

EL CICLO
DE HIBRIDACION - DIFERENCIACION

Por G. LEDYARD STEBBINS

DEPARTMENT OF GENETICS,
UNIVERSITY OF CALIFORNIA, DAVIS, CALIFORNIA

EL CICLO DE HIBRIDACION - DIFERENCIACION *

G. LEDYARD STEBBINS

DEPARTMENT OF GENETICS,
UNIVERSITY OF CALIFORNIA, DAVIS, CALIFORNIA

Un cuerpo de evidencia abrumador, que ha sido acumulado durante los últimos cuarenta años, ha convencido a casi todos los estudiosos serios de la dinámica evolutiva, de que la velocidad y dirección de la evolución están gobernadas por cuatro procesos básicos: mutación, recombinación genética, selección natural y aislamiento reproductivo. Dos de estos, mutación y recombinación genética, forman una reserva de variabilidad genética dentro de las poblaciones; mientras que los otros dos, selección natural y aislamiento reproductivo, canalizan la variabilidad genética en tipos adaptativos diversos y sistemas de poblaciones distintivos, explicando por eso la jerarquía de razas, especies, géneros y categorías más elevadas, a las que reconocemos como el resultado de la evolución.

Además, la mayoría de los evolucionistas concuerdan en que las velocidades de evolución pueden variar considerablemente de un grupo a otro. Así también, una sola línea evolutiva puede en algún período de su historia evolucionar muy rápidamente y en otros momentos permanecer estable y constante, con poco o ningún cambio evolutivo por períodos que duran millones de años. La opinión predominante de la mayoría de los evolucionistas contemporáneos es que los períodos de evolución rápida se deben a la acción muy intensificada de la selección natural, siguiendo generalmente al aislamiento de parte de una población en un nuevo habitat. Sin embargo, ellos creen que la provisión de variabilidad genética por mutación y recombinación es, no obstante, un proceso gradual. Por otra parte, la evidencia reunida por el Dr. Edgar Anderson, Dr. Friedrich Ehrendorfer, y otros, incluyéndome (Anderson, 1953; Anderson y Stebbins, 1954; Ehrendorfer, 1958, 1960; Stebbins, 1950), indica que todos los procesos evolutivos varían considerablemente en su velocidad e intensidad. En particular, las perturbaciones drásticas de los ambientes previamente estables, reúnen poblaciones que anteriormente estaban aisladas entre sí y que tienen propiedades adap-

* Conferencia pronunciada por el Dr. LEDYARD STEBBINS, en ocasión de las "Sextas Jornadas Argentinas de Botánica", realizadas por la Sociedad Argentina de Botánica en la Universidad Nacional de La Plata, y a las cuales asistiera especialmente invitado por la Comisión de Investigación Científica de la provincia de Buenos Aires.

tativas diferentes. Si ellas están lo suficientemente emparentadas, pueden entonces hibridarse. Salvo que sus híbridos sean completamente estériles o inadaptados, el resultado de tal hibridación es formar rápidamente nuevos "pozos génicos" que contienen una reserva considerablemente aumentada de variabilidad genética. Esto

GRÁFICA DEL CICLO DE HIBRIDACIÓN-DIFERENCIACIÓN

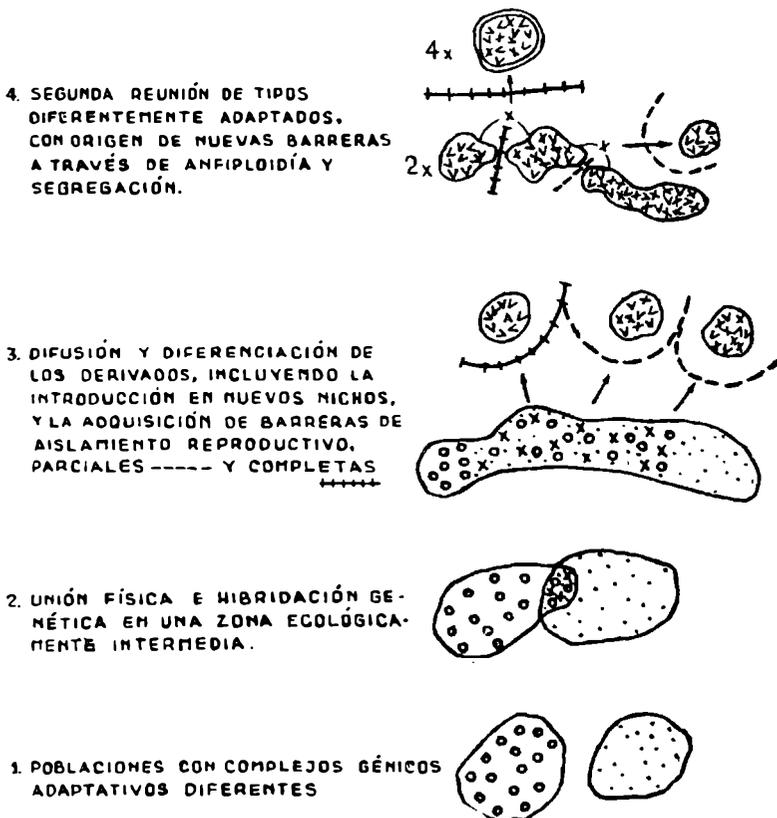


Fig. 1. — Cuadro que muestra las etapas del ciclo de hibridación-diferenciación. Explicación en el texto

puede resultar tanto de un aumento de la recombinación génica como de la aceleración de la velocidad de mutación, según se explicará más tarde. A partir de este pozo génico aumentado, la selección natural puede escoger nuevas combinaciones génicas adaptativas mucho más efectivamente que lo puede a partir de los pozos génicos más limitados que no han resultado de hibridación en el pasado inmediato.

En consecuencia, creo que la perturbación del ambiente puede estimular el cambio evolutivo por la producción de ciclos de hibridación que alternan con aislamiento y selección. La naturaleza de

estos ciclos está representada en la figura 1. En las regiones templadas, la evidencia más clara de la evolución rápida se encuentra en regiones sujetas a cambios rápidos del ambiente, tales como glaciaciones, erupciones volcánicas y, en los tiempos modernos, la destrucción al por mayor de las comunidades clímax, realizada por el hombre. Si reconocemos que en los organismos superiores las adaptaciones nuevas deben basarse generalmente sobre nuevas combinaciones de muchos genes diferentes, podemos ver porque el proceso lento de la mutación espontánea es muy inadecuado para capacitar a las poblaciones en resultar adaptadas a estos ambientes nuevos que aparecen rápidamente. Las poblaciones pueden evolucionar más rápidamente, como respuesta a los ambientes cambiantes, si contienen mucho genotipos que difieran con respecto a genes que controlan la adaptación, y si cada individuo posee un número grande de tales *loci* génicos en estado heterocigótico. Evidentemente dichas condiciones se cumplen mejor en descendencias segregantes derivadas de híbridos entre miembros de poblaciones que tengan normas adaptativas diferentes.

No tengo tiempo de revisar aquí la evidencia abundante que demuestra que la hibridación entre especies de plantas superiores ocurre muy comúnmente, particularmente en habitats perturbados. La pregunta crucial que me gustaría responder es si la esterilidad parcial o completa así como el desequilibrio génico presente generalmente en tales conglomerados híbridos, pueden superarse, de modo que puedan derivarse de ellos poblaciones fértiles que se reproduzcan homogéneas.

Actualmente se conocen bien y están ampliamente documentados, tres métodos por los cuales puede cumplirse tal estabilización (Stebbins, 1959). De éstos, el mejor conocido es la poliploidía híbrida, pero el aislamiento y la selección de los tipos derivados de retrocruzamiento, proceso conocido como introgresión, así como el aislamiento y selección similares de segregantes intermedios, sin alteración del número cromosómico en ambos casos, son también ocurrencias bien documentadas actualmente.

