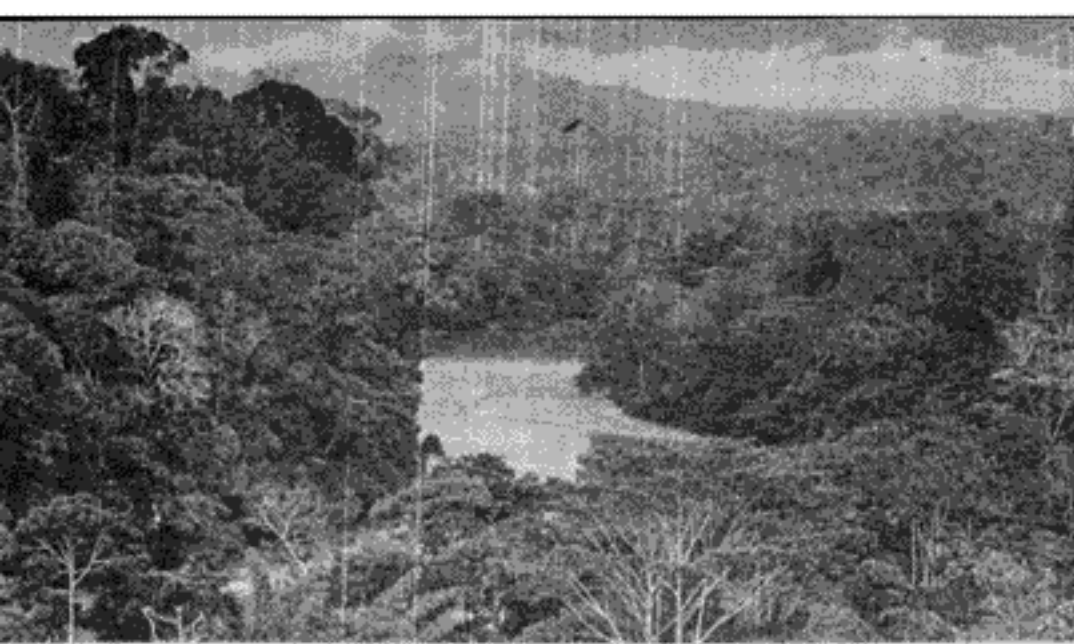
Entre las principales dificultades de la hipótesis de especiación simpátrica, Mayr (1968) señala el fenómeno de la dispersión, cuya función es permitir que la especie se extienda a habitats o nichos incompletamente ocupados. Evidentemente esto favorece el mestizaje de poblaciones. Las incipientes diferencias provocadas por separación ecológica (preferencias alimentarias, especificidad del hospedero, etc.) serán de esta forma, diluidas. La hipótesis de especiación simpátrica requeriría, según Mayr, de una cierta rigidez ecológica que no existe, ya que en realidad las poblaciones y especies muestran gran plasticidad ecológica y polimorfismo, por lo cual, por más que una población tenga determinadas preferencias ecológicas, habrá individuos que se salgan del patrón.

Siguiendo este razonamiento, a nivel genético tampoco es factible explicar la especiación en condiciones de simpatria. Las poblaciones naturales, indica Mayr, son sumamente heterocigóticas y están compuestas de un ambiente genético que favorece la heterocigocidad. Así, puede establecerse un puente de heterocigocidad entre decenas o centenares de loci. Lo más importante en el aspecto genético, es que una mutación que produzca aislamiento genético difícilmente tendría futuro por la dificultad para encontrar parejas portadoras de la misma mutación (obviamente no sería problema en especies asexuales); además, la probabilidad de que una sola mutación produzca aislamiento reproductivo es muy baja.

La observación de Mayr sobre la acción de los heterocigotos como puente entre ambas poblaciones no acaba de convencer ni a White (1978) ni a Dobzhansky (1970). White, (1978, p. 229) responde a las observaciones de Mayr argumentando que en ellas se está pensando en animales, particularmente en vertebrados. Sin embargo, en algunas plantas la especificidad del polinizador puede ocasionar que el cambio que afecte el color de la flor o su forma provoque la visita de un polinizador que evite el tipo original. La homogamia es antes, por lo que White reconoce que este caso no puede ser de importancia general.

