

¿LA ESPECIACION SIMPATRIDA ES UN FENOMENO FRECUENTE?

Por R. F. LAURENT

RESUMÉ

L'auteur expose les arguments opposés des partisans et des adversaires de la spéciation sympatrique.

L'abondance extrême des espèces en certains milieux (forêt équatoriale, lacs profonds, etc.) peut s'expliquer par la spéciation géographique et microgéographique. Les mécanismes d'isolement qui maintiennent l'intégrité des espèces sympatriques ont été à tort considérés comme capables de provoquer la spéciation.

Les prétendues races sympatriques (biologiques, écologiques, etc.) sont en réalité des espèces cryptiques, des races microgéographiques ou même seulement des individus particuliers (mutants notables).

Le conditionnement peut bien dérégler un mécanisme d'isolement, mais paraît incapable d'en créer un. Les parasites constituent cependant une exception: l'isolement d'un endoparasite, dans le corps d'un hôte nouveau, peut être aussi efficace que l'isolement géographique.

Certains des modèles proposés pour la spéciation sympatrique doivent retenir notre attention, en particulier la sélection disruptive et l'accumulation des mutations dans des "supergènes" isolés par des inversions chromosomiques.

Malgré ces possibilités, l'inefficacité de l'isolement écologique et la persistance du flux génétique par les hétérozygotes paraissent des obstacles généralement insurmontables à la spéciation sympatrique.

El aspecto, objeto de mayores controversias en especiación, es la especiación "in situ".

Nadie duda de la realidad y de la importancia de la especiación alopatrida, gracias al aislamiento geográfico, pero ciertos biólogos creen también en la existencia de uno o varios procesos de especiación en el seno de una sola población, mientras que otros, en particular Ernst Mayr, la niegan. Mas exactamente ellos quitan a este proceso toda importancia, ya que en efecto, no creen posible la especiación simpátrida; la creen sencillamente improbable

Ellos saben bien que la poliploidia y sobre todo la aloploidia pueden determinar una especiación instantánea y que estos procesos han jugado un papel muy importante en la evolución de las plantas, pero subrayan (al parecer con razón), que según nuestros conocimientos actuales, tales fenómenos han sido más bien raros entre los animales.

De todos modos no es éste el punto en litigio: la controversia nos lleva sobre la especiación simpátrida gradual. Vamos entonces a considerar los argumentos en pro y en contra:

Muchos han creído que sola, la especiación "in situ", podría explicar ciertos casos de abundancia extrema de especies simpátridas: los *Gamáridos*, del lago Baikal; los *Cichlidae* del lago Tanganyika; los cangrejos del género *Uca*, en las costas de América Central, también hasta cierto punto las especies numerosas de la selva ecuatorial.

Tal argumento tendría mucho valor, si se pudiera demostrar que la especiación geográfica no es capaz de dar una explicación satisfactoria. Ya se puede notar que las regiones ecuatoriales tienen muchas oportunidades de aislamiento con los cambios de clima. En Africa Ecuatorial, hay numerosas regiones de selva aisladas, donde la fauna se podría diferenciar con el tiempo.

Respecto al lago Tanganyika, yo lo conozco particularmente bien, pues he vivido en sus orillas más de trece años y dos de los biólogos que lo estudiaron mejor, el ictiólogo Max Poll (1950) y el hidrobiólogo Georges Marlier, son amigos personales míos. Resulta claramente de sus estudios que factores geográficos y sobre todo microgeográficos, han promovido esta sorprendente abundancia de especies. Sabemos que antiguamente el lago estuvo dividido en dos partes, y sabemos también que su nivel ha fluctuado mucho.

Esas fluctuaciones han jugado un papel muy importante. En efecto, el lago Tanganyika tiene una profundidad enorme, más de 1.400 metros, pero sus orillas son muy escarpadas, casi en todas sus partes. Además a una profundidad relativamente escasa (60 a 100 m en el norte, 200 en el sur), se vuelve azoico: falta el oxígeno, y hay concentraciones letales de otras sustancias, (hidrógeno sulfurado, etc.).

Por lo tanto, toda la fauna béntica y tributaria del fondo tiene una distribución lineal y anular; el anillo es achatado y alargado, según la bien conocida forma de ese lago. Como la mayor parte de estas especies vive en límites de profundidad muy estrechos, este anillo está además fuertemente estratificado. Pero esto no es todo: el borde del lago es a veces rocoso, a veces arenoso, a veces barroso, a veces rico en vegetación acuática. Entonces está dividido en un gran número de biótotos aislados los unos de los otros, no solamente por la interposición de otros biótotos diferentes, sino también por biótotos de profundidades diferentes. Consideren finalmente que gracias a las fluctuaciones del nivel del agua estos biótotos se alteran, se desplazan,

confluyen y se dividen. No se puede imaginar una situación más favorable a la radiación y a la especiación microgeográfica.

