

EVOLUCIÓN RETICULADA POR HIBRIDACIÓN EN CORALES

Olga Lucía Torres-Suárez

Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano, Facultad de Ciencias Naturales e Ingeniería, Programa de Biología Ambiental, Carrera 4 No. 22-61, Bogotá, Colombia. oltorres.suarez@gmail.com

RESUMEN

La especiación por hibridación y la introgresión adaptativa han sido reconocidas como mecanismos promotores de biodiversidad en animales. En corales que presentan variabilidad morfológica, se sugiere que las incongruencias filogenéticas son producto de procesos de hibridación. Por ejemplo, en el mar Caribe se detectó que *Acropora prolifera* contiene un haplotipo de cada uno de sus parentales (*A. cervicornis* y *A. palmata*) y morfología intermedia. Dada la evidencia de polifilia y parafilia, sumado a la posibilidad de cruces interespecíficos, se sugiere que la hibridación tiene un papel importante en la evolución de este y otros géneros de corales. Así mismo, se plantea que la evolución de *Acropora* se ha presentado en forma reticulada, promovida por la existencia de un syngameon. Sin embargo, en algunos casos no se ha establecido el causante de la variabilidad morfológica y genética, pues no ha sido posible diferenciar entre procesos de hibridación introgresiva y procesos tales como purificación incompleta del linaje, convergencia y polimorfismos ancestrales mantenidos por selección. Para evaluar qué evidencia empírica hay de evolución reticulada por hibridación en corales, se realizó una revisión de estudios publicados sobre morfología y filogenética de especies con posibles eventos de hibridación. Igualmente, se revisaron los tipos de aislamiento reproductivo y se examinaron los resultados de cruces interespecíficos de especies que liberan sus gametos en sincronía. Adicionalmente, se analizó el efecto de la hibridación sobre la diversidad coralina y la posible adaptación de los corales a medios cambiantes en el contexto de cambio climático. En conclusión, a la fecha no existe evidencia que constate especiación por hibridación en corales. Por lo anterior, se hace necesario el uso de nuevas metodologías de *next generation*, que faciliten la búsqueda de señales de hibridación o introgresión y así, poder determinar con exactitud si la especiación por hibridación y/o la introgresión adaptativa son las fuerzas que promueven la gran diversidad coralina.

PALABRAS CLAVES: Corales, hibridación, cruces interespecíficos, morfoespecies, syngameon.

ABSTRACT

Reticulate evolution by hybridization in corals. Hybrid speciation and adaptive introgression have been recognized as mechanisms promoting biodiversity in animals. For corals with high morphological variation, hybridization is being considered as a possible explanation of phylogenetic incongruences. For instance, in the Caribbean Sea, it has been shown that *Acropora prolifera* contains a haplotype from each of its parents (*A. cervicornis* and *A. palmata*) and intermediate morphology. Because of the polyphyly and

paraphyly, in addition to crosses between species, it is suggested that hybridization has an important role in the evolution of *Acropora* and other corals. Moreover, it has been proposed that the evolution of *Acropora* is in a reticulate pattern owing to a syngameon. Nevertheless, in some cases it has not been possible to state the reason of morphological and genetic variation since it was not possible to differentiate between introgressive hybridization and other process such as incomplete lineage sorting, convergence and ancestral polymorphism selectively maintained. To review the empiric evidence of reticulate evolution by hybridization in corals, here, I reviewed published research on the morphologic and phylogenetic evidence of possible events of hybridization. Additionally, I analyzed the reproductive barriers and the results of interspecific crosses of species that synchronically spawn their gametes. Moreover, I reviewed the effect of hybridization on coral biodiversity and a possible adaptation of corals under climate change. In conclusion, up today, there is no evidence of hybrid speciation in corals. Thus, the use of new methodologies of next generation is needed as a way to looking for hybridization or introgression signals in order to state whether hybrid speciation and/or adaptive introgression are forces driving the great coral diversity.

KEYWORDS: Corals, hybridization, interspecific crosses, morphospecies, syngameon.

INTRODUCCIÓN

El impacto del cambio climático sobre la circulación oceánica y el nivel del mar ha ocurrido rápidamente, afectando ecosistemas altamente sensibles al calentamiento global como los arrecifes coralinos (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007). La disolución de las capas de hielo en los polos, por ejemplo, podría afectar la velocidad de las corrientes marinas disminuyendo e incluso suspendiendo el flujo oceánico (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007). Dado que el comportamiento de las corrientes oceánicas influye en los factores fisicoquímicos del medio marino, en la dispersión de larvas (Veron, 1995) y en general en la abundancia y distribución de las comunidades del plancton (Hays *et al.*, 2005; Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007), el cambio climático podría repercutir en la conectividad de las comunidades coralinas y puede ser causal de cruces interespecíficos (i. e. entre linajes de corales) (Hatta *et al.*, 1999; Márquez *et al.*, 2002a; Levitan *et al.*, 2011).

La conectividad marina enmarca un cuadro de flujo genético entre las especies, por lo tanto se ha reconocido que la evolución reticulada está implicada en el origen y adaptación de los organismos (ver revisiones en Arnold y Fogarty, 2009; Boto, 2012; Swithers *et al.*, 2012). Procesos de hibridación y transferencia génica horizontal permiten la existencia de un patrón reticulado, pues mantienen linajes evolutivos con un mosaico genético. La importancia de la hibridación y la transferencia génica horizontal en la evolución de nuevas especies se basa en que los dos permiten la rápida adquisición de elementos que favorecen la adaptación de los organismos a ambientes cambiantes (Seehausen *et al.*, 2008; Arnold, 2010; Boto, 2012; Abbott *et al.*, 2013). A la luz de los cambios que actualmente se presentan en el océano, un proceso de divergencia por adaptación basado en caracteres híbridos sería potencialmente generador de nuevas especies o subespecies (Seehausen, 2004).

A pesar de la controversia histórica sobre la importancia de la hibridación como un mecanismo importante de especiación (Seehausen, 2004; Seehausen *et al.*, 2008), se ha reconocido que este proceso promueve la diversificación tanto en plantas como en animales (Mallet, 2005; Mavarez *et al.*, 2006; Baack y Rieseberg, 2007; Kuriwa *et al.*, 2007; Shiga y Kadono, 2007; Salazar *et al.*, 2010; Eroukmanoff *et al.*, 2013a; Seehausen, 2013). Más aún, evidencia reciente demuestra que la introgresión de material genético puede ocurrir en caracteres adaptativos facilitando la diseminación de adaptaciones existentes y nuevas (Anderson *et al.*, 2009; Rieseberg, 2011; The *Heliconius* Genome Consortium, 2012). Igualmente, la implementación de nuevas metodologías moleculares ha permitido la ratificación de algunas hipótesis de hibridación y la desmitificación de otras (ver revisiones en Hedrick, 2013). Por ejemplo, ha sido posible evidenciar que la hibridación introgresiva ha permitido la adquisición de características inmunológicas en pinzones (Aves: Thraupidae) del género *Chamaerhynchus* (Kleindorfer *et al.*, 2014), la diversificación del color en mariposas *Heliconius* (Pardo-Díaz *et al.*, 2012) y el rápido desarrollo de resistencia a pesticidas en ratones (Song *et al.*, 2011).

Aunque en revisiones sobre hibridación y evolución reticulada abundan los ejemplos con especies terrestres (Suárez *et al.*, 2007; Boto, 2012; Hedrick, 2013), también se reconoce que la hibridación podría ser un mecanismo evolutivo importante en especies de ambientes marinos (Willis *et al.*, 2006; Lessios, 2007; Arnold y Fogarty, 2009; Ladner y Palumbi, 2012). Se cree que la evolución reticulada debería tener gran implicación en la biodiversidad coralina (Veron, 1995), siendo un factor que posibilita la variabilidad morfológica entre las especies (Vollmer y Palumbi, 2002; Miller y Van Oppen, 2003). El potencial evolutivo de la hibridación en corales, de ser significativo, tendría importantes implicaciones en la conservación de la comunidad coralina, dado que híbridos viables podrían ser importantes reservorios de diversidad genética y facilitar la radiación adaptativa en un ambiente cambiante (Seehausen, 2004; Seehausen *et al.*, 2008; Hasselman *et al.*, 2014). Esto es trascendental para los arrecifes coralinos dado que estos ecosistemas promueven la biodiversidad marina, proporcionando un ambiente para el desarrollo de un tercio de las especies de peces marinos, otros vertebrados y miles de invertebrados (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007; Bertness *et al.*, 2014). Además, los arrecifes de coral funcionan como barreras contra la acción del oleaje como agente erosionador de playas, a la vez que soportan actividades socioeconómicas como la pesca y el turismo (Wallace y Willis, 1994; Crabbe, 2007; Schlacher *et al.*, 2007). Por todo lo anterior, se hace necesario el estudio de la biodiversidad coralina a partir de herramientas moleculares que permitan entender los mecanismos generadores de su diversidad y que contribuyan a optimizar su conservación (Odorico y Miller, 1997; Van Oppen *et al.*, 2001; Márquez *et al.*, 2002b; Vollmer y Palumbi, 2004).



Actualmente se conoce que los procesos de hibridación han contribuido a la biodiversidad coralina en el género *Acropora* presente en el mar Caribe y en el Indo-Pacífico (Vollmer y Palumbi, 2002; Richards *et al.*, 2008). De igual forma, se sugiere la presencia de un syngameon compuesto por un complejo de especies, en donde la identificación de especies coralinas crípticas de amplia distribución geográfica permite estimar la dispersión de sus poblaciones (Ladner y Palumbi, 2012). En cuanto a la transferencia génica horizontal (TGH) se ha reconocido que además de promover diversidad en organismos terrestres (Boto, 2012), también participa en la diversificación de organismos marinos, generando adaptaciones y evolución de archaee, bacterias, cianobacterias, protistas y micromonas (Arnold y Fogarty, 2009). Adicionalmente, se ha evidenciado intercambio de transposones en invertebrados marinos filogenéticamente distantes pero espacialmente cercanos (Arnold y Fogarty, 2009). Recientemente se describió el primer caso de transferencia horizontal con implicación en la evolución del genoma mitocondrial de metazoa, específicamente en octocorales (Bilewitch y Degnan, 2011).

Entre los procesos que permiten la evolución reticulada en corales, la hibridación es el mecanismo más estudiado y dada la complejidad de eventos que involucra, es el eje central de esta revisión. Esto no desconoce la importancia de la TGH en la diversificación y adaptación de las especies; sin embargo, dado que no hay suficientes estudios sobre este mecanismo en corales (excepto Bilewitch y Degnan, 2011), no se incluye en esta revisión. Para desarrollar la hipótesis de evolución reticulada por hibridación, aquí se expone el contexto de corales syngameon y se analiza la evidencia morfológica y filogenética de posibles eventos de hibridación. Igualmente, se revisaron los tipos de aislamiento reproductivo y se examinaron los resultados de cruces interespecíficos de especies que liberan sus gametos en sincronía. Finalmente, se analizó el efecto de la hibridación sobre la biodiversidad coralina y la posible adaptación de los corales a medios cambiantes en el contexto de cambio climático.

