

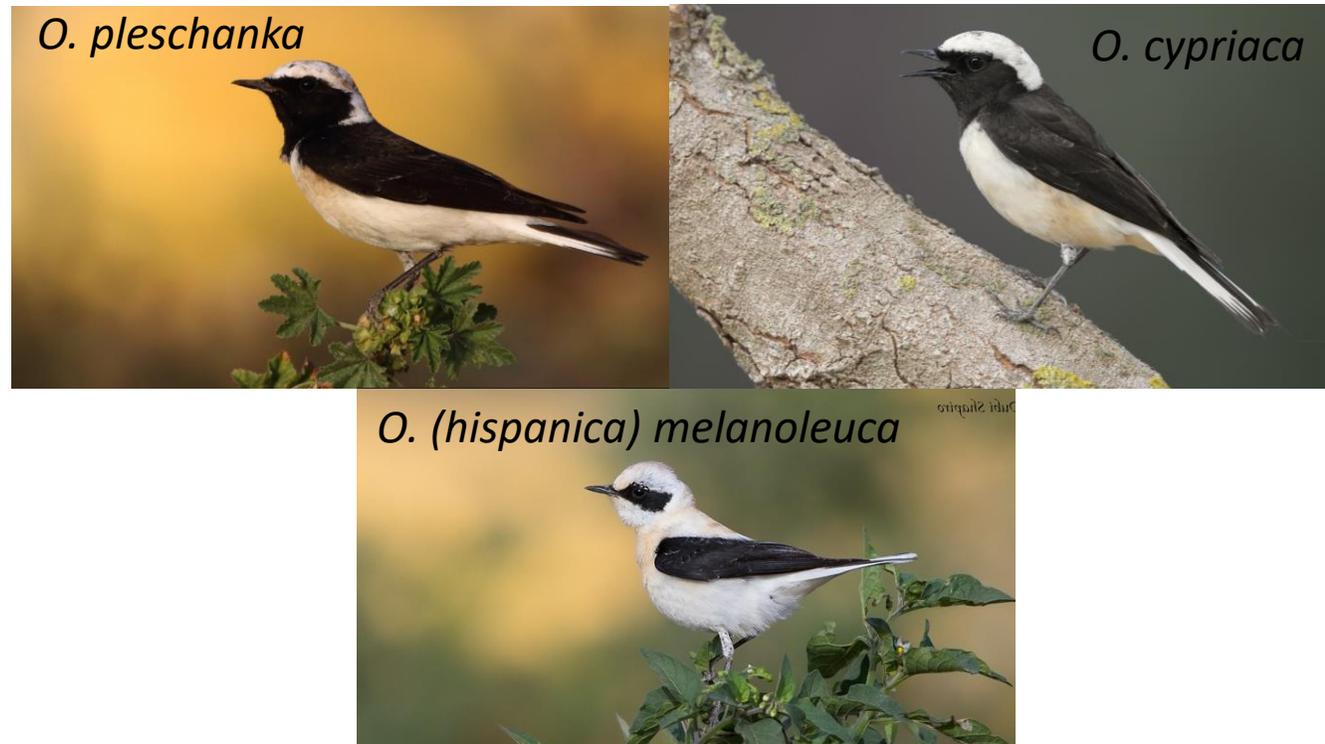
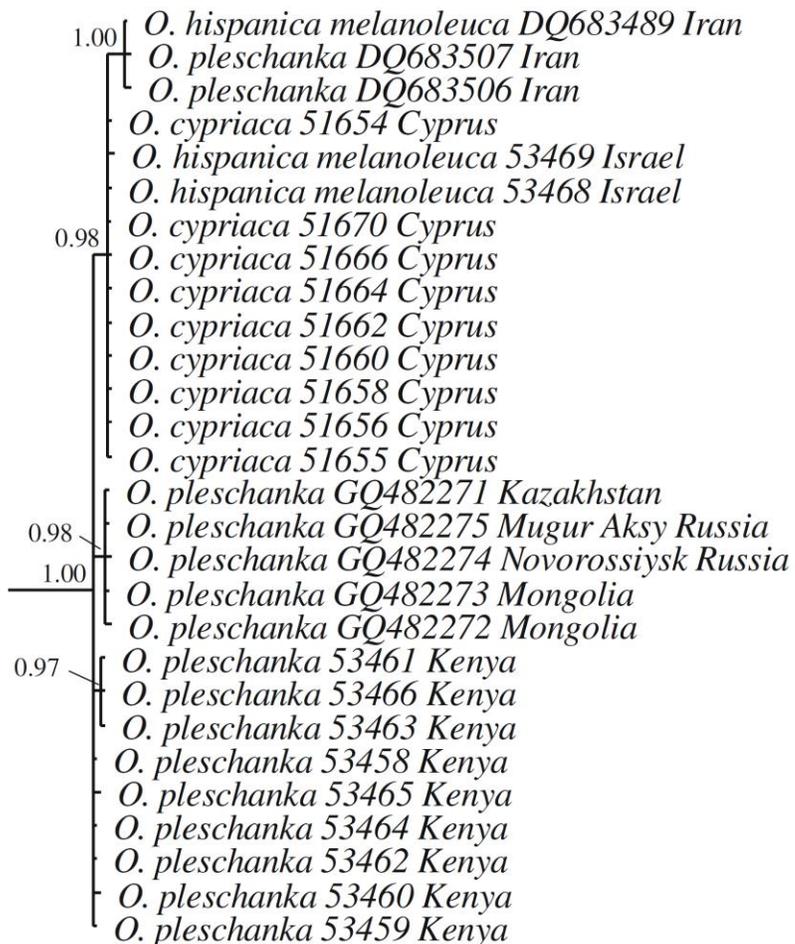
Algunas particularidades de especiación en plantas

El “problema” con las especies

- Las especies son estadios en un proceso, no unidades estáticas (Dobzhansky, 1937).
- No existe un “valor mágico” que nos diga donde empieza una especie y donde termina otra, menos aún si se considera la escala temporal.
- Tradicionalmente se han usado las discontinuidades morfológicas (datos que prueben aislamiento reproductivo son muy limitados), recientemente se han usado % de diferencia genética (¿Cuál es el valor límite? ¿tendrán aplicación universal?)

El “problema” con las especies

- “Nunca habrá un valor fijo de divergencia genética que defina un evento de especiación” (Collinson, 2001).



Oenanthe sp. del Mediterráneo Oriental, difieren en sus fenotipos y comportamiento, pero muy poco genéticamente.

El “problema” con las especies

Poblaciones alemanas morfológicamente indistinguibles de *P. phoenicurus* tienen diferencias moleculares más grandes (5%) que las morfológicamente distintivas especies de *Monarcha* de Wallacea a Islas Salomón (<2%).

Además marcadores mitocondriales (de los que vienen códigos de barras): “son probablemente los peores marcadores filogenéticos y para genética de poblaciones” (Galthier et al. 2009)



(Del Hoyo & Collar, 2014).

El “problema” con las especies

Definitivamente usar la evidencia molecular es bienvenido, pero ¿puede convertirse en la última palabra?

Dada su continuidad, especiación puede tener lugar antes o después que ocurra divergencia molecular.

Las especies “son”, y no les “importa” si las podemos distinguir (o no) con nuestros sentidos o la evidencia que acumulemos.



(Del Hoyo & Collar, 2014).

¿Por qué evolución en plantas puede diferir de la de animales?:

- Valentine et al. (1991) propusieron que:
 - (1) Las plantas crecen en ambientes continuamente estresantes, mientras que animales, al desplazarse, pueden evitar esas condiciones, al menos temporalmente .
 - (2) Las plantas tienen planes corporales mas sencillos y crecimiento indeterminado en módulos mientras que en animales hay planes corporales estructuralmente más complejos y crecimiento determinado usualmente no en módulos.

Tipos de especiación

- Gradual: tradicionalmente considerada como la más importante (o única). Afectada por mutación, deriva génica, selección y migración.
- Abrupta: hibridación, poliploidías y cambios en los patrones cromosómicos. Aislamiento reproductivo se da en muy pocas generaciones (a veces en pocos años o décadas).

Hibridización

- Tradicionalmente se ha considerado a los híbridos como “accidentes”, o que pueden ralentizar especiación al favorecer la mezcla de acervos de poblaciones en proceso de divergencia.
- Evidencia reciente parece indicar que hibridación ha tenido un papel importante en evolución de animales (incluso mamíferos: *Panthera*, *Bos*, *Homo*, *Canis*, *Sus*).
- Sin embargo parece ser más común en plantas.