ESTABILIZACION POR POLIPLIIDIA

Bajo el título general de poliploidía híbrida pueden incluirse tres fenómenos algo diferentes. De ellos, el mejor conocido es la anfiploidía o aloploidía típica. Es más probable que ésta ocurra si los progenitores del híbrido están tan distantes emparentados que los cromosomas de ambos son incapaces de apareamiento entre sí, o sólo poseen una afinidad débil, de manera que el híbrido tiene meiosis muy anormal y es completamente estéril. Cuando tales híbridos sufren duplicación cromosómica, el poliploide resultante tiene poca duplicación génica, forma exclusivamente bivalentes en meiosis y se comporta esencialmente como una especie diploide normal. Ya que en un anfiploide no ocurre apareamiento entre los cromosomas de ambos progenitores, este tipo de planta se reproduce homogéneo para un genotipo esencialmente intermedio entre los de sus progenitores. A los ejemplos bien conocidos en las angiospermas, ta-

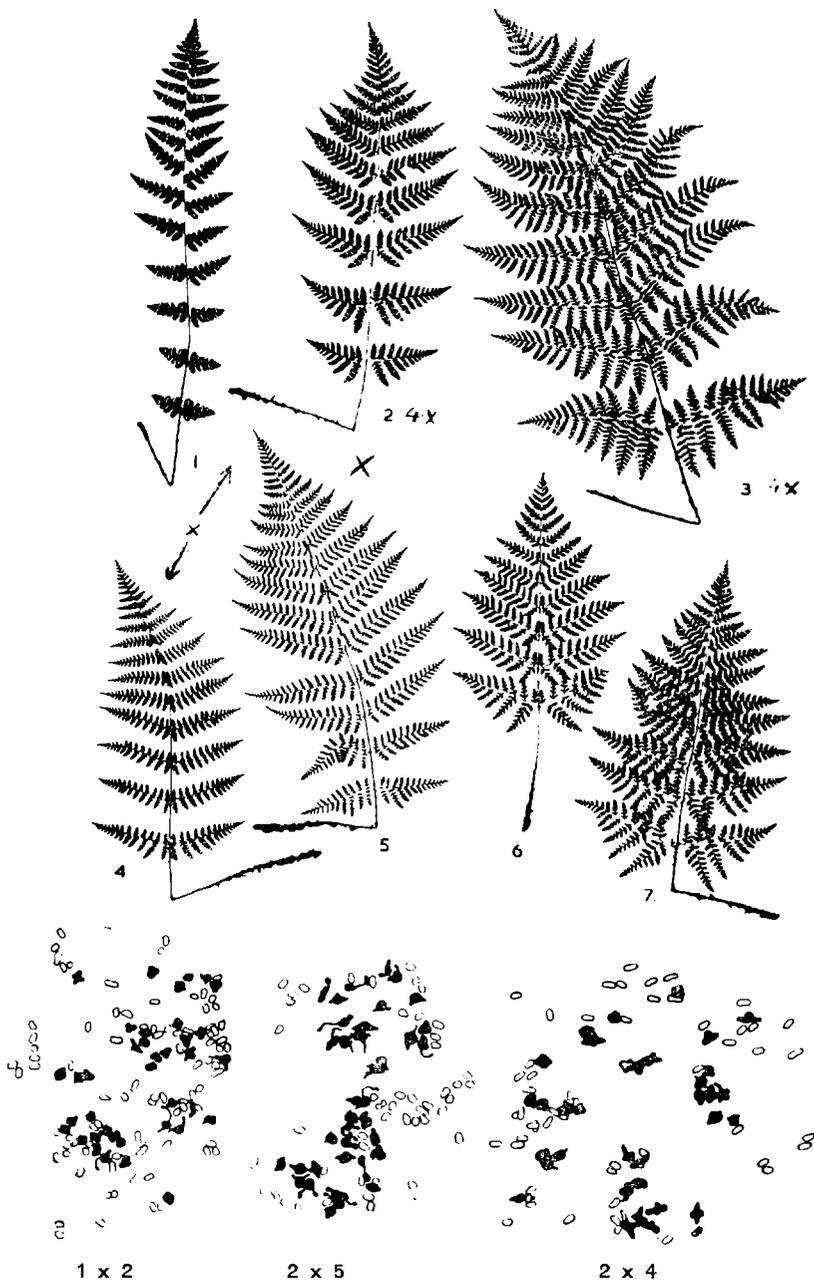


Fig. 2. — Ejemplares de los helechos del complejo poliploide de *Dryopteris spinulosa*. 1: *D. cristata* (4x). 2,3: Tipos tetraploides de *D. spinulosa*. 4, 5, 6, 7: Tipos diploides del complejo *D. spinulosa*. Abajo: metafases de la meiosis en algunos híbridos entre las formas ilustradas mostrando cromosomas bivalentes y univalentes. (de S. Walker, 1961)

les como *Nicotiana tabacum* y el complejo de *Gossypium hirsutum*, podemos ahora agregar un gran número de ejemplos en los helechos, debido principalmente al trabajo de Manton y sus colaboradores (Manton, 1950; Walker, 1955, 1961), así como de W. H. Wagner (1954) en los Estados Unidos, y Mehra y su grupo (Mehra, 1961) en la India. Un resultado importante de esta investigación sobre formas anfidiplóides, ha sido demostrar que entidades que son tan similares en sus fenotipos que los taxónomos las han ubicado a menudo en la misma especie, pueden no obstante haber divergido tanto en contenido cromosómico que el apareamiento entre sus cromosomas es imposible, y en consecuencia sus híbridos rinden un anfidiplóide normal que se reproduce homogéneo. El mejor ejemplo de este fenómeno es el complejo de *Dryopteris spinulosa* (Walker, 1955, 1961), que se muestra en la figura 2. En las angiospermas, complejos poliploides de los cuales miembros anfidiplóides se ubicaron en la misma especie taxonómica que uno de sus antecesores diploides, son los de *Madia citriodora*-*M. gracilis* (Clausen, Keck and Hiesey, 1945), y *Clarkia epilobioides-modesta-similis* (Lewis and Lewis, 1955). La existencia de estos y numerosos ejemplos adicionales, nos demuestran claramente que no debemos considerar a las llamadas "razas" poliploides o "citotipos", que tan a menudo se encuentran dentro de una sola especie, como derivados autopoliploides de una sola población específica, salvo que tengamos buena evidencia citogenética en favor de esta conclusión.

La existencia de un tipo de híbrido natural, poliploide intermedio entre anfidiplóides típicos y autopoliploides, que fue designado por mí (Stebbins, 1950) un alopoliploide segmentario, ha sido ahora ampliamente confirmada, conociéndose muchos ejemplos adicionales. De estos, los más notables son los trigos tetraploides y hexaploides, que originalmente se creyó eran anfidiplóides. Por sus experimentos de sustituciones tetrasómico-nulisómicas, Sears y Okamoto (1956) demostraron que existe homología con respecto a función génica entre cromosomas correspondientes de los genomios A, B y D, de modo que un par cromosómico de uno de los tres genomios puede ser reemplazado por un par correspondiente de un genomio diferente, y producir una planta normal. Posteriormente Riley (1958) demostró que existe realmente homología de apareamiento entre estos genomios, pero que su manifestación es suprimida por un gen o complejo génico particular ubicado sobre el cromosoma 5 de los trigos del comercio. En consecuencia, la evolución de los trigos cultivados representa una de las maneras en que un alopoliploide segmentario, que en su estado primitivo es genéticamente inestable y da origen a segregantes estériles, puede resultar tan homogéneo y fértil como un alopoliploide o anfidiplóide típico.

La historia subsiguiente de dos alopoliploides segmentarios producidos artificialmente, puede representar otro método por el cual es factible la estabilización de tales poliploides. El alopoliploide segmentario *Bromus catharticus-haenkanus*, sintetizado por mí hace varios años (Stebbins, 1949; Hall, 1955) ha sido propagado por semilla durante varias generaciones en la Argentina, debido a su valor como pasto forrajero (G. Covas, *in litt.*), y actualmente es fértil y

homogéneo. El alopoliploide de *Elymus glaucus-Sitanion jubatum* (Stebbins and Vaarama, 1954), fue plantado en un sitio natural en el noroeste del condado de Yolo, California, en 1952, y después de diez años es suficientemente vigoroso y fértil como para haber persistido frente a la competición de la vegetación natural y estar multiplicándose lentamente. Desgraciadamente ninguno de estos alopoliploides segmentarios ha sido examinado citológicamente en sus últimas generaciones, de manera que no sabemos si aún existe o no en ellos apareamiento multivalente. Sin embargo, sólo se esperaría que ocurrieran raramente, por mutación, genes que, como aquél en trigo, suprimieran parcialmente y regularizaran el apareamiento cromosómico; y su establecimiento en poblaciones naturales es un suceso aún más improbable. En consecuencia, parece probable que en uno o ambos ejemplos de alopoliploides segmentarios artificiales recientes, la estabilización se ha logrado de un modo diferente. Como lo he explicado (Stebbins, 1950) esto podría ocurrir mediante eliminación por selección de las pequeñas diferencias cromosómicas que existían originalmente entre los genomios de las especies progenitoras; es decir, por evolución en la dirección de la autopoliploidía citogenética, manteniéndose la condición intermedia, morfológica y ecológica, debido a su valor adaptativo.