Las poblaciones son generalmente pequeñas y su inercia genética es por lo tanto débil. A este material maleable, se aplica justamente unas presiones selectivas poderosas y de una extrema diversidad, ya que a la diversidad física de los medios, se agrega una diversidad biológica que crece rápidamente con el tiempo. En efecto, por poco que difieran especies de dos comunidades físicamente parecidas, pero separadas, las presiones selectivas serán también diferentes y sus efectos sobre poblaciones idénticas, serán divergentes.

Por esa razón, sobre todo en la fauna de las orillas y del fondo, se observa esta fascinante variación adaptativa.

Siguiendo "el principio de navaja" de Occam, no hay necesidad de buscar una explicación hipotética y suplementaria para hechos que se dejan explicar suficientemente por causas ya conocidas. Sin embargo se trata de un principio metodológico y la naturaleza no respeta siempre esta parsimonia de causalidades.

Muchos de los autores que creen en la especiación simpátrida, han tratado a la vez de demostrarla y de explicar su mecanismo, poniendo en evidencia los factores genéticos, fisiológicos, etológicos, que se oponen a la hibridación de las especies simpátridas.

Consideraban como evidente que la especiación había resultado de estos factores, pero no proporcionaban ninguna prueba. Esos mecanismos de aislamiento, preservan las especiaciones ya realizadas, pero no se ve cómo pueden producirlas. Son el resultado de la especiación y de ninguna manera su causa. Ya en 1898, Jordan mostraba que los caracteres atribuidos a especies simpátridas nacientes, las hacían automáticamente buenas y ya viejas especies.

Si se pudiera hacer una lista de especies simpátridas al estado naciente, tendríamos la prueba que existe la especiación simpátrida. Tales cosas serían razas simpátridas. La literatura nos proporciona numerosas referencias de razas simpátridas calificadas como biológicas, fisiológicas, ecológicas y también genéticas.

Si es verdad, debe existir entre las poblaciones simpátridas una forma de aislamiento distinta del aislamiento biológico (si no, no hay razas, hay especies), pero con el mismo carácter contingente que el aislamiento geográfico.

Un gran número de estas pretendidas razas simpátridas son en realidad especies gemelas o cripticas. En una cantidad de casos se demostró un aislamiento biológico irreversible.

Ejemplo: *Psylla mali* y *P. peregrina*, hemípteros parásitos de rosáceas, el primero del manzano, y el segundo del espino blanco. Los adultos son idénticos, pero de tamaño ligeramente diferente. *P. peregrina*, ha sido considerado como una raza biológica de *P. mali*, por que se le parecía demasiado

para ser considerado otra especie. Sin embargo lo es, ya que los dos son formas interestériles.

Se ha hablado de razas, únicamente en virtud de una adhesión implícita al concepto morfológico de la especie peculiar de la vieja sistemática.

Así, la mayoría de las llamadas razas biológicas en la literatura son como *Psylla mali* y *P. peregrina*, especies crípticas, que de ninguna manera sugieren una especiación simpátrida.

Mientras tanto, los defensores del concepto de la raza biológica, han sostenido que el acondicionamiento podría provocar una escisión espontánea de una población en varias poblaciones simpátridas, separadas desde entonces por un aislamiento pseudobiológico tan contingente como un aislamiento geográfico, ya que para esos biólogos el acondicionamiento es un factor extrínseco.

Nos aventuramos aquí en un laberinto de sutilezas. En efecto, el acondicionamiento es la parte fenotípica, flexible, del comportamiento que crea variaciones sobre un tema genotípico. En los mecanismos de aislamiento que previenen el acercamiento sexual, hay también una parte fenotípica modificable que, a veces, sufre efectivamente modificaciones tales que el aislamiento biológico puede ser destruido como fue demostrado por A. P. Blair, en algunos sapos de los Estados Unidos.

A pesar de esto, se considera a estos mecanismos de aislamiento como auténticamente biológicos, porque 1º) un número enorme de especies reconocidas desde hace más de un siglo, están aisladas de esta manera, 2º) porque estos mecanismos, aunque modificables y destructibles, tienen también una base genética a la cual se ha decidido acordarle un papel principal. Eso parece muy lógico, pues sino, los mecanismos de aislamiento se desarreglarían más a menudo.