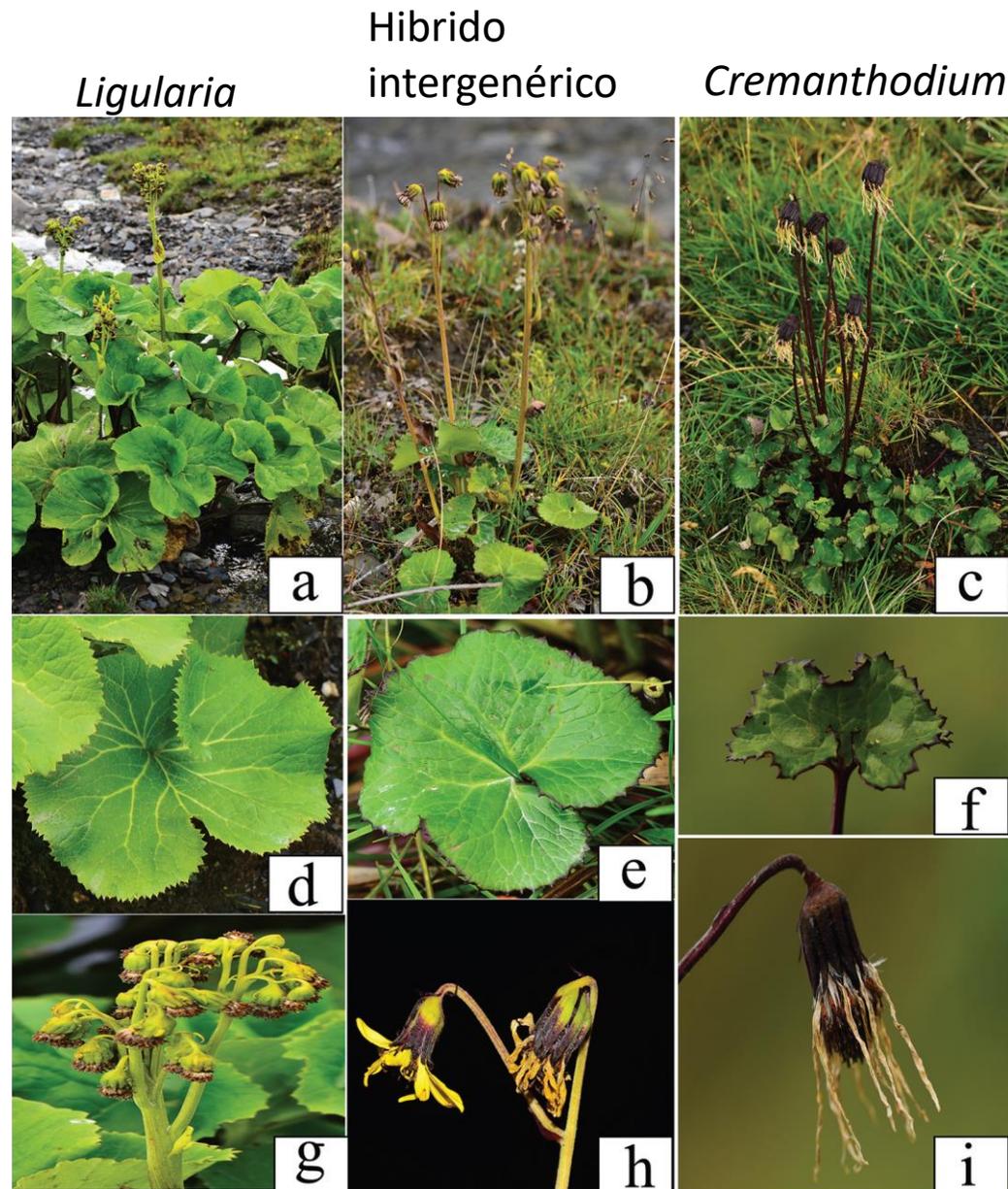
Hibridización

- En angiospermas el número de híbridos interespecíficos naturales se ha estimado ca. 78000 (incierto por diferencias en conceptos de especie y por basarse en extrapolaciones basadas en zona templada).
- Existe alta incidencia de híbridos en grupos muy diversos como orquídeas, compuestas, pastos...
- Incompatibilidad genética entre híbridos viables y especies madre (por diferencias cromosómicas) puede desencadenar especiación abrupta y patrones reticulados de especiación.

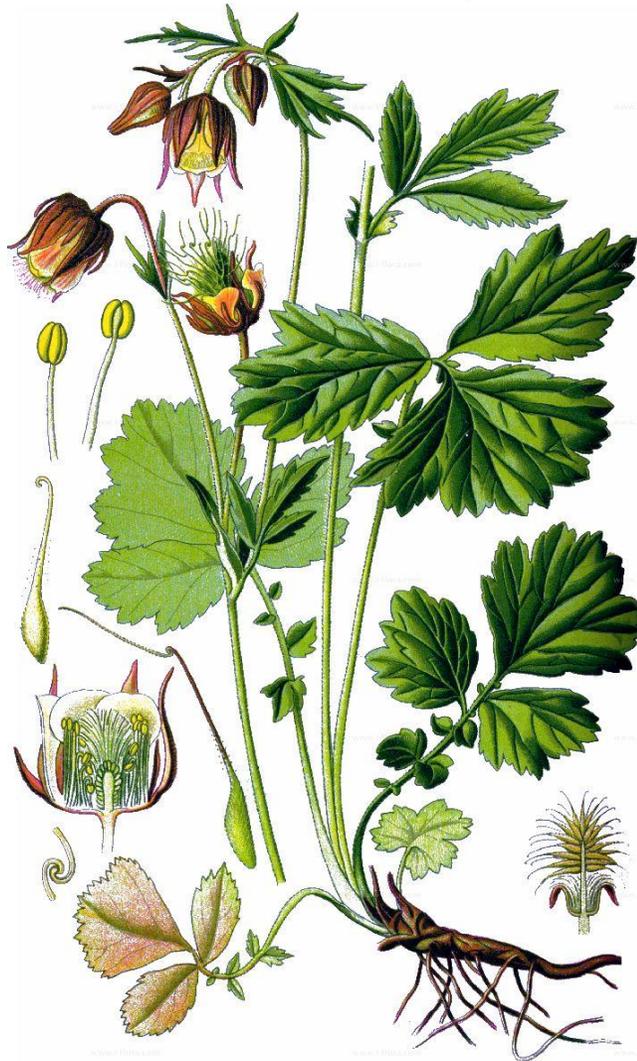


Hibridización

- Los híbridos suceden mayormente entre especies simpátricas o parapátricas de un género pero a veces también entre géneros diferentes.



Hibridización



Geum rivale



Geum urbanum

- Ejemplo de *Geum* (Rosaceae) en Europa:
- Ambas difieren en morfología y colores de la flor al igual que en habitat y tiempo de floración. Pero gracias a intervención humana ambas especies han entrado en contacto e hibridan ampliamente.
- Las consecuencias de hibridación dependen de circunstancias.

Hibridización

- Si las especies han divergido lo suficiente las barreras a entrecruzamiento pueden ser muy fuertes.

- El desarrollo de híbridos puede ser imposible o insostenible.

- Pero divergencias recientes o cambios genéticos leves, las barreras pueden ser débiles y entrecruzamiento posible



Geum rivale



Geum urbanum

Hibridización



- Si ambas especies “madre” son ecológicamente muy diferentes:
- A) De no haber habitats intermedios, los híbridos pueden tener desventajas selectivas comparados a especies madre (selección refuerza especies “puras”)
- B) De haber habitats intermedios, puede que los híbridos (por ser intermedios) tengan ventajas selectivas.

Hibridización



- En el caso de *Geum*, los híbridos son más comunes en ambientes antropizados, que han puesto a ambas especies en contacto
- Y en regiones con inviernos menos fuertes casi no hay separación en tiempos de floración

Hibridización

- El aislamiento ecológico efectivo de especies relacionadas puede ser alterado por fenómenos naturales y humanos.
- No podemos negar que los seres humanos se han convertido en una fuerza microevolutiva de gran peso a nivel global.

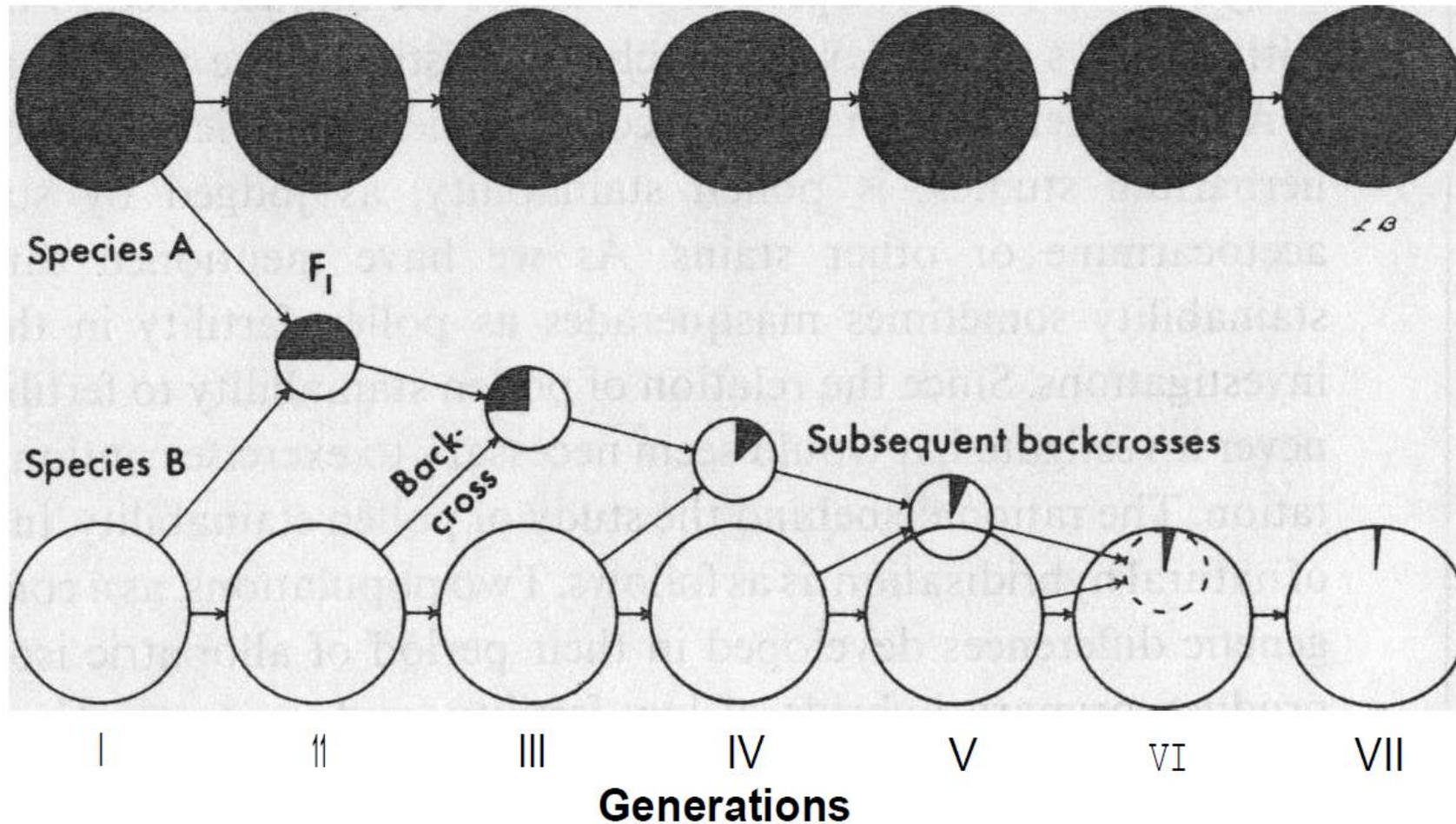


Geum rivale



Geum urbanum

Hibridización introgresiva



- Ocurre cuando material genético de una especie es incorporado en otra, por hibridación y repetidos retrocruces.
- (¿Que conclusiones se obtendrían si, sin saberlo, ese material genético "introgresado" se usa para hacer una filogenia?)

Introgresión

- Su popularidad ha pasado por varias etapas: “la materia prima para evolución que incorpora introgresión, puede ser más importante que la de genes nuevos generados por mutación” (Anderson, 1949).
- “Las contribuciones de introgresión son pequeñas o irrelevantes” o “es ruido evolutivo” (en Rieseberg & Wendel, 1993)
- En la actualidad se piensa que la introgresión está ampliamente distribuida y ha tenido consecuencias importantes en evolución.

