

ESPECIACIÓ GEOGRÀFICA, O PER QUÈ MAYR NO HA ESTAT EL DARWIN DEL SEGLE XX

Escrit per:

Adrià Casinos

Departament de Biologia Animal
Universitat de Barcelona

Ever since Darwin és el títol d'un dels llibres de divulgació de S.J. Gould, en el qual recollí alguns dels articles que durant anys publicà a la revista *Natural History*. En última instància, la tria de títol de Gould és clara. Malgrat els seus cíclics rampells antidarwinistes, sobretot a propòsit de la selecció natural, reconeixia que qualsevol interpretació evolutiva del fet viu comença amb Charles Darwin. Ara bé, pel que fa a la qüestió de l'especiació geogràfica,

o al·lopàtrica, més aviat caldria dir *Despite Darwin*, car la hipòtesi corresponent és anterior al darwinisme, i es desenvolupa fins i tot a desgrat de l'autor de *L'origen de les espècies*. I és en aquest context on es fa palès l'abast de la síntesi de què fou capaç Ernst Mayr, demostrant implícitament que el títol del llibre fonamental de Darwin era en certa manera un contrasentit.

Què és l'evolució?

Realment, no és gens fàcil establir una definició d'evolució des del punt de vista de les seves causes i/o dels seus mecanismes. Per contra, l'acord sobre els seus efectes és quasi automàtic, per a qualsevol que l'accepti: l'evolució és la causa de la variabilitat dels éssers vius. Això queda molt clar en el llibre fonamental de Darwin. Però sens dubte, el concepte de variabilitat del món viu s'ha complicat extraordinàriament d'ençà el 1859, per mor del desenvolupament de tots els coneixements genètics. A hores d'ara, és clar que existeix una variabilitat d'ordre genètic, causant complementàriament la capacitat d'hibridació i d'aïllament reproductor entre les espècies, i una variabilitat de caràcter fenotípic, que ens permet de distingir i reconèixer les espècies, de forma més o menys coincident amb la realitat genètica. Vegem, si més no, un exemple (figura 1): el cavall i les dues espècies de zebres reconegudes, pertanyen al mateix gènere (*Equus*). Difícilment confondrem un cavall (*Equus caballus*) amb una zebra, però ja no resulta tan evident distingir entre una zebra i l'altra (*Equus grevyi* i *Equus zebra*).

És possible que es pugui demostrar amb tècniques del tipus del rellotge molecular que



Figura 1. Superior esquerra: *Equus grevyi*; Superior dreta: *Equus zebra*; Inferior: *Equus caballus*.

ambdues zebres comparteixen un avantpassat comú més recent que qualsevol d'elles amb el cavall, però el cert és que des del punt de vista de la nomenclatura linneana totes tres criatures són espècies del mateix gènere, malgrat les desiguals diferències fenotípiques. Si ens fa molta nosa el fet, sempre podem recórrer a definir categories suplementàries (en aquest cas, subgèneres), de manera més o menys artificial, per tal d'adequar la sistemàtica a la nostra apreciació visual. Però la realitat sol ser molt tossuda, i a tort i a dret podrem trobar casos en els quals els dos tipus de variabilitat no coincideixin, és a dir, espècies d'aparença molt semblant, i formes conespecífiques força diferents. En el moment present, al procés responsable de la variabilitat genètica acostumem a afegir-li l'adjectiu "cladogenètic", mentre que al procés responsable de la variabilitat fenotípica el qualifiquem "d'anagenètic". No només les dues variabilitats no tenen per què ser proporcionals, sinó que podem imaginar tres escenaris diferents per a la seva relació temporal: coincidència dels processos, o aparició avançada o retardada del procés anagenètic respecte del cladogenètic (figura 2).

Amb matisos, hi ha un cert consens en dir que l'anagènesi està regulada per la selecció natural. Però...quina és la relació entre cladogènesi i selecció natural? La tenia clara Darwin quan va concebre el títol *L'origen de les espècies per selecció natural*?

