

# L'ESPÈCIE

Escrit per:

**Antoni Fontdevila**

Departament de Genètica  
i Microbiologia

Universitat Autònoma de Barcelona

## El problema de l'espècie

Per a Ernst Mayr, un dels artífexs de la nova síntesi del darwinisme, el problema de l'espècie es redueix a triar entre dues alternatives; una, considerar que les espècies són realitats naturals, l'altra, acceptar que les espècies són construccions teòriques de la nostra ment (Mayr 1982, p. 285). A primera vista sembla fàcil distingir entre les espècies, observant les diferències entre organismes i agrupant-los en classes que anomenem espècies, igual que fem amb altres coses com els mobles o els minerals. Això condueix a equiparar la variabilitat natural entre organismes d'una mateixa espècie amb les diferències observades entre entitats pertanyents a la mateixa classe, definida com un tipus (idea) del qual cada entitat és una representació imperfecta. Aquest exercici idealista va dur al concepte tipològic d'espècie que s'ha aplicat, i encara s'aplica en gran mesura, per a establir criteris de classificació i reconeixement específics. No obstant això, l'adveniment del pensament evolutiu, sobretot amb el darwinisme, va

trastocar doblement aquest concepte d'espècie. Primer, al proposar relacions evolutives (filogenètiques) entre les espècies, l'explicació de la discontinuïtat entre les espècies va deixar de ser una obvietat ontològica per a convertir-se en un raonament que devia formular-se en termes de continuïtat evolutiva; en segon lloc, els elements (organismes) de cada espècie estaven relacionats reproductivament (almenys en els organismes sexuals) i la seva variabilitat devia redefinir-se dintre d'aquesta comunitat reproductiva, no com meres desviacions del tipus ideal, sinó com fruit de l'intercanvi genètic i l'herència.

Darwin va captar perfectament la indefinició que el paradigma evolutiu introduïa en el concepte d'espècie. La seva obra magna, *L'origen de les espècies*, intenta, possiblement sense aconseguir-ho, explicar el procés mitjançant el qual la naturalesa ens apareix com un mosaic discontinu de llinatges que denominem espècies. Per a donar un contingut evolutiu que relacioni dits llinatges Darwin arriba a dubtar de la realitat de l'espècie com categoria quan escriu



al seu amic Joseph Hooker: “És realment graciós comprovar les diferents idees que corren per les ments dels diversos naturalistes quan parlen sobre ‘les espècies’ (...) Tot prové, crec jo, de tractar de definir allò indefinible.” (F. Darwin 1887, vol. 2, 88) Aquesta indefinició es reflecteix també en molts passatges de *L'origen* que discuteixen la dificultat de distingir entre espècies i varietats: “Les varietats tenen els mateixos caràcters generals que les espècies, de manera que no poden distingir-se de les espècies –excepte, en primer lloc, pel descobriment de formes intermitjtes connectores, i en segon lloc, per una certa quantitat de diferència (...); però la quantitat de diferència considerada necessària per donar a dues formes el rang d'espècies és força indefinit” (Ch. Darwin, 1859).

La dificultat d'establir límits clars entre les espècies constitueix un problema per definir l'espècie com una classe natural, però no és l'únic. Molt més difícil és compaginar la variabilitat específica amb el concepte de classe sota una òptica evolucionista. Actualment, el concepte tipològic ha estat substituït pel concepte biològic basat en el pensament poblacional darwinista, en el qual l'espècie no representa un tipus sinó un grup d'organismes que comparteixen un patrimoni genètic a través de relacions poblacionals. Alguns autors com Sober (1980) qualifiquen aquest canvi conceptual com la mort de l'essencialisme de l'espècie, segons el qual la variació específica era l'expressió de meres interferències ontogenètiques de l'essència de l'espècie. El concepte poblacional eleva aquestes “interferències” al rang de veritable substrat evolutiu de l'espècie, la seva variabilitat genètica, que sotmesa a les lleis de l'evolució (la selecció natural, la mutació i la deriva genètica, principalment) permet entendre el veritable significat de l'espècie i també el seu origen.