En 1950 sugerí (Stebbins, 1950, pág. 317) que la poliploidía híbrida podría ser también autopoliploide en su naturaleza citogenética, y cité a *Dactylis glomerata* como un probable ejemplo. Actualmente la naturaleza de este ejemplo está ampliamente confirmada (Stebbins and Zohary, 1959; Mc Cullom, 1958), habiéndose agregado varios otros. Describiré aquí un ejemplo estudiado recientemente, ya que ilustra bien los principios comprendidos. Una de las especies nativas de California, es la planta de la goma, *Grindelia camporum*, de la familia de las *Compuestas*. Hace muchos años se encontró que *G. camporum* típica era tetraploide (Whitaker and Styermark, 1935), mientras más recientemente se encontró una "raza" diploide de la especie en las estribaciones de la Sierra Nevada (Raven et al., 1960). En un estudio extenso de los números cromosómicos de representantes del género encontrados en el norte de California, Dunford (1962), encontró que las poblaciones diploides del complejo de *G. camporum* son comunes tanto en las estribaciones de la Sierra Nevada como en las Cadenas de la Costa Norte, pero que todas las poblaciones de esta especie en el Gran Valle, así como muchas de las estribaciones, son tetraploides. En las áreas de las estribaciones en que ocurren diploides y tetraploides cercanos entre sí, los tetraploides son característicos de lugares perturbados a lo largo de la vera de los caminos, mientras que los diploides están generalmente en habitats naturales no perturbados.

Cuando se cultivaron lado a lado en el jardín experimental en Davis, los diploides y tetraploides mostraron diferencias características. Todos los diploides formaron extensas rosetas de hojas en su primer año de crecimiento, y fracasaron en florecer, o produjeron solamente un tallo florífero débil. Por otra parte, las rosetas de hojas de los tetraploides estaban mucho menos desarrolladas, y todos florecieron vigorosamente durante su primer año de crecimiento. Otras diferencias entre ellos fueron evidentes en su segundo año, en que

tanto diploides como tetraploides florecieron abundantemente. Los tetraploides de localidades del Valle florecieron dos semanas o más de dos semanas más tarde que los diploides y difirieron claramente en hábito de ramificación, dentición y "gomosidad" de las hojas, y contenido de antocianina. En todas estas características las poblaciones tetraploides de las estribaciones de la Sierra eran muy parecidas a las diploides y en algunos casos la semejanza entre las dos fue muy fuerte.

En todas las características por las cuales los tetraploides del valle de *G. camporum* difieren de los diploides de las estribaciones, ellas variaron en la dirección de una segunda especie diploide, *G. procera*. Esta especie es alta, florece aún más tarde que los tetraploides, tiene muchas ramificaciones laterales cortas, y carece de pigmentación antocianina. Está confinada al Valle de San Joaquín, donde no muestra tendencia a transformarse en maleza ruderal, y está, de hecho, restringiéndose rápidamente en su ocurrencia. Es por esto que habita los márgenes húmedos de las orillas de los pantanos y ríos, la mayoría de los cuales han sido drenados y cultivados.

Dunford produjo híbridos artificiales entre *G. camporum* diploide y *G. procera*, todos los cuales son vigorosos, muy fértiles, y tienen apareamiento cromosómico normal. Además muestran una fuerte semejanza con poblaciones del valle tetraploides de *G. camporum*. Por eso es muy probable el origen de *G. camporum* tetraploide a partir de híbridos entre *G. camporum* diploide y *G. procera*. Aunque al presente estos dos diploides están ampliamente separados entre sí espacialmente, ecológicamente, y en época de floración, todas estas barreras podrían haber sido superadas en el pasado. Varias corrientes fluyen hacia el valle, tanto desde las estribaciones de la Sierra como de las Cadenas de la Costa, y aun actualmente pueden verse ocasionalmente sobre sus riberas, especies típicas de las estribaciones que han sido transportadas aguas abajo y depositadas en la ribera aluvional de la corriente. Tales ocurrencias deben haber sido mucho más comunes antes de que dichas riberas resultaran plagadas con su densa población actual de malezas introducidas. En consecuencia, plantas de *G. camporum* diploide crecieron probablemente con cierta frecuencia cerca de las primeras poblaciones más difundidas de los pantanos habitados por *G. procera*. La barrera estacional entre las dos especies pudo haber sido superada por la humedad persistente a lo largo de las riberas de las corrientes, lo cual permitiría que *G. camporum* diploide continuara floreciendo por un período más largo que lo posible en su habitat natural, y así se superpusiera con las flores más tempranas de *G. procera*. Ya que ambas especies son autoincompatibles (Dunford, 1962) y polinizadas por insectos que son grandes voladores, bajo tales condiciones el cruzamiento sería favorecido fuertemente.

Una vez formado, el híbrido estaría bien adaptado para la colonización permanente de las riberas de las corrientes en las cuales se había establecido temporariamente *camporum* diploide. Aquel adquiere de *G. procera* la capacidad de emitir tallos floríferos altos el primer año, lo cual lo adapta para competir con la vegetación circundante más vigorosa. De *G. camporum* diploide adquiere la adap-

tación al suelo más seco y mejor drenaje encontrado en estas áreas aluvionales, según se comparan con los pantanos habitados por *G. procera*. Pero en el nivel diploide ocurriría segregación extensa, y sería requerida una selección fuerte para mantener una combinación génica intermedia favorable. Por otra parte, cuando un híbrido fértil es duplicado, sus genes segregan de acuerdo al patrón tetrasómico de herencia, el cual favorece considerablemente la persistencia de los genotipos intermedios (Stebbins, 1957). En consecuencia la duplicación cromosómica aumentaría mucho la adaptabilidad de las poblaciones derivadas de estos híbridos, y los capacitaría para colonizar lugares del valle bien drenados, tanto los que ocurren naturalmente como los más recientes creados por la construcción de caminos y otras actividades humanas.

La evidencia citogenética de Dunford, así como la meiosis regular y fertilidad completa del híbrido del cual se originó probablemente *G. camporum* tetraploide, favorecen todas ellas la hipótesis de que es citogenéticamente un autotetraploide, aunque sea de origen híbrido. Probablemente tales autotetraploides son algo comunes. Entre las plantas cultivadas, *Solanum tuberosum* y *Medicago sativa* son ejemplos probables. Los parientes diploides de la papa se hibridan fácilmente para formar híbridos que son por lo menos parcialmente fértiles y tienen meiosis normal (Hawkes, 1958). El tetraploide común cultivado no se corresponde exactamente con ninguno de estos diploides, sino que comparte aparentemente caracteres morfológicos encontrados en *S. stenotomum* y *S. sparsipilum* (Hawkes, 1956). De modo similar, las razas de alfalfa (*Medicago sativa*) más comúnmente cultivadas contienen genes derivados de ambos diploides *M. sativa* y *M. falcata*, y de otras entidades que en el nivel diploide se cruzan fácilmente entre sí para formar híbridos fértiles.

ESTABILIZACION SIN DUPLICACION CROMOSOMICA

Aunque la poliploidía híbrida es muy común en las plantas superiores y a menudo da origen a tipos sumamente exitosos, es no obstante, en general, una fuerza conservadora más frecuentemente que progresiva en la evolución (Stebbins, 1950). Esto se debe a que la duplicación de genes restringe la aparición de fenotipos radicalmente nuevos, sea por mutación o recombinación de genes. En consecuencia, debe atribuirse más importancia en la evolución a las maneras por las cuales los derivados de los híbridos pueden resultar estabilizados genéticamente sin duplicación de su número cromosómico.