L'especiació predarwinista i antidarwinista

Ja en el segle XVIII podem trobar reflexions sobre problema de la variabilitat geogràfica dels éssers vius -per exemple, en Buffon. Però no és fins el segle XIX quan sorgeixen les primeres idees sobre la importància de l'aïllament geogràfic en l'origen de les espècies. El 1825 el geòleg alemany Leopold von Buch (1774-1863), amic i company d'Alexander von Humboldt a l'escola de mines de Freiberg, Saxònia, publicà *Physikalische Beschreibung der Canarischen Inseln* ("Descripció física de les illes Canàries"), com a resultat de les observacions que havia dut a terme deu anys abans. Malgrat l'interès principal de la seva visita era el vulcanisme (Tort, 1996), no deixà de fer acotacions sobre altres temes d'història natural. Així escrivia (Mayr, 1982):

"Els individus d'un gènere es dispersen pels continents, fins a llocs molt llunyans, formant varietats,... les quals degut a la seva segregació (aïllament geogràfic) no poden hibridar-se. (...) Finalment, aquestes varietats esdevenen constants i es transformen en espècies separades".

Ara bé, fou sens dubte el naturalista, també alemany, Moritz Wagner (1813-1887) el primer que te-

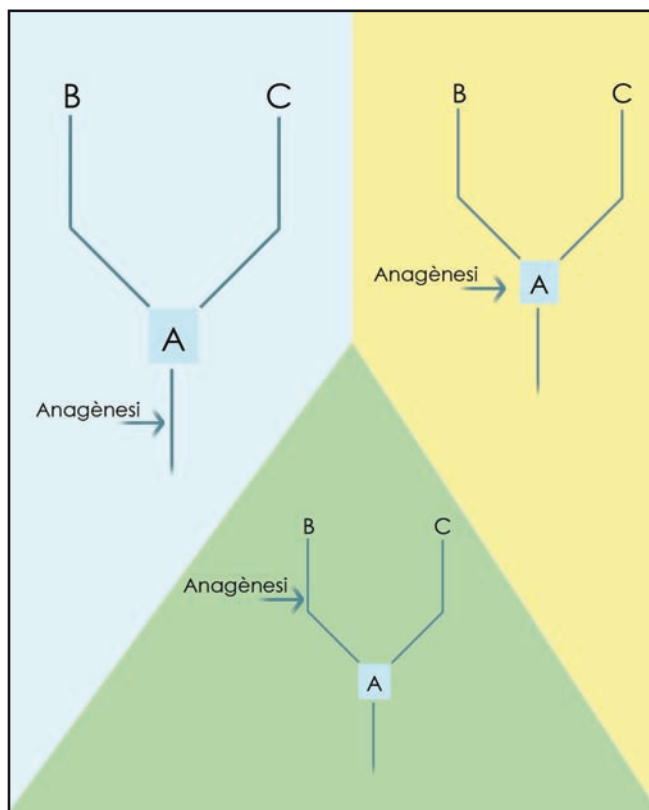


Figura 2. Tres escenaris diferents per a la relació temporal del procés anagenètic respecte del cladogenètic: coincidència dels processos (dreta), o aparició avançada (esquerra) o retardada (inferior).

Leopold von Buch (1774-1863)



oritza realment sobre la importància dels obstacles de caire geogràfic per a l'especiació. Wagner va ser un dels molts naturalistes viatgers del segle XIX. Explorà Àsia menor, Amèrica i Àfrica. El 1837, poc després que Charles Darwin hagués tornat a Anglaterra del seu periple en el *Beagle*, Wagner portà a terme una expedició a Algèria, en la qual, entre d'altres coses, es va dedicar a recollir mostres de coleòpters desproveïts d'ales dels gèneres *Pimelia* i *Melasoma*. Les poblacions algerianes d'aquests insectes estaven restringides a una estreta franja costera, entre els cursos de dos rius que davallen de l'Atlas. Observà que a ambdues voreres de qualsevol dels dos rius, les espècies representades no eren les mateixes. No es tractava de res que fos massa diferent d'allò que Charles Darwin havia observat a les Galàpagos pocs anys abans, excepte per la globalitat d'aquest segon cas. El que fou completament diferent, va ser la seva interpretació (Mayr, 1982; Schilthuizen, 2001). Mentre que el naturalista anglès va passar d'una actitud possibilista sobre la importància del fenomen de l'aïllament geogràfic en el procés especiatiu a una altra de completament negativa (vegeu més endavant), l'alemany teoritzà anys més tard (Wagner, 1868) sobre la que ell entenia com extrema importància de l'aïllament geogràfic durant un lapse prolongat de temps, a fi que s'acumulesin els canvis necessaris que haurien de permetre que les poblacions arribessin a ésser espècies diferents. Com a prova, va adduir que sovint el parent més afí

d'una determinada espècie es trobava a l'altre costat d'una determinada barrera geogràfica. El següent text, extret de Mayr (1996), dóna una idea molt clara del seu concepte d'especiació:

“La formació d'una varietat genuïna, el que el Sr. Darwin denomina “espècie incipient”, tan sols tindrà èxit a la natura si uns pocs individus (una població fundadora) poden aïllar-se geogràficament, durant un període llarg de temps, d'altres membres de l'espècie, traspasant les barreres que clouen la seva àrea de distribució”.