Corales syngameon en la naturaleza

Las especies de coral son reconocidas generalmente por sus caracteres morfológicos, particularmente estructuras esqueléticas (Knowlton *et al.*, 1997). No obstante, es frecuente encontrar en corales escleractineos y octocorales que las relaciones filogenéticas basadas en caracteres morfológicos difieren de las filogenias moleculares (Hatta *et al.*, 1999; Van Oppen *et al.*, 2001; Sánchez *et al.*, 2003; Ardila *et al.*, 2012). Pese a estas diferencias, es claro que existen especies coralinas con características morfológicas propias, sin importar el flujo genético que pueda presentarse ocasionalmente. Por ejemplo, *A. florida* y *A. nobilis* son

muy cercanas genéticamente, pero distantes morfológicamente, lo que sugiere que no necesariamente linajes relacionados deben compartir similitudes morfológicas (Hatta *et al.*, 1999). Tampoco es preciso indicar que grupos de especies similares morfológicamente constituyen grupos naturales, pues cuando se hacen forzamientos de la genealogía a una topología monofilética basada en caracteres morfológicos, el resultado difiere ampliamente del mejor árbol filogenético; esto ratifica que dichos grupos de especies no son monofiléticos (Van Oppen *et al.*, 2001).

En la naturaleza existen grupos de morfoespecies que se relacionan a través de hibridación frecuente u ocasional y no corresponden a unidades evolutivas diferenciadas (Jiggins *et al.*, 2008). Teniendo en cuenta que muchas especies de coral comparten variación genética con especies estrechamente relacionadas, el concepto de especie filogenética basado en la monofilia no debería ser aplicado a corales. Por el contrario, para corales se ha sugerido un concepto de especie basado en el *cluster* genotípico (Ladner y Palumbi, 2012); es decir, identificación de una especie como un grupo de individuos genéticamente distinguibles que presentan pocos o ningún intermedio cuando están en simpatria con otros *clusters* (Mallet, 1995). En el caso de los corales, la circulación superficial puede tener un amplio efecto en la conectividad genética de las poblaciones coralinas, tanto así, que puede generar un alto grado de homogeneidad dentro de las poblaciones en un tiempo dado, así como aislamiento regional y heterogeneidad de las mismas en otro (Veron, 1995). Debido a la existencia de grupos de morfoespecies en corales, varios autores (Veron, 1995; Van Oppen *et al.*, 2001, 2002; Márquez *et al.*, 2002a; Vollmer y Palumbi, 2004) han sugerido con base en evidencias de hibridación el término *syngameon*, es decir, un complejo de especies que pueden entrecruzarse, aunque están diferenciadas ecológicamente. En estudios con algunos corales, otros invertebrados y plantas, se cree que a causa de la presencia de *syngameones* en la naturaleza, es posible la existencia de patrones reticulados en la evolución de las especies (Suárez *et al.*, 2007). Cuando no existen mecanismos de aislamiento reproductivo entre morfoespecies de un complejo, es posible que se presente una sucesiva fusión y separación de las especies dentro de cada *syngameon*; esto permite la formación de un patrón de evolución reticulada dentro del cual nunca hay entrecruzamiento entre metaespecies (Figura 1). Los corales del género *Acropora* han sido el grupo más estudiado para evaluar eventos de hibridación. Por lo anterior, esta revisión se enfocará principalmente en ejemplos con el género de corales *Acropora*.

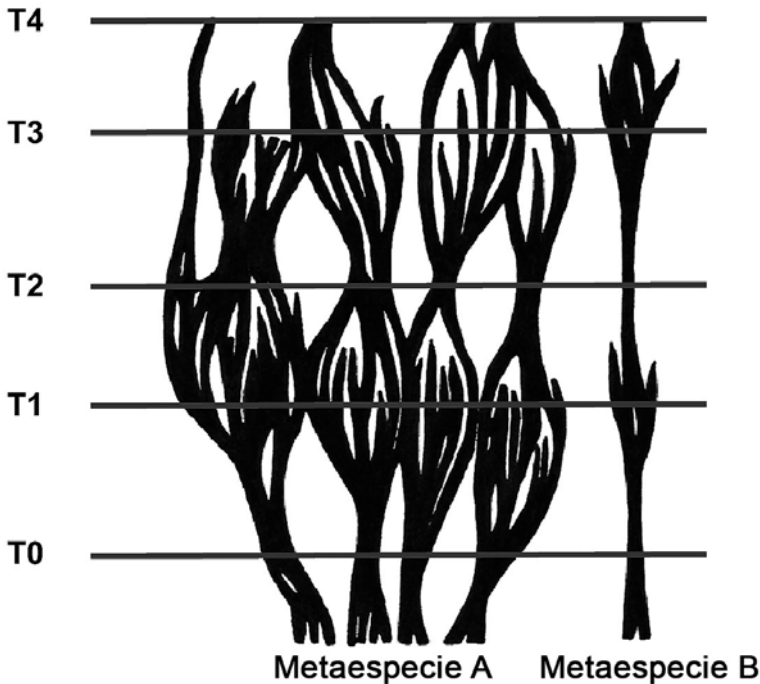


Figura 1. Diagrama del concepto de evolución reticulada syngameon. Se observan grupos de metaespecies con un grado de aislamiento reproductivo altamente flexible. Dentro de la metaespecie A, existen períodos (T0, T2, T4) donde el alto flujo genético produce pocas especies bien definidas. Sin embargo, hay períodos (T1 y T3), cuando la conectividad genética es baja, y se producen un mayor número de complejos de especies poco definidas. Modificado de Veron (1995).

Análisis moleculares sugieren hibridación en corales

A través de análisis moleculares se pueden probar con rigurosidad eventos de hibridación en la naturaleza. Usando regiones específicas del ADN es posible hallar información esencial sobre las relaciones filogenéticas entre especies y estimar las contribuciones parentales a los híbridos (Beebe y Rowe, 2004; Lowe *et al.*, 2004; Mallet, 2005; Kuriwa *et al.*, 2007; Meldgaard *et al.*, 2007; Price y Muir, 2008). Sin embargo, se ha comprobado que los marcadores neutrales, aunque pueden evidenciar flujo genético entre poblaciones e introgresión, no son apropiados para probar de manera estricta una hipótesis de origen híbrido. Actualmente se recomienda usar *loci* que controlen los rasgos adaptativos responsables de especiación (Vollmer y Palumbi, 2002; Jiggins *et al.*, 2008; Salazar *et al.*, 2008, 2010; Pardo-Díaz *et al.*, 2012; The *Heliconius* Genome Consortium, 2012).

La alta polifilia, parafilia y discordancia mito-nuclear entre hipótesis filogenéticas ha sido la metodología más implementada para sugerir hibridación en

corales. A pesar de que gran parte de la literatura sobre procesos de hibridación en corales está dirigida al género *Acropora*, también es posible evidenciar otros grupos coralinos cuyo límite entre las especies no es claro. En el mar Caribe, por ejemplo, el límite entre las especies del complejo *Orbicella annularis* –anteriormente *Montastraea*, que incluye *O. annularis*, *O. franksi* y *O. faveolata* (Budd *et al.*, 2012)– ha sido un tema de gran controversia, pues a pesar de las diferencias en morfología y características reproductivas entre especies, ocurre fecundación interespecífica en un gradiente norte-sur (i. e. Bahamas-Panamá) (Fukami *et al.*, 2004). Esto, unido a la evidencia molecular (i. e. AFLP, ITS y mtADN), sugiere que procesos de hibridación son el potencial causante del complejo *O. annularis* (Manfred y Veghel, 1994; Knowlton *et al.*, 1997; Fukami *et al.*, 2004). Además, la combinación de factores ambientales y genéticos aumenta la tasa de fecundación intraespecífica y de aislamiento reproductivo en el complejo *O. annularis* (Levitan *et al.*, 2011). Por tanto, las diferencias regionales en las similitudes genéticas de este complejo pueden ser explicadas por la probabilidad de cruces interespecíficos. Por otra parte, para algunas especies incubadoras de gametos, como las seis morfoespecies del género *Madracis*, no ha sido posible identificarlas como especies naturales. Aunque las especies de este género presentan diferencias en morfología, rasgos reproductivos y tipo de simbiontes, hay evidencia de polimorfismos compartidos tanto para genes nucleares (SRP54 y ATP5 α) como mitocondriales (nad5) (Frade *et al.*, 2010). Además, a partir de simulaciones de coalescencia se descartó que un proceso de purificación incompleta del linaje fuera el causante de la ambigüedad encontrada en las filogenias; esto sugiere que procesos de hibridación introgresiva han sido importantes en la evolución del género *Madracis* (Frade *et al.*, 2010). Similarmente, para el género *Platygyra* se evidenció molecularmente (i. e. aloenzimas) intercambio genético entre sus especies (Miller y Benzie, 1997).

El género *Acropora* en el mar Caribe está representado por *A. palmata*, *A. cervicornis* y *A. prolifera*; en conjunto estas especies son conocidas como el grupo *A. cervicornis* (Van Oppen *et al.*, 2000) y se diferencian por la forma de crecimiento de la colonia y preferencia de hábitat, siendo *A. prolifera* una especie con morfología intermedia entre las otras dos especies. Debido a la co-ocurrencia de los tres taxa en el mar Caribe, se cree que *A. prolifera* es un híbrido de las otras dos especies pues, además de su morfología intermedia, los híbridos F₁ (i. e. primera generación de la progenie híbrida) contienen un alelo de cada uno de sus parentales en los genes nucleares minicolágeno, calmodulina y Pax-C (Van Oppen *et al.*, 2000; Vollmer y Palumbi, 2002). En cuanto a la información mitocondrial, se evidencia que los cruces interespecíficos ocurren en dos direcciones, es decir, que los híbridos reciben material genético tanto de *A. palmata* como de *A. cervicornis* (Vollmer y Palumbi,

2002). Otros estudios sobre el grupo *A. cervicornis* encuentran señal de introgresión a partir del espaciador transcrito interno (ITS, por sus siglas en inglés), lo cual puede ser otra evidencia del retrocruce de *A. prolifera* con *A. cervicornis* (Van Oppen *et al.*, 2000; Miller y Van Oppen, 2003; Vollmer y Palumbi, 2004).

La detección de eventos de hibridación en *Acropora* en el Indo-Pacífico ha sido posible a través del análisis del locus minicolágeno que complementa la evidencia de cruces interespecíficos (Hatta *et al.*, 1999). Otros estudios han encontrado incongruencias entre las filogenias mitocondrial y nuclear que, unidas a la ausencia de monofilia para muchas especies, se toman como evidencia de hibridación introgresiva o purificación incompleta de linajes (Van Oppen *et al.*, 2001). En contraste, Nakajima *et al.* (2012), con el uso de microsatélites y análisis de genética poblacional, diferenciaron poblaciones simpátricas de *A. digitifera* y *Acropora* sp.1 (especie críptica de *A. digitifera*) presentes en diferentes localidades de Japón. Este estudio sugiere que la polifilia y parafilia (encontrada con la región control del ADNmt) posiblemente se deban a especiación reciente y a polimorfismos compartidos, y no a hibridación introgresiva. La hibridación sería poco probable pues los eventos reproductivos para estas especies ocurren en épocas diferentes (Nakajima *et al.*, 2012).