Se conocen dos de dichos métodos. Ambos dependen de la selección de derivados de híbridos particulares, y para su éxito requieren una cierta cantidad de aislamiento reproductivo entre estas descendencias híbridas y las poblaciones de sus especies progenitoras. Si el híbrido de F₁ se retrocruza con uno de sus progenitores y la selección se realiza sobre la descendencia producida por el retrocruzamiento, pueden obtenerse tipos que se reproducen homogéneos y que contienen una predominancia de genes de la especie con la cual se

retrocruzó el híbrido (la especie recurrente) más un cierto número de segmentos cromosómicos que contienen genes de la especie no recurrente. La mayoría de los últimos han sido seleccionados rígidamente por un ambiente recién disponible, al cual ha sido expuesta la descendencia híbrida. Este es el proceso de introgresión descrito por Anderson hace veinticinco años, y actualmente documentado por un gran número de ejemplo, tanto en plantas como en animales, algunos de los cuales se han repetido artificialmente bajo condiciones controladas (Anderson, 1953; Stebbins, 1959). Como lo indicó Anderson (1953), el resultado de la introgresión depende considerablemente de tres factores: (1) si los tipos introgresivos permanecen en la región ocupada por las especies progenitoras ("introgresión simpátrica") o si se mueven hacia nuevas áreas ("introgresión alopátrica"); (2) si las especies despliegan predominantemente fertilización cruzada o autofertilización; y (3) si existen o no barreras fuertes de esterilidad de los híbridos entre las especies progenitoras.

Si los híbridos de F_1 son esencialmente fértiles, y particularmente si las especies progenitoras son normalmente de fertilización cruzada, entonces la introgresión sólo llevará a poblaciones estabilizadas si los introgresivos invaden un habitat nuevo no ocupado por ninguna de las especies progenitoras. Por este proceso de "introgresión alopátrica" pueden formarse nuevas razas o subespecies, como lo demostró Anderson (1953) para *Juniperus virginiana* y el autor para el género *Purshia*. Cuando ocurra introgresión simpátrica entre tales entidades de fertilización cruzada e interfértiles, ella llevará a un enriquecimiento del pozo génico de la especie recurrente, más bien que al origen de una nueva subespecie.

Por otra parte, si las especies progenitoras despliegan frecuentemente autofertilización, de modo que no sufran depresión por endocria, y si el híbrido de F_1 entre ellas es tan considerablemente estéril que su propio polen funciona raramente, entonces la introgresión puede llevar a la formación de nuevas "microespecies" o "especies hermanas", estrechamente similares a una o ambas especies progenitoras. Esta posibilidad se basa sobre el hecho de que las especies que forman híbridos muy estériles difieren entre sí con respecto a un número grande de factores que determinan esterilidad (en las plantas superiores estos son generalmente pequeñas reorganizaciones cromosómicas). En consecuencia, pueden formarse muchas combinaciones nuevas de tales factores, en descendencias de F_2 o de retrocruzamiento, a partir de tales híbridos. Si estos factores son relativamente homocigóticos resultará un aumento de fertilidad, pero las diferencias desde ambas especies progenitoras causarán aislamiento, de modo que los híbridos con dichas especies sean parcialmente estériles y se haga posible una nueva trayectoria de evolución divergente.

Este resultado de la introgresión ha sido producido artificialmente en el género de gramíneas *Elymus* (Stebbins, 1957) y el origen de las numerosas microespecies de *Elymus glaucus* encontradas en California, se explica probablemente de este modo (figuras 3, 4).

Ello fue pronosticado de antemano por Anderson (1953) como lo muestra la figura 5.

La estabilización de los derivados de híbridos, por aislamiento y selección, sin duplicación cromosómica ni retrocruzamiento, se ha cumplido artificialmente, y existe por lo menos un ejemplo de una

INVIABILIDAD Y ESTERILIDAD DE LOS HÍBRIDOS, EN EL COMPLEJO DE *ELYMUS GLAUCUS*

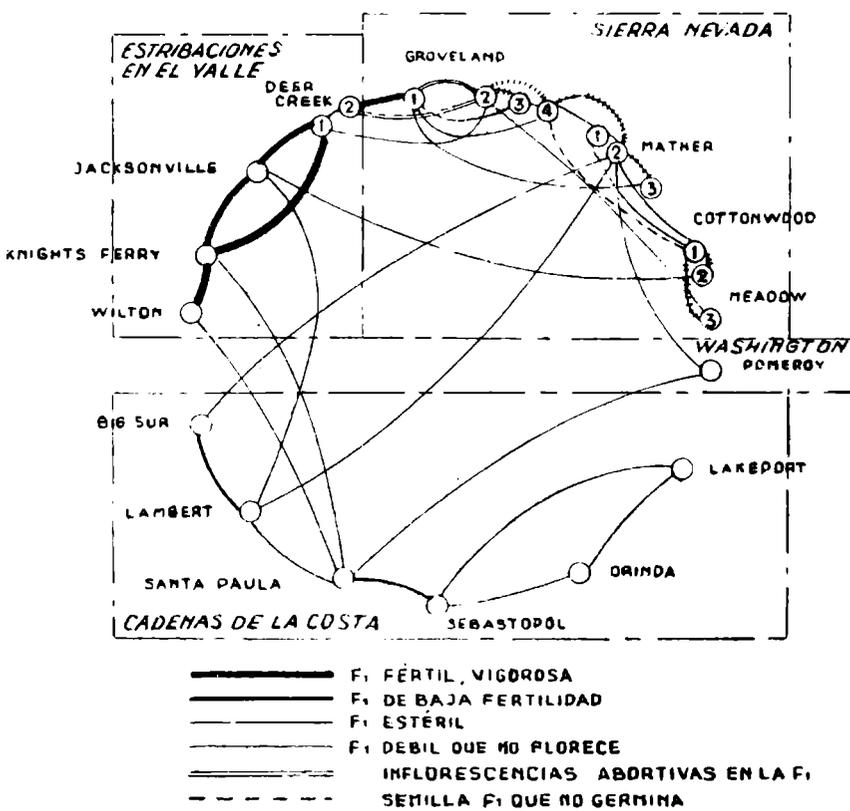


Fig. 3. — Cuadro que muestra las relaciones entre algunas microespecies del complejo de *Elymus glaucus*

especie natural que se ha originado muy probablemente de esta manera. El mejor ejemplo artificial es la selección realizada por Smith y Daly (1959) de derivados fértiles que se reproducen homogéneos, a partir del híbrido parcialmente estéril entre *Nicotiana alata* y *N. Langsdorffii*. Estas dos especies difieren considerablemente entre sí en sus flores, y aunque ambas tienen el número cromosómico $n=9$, el apareamiento en el híbrido indica que difieren en estructura cro-

GENEALOGIA DE *ELIMUS GLAUCUS* INTROGRESIVO

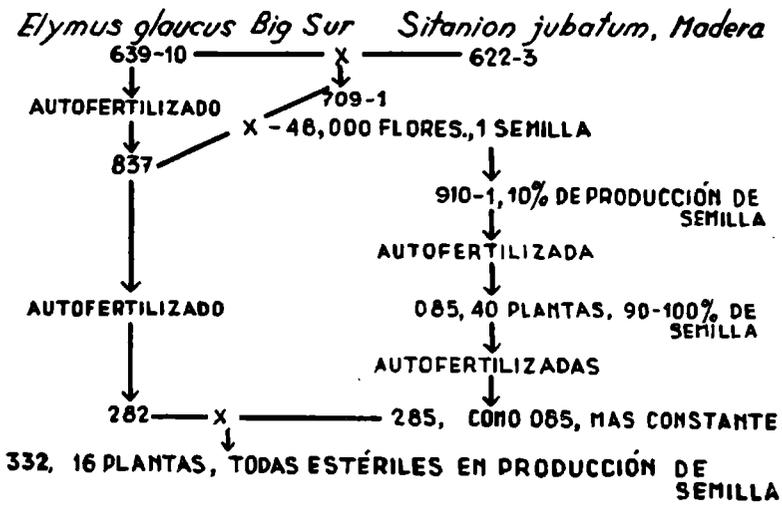


Fig. 4. — Genealogía de una microespecie nueva producida artificialmente a partir de la hibridación entre *Elymus glaucus* y *Sitanion jubatum*