De fet, allò que Wagner feia era posar l'accent sobre un possibilitat que ha estat ben confirmada amb posterioritat: l'aïllament geogràfic sembla la manera més universal d'evitar la continuïtat genètica entre el que avui anomenem “població fundadora” i la parental (Mayr, 1976). Darwin i Wagner mantingueren correspondència sobre el tema. En les últimes edicions de l'*Origen de les espècies*, l'anglès dedicà al seu col·lega un paràgraf en el qual feia palès el seu desacord davant la possibilitat de que l'aïllament geogràfic intervingués en la formació de noves espècies:

“Moritz Wagner ha publicat un interessant assaig sobre aquest assumpte i ha demostrat que el servei que presta l'aïllament en evitar encreuaments entre varietats re-

cent formades és probablement major del que vaig suposar; però (...) no puc, de cap manera, estar d'acord amb aquest naturalista en què la migració i l'aïllament siguin elements necessaris per a la formació d'espècies noves”.

En un context més restringit, sembla que Darwin dedicava certs impropis a l'obra de Wagner. Aquest, però, es va permetre el luxe d'una revenja pòstuma (pòstuma per a tots dos personatges), car el 1889 es publicà un llibre, que era més aviat una recopilació dels treballs de Wagner, amb un títol absolutament provocador: *Die Entstehung der Arten durch räumliche Sonderung* (“L'origen de les espècies per separació en l'espai”). Les idees de Moritz Wagner van raure durant anys en el purgatori. Primer, pel seu capficament en presentar-les en certa manera com una alternativa global a la selecció natural. Aquesta darrera no podria actuar en la primitiva àrea de distribució no fragmentada. No gaire anys després, el 1872, August Weismann atacava radicalment la hipòtesi de la necessitat de l'aïllament geogràfic en l'especiació. Després, durant el període històric que ha estat qualificat com “eclipsi del darwinisme” (Bowler, 1985), caracteritzat per un aclaparant predomini de les teories macromutacionistes, van compartir la sort de les del seu rival, Darwin. Ni l'aïllament geogràfic ni la selecció eren considerades evolutivament transcendents en aquells anys.

Espècie i especiació segons Darwin

Val a dir que tot apunta a què Darwin va ser en un primer moment molt receptiu a la possibilitat de l'especiació geogràfica. Això es veu en els diversos esborranys que precediren el text definitiu de l'*Origen de les espècies* (Mayr, 1982). Les observacions fetes a les Galàpagos degueren contribuir a aquest posicionament primerenc, el qual va deixar més i més a banda a mesura que desenvolupava la hipòtesi de la selecció natural. Però a la versió definitiva del llibre, si apareix implícitament acceptada alguna teoria de l'especiació, és la que avui demanem “simpàtrica”, que en última instància és l'única que és clarament compatible amb el suposat paper que la selecció natural pogués tenir en la cladogènesi.



No ens hem d'enganyar, però. En la història de la ciència, en pocs llibres de la transcendència de l'*Origen de les espècies*, existeix un divorci tan radical entre títol i contingut. Ja el mateix títol és, en ell mateix, un exercici de funambulisme, on entren en el mateix sac espècies i varietats. Al llarg del text queda ben clar que la única diferència que Darwin reconeix entre unes i les altres és que considera les varietats com a contínues. L'ambigüitat s'arrossega al llarg de tota l'obra, ben igual que la que fa al binomi selecció natural-selecció artificial. Finalment, el problema de l'especiació el resol Darwin dedicant-li part d'un capítol (el IV) sobre un conjunt de 15. S'ha dit que la frase *Origen de les espècies* va ésser un afegit d'última hora per a un llibre que s'havia de titular simplement *Selecció natural* (Mayr, 1982), però fins i tot tampoc a aquesta darrera se li dedica paper amb escreix. En últim terme, allò que Darwin volia demostrar era que la història de la vida era un procés de descendència amb modificació. Punt. En les espècies, en el fons Charles Darwin no hi creia, en continuïtat amb una tradició nominalista, arrelada en l'antifixisme de Buffon, i transmesa per Lamarck. Així a l'*Origen de les espècies* escrivia:

“En resum, hem de considerar les espècies de la mateixa manera que els naturalistes tracten els gèneres, admetent que els gèneres són meres combinacions artificials fetes per conveniència”.

