

GENETICA DE POBLACIONES EN EL TROPICO AMERICANO XXIV. CRITICAS A LA TEORIA SINTETICA: ¿AISLAMIENTO REPRODUCTIVO, GRADUAL O ABRUPTO?

Por H. F. Hoenigsberg

Instituto de Genética, Universidad de los Andes,
Bogotá, D. E., Colombia.

Una de las más importantes premisas para aceptar el agua bautismal de la logia neo-darwinista es admitir que el *aislamiento* sexual resulta como un subproducto de adaptación. La teoría *sintética* de los años 30 y 40 de Dobzhansky, Simpson, Mayr y Huxley, entre los más salientes defensores, advierte que las divergencias entre las poblaciones son resultado de la acumulación de mutaciones puntuales que por selección producen adaptación secuencial y gradual a la circunstancia local y que eventualmente la distancia (= separa) selectivamente de sus ancestros, i.e., para evitar intercruzamientos menos adaptativos. Cuando el aislamiento no está acabado entonces se pondría en marcha la selección para perfeccionar el mecanismo de aislamiento (Dobzhansky, 1951). Este tipo de aislamiento presupone que las poblaciones de una misma especie son entidades demográficamente grandes y que entre ellos hay libre flujo de genes y gran homeóstasis genética que darían a la especie su congruencia en un sólido encaje de poblaciones (Mayr, 1942, 1967, 1970). Los *demos* como respuestas locales y las poblaciones no tienen para la teoría sintética ningún papel evolutivo fuera de ser pasivos instrumentos que proveen con el material de cambio gradual que va a llevar a la especie su *momentum* de cambio secuencial hacia las categorías taxonómicas mayores. La única diferencia con la teoría darwinista radica en que ésta última estima implícitamente que la espe-

ciación puede ser prevalentemente simpátrica mientras que Mayr sugirió (Mayr, 1942, 1963) que tendría que ser alopátrica. Hasta aquí llega el desafío de la teoría sintética puesto que en el papel de selección y adaptación graduales extrapolando desde la población hasta las más incluyentes categorías, la posición sintética rescata los más importantes valores del darwinismo. Sin embargo, Mayr vuelve a desafiar el establecimiento darwiniano proponiendo que pequeños grupos de fundadores son promotores de altas tasas de cambio morfológico en virtud de la 'revolución genética' que a veces su condición de pequeño muestreo del genoma le confiere. Parecería como si la estadística de la variabilidad local viniera a ayudar a la homoselección local (= predominio del mono-morfismo). Sin embargo, los nuevos modelos de genética cuantitativa ponen en tela de juicio tanto la supuesta cohesión por migración como el efecto fundador: pueden haber alternativas basadas en altas tasas de mutaciones poligénicas espontáneas capaces de inyectar (en el aislado y pequeño *demo*) rápida divergencia (Lande, 1976, 1979a, 1979b y 1980).

En los primeros años, la teoría alopátrica y la producción de revoluciones genéticas en la periferia de la distribución indudablemente dio nuevos vientos de renovación a la ortodoxia darwiniana. Sin embargo, Mayr también aceptó que el aislamiento sexual fuese en realidad resultado secundario de la misma adaptación local y rechazó cualquier explicación casuística - estocástica como la propuesta en los 40 por H. J. Muller para la emergencia del distanciamiento sexual. La teoría sintética del neodar-

* Este artículo lo dedico a los aniversarios de las desapariciones de mis admirados profesores H.J. MULLER, TH. DOBZHANSKY y S. WRIGHT.

winismo de hoy al aferrarse al gradualismo invoca el modelo de *Biston betularia* y de *Cepaea memoralis* de Caín y otros, sobre el fenómeno de melanismo industrial en Lepidoptera, los efectos de área de *Cepaea* y los ecogenéticos de Dubinin en *Drosophila melanogaster* como ejemplos de típica adaptabilidad por sustituciones alélicas. En esencia se presenta a la teoría neodarwiniana enclaustrada en los 3 grandes principios gradualistas desde los cuales supuestamente se puede visualizar la especiación:

(1) Que los cambios producidos sexualmente tienen que ser acumulativos para que puedan dar efectos adaptativos y de especiación,

(2) que aunque la mecánica del proceso de especiación puede ser más rápida de lo anteriormente imaginado (en vista de que, el efecto fundador y posiblemente de deriva de la población local diferenciada actúa dentro de una agrupación genética más amplia) la especiación tiene que resultar de procesos esencialmente acumulativos generados por selección en muchas generaciones,

(3) que los mecanismos de aislamiento sexual gradualmente acumulados alopátricamente puedan perfeccionarse en zonas de contacto dando lugar a especiación parapatrica (Mayr, 1970).

Con una teoría sintética tan precisa y tan notoriamente autoritaria no es de extrañarse que se haya desarrollado una visión singular de cladismo (= separación de linajes) que altera como dice el mismo Mayr (Mayr, 1974) el significado de filogenia, relaciones, monofilia, etc., al verlos solamente en términos de linajes. Los cladistas radicalizados con la ecuación gradualista proyectada desde la población hasta las más altas categorías insisten en que la especiación es divergencia (dicotomía). Además, los sistemas de jerarquización aceptados en la clasificación cladística transformada son imprácticos e irracionales por la automatización implícita que presuponen. En pocas palabras y para involucrar las críticas al artículo de Mayr (Nelson, 1974; Rosen, 1974; Hennig, 1975) parecería como si los cladistas en su afán cladográfico (= ramas de separación entre taxa) no hubieran reflexionado sobre la dificultad en la decisión de características derivadas o primitivas y en la discriminación entre evolución paralela o convergente, con un toque final de desconocimiento de cambios anagenéticos (= transformación de especies con tasas evolutivas diferentes).