És en *L'origen de les espècies* on molts autors, entre ells el mateix Darwin, han trobat i troben les majors dificultats. Darwin parafrasejant a Herschel, un físic de l'època, qualifica l'origen de les espècies (l'especiació) com “el misteri dels misteris” en el primer paràgraf de *L'origen*, i no és improbable que el contacte amb Herschel fos el major estímul de Darwin per a embarcar-se en el seu projecte. També altres autors reconeixen el paper primordial de l'especiació en la teoria evolutiva. Mayr arriba a

qualificar l'especiació com el punt clau de l'evolució. No obstant això, històricament no ha estat fàcil compaginar la definició de l'espècie com una realitat natural discontinua amb el procés poblacional conduent a la formació d'espècies, de naturalesa gradual i contínua segons la teoria darwinista. Mayr ha plantejat aquest dilema que ha enfrontat el biòleg durant més de 150 anys després de Linneu dient que la fal·làcia de suposar que la constància i la definició precisa de les espècies estan estretament correlacionades ha obligat a triar entre creure en l'evolució (la inconstància de les espècies) i tenir llavors que negar l'existència de les espècies, excepte com ficcions de la imaginació, purament subjectives i arbitràries, o creure en la delimitació precisa de les espècies com han fet la majoria dels antics naturalistes, convençuts que això negava necessàriament l'evolució.

### Alguns aspectes filosòfics

Afortunadament avui dia aquest dilema sembla superat en gran part. Tot i que existeix encara una certa controvèrsia sobre el que és una espècie i, sobretot, com definir-la amb amplitud suficient per a abastar tots els organismes, ningú s'atreveix a negar el fet evolutiu emparat en les dificultats d'establir límits precisos a les espècies. L'argument evolutiu ha adquirit el paper de guia en la majoria de controvèrsies filosòfiques, com vam veure ja en la definició de l'estatus ontològic de l'espècie. Sembla acceptat que l'essencialisme està enterrat per la moderna teoria evolutiva i que és insostenible pensar en les espècies com classes naturals compostes per entitats sense restriccions espai-temporals. L'aigua, per exemple, és una classe perquè les distintes mostres d'aigua tenen les mateixes propietats en qualsevol lloc de l'univers. No així els organismes que constitueixen una espècie, els quals evolucionen i les seves propietats (caràcters) poden canviar en l'espai i en el temps sense deixar de pertànyer a la mateixa espècie. Aquests canvis vénen donats per les lleis evolutives de la selecció, la deriva i la mutació, principalment. Per aquesta raó, molts autors com Ghiselin (1974) i Hull (1978) tendeixen a veure a les espècies com individus.

Un individu, a diferència d'una classe, consta de parts restringides en l'espai i en el temps, com els membres d'un organisme

que no poden dispersar-se en l'espai i en el temps sense perdre la seva entitat. Aquestes parts només adquireixen el seu significat quan coexisteixen per a conferir a l'individu les seves funcions específiques, com la digestió o la respiració en el cas d'un organisme. Seguint el mateix raonament amb els organismes que constitueixen una espècie, aquests poden canviar els seus caràcters però sempre dintre de l'àmbit poblacional, on es realitzen els processos evolutius com la selecció natural, la deriva o la mutació. Els canvis determinen que una espècie modifiqui la freqüència de certes característiques només si aquestes són heretables, amb el qual les espècies mostren continuïtat espai-temporal i poden considerar-se individus. Un aspecte bàsic de considerar una espècie com un individu es refereix a què la relació entre un organisme i la seva espècie és la mateixa que la d'una part i un tot, no la d'un membre d'una classe. Això es deu al fet que un organisme pertany a una espècie perquè evoluciona conjuntament amb els altres organismes, formant part d'una única unitat evolutiva. La conseqüència fonamental és que els organismes d'una espècie constitueixen un llinatge capaç, no només d'evolucionar, sinó de mantenir relacions de cohesió que determinen la integritat de l'espècie. Això genera normalment semblances entre ells, morfològiques, fisiològiques o, en general, genètiques, que permeten utilitzar-les per a assignar-los a un taxó específic; però el criteri de pertinença a una espècie es basa en el fet de formar part d'un mateix llinatge evolutiu i no en la semblança, que pot ésser a causa de altres processos no genealògics com la convergència ecològica.

Recentment alguns autors (Kitcher 1984) han flexibilitzat la individualitat de l'espècie adoptant una visió dual: classe/individu. La raó està que depenent del tipus d'explicació biològica, de causes pròximes o últimes, el concepte d'espècie és distint. Quan apel·lem a l'explicació més immediata (pròxima) d'un caràcter, per exemple les rutes del desenvolupament en morfologia, l'espècie es defineix mitjançant semblances estructurals com una classe natural. Per contra, quan busquem explicacions evolutives (causes últimes) cal definir l'espècie com un llinatge i només el concepte d'individu és vàlid. El problema és que des de Darwin l'espècie és una unitat evo-