Sin embargo, se debe subrayar que esta "rareza" se entiende muy bien. Allá donde el comportamiento se prestaba más a una alteración en este sentido, "ipso facto" la hibridación ha destruido las condiciones iniciales del fenómeno y en lugar de tener dos poblaciones, no tenemos ya más que una. El caso es parecido al de la inadaptación: se observa poco porque es inestable por definición.

Pero, si bien el acondicionamiento puede malograr un mecanismo de aislamiento, ¿puede quizás crearlo? No se puede rechazar la idea "a priori", pero no hay que disimular ciertas evidencias.

Ya que un mecanismo estable, pues un mecanismo de base genética es estable, puede descomponerse por las circunstancias que influyen sus modalidades de expresión, ¿qué se puede esperar de un mecanismo que no tiene siquiera una base genética? Puede imaginarse que el acondicionamiento puede temporariamente escindir una población primitivamente bien homogénea, pero este mecanismo es demasiado frágil para poder dar a esta escisión el mínimo

de permanencia requerida para mantener juntas y sin hibridación dos poblaciones coespecíficas. Entonces, hay razones para ser escéptico en lo concerniente a la existencia de estas razas biológicas. Tampoco se puede proclamar su inexistencia, ya que la cosa parece posible, pero está claro que esta situación biológica debe ser en general de una inestabilidad extrema.

La mayor parte de estas supuestas razas biológicas, son especies crípticas. Pueden ser también menos que una raza. Diferencias genéticas un poco fuertes pueden pasar por diferencias raciales.

Ejemplo: el hemíptero *Cicadulina mbila*, comprende individuos que transmiten un virus al maíz, y otros que son incapaces de hacerlo.

En el ser humano, los albinos tienen un comportamiento particular, huyen de la luz. Pero no son una raza biológica.

Se habló mucho de razas ecológicas. En primer lugar, se debe subrayar que toda raza geográfica es también ecológica, pues no es posible encontrar exactamente el mismo habitat en dos regiones diferentes.

A veces, las distribuciones son intrincadas según los medios y en este caso el carácter ecológico de las razas parece más fundamental que su carácter geográfico, pero no es más que una apariencia falaz.

Así, el gorrión de la bahía de San Francisco: *Passerella melodia*, involucra tres razas que viven cerca del mar, en las aguas salobres y una raza que vive más alto, en lagunas de agua dulce. Los dos medios están generalmente separados por una llanura seca en donde la especie falta. En este caso, las razas son muy distintas. Pero donde los dos medios se ponen en contacto, las diferencias se atenúan y hasta desaparecen. Esto muestra que las razas ecológicas no difieren en nada de las razas geográficas.

Una verdadera raza ecológica, en el sentido estricto del término, debe ser peculiar a un medio determinado, de tal manera que los individuos que le pertenecen deben atravesar medios habitados por otra raza.

Si estas condiciones de movilidad no son satisfechas, si los individuos quedan en su biotopo original, tenemos una raza microgeográfica y no una raza ecológica. Si los individuos circulan, yendo de un islote a otro de su biotopo y teniendo así la facilidad de encontrar los de la otra población, no se cruzan, tenemos un mecanismo de aislamiento específico y nuestras llamadas razas ecológicas, son especies. Si hay cruzamiento debemos admitir que hay razas ecológicas, pero van a desaparecer en muy poco tiempo. Así, el concepto mismo de la raza ecológica parece reducido al absurdo.

Empero, las cosas son diferentes en el caso particular de las razas parásitas. En este caso, se puede concebir que un acondicionamiento cree un aislamiento tan contingente como el aislamiento geográfico. Era la idea de Thorpe, aplicada a los insectos fitófagos. No obstante, las posibilidades de encontrarse y de cruzarse con otras poblaciones son en general grandes, salvo

que la especie sea naturalmente sedentaria, vuela muy poco o nada y tiende por lo tanto, a quedarse arriba de la planta, donde se desarrolla o donde el nuevo huésped forma poblaciones homogéneas.

Las posibilidades de aislamiento son más grandes en los verdaderos parásitos con medios de dispersión reducidos, por ejemplo, entre los Nemátodos vegetarianos, entre ciertos Ectoparásitos de animales (Acaros, Malófagos, etc.), o bien aún más en endoparásitos, sobre todo entre Helminths. Entonces, el acondicionamiento a un nuevo huésped se asemeja, tal vez, a la colonización de una isla por una población arriesgada y afortunada.

