

El origen de nuevas especies

Oswaldo Báez Tobar

Universidad Central del Ecuador

oswaldobaez@hotmail.com

Recibido: 30 de mayo 2019 / Aprobado: 04 de octubre 2019

Resumen

La diversidad biológica de la Tierra se expresa en innumerables especies. Las especies son poblaciones de organismos semejantes que se reproducen entre sí, presentan individualidad propia y comparten un genoma común. La formación de nuevas especies se conoce en biología como: especiación. El presente artículo tiene por objeto precisar los diferentes tipos, modos y mecanismos de la formación de nuevas especies a la vez que analizar las causas y los factores que favorecen dicha génesis. La especiación se ha clasificado según varios criterios; en este trabajo se considera el criterio de la distribución geográfica de las poblaciones que origina nuevas especies: especiación alopátrica, parapátrica, estasiopátrica y simpátrica, además los subtipos, causas y factores intervinientes. Según el concepto biológico las especies son conjuntos de poblaciones naturales capaces de cruzarse unas con otras y que están aisladas reproductivamente de otras similares; por esto es preciso describir los mecanismos de aislamiento reproductivo precigóticos y poscigóticos que mantienen la individualidad biológica de las especies, permiten conservar el flujo génico solo entre los miembros de la misma especie e impedir la reproducción entre organismos de diferentes especies. La especiación implica el origen y la consolidación de los mecanismos de aislamiento reproductivo, porque estos juegan un papel determinante en la formación de nuevas especies. El trabajo incluye un breve análisis epistemológico de los procesos especiogénicos con el objeto de apoyar la construcción de la teoría general de la especiación.

Palabras clave: especiación, alopátrica, parapátrica, estasiopátrica, simpátrica.

Abstract

The biological diversity of the Earth is expressed in innumerable species. The species are populations of similar organisms that reproduce among themselves, have their own individuality and share a common genome. The formation of new species is known in biology as: speciation. The purpose of this article is to specify the different types, modes and mechanisms of the formation of new species while analyzing the causes and factors that favor this genesis. Speciation has been classified according to several criteria; In this work the criterion of the geographic distribution of the populations that originates new species is considered: allopatric, parapatric, stasipatric and sympatric speciation, in addition to the subtypes, causes and intervening factors. According to the biological concept, the species are groups of natural populations capable of crossing each other and that are reproductively isolated from similar ones; For this reason, it is necessary to describe the mechanisms of precigotic and postcigotic reproductive isolation that maintain the biological individuality of the species, allow the gene flow to be conserved only among members of the same species and prevent reproduction between organisms of different species. Speciation implies the origin and consolidation of the mechanisms of reproductive isolation, because they play a decisive role in the formation of new species. The work includes a brief epistemological analysis of the speciogenic processes in order to support the construction of the general theory of speciation.

Keywords: speciation, allopatric, parapatric, stasipatric, sympatric.

Introducción y antecedentes

La existencia de especies biológicas fue percibida a través de los tiempos inclusive por personas sin preparación formal en ciencias de la vida. Desde la antigüedad se observó que los seres vivos están organizados en conjuntos de individuos semejantes capaces de engendrar descendencia fértil: las especies. Los miembros de una especie presentan semejanzas morfológicas, anatómicas y fisiológicas, producen descendencia fértil y evolucionan de manera independiente de otras; a esta entidad natural en biología evolutiva se la denominó especie biológica. Theodosius Dobzhansky define a la especie como un grupo de individuos completamente fértiles entre sí, pero aislados del intercrucamiento con otros similares por sus propiedades fisiológicas, incompatibilidad de los progenitores y esterilidad de los híbridos. Dobzhansky, et al. (1980) y Ernest Mayr (2006) la definen como grupo de poblaciones que se reproducen en forma cruzada y que se hallan reproductivamente (genéticamente) aisladas de otros grupos semejantes.