Introgresión

- Cuantificar hibridación no siempre es fácil, especialmente si han ocurrido retrocruces.
- Algunos híbridos pueden ser “ perfectos intermedios” pero puede que haya todo un espectro entre los dos padres.

Iris fulva



Iris giganteaerulea

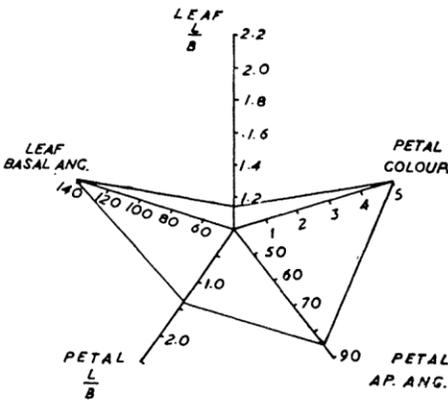
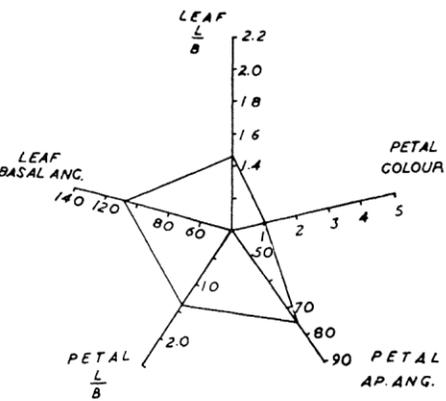
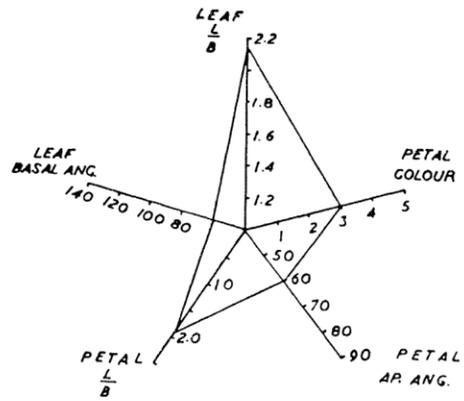


| | Tube colour | Sepal blade colour | Sepal length | Petal shape | Exertion of stamens | Stylar appendage | Crest |
|--|-------------|--------------------|--------------|-------------|---------------------|------------------|-------|
| Like <i>I. fulva</i> score | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Intermediates score | 1 | 1, 2 or 3 | 1, 2 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Like var. <i>giganticaerulea</i> score | 2 | 4 | 3 | 2 | 2 | 2 | 2 |

- Índice híbrido de Riley (1938). Se usaba para cuantificar “que tan híbrido” es una planta. PERO: Aunque dos híbridos tengan fenotipos diferentes, la suma del resultado final puede ser igual en ambos

Viola lactea

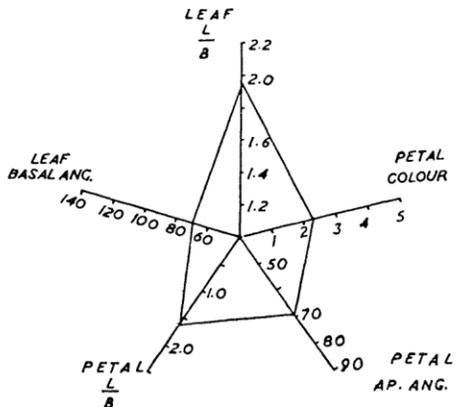
Viola canina



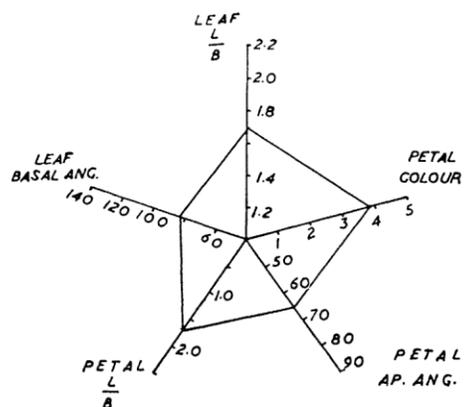
V. LACTEA

V. CANINA

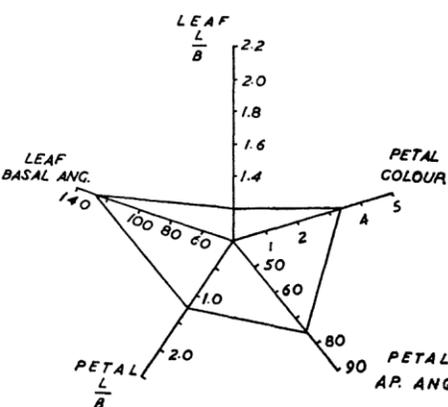
V. RIVINIANA



V. CANINA x LACTEA



V. LACTEA x RIVINIANA



V. CANINA x RIVINIANA

Viola rivianiana



- Gáficos cíclicos de Moore (1959). La forma del polígono se usa como machote para detectar a los híbridos

Introgresión

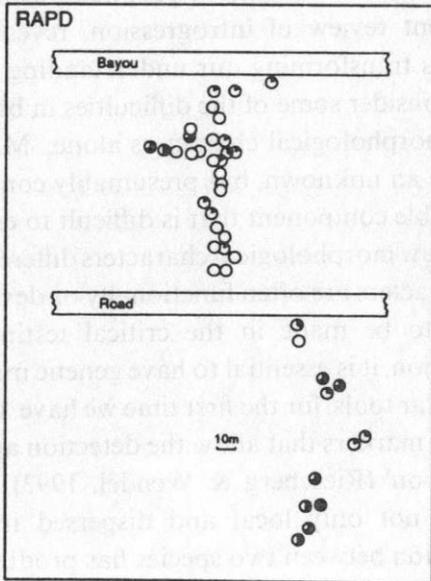
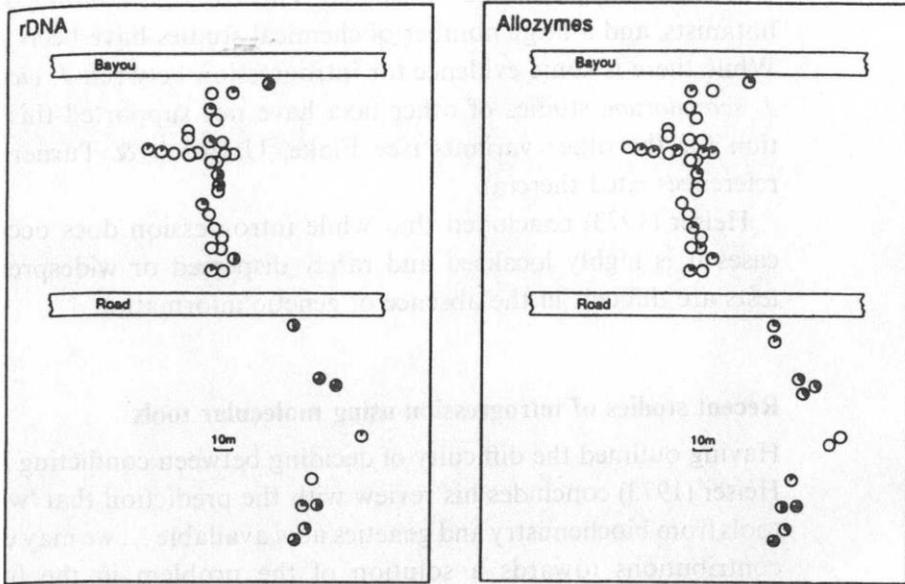
- La presencia y detección de híbridos usando morfología no necesariamente indica que haya introgresión.
- Formas intermedias entre dos especies pueden ser resultado de evolución convergente (acervo genético compartido) o incluso ser individuos de la población ancestral que originó ambas especies.
- Cruces y retrocruces y comparación entre los híbridos reales producto de cultivo y los potenciales silvestres pueden apoyar las interpretaciones.

Introgresión



- Antes del uso exhaustivo de técnicas genéticas, técnicas químicas como cromatografía se usaron para detectar que intermedios eran híbridos entre dos especies
- Un requisito es que las especies madre difirieran en sus perfiles químicos (lo que ocasionaría que descendencia híbrida tuviera perfil único)