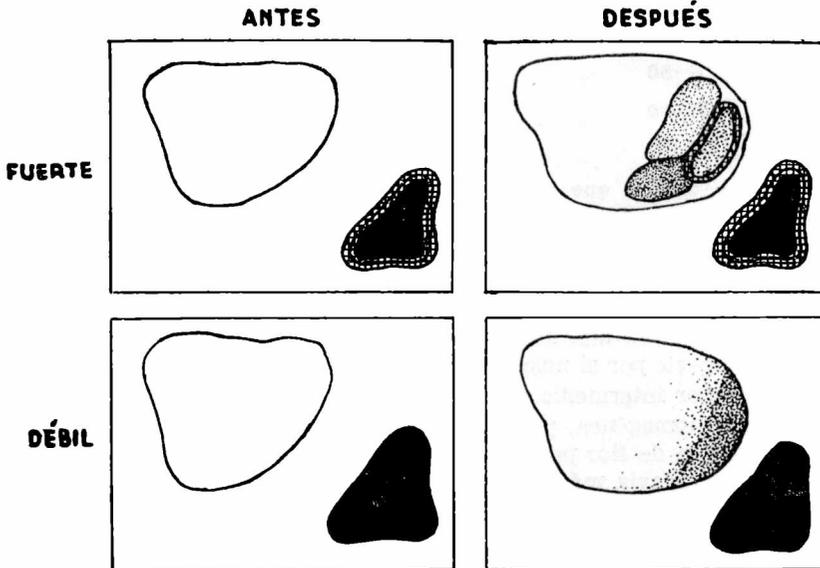


Fig. 5. — Cuadro que muestra los efectos de la introgresión entre dos especies separadas por barreras fuertes (arriba) y débiles (abajo). (de Anderson, 1953)

mosómica (Avery, 1938). A partir del híbrido de F_1 , parcialmente estéril y estructuralmente heterocigótico, Smith obtuvo tres líneas fértiles estructuralmente homocigóticas y que se reproducían homogéneas, después de ocho generaciones de autofertilización artificial y selección para algunas características florales. Una de estas líneas, seleccionada para tamaño grande de la corola, poseía finalmente flores aún más grandes que el progenitor de flores grandes, *N. alata*. Esto demuestra que genes derivados de *N. Langsdorffii*, que tiene las flores más pequeñas dentro del género, pueden aumentar por recombinación

PORCENTAJE DE POLEN ABORTIVO

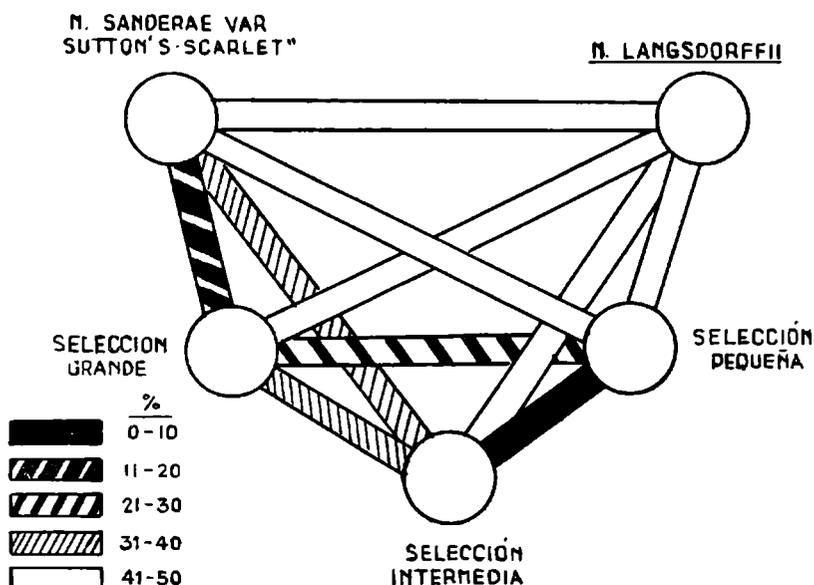


Fig. 6. — Cuadro que muestra el origen de dos líneas, separadas de ambas especies progenitoras por barreras de aislamiento reproductivo, y que se originaron a partir de un híbrido interespecífico en *Nicotiana*, sin duplicación cromosómica. (de Smith y Daly, 1959)

ción el tamaño de las flores de *N. alata*, una de las especies de flores más grandes, más allá del límite posible sobre la base del pozo génico de esta especie por sí mismo. Smith fue también capaz de fijar el tamaño de flor intermedio del híbrido de F_1 en una línea fértil, que se reprodujo homogénea, y de producir una tercera línea, seleccionada para tamaño de flor pequeño, la cual tenía flores más pequeñas que la F_1 pero todavía más grandes que las de *N. Langsdorffii*. El hecho de que la recombinación de genes en la descendencia de este híbrido, con o sin selección, produzca una tendencia hacia el aumento del tamaño de la flor, y de que la recuperación del tamaño pequeño de la flor de *N. Langsdorffii* sea aparentemente muy difícil sin retrocruzamiento, es de considerable interés filogenético. La base genética y de desarrollo de esta tendencia bien merecería ser explorada.

Son aún más interesantes las relaciones de fertilidad entre los derivados del híbrido que se reproducen homogéneos, así como entre ellos y las especies progenitoras. Daly y Smith demostraron que la línea de flores grandes era completamente interfértil con *N. alata*, y que por eso debe considerarse como una raza esencialmente introgresada de esta especie. Este resultado nos demuestra que poblaciones genéticamente similares, que contienen genes predominantemente de una especie, pero con ciertos segmentos cromosómicos derivados de otra, puede obtenerse a partir de híbridos de F_1 por retrocruzamiento y selección, o bien por selección fuerte en la dirección de una de las especies progenitoras, sin retrocruzamiento. En consecuencia, los resultados genéticos de la introgresión se superponen con aquellos del aislamiento y la selección de derivados de híbridos, de modo que no pueden hacerse siempre las distinciones operativas entre los dos procesos.

Las relaciones de fertilidad de las selecciones intermedia y de flores pequeñas de Smith, fueron muy diferentes (figura 6). Ellas fueron completamente interfértiles, pero ambas formaron híbridos parcialmente estériles cuando se retrocruzaron con *N. alata* o bien con *N. Langsdorffii*. En consecuencia, el híbrido fértil entre estas dos líneas derivadas podría formar la base de una nueva población específica con un pozo génico razonablemente grande. Dicho híbrido tendría un aislamiento genético suficiente de ambas especies progenitoras, de modo que sería posible una divergencia adicional en un habitat adyacente pero diferente de aquel ocupado por cualquiera de dichos progenitores.

Una especie natural que se originó probablemente de esta manera es *Delphinium gypsophilum* (Lewis and Epling, 1959). Esta especie es intermedia entre *D. hansenii* y *D. recurvatum*, tanto en morfología externa como en el habitat que ocupa (figuras 7, 8). Además, este habitat es de origen relativamente reciente, por cambios climáticos que han ocurrido desde el periodo pluvial Pleistoceno. La evidencia genética que favorece la suposición del origen híbrido de *D. gypsophilum* es el hecho de que esta especie forma descendientes muy fértiles cuando se cruza con el híbrido de F_1 entre *D. hansenii* y *D. recurvatum*, mientras que los híbridos de F_1 entre *D. gypsophilum* y cualquiera de los progenitores de aquel híbrido, son más estériles. En consecuencia, *D. gypsophilum* es tanto morfológica como genéticamente más similar a un híbrido de F_1 producido artificialmente que a cualquier otra población de ocurrencia natural.