A mí me parece que las críticas de Mayr a los cladistas transformados son válidas si se tiene en cuenta que la definición inicial de "clade" sugerida por Huxley (1957) atiende al delimitar unidades monofiléticas y por lo tanto desde ese ángulo no sería sino un método de la sistemática para caracterizar (o delimitar) una jerarquía de grupos. Por el contrario el desarrollo de la teoría cladística, desde el libro de Hennig (1966, 1979, 2da. ed.), ha sido no-evolutivo. Me parece que se ha desarrollado como si la mayor parte del esquema evolutivo fuese innecesario y por lo tanto que pudiera ser eliminado. En el libro de Hennig se refleja la posición del

cladismo tradicional de los años cincuenta, o sea, la especiación, los cambios anagenéticos, el paralelismo, la parentela común, etc. La sintomatología del cambio conceptual con respecto a la transformación cladística está en la importancia que se le da a los nudos en los cladogramas. En el libro de Hennig los nudos representan especies ancestrales mientras que para la "cladística transformada" esa premisa es innecesaria porque implica, según Platnick (Platnick, 1980), dependencia a la teoría evolucionística. En realidad lo que se desea ahora es menos trascendental, pero más efectivo si se quiere. En la cladística transformada, y por eso se merece la crítica de Mayr (l.c., 1974), a lo que se aspira es a ir descubriendo el patrón de agrupaciones y de las jerarquías de tales agrupaciones y las características de grupos. Precisamente por este tecnicismo metodológico no tiene interés en desentrañar filogenias. Mientras para los evolucionistas las agrupaciones sugieren o expresan adaptaciones (Van Valen, 1978), ¿para los "cladistas transformados" no! El sólo hecho de que los no-grupos (grupos no caracterizables) como peces y reptiles tengan características que les merecerían diferentes agrupaciones (= campos) como resultaría en el hecho de que algunos reptiles vayan con pájaros y otros con mamíferos es suficiente para quitarlos de donde están y para colocarlos en lugares que reflejen sus características de grupos. El análisis de la distribución de las características conduce al reconocimiento de las jerarquías de grupos que pueden ser representadas por cladogramas o clasificaciones que expresen la localización parsimoniosa, o sea la explicación más racional de tal distribución.

Sin embargo, no creemos que se pueda seguir sosteniendo que sin la anagénesis no puede haber un estudio serio sobre las jerarquías como pretenden algunos genetistas de poblaciones (Ayala, 1976). Nos parece que por el lado de la genética de poblaciones con la mentalidad de que toda morfología debe tener una explicación adaptativa, no se puede llegar a comprender porque las otras categorías taxonómicas no tienen por qué tener explicaciones de graduales transformaciones anagenéticas. La explicación macroevolutiva puede ser esencialmente cladística.

EL PARADIGMA DE LA SINTESIS

Mientras Darwin consideró que las subespecies que acumulan divergencia gradual son el principal factor para originar nuevas taxas, el neo-darwinismo aunque admitiendo la variación geográfica adaptativa introdujo una tarea precisa a toda sustitución alélica: el que al ser dirigida por selección natural está irremediamente soldada al proceso de especiación (¿ sea que se realice o no!).

Aunque muy probablemente muchas especies se han originado por medio de acumulaciones graduales de mutaciones puntuales a lo largo de una serie de variaciones geográficas que marchan al tambor de selección natural porque reflejan dife-

rencias adaptativas, sin embargo parece como si otras tantas especies puedan haberse formado por fuera de este esquema gradualístico-selectivo.

El paradigma sintético es que la especiación no es sino una extensión de la microevolución de las variantes de la población local y que por lo tanto la presencia de barreras sexuales no es sino una respuesta de la misma selección y que por lo tanto es un resultado adaptativo no-primario. Lo que se está viendo en muchos estudios sobre aislamiento reproductivo que analizan desde los primeros elementos del cortejo sexual hasta la cópula en sus manifestaciones simpátricas, es que tales elementos del aislamiento reproductivo pueden ser no adaptativos y de aparición primaria. Estamos conscientes de que esta posición no-adaptativa implica una rotura con la teoría sintética aunque de ninguna manera como el darwinismo, dado que se reconoce la validez de la selección natural como la fuerza directriz de los cambios, la fuerza evolutiva que da sentido adaptativo a los cambios azarosos que se presentan en las poblaciones. Sin embargo, se admite que algunos cambios primarios, aún cromosómicos, tengan posibilidades a distintos niveles de iniciar aislamientos reproductivos funcionales.

La selección natural en su significado adaptativo es un agente, que para la teoría sintética, está siempre presente en todo cambio del fenotipo. Al surgir de la población según la "síntesis", y extenderse por toda la especie hacia los géneros, familias, etc., está acrecentando su acción en tal forma que las categorías transpecíficas tendrían que señalar en su parentela genética las huellas de ese gradualismo microevolutivo que se inició en las poblaciones. Esa predicción del gradualismo requiere que se admita que lo que fue respuesta adaptativa local tenga sensatez fisiológica entre individuos de especies, géneros, etc., diferentes que ya no ocupan los hábitáculos que originalmente dieran valor selectivo a los portadores de aquellos genes seleccionados. Nos parece que mientras esa homología genético-ecológica es admisible para especies hermanas que todavía utilizan buena parte del hábitáculo inicial que obligó al parámetro selectivo a propiciar el cambio a través de los aumentos en frecuencias, no se puede admitir que suceda sino en forma muy transitoria para las especies que se han mantenido en ambientes relativamente semejantes. Con los nuevos desafíos ambientales, las poblaciones, aún de una misma especie, pueden iniciar procesos de divergencias que no sean tan graduales y que propongan cambios abruptos que destaquen tales diferencias por medio de arreglos cromosómicos. Estos serían cambios estructurales que no tendrían que esperar divergencias acumuladas puntualmente.

