

3 El origen de las especies

DE UN VISTAZO

Estudio de caso: Un mundo perdido

¿Qué es una especie?

i) ¿Cómo se forman nuevas especies?

La especiación alopátrica se da en poblaciones separadas físicamente

La especiación simpátrica se da en poblaciones que habitan en la misma región

El cambio de una misma especie al paso del tiempo origina una "especiación" aparente en el registro fósil

Durante la radiación adaptativa, una especie da origen a muchas otras

3) ¿Cómo se conserva el aislamiento reproductivo entre especies?

Los mecanismos aisladores anteriores al apareamiento impiden que especies diferentes se apareen

Los mecanismos de aislamiento posteriores al apareamiento impiden la producción de descendencia vigorosa y fértil 4 ¿A qué se debe la extinción?

La distribución localizada y la especialización excesiva aumentan la vulnerabilidad de las especies ante los cambios ambientales

Las interacciones con Otros organismos pueden llevar a una especie a su extinción

El cambio y la destrucción del hábitat son las causas principales de la extinción

ESTUDIO DE CASO ESTUDIO DE CASO ESTUDIO DE CASO EST

Un mundo perdido

Las escarpadas laderas empapadas de lluvia de la Cordillera Annamita de Vietnam son remotas e imponentes, envueltas en neblinas tropicales que confieren un aire secreto y de misterio a las boscosas montañas. Pues sucede que este apartado reducto ocultaba en efecto una muy asombrosa y placentera sorpresa biológica: el saola, un mamífero con cuernos y pezuñas desconocido para la ciencia hasta principios de la década de 1990. El descubrimiento de una nueva especie de mamífero grande en estos tiempos tan avanzados fue una sorpresa total. Luego de siglos de exploración y explotación en todos los rincones de los bosques, desiertos y sabanas del planeta, los científicos tenían la certeza de que ninguna especie de mamífero grande quedaba por identificar. Ya

en 1812, el naturalista francés Georges Cuvier escribía que "hay pocas esperanzas de descubrir nuevas especies de cuadrúpedos grandes". No obstante, el saola, de 90 centímetros de altura hasta la cruz, con un peso de casi 90 kilogramos y cuernos negros de 50 centímetros, permaneció oculto en los bosques de la Cordillera Annamita de Vietnam hasta 1992 (aunque al parecer los miembros de las tribus locales cazaban esta criatura desde hacía algún tiempo).

A partir del descubrimiento del saola, los científicos han descrito varias especies más de mamíferos (aunque de menor tamaño), entre ellas el muntjac gigante (conocido también como ciervo ladrador) y un extraño conejo de orejas cortas y pelaje con bandas pardas. Esta última de los descubrimientos ha puesto al

descubierto las montañas vietnamitas como una especie de mundo perdido de animales. Aislados por el inhóspito terreno y las guerras que hubo en Vietnam durante el siglo XX, los animales de la cordillera Annamita permanecieron ignorados por los científicos. Ante la creciente atención científica, sin embargo, este mundo perdido queda cada día más al descubierto, y el biólogo curioso se pregunta, quizá, por qué se han concentrado esas especies encantadoramente desconocidas en este rincón del planeta en particular. Antes de ponderar con todas sus implicaciones esta pregunta, necesitamos explorar el proceso evolutivo que da origen a especies nuevas. ■

las especies

Conexiones evolutivas: Los científicos no ponen en duda la evolución

Otro vistazo al estudio de caso: Un mundo perdido

1 ¿Qué es una especie?

Anieq de estudiar el origen de las especies. conviene aclarar nuestra definición del término. A lo largo de casi toda la hisluria de la humanidad. **el concepto de "especie" no tuvo una definición adecuada.** Para In mayoría de los europeos; **la palabro especié se refería simplemente a una de las "clases»** pr€E duc10 de la **Creación bíblica.** Según este punto de vista. los

seres humanos no podían conocer los criterios de' Creador. sino sólo tratar de distinguir entre las especies sobre la base decliferencias visibles de estructura. De hecho, **especie signi•** ('ica "apariencia" en latin,

En una escala burda. es fácil distinguir las especies mediante comparaciones visuales rápidas. Por ejemplo, los pájaros cantores son claramente distintos de las águilas las que. a su vez. son obviamente diferentes de los patos, Pero es mucho más difícil distinguir entre especies diferentes de pájaros cantores o de águilas o de patos, ¿En qué criterios se basan los científicos para hacer estas distinciones más precisas'?

I•IOY en día, los biólogos definen las especies como "grupos de poblaciones naturales que se cruzan efectiva o poten. cialmente, aisladas de otros grupos semejantes desde el punto de vista reproductivo". Esta definición.conocida como el conl.vpto de especie biológica, tiene al menos una

tenecen a especies diferentes. Por ejemplo. las guias de campo publicadasen los años setenta citaban al gorjeador de los mirtos y al gorjeador de Aucluhon (Fig.) como especies distintas: estos pájaros difieren en cuanto a ámbito geográfico y al color de las plumas de la garganta. En tiempos más recientes, los científicos decidieron que estos pájaros son simplemente variedades locales de la misma especie. La razón para hacerlo es que. cuando sus ámbiaos se traslapan. estos gorjeadores se cruzan. y las crías son tan vigorosas y férti-

limitación importante: no nos ayuda a discernir los fronteras entre especies en los organismos que se reproducen asexualmente, que no pueden cruzarse. Pese a esta limitación. casi todos los biólogos aceptan el concepto de especie biológica y su énfasis en la comunidad reproductiva como criterio principal para idcn• tificar lascspecies de organismos que se reproducen sexualmente. (Los científicos que estudian las bacterias y otros organismos cuya reproducción es principalmente asexual deben usar otras definiciones de especie: una de estas definiciones se analiza en la p. 020

Los biólogos han encontrado que las diferencias de aspecto no significan en todos los casos que dos poblaciones per• les como sus progenitores

2 ¿Cómo se forman nuevas especies?

Pese a su exhaustiva exploración del proceso de selección natural, Darwin nunca propuso un mecanismo completo de especiación, esto es del proceso de formación de nuevas especies. Un científico que desempeñó un importante papel en la descripción del proceso de especiación fue Ernst Mayr de la Universidad de Harvard, ornitólogo (especialista en aves) y figura central de la historia de la biología evolucionista. Mayr ideó la definición de especie antes citada y también fue de los primeros en reconocer que la especiación depende de dos factores: (1) el aislamiento y (2) la divergencia genética de dos poblaciones,

1. Aislamiento de poblaciones, Para que dos poblaciones lleguen a ser distintas en la medida suficiente para que su cruce sea difícil o imposible, debe haber relativamente poco flujo (migración) de genes entre ellas. Si el flujo de genes es considerable, entonces los cambios genéticos que sufra una población pronto se difundirán en la otra,



(a)



(b)

Figura la cruza desdibuja la distinción entre especies

(a) El gorjeador de los mirtos gorjeador de Audubon se consideraban en el pasado como dos especies diferentes, pero ahora se piensa que son simplemente variedades de una especie muy extendida.