Per la seva banda, els naturalistes de tradició més fixista, com Linné, havien defensat a tort i a dret no només la realitat de les espècies, sinó també la seva inmutabilitat. Com a creació divina que eren, no podia ser concebut d'altra manera. Cal recordar que el pensament evolutiu neix com una hipòtesi “transformista”, és a dir, que defensa la possibilitat que una espècie hagi pogut donar origen a una altra, fins i tot en el context dels taxons actuals.

De fet, l'opció nominalisme-realisme desborda abastament els límits de la biologia, per a arrelar-se en un vell debat filosòfic, el dels universals, que a l'Edat Mitjana enfrontava els partidaris de considerar els conceptes com una simple eina empírica de comprensió de la realitat, mentre que per a d'altres aquells reflectien veritablement una

realitat externa a nosaltres (Gasc, 1978). En conseqüència, no és gens sorprenent que ja en el segle XVII, el filòsof anglès John Locke es manifestés com a nominalista en matèria de classificació biològica, amb una frase com la següent (Dobzhansky, 1962):

“Els límits de les espècies, pel fet d'haver estat escollits per l'home, són artificials”.

La síntesi d'Ernst Mayr

La tradició darwinista era doncs plenament nominalista i displicent sobre el paper que els obstacles geogràfics poguessin tenir en l'especiació. Val a dir que, després del període evocat anteriorment com d'eclipsi del darwinisme, no quedava gran cosa en actiu del pensament de Charles Darwin. És en aquesta situació com s'arriba al neodarwinisme. El primer que té lloc en aquest context, és la recuperació del paper evolutiu de la selecció natural i, tot seguit, de les formulacions darwinianes bàsiques sobre espècie i especiació: discontinuïtat, nominalisme i gradualisme. Sense cap dubte, doncs, la posició clarament realista de Mayr, i les seves crítiques a les idees de Darwin sobre el tema (que no dubta en qualificar de confuses i contradictòries) (Mayr, 1991) no era compartida per alguns del seus companys neodarwinistes d'orientació més aviat genètica. Ells, tot i que admetien que l'especiació, com a mecanisme cladogenètic, era el procés bàsic de l'evolució biològica, no li donaven excessiva importància quan se'n feia la traducció al nivell genètic. L'assumpció bàsica era que els mecanismes microevolutius (poblacionals) eren perfectament trasplantables a nivell macroevolutiu (especiació). La creença, per altra banda, en què poguessin existir mecanismes especials que originessin els clades per damunt del nivell d'espècie, creaven encara més confusió, sobretot quan es reservava el terme macroevolució per a aquests pretesos fenòmens cladogenètics especials. En aquest context no és estrany que Dobzhansky (1951) escrivís:

“Races, espècies, gèneres i famílies no són res més que diferents graus de divergència filogenètica”.

Ara bé, la posició de Mayr no és en el fons rupturista respecte d'aquesta visió po-

blacional del problema. Ell l'acceptava, i en funció d'això va ser tota la seva vida un gradualista declarat. A més, com es veurà, hi ha una certa confusió entre allò que ell considerava gradualisme i pensament poblacional. És l'empirisme del seu treball de camp, l'observació que els seus criteris científics d'espècie sobre els ocells de Nova Guinea coincideixin amb els criteris semàntics dels nadius, el que el fa creure que l'espècie és un ens taxonòmic diferent de tots els altres. No podia ser que homes de cultures tan allunyades coincidissin en l'error (Mayr, 1991).