lutiva i els grups d'organismes definits per semblances estructurals poden o no ser espècies, com queda palès quan utilitzem caràcters com el sexe, el grau de ploidia, el tipus d'alimentació o el de locomoció, per posar uns pocs exemples. Així, els mascles, els diploides, els organismes herbívors o els terrestres representen classes naturals definits per semblances estructurals, però no són espècies biològiques. Un intent potser més constructiu d'unificar l'estatus ontològic de l'espècie és el liderat per Boyd (1999). Segons aquest autor una classe natural pot definir-se com grups d'entitats en les quals coexisteixen propietats comunes fruit de mecanismes homeostàtics, que en el cas de les espècies serien el flux gènic, la selecció estabilitzadora i l'homeòstasi del desenvolupament, entre d'altres. Els mecanismes d'homeòstasi determinen l'estabilitat d'aquestes propietats, fiten la variabilitat de l'espècie i fan possible una predicció fu-

tura, permetent que les espècies evolucionin a pesar de ser classes naturals. Segons Boyd un d'aquests mecanismes homeostàtics és la genealogia, la qual cosa fa que les espècies siguin classes naturals restringides en l'espai i en el temps, de manera que una espècie és alhora un individu i una classe natural.

### El pluralisme conceptual

Quan ens submergim en la literatura evolutiva trobem múltiples definicions d'espècie. Coyne i Orr (2004) troben un mínim de 25 conceptes, dels quals exposen nou com els més significatius, i lamenten que els biòlegs evolutius consumeixin tant de temps en aquest menester, ja que, segons ells, no hi ha cap concepte lliure d'ambigüitats quan s'aplica a la naturalesa, a causa de la pròpia dinàmica de l'especiació. Aquesta postura, denominada pluralis-

me realista, ha estat subscripta per Kitcher (1984) i altres autors, però existeix encara un altre grup d'autors, designats com monistes (Sober 1984, Ghiselin 1987, Hull 1987) que consideren un objectiu de la biologia evolutiva trobar un únic concepte d'espècie. Una versió del pluralisme realista (Ereshefsky 2001) utilitza com a criteri definitori el tipus de llinatge evolutiu. Així, quan els llinatges definitoris estan limitats per processos reproductius estem davant el concepte biològic d'espècie (CBE). El concepte filogenètic d'espècie, per altra banda, ressalta els llinatges que comparteixen un únic ancestre comú, i, a diferència, el concepte ecològic realça aquells llinatges que ocupen una zona adaptativa específica. L'objecció monista al pluralisme se centra a decidir quin tipus de llinatge deu triar-se per a definir l'espècie. Els defensors del CBE argumenten que els llinatges basats en la comunitat de reproducció d'organismes sexuals són els que expliquen millor els patrons evolutius i que, per tant, només deuen acceptar-se aquells conceptes d'espècie definits en funció de relacions reproductives, com el CBE. No obstant això, l'adhesió a un sol concepte té el seu peatge. En particular, el CBE exclou a tots els organismes asexuals, la qual cosa representa un alt preu per a una definició amb aspiracions de generalitat perquè l'asexualitat en les seves diferents formes és predominant en els organismes d'aquest planeta. Altres evolucionistes poden adherir-se a distints conceptes d'espècie, encara que no tota definició és vàlida i existeixen alguns criteris per a validar un concepte. Entre ells destaca la capacitat que les premisses teòriques d'un concepte siguin comprovables empíricament. La premissa que l'encreuament recíproc, és a dir la reproducció entre els organismes d'una població, és la base del llinatge específic, pugui comprovar-se empíricament, dóna al CBE la qualitat d'una bona definició. No obstant això, és dubtós que actualment pugui acceptar-se una sola definició d'espècie, encara que algunes poden ser millors que unes altres perquè tenen una aplicabilitat més general o satisfan millor els criteris de validació. Actualment sembla existir un consens en amplis cercles científics sobre la superioritat del CBE respecte a d'altres conceptes d'espècie. En aquest treball anem a analitzar, primer, els avantatges i, sobretot, les limitacions del



Theodosius Dobzhansky (1900-1975)

CBE a la llum de les dades empíriques obtinguts recentment, i després justificar per quines raons els conceptes que emfatitzen els mecanismes de cohesió són superiors als que donen un paper preponderant a les barreres d'aïllament reproductiu.