Desde un punto de vista genético, Maynard Smith (1966) ha establecido la forma en que puede llevarse a cabo la especiación simpátrica. Afirma que "el paso crucial en la especiación simpátrica es el establecimiento de un polimorfismo estable en un ambiente heterogéneo". Este polimorfismo deberá ser mantenido por selección disruptiva: "si una población es polimórfica para un par de alelos A, a, cada uno confiere una ventaja en un nicho ecológico y si el segundo par B, b, causa reproducción cruzada, entonces, con tal de que haya algún grado de selección de habitat por las hembras ponedoras de huevos, evolucionarán dos poblaciones reproductivamente aisladas, AABB y aabb o AABB y aaBB".

Las evidencias más importantes a favor de esta forma de especiación son, según White (*op. cit.*): 1) la existencia de razas biológicas, razas de hospedero, razas ecológicas y razas alocrónicas, 2) la ocurrencia de especiación en pequeñas islas oceánicas, donde el aislamiento geográfico no es factible; y 3) los resultados de experimentos de laboratorio de selección



Peter Carmichel

disruptiva. Mayr sostiene respecto al primer caso que hay evidencia suficiente de que en numerosos casos reputados de especiación por separación ecológica, se puede probar, o al menos sugerir, una separación geográfica anterior a las condiciones simpátricas. Al tercero responde que la evidencia experimental no es suficiente. No hay respuesta al segundo caso, pero puede deducirse que su respuesta sería que siempre pueden existir barreras geográficas; como lo ha señalado para el caso de lagos (véase Mayr 1968 y 1977).

LA ESPECIACION ALOPATRICA

Si como antes se afirma, la principal dificultad de las hipótesis de especiación es demostrar la posibilidad de un periodo de separación reproductiva previo al desarrollo del mecanismo de aislamiento, es indiscutible que la hipótesis de especiación alopátrica resuelve, vía barreras geográficas, tal cuestión. Esto la hace una teoría por completo aceptable. La discusión versaría más respecto a su frecuencia que a su eficacia, y sobre todo acerca de cuándo puede hablarse realmente de aislamiento geográfico.

Una de las pruebas más importantes en apoyo a esta tesis, es que en numerosas especies las razas geográficas presentan entre sí barreras de esterilidad parcial. Esto muestra la efectividad del aislamiento geográfico. Lo mismo en cuanto a la variación geográfica de determinadas propiedades ecológicas (habitat, nicho, por ejemplo), la cual es muy alta. Esto evidencia que la separación geográfica permite la diferenciación ecológica (Mayr 1968, p. 503). Al mismo tiempo puede constatar la gradualidad esperada por el darwinismo para este proceso: "numerosos grupos de especies, analizados recientemente por toda su área de distribución, se ha observado que constan de poblaciones que representan todas las fases de divergencia hasta llegar a una especiación completa" (*Idem* p. 501). Parte de los problemas en taxonomía para distinguir entre especie y subespecie se deben a esa gradualidad, de ahí que se haya creado el término de superespecie para un grupo monofilético de especies total o esencialmente alopátricas, que morfológicamente difieren demasiado para ser incluidos en una sola especie (*Idem* p. 510).

OTRAS HIPOTESIS DE ESPECIACION

Existen varias hipótesis de especiación también referidas a condiciones geográficas. Las más conocidas son las siguientes:

1) Especiación parapátrica (Bush, 1975). Se parece a un caso de especiación alopátrica, el denominado principio del fundador (cuando una especie hija se origina de una pequeña

parte de la población que invade un nuevo territorio. El bajo tamaño de la población obliga una escasa representación de la variabilidad genética de la población original). Difiere principalmente en tres cuestiones a) no se requiere aislamiento espacial, b) el nivel de vagilidad de los animales es excepcionalmente bajo y c) los mecanismos de aislamiento reproductivo se originan por selección, simultáneamente con la penetración y explotación de un nuevo habitat por individuos genéticamente únicos. Los híbridos tendrían disminuída su viabilidad. Según Bush, frecuentemente se presentan arreglos cromosómicos que son responsables de la iniciación de la especiación, por alterar las vías reguladoras principales.