Sens dubte, per una de les coses per les quals Mayr serà més recordat en el futur, és per la seva definició d'espècie biològica, alhora discontinua, poblacional i realista: es refereix a grups de poblacions naturals, capaces d'hibridar-se, i reproductivament aïllades d'altres grups. Aquesta definició ha estat sovint criticada pel fet que no és aplicable a espècies de reproducció no sexual. Se li pot fer, tanmateix, una altra crítica: es tracta d'una definició solament vàlida per un temps particular, normalment el present, de tal manera que ni el passat ni l'esdevenidor hi tenen cabuda. Això, és clar, afecta al tractament que s'ha de donar al registre fòssil. En aquest context, no és gens estrany que un altre dels personatges fundadors del neodarwinisme, bé que paleontòleg, George Gaylord Simpson, pretengués una definició capaç de projectar l'espècie en el temps, l'anomenada espècie evolutiva. Són ambdues definicions alternatives o complementàries?

De la primitiva definició d'espècie evolutiva de Simpson, basada en un criteri paleontològic que trontolla, la cronoespècie, només en queda el qualificatiu. La nova formulació del concepte d'espècie evolutiva es deu a Wiley (1978), i és el normalment assumit per l'escola cladista, que considera l'espècie biològica com una situació particular en el temps de l'espècie evolutiva. Wiley defineix l'espècie evolutiva com un llinatge de poblacions, lligat per relacions d'antecessor-descendent, que evoluciona separatament d'altres i que té el seu propi origen, i les seves pròpies tendències i destí evolutiu. De fet, la definició de Wiley és suficientment àmplia per a que tothom hi estigui d'acord. En última instància, se-



Figura 3. Dues espècies de ciclíids, peixos teleostis de distribució tropical que a la regió dels llacs d'Àfrica oriental han experimentat una extraordinària diversificació, tant a nivell taxonòmic com fenotípic.

ria aplicable a qualsevol trajectòria històrica, començant per la vida de no importa quin individu. El problema, però, quan s'aplica qualsevol dels conceptes d'espècie, és la delimitació de la discontinuïtat. En el cas de l'espècie biològica, tal com és formulada per Mayr, la discontinuïtat va marcada per la possibilitat o no d'hibridació. Es tracta, doncs, d'un criteri que, almenys teòricament, és comprovable empíricament. Però en l'espècie evolutiva el criteri de discontinuïtat és clarament convencional, i és representat pels propis origen i fi de l'espècie. L'origen només pot ser un, la fragmentació poblacional. El final pot ser el resultat d'una altra fragmentació, o d'una extinció (Ax, 1987). Fins aquí, no hi ha gran cosa a objectar. El problema és la identificació formal estricta que es fa entre fragmentació poblacional i cladogènesi. Assumint que no hi ha més fet cladogenètic que l'especiació, el resultat és que s'identifica implícitament la formació de les espècies amb un fet necessari però no suficient, la fragmentació poblacional. La veritable cladogènesi ha de venir donada per les transformacions genètiques que potencien l'aïllament reproductor. Cal, doncs, partir de la base que el fet que la definició de Wiley d'espècie evolutiva i, en general, tot el tractament cladista de la generació dels clades, és un model convencional i que, en conseqüència, caldria acceptar la possibilitat de qualsevol altre model alternatiu. La situació es pot il·lustrar amb un exemple que la fa palesa.

La cladogènesi, tal com és assumida pels cladistes, implica la necessària desaparició de l'espècie ancestral. La cosa no planteja massa problemes quan es tracta d'una espe-

ciació de tipus dicopàtric, és a dir aquella de caire al lopàtric en la qual la fragmentació poblacional es fa en conjunts gairebé equivalents, i tots dos incorporen novetats evolutives o, el que és el mateix, tenen diferències anagenètiques respecte de l'espècie ancestral. El problema sorgeix en situacions de peripàtria, en les quals les poblacions ancestrals es fragmenten en una de petita, perifèrica, en què apareix una novetat evolutiva, i una de majoritària, que no ha experimentat anagènesi i és idèntica a la població ancestral. El model defensat pel cladisme exigeix considerar que ambdues espècies són noves, i que l'ancestral ha desaparegut. Això és quelcom que ha estat defensat aferrissadament tant pel mateix Hennig (1968), com pels seus seguidors (vegeu, per exemple, Ax, 1987).