A la especie biológica se la conoce también como bioespecie, especie genética o mendeliana porque comparte la misma base genética –genes y genomas– lo que le da identidad biológica, capacidad de reproducción solo entre los miembros de su misma especie, por tener un linaje ancestro-descendiente y una función ecológica en la naturaleza. Cada una de las especies posee atributos biológicos controlados por combinaciones complejas y armónicas de genes; por consiguiente, la especiación implica el desarrollo de nuevas y diferentes combinaciones génicas y el desarrollo de mecanismos de aislamiento reproductivo, con lo cual se mantiene el flujo de genes solo entre los miembros de su misma especie.

La identidad de las diferentes especies en la naturaleza se mantiene por la presencia de barreras de aislamiento reproductivo; por lo mismo, en el análisis de la especiación es preciso iniciar con los mecanismos que generan aislamiento reproductivo, como el antecedente necesario para abordar los tipos, modos y procesos de formación de nuevas especies. En general el surgimiento de una nueva especie no es un fenómeno muy frecuente ni observable en la escala del tiempo humano; pues, solo se forman nuevas especies cuando confluyen condiciones intrínsecas (estructura genética de las poblaciones) y extrínsecas (condiciones ecológicas), lo cual ocurre por lo general a través de largos períodos; pero ahora se conoce que la especiación puede ser un proceso rápido.

Barreras de aislamiento reproductivo

Precigóticas

1. Ecológicas o de hábitat: las especies ocupan distintos ambientes en el mismo territorio.
2. Etológicas: diferencias comportamentales durante el cortejo precopulatorio, debilitamiento de la atracción sexual.

3. Morfológicas: diferencias en la estructura corporal o en los órganos genitales que dificultan o impiden la cópula; diferencias en la estructura de la flor que impiden la fecundación por polinización.
4. Fisiológicas: desfase en la maduración de los gametos; aislamiento estacional o temporal.
5. Citológicas, bioquímicas o gaméticas: los gametos no se atraen, se rechazan entre sí por incompatibilidad bioquímica; el espermatozoide y el grano de polen no son viables en los conductos genitales o en el estigma de las flores de especies diferentes.

Poscigóticas

1. Inviabilidad de los híbridos antes de la madurez sexual o en algún momento del ciclo reproductivo.
2. Esterilidad de los híbridos (genética o cromosómica), porque no forman gametos funcionales.
3. Degradación de los híbridos por reducción de la viabilidad o fertilidad de los descendientes en la segunda generación o posteriores.

Tipos, modos y mecanismos de especiación

Los tipos de especiación han sido clasificados según diferentes criterios como se expone en el acápite referente a la epistemología de la especiación. El presente análisis se basa en el criterio espacial de distribución geográfica como el factor fundamental para el origen de nuevas especies; considera la especiación alopátrica, parapátrica, estasiopátrica y simpátrica y en cada una de ellas diferencia los subtipos, modos y mecanismos especiogénicos.

Especiación alopátrica

Este modelo de especiación fue estudiado por numerosos biólogos, pero fue Ernest Mayr (2006) quien sustentó con mayor fundamentación la teoría de especiación por aislamiento geográfico conocida también como especiación alopátrica (se emplea también la denominación alopátrida). Según este modelo el área de distribución de una población se divide por alguna causa natural, con lo cual las poblaciones separadas se adaptan a diferentes condiciones geográficas y ecológicas, a la vez que soportan presiones selectivas diferentes; lo que conduce gradualmente a su diferenciación biológica y al establecimiento de barreras de aislamiento reproductivo entre las poblaciones fragmentadas, así cada una de ellas llega a constituir una especie nueva.

La especiación alopátrica ocurre en las siguientes etapas:

1. Una población o serie de poblaciones habitan un ambiente homogéneo.
2. Al diversificarse el ambiente físico o biótico, o al separarse un segmento de la población, éste se diversifica dando origen a una raza o subespecie con re-

- querimientos ecológicos distintos, pero que se reproducen con la población original (aún no se han establecido mecanismos de aislamiento reproductivo).
3. La diferenciación produce aislamiento geográfico de algunas razas y subespecies.
 4. Algunas subespecies adquieren diferencias genéticas que hacen que se aisle reproductivamente del resto de la población original.
 5. Si las poblaciones aisladas por migración se vuelven a poner en contacto ya no se entrecruzan, porque se han establecido barreras de aislamiento reproductivo.