Estos dos ejemplos muestran que los híbridos interespecíficos parcialmente fértiles, pueden dar origen a poblaciones genéticamente aisladas, que se reproducen homogéneas, las cuales pueden formar la base de especies completamente nuevas, sin alteración del número cromosómico. Un modelo teórico que muestra cómo la segregación de factores complementarios para esterilidad del híbrido, sean ellos genes o pequeños segmentos cromosómicos, podría dar este resultado, se presenta en otro lugar (Stebbins, 1957, 1958). Los detalles de este modelo no necesitan repetirse aquí, pero un ejemplo particular de como operaría es el siguiente:

Imaginemos dos especies que difieran con respecto a seis translocaciones recíprocas que segreguen independientemente, cada una de las cuales reduce la fertilidad de la F_1 a la mitad. La fertilidad del híbrido correspondiente sería entonces $(\frac{1}{2})^6$ ó 1.56 por ciento. Ya que la mayoría de los individuos de F_2 y generaciones posteriores serían homocigóticos por los menos para una de las seis translocaciones, ellos resultarían más fértiles que el híbrido de F_1 . No obstante

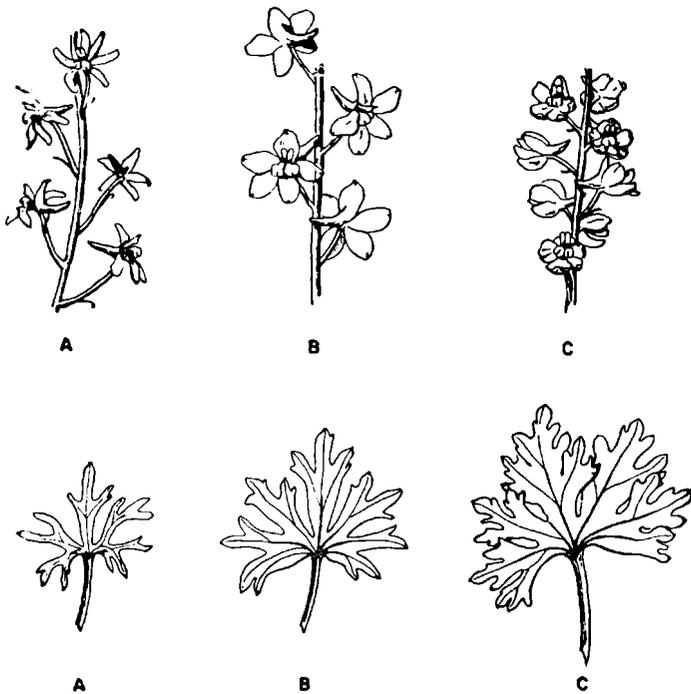


Fig. 7. — Hojas y flores de *Delphinium recurvatum* (izquierda, A), *D. gypsophilum* (centro, B) y *D. hesperium* (derecha, C). (de Lewis y Epling, 1959)

solo 1.56 por ciento de estos descendientes serían homocigóticos para el total de las seis translocaciones y por eso serían completamente fértiles. Pero el hecho importante es que si estas seis translocaciones segregaran independientemente entre sí, las nuevas combinaciones entre ellas sería mucho más comunes que las combinaciones paternas. En realidad, entre estos derivados fértiles 62/64 o casi el 97 por ciento, serían homocigóticos para nuevas combinaciones de translocaciones, y formarían así híbridos parcialmente estériles cuando fueran retrocruzadas con ambas especies progenitoras.

Los ejemplos reales y el modelo teórico presentado antes, nos demuestran que la hibridación interespecífica puede llevar al origen de nuevas especies sin alteración del número cromosómico original.

Además, aunque la mayoría de estas especies representarían al comienzo recombinaciones de las características de las especies progenitoras, la segregación transgresiva acompañada por la selección

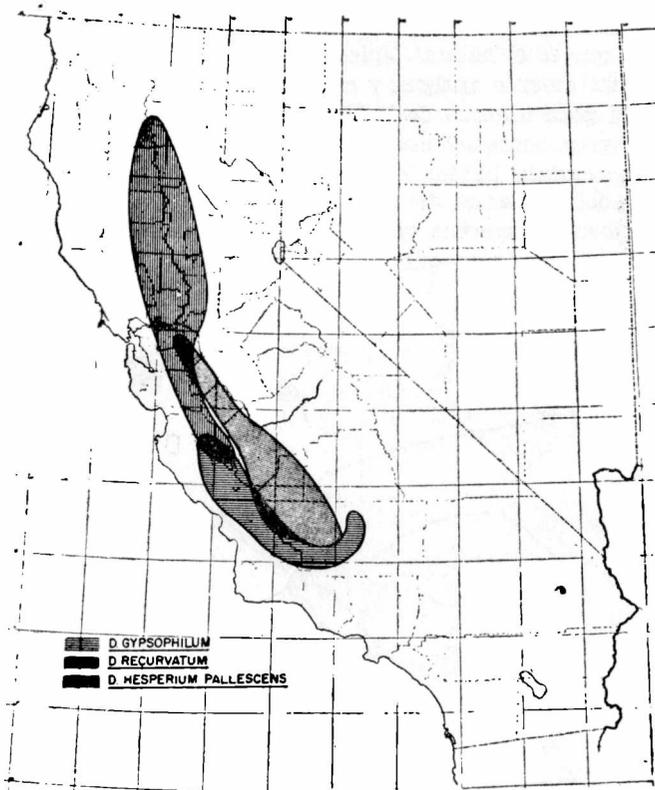


Fig. 8. — Mapa que muestra la distribución de *Delphinium recurvatum*, *D. hesperium* y *D. gypsophilum*

natural para adaptación a habitats nuevos, podría hacer que estas poblaciones excedieran en generaciones posteriores los límites de ambas especies progenitoras, en uno o más caracteres.

SELECCION DE LOS DERIVADOS DE HIBRIDOS, POR POLINIZADORES ESPECIALIZADOS

En plantas con flores muy especializadas para la polinización cruzada por insectos u otros vectores animales, estos polinizadores pueden ejercer una selección fuerte de combinaciones adaptativas nuevas derivadas de conglomerados híbridos. Este curso de evolución está bien ilustrado por el análisis de Straw (1955, 1956) del origen de ciertas especies de *Pentstemon* endémicas del sur de California. Como puede verse en la figura 9, *P. grinnellii* y *P. centranthifolius* son muy diferentes en estructura floral, pero *P. spectabilis* y *P. clevelandii* son morfológicamente intermedios entre estos dos extremos. Además,

las plantas ocasionales que crecen adyacentes a poblaciones de *P. grinnellii* y *P. centranthifolius*, derivados aparentemente de ellas por hibridación, se asemejan mucho a *P. spectabilis*, mientras que híbridos aparentemente similares entre *P. spectabilis* y *P. centranthifolius* se asemejan mucho a *P. clevelandii*. El bosque montañoso de *Pinus ponderosa*, que es el habitat típico de *P. grinnellii*, es una formación vegetal relativamente antigua y estable, mientras que la distribución amplia y el gran número de habitats ocupados por *P. centranthifolius*, atestiguan sobre su edad comparativamente grande. Por otra parte, *P. spectabilis* habita la formación vegetal reciente, agresiva y extendida, del chaparral del sur de California. Por eso, la evidencia de la distribución sugeriría también que *P. grinnellii* y *P. centranthifolius* son más antiguos que *P. spectabilis* y *P. clevelandii*.

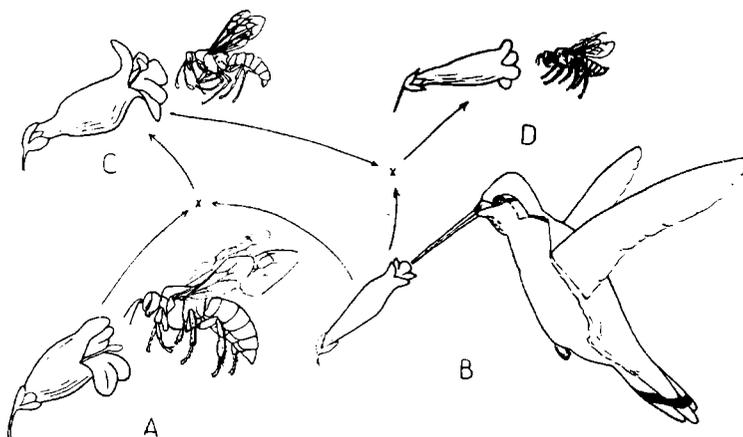


Fig. 9. — Las flores y los animales polinizadores de cuatro especies de *Pentstemon*

- A: *Pentstemon grinnellii* y *Xylocopa* sp.
- B: *P. centranthifolius* y una especie de colibrí.
- C: *P. spectabilis* y *Pseudomasaris* sp.
- D: *P. clevelandii* y *Diadasia* sp.