En cuanto al uso de genes ribosomales para rastrear eventos de hibridación, se ha encontrado variación en el ITS y en la región 5.8S del ADNr, lo que indica haplotipos compartidos entre las especies. En cinco especies del género *Acropora* se comparten haplotipos entre *A. cytherea* y *A. hyacinthus* y entre *A. valida* y *A. longicyathus*, lo cual puede deberse a cruces interespecíficos. La presencia de múltiples copias en dichos genes ribosomales puede presentarse dada la naturaleza de los mismos; sin embargo, mecanismos moleculares permiten la homogenización de las secuencias variantes a través de evolución en concierto (Liao, 1999). En el caso de las cinco especies de *Acropora* mencionadas se cree que dicha homogenización no se ha efectuado debido a eventos de hibridación, pues estos disminuyen la tasa de homogenización al causar rearrreglos cromosomales (relocalizando las copias de ADNr en diferentes cromosomas) (Odorico y Miller, 1997; Márquez *et al.*, 2003). Además, dado que algunas especies del género *Acropora* muestran patrones de sustitución diferentes respecto a las especies parentales, se ha propuesto un patrón de evolución reticulada (Odorico y Miller, 1997; Muir *et al.*, 2001; Coleman y Van Oppen, 2008). Es importante aclarar que las hipótesis filogenéticas basadas en genes ribosomales pueden mostrar relaciones genealógicas entre las especies, que no necesariamente son fieles a la realidad. Por ejemplo, la presencia de pseudogenes en topologías basadas en ITS puede verse reflejada como un aumento en la diversidad de las secuencias cuando no es cierto; esto debido a que los pseudogenes son loci

de ADNr no funcionales que han sido silenciados por procesos de dominancia nucleolar luego de un evento de hibridación. Vollmer y Palumbi (2004) estudiaron el sistema de hibridación en los *Acropora* del mar Caribe con genes ribosomales (ITS) y encontraron que la señal filogenética de procesos de hibridación reciente es oscurecida por polimorfismos ancestrales. Por lo anterior, se recomienda identificar este tipo de copias antes de realizar cualquier análisis filogenético (Odorico y Miller, 1997; Márquez *et al.*, 2003).

Aunque los estudios de genética de poblaciones indican que los eventos de hibridación son poco frecuentes en escalas de tiempo ecológico (i. e. evolución adaptativa en pocas generaciones, ver Carroll *et al.*, 2007), podrían ser significativos en una escala de tiempo evolutivo (i. e. los cambios adaptativos se presentan en millones de años) (Willis *et al.*, 2006). Esto facilitaría la radiación adaptativa que actualmente se refleja en la alta diversidad coralina. No obstante, teniendo presente la nueva evidencia sobre la hibridación en *Acropora* del Caribe, en donde el híbrido *A. prolifera* se presenta en igual o mayor abundancia que sus parentales, se podría hipotetizar que la introgresión adaptativa estaría actuando en un tiempo ecológico y no sólo en un tiempo evolutivo, como lo sugieren Willis *et al.* (2006).

Aislamiento reproductivo en corales

Entre los corales las especies incubadoras tienen la capacidad de almacenar ovas no fertilizadas por varias semanas, lo que les permite tener períodos reproductivos más largos, aumentando la probabilidad de cruces interespecíficos (Veron, 1995; Hatta *et al.*, 1999; Diekmann *et al.*, 2001; McFadden y Hutchinson, 2004; Frade *et al.*, 2010). De igual forma, las especies que liberan gametos sincrónicamente tienen gran potencial de hibridación en la naturaleza, a menos que exista un mecanismo de aislamiento reproductivo entre ellas (Babcock *et al.*, 1986; Veron, 1995; Hatta *et al.*, 1999). Dada la naturaleza boyante de los gametos de la mayoría de las especies de coral y la liberación de estos en forma masiva, sumado a las características del ambiente (temperatura, movimiento del agua, luz solar y lunar), se cumplen los requerimientos para incrementar la fecundación de los gametos. Por ejemplo, al ocurrir la liberación en la noche se reduce la mortalidad por depredadores que utilizan señales visuales; por otro lado, del nivel de la marea dependerá si la fertilización se realiza *in situ* o si hay una mayor dispersión de los gametos (Harrison *et al.*, 1984; Babcock *et al.*, 1986; Hayashibara *et al.*, 1993). Así mismo, la sincronía en los tiempos de liberación de gametos, la distancia genética y factores del ambiente, son componentes que inciden en las tasas de fecundación dentro de las especies o en la aparición de barreras reproductivas entre especies (Levitan *et al.*, 2011).

Si poblaciones alopátricas presentan contacto secundario, las diferencias genéticas entre ellas podrían ser compartidas si no existen barreras reproductivas y muy seguramente generarían una progenie (F_1) híbrida fértil. Así mismo, es posible tener cruces interespecíficos entre especies altamente relacionadas que se encuentran en simpatria (Ladner y Palumbi, 2012). A pesar de esto, factores ambientales son determinantes para la sobrevivencia de los híbridos (Palumbi, 1994; Edmands, 2002; Coyne y Orr, 2004; Mallet, 2005). Según las características de un hábitat, el aislamiento precigótico puede estar dado por el comportamiento reproductivo, la temporada de reproducción, la compatibilidad de gametos y la distancia espacial que restringe el flujo genético más que por el aislamiento postcigótico (Meldgaard *et al.*, 2007). Este último se define como la reducción de fertilidad o viabilidad para los híbridos, reflejándose en la aptitud de los individuos a causa de las incompatibilidades genéticas entre estos (Jiggins y Mallet, 2000; Turelli *et al.*, 2001; Edmands, 2002; Coyne y Orr, 2004; Mallet, 2005).

Algunos estudios en corales demuestran que los gametos pueden ser compatibles entre especies (Szmant *et al.*, 1997; Willis *et al.*, 1997; Hatta *et al.*, 1999; Isomura *et al.*, 2013) si las barreras reproductivas precigóticas son muy débiles (Veron, 1995). Pese a esto, en experimentos de selección de esperma se observa una preferencia de los gametos por las especies más relacionadas cuando las barreras precigóticas son semipermeables, siendo este un mecanismo para mantener los límites de las morfoespecies (Hatta *et al.*, 1999). Por ejemplo, la especie *A. formosa*-B no puede entrecruzarse ni con *A. formosa*-A ni con *A. nobilis* a pesar de su alta similitud fenotípica. Según esta evidencia, se cree que los híbridos no son simples variantes morfológicas de una especie, ya que existe una relación entre fecundación específica y tipos morfológicos. Sin embargo, Hatta *et al.* (1999) evidenciaron fecundación cruzada entre morfotipos *A. nasuta*-A y *A. formosa*-A, entre *A. nasuta*-C y *A. nasuta*-A, *A. formosa*-A, *A. digitifera*, entre *A. digitifera* y *A. formosa*-A, entre *A. digitifera* y *A. nasuta*-A. Con base en estos resultados, Hatta *et al.* (1999) sugieren que están sucediendo procesos de hibridación. Similarmente, para el género *Platygyra* se han registrado cruces entre morfoespecies a una tasa equivalente de nivel intraespecífico, produciendo larvas híbridas tan viables como las de sus conspecíficos lo cual revela discontinuidad entre los límites reproductivos y morfológicos de este género (Miller y Babcock, 1997; Szmant *et al.*, 1997; Willis *et al.*, 2006). En el mar Caribe la presencia simpátrica de *A. palmata* y *A. cervicornis* y el solapamiento en la liberación de gametos (Fogarty *et al.*, 2012) facilita la ocurrencia de cruces interespecíficos, permitiendo la existencia del híbrido *A. prolifera* (Vollmer y Palumbi, 2002). A partir de cruces interespecíficos en laboratorio se encontró que los híbridos *A. prolifera* son viables y la sobrevivencia en todos

los estadios de vida fue igual e incluso mayor que la de sus progenitores (Fogarty, 2012). Se sabe que estos híbridos son aptos para reproducirse y tener retrocruces con *A. cervicornis* (Van Oppen *et al.*, 2000; Vollmer y Palumbi, 2002; Miller y Van Oppen, 2003), pues los huevos de esta especie son más compatibles con gametos interespecíficos y tienen mayor tiempo de viabilidad en la columna de agua que los de *A. palmata*; esto es consistente con la evidencia molecular que refleja hibridación introgresiva unidireccional (el híbrido se cruza con *A. cervicornis*; Fogarty *et al.*, 2012; Vollmer y Palumbi, 2002).

En el Indo-Pacífico se cree que las especies *A. cytherea*, *A. hyacinthus*, *A. valida* y *A. longicyathus* no han desarrollado completamente los mecanismos de aislamiento reproductivo, por lo cual se sugiere que el patrón filogenético (i.e. ITS y 5.8s ADNr) que presentan es concordante con evolución reticulada (Odorico y Miller, 1997). Adicionalmente, Márquez *et al.* (2002b) encontraron que cruces interespecíficos entre *A. cytherea* y *A. hyacinthus* en laboratorio fueron efectivos, aunque demostraron que genéticamente (i. e. aloenzimas, intron Pax-C, región control del ADNmt) estas especies son distintas (Márquez *et al.*, 2002a, 2002b). Esta evidencia sugiere que para estas especies los eventos de hibridación en la naturaleza son poco frecuentes (Márquez *et al.*, 2002b). Por otra parte, Hatta *et al.* (1999) encontraron especies de *Acropora* (*A. digitifera*, *A. nasuta*, *A. formosa* y *A. nobilis*) que presentan fecundación interespecífica y normalidad en el desarrollo de los embriones híbridos, siendo posible la metamorfosis a pólipo. También se ha probado que pueden ocurrir cruces interespecíficos entre las especies del grupo *A. aspera* (Van Oppen *et al.*, 2002). Los resultados de estos cruces sumados al solapamiento de la época reproductiva manifiesta oportunidades claras para que se presenten eventos de hibridación en la naturaleza. Así mismo, los análisis moleculares (ITS) sugieren que eventualmente el híbrido *A. pulchra* F₁ puede cruzarse con el progenitor *A. aspera* evidenciando viabilidad del híbrido e introgresión dentro del grupo. Esto es favorecido por cambios en el nivel del mar, las corrientes oceánicas y por fallas en el sistema de reconocimiento óvulo-esperma. En conclusión, las características del grupo *A. aspera* son consistentes con una historia de evolución reticulada (Van Oppen *et al.*, 2001). Estos autores proponen que algunas especies de *Acropora* están filogenéticamente aisladas debido a diferencias en el tiempo de liberación de gametos; se cree que después del desove, estos no permanezcan en densidades suficientes para ser fecundados aunque sean viables, impidiendo el entrecruzamiento con especies que desovan horas más tarde.