En términos generales la especiación alopátrica es una diferenciación de poblaciones aisladas por alguna barrera geográfica. En esas condiciones los procesos microevolutivos generan divergencia adaptativa entre las poblaciones separadas, las cuales se adaptan a distintas condiciones ecológicas. En consecuencia, los mecanismos de aislamiento reproductivo surgen como una manifestación gradual de la divergencia adaptativa generada por el proceso de selección natural.

Subtipos de especiación alopátrica

En biología evolutiva se reconocen varios modos de especiación alopátrica, estos son el modelo convencional denominado especiación geográfica o vicariante y la especiación peripátrica. En la especiación alopátrica por vicarianza una especie ancestral se separa en dos o más poblaciones grandes que al permanecer aisladas evolucionan en forma independiente; este modelo de especiación es el resultado de procesos microevolutivos que producen divergencias por la adaptación a condiciones geográficas y ecológicas diferentes. El surgimiento del istmo de Panamá separó grandes poblaciones de organismos acuáticos en lo que ahora son las aguas de los océanos Pacífico y Atlántico; o la emergencia de la cordillera de los Andes que aisló a las poblaciones de plantas y animales en la franja litoral occidental de Sudamérica y la gran llanura del Amazonas y Orinoco.

Especiación peripátrica ocurre en poblaciones periféricas de una población grande; en este caso las nuevas especies surgen en hábitats marginales o en los límites de distribución de una población central por aislamiento geográfico focalizado, dispersión y colonización –lo que se conoce como “efecto fundador” –, acontece en la colonización de islas y archipiélagos. La diversificación de especies en el archipiélago de Galápagos y otros se ha producido por especiación peripátrica.

A la especiación peripátrica se la conoce también como especiación cuántica, especiación por saltos o especiación discontinua. Para Verne Grant “La especiación cuántica es el brotamiento en un organismo de fecundación cruzada de una especie nueva y divergente a partir de una especie ancestral, por medio de la etapa intermedia de una población periférica geográficamente aislada o semiaislada” (Grant, 1989, pp. 171-172).

El modelo cuántico implica el desarrollo sucesivo de los siguientes acontecimientos: de una población o poblaciones similares que habitan un ambiente homogéneo unos pocos individuos quedan aislados en un nuevo hábitat, lo que origina una

población secundaria formada por pocos individuos atípicos y con genoma alterado, es decir, población aislada reproductivamente de la población original, con lo cual se origina una nueva especie.

La especiación cuántica es rápida, requiere de pocas generaciones, pocos individuos y hasta uno solo; es un proceso de gemación. La especiación alopátrica convencional está completamente dirigida por la selección natural, en cambio la especiación cuántica incluye casi siempre uno o más factores o sucesos aleatorios.

Fundamentos

La especiación geográfica y la cuántica no se excluyen. El modelo cuántico se adapta bien a organismos poco ágiles (sedentarios o estables) y con elevada fecundidad como insectos y plantas anuales. Es difícil verlo en mamíferos grandes y aves, y en plantas grandes que no pueden colonizar nuevos territorios en forma rápida. Es concordante con la especiación por “efecto fundador” que implica el aislamiento de una colonia periférica cuando individuos de una población mendeliana invaden un nuevo territorio o quedan aislados formando una colonia fundadora, que lleva una parte del genoma de la población original; el segmento poblacional por endocruza se transforma en sentido divergente hasta conformar una nueva especie. La especiación cuántica incluye un conjunto de procesos que coinciden en la forma, pero no en las causas determinantes; se caracteriza porque se origina a partir de unos pocos individuos (fundadores); requiere la reducción del tamaño de la población por “el efecto cuello de botella” y deriva genética.