Como lo indica la figura 9, *P. grinnellii* es polinizado por abejas carpinteras (*Xylocopa*) *P. centranthifolius*, por colibríes (*Trochilidae*), *P. spectabilis* por avispas del género *Pseudomasaris*, y *P. clevelandii* por colibríes o bien pequeñas abejas solitarias del género *Diadasia*, y quizá por otros polinizadores. A partir de estos datos, la hipótesis más probable que emerge es que en el pasado distante, quizá al final del periodo Pleistoceno, se formaron conglomerados híbridos entre *P. grinnellii* y *P. centranthifolius*. Los individuos más cercanos a intermedios, de estos conglomerados, no fueron atractivos ni para abejas carpinteras ni para colibríes, pero algunos fueron visitados por *Pseudomasaris*. Este hecho, acoplado con su adaptación a un habitat intermedio entre aquellos de las especies progenitoras, que se fue expandiendo rápidamente debido a desecación creciente,

favoreció el establecimiento, por aislamiento y selección, de una nueva población estable, adaptada al habitat del chaparral y polinizada por *Pseudomasaris*. A medida que esta población se difundió se puso nuevamente en contacto con *P. centrathifolius* en varias localidades, y se formaron conglomerados híbridos entre ellas. A lo largo de los márgenes del desierto, estos híbridos encontraron habitats recién disponibles, polinizadores que no visitaban las especies progenitoras, y en consecuencia una oportunidad para resultar estabilizadas y adaptadas a un nuevo nicho ambiental. De esta manera se originaron sucesivamente dos especies nuevas, a partir de otras dos más antiguas, muy distintas y bien aisladas.

Los experimentos de hibridación de Viehmeyer (1958) demuestran que muchas especies muy diferentes de *Pentstemon* pueden hibridarse artificialmente con facilidad. En consecuencia, pueden haber ocurrido muy frecuentemente sucesos similares a aquellos recién postulados, en la evolución de este género grande y variado del oeste de Norteamérica.

Otra familia en la cual pueden hibridarse fácilmente especies con estructura floral muy diferente, para formar híbridos de F_1 fértiles, es la de las Orquidáceas. Se sabe que las especies de esta familia tienen relaciones muy específicas con insectos polinizadores particulares. A este respecto, uno de los géneros más notables es *Ophrys*, en el cual Kullenberg (1961) ha elaborado en gran detalle, sobre bases experimentales y de observación, las relaciones peculiares de las especies con himenópteros machos, por la vía del proceso de pseudocopulación. Hace algunos años, junto con el extinto M. Louis Ferlan (Stebbins and Ferlan, 1956), notamos que la especie *O. murbeckii*, que en las montañas de Argelia crece abundantemente, separada de otras especies del género, y es razonablemente constante, es sin embargo intermedia entre las especies difundidas *O. lutea* y *O. fusca*, y se asemeja mucho a los híbridos raros que se encuentran en poblaciones mixtas de estas dos últimas especies. Postulamos entonces que *O. murbeckii* se había originado en el pasado remoto a partir de tales híbridos y había adquirido su distinción y constancia por la acción selectiva de su ambiente actual más aquella de algún nuevo insecto polinizador.

Kullenberg (1961) ha demostrado que las tres especies anteriores son todas polinizadas por abejas machos que pertenecen a especies distintas del gran género *Andrena*, pero no se han hecho observaciones suficientes sobre *O. fusca* y *O. murbeckii*, que a menudo son polinizadas por la misma especie, para ver cómo se provee al aislamiento por polinización diferencial.

No obstante hay buena razón para creer que la selección por polinizadores específicos, a partir de conglomerados híbridos, ha sido una fuente importante de nuevas especies, tanto en *Ophrys* como en otros géneros de Orquidáceas. Este es un grupo sobre el cual los

estudios ecológicos y análisis citogenéticos combinados, de las especies en sus habitats nativos, podrían suministrar mucha información valiosa relativa a este tipo de evolución.

EL CICLO DE HIBRIDACION-DIFERENCIACION Y EL ORIGEN DE LA NOVEDAD EVOLUTIVA

Alguien del auditorio puede en este punto estar preguntándose si el ciclo de hibridación-diferenciación puede originar algo nuevo. ¿No puede ser simplemente un método dramático de recombinar aquellas combinaciones génicas adaptativas previamente existentes? Si es así, ¿no debiéramos buscar una serie completamente diferente de sucesos para explicar el origen de picos adaptativos completamente nuevos, tales como los que pudieran formar la base de nuevos géneros o familias?

Esta pregunta fue respondida parcialmente hace ocho años por Edgar Anderson y por mí (Anderson and Stebbins, 1954). Señalamos que, en primer lugar, el origen de novedades evolutivas es un suceso raro comparado con el origen de aquellos complejos adaptativos nuevos que forman las razas y las especies, los cuales son, en su mayor parte, solamente modificaciones de adaptaciones antiguas. Por lo tanto, el hecho reconocido de que la mayoría de los derivados de híbridos son solamente recombinaciones de caracteres antiguos, debe esperarse bajo cualesquiera condiciones. Ello no debilita la hipótesis de que los tipos evolutivos completamente nuevos, que aparecen raramente, son también el resultado de recombinación genética que sigue a la hibridación, o que se hacen posibles por la secuencia no común de sucesos que acompañan al ingreso de tipos híbridos en habitats recientemente disponibles.

Una manera en la cual la hibridación puede iniciar el origen de tipos nuevos es causando que un ambiente resulte favorable para mutaciones que en las especies previamente existentes eran adaptativamente inferiores y por eso constantemente rechazadas por la selección. Si ocurre hibridación en un lugar donde están a disposición muchos habitats nuevos, los valores selectivos de todas las mutaciones, antiguas y nuevas, se alterarán considerablemente y aumentará mucho la posibilidad de que algunas mutaciones nuevas, que previamente habían sido rechazadas por la selección, sean favorecidas en una nueva combinación génica expuesta a un ambiente nuevo.

En adición, el conocimiento que los genetistas están adquiriendo actualmente sobre la estructura y acción de los genes, está llevando hacia la hipótesis de que las propias mutaciones "nuevas" son producidas por la recombinación, en nuevas maneras, de un número pequeño de elementos de la estructura génica, que existen en todas las formas de vida.

Estudios recientes de la ultraestructura de los genes, particularmente aquellos de Watson y Crick, Benzer, Ochoa y sus continuadores, han demostrado claramente que las propiedades especiales de

cualquier gen particular se deben a la disposición lineal de un gran número de pares de nucleótidos que consisten solamente en cuatro tipos básicos. Como lo ha señalado Pontecorvo (1958), un gen puede asimilarse a una sentencia, cuyo significado reside en el orden de las letras en cada palabra y de las palabras en la sentencia. Por ejemplo, si intercambiamos las primeras letras de las palabras "cada" y "noche", obtenemos dos palabras nuevas, "nada" y "coche". Además, si intercambiamos las palabras en estas sentencias: "El cazador mató al tigre" y "El marido besó a su esposa", obtenemos estas nuevas sentencias: "El cazador besó al tigre" y "El marido mató a su esposa".

La evidencia obtenida recientemente de bacterias indica que genes apareados que tienen estructuras diferentes, pueden sufrir recombinación o "crossing-over" intragénico, y de esta manera producir combinaciones de nucleótidos que tienen propiedades químicas totalmente diferentes, es decir, su "significado" como portadores de información en el código del ácido desoxirribonucleico es completamente nuevo.