### L'espècie biològica: l'aïllament com a producte

La posició més dura a l'hora de concebre l'espècie com un llinatge reproductiu està en la definició clàssica d'espècie biològica: les espècies són grups de poblacions naturals capaces d'encreuar-se, que es troben reproductivament aïllades d'altres grups semblants (Mayr 1942, p. 120). Dobzhansky (1935) va iniciar tot un pensament poblacional aïllacionista amb el concepte d'espècie que va desenvolupar àmpliament en la seva magna obra *Genètica i l'Origen de les Espècies* (1937), on conclou que: "Les poblacions mendelianes s'han integrat en conjunts, dintre dels quals és possible la hibridació, però entre els quals es limita o s'elimina per complet. Aquests complexos són les espècies biològiques." (*Genètica y el origen de las especies*. Th. Dobzhansky. Trad. de F. Cordó. Revista de Occidente, Madrid. 1955). És important observar el paper predominant de l'aïllament reproductiu en aquestes definicions, que va dur a aquests autors a elaborar una exhaustiva llista de "mecanismes" d'aïllament que són una part inevitable en tots els llibres de text sobre evolució. Al meu entendre existeixen alguns errors conceptuals al considerar el paper d'aquests mecanismes d'aïllament. En primer lloc, és important distingir entre el procés (l'especiació) i el producte del procés (l'aïllament reproductiu) que genera un patró determinat. En alguns textos s'entrevina certa interpretació teleològica que atribueix als mecanismes d'aïllament un paper director de l'especiació. Cal aclarir que, excepte en comptades i dubtoses excepcions, com en el reforçament en simpàtria, aquests suposats mecanismes no són el blanc d'un procés adaptatiu generador d'espècies sinó el subproducte d'un procés divergent, adaptatiu o no. Per això alguns autors (Coyne i Orr, entre ells) substitueixen el terme mecanisme per barrera. Això planteja la pregunta de si l'aïllament reproductiu és necessari per a l'aparició d'una espècie. Mayr i Dobzhansky consideren que



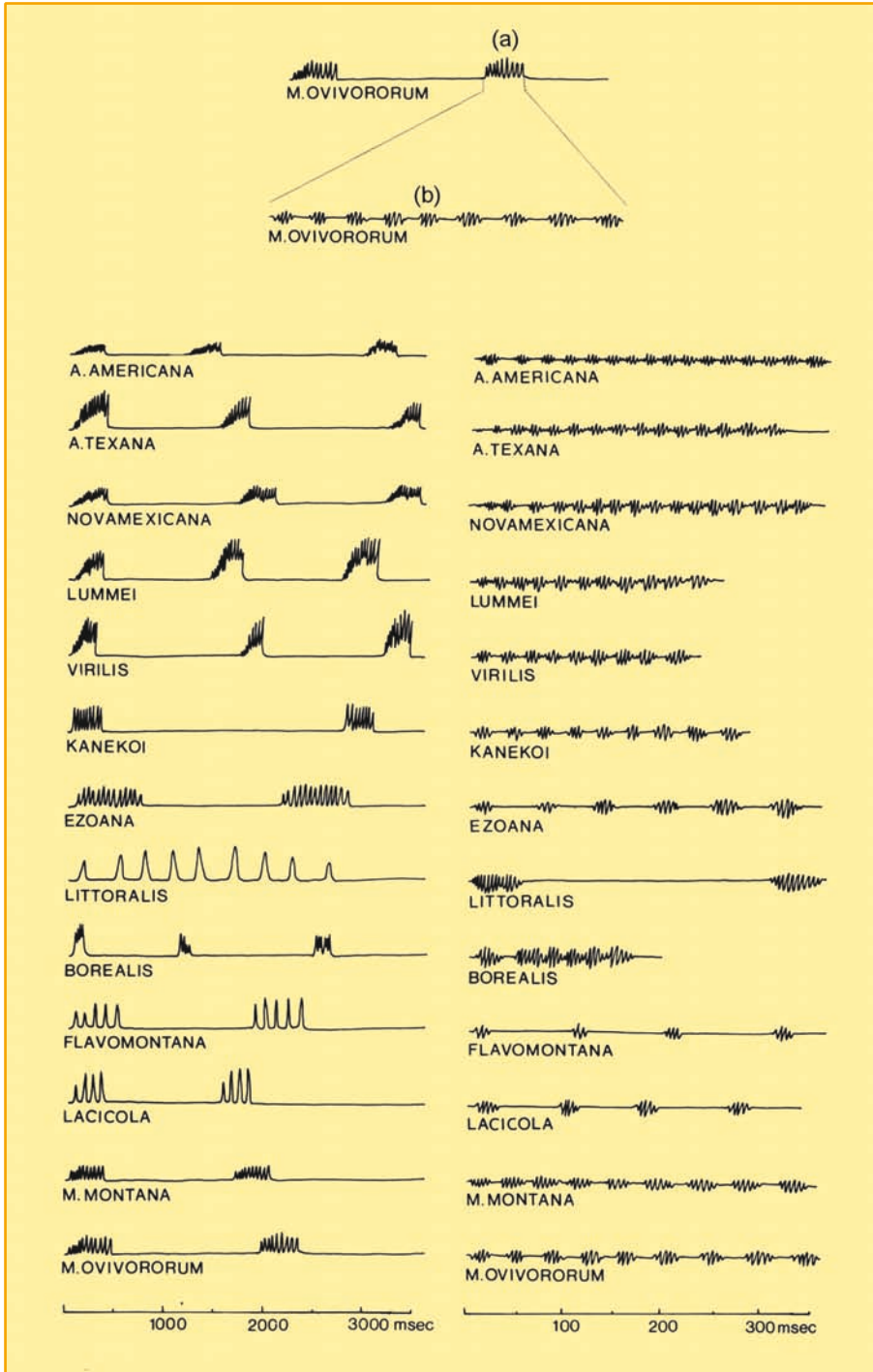
Dues espècies hawaïanes de *Drosophila* que hibriden: *D. heteroneura* (esquerra) i *D. silvestris* (dreta). Fotografia de K.Y. Kaneshiro. Reproduïda de Carson, 1978)