Introgresión

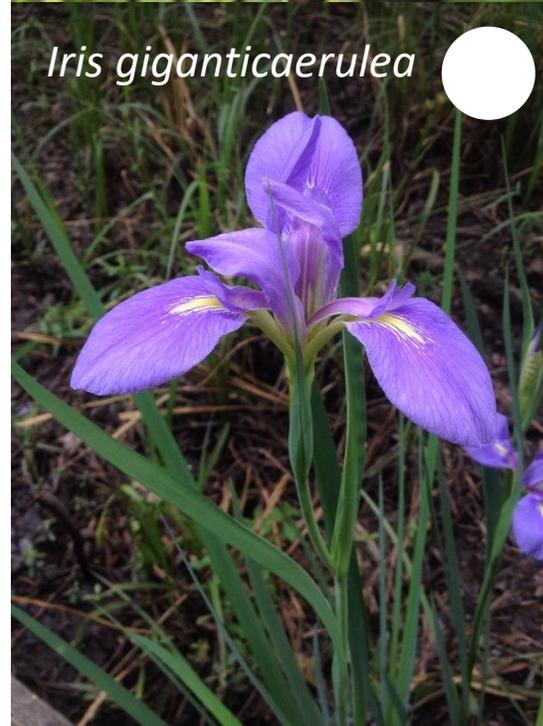


Arnold &
Bennett, 1993

Iris fulva



Iris giganteaerulea



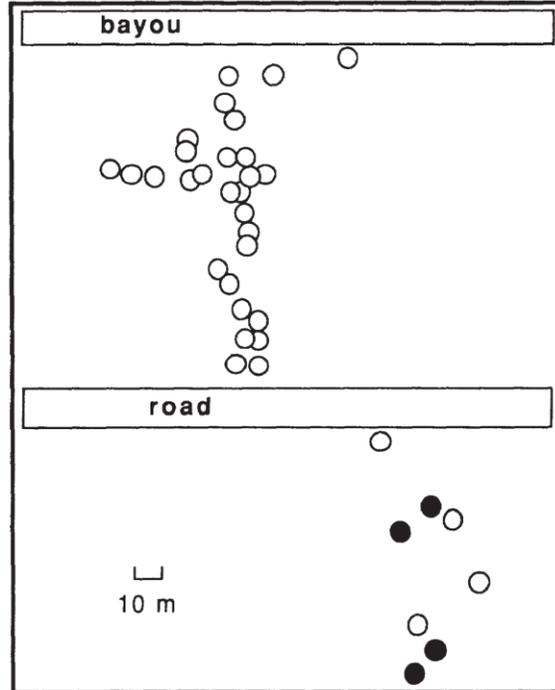
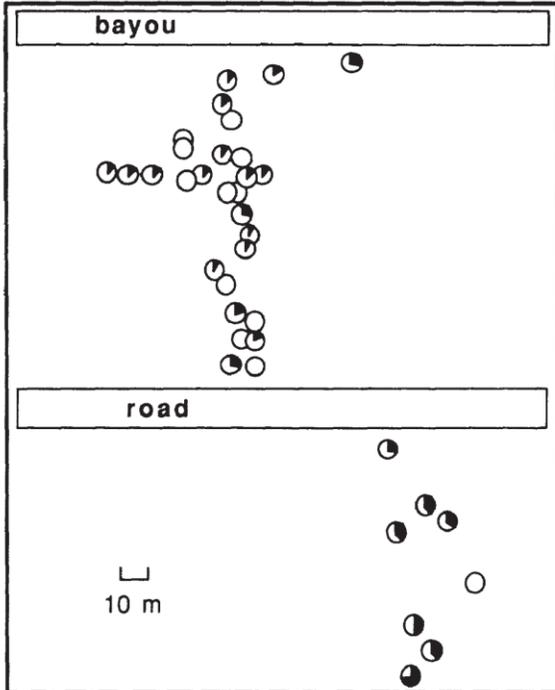
- El uso de técnicas moleculares más complejas ha permitido corroborar introgresión en otros sistemas.

- En el caso de *Iris* la introgresión es variable en diferentes marcadores.

Introgresión

nuclear genes

cpDNA

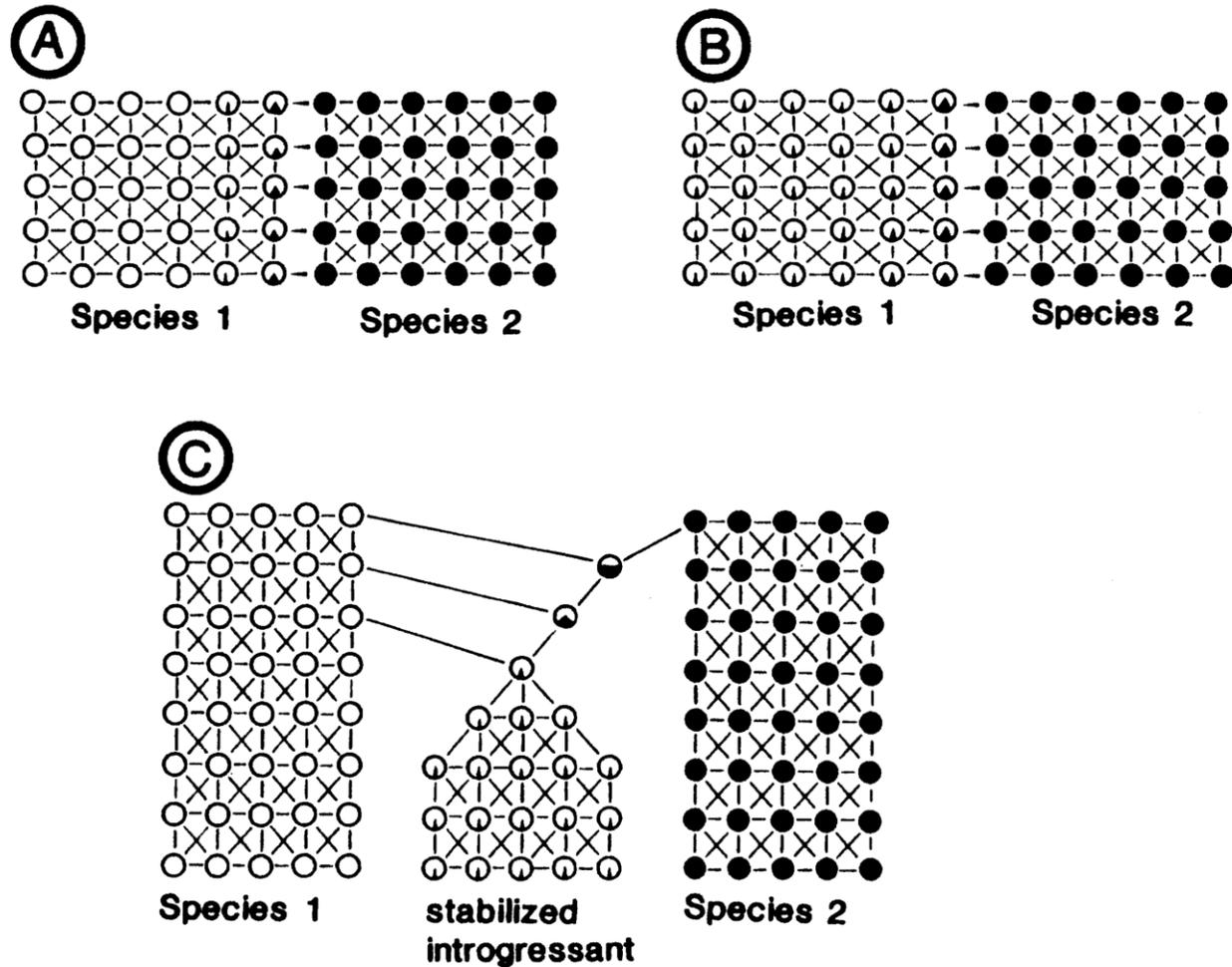


Avise, 1994 de
Arnold, 1992



- Diferencias entre marcadores nucleares y de plastidio (materno en este sistema)
- La ausencia de marcadores plastidio de *I. fulva* al N de camino sugiere que:
- Semillas no se dispersan (plastidios *fulva* quedan de un lado del camino). Pero polen (que no transmite plastidios, genes nucleares de *fulva* si se dispersan) si.

Introgresión y nuevas especies



- La introgresión puede estar localizada, estar ampliamente distribuida o incluso dar origen a híbridos “introgresantes” estables, que llegan a diferir morfológica y ecológicamente de especies madre, al tener un acervo genético único.

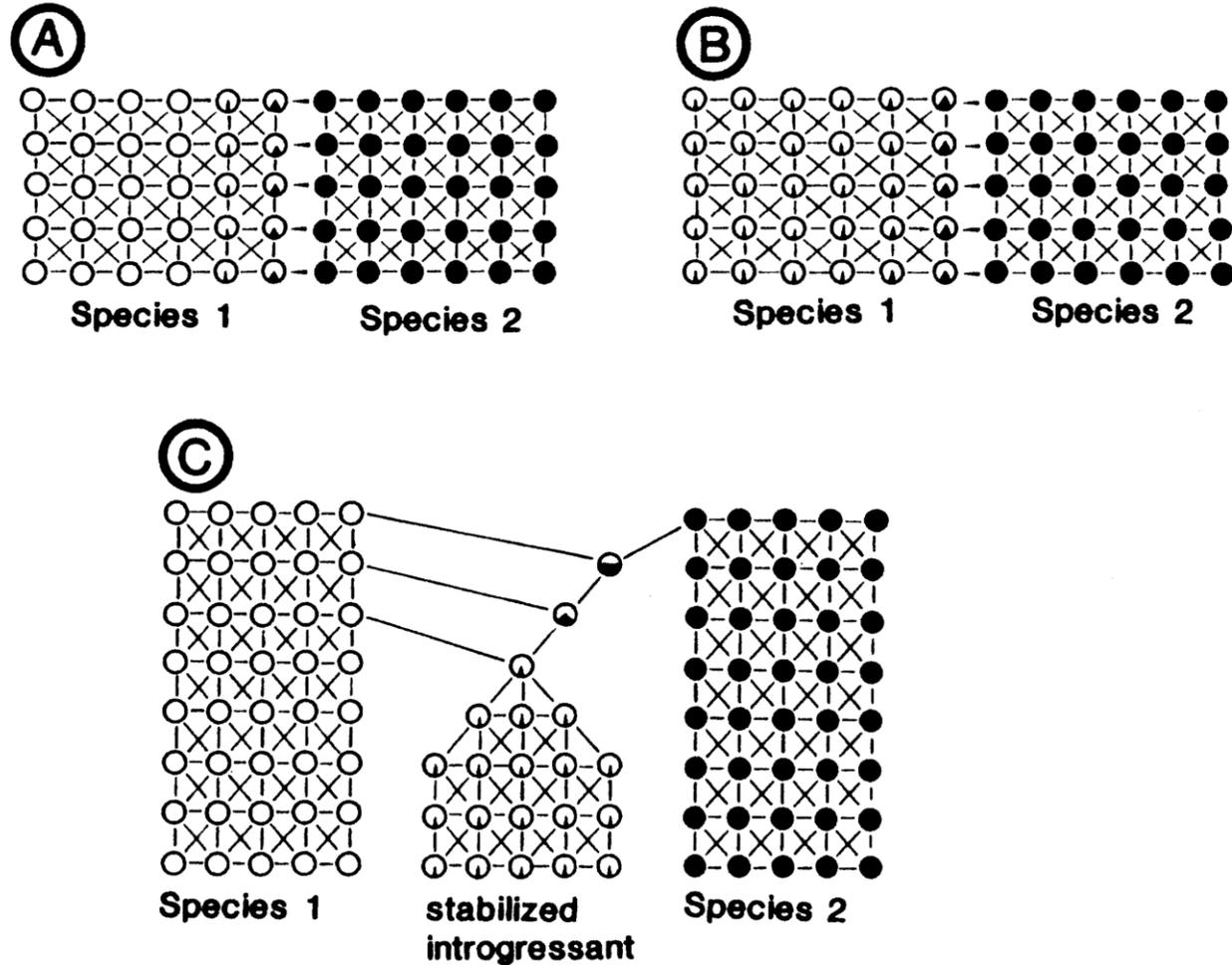
Rieseberg &
Wendel, 1993

Introgresión y nuevas especies



- Usando marcadores específicos para cada especie se ha descubierto que *Iris nelsonii* deriva de hibridación de *I. fulva*, *I. giganteaerulea* e *I. brevicaulis*.
- *I. nelsonii* crece en ambientes donde ninguno de sus ancestros puede