Especiación parapátrica

La especiación parapátrica ocurre en “localidades contiguas” se produce cuando las especies evolucionan como poblaciones continuas en un área geográfica grande, no requiere aislamiento espacial y los mecanismos de aislamiento reproductivo surgen por selección natural. Las nuevas especies se originan por la diferenciación de poblaciones en un gradiente ambiental y restricción del flujo de genes entre los miembros de la población, lo que conduce a la fragmentación en semiespecies que se expanden y perfeccionan el aislamiento por el “efecto Wallace” (Reig, 1983).

La especiación parapátrica es el otro modo principal de divergencia que no requiere aislamiento físico de las poblaciones. En la especiación parapátrica una fuerte selección disruptiva hace que las frecuencias génicas de una población continua diverjan a lo largo de un gradiente ambiental (Freeman & Herron, 2002, p. 417).

Según Perfectti (2002), la especiación parapátrica se produce sin una separación geográfica completa de las poblaciones; la especie hija puede compartir parte del rango de distribución de la especie madre e hibridar en zonas de contacto. La selección diversificadora (a favor de variaciones locales) puede ser el factor más impor-

tante en este proceso especiogénico. Plantas, moluscos terrestres, pequeños mamíferos, insectos no voladores y algunos anfibios y reptiles han experimentado este tipo de especiación. En general, se trata de organismos con hábitos de vida sedentarios y con poca capacidad de dispersión.

Para algunos biólogos evolutivos este tipo de especiación es difícil de distinguir de la especiación alopátrica, lo que ha motivado discusiones y hasta cuestionamientos.

Especiación estasiopátrica

Este tipo de especiación se produce como consecuencia de mutaciones o reordenaciones cromosómicas como fusiones, fisiones o traslocaciones, lo que les permite a los portadores colonizar con mayor éxito un hábitat o área contigua al de la especie "madre". Estas mutaciones se fijan por deriva genética o por consanguinidad en pequeñas poblaciones con poca migración dando lugar a una nueva especie que se sitúa dentro del mismo rango de distribución que la especie original. Las nuevas especies son genéticamente muy parecidas a la especie ancestral (Peregrini, 2002).

La especiación estasiopátrica puede ocurrir cuando en el interior del área de distribución de una población específica surgen subpoblaciones aisladas reproductivamente a causa de cambios cromosómicos numérico-estructurales. Los cambios cromosómicos se mantienen siempre que se hallen en condición homocigota, tanto en el interior como en la periferia del área de distribución de la especie original.

Se conocen numerosos casos de especiación por reordenación cromosómica en varios taxones de animales; es bien conocido el caso en los saltamontes ápteros australianos del género *Vandiemena*, pues se formaron más de 240 especies gracias a una barrera de aislamiento creada por reordenamiento de sus cromosomas. Se ha encontrado también en lagartos americanos y roedores americanos numerosos ejemplos de especiación estasiopátrica; entre ellos los del género *Ctenomys* (tuco-tucos) que constituyen un modelo de especiación cromosómica. Los casos de especiación por reordenamiento cromosómico se han podido verificar mediante estudios de la arquitectura cromosómica de especies emparentadas con lo cual se ha logrado esclarecer su origen y relación evolutiva.

La reordenación cromosómica llamada también reordenación robertsoniana opera por varios mecanismos: la fusión céntrica (una translocación recíproca por la cual los brazos largos de dos cromosomas acrocéntricos se unen para formar un cromosoma metacéntrico, lo que produce reducción del número cromosómico), la fisión céntrica (ruptura centromérica con la subsecuente formación de dos cromosomas telocéntricos a partir de uno metacéntrico). Los agentes clastogénicos como radiaciones o sustancias químicas actúan en la interfase del ciclo de división celular e inducen reordenamientos cromosómicos; esto permite concluir que ciertas asociaciones no se producen al azar, sino que hay interrelaciones que favorecen la combinación de ciertos cromosomas entre sí a través de puntos de fractura y fusión que harían posibles los dos tipos de reordenamientos cromosómicos descritos (Bianchi, 1978).