és impossible mantenir la integritat (cohesió) de les espècies sense barreres al flux gènic, però aquesta postura no és universal com anirem veient més endavant. En particular, el mateix Mayr (1963) conceptualitza l'espècie com un conjunt d'individus que comparteixen un complex integrat de gens interactuants epistàtica i pleiotròpicament. Aquest concepte no apareix en la definició d'espècie biològica, on l'èmfasi es posa en els mecanismes d'aïllament. Apareix, per tant, una dualitat entre el concepte i la definició, explicable únicament pel suposat caràcter pragmàtic del paper de l'aïllament a distingir espècies en simpàtria. Però, fins i tot en aquest cas, el CBE no és operatiu si, com pensen alguns autors (Schilthuizen 2000) una selecció forta disruptiva (diversificadora) permet establir conjunts distints en certs gens seleccionats encara que existeixi lliure flux per a altres gens no seleccionats. En aquest cas la cohesió de l'espècie depèn més de la intensitat de la selecció que del manteniment de barreres reproductives, com sembla ser el cas en algunes races d'hostes com en *Rhagoletis* (Bush 1969). La majoria dels evolucionistes de "línia dura" no accepten que la cohesió específica pugui mantenir-se sense barreres al flux gènic, encara que gradualment el nombre de dissidents va sent major. Fins i tot els "durs" accepten ja que un cert flux gènic és acceptable i modifiquen la definició de l'espècie biològica admetent que: "les diferents espècies es caracteritzen per un substancial, però no necessàriament complet, aïllament

reproductiu" (Coyne i Orr, 2004). Paral·lelament, molts evolucionistes clàssics han suavitzat el paper de l'aïllament reproductiu, a la vista d'evidències d'hibridació interespecífica en la naturalesa sense efecte en la identitat (morfològica, etològica, cromosòmica) de les espècies. Així, Carson escriu: "Com va dir Mayr, les espècies són grups de poblacions naturals capaces d'encreuar-se, que es troben reproductivament aïllades d'altres grups. Jo vaig adoptar aquesta idea i durant anys vaig realitzar la meua recerca partint d'aquesta assumpció. Ara proposo que la definició es talli després de la paraula 'encreuar-se'" (Carson 2000, p.495). Probablement, Carson escrigué aquestes línies induït per aquests casos d'hibridació, en particular el que es dona entre les dues espècies hawaïanes *Drosophila heteroneura* i *D. silvestris*, tan estudies per ell i els seus deixebles (Kaneshiro i Val 1977). El nombre de desertors de l'aïllament reproductiu no fa més que augmentar a mesura que anem obtenint més evidències empíriques de flux gènic interespecífic en la naturalesa, obligant a una reavaluació de les barreres d'aïllament enfront de processos evolutius poblacionals en la formació de les espècies.