2) Especiación clinal (White 1977). Esta hipótesis se sustenta en el concepto de clinas: gradientes geográficos en caracteres fenotípicos que generalmente se asumen como adaptativos a alguna regularidad geográfica del ambiente (polimorfismo genético). Aquí la especiación se realizaría porque las poblaciones responden en forma especial a un problema ambiental, sea climático estructural o biótico. La variación gradual del factor ambiental favorece la formación de poblaciones gradualmente modificadas; la adaptación local muy rigurosa puede provocar separación entre las poblaciones y producir especies nuevas.

Mayr (1968, p. 374), en oposición a cualquier forma de especiación simpátrica, sostiene que las clinas son, "en última instancia, el producto de dos fuerzas contrarias: la selección que tiende a adaptar cada población exclusivamente a su medio local, y el flujo de genes que tiende a hacer idénticas todas las poblaciones de una especie. La posibilidad permanente (al no existir barreras geográficas) de intercambio genético evitaría la especiación."

3) Especiación por efecto de área (White 1978). Esta hipótesis, al igual que la anterior, se apoya en la adaptación diferencial de las poblaciones en relación al medio. Se distingue por no asumir ninguna regularidad geográfica que provoque la formación de un gradiente fenotípico o genético, es decir, no requiere de la existencia de clinas.

El modelo de especiación por efecto de área establece, argumenta White (*op. cit.*), que en cualquier especie extendida geográficamente de forma amplia, hay una tendencia de las poblaciones locales a sufrir diferenciación genética. Una vagilidad (distancia que hay entre el punto de nacimiento de un individuo y el de su muerte) restringida puede llevar a la formación de demos panmícticos (con emparejamiento al azar) caracterizados por los alelos inusuales. La selección natural actuaría aquí favoreciendo el desarrollo de mecanismos de aislamiento entre poblaciones al resultar híbridos con menor adecuación.

4) Especiación por extinción de poblaciones intermedias en una cadena de razas (White 1978). Esta forma de especiación ocurriría al interrumpirse el intercambio genético en una parte de una cadena o círculo de razas. En muchos casos el intercambio genético entre razas no es directo, la extinción de poblaciones que conectan los extremos pueden dar lugar a la formación de especies separadas por aislamiento reproductivo.

5) Especiación estasiopátrica (White 1978). Esta hipótesis se apoya en el gran número de casos en los que especies muy relacionadas de animales de vagilidad limitada presentan cariotipos notoriamente distintos. Este modelo de especiación requiere de una especie de distribución amplia que genera especies hijas a partir de la ocurrencia de arreglos cromosómicos que juegan un papel primordial en el proceso debido a la disminución de la fecundidad o viabilidad de los heterocigotos. Las especies hijas

extenderían después su rango a expensas de la especie parental, manteniendo una limitada zona parapátrica de traslape en la periferia de su distribución en la cual la hibridación lleva a la producción de individuos genéticamente inferiores (generalmente por irregularidades en la meiosis). White a descrito una serie de casos de especiación resultantes de pequeños rearrreglos cromosómicos en los saltamontes australianos del género *Vandiemena*. La reordenación cromosómica aparece en un individuo perteneciente a un demo. Este mutante se aparea con individuos normales produciendo heterocigotos para el rearrreglo. White plantea que a pesar de que los heterocigotos tienen una fecundidad inferior a la de los normales, pueden producir más células sexuales con cromosomas reordenados que con cromosomas normales. En estas condiciones, los portadores del rearrreglo llegan a ser los más numerosos en el demo.

Si por azar ocurre una eliminación de individuos no portadores de la reordenación (deriva genética), se aumentará la frecuencia de mutantes que así podrán producir homocigotos y llegar a formar una nueva especie aislada reproductivamente de la especie progenitora.

En plantas también se han encontrado evidencias que apoyan este modelo de especiación. Lewis (1966) sostiene que la especie *Clarkia franciscana* se ha derivado por reordenaciones cromosómicas (tres traslocaciones y tres inversiones) de *Clarkia rubicunda*. El modelo de especiación por rearrreglos cromosómicos revive la desechada concepción de R. Goldschmidt, de la formación de especies por la ocurrencia de mutaciones sistémicas, es decir, cambios macrogenéticos que llevarían a la formación de individuos con fuertes cambios, a los que Goldschmidt llamó "monstruos esperanzados".