Recientemente Isomura *et al.* (2013) realizaron cruces entre *A. florida* y *A. intermedia*, con los cuales se evidenció que estas especies pueden formar híbridos en dos direcciones (cualquiera de las dos especies dona los huevos). Sin embargo, se encontró que la fecundación de gametos interespecíficos se presentó una hora



más tarde que en cruces intraespecíficos, aunque esto no se reflejó en diferencias del tiempo de desarrollo de las larvas que alcanzaron el estadio de plánula 24 horas después. En cuanto a la especie que provee los huevos, se presentaron diferencias significativas en la tasa de fecundación y la sobrevivencia de las larvas, siendo mayor cuando los huevos provenían de *A. florida*, independientemente de si se trataba de cruces intra- o interespecíficos. Adicionalmente, se hicieron cruces entre *A. florida* con “int-flo” (colonia de morfología intermedia entre *A. florida* y *A. intermedia*), presentando altas tasas de fecundación; por lo que se sugiere que esta colonia es un híbrido de las dos especies y es apta para tener retrocruces por lo menos con uno de sus progenitores (Isomura *et al.*, 2013).

En latitudes altas, donde se presenta el género *Acropora* en sitios sin formación de arrecifes, la variación morfológica interespecífica es una limitante para definir la nomenclatura de las especies dominantes (Suzuki y Fukami, 2012). Suzuki y Fukami (2012) estudiaron la especie *A. solitaryensis*, debido a su dominancia en sitios de no formación arrecifal alrededor de Japón. Esta especie presenta tres morfos: plato solido (PL), tabla arborescente (AR) y un morfo intermedio (IM). En dicho estudio se incorporó *A. pruinosa*, la cual tiene alta relación genética con AR. Para identificar si estos morfos son producto de variación intraespecífica o son especies diferentes, se realizaron análisis moleculares a partir del intrón minicolágeno y de la región control del ADN mitocondrial; además, se hicieron cruces intra e interespecíficos. La evidencia molecular mostró que el morfo IM es una variante morfológica de *A. solitaryensis*, y se observó que el morfo AR estaba genéticamente diferenciado del morfo PL, este último detectándose como una especie no descrita. La evidencia molecular fue respaldada por los experimentos de cruces interespecíficos, pues se halló incompatibilidad de gametos entre AR y PL, sugiriendo así una barrera precigótica que permite la diferenciación genética de estas dos especies. Así mismo, se encontró que los huevos de *A. pruinosa* podían ser fecundados en un 88% por los gametos de *A. solitaryensis* (AR), aunque los cruces recíprocos tuvieron una baja fecundidad. Los resultados anteriores evidencian la posibilidad de hibridación en regiones donde no se presentan arrecifes coralinos. No obstante, Suzuki y Fukami (2012) proponen que la tasa de hibridación sería baja debido a incompatibilidad unidireccional de gametos, aunque resaltan que en estas localidades periféricas de la distribución coralina la especiación por hibridación no es un fenómeno imposible. Si los autores tuviesen más presente los tiempos de liberación de gametos (i. e. *A. pruinosa* libera gametos una hora antes que el morfo AR) y realizaran ensayos evaluando el tiempo de viabilidad de los huevos de las dos especies, podrían ratificar o desmentir compatibilidad gamética unidireccional y, a su vez, darle más soporte a la hipótesis de una mayor frecuencia de cruces interespecíficos (ver Fogarty *et al.*, 2012).

En contraste con el ejemplo anterior, Wei *et al.* (2012) evaluaron la hipótesis de que en hábitats con menor densidad coralina (i. e. la región subtropical alrededor de Taiwán, donde la comunidad coralina no forma un arrecife) aumenta la probabilidad de cruces interespecíficos (Willis *et al.*, 2006). *Acropora muricata*, *A. hyacinthus*, *A. humilis* y *A. valida* fueron las especies dominantes en la comunidad estudiada y se evidenció que existe aislamiento precigótico y poscigótico. No hubo sincronía suficiente en la liberación de los gametos para que se efectuaran cruces interespecíficos en la naturaleza. Adicionalmente, ensayos de cruces interespecíficos en el laboratorio mostraron bajas tasas de fecundación; en casos donde fue posible la obtención de embriones híbridos (4.58%), se detectó que estos fueron inviables. Dada la información sobre el éxito de fecundación interespecífica *in vitro* a través de regiones geográficas donde se encuentran ambientes con alta y baja diversidad coralina (revisado en Wei *et al.*, 2012), se sugiere que la hipótesis de mayor hibridación en regiones periféricas a zonas arrecifales, no es válida. No obstante, sería apresurado concluir si se cumple o no la hipótesis propuesta por Willis *et al.* (2006), ya que hay poca investigación sobre mecanismos de aislamiento reproductivo que promueven la diversificación de corales en zonas marginales y, además, algunos estudios (e. g. Suzuki y Fukamim, 2012) sugieren que en zonas de latitudes altas es posible que sucedan eventos de hibridación.

Biodiversidad coralina por hibridación

Aunque la hibridación ha sido aceptada desde hace algunos años como un mecanismo de diversificación en plantas (Ungerer *et al.*, 1998; Rieseberg *et al.*, 2003), su importancia como generador de variación genética en animales está empezando a aceptarse y se reconoce su participación en procesos de radiación adaptativa (Seehausen, 2004; The *Heliconius* Genome Consortium, 2012; Hedrick, 2013). A pesar de los registros sobre la aptitud baja de los híbridos con respecto a la de sus parentales (i. e. individuos híbridos estarían impedidos para colonizar nuevos nichos ecológicos) (Arnold y Hodges, 1995; Rice y Chippindale, 2002; Seehausen, 2004; Mallet, 2006; Demona *et al.*, 2007), existe evidencia de que los híbridos pueden llegar a ser linajes independientes y que la hibridación puede contribuir a la diversidad genética de las poblaciones naturales (Barton, 1996; Turelli *et al.*, 2001; Edmands, 2002; Hails y Morley, 2005; Ropiquet y Hassanin, 2006; Song *et al.*, 2011; Ladner y Palumbi, 2012; Pardo-Díaz *et al.*, 2012; The *Heliconius* Genome Consortium, 2012; Abbot *et al.*, 2013).

Según el concepto biológico de especie, las especies se consideran como poblaciones aisladas reproductivamente (Mayr, 1995; Coyne y Orr, 2004). Sin embargo, investigaciones en corales proponen que, en la naturaleza, la hibridación representa la realidad de las especies, dándose en linajes estrechamente relacionados



y muchas veces oscureciendo el límite entre ellas (Vollmer y Palumbi, 2002; Miller y Van Oppen, 2003; Kuriwa *et al.*, 2007; Price y Muir, 2008). En diferentes géneros de corales se han descrito relaciones filogenéticas y procesos de fecundación interespecífica (Odorico y Miller, 1997; Van Oppen *et al.*, 2001; Uri y Ofer, 2002; Hays *et al.*, 2005; Stefani *et al.*, 2008). Esta compatibilidad gamética entre congéneres y la gran oportunidad de entrecruzamiento que existe en la liberación de gametos sincrónica se han considerado como evidencias de hibridación en corales (Hatta *et al.*, 1999; Vollmer y Palumbi, 2002; Mallet, 2005; Abbott *et al.*, 2013).

La hibridación puede promover la divergencia de especies por dos vías. Primero, reforzamiento, fortaleciendo el aislamiento precigótico entre especies cuando los híbridos no son viables (Servedio y Noor, 2003). Segundo, introgresión de alelos favorecidos por selección de una población a otra. La hibridación introgresiva se presenta cuando una especie A (donante) se cruza con una especie B (receptora) y el híbrido resultante es viable para retrocruzarse con al menos uno de sus parentales. De esta manera pueden introducirse simultáneamente múltiples sets de alelos en una de las especies progenitoras. Como resultado, el flujo genético entre las especies permite un intercambio de variables adaptativas de manera más rápida que en eventos de mutación. Por lo tanto, hibridación introgresiva es la forma más rápida de transferir rasgos adaptativos de una especie a otra en corto tiempo. Este tipo de hibridación se conoce como introgresión adaptativa, teniendo importancia en especiación de taxa estrechamente relacionados (Abbott *et al.*, 2013).

La especiación por hibridación puede generarse a través de dos procesos, aloploiploide y homoploide. La especiación aloploiploide es cuando la nueva especie híbrida es el resultado de la duplicación del número de cromosomas de sus padres, pasando por un estado triploide estéril (los padres no tienen que tener el mismo número de cromosoma base) (Kenyon, 1997; Linder y Rieseberg, 2004; Baack y Rieseberg, 2007). Según información de mapeo cromosómico se sabe que existen reordenaciones cromosómicas considerables en el proceso de especiación aloploiploide. En este caso, se da aislamiento reproductivo instantáneo debido a incompatibilidad genética entre regiones que no han estado compartiendo el mismo *background* (Rieseberg y Noyes, 1998). En contraste, la especiación híbrida homoploide, se presenta cuando las especies parentales no difieren en el nivel de ploidia y el aislamiento reproductivo se alcanza por la generación de nuevos rasgos que les permiten a los híbridos ocupar nichos distintos o usar señales distintivas de reconocimiento (Rieseberg y Noyes, 1998; Buerkle *et al.*, 2000; Gross *et al.*, 2003; Linder y Rieseberg, 2004; Baack y Rieseberg, 2007; The *Heliconius* Genome Consortium, 2012; Bailey *et al.*, 2013; Eroukhanoff *et al.*, 2013b).

Siendo la poliploidía un mecanismo de especiación en plantas, Kenyon (1997) estudió si podría ser un mecanismo citogenético involucrado en la diversificación del

género *Acropora*. Este autor encontró que tres de las 20 especies incluidas en su estudio eran poliploides (i. e. *A. valida*: triploide, *A. elseyi* y *A. ocellata*: tetraploides), aunque no discriminó si eran casos de alopoliploidía o autopoliploidía. Igualmente, Kenyon (1994) encontró un alto éxito reproductivo para *A. valida*, a pesar de la supuesta baja fertilidad de los individuos triploides. Estos hallazgos son concordantes con lo expuesto por Van Oppen *et al.* (2001) quienes registraron más de dos alelos del intron Pax-C en *A. valida*, validando este caso de poliploidía. Más recientemente, Willis *et al.* (2006) sugieren que dado el alto número de especies poliploides (Kenyon, 1997) y la evidencia de hibridación (ver arriba), es posible que la existencia de híbridos poliploides sea común entre las especies de *Acropora* en el Indo-Pacífico. No obstante, debido a la carencia de estudios que brinden información cariotípica para el híbrido diploide *A. prolifera*, se descarta hibridación por poliploidía (Vollmer y Palumbi, 2002). Así mismo, debido a falta de evidencia de aislamiento reproductivo con uno de sus parentales (i. e. *A. cervicornis*), se ha sugerido que, aunque *A. prolifera* es un híbrido, no es una especie híbrida (Willis *et al.*, 2006).