Introgresión asimétrica



- La introgresión puede ser unidireccional.
- Generalmente ocurre de la especie menos frecuente hacia la más frecuente.
- También los sistemas de reproducción pueden jugar un papel pero no se entiende bien

Rieseberg &
Wendel, 1993

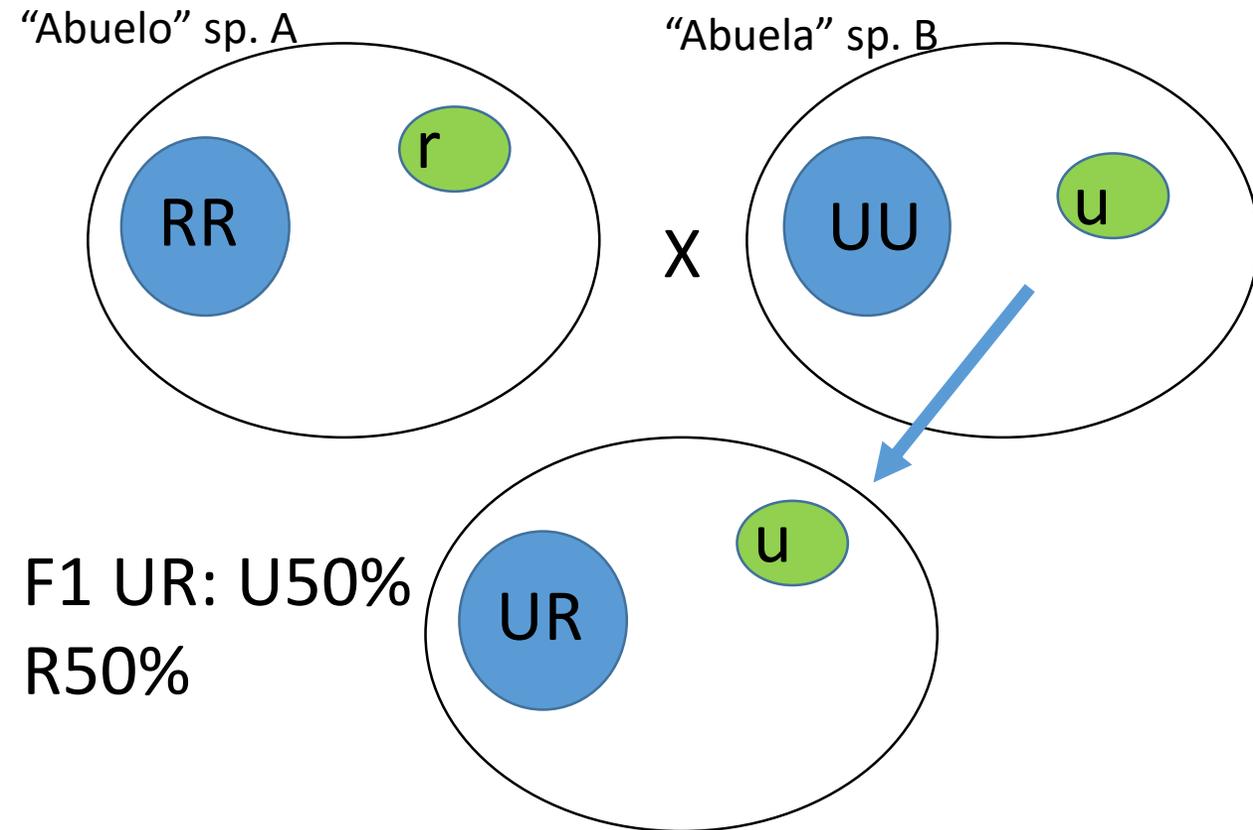
Introgresión asimétrica



- En el caso de *Geum* los retrocruces de los híbridos suceden con frecuencia con *G. rivale* (autoincompatible, necesita exocruces para reproducirse) pero no con *G. urbanum* (autocompatible, exocruces no son necesarios).
- 1º- formación de híbridos en F1 con entre ambas spp.
- 2º- retrocruces sucesivos y más probables con *G. rivale*.
- 3º- haplotipos *urbanum* se encuentran en *rivale* pero no viceversa.

Introgresión asimétrica

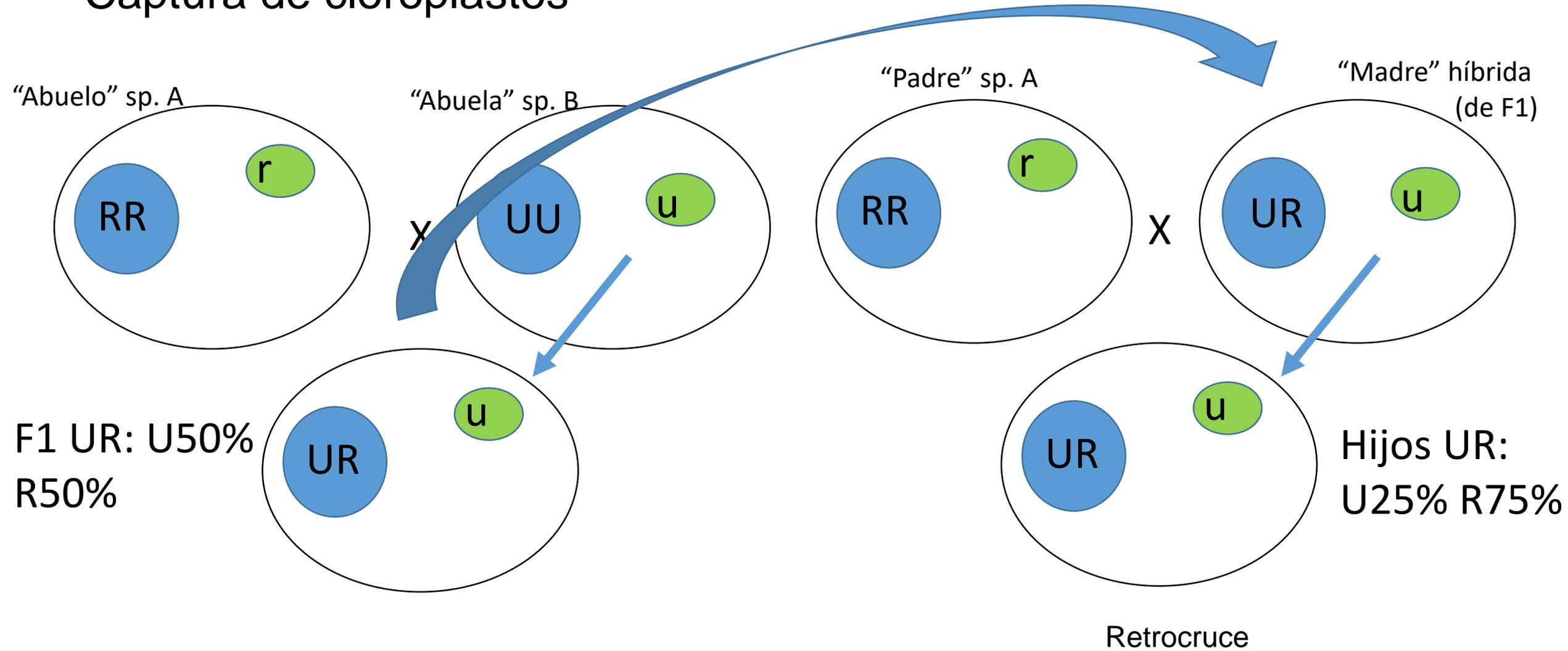
Otro ejemplo es la captura de cloroplastos



Plastidio es haploide y aunque no siempre, generalmente deriva de "madre"

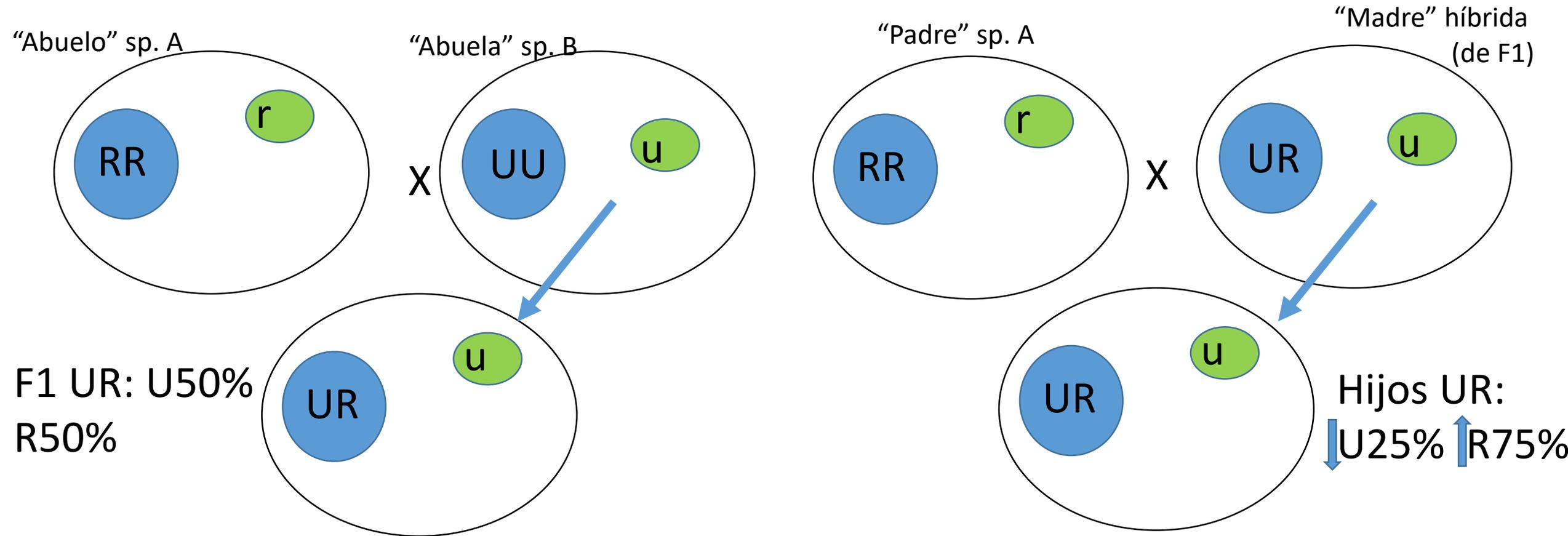
Introgresión asimétrica

Captura de cloroplastos



Introgresión asimétrica

Captura de cloroplastos



Si hay suficientes retrocruces eventualmente podríamos tener individuos con genoma nuclear de una especie y genoma de plastidio de otra lo que podría generar discordancia entre filogenias de organela vs de núcleo (o sea individuos 100% RR con plastoma u).