Especiación por poliploidía e hibridación

Especiación por poliploidía

La especiación por autopoliploidía consiste en el aumento de genomas completos: $4n$, $6n$, $8n$, $10n$... Se le consideraba exclusiva de los vegetales, pero ahora se conocen casos de autopoliploidía también en los animales. La poliploidización determina el crecimiento cuántico del genoma lo que genera gran diversidad de formas de vida. La poliploidía es un medio saltatorio simple de lograr especiación casi instantánea (Gallardo, 2017).

Se estima que el 50% de las angiospermas son poliploides, mientras que en las pteridofitas llega a 95%. Se reconocen numerosos casos de poliploidía en especies cultivadas: en el trigo $2n=14$, 28 y 42 cromosomas; en el algodón $2n=26$ y 52; en el crisantemo $2n=18$, 36, 54, 72, 90; en el tabaco $2n=24$ y 48; en el café $2n=22,44$ y 66. La poliploidía está muy extendida entre las plantas angiospermas; es común en las familias: Rosaceae, Rubiaceae, Compositae, Iridaceae, Gramineae y muchas otras. En las gimnospermas la poliploidía es rara o esporádica; en las pteridofitas está presente en casi todos los casos y alcanza los niveles más altos del reino vegetal (Grant, 1989).

Con menor frecuencia que las plantas se observa en animales invertebrados hermafroditas y parternogenéticos. Existen casos de poliploides en platelmintos turbelarios del género: *Dugesia*, en anélidos oligoquetos e hirudíneos, en algunos moluscos; en gorgojos (familia Curculionidae), en abejas (ápidos). Entre los vertebrados se conocen en anfibios anuros sudamericanos como *Odontophrynus* y *Ceratophrys* con $2n = 22$ que se eleva hasta 110 cromosomas; en *Phyllomedusa*, *Pleurodena*, *Hyla versicolor*; en la rana africana *Xenopus* y en el pez *Barbus parbus*.

Especiación por hibridación

La especiación por hibridación: anfiploidía o aloploidía consiste en el surgimiento instantáneo de nuevas especies poliploides por hibridación de dos especies parentales que conjugan sus genomas. Se originan nuevas especies cuando los híbridos resultantes se reproducen por autofecundación o fecundación entre similares. La especiación por hibridación es un modo de especiación vegetal estudiado en forma amplia por Grant (1989). Tiene lugar en la naturaleza por anfiploidía o aloploidía (que implica hibridación y poliploidía). Es el proceso en el cual se cruzan dos individuos de especies emparentadas, luego se produce la duplicación de todos los cromosomas del híbrido, lo que da lugar a un individuo poliploide. Esto implica un proceso de endoreduplicación con lo cual cada uno de los cromosomas tiene su homólogo, lo que hace viable la formación de gametos, la reproducción sexual y el mantenimiento de la descendencia híbrida, es decir, el establecimiento de una nueva especie; por cierto, la especie nueva podría reproducirse en forma vegetativa y por agamosperma (producción de semillas sin necesidad de fecundación) con lo cual se logra independencia evolutiva. Los híbridos entre dos especies son viables cuando

tienen coadaptados los dos genomas de sus progenitores, lo cual es posible solo entre especies emparentadas (Perfectti, 2002). Ejemplo: especie AA x especie B = híbrido AB que es inviable, pero, por endorreduplicación de cromosomas originaría el híbrido AABB, que es viable. Este es el trigo, la papa, el tabaco, el algodón y otros.

En forma reciente se descubrió un caso de tetraploidía en rata vizcacha colorada de la Patagonia *Tympanoctomys barrerae* por hibridación interespecífica; con lo cual cambió la creencia de que la poliploidía era imposible en mamíferos. La especiación por hibridación está ahora bien documentada en plantas y en animales. La hibridación con duplicación genómica ha sido un fenómeno catalizador de grandes innovaciones evolutivas (Gallardo, 2017).