La evolución reticulada puede presentarse tanto en corales liberadores de gametos como en corales incubadores de larvas (Odorico y Miller, 1997; Hatta *et al.*, 1999; Van Oppen *et al.*, 2001). En el Indo-Pacífico se han hecho cruces entre especies del género *Acropora* encontrando que las tasas de fecundación son variables en cuanto a la especie que dona los huevos. Igualmente fue posible hacer un seguimiento de las larvas, las cuales se desarrollaron normalmente hasta convertirse en pólipo con la misma frecuencia que los embriones de cruces intraespecíficos. Esto corrobora lo encontrado en las filogenias, pues el aislamiento reproductivo no se ha desarrollado completamente entre algunas especies del género, permitiendo la conectividad genética interespecífica. Por tanto, se cree que el género *Acropora* no evolucionó a partir de un antecesor común, sino a partir de la continua fusión y separación de las especies, como parte de un syngameon que se expresa como grupos de morfoespecies con la facultad de hibridar a través del tiempo, formando un patrón reticulado (Veron, 1995; Odorico y Miller, 1997; Hatta *et al.*, 1999; Van Oppen *et al.*, 2001). Para otros géneros (e. g. *Alcyonium*) se sugiere que las relaciones filogenéticas entre especies indican eventos de evolución reticulada, ya que los polimorfismos en el espaciador transcrito interno 1 (ITS1) no permiten una resolución filogenética clara, siendo difícil de separar entre polimorfismo ancestral e introgresión (McFadden y Hutchinson, 2004). Por otro lado, en especies del género *Platygyra* se cree que la variación genética y morfológica interespecífica podría explicarse por evolución reticulada (Miller y Babcock, 1997).

Hatta *et al.* (1999) realizaron el primer estudio que evidencia molecularmente que la progenie de cruces interespecíficos en *Acropora* es realmente híbrida. Dichos autores hicieron cruces interespecíficos (i. e. *A. nasuta*, *A. digitifera*, *A. formosa*, *A.*



nobilis, *A. florida*) demostrando hibridación diploide al analizar el gen minicolágeno. Igualmente, evidenciaron que los dos alelos de este gen hallados en los híbridos fueron aportados por los parentales en forma mendeliana. En cuanto a *A. prolifera*, se ha encontrado que el híbrido F_1 es heterocigoto, conteniendo un alelo de cada uno de sus parentales (*A. palmata* y *A. cervicornis*), evidenciando así la ausencia de poliploidía (Van Oppen *et al.*, 2000; Vollmer y Palumbi, 2002).

El método más implementado para detectar eventos de hibridación en corales es la discordancia citonuclear de las topologías producidas por genes mitocondriales y nucleares (Van Oppen *et al.*, 2001) en donde se refleja que la especie híbrida comparte alelos presentes en las especies parentales (Hatta *et al.*, 1999; Vollmer y Palumbi, 2002). No obstante, este es un procedimiento que debe realizarse con prudencia, pues otros procesos diferentes a hibridación (i. e. purificación incompleta del linaje, convergencia y polimorfismos ancestrales mantenidos por selección) pueden establecer genealogías incongruentes y ser interpretados como introgresión adaptativa (Linder y Rieseberg, 2004; Ropiquet y Hassanin, 2006; Hedrick, 2013). En general, la forma de comprobar que la topología obtenida es causada por introgresión adaptativa sería corroborar que el ancestro del grupo recipiente no presenta la variante adaptativa; ya que esta debió ser introducida por un contemporáneo (i. e. especie donante a través de introgresión). En caso de que el antecesor del donante y del receptor compartan la misma variante adaptativa, significaría que la topología resultante se debe a polimorfismos ancestrales compartidos (ver Hedrick, 2013). Es importante resaltar la diferencia entre hibridación introgresiva y especiación por hibridación, la primera al introducir rasgos adaptativos, facilita la divergencia adaptativa y especiación; por el contrario, especiación por hibridación se manifiesta porque hay aislamiento reproductivo entre el híbrido viable y sus parentales. Esto último es difícil y, por tanto, se reconoce que este tipo de especiación es rara en la naturaleza (Abbott *et al.*, 2013; Barton, 2013).

Es importante reconocer cuál es el proceso que promueve la generación de las especies ¿es introgresión adaptativa o es especiación por hibridación? Para evidenciar especiación por hibridación se requiere identificar características únicas que causan el aislamiento, sin olvidar que grandes mezclas genómicas también pueden ser un indicador importante del proceso (Abbott *et al.*, 2013). En corales no se han realizado estudios que comprueben especiación por hibridación; solo se ha propuesto el rol de la hibridación como un mecanismo promotor para la diversificación de las especies coralinas. Lo anterior se ha propuesto basándose en hechos tales como tiempos sincrónicos en la liberación de gametos, en la existencia de barreras reproductivas incompletas que posibilitan cruces interespecíficos, en evidencia molecular y en la alta variabilidad morfológica.

Importancia de la evolución reticulada en corales ante el cambio climático

Para sobrevivir a los cambios ambientales que se han presentado en los últimos años, los corales requieren mecanismos que promuevan evolución rápida (Van Oppen *et al.*, 2001; Buddemeier *et al.*, 2004), así como el potencial de aclimatarse (plasticidad fenotípica) (Hughes, 2004). Aunque los corales han exhibido señales de aclimatación ante los cambios climáticos, se espera que la adaptación en el tiempo evolutivo tome cientos de años, sugiriendo que la salud de los arrecifes coralinos decline en tasas mayores a lo esperado (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007).

La hibridación es un mecanismo por el que se pueden favorecer cambios evolutivos de forma rápida, ya que facilita el intercambio de adaptaciones preexistentes y la radiación adaptativa de las razas y especies cuando las condiciones ecológicas permiten colonizar nuevos hábitats (Hoegh-Guldberg, 1999). Según la hipótesis de origen híbrido (Seehausen, 2004), la probabilidad de ocurrencia de radiación adaptativa incrementa cuando: 1) el genotipo de los híbridos no está en desventaja ecológica con respecto al de sus parentales, y 2) cuando las condiciones ecológicas promueven la división del nicho en más combinaciones de genes funcionales que los representados por los genotipos de las especies parentales. Por otra parte, luego que el proceso de radiación ha progresado con dos o más especies colonizadoras, facilitará la diversidad ecológica ya que las condiciones de las metaespecies les permitirán hacer uso de los recursos no usados previamente (Seehausen, 2004). Por lo tanto, el número de especies y la diversidad funcional adquirida en la radiación adaptativa no sólo depende de la oportunidad ecológica y la variación genética, sino también de la oportunidad de hibridación entre las especies de dicha radiación. Esto es precisamente lo que expone la hipótesis del syngameon para la creación de diversidad funcional (Veron, 1995). A su vez, procesos de introgresión eventualmente pueden permitir la combinación de adaptaciones que admiten mayores tasas de evolución que en ausencia de la entrada de variación genómica por hibridación (Seehausen, 2004; Mallet, 2007).

La mayor sobrevivencia y crecimiento de los híbridos en ambientes variables sugiere su potencial para adaptarse a nuevos ambientes o medios extremos (Mallet, 2005, 2007). Tanto en el mar Caribe como en el Indo-Pacífico, *Acropora* muestra que no sólo la diversidad se debe a la formación convencional de especies, sino posiblemente a través de la generación de morfotipos híbridos longevos (Odorico y Miller, 1997; Márquez *et al.*, 2002b; Miller y Van Oppen, 2003; Vollmer y Palumbi, 2004). En el caso de las *Acropora* del mar Caribe, actualmente se conoce la abundancia de los híbridos F_1 . *A. prolifera* varía a lo largo de su distribución geográfica y que en algunos sitios presentan densidades equivalentes o mayores que al menos una de sus especies parentales. Esto demuestra que a pesar del gran declive que han sufrido las poblaciones de *Acropora* en el Caribe, eventos de hibridación pueden incrementar la diversidad

genética, creando oportunidades para la evolución adaptativa que contribuye al éxito evolutivo del género. Podría decirse que la hibridación no sólo aporta a la evolución coralina en una escala de tiempo geológico, sino que a su vez permite evidenciar adaptaciones a nuevos ambientes en una escala de tiempo ecológico.

CONCLUSIONES

Filogenias moleculares que evidencian polifilia, parafilia o discordancia mitonuclear sugieren hibridación en corales. Sin embargo, en algunos casos (e. g. Van Oppen *et al.*, 2001; McFadden y Hutchinson, 2004) no ha sido posible descartar polimorfismos ancestrales como origen de haplotipos compartidos entre las especies. Por tanto, se hace necesario utilizar nuevas metodologías y reevaluar aquellos casos en que la evidencia molecular no permite diferenciar el rol de la hibridación y otros procesos evolutivos tales como purificación incompleta del linaje, convergencia y polimorfismos ancestrales mantenidos por selección.

La presencia simpátrica de congéneres, morfologías intermedias, sincronía en la liberación de gametos y la tasa de cruces interespecíficos en el laboratorio son factores claves que permiten inferir eventos de hibridación coralina en la naturaleza. Sin embargo, a la fecha la información existente sobre hibridación en corales no respalda la hipótesis de Willis *et al.* (2006), la cual plantea que la hibridación se presenta en mayor tasa cuando no hay disponibilidad suficiente de conespecíficos (e. g. ambientes periféricos a los arrecifes de coral). Por otro lado, a pesar de la ausencia de evidencia contundente de especiación por hibridación en corales, sí es claro que la hibridación introgresiva se presenta entre congéneres y permite un patrón de evolución reticulada. Este proceso es importante como un mecanismo que permite a los híbridos ocupar nichos no ocupados por las especies parentales (e. g. *A. prolifera*, Vollmer y Palumbi, 2002). Finalmente, dada la rápida acción del cambio climático, procesos de hibridación introgresiva toman relevancia, pues hacen factible que nuevos rasgos adaptativos se presenten en un tiempo ecológico y que las especies coralinas sobrevivan en ambientes cambiantes. Dado que los estudios en corales no se han realizado con marcadores que evidencien rasgos adaptativos, por ahora no es posible concluir si la hibridación introgresiva que se presenta en estos antozoos es un mecanismo promotor de especiación.

PERSPECTIVAS

Como consecuencia de la hibridación es posible que se genere un impacto significativo para la futura resiliencia de los arrecifes de coral; por tanto, es esencial dirigir los esfuerzos de conservación hacia grupos complejos y no sólo hacia las especies puras (Hayashibara *et al.*, 1993; Mallet, 2005). Igualmente, dada la

importancia de las barreras reproductivas en la diversificación de las especies, es necesario el desarrollo de estudios que cuantifiquen la contribución de las barreras postcigóticas y su importancia relativa respecto a las precigóticas en eventos de hibridación, tanto en zonas de formación arrecifal, como en áreas periféricas.