- Nota: La herencia de organelas con genoma (mitocondrias y plastidios) puede variar en diferentes grupos.
- En muchas angiospermas las organelas vienen de planta “madre” pero existen grupos en que pueden venir de “padre” o ser biparentales.

Hibridación transgresiva



Ocasionalmente los híbridos pueden presentar características fenotípicas **extremas** o **nuevas** que no estaban presentes en ninguna madre.



Esto puede permitir a los híbridos extenderse en nichos donde ningún padre está, o que por hibridación y posterior asimilación en una de las especies madre, poblaciones de esta adquieran caracteres adaptativos a nuevos ambientes.

¿Por qué la hibridación puede causar especiación?



Los organismos híbridos de F1 entre dos diploides, usualmente presentan diferentes grados de esterilidad.

El apareamiento de cromosomas en meiosis (para originar esporas) es irregular por problemas en el reconocimiento de cromosomas homólogos (en cada par hay uno de especie diferente).

Puede ser muy difícil o imposible que esporas (y eventualmente gametos) funcionales se formen.

¿Por qué la hibridación puede causar especiación?

Helianthus petiolaris



Helianthus deserticola



Helianthus anomalus



Helianthus annuus



Helianthus paradoxus



Sin embargo por azar, unas pocas esporas producidas podrían ser funcionalmente normales

Si los gametos (derivados de estas esporas) se conjugan con otro gameto adecuado (que permita tener pares homólogos en cigoto), se pueden originar descendientes fértiles (fenotípicamente como las especies madre, como la F1...o diferentes a las tres)

¿Por qué la hibridación puede causar especiación?

Talvez alguna(s) combinación(es) nueva de cromosomas en esporas/gametos les permita ser funcionales y originar nuevos individuos viables y fértiles (por ejemplo cromosomas 1,5 y 6 que vengan de especie “madre” y 2,3 y 4 de especie “padre”). Si gametos con esa combinación se encuentran, la nueva planta (con dos cromosomas 1,5 y 6 de sp. “madre” y dos cromosomas y 2,3 y 4 de “padre”) puede tener meiosis normales.

Como el nuevo cariotipo (1, 5 y 6 de sp. A y 2,3 y 4 de sp. B) es diferente al de ambas especies madre, la compatibilidad con ellas sería reducida, pero alta con otros híbridos con el mismo cariotipo.

Sin embargo los híbridos estables poducidos de esta forma (homoploidía: no existe cambio en No. de cromosomas) son, aparentemente raros (debido que su origen dependió mucho del azar).

¿Por qué la hibridación puede causar especiación?



Los ancestros de *Senecio squalidus* fueron traídos de Sicilia a RU en S. XVIII, y derivan de *S. aethnensis* y *S. chrysantemifolus*

Las especies madre hibridan y los híbridos son interfértiles con ambas en Sicilia.

Sin embargo, tras 300 años de aislamiento (efecto fundador+deriva+selección) en poblaciones introducidas a RU, las diferencias con las especies progenitoras son tales que a estos híbridos se les considera una sp diferente (y también del híbrido natural!)

¿Por qué la hibridación puede causar especiación?



Híbridos estériles pueden dar origen a individuos fértiles por poliploidía, lo elimina muchos de los problemas de apareamiento de cromosomas en meiosis.

Primula x kewensis es usualmente estéril, pero ocasionalmente puede producir descendientes fértiles, siendo estos tetraploides.

En este caso la mayor parte de la planta F1 puede ser diploide y pero con algunas inflorescencias tetraploides (errores en mitosis). Estas originaran esporas (y eventualmente gametos) diploides (y descendientes tetraploides)

Poliploidía ¿Cómo puede suceder?

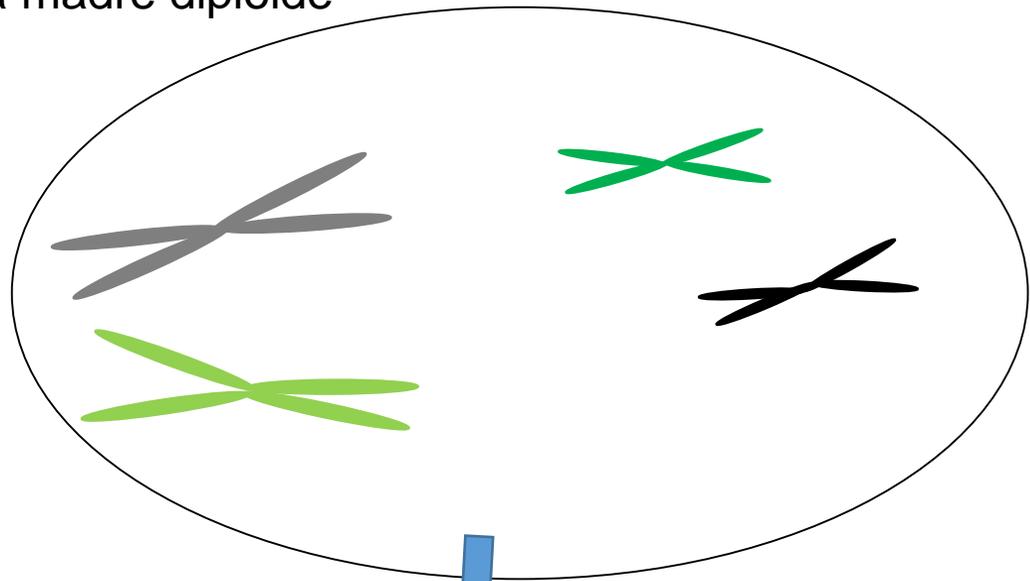
A nivel celular tras la separación de cromátidas hermanas, estas no migran y no sucede citoquinesis (en meiosis 1 puede suceder que las tétradas se separan pero no hay migración de homólogos)

Esto origina células con el doble de cromosomas, ya que cada crómátida ya separada se comporta como un cromosoma en la siguiente interfase.

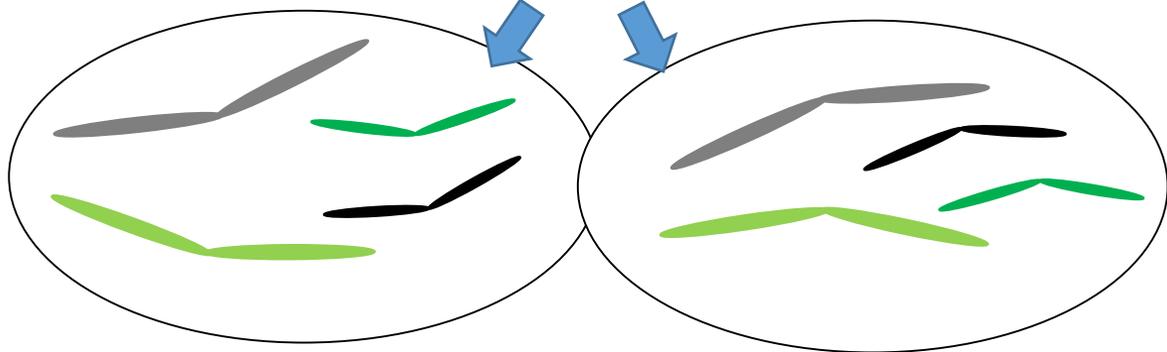
La duplicación puede ser somática en mitosis o involucrar esporas diploides (que originan gametófitos y gametos diploides) en meiosis.

La colchicina por ejemplo puede causar la formación de células poliploides, pero efectos similares pueden ser causados por muchas otras razones.

Célula madre diploide



Mitosis normal



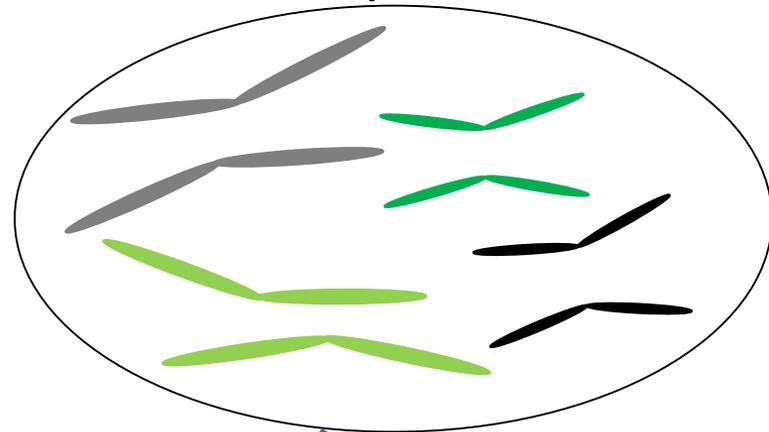
Células hijas diploides

Si la colchicina se degrada o elimina, la siguiente mitosis procede normalmente con la separación de cromátidas hermanas originando células tetraploides

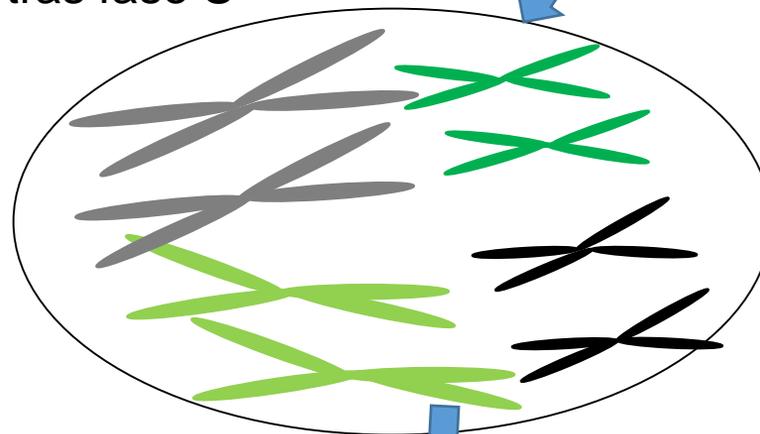
Tratamiento con colchicine afecta huso acromático