Cuando al gradualismo sintético se le añade como un parche indispensable la especiación alopatrica, se aumenta aún más el rol que se atribuye al papel que la selección debe tener en la construcción de todo aislamiento reproductivo porque teóricamente se obliga a pensar en un sólo tipo de especiación a partir de las poblaciones. Por otra parte, se

le niega a la selección en las poblaciones simpátricas cualquier papel que conduzca a la especiación, puesto que la necesaria introgresión (cruzamiento con la línea original) diluye todo tentativo de aislamiento inicial. Al mismo tiempo se enseña que en la población local están los ingredientes para una posible divergencia genética pero rápidamente se advierte que ese potencial de cambio no puede manifestarse sino teniendo en cuenta a toda la especie, que sería la única unidad taxonómica con capacidad anagenésica y eventualmente con capacidad de proponer separaciones cladísticas. Esta contradicción puede resolverse para la especiación y para las categorías taxonómicas mayores admitiendo que la evolución del aislamiento reproductivo se da en la población local y que el punto al cual va dirigida la fuerza selectiva no es todo el encaje de la especie sino la población. En este punto también nos distanciamos de la teoría sintética.

La ortodoxia alopatrica ve a la especie como una agrupación con coherencia total. Aunque a veces admite que la *panmixia* es hasta relativa como fuerza cohesionante insiste en que las migraciones constantes producen una homogeneización efectiva en la parte central de la distribución en donde presumiblemente no pueden darse discontinuidades poblacionales. La verdad para los que hemos tenido la fortuna de trabajar en el neotrópico americano es que la parte central de una distribución como la de *Drosophila willistoni* (Spassky et al., 1971) no posee un solo sistema ecológico que pueda suscitar la tremenda homogeneización que pide a gritos la teoría sintética en su pretensión excluyente de alopatría. Lo que vemos es una infinidad de nichos y de subnichos que tienen y producen adaptaciones darwinianas locales con sus sucedáneos de separatismo. De tal manera que, esperar que haya esa homogeneización dentro de una unidad que sólo pueda dar discontinuidad genética funcionalmente importante cuando la distancia geográfica impone barreras, es francamente irrealista y separado de los datos que nos da la observación de la naturaleza. A pesar de que White (1978) no lo formula tajantemente como nosotros presenta datos en este sentido. Muchos evolucionistas hemos insistido (Hoenigsberg et al., 1973d; Ehrlich y Raven, 1969) en que el flujo genético es muy débil para sobreponerse a la selección y a otros procesos dentro de los demos. Se nos antoja que con flujos migratorios débiles como los encontrados entre Sochagota y Torobarroso, Chia, Santillana en *Drosophila pseudoobscura* del altiplano cundiboyacense se pueden iniciar procesos intrínsecos a la historia natural del deme, como competencia larval diferencial que pueden producir procesos irreversibles de especiación. Además, hoy por hoy, existen razones de selección estabilizante que son mejores homogeneizadores genéticos de las poblaciones que las mismas migraciones (Lande, 1980). Pero en términos de unidades de varianza genética aditiva, las tasas de mutaciones espontáneas pueden por sí solas mantener la variación heredable que se observa en las poblaciones locales, aun en las características

que están sometidas a fuerte selección estabilizante (Lande, 1976 y Falconer, 1960).

Con lo anterior estamos proponiendo que quizá la mayoría de los *demos* tienen la necesaria independencia para un potencial de especiación local.

La gran objeción que se ha dado a la especiación simpátrica ha sido la presunta homogeneización que da la migración. Pero si los *demos* pueden ser independientes y suficientemente aislados en todo lo largo de la distribución geográfica no hay cabida para la especiación simpátrica ni importancia para seguir hablando de la alopatría. Los genes de la estructura démica local serían relativamente independientes entre sí aunque geográficamente en simpatria y funcionarían por su independencia como los islotes periféricos de la teoría alopatría (vea Hoenigsberg et al., 1983a). Conviene decir que el mismo Hoenigsberg et al. (1983b) sugiere que en la periferia de la distribución de *Drosophila willistoni* se dan las condiciones para la teoría de marginalidad de Mayr (1963). Lo que sucede es que esos bolsillos poblacionales se dan constantemente a lo largo de la distribución y contrariamente a lo que se suponía son comunes en la distribución geográfica de esa especie y de otras como en la *Drosophila paulistorum* Macarena y en Colombia en general (Hoenigsberg, Castro y Sanabria, 1973d). Esta objeción a la teoría sintética en general no quiere decir que se niegue la existencia de grandes extensiones poblacionales que puedan considerarse con las características centrales que Carson (1955a, b; 1956; 1959) llama heteroseleccionantes (= predominio de polimorfismo), lo que se está diciendo y se volverá a repetir es que la frecuencia de la situación démica es tal que obliga a descartar la terminología de especiación simpátrica vs. alopatría como relevantes para la explicación genética del proceso.

AISLAMIENTOS

A medida que se estudian las especies en sus condiciones naturales se van descubriendo mecanismos de incipiente aislamiento que a veces pueden llegar a ser lo suficientemente eficaces como para iniciar divergencias *in loco* que lógicamente pueden conducir a especiación. La no distinción morfológica (= especies siblings) entre *Grillus pennsylvanicus* y *Grillus velvetis* no sirve para suponer que por lo menos se distinguen por sus gritos cortejales puesto que parecen poseer los mismos elementos y cantos nupciales. Los grillos, que se han distinguido alopatricamente por sus cariotipos y por sus especializaciones estacionales como *Grillus firmus* (este de U.S.A.), *Grillus bermudiensis* (Bermuda), *Grillus campestris* (Europa) han tenido las mismas características cortejales y las separaciones geográficas no han servido para producir las barreras etológicas esperadas. Esto sugiere que no se puede pretender un mecanismo de aislamiento universal como el de Dobzhansky (1951) por razones de especulación teórica. Según Dobzhansky y otros propulsores de la teoría sintética, si los productos de hibridización