Conociendo que la introgresión adaptativa es un evento más común en animales de lo que tradicionalmente se creía, es importante determinar con precisión si este proceso es el que ha permitido la alta diversidad morfológica en grupos de corales tan especiosos como el género *Acropora*. Metodologías que involucren la tecnología *next generation*, facilitarán la búsqueda de señales de hibridación o introgresión (e. g. 454, Illumina Technology; The *Heliconius* Genome Consortium, 2012). Recientemente fue secuenciado el genoma de *A. digitifera*, lo cual permite estudiar la evolución de cromosomas en los corales escleractíneos. Así mismo, deben realizarse estudios sobre flujo genético interespecífico con marcadores moleculares que estén ligados o limiten con regiones genómicas involucradas en la adquisición de rasgos adaptativos; esto permitirá detectar casos de hibridación no identificados con otros métodos (Ennos *et al.*, 2005; Salazar *et al.*, 2010; Pardo-Díaz, 2012; The *Heliconius* Genome Consortium, 2012).

AGRADECIMIENTOS

Agradecimientos especiales a C. Salazar y F. Vargas-Salinas por su contribución en la revisión de este manuscrito. Comentarios por G. Navas, A. Cano, J. López, J. Sánchez y D. Sussman ayudaron en versiones previas de este escrito. Igualmente, se agradece la importante contribución de tres evaluadores anónimos. Gracias a C. Suárez, J. Torres, F. Torres y F. Vargas-Salinas, por su constante apoyo durante este proyecto. Finalmente, se agradece a la Universidad de los Andes en cuyas instalaciones se realizó gran parte de este manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- Abbott, R., D. Albach, S. Ansell, J. W. Arntzen, S. J. E. Baird, N. Bierne, J. Boughman, A. Breltsford, C. A. Buerkle, R. Buggs, R. K. Butlin, U. Dieckmann, F. Eroukhanoff, A. Grill, S. H. Cahan, J. S. Hermansen, G. Hewitt, A. G. Hudson, C. Jiggins, J. Jones, B. Keller, T. Marczewski, J. Mallet, P. Martínez-Rodríguez, M. Möst, S. Mullen, R. Nichols, A. W. Nolte, C. Parisod, K. Pfennig, A. M. Rice, M. G. Ritchie, B. Seifert, C. M. Smadja, R. Stelkens, J. M. Szymura, R. Väinölä, J. B. W. Wolf y D. Zinner. 2013. Hybrid and speciation. *J. Evol. Biol.*, 26: 229-246.
- Anderson, T. M., B. M. Von Holdt, S. I. Candille, M. Musiani, C. Greco, D. R. Stahler, D. W. Smith, B. Padhukasahasram, E. Randi, J. A. Leonard, C. D. Bustamante, E. A. Ostrander, H. Tang, R. K. Wayne, y G. S. Barsh. 2009. Molecular and evolutionary history of melanism in North American gray wolves. *Science*, 323 (5919): 1339-1343.



- Ardila, N. E., G. Giribet y J. A. Sánchez. 2012. A time-calibrated molecular phylogeny of the precious corals: reconciling discrepancies in the taxonomic classification and insights into their evolutionary history. *Evol. Biol.*, 12: 246.
- Arnold, M. L. y N. D. Fogarty. 2009. Reticulate evolution and marine organisms: the final frontier? *Int. J. Mol. Sci.*, 10: 3836-3860.
- Arnold, M. L. y S. A. Hodges. 1995. Are natural hybrids fit or unfit relative to their parents? *Trends. Ecol. Evol.*, 10: 67-71.
- Arnold, M. L. y N. H. Martin. 2010. Hybrid fitness across time and habitats. *Trend. Ecol. Evol.*, 25 (9): 530-536.
- Baack, E. J. y L. H. Rieseberg. 2007. A genomic view of introgression and hybrid speciation. *Curr. Opin. Genet. Dev.*, 17: 513-518.
- Babcock, R. C., G. D. Bull, P. L. Harrison, A. J. Heyward, J. K. Oliver, C. C. Wallace y B. L. Willis. 1986. Synchronous spawnings of 105 scleractinian coral species on the Great Barrier Reef. *Mar. Biol.*, 90: 379-394.
- Bailey, R. I., F. Eroukhanoff y G-P. Saetre. 2013. Hybridization and genome evolution II: Mechanisms of species divergence and their effects on evolution in hybrids. *Curr. Zool.*, 59: 675-685.
- Barton, N. H. 1996. Speciation: More than the sum of the parts. *Curr. Biol.*, 6: 1244-1246.
- Barton, N. H. 2013. Does hybridization influence speciation. *J. Evol. Biol.*, 26: 267-269.
- Beebe, T. y G. Rowe. 2004. An introduction to molecular ecology. Oxford University Press, Nueva York. 346 p.
- Bertness, M. D., J. F. Bruno, B. R. Silliman y J. J. Stachwicz. 2014. Marine community ecology and conservation. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, EE. UU. 560 p.
- Bilewicz, J. P. y S. M. Degnan. 2011. A unique horizontal gene transfer event has provided the octocoral mitochondrial genome with an active mismatch repair gene that has potential for an unusual self-contained function. *Evol. Biol.*, 11: 228.
- Boto, L. 2012. Evolución reticulada. *Evolución*, 7 (2): 73-83.
- Budd, A. F., H. Fukammi, N. D. Smith y N. Knowlton. 2012. Taxonomic classification of the reef coral family Mussidae (Cnidaria: Anthozoa: Scleractinia). *Zool. J. Linn. Soc.*, 166: 465-529. doi: 10.1111/j.1096-3642.2012.00855.x
- Buddemeier, R. W., J. A. Kleypas y R. B. Aronson. 2004. Coral reefs and global climate change: Potential contributions of climate change to stresses on coral reef ecosystems. Pew Center on Global Climate Change, Arlington, EE. UU. 56 p.
- Buerkle, C. A., R. J. Morris, M. A. Asmussen y L. Rieseberg. 2000. The likelihood of homoploid hybrid speciation. *Heredity*, 84: 441-451.
- Carroll, S. P., A. P. Hendry, D. N. Reznick y C. W. Fox. 2007. Evolution on ecological time-scales. *Funct. Ecol.*, 21 (3): 387-393.
- Coleman, A.W. y M. J. H. Van Oppen. 2008. Secondary structure of the rRNA ITS2 region reveals key evolutionary patterns in acroporid corals. *J. Mol. Evol.*, 67: 389-396.
- Coyne, J. A. y H. A. Orr. 2004. Speciation. Sinauer associates, Sunderland, EE. UU. 545 p.
- Crabbe, M. J. C. 2007. Global warming and coral reefs: Modelling the effect of temperature on *Acropora palmata* colony growth. *Comput. Biol. Chem.*, 31: 294-297.

- Demona, I., P. Haccoub y F. Boscha. 2007. Introgression of resistance genes between populations: A model study of insecticide resistance in *Bemisia tabaci*. *Theor. Popul. Biol.*, 72: 292-304.
- Diekmann, O., R. Bak, W. Stam y J. Olsen. 2001. Molecular genetic evidence for a probable reticulate speciation in the coral genus *Madracis* from a Caribbean fringing reef slope. *Mar. Biol.*, 139: 221-233.
- Edmands, S. 2002. Does parental divergence predict reproductive compatibility? *Trends. Ecol. Evol.*, 17: 520-527.
- Ennos, R. A., G. C. French y P. M. Hollingsworth. 2005. Conserving taxonomic complexity. *Trends Ecol. Evol.*, 20: 164-168.
- Eroukhmanoff, F., J. S. Hermansen, R. I. Baley, S. A. Saether y G-P. Saetre. 2013a. Local adaptation within a hybrid species. *Heridity*, 111: 286-292.
- Eroukhmanoff, F., J. S. Hermansen, R. I. Baley y G-P. Saetre. 2013b. Hybridization and genome evolution I: the role of contingency during hybrid speciation. *Curr. Zool.*, 59: 667-674.
- Finigan, P. y R. A. Martienssen. 2008. Nucleolar dominance and rDNA methylation directed by small interfering RNA. *Mol. Cell.*, 32: 753-754.
- Fogarty, N. 2012. Caribbean acroporid coral hybrids are viable across life history stages. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 446: 145-159.
- Fogarty, N. D., S. V. Vollmer y D. R. Levitan. 2012. Weak prezygotic isolating mechanisms in threatened caribbean *Acropora* corals. *Plos One*, 7: e30486
- Frade, P. R., M. C. Reyes-Nivia, J. Faria, J. A. Kaandorp, P. C. Luttkhuizen y R. P. M. Bak. 2010. Semi-permeable species boundaries in the coral genus *Madracis*: Introgression in a brooding coral system. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 57: 1072-1090.
- Fukami, H., A. F. Budd, D. R. Levitan, J. Jara y R. Kersanach. 2004. Geographic differences in species boundaries among members of the *Montastraea annularis* complex based on molecular and morphological markers. *Evolution*, 58: 324-337.
- Gross, B. L., A. E. Schwarzbach y L. H. Rieseberg. 2003. Origin of the diploid hybrid species *Helianthus deserticola* (Asteraceae). *Am. J. Bot.*, 90: 1708-1719.
- Hails, R. S. y K. Morley. 2005. Genes invading new populations: a risk assessment perspective. *Trends. Ecol. Evol.*, 20: 245-252.
- Harrison, P., R. Babcock, G. Bull, J. Oliver, C. C. Wallace y B. L. Willis. 1984. Mass spawning in tropical reef corals. *Science*, 223: 1186-1189.
- Hasselman, D. J., E. E. Argo, M. C. McBride, P. Bentzen, T. F. Schultz, A. A. Pérez-Umphrey y E. P. Palkovacs. 2014. Human disturbance causes the formation of a hybrid swarm between two naturally sympatric fish species. *Mol. Ecol.*, 23: 1137-1152.
- Hatta, M., H. Fukami, W. Wang, M. Omori, K. Shimoike, T. Hayashibara, Y. Ina y T. Sugiyama. 1999. Reproductive and genetic evidence for a reticulate evolutionary history of mass-spawning corals. *Mol. Biol. Evol.*, 16: 1607-1613.
- Hayashibara, T., K. Shimoike, T. Kimura, S. Hosaka, A. Heyward, P. Harrison, K. Kudo y M. Omori. 1993. Patterns of coral spawning at Akajima Island, Okinawa, Japan. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 101: 253-262.
- Hays, G. C., A. J. Richardson y C. Robinson. 2005. Climate change and marine plankton. *Trends. Ecol. Evol.*, 20: 337-344.