### El reconeixement com a base cohesiva

Precisament per clarificar la distinció bàsica entre procés i patró, Paterson (1985) proposa donar-li la volta a l'argument de l'aïllament reproductiu i enfocar l'especiació no com un procés generador de bar-



Registre del so de la vibració alar dels mascles en el festeig de diferents espècies de *Drosophila*. La corva d'intensitat està formada per trens de polsos (a), cadascun dels quals consta, a la vegada, de diversos polsos de sons (b) que caracteritzen l'oscillograma. Aquestes diferències interespecífiques permeten el reconeixement en l'aparellament entre mascles i femelles d'una mateixa espècie (adaptat de Hoikkala et al., 1982).

rerer, d'indiscutible realitat en molts casos, sinó com un procés constructor de mecanismes comuns de sistemes de fertilització basats en el reconeixement. Així, en les seves pròpies paraules: "Una espècie és la població més inclusiva d'organismes individuals biparentals que comparteix un siste-

ma comú de fertilització" (Paterson 1985). D'aquesta manera es pretén identificar el veritable procés de la formació d'espècies com aquell que elabora sistemes de reconeixement entre els membres (o els seus gàmetes) d'una població que arriba finalment a l'estatus d'espècie. Aquests sistemes, que

comprenen des de complexos rituals de seguici fins a senyals fisiològics de compatibilitat gamètica, han estat identificats pels "aïllacionistes" com mecanismes d'aïllament prezigòtic, que existeixen per evitar el flux gènic i determinar els límits del joc recombinacional. El concepte d'espècie com un camp de joc per a la recombinació gènica és plenament acceptat per Paterson i els defensors del reconeixement, però aquests defineixen el citat camp positivament per les regles del joc dels sistemes de reconeixement que assisteixen la fertilització intraspecífica, i no per les diferències amb les regles d'altres camps de joc (espècies) que impedeixen el flux gènic entre ells. Aquestes diferències constitueixen l'essència dels mecanismes d'aïllament; però, sota aquest punt de vista cohesiu, no són més que una conseqüència de la cohesió generada per adaptació cap a aquest sistema complex de gens interactuants postulat per Mayr. Sota aquesta òptica positiva del procés d'especiació estem en condicions d'entendre el just paper de les barreres d'aïllament, tan irrellevant en casos com l'especiació allopàtrida o en els grups d'espècies amb un alt grau d'hibridació, designats com singameons en els casos extrems. Alguns autors consideren que els conceptes d'aïllament i reconeixement són les dues cares d'una mateixa moneda i tracten de minimitzar el valor conceptual del reconeixement enfront de l'espècie biològica. Aquest punt de vista confon novament les causes (procés) amb els efectes (patró). Aquí el procés queda perfectament definit pel valor adaptatiu dels senyals ritualitzats o de compatibilitat que, com han assenyalat molts etòlegs des de Tinbergen (1953), transcendeix l'aïllament cap a altres funcions cohesives de l'espècie encaminades a la supressió de la reacció d'escapament o d'agressivitat, a la sincronització, a la persuasió, a la coordinació i a l'orientació dels membres de la parella (o dels gàmetes), la qual cosa redunda a assegurar una fertilització i una meiosi i, per tant, a afavorir un camp de joc per a la recombinació. L'etologia del comportament ens ha revelat multitud de casos de pseudofesteig d'aparellament i pseudocòpula en organismes sense reproducció sexual (partenogenètics) o, simplement, entre individus del mateix sexe. Aquest comportament no és aberrant sinó que s'interpreta com un desencadenant de secrecions neu-

roendocrines, funcionals també en el comportament sexual, que contribueixen a facilitar la cohesió de l'espècie i, òbviamment en aquest cas, manquen de cap paper d'aïllament. En tot cas, la contribució del concepte de reconeixement deslliga el procés cohesiu de l'especiació del seu subproducte, l'aïllament reproductiu, fonamental per a entendre què és una espècie.

### Massa sexe per a l'espècie biològica

Des de la formulació del CBE, amplis sectors d'evolucionistes han mostrat cert escepticisme davant l'eficàcia de les barreres d'aïllament com a mecanisme exclusiu defensor de la integritat específica. És innegable que han estat els botànics evolucionistes uns dels més poc inclinats a ac-

ceptar l'espècie biològica. La raó bàsica d'aquesta postura és l'observació secular de la capacitat d'hibridació interespecífica en el món vegetal. Alguns botànics defensors del CBE com Grant (1957) no senten pudor a l'hora d'admetre que un percentatge alt de "bones" espècies vegetals de fecundació creuada no pot definir-se mitjançant criteris d'aïllament. Des de Darwin fins a Dobzhansky, els biòlegs evolutius han hagut de discutir com un problema el fet que els taxònoms hagin pogut definir espècies que coexisteixen en grans unitats naturals d'hibridació. En ocasions el flux gènic és significatiu i aquestes unitats reben el nom de singameons. Grant considera que el problema més important de l'espècie vegetal és la hibridació i defineix el singameon com "la unitat més inclusiva d'encreuament en