Especiación simpátrica

Es la formación de nuevas especies dentro de la misma área de distribución de una especie; esta denominación no precisa las causas de la diferenciación específica, pero podrían ocurrir por diversos mecanismos. Según Ernest Mayr (1995) la especiación simpátrica es el origen de una nueva especie debido a la especialización ecológica, dentro de la zona de distribución de la especie parental. El proceso sería el siguiente: “En una población polimórfica, la selección de hábitat y de pareja, conducen a la fijación de mutaciones y recombinaciones génicas que determinan aislamiento reproductivo precigótico entre dos o más morfos, en distintos biotopos dentro de una misma área geográfica” (Reig, 1983, p. 46).

La especiación simpátrica está limitada a tipos especiales de animales como los parásitos y parasitoides fitófagos y zoófagos (es decir que se alimentan de plantas y animales, como ciertos insectos pequeños) en los cuales la secuencia de sucesos se inicia por la transferencia de una hembra a otro huésped. Si esa hembra por mutación o por recombinación génica adquiere cierta adaptación a un nuevo huésped, y, si esa adaptación la transmite a su descendencia produciría una rápida colonización de otro huésped y evolucionaría en forma independiente hasta convertirse en una nueva especie.

La especiación por divergencia de hábitat tiene lugar cuando distintas partes de una única población original se van tornando cada vez más adaptadas a distintos ambientes. La adaptación a diversos nichos simpátricos conduce a la diferenciación de la especie en grupos polimórficos. Los factores extrínsecos como son los ecológicos serían la causa determinante de esta diferenciación específica, según Reig (1983).

La diversificación evolutiva de los pinzones de Galápagos es el ejemplo clásico de este tipo de especiación; a partir de una especie colonizadora se originaron 13 especies nuevas que se diferencian por el tamaño y forma del pico con lo cual pudieron ocupar diferentes hábitats y nichos tróficos lo que dio como resultado la extraordinaria radiación evolutiva de los pinzones.

Según Perfectti (2002) la especiación simpátrica ocurre por varios mecanismos: especialización (de hábitat y de nicho ecológico), hibridación y poliploidía (ya expli-

cadras en un acápite anterior), y, por cambio de tipo de reproducción (aparición de líneas asexuales a partir de poblaciones sexuales) lo que conduce a la independencia evolutiva y puede considerarse especiación simpátrica instantánea. La reproducción asexual tiene lugar por reproducción vegetativa (generación de nuevos organismos a partir de células somáticas), agamospermia (desarrollo de semillas a partir de óvulos no fecundados), pseudogamia (desarrollo a partir de óvulos, con la necesidad del gameto masculino, pero sin aporte de su material genético). Especies asexuales han evolucionado entre plantas angiospermas y helechos; en algunos lagartos, salamandras, peces, planarias e insectos.

Especiación filética

Se presenta cuando una especie mendeliana se transforma gradualmente en el tiempo geológico hasta lograr una transformación o diferenciación integral (morfológica, fisiológica y por cierto genética). Es un proceso de evolución lineal o anagenético, no ramificado o cladogenético, como los tipos de especiación arriba descritos.

Especiación en plantas y en animales

1. Las plantas son menos complejas que los animales. Según el número de células diferenciadas se distinguen de 47 a 52 en fanerógamas, 66 en *Lumbricus*, de 100 a 150 en insectos y de 200 o poco más en *Homo sapiens*. La integración y el equilibrio sensorio-motriz requiere una estructura más compleja en los animales. Las plantas presentan patrones de desarrollo más sencillos, lo que ha facilitado los procesos de especiación.
2. En las plantas, en especial en las anemófilas (fecundadas por el viento) no se forman mecanismos de aislamiento reproductor; en cambio los animales forman con mayor facilidad mecanismos o barreras de aislamiento reproductor por diferencias etológicas que refuerzan otros tipos de mecanismos aislantes.
3. Las plantas al reproducirse en forma vegetativa posibilitan la supervivencia de los híbridos.
4. Los híbridos vegetales estériles pueden hacerse fértiles por duplicación cromosómica o por poliploidía, con mayor facilidad que los animales. Esto hace que la evolución reticular sea más frecuente en plantas que en animales.
5. Muchas especies animales son hermafroditas y algunas son capaces de autofecundarse.