Mayr describe un caso de especiación que parece simpátrida, en los piojos de los monos sudamericanos. El piojo humano es común entre los indios. Estos guardan en cautiverio, algunas veces, uno que otro mono joven y le contagian sus piojos. Si el mono escapa, introducirá la infección en su especie. El flujo genético entre estos piojos y los de los indios es seguramente tan débil que permite una rápida diferenciación de los piojos de los monos, ahora sometidos a condiciones de existencia diferentes. Aquí tenemos ciertamente una ración realizada por aislamiento espacial, pero debida a aislamiento de los huéspedes y no al aislamiento geográfico.

Sin embargo, lo que pasa o puede pasar en los parásitos no puede ser una regla válida para todos los animales.

Entre los mecanismos imaginados para explicar la especiación "in situ", ya hemos hablado del acondicionamiento. Hay otros. No podemos citarlos todos, por falta de tiempo. Vamos a mencionar, en breve, los más interesantes.

Ford ha pensado que toda mutación que tendiese a realizar un comienzo de aislamiento biológico, provocaría una reducción progresiva del flujo genético, pudiendo llegar hasta el aislamiento biológico completo.

Más interesante es la selección disruptiva. Ciertas mariposas del género *Papilio*, muestran un polimorfismo mimético de lo más notable. En la misma población se encuentra un pequeño número de tipos netamente diferentes los unos de los otros y cada uno se asemeja a otra mariposa que vive en la misma región, pero que es rechazada con disgusto por los pájaros a causa de su mal olor. Ahora bien, estos diferentes tipos están determinados por un pequeño número de genes, que se comportan como conmutadores de un aparato de radio, gracias a los cuales se puede elegir una docena de estaciones emisoras, sin tener que estar buscando laboriosamente la longitud de onda precisa.

Fischer lo ha demostrado teóricamente, y después los trabajos de Clarke y Sheppard han confirmado que ese notable resultado es debido a la selección que literalmente *ahueca* la variación para no dejar subsistir sino los fenotipos miméticos, evidentemente beneficiarios de una protección especial. Müller, Mather, Thoday y otros han sugerido que esta selección, llamada *disruptiva*, podría quizás provocar una especiación simpátrida.

La idea es atractiva, pero se puede dudar que esté justificada: debajo del gene responsable del polimorfismo, no hay discontinuidad del genomio. Como Mayr lo subraya, nunca se ha visto desembocar este polimorfismo en la especiación y eso se puede entender, pues la ventaja vinculada a la posibilidad de utilizar un medio diversificado se perdería si la especie se fraccionara en muchas especies estrechamente especializadas. No obstante, este argumento no es decisivo: el hecho del ahuecamiento de una variación continua sugiere que, en ciertas condiciones de presión selectiva, algunos tipos adaptativos que quedan, se vuelvan especies distintas. ¿Cuál puede ser la probabilidad de tal fenómeno, en comparación de la especiación geográfica? Creo que nadie podría ahora conocer la contestación a esta pregunta.

Los geneticistas, Müller y Darlington, se han preguntado si las inversiones cromosómicas no podrían provocar un aislamiento genético gradual.

Sabemos en efecto que las porciones invertidas se transmiten en bloque, como un *supergene*, porque aún en el estado heterocigota, no pueden sufrir el "crossing-over". Se puede imaginar que en el interior de estos supergenes se edifican, poco a poco, unos sistemas que determinan el aislamiento biológico desde que se encuentran en condición homocigota.

La hipótesis es ingeniosa y es notable porque postula un fenómeno gradual a nivel genético, preparando en la sombra una brusca especiación, cuando hacen su aparición los individuos homocigotas.

Desgraciadamente, esta especiación "clandestina", sólo es una especulación teórica, de la cual hasta el momento no se ha podido dar ningún ejemplo.

Podemos por fin citar también, la especiación por las razas estacionarias y el efecto Baldwin.

Todos estos modelos tienen más o menos las mismas fallas. No se tiene en cuenta la dispersión de los individuos: parece excepcional que la ecología sea estrecha al punto de ser un mecanismo de aislamiento realmente eficaz.

El obstáculo genético parece todavía más insuperable, pues salvo cuando un mutante es biológicamente aislado de los demás de un golpe (en aquel caso su *fato* normal es de desaparecer por falta de mutantes similares en el otro sexo), los heterocigotos forman un puente entre los dos tipos, de manera que un flujo genético importante se opone al aislamiento biológico.