un grup d'espècies híbridadores" (Grant, 1981) i "resol" el problema considerant el singameon com una espècie sota ambdós conceptes de reconeixement i d'aïllament, assignant als taxons del singameon la categoria de semiespècie. Aquesta solució no satisfà a molts taxònoms que veuen els membres d'un singameon com espècies per la precisió definitòria i estabilitat espai-temporal dels seus caràcters morfològics, ecològics i genètics. Cap assenyalar que aquesta estabilitat es remunta a llargs períodes geològics com en el cas d'espècies del gènere *Populus* la hibridació del qual està documentada en el registre fòssil d'almenys els últims 12 milions d'anys (Eckenwalder 1984). La hibridació ha estat reconeguda, sobretot pels botànics, com quelcom normal en molts gèneres. No obstant això, ja que la inviabilitat i/o esterilitat híbrida es considera com la prova final de la integritat específica sota el concepte d'espècie biològica, la hibridació interespecífica s'ha considerat com quelcom excepcional pels defensors d'aquest concepte. Contràriament, fa ja més d'una dècada que els treballs de genòmica comparada estan aportant noves dades que no només confirmen el flux gènic fruit d'hibridacions ja documentades, sobretot en plantes, sinó que revelen nous casos d'hibridació natural en animals. Aquesta evidència posa en dubte el rígid aïllament reproductiu suposadament necessari per a mantenir la cohesió específica. Aquestes observacions donen sentit a plantejar-se com els híbrids, a causa de les seves barreres intrínseques d'aïllament reproductiu, permeten tant flux gènic. A mesura que els estudis sobre els components d'aptitud s'han fet més detallats, hem pogut documentar que alguns híbrids no mostren una aptitud inferior a les espècies parentals (Arnold 1997). No són rars els casos que els híbrids prosperen i fins i tot envaeixen nous hàbitats, especialment en plantes com els girasols (*Helianthus*), els lliris (*Iris*) o els senecis (*Senecio*), per citar alguns exemples ben documentats. De vegades el component d'aptitud decisiu per a explicar la capacitat competitiva híbrida és difícil de detectar, com en els híbrids de *Carpobrotus*, on la superioritat en el reclutament híbrid es deu en gran part a la major resistència de les llavors híbrides al pas a través del canal digestiu dels mamífers herbívors que s'alimenten d'aquesta planta. El potencial evo-



Els girasols, Vincent van Gogh (1888)

lutiu de la hibridació no es limita a possibilitar el flux gènic, sinó que també pot conduir a la formació de noves espècies. L'especiació híbrida per aloploidia és reconeguda com un procés especiogènic de primera magnitud, especialment en plantes. Però l'especiació híbrida homoploide (sense duplicació cromosòmica) és també un procés important documentat en plantes i animals (Arnold 1997). Per exemple, la planta *Iris nelsonii* és una espècie híbrida fruit d'encreuaments i retroencreuaments entre tres espècies parentals: *I. fulva*, *I. hexagona* i *I. brevicaulis*. És molt probable que el seu èxit es degui a l'elevada aptitud que mostra en els nous hàbitats transicionals (ecotons) a causa de l'alta viabilitat de la fase final del desenvolupament de les seves llavors i d'altres components d'aptitud en aquest ambient. Molts experiments amb híbrids d'*Iris* han mostrat barreres postpolinització que expliquen la raresa dels híbrids F<sub>1</sub>. No obstant això, alguns d'aquests rars híbrids tenen una alta aptitud en certs ambients, on poden establir-se i excloure competitivament les espècies parentals. Ja hem indicat més amunt la capacitat invasora híbrida d'altres espècies vegetals en hàbitats nous, però existeixen observacions també documentades en animals, com en els pinsans de Darwin (gènere *Geospiza*) (Grant i Grant 1996). Un dels casos millor documentats d'especiació híbrida es refereix al gènere *Helianthus* (Riesberg i Noyes 1998), que comprèn un conjunt de plantes anuals autoincompatibles, els girasols, que ocupen una gran varietat de sòls, des d'argilencs (*H. annuus*) fins a sorrenes (*H. petiolaris*). Aquestes dues espècies són simpàtrides i generen eixams híbrids, amb híbrids F<sub>1</sub> semiestérils (viabilitat del pol len < 10% i viabilitat de la llavor < 1%) i individus F<sub>2</sub> amb un marge ampli de viabilitat del pol len (13-97 %). La hibridació recurrent afavoreix l'estabilitat d'aquests eixams i la possibilitat d'una evolució posterior. De fet, *H. anomalus* es va originar per hibridació entre *H. annuus* i *H. petiolaris* i és endèmica d'hàbitats xèrics dintre de la distribució de les espècies parentals, constituint un bon exemple d'invasió híbrida d'hàbitats nous. L'origen híbrid d' *H. anomalus* es basa en múltiples estudis amb marcadors moleculars que mostren que els grups de lligament gènic d'*H. anomalus* estan intercalats per loci d'ambdós parentals en una raó 50:50 i que les filogènies de *Helianthus* són reticulades pel DNA ribosòmic, combinant variants d'*H. annuus* i *H. petiolaris* en *H. anomalus*, però no pel DNA cloroplàstic (Riesberg i Noyes 1998). En animals, l'especiació homoploide és també el resultat de la hibridació recurrent. Un cas ben estudiat ho constitueixen les espècies de peixos de la família Cyprinidae que presenten una taxa d'hibridació natural del 11-17 %. Per exemple, està molt ben documentat que l'espècie *Gila seminuda* es va originar per hibridació introgressiva entre *G. elegans* i *G. robusta*. En realitat, s'accepta que tot el gènere *Gila* és el producte de l'evolució reticulada i que la introgressió