26 Divergencia genérica. No basta con que dos

poblaciones estén simplemente aisladas. Se convertirán en especies separadas sólo si, durante el periodo de aislamiento, adquieren por evolución diferencias genéticas suficientemente grandes. Las diferencias deben ser de tal magnitud que, si las poblaciones aisladas se encontrasen de nuevo, ya no podrían cruzarse ni tener descendientes vigorosos y fértiles. Si las poblaciones aisladas son pequeñas, los sucesos fortuitos pueden generar diferencias genéticas importantes por deriva genética (véase el capítulo 2), En las poblaciones tanto pequeñas como grandes, las diferentes presiones ambientales de los ambientes individuales pueden favorecer la evolución de considerables diferencias genéticas,

Rara vez se ha observado la especiación en el medio silvestre (a excepción de la especiación "instantánea" de plantas por poliploidía, fenómeno que se describe más adelante en este capítulo). No obstante, los biólogos evolucionistas han ideado mecanismos hipotéticos del origen de especies nuevas

sobre la base de una síntesis de teorías, observaciones y experimentos. Estos mecanismos se agrupan en dos categorías amplias: (1) la especiación alopátrica, en la que dos poblaciones están separadas geográficamente una de la otra, y (2) la especiación simpátrica, en la que dos poblaciones comparten la misma región geográfica (Fig. 3-2).

A primera vista, se podría pensar que la especiación simpátrica viola nuestro primer principio de especiación, el aislamiento de las poblaciones, porque las poblaciones que sufren especiación habitan en la misma localidad. Sin embargo, lo que resulta crucial para la especiación es el aislamiento respecto al flujo

de genes. Aunque la forma más común de este tipo de aislamiento es la que impone una barrera física, como un río, por ejemplo. dos poblaciones que habitan en la misma región también pueden experimentar una restricción al flujo de genes si ocupan hábitats diferentes dentro de la región (por ejemplo, pantanos en vez de bosques) o si se reproducen en periodos diferentes que no se traslapan. Por tanto, el principio sigue siendo válido: el aislamiento respecto al flujo de genes es la clave tanto de la especiación alopatrica como de la especiación simpátrica.

La especiación alopatrica se da en poblaciones separadas físicamente

La especiación alopatrica ocurre cuando partes diferentes de una población quedan separadas físicamente por una barrera infranqueable. Podría haber separación física, por ejemplo, si algunos integrantes de una población terrestre son arrastrados, nadan o vuelan hacia una isla oceánica remota. Las poblaciones de organismos acuáticos podrían dividirse cuando procesos geológicos como la acción volcánica o la de riva continental crean nuevas barreras terrestres que subdividen mares o lagos que solían ser continuos. El cambio geológico también puede dividir poblaciones terrestres (Fig. 3-3). Partes de una población pueden quedar varadas en zonas de un hábitat idóneo aisladas debido a cambios climáticos. Podemos imaginar sin duda innumerables situaciones capaces de dar origen a la subdivisión geográfica de una población.

Si dos más poblaciones quedan geográficamente aisladas por la razón que sea, poca o ninguna migración (y, por tanto, poco o ningún flujo de genes; véase el capítulo 2) puede haber entre ellas. Si las presiones de selección natural difieren en las diversas localidades, entonces puede ocurrir que las poblaciones acumulen diferencias genéticas. Por otra parte, surgen diferencias genéticas cuando una o más de las poblaciones separadas son lo suficientemente pequeñas para que haya deriva genética, lo cual resulta especialmente probable a consecuencia de un acontecimiento fundador (en el que unos pocos individuos quedan aislados del agrupamiento principal de la especie). En uno u otro caso, con el tiempo las diferencias genéticas entre las poblaciones separadas pueden llegar a ser lo bastante grandes para imposibilitar su cruce. En ese punto, las dos poblaciones se habrán convertido en especies diferentes. Casi todos los biólogos evolucionistas consideran que el aislamiento geográfico, seguido de especiación alopatrica, ha sido la fuente más común de especies nuevas, en especial entre los animales.

La especiación simpátrica es la que se presenta en una sola región geográfica. Este tipo de especiación, al igual que la alopatrica, requiere un flujo de genes limitado. Son dos los mecanismos probables por los que se reduce el flujo de genes de una población individual en una región determinada: (1) el aislamiento ecológico y (2) las aberraciones cromosómicas.

El aislamiento ecológico restringe poblaciones diferentes a hábitats distintos dentro de una misma región. Si la misma región geográfica contiene dos tipos distintos de hábitats (por ejemplo: diferentes fuentes de alimentación, lugares para anidar, etcétera), los diferentes miembros de una misma especie pueden comenzar a especializarse en uno u otro hábitat. En las condiciones apropiadas, la selección natural con base en la especialización en hábitats puede provocar la separación de una sola especie original en dos especies. Una división de este tipo parece estar ocurriendo ante la mirada de los biólogos por así decirlo, en el caso de la mosca de la fruta *Rhagoletis pomonella* (Fig. 3-4).

La *Rhagoletis* es un parásito del espino americano. Esta mosca deposita sus huevecillos en el fruto del espino: cuando las larvas salen, se comen el fruto. Hace alrededor de 150 años, unos entomólogos (científicos que estudian los insectos) advirtieron que la *Rhagoletis* había comenzado a infestar manzanos, introducidos en Estados Unidos provenientes de Europa. Hoy en día parece ser que la *Rhagoletis* se está dividiendo en dos especies. Una que se cría en las manzanas y otra que prefiere los espinos. Existen diferencias genéticas considerables entre los dos grupos. Al menos algunas de estas diferencias, como las que influyen en el tiempo necesario para que surjan las moscas adultas, son importantes para la supervivencia en una planta huésped específica.

Las dos clases de moscas se convertirán en dos especies sólo si conservan su separación reproductiva. Es común que los manzanos y los espinos estén muy próximos, y las moscas al fin y al cabo, pueden volar. Así pues, ¿por qué no se cruzan las moscas de los manzanos y las moscas de los espinos y anulan así toda diferencia genética incipiente? En primer lugar, las moscas hembras depositan habitualmente sus huevecillos en el mismo tipo de fruto en el que se desarrollaron. Los machos también tienden a posarse en el mismo tipo de fruto en el que se criaron. Por consiguiente, los machos que prefieren las manzanas se encuentran con hembras que gustan de las