Aquesta convencionalitat, basada en una premissa difícilment justificable des del punt de vista biològic, no fou mai acceptada per Mayr. De fet, està en el nucli de la seva famosa polèmica amb Willi Hennig (Mayr, 1974; Hennig, 1974). De la mateixa manera que ell no va estar mai d'acord amb la possibilitat de convertir de forma automàtica l'anàlisi cladista en classificació, per la importància que donava a la transformació anagenètica, tampoc no podia acceptar que un criteri simplement cladogenètic fos suficient per a reconèixer la desaparició d'una espècie, a desgrat que una de les espècies filles fos fenotípicament igual a l'ancestral. Tornem a allò que hem dit anteriorment. La veritable cladogènesi és un fenomen de naturalesa genètica. Quan no es disposa d'aquesta evidència, degut a la impossibilitat de comprovar la hibridació entre po-

blacions que viuen en temps diferents, és tan acceptable posar l'accent sobre el criteri de fragmentació poblacional -desaparició de l'espècie ancestral-, com en l'anagenètic -persistència de l'espècie ancestral. A més, aplicar de manera estricta el criteri de fragmentació entra en clara contradicció amb la hipòtesi dels equilibris interromputs, per exemple, que assumeix que l'espècie perifèrica substitueix l'ancestral, que segueix ocupant la major part de l'àrea de distribució i agrupant la major part de poblacions (Cassinos, 1993).

Algunes crítiques

Cap obra científica és permanent. Més tard o més d'hora, parts substancials del pensament d'un determinat conreador de la ciència són superades, en el context del procés interminable, i moltes vegades discontinu, que és el coneixement. Això no implica, però, cap descrèdit per a l'obra de qui en un determinat moment ha formulat una hipòtesi o defensat una teoria. Tot ha de ser jutjat i entès en el seu context històric i metodològic. Així passa amb l'obra de Mayr. En el seu moment, com ha estat comentat, va representar un esforç gegantí d'adequació de la idea d'espècie al darwinisme renovat. Val a dir que Ernst Mayr defensà aferrissadament les seves concepcions, i moltes vegades sense voler entendre que, com he assenyalat abans, no hi ha res de definitiu. Voldria, doncs, dedicar algunes ratlles a palear algunes qüestions en les que la síntesi de Mayr a propòsit de l'espècie -visió alhora realista, gradualista, poblacional i al lopàtrica- es presenta insuficient per a comprendre determinats fets

biològics. Em centraré en el valor universal que ell va voler donar al gradualisme i a l'al·lopàtria.

Sens dubte, el gran qüestionament del gradualisme va venir de la mà de la hipòtesi dels equilibris interromputs (Eldredge i Gould, 1972). Es tractà de la primera alternativa global i sòlidament raonada al gradualisme filètic. Una altra cosa és que aquesta hipòtesi pugui tenir el valor universal que, en un principi, els seus autors li van voler donar, entre d'altres coses perquè si bé cadascuna de les premisses assumides són no només possibles, sinó també reals, la dificultat és que es donin totes alhora. De fet, Eldredge i Gould basaven una part important del seu model en el concepte de "revolució genètica" formulat per Mayr molts anys enrere: un procés d'especiació associat a canvis en centenars de loci (Casinos, 1993). Val a dir que Ernst Mayr no fou mai un militant radical en contra del model d'Eldredge i Gould. La seva, diguem-ne, tolerància i comprensió contrastà amb el posicionament eixelebradament oposat d'altres, en el fons del qual hi havia raons clarament científiques. L'etapa final de la guerra freda es caracteritzà per un debat ideològic molt dur. Eldredge, i sobretot Gould, reivindicaren sempre les arrels marxistes

de la seva hipòtesi, en la mesura que implicava rupturisme. El pitjor que li podia passar en aquells temps a un científic era que es considerés les seves idees com no ajustades al dogma popperian de concepte de ciència. La reacció de Mayr passà fonamentalment per considerar que el model d'Eldredge i Gould era en el fons completament assimilable al gradualista. Allò que ell anomenava "*specional evolution*" (Mayr, 1991) seria gradualista, en la mesura en què tindria lloc a nivell de poblacions. La línia argumental és difícilment acceptable. De fet, la qüestió subjacent era si el canvi anagenètic s'acumulava en la cladogènesi, o apareixia a poc a poc posteriorment (gradualisme filètic). Dos exemples publicats recentment mostren que la primera alternativa és perfectament possible. Una altra cosa és que es doni sempre.