son eliminados por selección natural debe surgir una selección para el aislamiento etológico entre las dos formas. Esta selección etológica presumiblemente disminuiría y hasta eliminaría pérdidas gaméticas que luego permitirían que las poblaciones diferenciadas por selección puedan reencontrarse simpátricamente. Sin embargo, este inminente aislamiento etológico no es un *sine-qua-non* para el proceso de especiación puesto que en grillos y sapos se conocen buenas especies que han aparentemente conservado sus voces nupciales ancestrales a pesar de haberse constituido en buenas especies cariotípicas, aunque no morfológicas. O sea, que cuando hay otros factores, como los citogenéticos o los que pertenecen a estrategias de historia natural convenientes para la explotación del nicho local, el aislamiento etológico no tiene por qué jugar un papel primordial como pretende la ortodoxia sintética (Brncic, Nair y Wheeler, 1971). La gran diversidad cariotípica de esas especies parece indicar que los arreglos estructurales son más importantes en la iniciación de la especiación. La justificación para que se piense que los mecanismos comportamentales son los agentes primordiales de la especiación está en que al descubrir mecanismos de aislamiento como los que han surgido por rituales especiales de cortejo sexual, o por sonidos identificables, o por feromonas, etc., el entusiasmo momentáneo llevó a crear frases tremendistas que ya tenían un marco teórico reivindicatorio. De ahí que se haya atribuido a estas expresiones de divergencias, cualidades de agentes primarios de especiación. Los mecanismos de aislamiento reproductivo que han podido haber servido en algunos casos como iniciadores de separaciones genéticas entre poblaciones no tienen por qué ser los únicos ni los primordiales para todas las especies. En algunas especies otros factores no reproductivos (ciclos estacionales diferentes, duración diferencial de los estadios larvales, pupales y de adultos, etc.), pueden dar lugar, según la situación del demo y de su potencial genético y/o cariotípico de respuesta al desafío local, a las separaciones determinantes de la especiación. Si la separación etológica fuese la determinante, la *Drosophila pseudoobscura*, llamada incorrectamente bogotana, debería poseer un aislamiento comportamental de las *Drosophilas pseudoobscuras* de Norteamérica en vista de que ya tiene una incipiente barrera sexual (Dobzhansky, 1975a); en efecto no posee esa esperada diferenciación etológica (Hoenigsberg, 1970 resultados no publicados). En este sentido tampoco nos sirve mucho el conocer la "distancia genética" por alelos alozímicos. Cuando se han hecho para *Drosophila willistoni* la subespecie o semi-especie *quechua* nos da una distancia de 0.20 a pesar de que parece no tener aislamiento etológico con las otras *Drosophila willistoni* del subcontinente suramericano.

En biología tenemos ejemplo para todo. También hay casos como entre las hylas (*Hyla regilla* y *Hyla californiae*) en las cuales, aun cuando se encuentran en simpatria no se producen los refuer-

zos esperados (de cantos nupciales diferenciados) de aislamiento (Ball y Jameson, 1966).

Los datos con las feromonas nos hacen reflexionar sobre la posibilidad de la especiación simpátrica. Nadie puede negar que una diferencia en un gen estructural puede hacer variar la transcripción y cambiar el mecanismo traduccional hasta hacer cambiar la fórmula química de una feromona. Y si el mecanismo molecular propuesto arriba no fuera posible en un determinado momento podría surgir uno de una mutación de un regulador de un sistema operón como el del triptofano o el de lactosa que hiciera un cambio transcripcional permanente. En fin, lo que queremos decir es que cuando la efectividad de un mecanismo de aislamiento depende de un pequeño cambio brusco (como el que ocasiona una mutación) se puede iniciar, si las condiciones de la población local lo permiten, la especiación simpátrica. La diferencia en la feromona femenina del escarabajo *Trogoderma inclusum* y del *Trogoderma glabrum* es que el 14 - metil - 8 - hexadecen - ol - es *cis* en la primera y *trans* en la segunda especie. En general las feromonas sexuales de *Trogoderma* parecen tener una baja acción entre las buenas especies del género aunque sí parecen ser muy específicas entre los géneros.

Los miembros de las especies de los escarabajos *Ips* usualmente viven alopátricamente aunque hay grupos de especies con poblaciones simpátricas o casi simpátricas. Además, las poblaciones de especies diferentes frecuentemente aparecen simpátricas. Entre los diez grupos de especies *Ips* se han encontrado tres feromonas sexuales: (1) *cis* - verbenol, (2) 2-metil - 6 metilene - 7 octan - 4 - ol (= ipsenol), y (3) el 2 - metil - 6 - metilene - 2, 7 - octadien - 4 - ol (ipsdienol). Las especies que pertenecen a un mismo grupo específico tienen mucha atracción mutua. En cambio las especies que pertenecen a grupos diferentes no tienen mucha atracción recíproca. Las especies que no poseen reacciones interespecíficas pueden hasta compartir varias feromonas, sin embargo, el "bouquet" total es diferente. Después de un detallado análisis Hedden, Vite y Mori (1976) concluyen que por lo menos en el género *Ips* es muy improbable que los mecanismos responsables por el aislamiento reproductivo estén determinados por la especificidad de las feromonas y que más bien se deba buscar en las diferencias de las preferencias habitaculares dentro de los árboles que habitan, tales como especificidad de apareamiento y en refuerzos provenientes de incompatibilidad anatómica entre los genitales.

Sin embargo, tampoco estos datos sobre la falta de especificidad feromónica en escarabajos pueden usarse para hacer generalizaciones, tipo teoría sintética, porque mientras no sirven para mantener la integridad de las especies del género *Ips* sí sirven para los Lepidópteros. Las especies de mariposas que son hermanas (= siblings), semiespecies o razas difieren en un conjunto feromónico principal que es sin duda el disparador principal del aislamiento.

Los machos de las especies de polilla, *Bryotropha similis* y *Bryotropha* sp., que viven simpátricamente son igualmente atraídos, el primero por la forma *cis* del 9 - tetradecenil acetato y el segundo por la *trans*. Sin embargo, cuando se mezclan los dos isómeros no sirven como compuestos atrayentes, parece que cada uno sirve como repelente para la otra especie. En fin, hay otros ejemplos que muestran que las feromonas son buenos compuestos químicos para el aislamiento sexual que pudo, por la naturaleza apenas ligeramente diferente a estas moléculas, surgir simpátricamente de un cambio brusco (= mutacional) o por lo menos no es necesario suponer una gradual transformación por acumulación selectiva de alelos diferentes.