- Hedrick, P. W. 2013. Adaptive introgression in animals: examples and comparison to new mutation and standing variation as sources of adaptive variation. *Mol. Ecol.*, 22: 4606-4618.
- Hoegh-Guldberg, O. 1999. Climate change coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Mar. Freshw. Res.*, 50: 839-866.
- Hoegh-Guldberg, O., A. Ken, B. Ray, D. Sophie, F. Katharina, L. Janice, P. Marshall, M. J. van Oppen, A. Negri y B. Willis. 2007. Vulnerability of reef-building corals on the Great Barrier Reef to climate change. 271-307. En: Jhonson, J. E. y P. A. Marshall (Eds.). *Climate change and the Great Barrier Reef*. Great Barrier Reef Marine Park Authority y Australian Greenhouse Oce, Townsville, Australia. 818 p.
- Hughes, A. L. 2004. Birth-and-death evolution of protein-coding regions and concerted evolution of non-coding regions in the multi-component genomes of nanoviruses. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 30: 287-294.
- Isomura, N., K. Iwao y H. Fukami. 2013. Possible natural hybridization of two morphologically distinct species of *Acropora* (Cnidaria, Scleractinia) in the Pacific: fertilization and larval survival rates. *Plos One*, 8 (2): e56701.
- Jiggins, C. D. y J. Mallet. 2000. Bimodal hybrid zones and speciation. *Trends. Ecol. Evol.*, 15: 250-255.
- Jiggins, C. D., C. Salazar, M. Linares y J. Mavarez. 2008. Hybrid trait speciation and *Heliconius* butterflies. *Phil. Trans. R. Soc. B.*, 363: 3047-3054.
- Kenyon, J. 1994. Hybridization and polyploidy in the coral genus *Acropora*. Ph. D. diss. Univ. of Hawaii at Manoa, Honolulu. 258 p.
- Kenyon, J. 1997. Models of reticulate evolution in the coral genus *Acropora* based on chromosome numbers: parallels with plants. *Evolution*, 51: 756-767.
- Kleindorfer, S., J. A. O'Connor, R. Y. Dudaniec, S. A. Myers, J. Robertson y F. J. Sulloway. 2014. Species collapse via hybridization in Darwin's tree finches. *Am. Nat.*, 183: 325-341.
- Knowlton, N., J. L. Mate, H. M. Guzmán, R. Rowan y J. Jara. 1997. Direct evidence for reproductive isolation among the three species of the *Montastraea annularis* complex in Central America (Panama and Honduras). *Mar. Biol.*, 127: 705-711.
- Kuriwa, K., N. Hanzawa, T. Yoshino, S. Kimura y M. Nishida. 2007. Phylogenetic relationships and natural hybridization in rabbitfishes (Teleostei: Siganidae) inferred from mitochondrial and nuclear DNA analyses. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 45: 69-80.
- Ladner, J. T. y S. R. Palumbi. 2012. Extensive sympatry, cryptic diversity and introgression throughout the geographic distribution of two coral species complex. *Mol. Ecol.*, doi: 10.1111/j.1365-294X.2012.05528.x
- Lessios, H. A. 2007. Reproductive isolation between species of sea urchins. *Bull. Mar. Sc.*, 81: 191-208.
- Levitan, D. R., N. D. Fogarty, J. Jara, K. E. Lotterhos y N. Knowlton. 2011. Genetic, spatial, and temporal components of precise spawning synchrony in reef building corals of the *Montastraea annularis* species complex. *Evolution*, 65 (5): 1254-1270.
- Liao, D. 1999. Concerted evolution: Molecular mechanism and biological implications. *Am. J. Hum. Gen.*, 64: 24-30.
- Liao, D., T. Pavelitz, J. R. Kidd, K. K. Kidd y A. M. Weiner. 1997. Concerted evolution of the tandemly repeated genes encoding human U2 snRNA (the RNU2 locus) involves rapid intrachromosomal homogenization and rare interchromosomal gene conversion. *Embo J.*, 16: 588-598.

- Linder, C. R. y L. H. Rieseberg. 2004. Reconstructing patterns of reticulate evolution in plants. *Am. J. Bot.*, 91: 1700-1708.
- Lowe, A., S. Harris y P. Ashton. 2004. *Ecological genetics: Design, analysis and application*. Blackwell, Oxford. 344 p.
- Mallet, J. 1995. A species definition for the modern synthesis. *Trends. Ecol. Evol.*, 10: 294-299.
- Mallet, J. 2005. Hybridization as an invasion of the genome. *Trends. Ecol. Evol.*, 20: 229-237.
- Mallet, J. 2006. What does *Drosophila* genetics tell us about speciation? *Trends. Ecol. Evol.*, 21: 386-393.
- Mallet, J. 2007. Hybrid speciation. *Nature*, 446: 279-283.
- Manfred, L. J. y V. Veghel. 1994. Reproductive characteristics of the polymorphic Caribbean reef building coral *Montastrea annularis*. Gametogenesis and spawning behavior. *Mar. Ecol. Prog. Series.*, 109: 209-219.
- Márquez, L. M., M. J. H. Van Oppen, B. L. Willis y D. J. Miller. 2002a. The highly cross-fertile coral species, *Acropora hyacinthus* and *Acropora cytherea*, constitute statistically distinguishable lineages *Mol. Ecol.*, 11: 1339-1349.
- Márquez, L. M., M. J. H. Van Oppen, B. L. Willis y D. J. Miller. 2002b. Sympatric populations of the highly cross-fertile coral species *Acropora hyacinthus* and *Acropora cytherea* are genetically distinct. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 269: 1289-1294.
- Márquez, L. M., D. J. Miller, J. B. MacKenzie y M. J. H. Van Oppen. 2003. Pseudogenes contribute to the extreme diversity of nuclear ribosomal DNA in the hard coral *Acropora*. *Mol. Biol. Evol.*, 20: 1077-1086.
- Mavarez, J., C. A. Salazar, E. Bermingham, C. Salcedo, C. D. Jiggins y M. Linares. 2006. Speciation by hybridization in *Heliconius* butterflies. *Nature*, 441: 868-871.
- Mayr, E. 1995. Species, classification, and evolution. 3-12 En: Arai, R., M. Kato y Y. Doi (Eds.). *Biodiversity and evolution*. National Science Museum Foundation, Tokyo. 336 p.
- McFadden, C. S. y M. B. Hutchinson. 2004. Molecular evidence for the hybrid origin of species in the soft coral genus *Alcyonium* (Cnidaria: Anthozoa: Octocorallia). *Mol. Ecol.*, 13: 1495-1505.
- Meldgaard, T., A. J. Crivellib, D. Jesensek, G. Poizatb, J-F. Rubind y P. Berrebia. 2007. Hybridization mechanisms between the endangered marble trout (*Salmo marmoratus*) and the brown trout (*Salmo trutta*) as revealed by in-stream experiments. *Biol. Conserv.*, 136: 602-611.
- Miller, K. y R. Babcock. 1997. Conflicting morphological and reproductive species boundaries in the coral genus *Platygyra*. *Biol. Bull.*, 192: 98-91.
- Miller, K. y J. Benzie. 1997. No clear genetic distinction between morphological species within the coral genus *Platygyra* *Bull. Mar. Sci.*, 61: 907-917.
- Miller, D. J. y M. J. H. Van Oppen. 2003. A 'fair go' for coral hybridization. *Mol. Ecol.*, 12: 805-807.
- Muir, G., C. C. Fleming y C. Schlotterer. 2001. Three divergent rDNA clusters predate the species divergence in *Quercus petraea*. *Mol. Biol. Evol.*, 18: 112-119.
- Nakajima, Y., A. Nishikawa, A. Iguchi y K. Sakai. 2012. The population genetic approach delineates the species boundary of reproductively isolated corymbose acroporid corals. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 63: 527-531.
- Odorico, D. M y D. J. Miller. 1997. Variation in the ribosomal internal transcribed spacers and 5.8s rDNA among five species of *Acropora* (Cnidaria; Scleractinia): Patterns of variation consistent with reticulate evolution. *Mol. Biol. Evol.*, 14: 465-473.



- Palumbi, S. R. 1994. Genetic divergence, reproductive isolation and marine speciation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 25: 547-572.
- Pardo-Díaz, C., C. Salazar, S. W. Baxter, C. Merot, W. Figueiredo-Ready, M. Joron, W. O. McMillan y C. D. Jiggins. 2012. Adaptive introgression across species boundaries in *Heliconius* butterflies. *Plos Genet.*, 8: e10002752.
- Price, D. K. y C. Muir. 2008. Conservation implications of hybridization in Hawaiian picture-winged *Drosophila*. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 47: 1217-1226.
- Rice, W. R. y A. K. Chippindale. 2002. The evolution of hybrid infertility: perpetual coevolution between gender-specific and sexually antagonistic genes. *Genetica*, 116: 179-188.
- Richards, Z. T., M. J. H. Van Oppen, C.C. Wallace, B. L. Willis y D. J. Miller. 2008. Some rare Indo-Pacific coral species are probable hybrids. *Plos One*, 3 (9): e3240.
- Rieseberg, L. 2011. Adaptive introgression: the seeds of resistance. *Curr. Biol.*, 21: 581-583.
- Rieseberg, L. H. y R. D. Noyes. 1998. Genetic map-based studies of reticulate evolution in plants. *Trends. Plant. Sc.*, 3: 254-259.
- Rieseberg, L. H., O. Raymond, D. M. Rosenthal, Z. Lai, K. Livingstone, T. Nakazato, J. L. Durphy, A. E. Schwarzbach, L. A. Donovan y C. Lexer. 2003. Major ecological transitions in wild sunflowers facilitated by hybridization. *Science*, 301: 1211-1216.
- Ropiquet, A. y A. Hassani. 2006. Hybrid origin of the Pliocene ancestor of wild goats. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 41: 395-404.
- Salazar, C., C. D. Jiggins, J. E. Taylor, M. R. Kronforst y M. Linares. 2008. Gene flow and the genealogical history of *Heliconius heurippa*. *BMC Evol. Biol.*, 8: 132.
- Salazar, C., S. W. Baxter, C. Pardo-Díaz, G. Wu, A. Surrige, M. Linares, E. Bermingham y C. D. Jiggins. 2010. Genetic evidence for hybrid trait speciation in *Heliconius* butterflies. *Plos Genet.*, 6: e1000930.
- Sánchez, J. A., C. S. McFadden, S. C. France y H. R. Lasker. 2003. Molecular phylogenetic analyses of shallow-water Caribbean octocorals. *Mar. Biol.*, 142: 975-987.
- Schlacher, T. A., J. Stark y A. B. P. Fischer. 2007. Evaluation of artificial light regimes and substrate types for aquaria propagation of the staghorn coral *Acropora solitariaensis*. *Aquaculture*, 269: 278-289.
- Seehausen, O. 2004. Hybridization and adaptive radiation. *Trends. Ecol. Evol.*, 19: 198-207.
- Seehausen, O. 2013. Conditions when hybridization might predispose populations for adaptive radiation. *J. Evol. Biol.*, 26: 279-281.
- Seehausen, O., G. Takimoto, D. Roy y J. Jokela. 2008. Speciation reversal and biodiversity dynamics with hybridization in changing environments. *Mol. Ecol.*, 17: 30-44.
- Servedio, M. R. y M. A. F. Noor. 2003. The role of reinforcement in speciation: Theory and data. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 34: 339-64.
- Shiga, T. y Y. Kadono. 2007. Natural hybridization of the two *Nuphar* species in northern Japan: Homoploid hybrid speciation in progress? *Aquat. Bot.*, 86: 123-131.
- Song, Y., S. Endepols, N. Kleman, D. Richter, F-R. Matuschka, C-H. Shih, M. W. Nachman y M. H. Kohn. 2011. Adaptive introgression of anticoagulant rodent poison resistance by hybridization between old world mice. *Curr. Biol.*, 21: 1296-1301.
- Stefani, F., F. Benzoni, M. Pichon, G. Mitter y P. Galli. 2008. Genetic and morphometric evidence for unresolved species boundaries in the coral genus *Psammodora* (Cnidaria; Scleractinia). *Hydrobiologia*, 596: 153-172.