La especiación simpátrica se da en poblaciones que habitan en la misma región

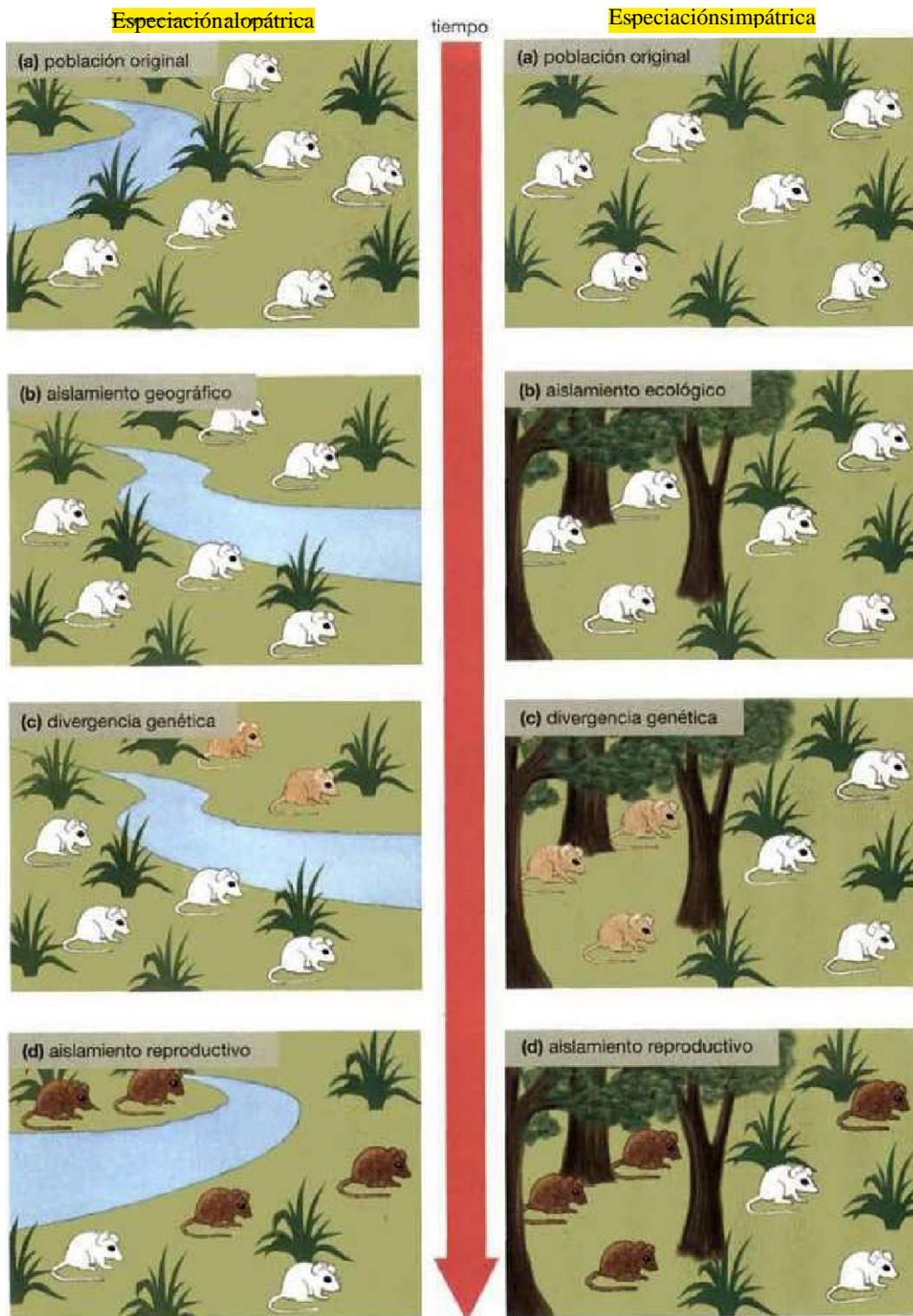


Figura 3-2 Modelos de especiación alopátrica simpátrica

(Columna de la izquierda) Especiación alopátrica, (a) Una sola especie de ratones blancos ocupa un hábitat relativamente homogéneo. (b) Una barrera geográfica infranqueable (en este caso un río que cambia de curso) divide el hábitat en dos partes y separa la especie en dos poblaciones aisladas. (c) La deriva genética y diferentes presiones ambientales originan una divergencia genética entre las dos poblaciones de ratones de color tabaco y blancos. (d) Se elimina la barrera (el río cambia de curso otra vez) y los miembros de las dos poblaciones comparten el mismo hábitat. Si las diferencias genéticas entre las dos poblaciones llegan a ser tan considerables que no es posible su cruce (es decir, están aisladas reproductivamente una de la otra), entonces las dos poblaciones constituyen especies individuales (ratones marrones y ratones blancos). (Columna de la derecha) Especiación simpátrica. (a) Una sola especie ocupa un hábitat homogéneo. (b) Un cambio climático u otros factores forman dos hábitats claramente distintos que siguen siendo parte de la misma región general; es decir, no existen barreras que impidan el movimiento entre hábitats. (c) Presiones ambientales diferentes en los dos hábitats originan una divergencia genética en los organismos que habitan cada uno de ratones color tabaco y blancos. (d) Una divergencia genética suficiente crea un aislamiento reproductivo; los antiguos ocupantes de los dos hábitats diferentes son ahora especies individuales (ratones marrones y ratones blancos).

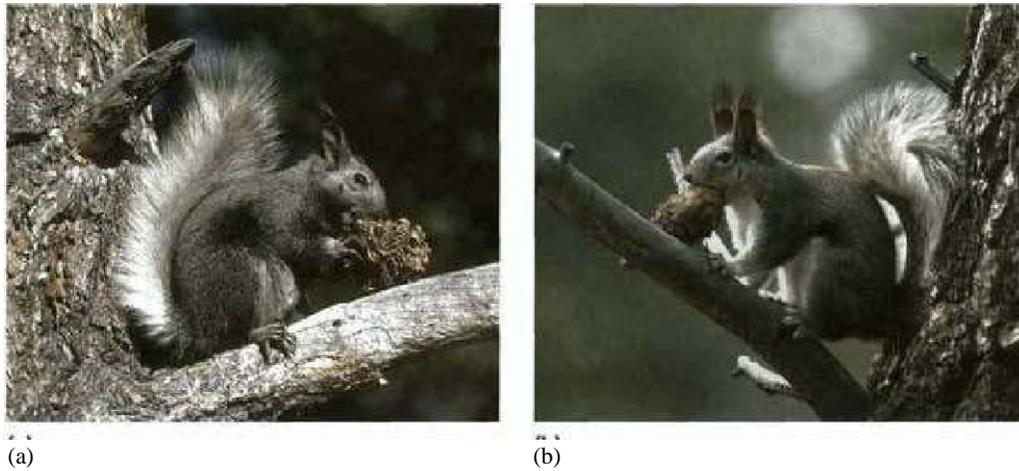


Figura 3-3 **Aislamiento geográfico**

Para decidir si estas dos ardillas pertenecen a especies diferentes, debemos averiguarsi "se cruzan efectiva o potencialmente". Desafortunadamente, eso es difícil de saber porque la ardilla de Kaibab vive sólo en el borde norte del Gran Cañón y [b] la ardilla de Abert habita exclusivamente en el borde sur: Estas dos poblaciones están separadas geográficamente pero siguen siendo muy similares. ¿Se han bifurcado lo suficiente después de su separación para considerarlas especies individuales? Sobre la base de nuestros conocimientos actuales es imposible saberlo.

manzanas, En segundo lugar, las manzanas maduran de dos a tres semanas después que los frutos del espino y los dos tipos de moscas surgen en el momento apropiado, de acuerdo con el fruto huésped que han elegido. Por tanto, las dos variedades de mosca tienen muy pocas oportunidades de encontrarse. Si bien los dos tipos de mosca llegan a cruzarse en alguna medida, parece ser que ya van muy avanzados en el camino de la especiación. ¿La conseguirán? El entomólogo Guy Bush sugiere consultarlo de nuevo con él "en unos pocos milenios".

Los cambios en el número de cromosomas provocan el aislamiento reproductivo inmediato de una población. En ciertos casos surgen nuevas especies de forma casi instantánea debido a cambios en el número de cromosomas. Un



Figura 3-4 **Especiación simpátrica**

DOS poblaciones simpátricas de la especie de mosca de la fruta *Rhagoletis pomonella* podrían estar evolucionando hacia dos especies individuales aisladas reproductivamente.

mecanismo de especiación común en las plantas es la poliploidía (Fig. 3-5). esto es, la adquisición de varias copias

de cada cromosoma. Casi todas las plantas y animales tienen cromosomas apareados y se les describe como diploides. Ocasionalmente, y en especial en las plantas, un óvulo fecundado duplica sus cromosomas pero no se divide en dos células hijas. De esta forma, la célula resultante se torna tetraploide, con cuatro copias de cada cromosoma. Si todas las divisiones celulares subsiguientes son normales, este cigoto tetraploide se transformará en una planta constituida por células tetraploides. La mayoría de las plantas tetraploides son vigorosas y sanas, y muchas completan con éxito la meiosis para formar gametos viables. Los gametos, sin embargo, son diploides (en cambio, la meiosis produce normalmente gametos haploides a partir de células diploides). Estos gametos diploides se fusionan con otros gametos diploides para engendrar nuevos descendientes tetraploides, de modo que los tetraploides no tienen dificultad para cruzarse con otros tetraploides de esa especie ni para autofecundarse (como muchas plantas lo hacen).