Cuando la separación surge por pleiotropía, a veces abrupta a veces gradualmente, las poblaciones divergen; aunque tales divergencias pueden ser transitorias cuando la introgresión de Anderson (1949) es alta. En las plantas, como lo señalara Anderson, un importante flujo de genes puede revertir por hibridización hacia los orígenes especialmente entre plantas que han sido objeto de manipulación humana. Sin embargo, nosotros (Hoenigsberg y Castro, 1977 no publicado; Castro, 1973 Tesis de Magister) hemos encontrado en *Drosophila paulistorum* Andina y Transicional (¿subespecie o semi-especie?) que en cuatro ocasiones habían erigido barreras cortejales lo suficientemente altas como para mostrar X^2 significativamente homogámicos entre demes separados por un río afluente del Amazonas, perder ese parcialmente construido aislamiento incipiente con unas 10 generaciones de introgresión entre los demes anteriormente separados por el río que luego se redujo a una simple quebrada. Por lo tanto, la introgresión puede ser un importante factor en la evolución de las especies tanto de plantas como de insectos.

CRITICAS A LA TEORIA SINTETICA

Al principio de este mismo artículo se enunciaron las propuestas que se hicieron al darwinismo en los años cuarenta para darle la necesaria solidez de fundamentado establecimiento que requería para su prueba con el tiempo. Lo que se añadió al darwinismo fueron elementos de gran solidez conceptual como si el darwinismo fuera una teoría física (vea el paradigma de la síntesis en este artículo). Uno de estos elementos conceptuales de gran solidez fue, "el que las especies para ramificarse tienen que estar separadas geográficamente", otro aún más difícil de quebrar fue, "el que solamente por acumulación de cambios genéticos graduales pueden construirse los factores que contribuyen al aislamiento sexual", otro, más aún definitivo fue, "el que solamente por selección se podrían construir barreras de aislamiento", otro elemento sólido fue "que el aislamiento reproductivo es consecuencia secundaria del esfuerzo adaptativo y que no puede ser un resultado primario de selección". Además, vino nuevamente Mayr con otro (Mayr, 1970) elemento conceptual que asume la existencia

de especiación parapátrica que dice "que los mecanismos de aislamiento sexual gradualmente acumulados alopátricamente pueden perfeccionarse en zonas de contacto secundario dando lugar a especiación parapátrica". Los datos que hemos traído a consideración del lector constituyen un desafío a los más admirados elementos de la teoría sintética que a pesar de que son elementos que deberían constituirse en alternativas a la teoría sintética de especiación no han logrado sino sacudir el sólido edificio. Podemos resumir esta serie de datos en 5 o 6 puntos: (1) según la ortodoxia sintética las especies son una unidad fuertemente integrada por constantes migraciones que la hacen prácticamente panmíctica. Y esta visión de sólida unidad le da una misión monolíticamente mesiánica; la de ser la única con capacidad de especiación. La creencia de la teoría sintética del neo-darwinismo es que la especie está lo suficientemente homogeneizada con el continuo flujo de genes que debe tratarse como único objeto poblacional de la selección. Dado que la distribución geográfica presupone por simple observación una posición central y otra periférica, la teoría atribuye a la central la homogeneización en donde se acumulan divergencias de otras geográficamente separadas y a la periferia la precondition para la especiación. Sin embargo, los datos ya presentados nos muestran entre otras cosas que el encaje poblacional de la especie no es tan fuertemente consolidado; sino más bien que a lo largo de las distribuciones, aún simpátricamente, se producen discontinuidades que hacen surgir aislamiento sexual entre semiespecies. Además hay muchos evolucionistas que creemos que a menudo el tal flujo genético es débil en ciertos márgenes o aún en partes extensas de la distribución por ejemplo en *Drosophila paulistorum* entre el Tolima y Caquetá (Castro, 1973, Tesis de Magister) o entre las poblaciones politípicas de *Heliconius erato* y de *Heliconius melpomene* en Colombia (Turner, 1971 en homenaje a E. B. Ford). La debilidad de la unidad hace posible y perfectamente legítimo que la selección dentro del demo y la presencia de otros factores intrínsecos locales puedan actuar independientemente de los designios de toda la especie. La selección o los procesos no-determinísticos de la evolución local pueden darse a pesar de que de vez en cuando se presentan migraciones distantes (Jones et al., 1981). Lo único que habría que suponer para que esto se verifique es que los procesos reproductivos de aislamiento puedan construirse rápida y primariamente sin el *sine qua non* de la adaptabilidad de la teoría sintética. Por lo tanto, el modelo de una población central genéticamente homogeneizada que previene la diferenciación local y que requiere de sus periferias para ensayar brotes de especiación puede no ser válido puesto que los demos pueden de hecho poseer la necesaria independencia para llevar a cabo la especiación.

Por lo que hemos señalado, la especiación alopátrica no tiene por qué ser la manera única de especiación. Encontramos muy útiles estos términos (simpatria, alopatria, parapatria, etc...) sobre la

especiación. Sin embargo, pensamos que no sea necesario que tengan significados tan excluyentes y por el contenido autoritario que han tenido, que continúen siendo intelectualmente tan esterilizantes. Si las fuerzas homogeneizantes de la parte central de la distribución de las especies no resultan ser tan grandes y pueden presentarse brotes de aislamiento local que surjan por procesos determinísticos o no-determinísticos de la circunstancia local, entonces esto haría que la especiación simpátrica o alopátrica sean abandonados como términos indicadores de procesos únicos y concretos y que se utilicen solamente para evidenciar diferencias de estructura genética central en comparación con estructura genética de aislamiento marginal. Si la estructura genética de los márgenes aislados (Hoenigsberg et al., 1988a) es tan diferente y tan independiente, entonces no hay especiación simpátrica porque en cualquier punto de la distribución pueden darse los elementos potenciadores de la especiación démica. De hecho ésta es la teoría que estamos proponiendo como alternativa.