Bush (1982) sostiene que el punto de vista de Goldschmidt, acerca de la importancia que tienen en evolución los rearrreglos cromosómicos, es hoy apoyado por los descubrimientos en cromosomas de eucariontes y de la complejidad de la estructura y la organización genética. Incluso, señala Bush: "hay indicaciones de que los genes pueden *hablar* con otros por medio de intrones, en el proceso de expresión coordinada de sistemas multigénicos y que la secuencia intermedia de un gene puede servir como la región código para otro con el que interactúa. Ciertos genes, tales como los responsables para el sistema inmune en vertebrados, incluso se rearrreglan solos de una manera específica en un organismo en orden de aumentar la especificidad inmunológica. Entonces, una secuencia nucleotídica es usada en dos o más formas. Además el descubrimiento de traslape de genes en ciertos virus abre la posibilidad de que patrones similares de expresión genética puedan existir en organismos superiores" (*op. cit.* p. 124).

Existen diversos modos alternativos de regular la expresión genética, afirma Bush, "esto incluye la alteración directa de genes vía disminución, amplificación, y rearrreglo, así como la modulación de la expresión del gene por procesos transcripcional, postranscripcional y translacional, en varios puntos control en el núcleo y en el citoplasma" (*Ibidem*).

En este mismo sentido, Templeton (1980) ha mostrado que puede conseguirse una revolución genética con la mutación de unos cuantos genes, en particular cuando se trata de genes relacionados con el control de caracteres importantes en el reconocimiento de la pareja. Basado en evidencias obtenidas a partir de estudios de *Drosophila silvestris* y *D. heteroneura* en Hawaii, Templeton afirma que la especiación no requiere de grandes modificaciones a nivel genético, sino más bien una reestructuración rápida de un pequeño número de sistemas de genes, pero de gran importancia para rasgos fundamentales.

6) **Especiación adaptativa** (Bush 1982). Se trata de un modelo de especiación simpátrica. En este caso la especiación es el resultado directo de la adaptación, la divergencia ocurre como un producto de la selección por preferencia de hábitat, competencia y selección para lograr el aislamiento genético. La aparición del aislamiento se da por eliminación de los híbridos de dos poblaciones que se especializan en diferentes hábitats. Esta hipótesis se basa en la idea de que unas pocas mutaciones pueden provocar cambios adaptativos de grandes consecuencias.

7) **Especiación cuántica** (Grant 1977). Puede considerarse como un caso especial de especiación alopátrica. De acuerdo con Grant las diferencias serían los precursores, las fuerzas que determinan el proceso y la velocidad. En la especiación alopátrica el precursor de la nueva especie es una raza geográfica; en la especiación cuántica es una raza local. En cuanto a las fuerzas involucradas, en la alopátrica es la selección ambiental regional en grandes poblaciones sin posibilidades de reproducción, en la cuántica la selección natural actúa en combinación con deriva y reproducción endogámica en colonias pequeñas. En cuanto a la velocidad de ambos procesos, Grant sostiene que mientras los cambios que logran la especiación geográfica son *graduales*, lentos y conservadores, la especiación cuántica ocurre a tasas rápidas y puede llevarse a cabo con cambios drásticos.

En la especiación geográfica, la selección para nuevas combinaciones genéticas (selección direccional) produce un alto costo en muertes genéticas. Esta carga restringe la tasa de evolución de los niveles de mortalidad selectiva que pueden ser tolerados por la población (Dilema de Haldane). La acción conjunta de la deriva, en el caso de poblaciones pequeñas puede, disminuir el costo de la selección. En la especiación cuántica, afirma Grant, está fuera ese costo por muerte génica, de ahí que al menos en teoría puede proceder más rápidamente que la especiación alopátrica. Este modelo de especiación es también llamado especiación por el principio del fundador.

TEORIAS GENETICAS DE ESPECIACION

Sin oponerse a la visión clásica de la especiación como evento gradual, Carson propone que cambios genéticos saltacionales acompañados por una serie de eventos genéticos, estocásticos, catastróficos, pueden conducir a la formación de especies. Carson considera que la especiación se inicia cuando se presenta una inusual reorganización forzada de los supergenes epistáticos del sistema de variabilidad cerrada. Este evento puede forzar la organización (por selección natural) de un nuevo sistema epistático cerrado.