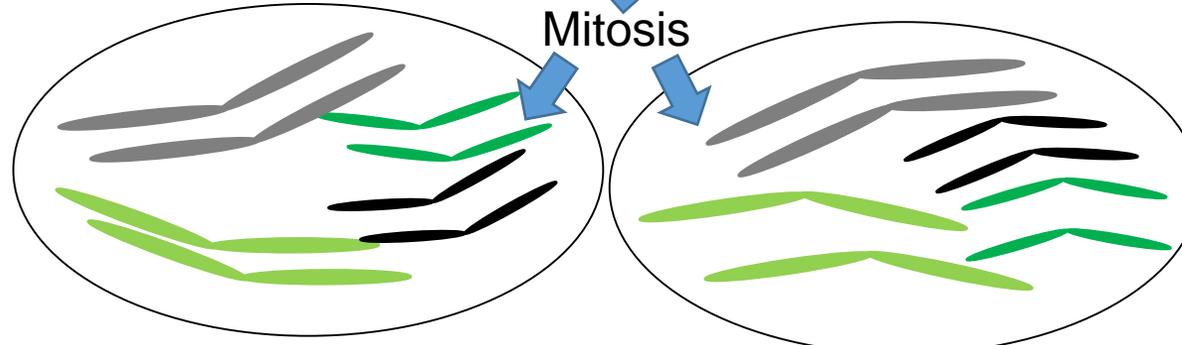
tetraploide después de "mitosis":
sin huso no hay citokineiss



Célula tras fase S



Mitosis



Poliploidía

Polyploidy

| Examples of Polyploid Plants | |
|------------------------------|---------|
| Name | Number |
| Common wheat | 6N = 42 |
| Tobacco | 4N = 48 |
| Potato | 4N = 48 |
| Banana | 3N = 27 |
| Boysenberry | 7N = 49 |
| Strawberry | 8N = 56 |

Many ferns are polyploid with chromosome number up to 400N



La ploidía puede implicar la multiplicación de un mismo set de cromosomas (de una sola especie) en una célula: Autopoliploidía, pero esta tiene un problema

-
-
-

Poliploidía

Polyploidy

| Examples of Polyploid Plants | |
|------------------------------|---------|
| Name | Number |
| Common wheat | 6N = 42 |
| Tobacco | 4N = 48 |
| Potato | 4N = 48 |
| Banana | 3N = 27 |
| Boysenberry | 7N = 49 |
| Strawberry | 8N = 56 |

Many ferns are polyploid with chromosome number up to 400N



Si se aparean más de dos cromosomas homólogos (en meiosis) se forman multivalentes, mientras que otros pueden quedar solitarios (univalentes).

El intercambio de material entre cromosomas se vuelve impredecible o irregular, las células hijas quedan imbalanceadas: con más o menos cromosomas de los necesarios.

Poliploidía

La multiplicación de varios sets de cromosomas (originarios de varias especies) en una célula se llama: Aloploidía y es producto de hibridación

El evento original de hibridación podría originar un “diploide” en el que no habría verdaderos cromosomas homólogos, y sería posiblemente altamente infértil.

No obstante la producción de unas pocas esporas diploides (no reducidas, es decir con los sets de cromosomas completos de ambas especies progenitoras) abre las puertas al desarrollo de gametos (diploides) funcionales y descendencia tetraploide pero fértil.

Poliploidía

Los aloploidos no presentan los problemas de fertilidad o meiosis de autopoliploides:

Los cromosomas de los sets de cada especie se aparean con mayor probabilidad con su homólogo (derivados de misma especie ancestral): hay reconocimiento mutuo (cuando la ploidía es par (4, 6, 8), si fuera impar (3, 5, 7) hay más problemas ya que puede haber más multi o univalentes)

Debido a estas razones la alopoliploidía (par) es más común que la autopoliploidía.

Adicionalmente, por diferencias en tipo y número de cromosomas, retrocruces con especies parentales serían menos efectivos y ventajosos, lo que favorecería el aislamiento reproductivo de los aliploidos de las especies ancestrales.

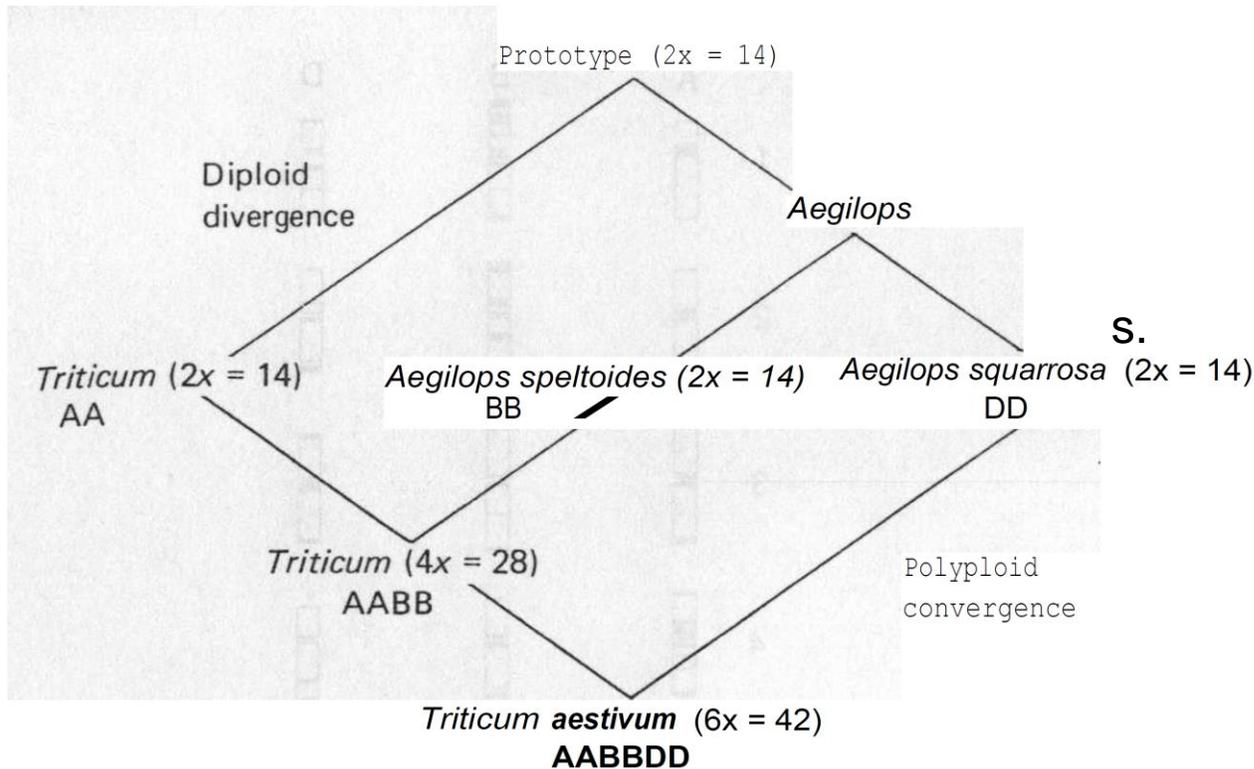
Poliploidía

Los procesos de hibridación y poliploidía de un linaje pueden ser complejos y difíciles de elucidar.

Sigue habiendo cierto nivel de especulación aún en grupos bien conocidos.

Puede ser que en el proceso de hibridación hubiera involucradas especies extintas, reacomodo de ADN etc

En el caso del trigo (hexaploide, con genomas de al menos tres ancestros), tenemos una idea bastante precisa de los ancestros de los genomas A (*Triticum* sp.) y D (*Aegilops squarrosa*), pero las afinidades del B son controversiales.



Riley, 1965

Poliploidía



Mentzelia mollis



Mentzelia mollis y *M. packardiae* están restringidas a desiertos del NW de USA. La primera es alotetraploide la segunda alooctaploide.

M. packardiae deriva de *M. mollis* y de un ancestro extinto y ha sufrido introgresión con otras especies de su clado.

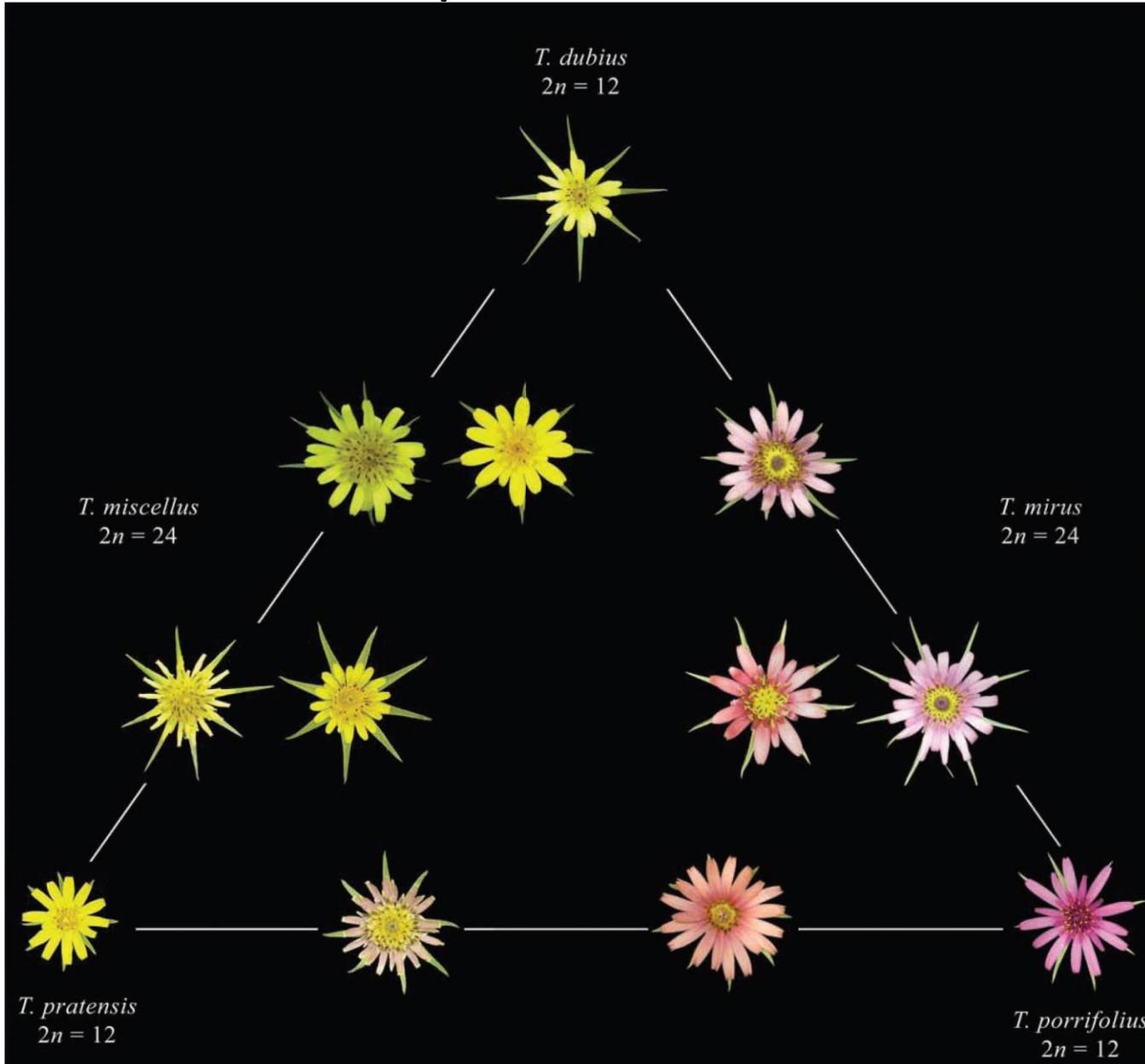


Mentzelia packardiae



Ambas especies se han adaptado a condiciones ecológicas diferentes a otras *Mentzelias* del clado y con activa participación introgresiva.