- Suárez, S., M. J. Salinas, N. García-Jacas, P. S. Soltis, D. E. Soltis y G. Blanca. 2007. Reticulate evolution in the *Acrolophus* subgroup (Centaurea L., Compositae) from the western Mediterranean: Origin and diversification of section *Willkommia* Blanca. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 43:156-172.
- Suzuki, G. y H. Fukami. 2012. Evidence of genetic and reproductive isolation between two morphs of subtropical-dominant coral *Acropora solitaryensis* in the non-reef region of Japan. *Zool. Sc.*, 29: 134-140.
- Swithers, K. S., S. M. Soucy y J. P. Gogarten. 2012. The role of reticulate evolution in creating innovation and complexity. *Int. J. Evol. Biol.*, ID 418964.
- Szmant, A. M., E. Weil, M. Miller y D. E. Colon. 1997. Hybridization within the species complex of the scleractinian coral *Montastrea annularis*. *Mar. Biol.*, 129: 561-572.
- The *Heliconius* Genome Consortium. 2012. Butterfly genome reveals promiscuous exchange of mimicry adaptations among species. *Nature*, 487: 94-98. doi:10.1038/nature11041.
- Turelli, M., N. H. Barton y J. A. Coyne. 2001. Theory and speciation. *Trends. Ecology. Evol.*, 16: 330-343.
- Ungerer, M. C., S. J. E. Baird, J. Pan y L. H. Rieseberg. 1998. Rapid hybrid speciation in wild sunflowers. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 95: 11757-11762.
- Uri, F. y M. Ofer. 2002. Coral biodiversity and evolution: recent molecular contributions. *Can. J. Zool.*, 80: 1723-1734.
- Van Oppen, M. J. H., B. L. Willis, H. W. J. A. VanVugt y D. J. Miller. 2000. Examination of species boundaries in the *Acropora cervicornis* group (Scleractinia, Cnidaria) using nuclear DNA sequence analyses. *Mol. Ecol.*, 9: 1363-1373.
- Van Oppen, M. J. H., B. J. McDonald, B. Willis y D. J. Miller. 2001. The evolutionary history of the coral genus *Acropora* (Scleractinia, Cnidaria) based on a mitochondrial and a nuclear marker: reticulation, incomplete lineage sorting, or morphological convergence? *Mol. Biol. Evol.*, 18: 1315-1329.
- Van Oppen, M. J. H., B. L. Willis, T. V. Rheede y D. J. Miller. 2002. Spawning times, reproductive compatibilities and genetic structuring in the *Acropora aspera* group: evidence for natural hybridization and semi-permeable species boundaries in corals. *Mol. Ecol.*, 11: 1363-1376.
- Veron, J. E. N. 1995. Corals in space and time: The biogeography and evolution of the scleractinia. Cornell University Press, Ithaca, EE. UU. 321 p.
- Vollmer, S. V. y S. R. Palumbi. 2002. Hybridization and the evolution of reef coral diversity. *Science*, 296: 2023-2025.
- Vollmer, S. V. y S. R. Palumbi. 2004. Testing the utility of internally transcribed spacer sequences in coral phylogenetics. *Mol. Ecol.*, 13: 2763-2772.
- Wallace, C. C. y B. L. Willis. 1994. Systematics of the coral genus *Acropora*: Implications of new biological findings for species concepts. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 25: 237-262.
- Wei, N. V., H. J. Hsieh, C-F. Dai, C. C. Wallace, A. H. Baird y C. A. Chen. 2012. Reproductive isolation among *Acropora* species (Scleractinia: Acroporidae) in a marginal coral assemblage. *Zool. Stud.*, 51: 85-92.
- Willis, B. L., R. C. Babcock, P. L. Harrison y C. C. Wallace. 1997. Experimental hybridization and breeding incompatibilities within the mating systems of mass spawning reef corals. *Coral Reefs*, 16: S53-S65.
- Willis, B. L., M. J. H. Van Oppen, D. J. Miller, S. V. Vollmer y D. J. Ayre. 2006. The role of hybridization in the evolution of reef corals. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 37: 489-517.



Anexo 1. Glosario.

Aislamiento postcigótico: Mecanismo de aislamiento reproductivo basado en la esterilidad e inviabilidad del híbrido. Puede ser extrínseco o intrínseco. Es extrínseco cuando depende del ambiente biótico o abiótico, ya sea por inviabilidad ecológica o esterilidad comportamental. Aislamiento intrínseco es cuando hay inexactitudes en el desarrollo de los individuos y son relativamente independientes al medio (Coyne y Orr, 2004).

Aislamiento precigótico: Mecanismo de aislamiento reproductivo debido a diferencias en comportamiento reproductivo, diferencias ecológicas (aislamiento por hábitat o temporal) y/o incompatibilidad mecánica (incompatibilidad de gametos). Entre el apareamiento y la formación del cigoto, también existe un tipo de aislamiento reproductivo llamado postapareamiento-precigótico y se refiere a los eventos que puedan actuar luego de la transferencia de esperma, pero antes de la fecundación (e. g. tiempo de liberación de gametos, aislamiento gamético) (Coyne y Orr, 2004; Fogarty *et al.*, 2012).

Alopatría: Estado de las poblaciones que se encuentran aisladas geográficamente, lo que evita flujo genético entre ellas (Turelli *et al.*, 2001).

Autopoliploide: Célula u organismo poliploide cuya serie de cromosomas proviene de una misma especie (Linder y Rieseberg, 2004).

Concepto biológico de especie: Las especies se consideran como poblaciones aisladas reproductivamente (Mayr, 1995; Coyne y Orr, 2004).

Diploide: Organismo cuyas células tienen dos series de cromosomas (2n), es decir, se duplica el número de cromosomas con respecto a la serie básica. Esto ocurre cuando la fusión de los gametos haploides crea un cigoto diploide que por medio de mitosis genera un organismo multicelular diploide (Linder y Rieseberg, 2004).

Dominancia nucleolar: Es un mecanismo que regula la expresión del ADN_r, se refiere a la dominancia del rRNA de una de las especies parentales, pues los genes del rRNA son dominantes frente a la otra especie (Finigan y Martienssen, 2008).

Especie filogenética: Concepto de especie según la reconstrucción de la historia evolutiva de la especie y la relación evolutiva entre los taxa (Veron, 1995; Coyne y Orr, 2004).

Evolución en concierto: Proceso molecular por medio del cual se homogenizan las secuencias de ADN de una familia de genes repetitiva. Este fenómeno es universal para todas las especies, desde bacterias hasta mamíferos (Liao *et al.*, 1997; Liao, 1999).

Evolución reticulada: Se refiere a la evolución en un patrón reticulado; es decir, se disuelven las líneas de descendencia por bifurcación que plantea el árbol de la vida. Esto sucede en el contexto de flujo genético entre las especies, en procesos de hibridación introgresiva y transferencia génica horizontal, produciendo una relación entre genomas en forma de red (Verón, 1995; Arnold y Fogarty, 2009; Swithers *et al.*, 2012).

- Familia multigénica:** Se refiere a genes presentes en múltiples copias en el genoma, los cuales contienen secuencias muy similares ya que se derivan de una secuencia en común (Márquez *et al.*, 2003).
- Haploide:** Célula que contiene una sola serie de cromosomas, un ejemplo son los gametos masculinos y femeninos (n). En el caso de organismos haploides que realizan meiosis, se pasa por un estado diploide, pero luego retorna al estado haploide (Linder y Rieseberg, 2004).
- Hibridación:** Generación de individuos viables como resultado del entrecruzamiento entre especies genéticamente diferenciadas, evidenciando casos de permeabilidad de las barreras reproductivas entre las especies (Baack y Rieseberg, 2007).
- Introgresión:** Incorporación de material genético de una especie dentro de otra, a través de retrocruces (Baack y Rieseberg, 2007).
- Marcadores neutrales:** Se refiere a marcadores moleculares que no están afectados por selección natural. Los patrones de variación y divergencia en rasgos adaptativos no se reflejan bien en marcadores neutrales (Salazar *et al.*, 2010).
- Mecanismos de aislamiento reproductivo:** Son características biológicas o ecológicas que impiden el intercambio genético entre individuos de diferentes especies, puede ser antes del apareamiento o después de este. Parece que en corales las especies puedan entrecruzarse y producir híbridos fértiles, los factores ecológicos determinan la sobrevivencia de estos (Coyne y Orr, 2004).
- Metaespecie:** Es un taxón conceptual, conformado por especies que pueden entrecruzarse y que evolutivamente se encuentra aislado genéticamente de otras metaespecies (Veron, 1995).
- Morfoespecie:** Concepto de especie basado en la morfología de la misma (Veron, 1995).
- Paralogía:** En el contexto de la evolución de las secuencias, hablamos de secuencias ortólogas cuando han evolucionado del antecesor común más reciente (MRCA, por sus siglas en inglés); mientras que secuencias parálogas, son aquellas que resultan de la duplicación de genes que evolucionaron antes del MRCA del clado. Por tanto, si se asume que las secuencias son ortólogas y en realidad son parálogas, esto conlleva a una malinterpretación de los análisis filogenéticos (Linder y Rieseberg, 2004).
- Ploide:** Es el número de juegos de cromosomas que tenga cada célula (Linder y Rieseberg, 2004).
- Poliploidía:** Es una alteración cromosómica en la cual un organismo tiene más de dos series completas de cromosomas (e. g. triploides, tetraploides, pentaploides y así sucesivamente) (Linder y Rieseberg, 2004).
- Purificación incompleta del linaje:** Es el proceso evolutivo incompleto a través del cual los linajes de múltiples genes de especies ancestrales, son reemplazados por linajes singulares de cada especie descendiente (Ropiquet y Hassanin, 2006).
- Radiación adaptativa:** Es la evolución de la diversidad ecológica y fenotípica dentro de un linaje que aumenta rápidamente (Seehausen, 2004).

Retrocruce: Entrecruzamiento del híbrido con uno de sus parentales.

Simpatría: Se refiere a las poblaciones de especies que ocupan una misma área pero se encuentran aisladas reproductivamente (Turelli *et al.*, 2001).

Syngameon: Es un complejo de especies que pueden entrecruzarse, aunque diferenciadas ecológicamente. Los syngameones son metaespecies o parte de metaespecies, es un término conceptual y no operacional, ya que existen en espacio y tiempo. Estos grupos son el taxón más bajo que no hibridiza debido a aislamiento genético. Se cree que actualmente los corales son componentes individuales de syngameones (Veron, 1995).