Carson estima que el proceso gradual de sustitución de alelos no puede alcanzar al sistema cerrado, entonces no puede conducir a un nuevo sistema cerrado sino es por un salto, consecuencia de la mencionada serie de eventos genéticos aleatorios y catastróficos. De acuerdo con Carson, este ciclo de desorganización-reorganización es la esencia del proceso de especiación.

Como necesarios para su planteamiento, Carson (1975) propone la existencia de dos sistemas de variabilidad genética: el abierto y el cerrado. El sistema de variabilidad abierto se compone de genes fácilmente recombinables y mapeables, que actúan solos y que tienen un efecto trivial al menos en su acción individual. Se espera que los efectos epistáticos de los componentes de este sistema sean reducidos, lo que significa que estos

genes dan un fenotipo balanceado viable en muchos contextos de recombinación bajo condiciones normales de selección natural. La palabra abierta sugiere que los componentes quedan fácil y libremente disponibles a la selección natural o a la deriva por las fuerzas indirectas ordinarias de la recombinación al azar.

Este sistema incluiría, de acuerdo con la hipótesis de Carson, algunas condiciones alélicas que son neutrales a la selección y que entonces constituyen variación genética adaptativamente trivial, por lo que deben considerarse parte de este sistema. De cualquier forma, tales loci de efecto neutral pueden ser atrapados también en los bloques genéticos del sistema cerrado. Debido a que los poligenes y genes de efecto menor del sistema abierto responden fácilmente a la selección natural y a la artificial, se espera que una población bajo fuerte selección, para un carácter, muestre cambios en frecuencia genética y modificaciones relativamente menores del fenotipo. Este tipo de variabilidad, agrega Carson, parece descansar en la base de las diferencias adaptativas encontradas en una especie. Entonces parece ser sustento para variación genética clinal y geográfica. La mayoría de las adaptaciones diferenciales intraespecíficas son de una naturaleza menor y relacionadas característicamente con diferencias climáticas o bióticas dentro del rango de la especie.

Carson sostiene que las diferencias entre especies politépicas y monotípicas pueden deberse en gran parte a que las especies monotípicas carecen de un sistema de variabilidad abierto o presentan uno insignificante.

El sistema de variabilidad cerrado, afirma Carson, puede consistir en bloques de genes (supergenes) que han llegado a ser inseparablemente asociados en un segmento cromosómico. Están no sólo ligados, sino que tienen virtualmente una relación obligatoriamente cis. Esto los hace componentes invariables del sistema genético de una especie, supergenes no mapeables por su imposibilidad de separación. Tales asociaciones crean un clima genético propicio para la aparición de artificios que previenen la recombinación, tales como inversiones o quiasmas. Esas inversiones pueden tener ventaja selectiva inmediata, simplemente porque intercede para proteger un complejo genético balanceado internamente de la desintegración debida a la recombinación.

El proceso que Carson deduce es el siguiente: cuando la selección natural actúa laxamente, se provoca un crecimiento poblacional. Sobreviven muchos individuos que no lo harían en condiciones normales de selección natural. El efecto más importante durante esta fase es la recombinación génica. Esto puede romper las coadaptaciones y supergenes del sistema cerrado.

Para el sistema de variabilidad abierto el efecto no es tan grande, pues la mayoría de sus genes son viables en todas las combinaciones. A este aumento intempestivo de la población sigue una inevitable disminución drástica del tamaño de población, provocada por un riguroso cambio en las condiciones ecológicas que permitieron la fase de aumento. A juicio de Carson, la eliminación del exceso de población, así como su previo aumento, deben ser considerados en sus efectos genéticos básicamente como estocásticos.

En caso de que un sólo individuo, llamado el fundador, pueda representar un recombinante altamente inusual en cuanto al sistema de variabilidad cerrado, la organización de un nuevo sistema de variabilidad cerrado puede proseguir cuando

la población nuevamente en expansión, a partir del evento fundador, esté otra vez sometida a la selección natural.