Además, las estructuras morfológicas que cambian durante la evolución, tales como hojas, pétalos, estambres y carpelos, son producidas en cada organismo individual por una secuencia integrada de procesos químicos. La naturaleza de cada proceso individual está determinada por el genotipo del organismo y por el ambiente intracelular producida por los procesos determinados por genes que lo han precedido en el desarrollo. Los cambios cuantitativos en la rapidez de los procesos más tempranos pueden producir ambientes intracelulares totalmente nuevos y desviar de tal modo el curso del desarrollo en canales completamente nuevos, que producen como efectos finales extremos estructuras completamente nuevas. Un ejemplo probable de este tipo de cambio es el efecto del gen *hooded* en cebada, que discutiré en otra disertación de estas reuniones.

La discusión anterior puede resumirse diciendo que en cada nivel de la estructura y la acción génicas, la novedad en los organismos superiores es principal o totalmente una característica del patrón. Ya que siempre pueden construirse nuevos patrones por combinación de los elementos de dos patrones existentes muy diferentes, la hibridación puede llevar directamente a este tipo de novedad.

La hipótesis de que el cambio evolutivo en las plantas superiores depende principalmente de una sucesión de ciclos de hibridación-diferenciación, que ocurren en habitats perturbados, es aun muy nueva, y al presente no debiera considerarse más que como una hipótesis de trabajo para concebir experimentos y planes para la observación e interpretación de las relaciones entre especies, géneros y categorías superiores. No obstante, la evidencia en favor de esta hipótesis es ya abundante e imponente, y está creciendo constantemente. Por lo tanto, sus consecuencias deben considerarse en todos los estudios de evolución de plantas, tanto en aquellos de la dinámica de los procesos evolutivos como en los de la filogenia de los grupos vegetales.

LITERATURA CITADA

- ANDERSON, E. 1953. Introgressive hybridization. *Biol. Rev.* 28: 280-307.
 — and G. L. STEBBINS. 1954. Hybridization as an evolutionary mechanism. *Evol.* 8: 378-388.
- AVERY, P. 1938. Cytogenetic evidences of *Nicotiana phylesis* in the *alata* group. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 18: 153-194.
- CLAUSEN, J., D. KECK, and W. M. HIESEY. 1945. Experimental studies on the nature of species. II. Plant evolution through amphiploidy and autopolloidy, with examples from the Madiinae. *Carnegie Ins. Wash. Publ.* 564; 174 pp.
- DOBZHANSKY, TH. 1951 *Genetics and the origin of species*. 3rd edition. 364 pp. New York, Columbia Univ. Press.
 — and O. PAVLOSKY. 1957. An experimental study of interaction between genetic drift and natural selection. *Evol.* 11: 311-319.
 — and N. P. SPASSKY. 1962. Genetic drift and natural selection in experimental populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 48: 148-156.
- DUNFORD, M. 1962. A cytogenetic analysis of a polyploid complex in *Grindelia* (Compositae). Thesis, Ph. D., Univ. Calif. Davis. 127 pp.
- EHRENDORFER, F. 1958. Ein variabilitätszentrum als fossiler hybridkomplex: Der ost-mediterrane *Galium graecum* L. — *G. canum* Req. formenkreis. Eine Monographie. (Zur phylogenie der Gattung Galium, VI.) *Osterr. Bot. Zeits.* 105: 229-279.
 — 1960. Differentiation-hybridization cycles and poliploidy in *Achillea*. *Cold Spring Harbor Symp. Quantitative Biol.* 24: 141-152.
- HALL, B. M. 1955. Genetic analysis of interspecific hybrids in the genus *Bromus*, section *Ceratochloa*. *Genetics.* 40: 175-192.
- HAWKES, J. G. 1956. A revisión of the tuber-bearing Solanums. *Ann. Rep. Scottish Soc. for Res. in Plant-Breeding.* 37-109.
 — 1958. Significance of wild species and primitive forms for potato breeding. *Euphytica.* 7: 257-270.
- KULLENBERG, B. 1961. Studies in *Ophrys* pollination. *Zool. Bidrag Fran-Uppsala.* 34: 1-340.
- LEWIS, H. and C. EPLING 1959. *Delphinium gypsophilum*, a diploid species of hybrid origin. *Evol.* 13: 511-525.
 — and M. E. LEWIS. 1955. The genus *Clarkia*. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 20: 241-392.
- MANTON, I. 1950. Problems of cytology and evolution in the Pteridophyta. 316 pp. Cambridge University Press.
- MAYR, E. 1942. *Systematics and the origin of species*. 334 pp. New York, Columbia Univ. Press.
 — 1954. Change of genetic environment and evolution. *Evolution as a Process*; 157-180. London. George Allen and Unwin.

- Mc. COLLUM, G. D. 1958. Comparative studies of chromosome pairing in natural and induced tetraploid *Dactylis*. *Chromosoma*. 9: 571-605.
- PONTECORVO, G. 1958. Trends in genetic analysis. 145 pp. New York, Columbia Univ. Press.
- MEHRA, P. N. 1961. Cytological evolution of ferns with particular reference to Himalayan forms. Proc. 48th Ind. Sc. Cong.: Part II, Presidential Address: 1-24.
- REINIG, W. F. 1939. Die genetisch-chorologischen Grundlagen der gerichteten geographischen variabilität. *Zeitschr. Ind Abst. Vererbungsl.* 76: 260-308.
- RICHARDS, P. W. 1952. The tropical rain forest; an ecological study. 450 pp. Cambridge Univ. Press.
- RILEY, R. and V. CHAPMAN. 1958. Genetic control of the cytologically diploid behavior of hexaploid wheat. *Nature*. 182: 713-715.
- SEARS, E. R. and M. OKAMOTO. 1957. Genetic and structural relationships of nonhomologous chromosomes in wheat. Proc. International Genetics Symposia., Suppl. Vol. Cytologia: 332-335.
- SMITH, H. H. and K. DALY, 1959. Discrete populations derived by interspecific hybridization and selection in *Nicotiana*. *Evolution* 13: 476-487.
- STEBBINS, G. L. 1949. The evolutionary significance of natural and artificial polyploids in the family Gramineae. Proc. 8th Int. Congr. Genetics: 461-485.
- 1950. Variation and evolution in plants. 643 pp. New York, Columbia Univ. Press.
- 1956. Artificial polyploidy as a tool in plant breeding. *Genetics in Plant Breeding; Brookhaven Symposia in Biology* 9: 37-52.
- 1957. The hybrid origin of microspecies in the *Elymus glaucus* complex. Proc. International Genetics Symposia Cytology, Suppl. Vol.: 336-340.
- 1958. The inviability, weakness, and sterility of interspecific hybrids. *Advances in Genetics* 9: 147-215.
- 1959. The role of hybridization in evolution. *Proc. Amer. Phil. Soc.* 103: 231-251.
- and L. FERLAN. 1956. Population variability, hybridization, and introgression in some species of *Ophrys*. *Evolution*. 10: 32-46.
- and D. ZOHARY. 1959. Cytogenetic and evolutionary studies in the genus *Dactylis*. I. Morphology, distribución, and interrelationships of the diploid subspecies. *Uni. Calif. Publ. Bot.* 31: 1-40.
- STRAW, R. M. 1955. Hybridization, homogamy, and sympatric speciation. *Evolution* 9: 441-444.
- 1956. Floral isolation in *Pentstemon*. *Amer. Naturalist.* 90: 47-53.

- VIEHMEYER, G. 1958. Reversal of evolution in the genus *Pentstemon*. Amer. Nat. 92: 129-139.
- WAGNER W. H., Jr. 1951. Cytotaxonomic analysis of evolution in *Pteridophyta*. Evolution 5: 177-181.
- WALKER, S. 1955. Cytogenetic studies in the *Dryopteris spinulosa* complex- I. *Watsonia* 3: 193-209.
— 1961. Cytogenetic studies in the *Dryopteris sponutosa* complex. II An. I. Bot. 48: 607-614.
- VAVILOV, N. I. 1926. Studies on the origin of cultivated plants, Bull. Appl. Bot., Pl. Breed. (Leningrad) 16: 1-248.
- WHITAKER, J. W. and J. A. STEYERMARK. 1935. Cytological aspect of *Grindelia* species. Bull. Torr. Bot. Club. 62: 69-73.
- WRIGHT, S. 1931. Evolution in Mendelian populations, Genetics 16: 97-159.