2. Además, hay serias dudas sobre la necesidad de que la distribución parapátrica sea una simple manifestación de un contacto secundario. Por ejemplo, White (1978) propone que una presencia parapátrica sea primaria y no resultado de un contacto secundario. La presencia simpátrica en los Llanos Orientales de Colombia de varias especies que pertenecen a un mismo grupo tribal como las que pertenecen al grupo *willistoni* = *Drosophila insularis*, *Drosophila equinoxialis*, *Drosophila tropicalis*, *Drosophila willistoni*, *Drosophila paulistorum*, *Drosophila quechua* (?) puede interpretarse a la luz de un proceso de especiación parapátrica que no se originó por contacto secundario, sino por primario. En la misma forma se podrían interpretar casos clinales de especiación.

3. También con datos de ecología-genética se puede vislumbrar un modelo estasispátrico con cambios cromosómicos como los originadores primarios de mecanismos de aislamiento (Wilson, Bush, Case y King, 1975) suponiendo una especiación rápida como la que proponemos en este artículo (Bush, Case, Wilson y Patton, 1977). En estas estructuras poblacionales, particularmente si son pequeñas en tamaño efectivo, y con un alto índice de consanguinidad, se producirían grandes cambios cromosómicos que pueden fijarse por estadística en pocas generaciones. Wilson y colegas sugieren que la especiación resulte más que todo por regulación génica y rearrreglo que por cambios graduales de genes estructurales que adaptan a condiciones locales. Carson (1978) es uno de los más destacados propulsores de la especiación rápida. Y de Carson (1975) también tenemos la frase que sacude la teoría sintética "...los eventos de especiación pueden iniciarse por medio de eventos catastróficos y estocásticos..." y más adelante dice que propone "...por ciclos de desorganización y reorganización se puede vislumbrar la esencia misma de la especiación...". Sin embargo, pueden existir estructuras

poblacionales que como la de *Drosophila pseudoobscura* del altiplano Cundiboyacense de Colombia tengan gran uniformidad cariotípica heterótica en toda el área aunque escondiendo verdaderos desajustes fenotípicos en los demos! Estos últimos son los indicadores de microevolución local mientras los cariotipos estarían ocupando el espacio macroevolutivo (Cárdenas, Alvarez, Pardo, Iannini y Hoenigsberg, 1988).

4. El punto 3 de las críticas anteriores nos lleva a uno de los más tremendos desafíos a la teoría sintética. El hecho que una estructura genética local pueda llegar a la especiación por un proceso inesperadamente rápido y sin esperar a una acumulación gradual de cambios mutacionales puntuales nos conduce a la necesaria conclusión de una especiación sin la cortapisa determinística como elemento controlador que conduzca a la adaptación. Según la teoría neo-darwinista el aislamiento sexual se produce como un subproducto de la adaptación. Una población a través de una sucesión de cambios adaptativos adquiere suficiente diversidad de su linaje ancestral porque, según la teoría gradualista, en esta forma evita el intercrucamiento desadaptable que es el material con el cual la selección natural perfecciona el aislamiento. Sin embargo, esta interpretación no puede ser aceptada en vista de que los elementos precopulatorios que inducen al aislamiento inicial pueden surgir aún entre poblaciones locales, mutantes y/o cepas consanguíneas (Hoenigsberg, H. F., S. Koref-Santibáñez, 1959b; Hoenigsberg, H. F., and S. Koref-Santibáñez, 1959c; Hoenigsberg, H. F. and S. Koref-Santibáñez, 1960a; Hoenigsberg, H. F. and S. Koref-Santibáñez, 1960b; Hoenigsberg, H. F. and S. Koref-Santibáñez, 1960c; Hoenigsberg, H. F., 1960d; Hoenigsberg, H. F., Y. G. de Mavas and A. J. Chejne, 1964a; Hoenigsberg, H. F., A. J. Chejne and E. Hortobágyi-German, 1966a). Además de otras tantas razones experimentales recordemos que las diferencias entre feromonas que separan las especies de escarabajos son mínimas, del tipo que podría surgir por mutaciones. Si la simpatría entre las *Hylas* no produce los esperados refuerzos de aislamiento, ¿en qué queda la especiación gradual que por selección dirige la creación de refuerzos? ¿Por qué entre los grillos de U.S.A., de las Bermudas y de Europa que han vivido siempre alopátricamente no se han producido los cantos nupciales diferenciados que el distanciamiento cariotípico y geográfico señalaría? Con una teoría démica como la que estamos proponiendo la especiación dependería del potencial intrínseco de la estructura genética local y podría surgir de cambios cromosómicos cuya fijación resultaría de fenómenos estocásticos azarosos de los cuales el aislamiento reproductivo surge bruscamente y primero, aunque no posea valor adaptativo. Naturalmente que para que la especie más tarde tenga éxito dependerá de que también haya adquirido

las adaptaciones como grupo local. Sin embargo, insistimos en que el origen no tiene por qué ser adaptativo como lo prescribe la teoría sintética.

ERRARE HUMANUM EST, SED IN ERRORE PERSEVERARE DEMENTIS

Desde ahora advierto que yo no sabría decir cuál teoría unificadora, cósmica por lo universal, puede sustituir la ya famosa neodarwinista. Tampoco pretendo que la teoría démica aquí propuesta en estas páginas pueda conseguir el favor de todas nuestras futuras experiencias. Sin embargo, y al mismo tiempo que advierto *in pectore* un gran deseo porque triunfe una visión realista y sin pretensiones de interpretar todos los fenómenos de la biología, como nuestro modelo poblacional advierte en repetidas ocasiones, desearíamos más que todo que sea como un punto de referencia a partir del cual no volvamos a caer en brazos de explicaciones tremendistas. ¿Será necesario insistir en que quien escribe estas líneas tan críticas no está proponiendo un regreso anticuado al anti-darwinismo? ¿Habrá quien piense que somos nostálgicos de las misteriosas interpretaciones religiosas sobre la creación?