La selección produce así un nuevo sistema de variabilidad cerrado. Es improbable que este nuevo sistema desarrollado durante la fase de crecimiento poblacional pueda reconstruir precisamente la condición anterior. Por ello, el intercambio genético entre la población ancestral y la nueva no podrá ser rico en lo que respecta al sistema de variabilidad cerrado. La formación de estas nuevas relaciones coadaptativas, en el nivel genético, representa para Carson la esencia del proceso de especiación.

Como evento final, los sucesos de recombinación que ocurren dentro de los bloques citados, producen, por acción de la selección natural, individuos con fertilidad reducida o con manifestaciones de efectos subvital, semiletal o letal. Es decir, el aislamiento reproductivo es el producto de la resistencia del sistema de variabilidad cerrado. Carson defiende que tal variabilidad puede ser de tan grande importancia que no permita variabilidad geográfica significativa.

Este modelo tiene similitud con el principio del fundador, sólo que este último no requiere de crecimiento explosivo seguido de un decaimiento del tamaño poblacional. Plantea también, que la deriva génica provoca un cambio de frecuencia en alelos de loci con efectos muy significativos.

GENÉTICA DE POBLACIONES Y ESPECIACIÓN

Mayr (1978) ha señalado el escaso papel desempeñado por la genética de poblaciones en los estudios de especiación. Esto se debe posiblemente a que la anagénesis es más factible de ser analizada desde el punto de vista empírico y matemático característico de esta rama de la biología.

Templeton (1980a 1980b), Carson (*op. cit.*) y otros, han analizado la cladogénesis con las herramientas de la genética de poblaciones.

El modelo de especiación por transiliencia genética (Templeton, 1980) está basado en la suposición de que existen cambios que afectan principalmente una parte pequeña del genoma, por ejemplo un sistema poligénico.

Diferiría del principio del fundador de Mayr en cuanto a la consideración de éste de cambios extensos que afectan virtualmente todos los loci; mientras en el modelo de Templeton la mayoría de genes son neutros a los efectos de la transiliencia. (Esto no implica que sean neutros en el sentido microevolutivo.)

En los mecanismos de transiliencia (Templeton *op. cit.*), el desarrollo de barreras de aislamiento depende de una discontinuidad genética, caracterizada por extrema inestabilidad de las etapas intermedias. Esta naturaleza de la discontinuidad implica también que la selección natural sola no puede inducir una transiliencia. La fuerza conductora primaria de una transiliencia es la interacción de la selección con otras fuerzas evolutivas y restricciones genéticas, tales como eventos fundadores interactuando con sistemas poligénicos fuertemente epistáticos, endogamia extrema y deriva, o hibridización seguida, ya sea por selección para mantenimiento de híbridos o por recombinación. La fijación al azar de un gene puede traer, por consecuencia, efectos en cascada a una parte del sistema genético. Este patrón

de un sistema poligénico epistático con unos pocos genes importantes, es posiblemente crítico para la transiliencia genética (Templeton 1980b).

Otro modo de transiliencia es la cromosómica, en la que la fijación de arreglos cromosómicos causa una severa reducción de la adecuación de los heterocigotos que inician el desarrollo de barreras de aislamiento. En este caso, finalmente la hibridación produce una situación genética inestable, sea a través de la incompatibilidad de los genomas parentales o debido a diferentes e incompatibles coadaptaciones a nivel de genes (Efecto Wallace).

En el caso de la especiación por divergencia, los mecanismos de aislamiento se desarrollan de una manera continua, gradual con algún tipo de selección actuando como fuerza directriz. Estas formas de especiación propuestas por Templeton son equivalentes a la especiación alopátrica y a los modelos de especiación parapátricos.

Templeton (1980a) divide los modos de especiación en transiliencia y divergencia:

TIPO DE ESPECIACION	MECANISMOS BASICOS
TRANSILIENCIA	
Genética	Impacto de efecto fundador sobre sistemas poligénicos que incluyen genes de gran importancia.
Cromosómica	Impacto de pequeñas poblaciones sobre mutantes cromosómicos fuertemente dominantes. Eliminación de híbridos.
Mantenimiento de híbridos	Hibridación de genomas incompatibles, seguida por selección para el mantenimiento del estado híbrido.
Recombinación de híbridos	Hibridización de genomas incompatibles, seguida de endogamia y selección para nuevas coadaptaciones.
DIVERGENCIA	
Adaptativa	Creación de barreras de aislamiento extrínsecas, seguida de microevolución independiente.
Clinal	Selección de una clina sostenida por aislamiento por distancia.
Habitat	Selección sobre habitats múltiples sin aislamiento por distancia.