Cubo (2003) va dur a terme un estudi sobre els ocells corredors (*Ratites*). Calculà un índex de forma (diàmetre/longitud), i un altre de proporció (longitud ala/longitud pota), per als ossos de les extremitats, com a transformació anagenètica. Quan situava els diferents estats d'aquests caràcters sobre arbres filogenètics de base molecular, la hipòtesi de simultaneïtat de canvi anagenètic-fet cladogenètic, era la de més alta probabilitat estadística.

Segons el model gradualista, la variances morfològica s'incrementaria proporcionalment al temps. En cas contrari, ho faria amb el nombre d'espècies o, millor encara, amb el seu logaritme. Ricklefs (2004) en un estudi sobre els ocells *Passerines*, trobà que la variances morfològica no s'incrementava temporalment amb independència de les espècies existents, i que hi havia una relació significativa entre el logaritme del nombre d'espècies i la citada variància.

Ernst Mayr no va acceptar mai la possibilitat d'un mecanisme especiatiu que no fos l'al·lopàtric. Per a ell eren impensables tant l'especiació sense separació geogràfica (simpàtrica), com que la cladogènesi es produís instantàniament. Quan el 1963 publicà el seu molt conegut llibre *Animal species and evolution*, declarà, una mica despectivament, que si dedica un cert espai a discutir el problema de l'especiació simpàtrica, no és propiament per la credibilitat que la hipòtesi li mereix, ans per la naturalesa recurrent del tema. Igual com a l'hidra de Lerna, quan se li tallava un cap, podien sortir-ne dos. Però hi ha situacions difícilment assimilables a l'esquema un xic reduccionista de Mayr. Veurem dues d'elles:

Els ciclids (figura 3) són una família de peixos teleostis de distribució tropical. A



© Peter Seaman

la regió dels llacs d'Àfrica oriental, han experimentat una extraordinària diversificació, tant a nivell taxonòmic com fenotípic, de manera que sovint han estat comparats als pinçans de les Galàpagos. El problema és explicar com s'ha originat aquesta extraordinària diversitat, reflectida, entre d'altres coses, en l'aparell bucal o en la pigmentació. Humphrey Greenwood, qui durant una gran part de la seva vida estudià aquestes poblacions de cíclids, donà el 1974 una interpretació del fenomen en termes d'al·lopàtria, d'acord amb les idees predominants del moment. Anys més tard, el 1984, a la llum de la hipòtesi d'Eldredge i Gould, Greenwood i d'altres col·legues, ampliaren la perspectiva, fent una interpretació segons els equilibris interromputs, a causa de la situació d'especiació explosiva que amb molta seguretat hi

havia darrere. Recentment, s'ha donat una nova explicació del procés, entenent-lo com un cas de simpàtria per selecció sexual (Seehausen, 1997; Turner et al., 1995). Davant d'aquestes successives i diverses hipòtesis, ens podríem plantejar òbviament per què la basada en la simpàtria ha de ser la correcta. L'exemple, doncs, seria dubtós. N'hi ha un altre de més concloent, al meu entendre:

Els cíclids són també presents a l'oest africà, en concret en diversos llacs del Camerun, formats sobre cràters volcànics, i d'origen molt recent. A un d'ells, el llac Ejagham, se li calcula una edat de només 5.000 anys. Aquestes poblacions de cíclids monogenèriques (*Tilapia*) han estat estudiades en profunditat en la darrera dècada -vegeu, per exemple, Schliewen et al. (1994).

En un dels llacs, Bermin, van ser trobades fins 9 espècies endèmiques diferents del gènere esmentat, amb una segregació tròfica extraordinàriament diversificada i especialitzada: espècies que s'alimentaven exclusivament d'esponges, plàncton o detritus. Els estudis d'ADN demostraren que totes les espècies del llac compartien un avantpassat recent. L'explicació que hom dona en termes de simpàtria, és que, en formar-se el llac, s'originà una gran varietat de nínxols ecològics, que passaven en gran part per la possibilitat de menjar peces grans o petites. Això hauria produït un efecte de segregació de mida, que hauria ajudat molt a l'aïllament reproductor. Sempre podria sorgir de forma alternativa un hipòtesi al·lopàtrica, però en aquest cas concret l'aïllament geogràfic sembla difícilment defensable.