En cambio, si un tetraploide se cruza con un individuo diploide de la especie "progenitora", el resultado no es tan satisfactorio. Por ejemplo, si un espermatozoide diploide de una planta tetraploide fecunda un óvulo haploide de la especie progenitora, los descendientes serán triploides con tres copias de cada cromosoma. Muchos individuos triploides tienen problemas durante su crecimiento y desarrollo. Incluso si el descendiente triploide se desarrolla de forma normal, será estéril: cuando una célula triploide intenta sufrir una meiosis, el número impar de cromosomas imposibilita el apareamiento de cromosomas. La meiosis fracasa y no se forman gametos viables. Por tanto, los productos de los apareamientos diploide-tetraploide son inevitablemente estériles, de tal manera que las plantas tetraploides y sus progenitoras diploides forman comunidades reproductivas distintas. Así forma una nueva especie en una sola generación.

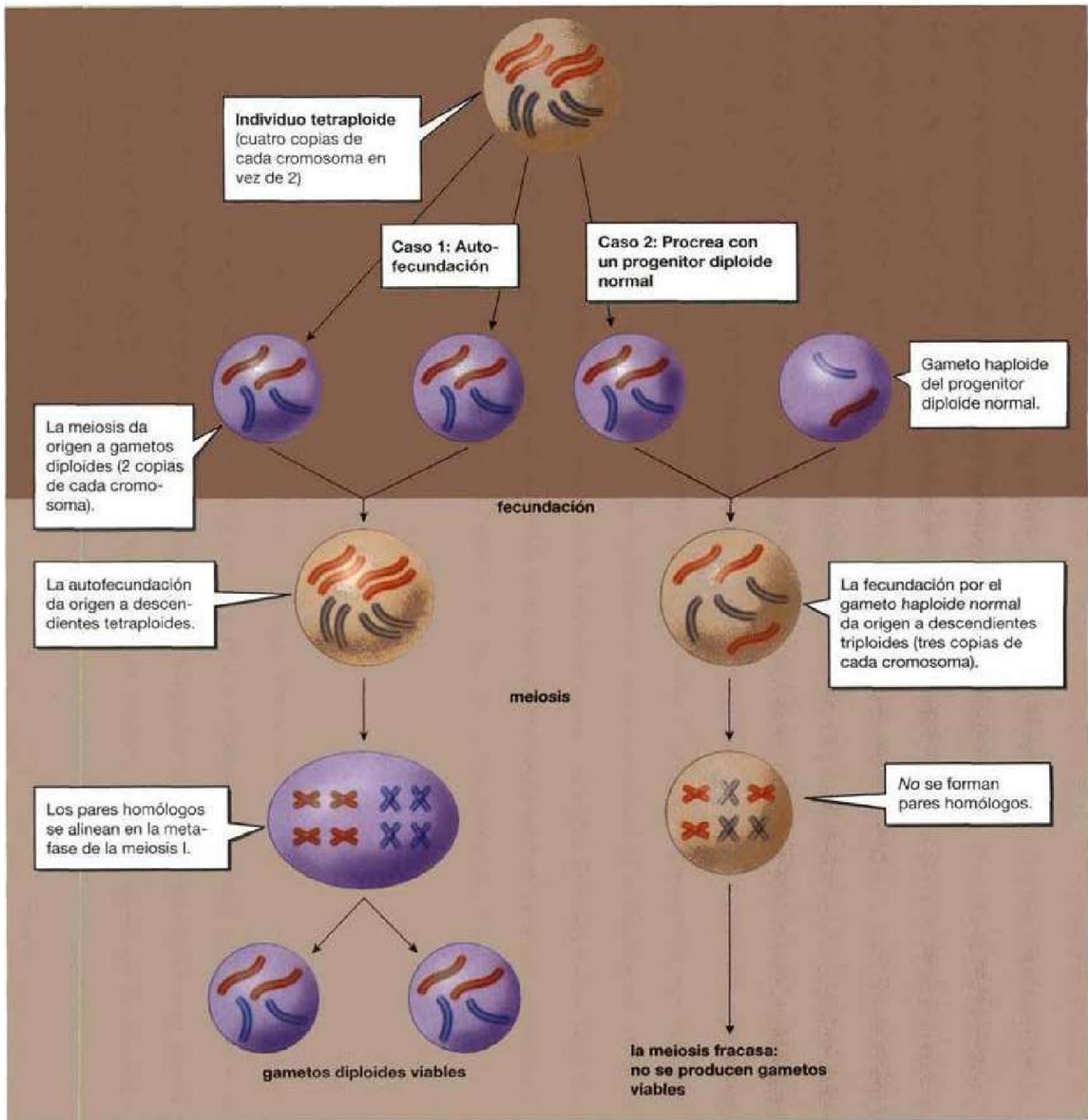


Figura 3-5 **Especiación por poliploidía**

Las mutaciones cromosómicas, especialmente en las plantas, a veces dan por resultado individuos poliploides con copias adicionales de cada cromosoma. Este ejemplo muestra que un mutante tetraploide puede autofecundarse o cruzarse con otros individuos tetraploides satisfactoriamente para engendrar una nueva generación de tetraploides, pero los apareamientos entre tetraploides e individuos diploides normales producen sólo descendientes estériles. Es así como los mutantes tetraploides quedan reproductivamente aislados de sus antepasados diploides y pueden constituir una nueva especie.

¿Por qué es común la especiación por poliploidía en las plantas pero no en los animales? Muchas plantas pueden autofecundarse o reproducirse asexualmente, o ambas cosas. Si una planta tetraploide se autofecunda, entonces sus descendientes también serán tetraploides. Los descendientes asexuales, desde luego, son genéticamente

fecundarse ni reproducirse asexualmente. Por consiguiente, si un animal tuviese descendientes tetraploides, éstos tendrían que aparearse con un miembro de la especie diploide

idénticas a la progenitora y son asimétricamente tetraploides. En uno u otro caso, la nueva planta tetraploide puede perpetuarse y formar una nueva especie. La mayoría de los animales, en cambio, no pueden autofecundarse ni reproducirse asexualmente. Por consiguiente, si un animal tuviese descendientes tetraploides, éstos tendrían que aparearse con un miembro de la especie diploide