CONCLUSIONES



Foto: Bartlett

Es interesante ver cómo a pesar del gran desarrollo que ha tenido la Biología en general y en particular la Biología evolutiva, varias controversias surgidas en los inicios del evolucionismo continúan sin resolverse. El efecto Wallace, el desarrollo de barreras de esterilidad —o en términos actuales de mecanismos de aislamiento reproductivo— por selección en contra de híbridos, nunca admitido por Darwin, es hoy desmentido por teóricos como Mayr y defendido por otros como Dobzhansky y Grant.

Algo similar ha ocurrido con las concepciones geográficas de la especiación. La posibilidad de que una especie se desdoble en dos o más sin que haya una barrera geográfica que separe los acervos genéticos de las poblaciones, fue sugerida por Darwin y rebatida por Wagner en términos similares a los que hoy plantean los teóricos modernos. Un problema importante aquí es la definición de lo que es realmente una barrera geográfica, pues hay circunstancias ecológicas que pueden separar dos poblaciones radicalmente sin que haya lo que en sentido estricto es una barrera geográfica (una montaña, mar, río, etc.). Aquí es necesario tomar en cuenta las características de la especie, pues por ejemplo, una baja vagilidad puede impedir que dos poblaciones se encuentren.

De acuerdo al neodarwinismo clásico (en particular para Mayr), la especiación es un paso más de la variación geográfica, y el aislamiento reproductivo aparece como resultado accidental de las diferencias en adaptación a distintos ambientes. Visto así, el aislamiento reproductivo es el punto final de la especiación. Sin embargo, desde otras perspectivas (White, Templeton) el proceso puede ser inverso en ciertas circunstancias; entonces el aislamiento reproductivo inicia el proceso de especiación al presentarse en una población modificaciones genéticas cromosómicas que impiden el cruzamiento con otras poblaciones cercanas.

Aunque Mayr plantea la controversia en términos de todo o nada, negando la segunda posibilidad (excepto en el caso de cambio de ploidía), estudios recientes muestran que hay una amplia gama de patrones de adquisición de mecanismos de aislamiento. Esta puede ir desde la aparición instantánea (por poliploidía, por ejemplo) hasta la gradualidad estricta (en condiciones simpátricas o alopátricas) pasando por la

no instantánea pero sí rápida adquisición de barreras de aislamiento, en el modelo de estasiopatía o por transiliencia (en general en condiciones parapátricas).

Otro asunto que no puede dejarse de lado es que los distintos modelos de especiación han sido propuestos a partir del estudio de determinados grupos taxonómicos y con frecuencia extrapolados a todas las otras especies. Es indudable que ciertos modos de especiación son más factibles para unas especies mientras son poco probables para otras. Vimos que la poliploidía tan frecuente en vegetales tiene en realidad pocas posibilidades de presentarse en animales. La especiación simpátrica es casi imposible para organismos de gran movilidad como las aves, mientras es factible en parásitos de hospedero estricto, por ejemplo.

Actualmente puede notarse un cambio de terreno, no sólo en las controversias, sino en general, en las investigaciones sobre especiación.

La antigua polémica en términos geográficos va siendo dejada de lado por el análisis de los acontecimientos que ocurren a nivel genético durante la especiación. El interés hoy, es más bien llegar a dilucidar de qué manera los mecanismos genéticos que permiten el flujo de información entre las poblaciones — el cual hace posible que las poblaciones mantengan un acervo genético común—, en un momento dado, pueden ser bloqueados y llegan a impedir el paso de esa información, permitiendo la formación de dos especies genéticamente aisladas.

Otro aspecto que se debe considerar, son las propias teorías evolutivas, pues es claro que la gradualidad requerida por algunos modelos de especiación es favorable tanto a los planteamientos del neodarwinismo como a los del neutralismo, mientras que la existencia de modos de especiación rápida, como la estasiopatía o la transiliencia, funcionaría como evidencia para la teoría del equilibrio puntuado.