Poliploidía

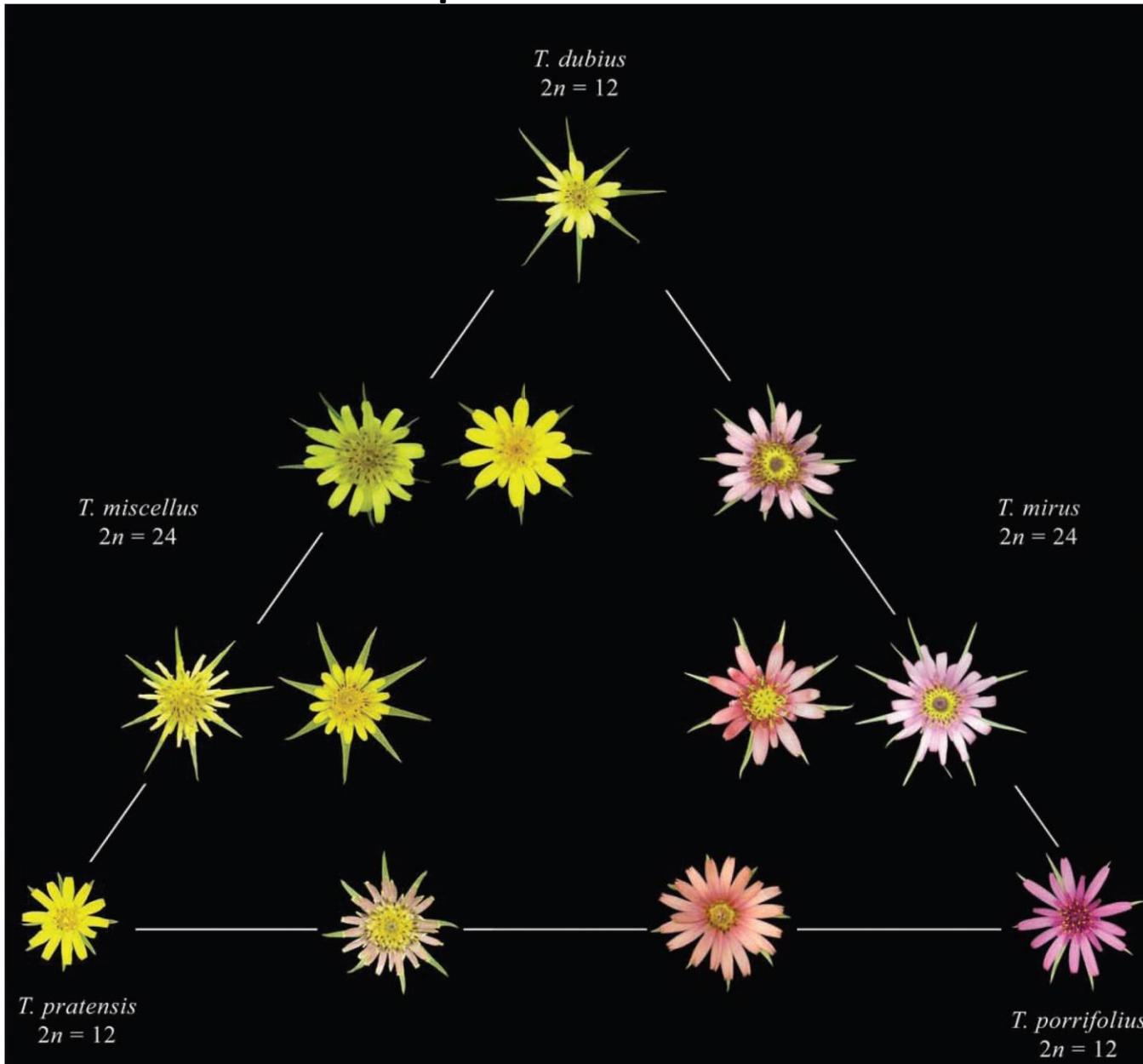


Los híbridos entre dos especies pueden originarse en varios momentos y en varios lugares independientemente.

Tragopogon, género introducido a NA. Especies ancestrales diploides (esquinas). Híbridos F1 usualmente diploides y estériles.

No obstante algunos híbridos son tetraploides y fértiles. Estos se encontraron originalmente en 4 localidades distintas.

Poliploidía



Diferencias morfológicas y aislamiento genético los híbridos tetraploides se consideran especies diferentes.

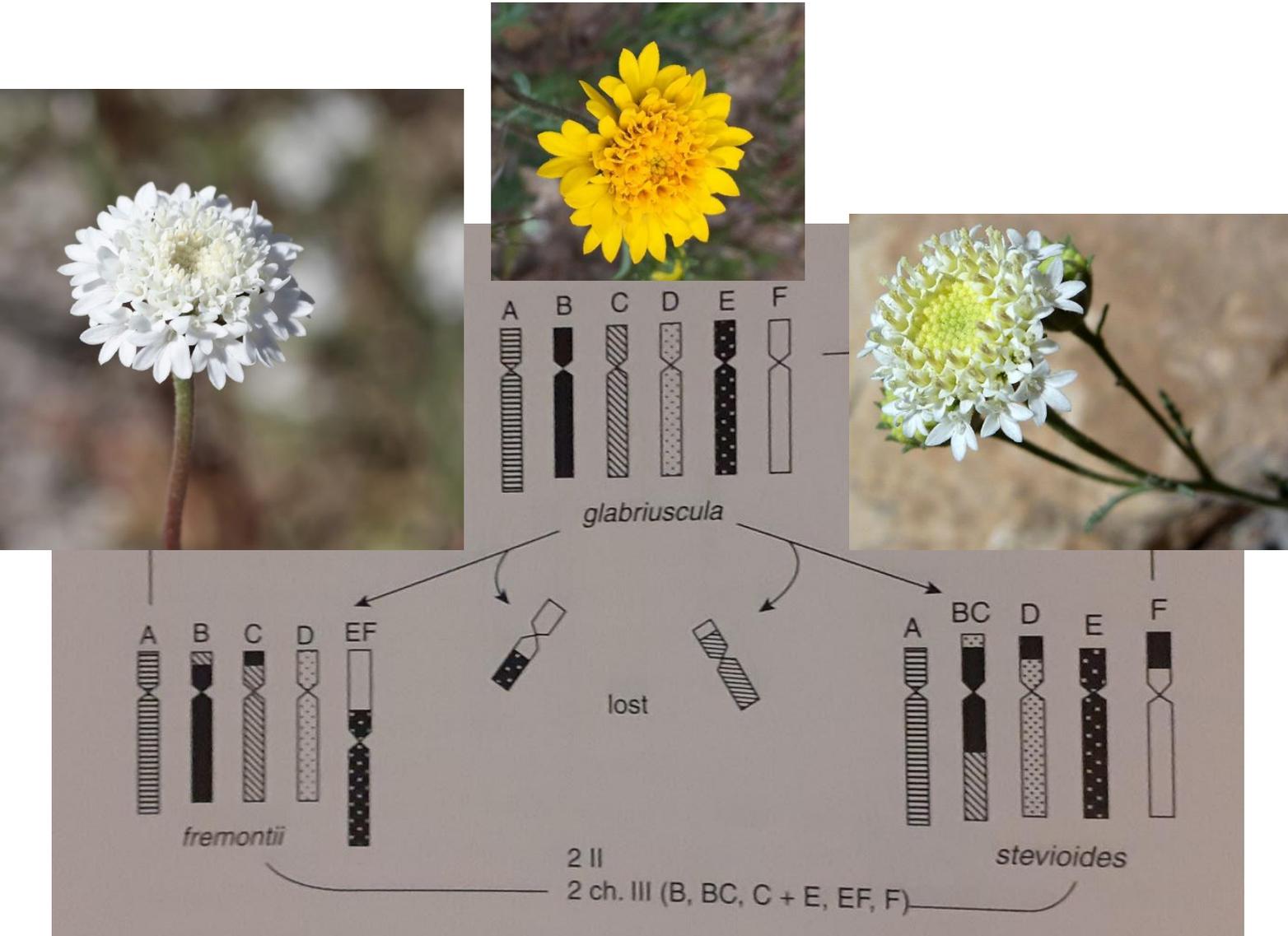
T. mirus: 12 orígenes independientes.

T. miscellus: 2-21!

Varios orígenes podría ser común en aloploidos.

No solo eso: ¡especies ancestrales fueron introducidas a inicios de S. XX, por lo que especiación se dio en 3-4 décadas!

Cambio en el número de cromosomas



Los cambios en el número de cromosomas (especialmente la reducción) pueden tener efectos deletéreos.

No obstante varios mecanismos pueden provocar cambio en el número de cromosomas, sin que cambie (mucho) la cantidad de material genético (mismos genes, diferentes cromosomas)

Proceso hipotético de translocación y pérdida de segmentos cromosómicos en *Chaenactis* de Khyos, 1965.

Volviendo al concepto de especie

- ¿Lograremos tener un concepto único y definitivo de especie?
- Hay biólogos que así lo creen, otros creen que no.
- El mundo natural es muy complejo, los humanos tenemos limitaciones cognitivas y las especies se han definido en varias esferas diferentes.
- Tal vez se debería aceptar una pluralidad de conceptos legítimos que se ajusten a diferentes grupos.

Volviendo al concepto de especie

- Se ha vuelto costumbre y es casi universalmente aceptado definir (o redefinir) grupos taxonómicos como clados (entes estrictamente monofiléticos).
- ¿Aplicaría esto a nivel de especie sabiendo el patron reticulado de evolución que pudo haber originado a muchas de estas? ¿que pasa si consideramos que hay más de una población ancestral como en muchos híbridos?