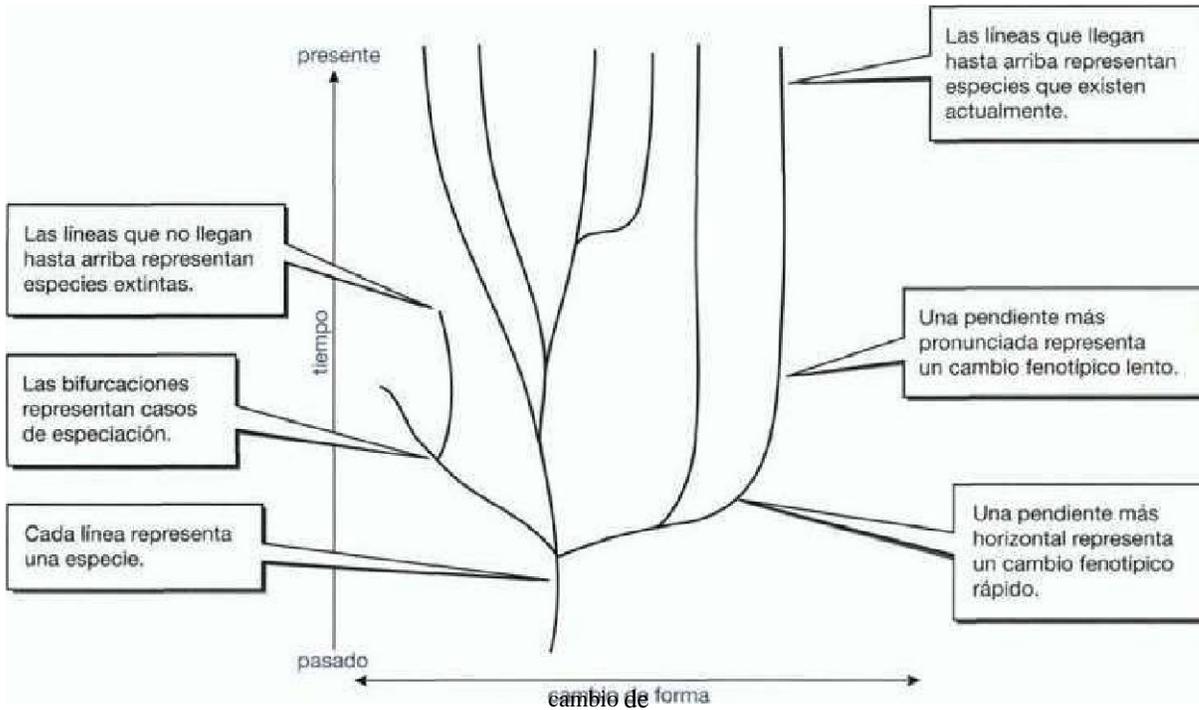


Figura 3-6 Cómo interpretar un árbol evolutivo

Suele representarse la historia evolutiva mediante un árbol evolutivo, que es una gráfica en cuyo eje vertical se grafica el tiempo y el eje horizontal representa el cambio de forma (cuanto mayor es la distancia horizontal entre dos puntos, más diferencias fenotípicas existen). Todo árbol evolutivo que se trace para mostrar las relaciones evolutivas entre un grupo de especies es parte del árbol de la vida, mucho más grande, que enlaza a todos los seres vivos,

progenitora y todos sus descendientes serían triploides, los cuales serían muy probablemente estériles. La especiación por poliploidía es sumamente común en las plantas; de hecho, cerca de la mitad de todas las especies de plantas con flor son poliploides, y muchas de ellas son tetraploides.

El cambio de una misma especie al paso del tiempo origina una "especiación" aparente en el registro fósil

El mecanismo de especiación y aislamiento reproductivo que hemos descrito da lugar a ramas que se bifurcan en el árbol evolutivo de la vida (Fig. 3-6), cuando una especie se divide en dos. Esta clase de ramificación es una fuente fundamental de cambio evolutivo, pero los cambios dentro de una misma especie al paso del tiempo también son importantes. A medida que las generaciones pasan y las innovaciones evolutivas se acumulan, los miembros de una especie pueden llegar a ser muy diferentes de sus antepasados distantes, incluso cuando no se produce especiación: es decir, aun cuando no se forma una nueva especie.

Cuando un biólogo encuentra dos poblaciones de organismos vivos, y si ambas habitan en el mismo lugar, puede idear una prueba para averiguar si las dos poblaciones

organismo más antiguo y uno más reciente. Es por estas razones que generalmente los paleontólogos deben asignar los organismos extintos a especies sin hacer referencia al concepto de especie biológica. Cuando se comparan las diferencias entre organismos extinguidos, suele ser imposible saber si las diferencias surgieron debido a una evolución con ramificación o a un cambio dentro de una misma línea de descendencia. Puesto que resulta inútil aplicar el concepto de especie biológica a los fósiles, muchos paleontólogos optan por usar un sistema diferente del que se considera aceptable para asignar nombres de especies diferentes a fósiles anatómicamente distintos, aun cuando los dos fósiles pudiesen representar simplemente diferentes puntos cronológicos de una misma rama evolutiva,

Durante la radiación adaptativa, una especie da origen a muchas otras

En ciertos casos, una especie da origen a muchas especies nuevas en un tiempo relativamente breve. Este proceso, denominado radiación adaptativa, se lleva a cabo cuando varias poblaciones de una sola especie invaden diversos hábitats nuevos y evolucionan en respuesta a las diferentes presiones ambientales de esos hábitats; La radiación adaptativa ha ocurrido en numerosas ocasiones y en muchos grupos de organismos. Este fenómeno es normalmente resultado de una de dos causas. En primer lugar, una especie

están aisladas desde el punto de vista reproductivo y son, por tanto, especies individuales. Para un paleontólogo (un científico que estudia los fósiles), en cambio, las cosas no son tan sencillas. Los fósiles no procrean, por lo que resulta difícil establecer si estaban aislados reproductivamente de otros fósiles. Asimismo, pueden hallarse organismos fósiles diferentes que se depositaron con miles o incluso millones de años de diferencia, y por lo regular es imposible saber si hubo alguna especiación y ramificación entre un

puede encontrar una amplia variedad de hábitats no ocupados; por ejemplo: cuando los antepasados de los pinzones de Darwin colonizaron las islas Galápagos, o cuando los mamíferos marsupiales in-



Figure Radiación adaptativa

En el lago Malawi de África Oriental habitan más de 300 especies de peces ciclidos. Estas especies no se encuentran en parte alguna que no sea este lago. todas ellas descienden de una población ancestral que vivió hace menos de un millón años. Esta asombrosa radiación adaptativa ha dado origen a una colección especies estrechamente emparentadas con una batería de adaptaciones que les permiten explotar muchas fuentes de alimento distintas dentro del lago.

llegaron a Australia por primera vez. cuando una especie de pez ciclido ancestral llegó al lago Malawi (Fig. 3•7). Sin más competencia que otros miembros de su propia especie. todos los hábitats y fuentes de alimento disponibles fueron utilizados rápidamente por las nuevas especies que evolucionaron a partir de los invasores originales

¿Cómo se conserva el aislamiento

3

reproductivo entre especies?

El proceso de especiación es principalmente un asunto de evolución de mecanismos que impiden la cruce, La divergencia genética durante el periodo de aislamiento es una condición

necesaria para el nacimiento de una nueva especie. pero no es suficiente, a menos que parte de esa divergencia genética provoque el desarrollo de algo que asegure el aislamiento reproductivo (Tabla 3- I Las modificaciones estructurales o de comportamiento la se denominan mecanismos de aislamiento.