Aparentemente en la teoría de la especiación sucede lo que en otros ámbitos de la Biología. Me refiero a la dificultad de generalizar determinados conceptos a todos los seres vivos, por ejemplo el criterio biológico de especie (que deja fuera a las especies asexuales) o a la teoría celular (que no incluye a los virus) etc. El objeto de estudio de la Biología, esto es, todas las formas de vida y todos sus posibles ambientes, no permite abordarlos con un solo método, ni interpretar todos los fenómenos biológicos desde una perspectiva única. Los distintos métodos científicos en biología surgen precisamente de las particularidades del fenómeno analizado. Desde un punto de vista metodológico, es incorrecto extrapolar lo surgido del estudio de un grupo o una especie a todos los demás. Esto ocurre en la teoría de la especiación; se ha pretendido buscar un modelo básico para todos los organismos y se encuentra que no es posible encajonar a todos en un mismo patrón de especiación. Todo modelo de especiación requiere de ciertos atributos biológicos básicos, por lo que no en todos los grupos de organismos pueden presentarse los mismos modelos.

BIBLIOGRAFIA

- Bush, G.L. 1982. What Do We Really Know about Speciation? En: *Perspectives on evolution*. Edit. Roger Milkman, Sinauer Ass. Mass.
- Bush, G.L. 1975. Modes of animal speciation. *Ann. Rev. Ecol. Systemat.* 6:339-364.
- Carson, H.L. 1975. The genetics of speciation at the diploid level. *Amer. nat.* 109:83-92.
- Darwin, Ch. 1859. *El origen de las especies*. UNAM. México, 1969.
- Dobzhansky, Th. *Genética del proceso evolutivo*. Textos Extemporáneos, México, 1975.
- Dobzhansky, Th. 1937a, *Genetics and the Origin of Species*. Columbia Univ. Press. New York.
- Dobzhansky, Th. 1937b, Genetic nature of species differences, *American Naturalist* 71:404-420.
- Dobzhansky, Th. 1975. Experiments of isolation in *Drosophila*. x. Reproductive isolation between *Drosophila pseudoobscura* and under laboratory conditions. *Proc. of Nat. Acad. Of Sciences.* 37:792-796.
- Grant, 1963. *The origin of Adaptations* Columbia Univ. Press, New York.
- Grant, 1964. The biological composition of a taxonomic species in *Gilia* *Adv. Genetics* 12:281-328.
- Grant, 1954 Genetics and taxonomic studies in *Gilia*. VI interspecific relationships in *The Leafy-stemmed Gilias* *Aliso* 3:35-49.
- Grant, 1966. The selective origin of incompatibility barriers in the plant agenus. *Gilia*. *Amer. Nature* 100:99-118.
- Grant, 1977 *Organismic Evolution*. Freeman, Co. Sn. Francisco.
- Lamarck, J.B. 1801. *Philosophie Zoologique*. F. Savy. 2 tomos. París 1873.
- Lewis, H. 1966. Speciation in flowering plants. *Science* 152:167-172.
- Limoges, C. *La Selección Natural*. Siglo XXI Ed., México, 1986.
- Maynard Smith, 1966. Sympatric speciation. *Amer. Nat.* 100: 637- 650.
- Mayr, E. 1977. Darwin, Wallace, and the origin of Isolation Mechanisms. En: *Evolution and the diversity of Life*, Belknap Press, Mass.
- Mayr, E. *Especies animales y evolución*. Edit. de la Univ. de Chile, 1968.
- Mayr, E. 1942. *Systematics and the Origin of Species*. Columbia Univ. Press. New York.
- Stebbins, G.L. 1950. *Variation and evolution in plants*. Columbia, Univ. Press. Nueva York.
- Stebbins G.L. *Procesos de la evolución orgánica*. Prentice Hall International, España, 1978.
- Templeton, A., T. 1980a, The theory of speciation via the founder principle. *Genetics* 94. p. 1011-1038.
- Templeton, A., T. 1980b, Modes of speciation and inferences based on genetic distances. *Evolution* 34(4): 719-729.