Por todo lo expuesto se deduce que la especiación de las plantas es un proceso más viable porque implica menos limitantes que en la especiación en los animales.

Breve análisis epistemológico de la especiación

De acuerdo al punto de vista del neodarwinismo los cambios determinantes de la génesis de nuevas especies serían provocados por la acumulación de transformacio-

nes graduales originadas por selección natural. En esa óptica, la especiación alopátrica (que se fundamenta casi exclusivamente en determinantes geográfico-especiales) sería un fenómeno consecuente de la selección natural que origina poblaciones adaptadas a condiciones ecológicas muy diferentes, por lo que toman caminos evolutivos independientes. Hay en este modelo un marcado predominio de los factores exógenos, pues en esta perspectiva, el patrimonio genético de las especies está aislado del medio al que lo soporta pasivamente. Por lo tanto, sería el medio ambiente la única fuerza capaz de dirigir la evolución.

Los nuevos modelos especiogénicos cuestionan la exclusividad de las fuerzas exógenas y dan al genoma un papel más dinámico y hasta protagónico en los procesos evolutivos. Se debe considerar los nuevos conocimientos de la genética molecular, según los cuales los genes no sufren pasivamente la evolución, sino que son entidades actuantes de su propia transformación; la extraordinaria potencialidad del genoma tiene múltiples implicaciones evolutivas. Todo ello permite concluir que en los organismos y en las poblaciones actúan a diversos niveles, múltiples fuerzas evolutivas intrínsecas –hasta hace poco desconocidas– junto a los factores externos del ambiente.

El tema crucial de la biología evolutiva es la identificación de las causas que determinan divergencia entre las poblaciones y el origen de nuevas especies. La separación entre poblaciones se produce por el establecimiento de mecanismos de aislamiento geográfico, etológico o ecológico, de los cuales ha sido más ampliamente documentada la especiación geográfica en sus modalidades: alopátrica y peripátrica impulsada por selección natural, especialmente por selección disruptiva o diversificadora. “La evitación de la competencia por un recurso, la explotación de nuevos recursos, el evitar parásitos o competidores interespecíficos, etc., puede ser el motor de la divergencia y posterior especiación” (Perfectti, 2002, p. 318).

La selección sexual es otro factor clave en la aparición de barreras etológicas de aislamiento, por lo mismo ha sido un agente causal de especiación. La selección sexual produce variaciones en morfología, color de los machos, canto de las aves, cambios en la genitalia de machos y hembras, en los espermatozoides, en las proteínas de glándulas accesorias que se constituyen en barreras de aislamiento precigótico o postcigótico que conducen a la esterilidad híbrida.

La aparición de reordenaciones cromosómicas: fusiones, fisiones, deleciones, duplicaciones, inversiones, traslocaciones recíprocas de segmentos de cromosomas son causas de especiación al actuar como barreras de aislamiento postcigóticas con lo cual se produce esterilidad de los híbridos; pero, en las plantas que se autofecundan se perpetúan las mencionadas reordenaciones cromosómicas en la descendencia y dan origen a nuevas especies.

La hibridación es reconocida ahora como un factor causal de especiación que ha producido numerosas especies sobre todo en plantas, pero también en animales, en los cuales se requiere un alto grado de similitud genética y etológica,

concordancia en los genitalia, a más de compatibilidad de los gametos de los miembros de ambas especies que se cruzan. Se conoce de muchos ejemplos de hibridación en plantas angiospermas y algunos en animales de diferentes taxones incluidos roedores pequeños.

Tipología de la especiación

En las últimas décadas se han formulado numerosos modelos de especiación. En el presente estudio se consideró la sistematización de Francisco Perfectti (2002) quien resume los principales modos de especiación a partir de la propuesta modificada de Futuyma. Como referencia para el lector, se presenta a continuación los modelos de especiación en organismos sexuales de Futuyma (1998).