Los dos resultantes mueren durante su desarrollo, entonces las dos especies continúan naturalmente aisladas desde el punto de vista reproductivo, En ciertos casos, no obstante. se producen crías híbridas viables Con todo, si los híbridos son menos aptos que sus progenitores o son infértiles. las dos especies pueden continuar separadas; con POCO o ningún flujo de genes entre ellas, Las incompatibilidades que impiden la formación de híbridos fértiles y vigorosos entre especies se conocen como mecanismos aisladores posteriores al apareamiento,

Los mecanismos de aislamiento tienen un valor adaptativo evidente. Todo individuo que se aparee con un miembro de otra especie engendrará probablemente descendientes no aptos o estériles lo que representa un "desperdicio" de esfuerzo reproductivo y nada aporta a las generaciones futuras. Por tanto, existe una presión evolutiva tendiente a evitar el apareamiento a través de las fronteras de las especies- Las incompatibilidades que impiden el apareamiento entre especies se llaman mecanismos de aislamiento previos al apareamiento,

Cuando el aislamiento antes del apareamiento fracasa. O todavía no ha evolucionado. los miembros de especies diferentes llegan a aparearse. Sin embargo, si los descendientes híbridos

Los mecanismos aisladores anteriores al apareamiento impiden que especies diferentes se apareen

Entre los mecanismos que impiden el apareamiento entre especies se cuentan el aislamiento geográfico. el aislamiento ecológico. el aislamiento temporal. el aislamiento de comportamiento y la incompatibilidad mecánica.

Tabla 3-1 Mecanismos e aislamiento reproductivo

Mecanismos aisladores anteriores al apareamiento: toda estructura, -función fisiológica o conducta que impide que organismos de poblaciones se apareen,

Mi
est
org
1.
2.
3.
4.
5.
Mi
tor
llo
qu
vie
1.
2.
3.

Aislamiento geográfico: separación de dos poblaciones por una barrera física.

Aislamiento ecológico: ausencia de cruce entre poblaciones que ocupan distintos hábitats dentro de misma región general.

Aislamiento temporal: incapacidad de las poblaciones para cruzarse tren temporadas de apareamiento significativamente diferentes.

Aislamiento de comportamiento: ausencia de cruce entre poblaciones de animales que difieren en grado considerable en materia de rituales de cortejo apareamiento.

Incompatibilidad mecánica: incapacidad de los organismos macho y hembra para intercambiar gametos normalmente porque las estructuras reproductoras son incompatibles. Mecanismos

de aislamiento posteriores al apareamiento: toda estructura, función o anomalía del desarrollo impide, que ha producido el apareamiento; que los organismos de las poblaciones tengan descendientes viables y fértiles.

Incompatibilidad gamética: incapacidad de los espermatozoides de una población para fecundar óvulos de otra población.

2. **Inviabilidad del híbrido:** incapacidad de híbridos de poblaciones diferentes para sobrevivir hasta su madurez.
3. **Infertilidad del menor fertilidad (esterilidad total) de descendientes híbridos de dos poblaciones diferentes.**

El aislamiento geográfico impide el encuentro de miembros de diferentes especies

Los miembros de especies diferentes no pueden aparearse si nunca se acercan uno al otro. Como hemos visto, por lo regular el aislamiento geográfico crea antes que nada las condiciones para la especiación. Sin embargo, no se puede establecer si dos poblaciones geográficamente separadas constituyen necesariamente especies distintas. De llegar a desaparecer la barrera que separa dos poblaciones (un río interpuerto cambia de curso, por ejemplo), las poblaciones reunidas podrían cruzarse libremente y resultaría entonces que no son especies individuales. Si no se cruzan, entonces cabe la posibilidad de que se hayan desarrollado otros mecanismos» como, por ejemplo, rituales de cortejo diferentes. Durante su aislamiento, por tanto, habitualmente se considera que el aislamiento geográfico es un mecanismo que permite la formación de especies nuevas, no un mecanismo que mantiene el aislamiento reproductivo entre especies.

El aislamiento ecológico confina a los miembros de especies diferentes a distintos hábitats

Dos poblaciones que difieren en cuanto a sus necesidades de recursos pueden utilizar hábitats locales diferentes dentro de la misma región general y así presentar un aislamiento ecológico. Los gorriones, el de cresta blanca y el de pecho blanco, por ejemplo, tienen ámbitos que se traslapan extensamente. El gorrión de pecho blanco, sin embargo, frecuenta los matorrales densos, en tanto que el gorrión de cresta blanca habita en campos y praderas y rara vez penetra en la vegetación densa. Estas dos especies pueden coexistir a unos pocos cientos de metros una de otra y, sin embargo, encontrarse muy rara vez durante la temporada de apareamiento. Un ejemplo más sorprendente es el de las más de 750 especies de avispa del higo (Fig. 3-8). Cada especie de esta avispa procrea en los frutos de cada especie en particular de higo, y los poliniza, y



Figura 3-8 Aislamiento ecológico

¿Cómo se conserva el aislamiento reproductivo entre

Esta diminuta avispa del higo hembra debe encontrar el camino hasta el árbol de la única especie de higo a la que está ligado su ciclo reproductivo. El insecto debe entrar luego en el fruto en desarrollo a través de un poro tan pequeño que su paso a través de él puede arrancarle las alas. Una vez dentro, la avispa nunca saldrá de ahí. Después de depositar sus huevecillos el polen que traía consigo del higo donde se crió, la avispa morirá.

cada especie de higo huésped alberga exclusivamente una de las especies de avispa polinizadora. Aunque el aislamiento ecológico puede retardar la cruce, parece poco probable que sea capaz de impedir todo flujo de genes. Otros mecanismos también contribuyen normalmente al aislamiento reproductivo.

El aislamiento temporal se da entre especies que procrean en épocas diferentes

Aun cuando ocupen hábitats similares, dos especies no se aparean si tienen temporadas de procreación diferentes. Este fenómeno que se conoce como aislamiento temporal (relacionado con el tiempo), los pinos obispo y los pinos de Monterey coexisten cerca de la ciudad de Monterey en la costa de California (Fig. 3-9). Se han producido híbridos viables de estas dos

especies en el laboratorio. En el medio natural, sin embargo, estas especies liberan su polen en épocas diferentes: el pino de Monterey libera polen al comenzar la primavera y el pino obispo lo hace en verano. Por consiguiente, las dos especies nunca se cruzan en condiciones naturales. Las moscas de la fruta Rhagoletis que prefieren los espinos y las que prefieren las manzanas también están parcialmente aisladas unas de otras, porque salen de su fruto huésped y se aparean en épocas del año algo diferentes.

Los rituales de cortejo diferentes crean un aislamiento de comportamiento

Entre los animales, los complejos colores y comportamientos de cortejo que tanto fascinan a los observadores humanos han evolucionado no sólo como señales de reconocimiento y evaluación entre machos y hembras; también ayudan a hacer distinción entre las especies. Estas diferentes señales y comportamientos crean un aislamiento de comportamiento. Los vistosos colores y llamados de las aves canoras machos, por ejemplo, atraen a las hembras de su propia especie: en cambio, a las hembras de otras especies les son totalmente indiferentes. Entre las ranas, los machos suelen mostrar una ausencia de discriminación impresionante, pues saltan sobre toda hembra que esté a la vista, cualquiera que sea su especie. Cuando sienten el impulso de hacerlo. Las hembras, por



Figura 3-9 Aislamiento temporal

Los pinos obispo, como éstos, y los pinos de Monterey coexisten en la Naturaleza. En el laboratorio producen híbridos fértiles; en su medio natural en cambio no se cruzan porque liberan polen en diferentes épocas del año-

3

el contrario, se acercan sólo a las ranas machos que Croan el "reclamo" correcto de su especie. Si se encuentran en un abrazo no deseado, las ranas emiten la "llamada de liberación" que induce al macho a soltarlas. Por todo esto, se producen pocos híbridos,

Hay incompatibilidad mecánica cuando las barreras físicas entre especies impiden la fecundación. En casos raros, los mecanismos aisladores ecológicos, temporales y de comportamiento fracasan, y machos y hembras de especies diferentes intentan aparearse. Entre las especies animales con fecundación interna (en las que el esperma se deposita en el interior del tracto reproductor de la hembra), puede ser que los órganos sexuales del macho y de la hembra simplemente no se ajusten entre sí. Entre las plantas, las diferen-

cias de tamaño o estructura de la flor pueden impedir la transferencia de polen entre especies. Por ejemplo, sucede que especies diferentes atraen a distintos polinizadores (véase en el capítulo I I una descripción de los interesantes engaños de que se valen las flores para atraer a tipos específicos de polinizadores). Los mecanismos de aislamiento de este tipo se agrupan en la categoría de incompatibilidad mecánica.