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece las lecturas y correcciones propuestas, aunque no siempre aceptadas, de los profesores Danko Brncic, Antonio Prevosti, Antonio Cordeiro, Oswaldo Reig, Francisco Ayala, William Heed, Marvin Wasserman y Ernst Mayr. Este trabajo se realizó en 1981 y se completó en 1982 mientras el autor hacía uso de una gentil invitación del gobierno federal alemán en la Universidad de Tübingen. El autor desea expresar su deuda de gratitud por la amable acogida que el Prof. Dr. D. Sperlich del Departamento de Biología – Laboratorio de Genética de la Universidad de Tübingen, le dispensó. Las reuniones sociales con los Profesores Danko Brncic y D. Sperlich hicieron intelectualmente ‘chispeante’ y socialmente agradable nuestra estadía en Tübingen. COLCIENCIAS grant No. 200004-1 dio los fondos para los casi 100 trabajos de campo que entre 1968 y 1981 se han hecho para estudiar la especiación de *Drosophila paulistorum* en Colombia, Brasil y Venezuela principalmente. Los fondos de la Fundación para la Promoción de la Investigación y la Tecnología del Banco de la República grant No. EPIT - 55 - 1981 se han usado también para trabajos de campo en los Andes colombianos en la persecución de *Drosophila pseudoobscura* del altiplano cundiboyacense, ¡erróneamente llamada población Bogotá por los autores anglosajones! También extendiendo mis agradecimientos a las entidades que han hecho posibles tantas colectas.

BIBLIOGRAFIA

- ANDERSON, E., 1949. Introgressive Hybridization. Wiley, New York.
- AYALA, F. J., 1976. Molecular genetics and evolution. pp. 1-20 In: AYALA, F. J., ed. Molecular Evolution. Sinauer Associated, Sunderland, Mass.
- BALL, R. W. y D. L. JAMESON, 1966. Premating isolating mechanisms in Sympatric and allopatric *Hyla californiae*. *Evolution* 20: 533-551.
- BRNCIC, D., NAIR P. S. y M. R. WHEELER, 1971. Cytogenetic relationships within the *mesophragmatica* species of *Drosophila*. Univ. Texas Publ. No. 7103 pp. 1-16.
- BUSH, G. L., CASE, S. M., WILSON, A. C. y J. L. PATTON, 1977. Rapid speciation and chromosomal evolution in mammals. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.A.*, 74: 3942-3946.
- CARDENAS, H., D. ALVAREZ, M. PARDO, A. IANNINI y H.F. HOENIGSBERG, 1988 (en MS.).
- CARSON, H. L., 1955a. The genetic characteristics of marginal populations of *Drosophila*. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 20: 276-187.
- CARSON, H. L., 1955b. Variation in genetic recombination in natural population. *J. Comp. Cell Physiol.* 45 Supp. 2: 221-236.
- CARSON, H. L., 1956. Marginal homozygosity for gene arrangement in *Drosophila robusta*. *Science* 123: 630-631.
- CARSON, H. L., 1959. Response to selection under different conditions of recombinations in *Drosophila*. Cold. Spring. Harbor Symp. Quant. Biol., 23: 291-306.
- CARSON, H. L., 1975. The genetics of speciation at the diploid level. *Am. Nat.* 109, 83-92.
- CARSON, H. L., 1978. Chromosomes and species formation. *Evolution* 32: 925-927.
- CASTRO, L. E., 1973. Mecanismos de Aislamiento e hibridismo en el problema de especiación de *Drosophila*. Tesis de Magister, Biblioteca, UNIANDES.
- DOBZHANSKY, TH., 1951. The Genetics and the Origin of the Species. 3er. ed. Columbia University Press. New York.
- DOBZHANSKY, TH., 1975a. Analysis of incipient reproductive isolation within a species of *Drosophila*. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.A.*, 72: 3638-3641.
- ERHLICH, P.R.; and P.H. RAVEN, 1969. Differentiation of Populations. *Science* 165: 1228-1232.
- FALCONER, D. S., 1960. Introduction to Quantitative Genetics. Robert Maclehose and Co., Glasgow.
- HEDDEN, R.; J. P. VITE and K. MORI, 1976. Synergistic effect of a pheromone and a pheromone on host selection and colonization by *Ips avulsus*. *Nature* 261: 696-697.
- HENNIG, W., 1966. Phylogenetic Systematics. Urbana: University of Illinois Press (second edition, 1979).
- HENNIG, W., 1975. Cladistic analysis or cladistic classification: a reply to Ernst Mayr. *Systematic Zoology*, 24: 244-256.
- HOENIGSBERG, H. F., S. KOREF-SANTIBAÑEZ and G. P. SIRONI, 1959a. Intraspecific sexual preferences in *Drosophila prosaltans* Duda and in *Drosophila aequinoctialis* Dobzhansky. *Experientia*. v. XV/6.
- HOENIGSBERG, H. F., and S. KOREF-SANTIBAÑEZ, 1959b. Courtship elements involved in sensorial discrimination in Inbred and Outbred *Drosophila melanogaster*. *Z. Tierpsychologie*, Ban 15, Heft, 4: 403-409.
- HOENIGSBERG, H. F., and S. KOREF-SANTIBAÑEZ, 1959c. Courtship behavior in Inbred and Outbred lines of *Drosophila melanogaster*. *Ist. Lomb. Sc. Lett.*, vol. 93: 3-6.
- HOENIGSBERG, H. F., and S. KOREF-SANTIBAÑEZ, 1960a. Courtship and Sensory Preferences in Inbred lines of *Drosophila melanogaster*. *Evolution*, 14: 1-7.
- HOENIGSBERG, H. F., and S. KOREF-SANTIBAÑEZ, 1960b. Intraspecific sensory discrimination in *Drosophila aequinoctialis* Dobzhansky and *Drosophila prosaltans* Duda. *Z. Tierpsychologie*, Ban 17, Heft 2: 133-140.
- HOENIGSBERG, H. F., and S. KOREF-SANTIBAÑEZ, 1960c. Observations on the sexual behavior of *Drosophila aequinoctialis* and *Drosophila prosaltans*. *Amer. Nat.* XCIV, No. 378, 282-284.
- HOENIGSBERG, H. F., 1960d. Sexual Behavior: A discussion. *Evolution* 14: 527-529.
- HOENIGSBERG, H. F., Y. G. DE NAVAS And A. J. CHEJNE, 1964a. Sexual selection in captive mutants of *Drosophila melanogaster*. *Z. Tierpsychologie* 7: 785-793.
- HOENIGSBERG, H. F.; A. J. CHEJNE and E. HORTOBAJI-GERMAN, 1966a. Preliminary report on artificial selection towards sexual isolation in *Drosophila*. *Z. fur Tierpsychologie*, Band, 23, Heft 2: 129-135.
- HOENIGSBERG, H. F., L. E. CASTRO and G. R. DE SANABRIA, 1973d. Population Genetics in the American Tropics VIII. The Courtship isolation within *Drosophila paulistorum* incipient "species". *Genética* 44: 39-54.
- HOENIGSBERG, H. F., Y. L. E. CASTRO, 1977. Hybridization in Sympatric and allopatric *Drosophila* of the *Willistoni* group. Unpublished results.
- HOENIGSBERG, H. F.; M. M. E. DE POLANCO; C. A. MONJE, H. C. CASTAÑEDA, G. OSORIO-SANABRIA; L. F. GUTIERREZ and M. ORDOÑEZ, 1983a. Population Genetics in the American Tropics XVIII. The Genetic structure of peripheral *Drosophila pseudoobscura* from Colombia. *Theor. Appl. Gene pseudoobscura* from Colombia. *Theor. Appl. Genet.* 65(4) 295-301.
- HOENIGSBERG, H. F.; M. ORDOÑEZ, C. A. MONJE and H. C. CASTAÑEDA, 1983b. Population Genetics in the American Tropics XIX. The pattern of genetic variation in an isolated population of *Drosophila willistoni* from Colombia. *Zeitschrift fur Zoologische Systematik und Evolutionsforschung* 21: 7-16.
- HOENIGSBERG, H. F.; M. M. E. DE POLANCO, H. BELALCAZAR V.; H. C. CASTAÑEDA; L. F. GUTIERREZ; M. ORDOÑEZ and M. C. GUTIERREZ, 1986a. Genéti-