Mayr ha mostrado este mecanismo bajo su forma más sencilla. Sea una población aabb. Aparecen unas mutaciones A y B, sostenidas por la selección y encontramos que los homocigotas AA y BB, son interestériles. Según el modelo de la selección disruptiva, esto daría por fin dos especies AAbb y aaBB.

Pero, al lado de tales individuos que son seguramente los menos numerosos, al principio, habrá más AaBb, aabB y Aabb, que mantendrán el flujo genético de una punta a la otra del espectro genético. Además los tipos AA

y BB serán golpeados por una contra selección, por el mismo hecho del derroche de los gametas resultantes de su interesterilidad.

No se puede excluir la posibilidad de que la divergencia se produzca, en circunstancias muy especiales, sin aislamiento geográfico, pero eso es tan raro que el papel de la especiación simpátrida en la evolución parece extremadamente reducido si no ilusorio.

BIBLIOGRAFIA

- BALDWIN, J. M. 1896. A new factor in evolution.—*Amer. Nat.* 30 : 441-536.
- BLAIR, A. P. 1941. Variation, isolation mechanisms and hybridization in certain toads.—*Genetics* 26 : 398-417.
- BLAIR, W. F. 1943. Criteria for species and their subdivisions from the point of view of genetics.—*Ann. N. Y. Acad. Sci.* 44 : 179-188.
- CLARKE, C. A. y SHEPPARD, P. M. 1960. The evolution of mimicry in the butterfly *Papilio dardanus*.—*Heredity* 14 : 163-173.
- DARLINGTON, C. A. 1940. Taxonomic species and genetic systems in J. S. Huxley. Ed. *The New Systematics* (Oxford): 137-160.
- DOBZHANSKY, T. 1951. *Genetics and the origin of species*. (3. ed., Columbia University Press, New York).
- FISHER, R. A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. (Clarendon Press, Oxford).
- FORD, E. B. 1940. Polymorphism and taxonomy in J. S. Huxley. Ed. *The New Systematics*. Clarendon Press, Oxford): 493-513.
- 1945. Polymorphism.—*Biol. Rev.* 20 : 73-88.
- HUXLEY, J. S. 1940. *The New Systematics*. (Clarendon Press, Oxford).
- 1942. *Evolution, the modern synthesis*. (Allen and Unwin, London).
- 1955. Polymorphism and evolution.—*Heredity* 9 : 1-52.
- JORDAN, K. 1898. Reproductive divergence not a factor in the evolution of new species. *Nat. Sci.* 12 : 45-47.
- 1903. Bemerkungen zu Herrn Dr. Petersen's Aufsatz: Entstehung der Arten durch physiologische Isolierung.—*Biol. Zentr.* 33 : 660-664.
- LAURENT, R. F. 1947. Problèmes taxonomiques. L'espèce et la race. La phylogénèse et la systématique.—*Ann. Soc. zool. Belg.* 78 : 56-101.
- MARSHALL, J. T. jr. 1948. Ecology races of song sparrows in the San Francisco Bay region. Part. II Geographic variation.—*Condor* 50 : 233-256.
- MATHER, K. 1955. Polymorphism as an outcome of disruptive selection.—*Evolution* 9 : 52-61.
- MAYR, E. 1942. *Systematics and the origin of species*. (Columbia University Press, New York).
- 1963. *Animal species and evolution*. (Harvard University Press).
- MILLICENT, E. y THODAY, J. M. 1960. Geneflow and divergence under disruptive selection.—*Science* 131 : 1311-1312.
- MULLER, H. J. 1940. Bearings of the Drosophila work on systematics in J. Huxley, ed. *The New Systematics* (Clarendon Press, Oxford): 185-268.

- POLL, M. 1950. Histoire du peuplement et origine des espèces de la faune ichthyologique du Lac Tanganyika.—*Ann. Soc. zool. Belg.* 81 : 111-140.
- SIMPSON, G. G. 1953. The Baldwin effect.—*Evolution* 7 : 110-117.
- STOREY, H. H. 1932. The inheritance by an insect vector of the ability to transmit a plant virus.—*Proc. roy. Soc. Lond. (B)* 112 : 46-60.
- THODAY, J. M. y GIBSON, J. B. 1962. Isolation by disruptive selection.—*Nature* 192 : 1164-66.
- THORPE, W. H. 1940. Ecology and future of systematics, in J. S. Huxley, ed. *The New Systematics* (Clarendon Press, Oxford): 341-364.

Fundación e Instituto Miguel Lillo