Los mecanismos de aislamiento posteriores al apareamiento impiden la producción de descendencia vigorosa y fértil

En ciertos casos el aislamiento anterior al apareamiento fracasa, y se aparean miembros de especies diferentes. Sin embargo, el flujo de genes entre las dos especies continuará restringido si el apareamiento no consigue engendrar descendientes híbridos vigorosos y fértiles. Entre los mecanismos de aislamiento posteriores al apareamiento se cuentan la incompatibilidad gamética, la inviabilidad del híbrido y la infertilidad del híbrido.

Hay incompatibilidad gamética cuando los espermatozoides de una especie son incapaces de fecundar los óvulos de otra

Incluso cuando un macho consigue inseminar una hembra de una especie diferente, puede ser que sus espermatozoides no

fecunden los óvulos de la hembra, situación que se conoce

como incompatibilidad gamética. Por ejemplo; los fluidos del tracto reproductor de la hembra pueden debilitar o matar los espermatozoides de la otra especie. Entre las plantas, una incompatibilidad química puede impedir la germinación del polen de una especie que se deposita en el estigma (la estructura que atrapa el polen) de la flor de otra especie,

Hay inviabilidad del híbrido si los descendientes híbridos sobreviven con dificultad

Si se produce la fecundación entre especies, el híbrido resultante puede ser débil o incluso incapaz de sobrevivir; esta situación se denomina inviabilidad del híbrido. Los programas genéticos que dirigen el desarrollo de las dos especies pueden ser tan diferentes que se abortan los híbridos en una etapa temprana de su desarrollo. Incluso si sobrevive, el híbrido puede manifestar comportamientos que son mezcla de los dos tipos progenitores. Al intentar hacer

las hace la especie A, y otras a la manera de la especie B, el híbrido puede quedar totalmente sin coordinación; Los híbridos entre ciertas especies de periquitos, por ejemplo, experimentan grandes dificultades para aprender a llevar materiales para el nido durante el vuelo, y probablemente no se podrían reproducir en estado silvestre.

Hay infertilidad del híbrido cuando los descendientes híbridos no producen espermatozoides u óvulos normales

Casi todos los híbridos animales, como por ejemplo, la mula (cruza entre caballo y burro) o el ligre (una cruce de zooló-

gico entre un león macho y un tigre hembra), son estériles.

La infertilidad del híbrido impide que los híbridos transmitan su material genético a una progenie. Una razón común de este fenómeno es que los cromosomas no se aparean correctamente durante la meiosis, por lo que nunca se forman óvulos ni espermatozoides. Como hemos visto, entre las plantas que se han especiado por poliploidía, todos los descendientes producto del apareamiento entre la especie "progenitora" diploide y la especie "hija" tetraploide serán triploides y estériles

4 ¿A qué se debe la extinción?

Todo organismo vivo debe morir tarde o temprano, y lo mismo ocurre con las especies. Al igual que los individuos, las especies "nacen" (por el proceso de especiación), persisten durante algún tiempo y luego perecen. El destino final de toda especie es la extinción, esto es, la muerte de todos los integrantes

de una especie. De hecho, al menos el 99.9% de todas las especies que alguna vez han existido están extintas hoy en día. El curso natural de la evolución, puesto al descubierto por el registro fósil, es una continua renovación de las especies a medida que unas surgen y otras se extinguen,

La causa de extinción inmediata es probablemente siempre un cambio ambiental, ya sea en la parte animada o en la inanimada del medio. Dos características parecen predisponer una especie a la extinción cuando el ambiente cambia: la distribución localizada y la especialización excesiva. **Los tres cambios ambientales principales que provocan la extinción de especies son la competencia entre especies, la introducción de nuevos depredadores y parásitos y la destrucción del hábitat.**

La distribución localizada y la especialización excesiva aumentan la vulnerabilidad de las especies ante los cambios ambientales

Las especies varían ampliamente en cuanto a su ámbito de distribución y, por tanto, a su susceptibilidad a la extinción. Ciertas especies, como la gaviota argétea, el venado cola blanca y los seres humanos, habitan en continentes enteros, o incluso en todo el planeta: otros, como el pez cachorrillo del Agujero del Diablo (Fig. 3-10), tienen ámbitos sumamente limitados. Es evidente que si una especie tiene una distribución localizada (se encuentra sólo en una región muy pequeña), cualquier perturbación que sufra esa región podría fácilmente provocar



Figura 310 una distribución localizada pone en peligro a la especie. El pez cachorrillo del Agujero del Diablo se encuentra en un solo abrevadero alimentado por un manantial del desierto de Nevada. Durante el último periodo glacial, los desiertos sudoccidentales recibían abundantes lluvias que formaron numerosos lagos y ríos. Cuando las lluvias menguaron, las poblaciones de pez cachorrillo quedaron aisladas en pequeños manantiales arroyos que seguían reduciéndose. Las pequeñas poblaciones aisladas y las diferentes condiciones ambientales provocaron que la antigua especie de pez cachorrillo se dividiese en varias especies modernas muy restringidas, todas las cuales están al borde de la extinción.

su extinción. Si el Agujero del Diablo se secase debido a un cambio climático o a la perforación de pozos en los alrededores, sus peces cachorrillo desaparecerían de inmediato. Por el contrario, las especies con dominios extensos no sucumben normalmente ante una catástrofe ambiental local.

Otro factor capaz de aumentar la vulnerabilidad de una especie a la extinción es la especialización excesiva. **Cada especie lleva a cabo adaptaciones genéticas en respuesta a las presiones de su medio. Estas adaptaciones pueden limitar el organismo a un conjunto muy especializado de condiciones ambientales.** El milano de los pantanos de Florida (los Everglades) es un ave de presa que se alimenta exclusivamente de cierto caracol de agua dulce (Fig. 3-11). A medida que se



Figura 3-11 La especialización extrema representa un riesgo para las especies

El milano de los pantanos de Florida se alimenta exclusivamente de cierta especie de caracol que habita en las ciénagas del sudeste de Estados Unidos. Este tipo de especialización de comportamiento hace al milano sumamente vulnerable ante cualquier cambio ambiental capaz de exterminar la única especie de la que se alimenta.

¿A qué se debe la extinción?

drenan los pantanos de } sudeste de Estados Unidos para crear fincas agrícolas y urbanizaciones, la población de este caracol disminuye. Si el caracol llegara a extinguirse con toda seguridad el milano se extinguiría junto con él.

Las interacciones con otros organismos pueden llevar a una especie a su extinción

Como ya lo hemos descrito, **las interacciones como la competencia, los comportamientos predatorios y el parasitismo actúan como fuerzas de selección natural.** En ciertos casos, estas mismas fuerzas llegan a provocar la extinción en vez de la adaptación.