- ca de Poblaciones en el Trópico Americano XXIII. Selección balanceada y mutacional como medidores de letales equivalentes en *Drosophila pseudoobscura* del Altiplano de Cundinamarca, Colombia. *Evolución Biológica* No. 1. 1987.
- HOENIGSBERG H.F., M. ORDOÑEZ – VARELA, A. MONTAÑO & E. BUSTOS 1988a Population Genetics in the American Tropics XXXV. The pattern of genetic variation in marginal and isolated *Drosophila pseudoobscura* from Colombia. *EVOLUCION BIOLOGICA* No. 2.
- HUXLEY, J. S., 1958. Evolutionary processes and Taxonomy with special reference to grades. Uppsala Univ. Arssk. 1958: 21-38.
- JONES, J. S.; BRYANT, S. H.; LEWONTIN, R. C.; MOORE, J. A., y T. PROUT, 1981. Gene flow and the geographical distribution of a molecular polymorphism in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 98: 157-178.
- LANDE, R., 1976. The maintenance of genetic variability by mutation in a polygenic character with linked loci. *Research* 26: 221-235.
- LANDE, R., 1979a. Quantitative genetic analysis of multivariate evolution, applied to brain: body size allometry. *Evolution* 33: 402-416.
- LANDE, R., 1979b. Effective deme sizes during long term evolution estimated from rates of chromosomal rearrangement. *Evolution* 33: 234-251.
- LANDE, R., 1980. Genetic variation and phenotypic evolution during allopatric speciation. *Am. Nat.* 116, No. 4, 463-479.
- MAYR, E., 1942. Systematics and the Origin of Species. Columbia University Press, New York.
- MAYR, E., 1963. Animal Species and Evolution. Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, Mass.
- MAYR, E., 1967. Population size and evolutionary parameters. In Moorehead, P. S., and Kaplan. M. M., eds. Mathematical Challenges to the Neo-Darwinian Interpretation of Evolution. Philadelphia. Wistar Institute Symposium Monographs, No. 5 pp. 47-58.
- MAYR, E., 1970. Populations, Species and Evolution. Harvard University Press, Mass.
- MAYR, E., 1974. Cladistic Analysis or Cladistic classification? *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung* 12: 94-128.
- NELSON, G. J., 1974. Darwin-Henning classification: a reply to Ernst Mayr. *Systematic Zoology*, 23: 452-458.
- PLATNICK, N. I., 1980. Phylogeny and the Transformation of Cladistics. *Systematic Zoology* 28: 537-546.
- ROSEN, D. E., 1974. Cladism or Dragism? A reply to Ernst Mayr. *Systematic Zoology* 23: 446-451.
- SIMPSON, G. G., 1944. Tempo and Mode in Evolution. Columbia University Press, New York.
- SIMPSON, G. G., 1953. The major Features of Evolution. Columbia University Press, New York.
- SIMPSON, G. G., 1961. Principles of Animal Taxonomy. Columbia University Press, New York.
- SPASSKY, B., R. C. RICHMOND, S. PEREZ-SALAS, O. PAVLOVSKY, C. A., MOURAO, A. S. HUNTER, H. F. HOENIGSBERG, TH. DOBZHANSKY and F. J. AYALA, 1971. Geography of the sibling species related to *Drosophila willistoni*, and of the semispecies of the *Drosophila paulistorum* complex. *Evolution* 25: 129-143.
- TURNER, J. R. G., 1971. Studies of Mullerian Mimicry and its Evolution in Burnet Moths and Heliconid Butterflies. In: Ecological Genetics and Evolution ed. Robert Creed. Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburgh.
- VANVALEN, L., 1978. Why not to be a cladist. *Evolutionary Theory*, 3: 285-299.
- WILSON, A. C. BUSH, G. L., CASE, S. M., y M. C. KING, 1975. Social structuring or mammalian populations and rate of chromosomal evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.A.*, 72: 5061-5065.
- WHITE, M.J.D., 1978. Modes of speciation. W. H. Freeman. San Francisco, California.