Bibliografia

- Ax, P. (1987).- *The phylogenetic system. The systematization of organisms on the basis of their phylogenesis*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Bowler, P.J. (1985).- *El eclipse del darwinismo. Teorías evolucionistas antidarwinistas en las décadas en torno a 1900*. Labor, Barcelona.
- Buch, L. Von (1825).- *Physikalische Beschreibung der Canarischen Inseln*. Druckerei der Königliche Akademie der Wissenschaften, Berlín.
- Casinos, A. (1993).- *El problema del ritmo en evolución biológica*. Paleontología i Evolució, 26-27: 25-36.
- Cubo, J. (2003).- *Evidence for speciation change in the evolution of ratites*. Biological Journal of the Linnean Society, 80: 99-106.
- Dobzhansky, Th. (1951).- *Genetics and the origin of the species*. 3ª edició. Columbia University Press, Nova York.
- Dobzhansky, Th. (1969).- *La idea de especie después de Darwin. A Un siglo después de Darwin*. 1. La evolución. S.A. Barnett et al. (Ed.), pp. 37-82. 2ª edició. Alianza Editorial, Madrid.
- Eldredge, N., Gould, S.J. (1972).- *Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism*. A Models in paleobiology, Schopf, J.M. (Ed.), pp. 82-115, Freeman, Cooper & Co., San Francisco.
- Fryer, G., Greenwood, P.H., Peake, J.F. (1983).- *Punctuated equilibria, morphological stasis and the palaeontological documentation of speciation: a biological appraisal of a case history in an African lake*. Biological Journal of the Linnean Society, 20: 195-205.
- Gasc, J.P. (1978).- *Relations entre la phylogénie et la classification: évocation des débats actuels entre phénétiens et cladistes*. Bulletin de la Société Zoologique de France, 103(2): 167-178.
- Greenwood, P.H. (1974).- *The cichlid fishes of lake Victoria, East Africa: the biology and evolution of a species flock*. Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology, suplement 6: 1-134.
- Hennig, W. (1968).- *Elementos de una sistemática filogenética*. Eudeba, Buenos Aires.
- Hennig, W. (1974).- *Kritische Bemerkungen zur Frage "Cladistic analysis or cladistic classification?"*. Zeitschrift für Systematik und Evolutionforschung, 12: 279-294. Traducció anglesa: Systematic Zoology (1975), 24: 244-256.
- Mayr, E. (1963).- *Animal species and evolution*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Mayr, E. (1974).- *Cladistic analysis or cladistic classification?* Zeitschrift für Systematik und Evolutionforschung, 12: 95-128.
- Mayr, E. (1976).- *Darwin and isolation. A Evolution and the diversity of life*. Selected essays, pp. 120-128. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Mayr, E. (1982).- *The growth of biological thought. Diversity, evolution and inheritance*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Mayr, E. (1991).- *One long argument. Charles Darwin and the genesis of modern evolutionary thought*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Mayr, E. (1996).- *Moritz Wagner. A Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution*, P. Tort (Ed.), pp. 4557-4558. PUF, Paris.
- Ricklefs, R.E. (2004).- *Cladogenesis and morphological diversification in passerine birds*. Nature, 430: 338-341.
- Schilthuizen, M. (2002).- *Frogs, flies and dandelions. Speciation-The evolution of new species*. Oxford University Press, Oxford.
- Schliewen, U.K., Tautz, D., Pääbo, S. (1994).- *Sympatric speciation suggested by monophyly of crater lake cichlids*. Nature, 368: 629-632.
- Seehausen, O. (1997).- *Cichlid fish diversity threatened by eutrophication that curbs sexual selection*. Science, 277: 1808-1811.
- Tort, P. (1996).- *Christian Leopold von Buch. A Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution*, P. Tort (Ed.), pp. 448-449. PUF, Paris.
- Turner, G.E., Burrows, M.T. (1995).- *A model of sympatric speciation by sexual selection*. Proceedings of the Royal Society of London, B260: 287-292.
- Wagner, M. (1841).- *Reisen in der Regentschaft Algier in den Jahren 1836, 1837 und 1838*. Leopold Voss, Leipzig.
- Wagner, M. (1868).- *Die Darwinische Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen*. Duncker und Humblot, Leipzig.
- Wagner, M. (1889).- *Die Entstehung der Arten durch räumliche Sonderung. Gesammelte Aufsätze*. Benno Schwalbe, Basilea.
- Weismann, A. (1872).- *Über den Einfluss der Isolierung auf die Artbildung*. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Wiley, E.O. (1978).- *The evolutionary species concept reconsidered*. Systematic Zoology, 27: 17-26.