La competencia por los recursos limitados se da en todos los ambientes. Si los competidores de una especie logran mejores adaptaciones por evolución, y si la especie no evoluciona con la rapidez suficiente para seguirles el paso, puede

llegar a extinguirse. Un ejemplo particularmente notable de extinción por competencia se presentó en América del Sur, a partir de hace aproximadamente 2.5 millones de años. En esa época, el istmo de Panamá se elevó por encima del nivel del mar y formó un puente de tierra entre América del Norte y América del Sur. Una vez que los continentes antes separados quedaron comunicados, las especies de mamíferos que habían evolucionado en condiciones de aislamiento en cada continente pudieron mezclarse. Muchas especies expandieron en efecto sus dominios, conforme los mamíferos de América del Norte emigraron hacia el sur y las especies sudamericanas se dispersaron hacia el norte. A medida que avanzaba, cada especie encontraba especies residentes que ocupaban las mismas clases de hábitats y explotaban los mismos tipos de recursos. El resultado final de la competencia que siguió fue que las especies norteamericanas se diversificaron y especimentaron una radiación adaptativa que desplazó a la inmensa mayoría de las especies sudamericanas, muchas de las cuales se extinguieron. Es evidente que la evolución había conferido a las especies norteamericanas algún conjunto de adaptaciones (aún desconocido) que permitió a sus descendientes explotar con más eficiencia y eficacia los recursos que sus semejantes sudamericanos,

El cambio y la destrucción del hábitat son las causas principales de la extinción

El cambio del hábitat, tanto contemporáneo como prehistórico, **es la causa individual más importante de las extinciones**. La destrucción actual de los hábitats debida a las actividades humanas avanza a un ritmo pavoroso. Muchos biólogos piensan que actualmente nos encontramos en medio del episodio más acelerado y generalizado de extinción de especies de toda la historia de la vida. **La pérdida de selvas tropicales resulta especialmente devastadora para la diversidad de las especies**. Hasta la mitad de las especies que hoy día habitan la Tierra podrían perderse en los próximos 50 años a medida que las selvas que las contienen son taladas para obtener madera y desmontar tierras para criar ganado y cultivar especies agrícolas. Véase la sección "Conservación de la Tierra. Especies en peligro de extinción: Pozas de genes (gene pools) a charcos" (p. 29.) En el capítulo 4 analizaremos las extinciones debidas al cambio en los hábitats prehistóricos.

3

En la prensa corriente, los conflictos entre los biólogos evolucionistas son vistos a veces como conflictos acerca de la evolución misma. En ocasiones, leemos declaraciones según las cuales las nuevas teorías están echando abajo la de Darwin y poniendo en duda la realidad de la evolución. Nada podría estar más lejos de la verdad. Pese a ciertas discrepancias acerca de los detalles del proceso evolutivo, los biólogos coinciden unánimemente en que hubo evolución en el pasado y todavía la hay en nuestros días. Lo único que se debate

Resumen de conceptos clave

Conexiones evolutivas

Los científicos no ponen en duda la evolución

es la importancia relativa de los diversos mecanismos de cambio evolutivo en la historia de la vida en la Tierra, su ritmo, y cuáles fueron las fuerzas más importantes que dirigieron la evolución de una especie determinada. Entretanto, los lobos siguen intentando atrapar al caribú más lento, las poblaciones reducidas experimentan deriva genética, los hábitats cambian o desaparecen, y quizá en alguna parte de nuestra galaxia otro meteorito vira hacia

nosotros. La evolución sigue adelante, generando, en palabras de Darwin, "formas sin término, las más hermosas".
¿Qué es una especie?

Según el concepto de especie biológica, se define una especie como todas las poblaciones de organismos que son potencialmente capaces de cruzarse en condiciones naturales y que están aisladas reproductivamente de otras poblaciones.

2 ¿Cómo se forman nuevas especies?

La especiación, esto es, la formación de especies nuevas, tiene como requisitos que dos poblaciones estén aisladas en cuanto al flujo de genes entre ellas y desarrollen una divergencia genética significativa. La especiación alopatrica se debe al aislamiento geográfico y a la posterior divergencia de las poblaciones separadas por deriva genética o selección natural. La especiación simpátrica ocurre por aislamiento geográfico y posterior divergencia, o por

OTRO VISTO OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO AZO AL ESTU

Un mundo perdido

Una posible explicación de la peculiar colección de especies que habitan en la cordillera Annamita de Vietnam se halla en la historia geológica de la región. Durante las edades de hielo que han tenido lugar repetidamente en el último millón de años, el área cubierta de selvas tropicales debe haberse reducido espectacularmente. Los organismos que dependían de las selvas para sobrevivir habrían quedado restringidos a las "islas" de selva y aislados de sus semejantes atrapados en otros pedazos de selva distantes. Lo que hoy es la región de la cordillera Annamita pudo muy bien haber sido una selva aislada durante los periodos de avance de los hielos. Como hemos visto en este capítulo, este tipo de aislamiento pre-

para el terreno para la especiación alopatrica, y pudo haber creado las condiciones que dieron origen al saola, al muntjac gigante, al conejo rayado y a otros singulares moradores de las selvas vietnamitas.

Irónicamente, hemos descubierto el mundo perdido de los animales vietnamitas en un momento en que el mundo está en grave peligro de desaparecer. El desarrollo económico de Vietnam ha llevado la explotación maderera y la minería a regiones aún más remotas del país, y las selvas de la cordillera Annamita están siendo taladas a un ritmo sin precedentes. El crecimiento de la población humana local implica una cacería intensiva de los animales locales; casi todo lo que sabemos sobre el saola proviene de

cadáveres encontrados en los mercados locales. Todos los mamíferos recién descubiertos en Vietnam son muy escasos y son avistados con poca frecuencia incluso por los cazadores locales. Afortunadamente, el gobierno vietnamita ha establecido un cierto número de parques nacionales y reservas naturales en regiones clave. Sólo el tiempo nos dirá si estas medidas son suficientes para asegurar la supervivencia de los misteriosos mamíferos de la cordillera Annamita.

¿Considera usted que debe continuar la búsqueda de especies aún no descubiertas?
¿Qué valor o ventaja representa para los seres humanos la búsqueda de especies nuevas?

cambios cromosómicos rápidos como la poliploidía, por ejemplo. Las especies fósiles de bcn ser definidas normalmente sólo en función de su anatomía, pues no es posible recuperar de ellos información sobre su situación reproductiva.

¿Cómo se conserva el aislamiento reproductivo entre especies?

El aislamiento reproductivo entre especies se conserva mediante uno o varios mecanismos conocidos en conjunto como mecanismos de aislamiento anteriores al apareamiento y mecanismos de aislamiento posteriores al apareamiento. Entre los primeros se cuentan el aislamiento geográfico, el aislamiento ecológico, el aislamiento temporal, el aislamiento de comportamiento y la incompatibilidad mecánica. Los mecanismos de aislamiento posteriores al apareamiento incluyen la incompatibilidad gamética, la inviabilidad del In13ridoy la infertilidad de! híbrido.

4 ¿A qué se debe la extinción?

Dos factores que aumentan la probabilidad de extinción, esto es, de la muerte de todos los integrantes de una especie, son la distribución localizada y la especialización excesiva. Los factores que concretamente provocan extinciones incluyen la cotil

petencia entre especies, la introducción de nuevos depredadores o parásitos y la destrucción del hábitat.