1. Hibridación
2. Especiación instantánea (a través de individuos)
 - A. Genética (mutación única)
 - B. Citogenética: a) Rearreglos cromosómicos
b) Poliploidía
3. Especiación gradual (a través de poblaciones)
 - A. Especiación simpátrica
 - B. Especiación parapátrica
 - C. Especiación alopátrica (geográfica)
 - a) Especiación peripátrica
 - b) Especiación por vicarianza.

En los últimos años se han logrado significativos avances en la interpretación de los procesos de especiación, sus causas y mecanismos operativos: a) especiación por aislamiento geográfico; b) especiación por duración de procesos y situación geográfica; c) especiación por el tipo de proceso genético en las poblaciones, sostenida por Templeton. Esta propuesta se aleja de los modelos geográficos-segregacionistas, a la vez que de la selección natural como el único y principal factor de la especiación, a la vez que sustenta la especiación por transiliencia genética y cromosómica; y especiación por divergencia; en la primera predominan los mecanismos intrínsecos, y, en la segunda, los factores extrínsecos o ambientales y se basan en la estructura de las poblaciones y en la compleja arquitectura genética.

Notable impulso –por las abundantes evidencias que confirman– ha logrado en estos años la especiación cromosómica, se fundamenta en reordenamientos cromosómicos de muy diverso tipo, a la vez que, en la reorganización genómica y la expresión génica, en especial los genes relacionados con el desarrollo y los genes reguladores que podrían ser los genes de la especiación. Se ha confirmado que la hibridación y la poliploidía son mecanismos determinantes de la especiación en plantas y animales y han ocurrido con mucha más frecuencia de lo que se estimaba hasta hace poco, por lo mismo se hallan entre las principales causas de la diversificación del mundo viviente.

Cabe destacar que en las últimas décadas las investigaciones de la especiación

se dirigen al campo de la genómica: especiación por enfermedad genómica, por incompatibilidad mecánica del genoma y por reengarce genómico... El mayor cambio conceptual en el conocimiento y comprensión de la especiación biológica es el reconocimiento actual del papel activo de genoma y de los genes en los procesos especiogénicos y por lo tanto en la evolución en general. Los avances logrados en las recientes líneas de investigación están permitiendo esclarecer los mecanismos intrínsecos de la formación de nuevas especies y se espera que aporten en forma definitiva a la construcción de la teoría general de la especiación biológica.

Referencias

- Bianchi, N. (1978). "Duplicación cromosómica y heterocromatina a nivel molecular y citológico". *Mon.* N° 19, Sec. General. OEA, Washington.
- Dobzhansky, T., F. Ayala, G. Stebbins y J. Valentine. (1980). *Evolution*. Barcelona: Ediciones Omega S.A.
- Mayr, E. (1995). *Así es la biología*. Madrid: Editorial Debate S.A.
- Mayr, E. (2006). *Por qué es única la biología*. Buenos Aires: Katz Editores.
- Gallardo, M. H. (2017). *Evolución. El curso de la vida*. Primera edición electrónica. <http://sitiosciencias.uach.cl/EvolucionElCursodelaVida2017.pdf>
- Grant, V. (1989). *Especiación vegetal*. México D. F.: Editorial Limusa S.A.
- Reig, O. (1983). "Estado actual de la teoría de la formación de las especies animales". En P.G. Aguilar (editor), *Informe Final IX CLAZ: 37-57*, Arequipa, Perú.
- Freeman, S., Herron, J.C. (2002). *Análisis evolutivo*. Madrid: Pearson Educación S.A.

Netgrafía

- Perfectti, F. *Especiación: modos y mecanismos*. www.academia.edu/6181285/capitulo18/pdf Consultado 10/09/2018.
- Futuyma, D.J. (1998). *Modelos de especiación geográfica*. www.docencia.udea.edu.co/cen/mecanismos-evolucion/pdf Consultado 09/10/2018.