Llop gris



Llop vermell



Coiot

sembla ser un procés en marxa a la vista de l'extrema semblança pel DNA mitocondrial entre algunes espècies de *Gila*. Existeixen altres casos ben documentats d'introgressió i/o especiació híbrida en *Drosophila*, *Sorex*, *Felis* i *Canis*. El cas dels llops i els coiots és notable per la seva recent ocurrència. Ambdues espècies híbriden i, no obstant això, són morfològicament molt distints, etològicament tenen una estructura social completament diferent i representen llinatges evolutius diferenciats amb marcadors genètics específics. A més, el registre fòssil indica que aquests llinatges han evolucionat durant, almenys, els últims 500.000 anys, a pesar de la seva capacitat d'intercanvi genètic. Possiblement, un dels episodis evolutius més recents fruit d'aquest flux gènic és l'origen del llop vermell (*C. rufus*) per hibridació introgressiva entre el llop gris (*C. lupus*) i el coiot (*C. latrans*). Les poblacions actuals i els espècimens de museus de llop vermell contenen submostres de DNAm i microsatèl·lits característics del llop gris o del coiot.

La introgressió no és patrimoni dels vertebrats, també molts invertebrats mostren capacitat d'hibridar. En general, la capacitat de reproducció clonal, espontània en un cert percentatge en molts invertebrats, ajuda a perpetuar l'estructura híbrida durant diverses generacions a l'espera de millorar la seva adaptació i desenvolupar un mecanisme per superar la barrera d'esterilitat, com per exemple trobar un altre híbrid idèntic a ell. El cas de les espècies híbrides del gènere *Bacillus* dels insectes pal (Phasmatodea) comprèn un ventall molt complet de distints casos de reproducció clonal, des de la partenogènesi a la hibridogènesi. Les espècies d'aquests insectes presenten un entramat de llinatges amb abundant flux gènic fruit de la combinació entre hibridació i reproducció clonal. Fins i tot en insectes com *Drosophila*, on la hibridació natural ha estat difícil de detectar, és possible actualment descriure almenys nou casos. D'ells destaca la hibridació entre *D. heteroneura* i *D. silvestris*, dues espècies molt pròximes i àmpliament simpàtrides de l'illa de Hawaïi, encara que morfològicament molt distintes. Aquestes espècies híbriden en el laboratori i tant els híbrids com la generació F<sub>2</sub> i els retrocreuaments són perfectament fèrtils i viables. Aquesta absència de barreres d'aïllament postzigòtic és el que ha permès una gran quantitat de flux gènic en la naturalesa, detectat a través de la presen-



*Bacillus rossius*

cia de DNAm de *D. heteroneura* en individus *D. silvestris*. No obstant això, l'estudi genètic de la morfologia i del DNA nuclear mostra filogènies definitòries de cada espècie. En resum, encara que tots aquests taxons que formen eixams híbrids, en alguns casos afins al singameon, no satisfan estrictament el criteri d'espècie biològica, representen llinatges evolutius independents, almenys pel que fa als seus genomes nuclears, i poden considerar-se com espècies diferents.

#### La transferència gènica horitzontal

El sexe no és l'únic mecanisme per a intercanviar gens entre espècies. Postergada i negada durant dècades, la transferència gènica interespecífica horitzontal està actualment acceptada i els seus mecanismes cada vegada estan més documentats. La transmissió horitzontal és abundant entre pro-

cariotes, com ho testifiquen cada vegada amb més força, els estudis genòmics. Encara que no tots els gens es transfereixen amb igual èxit, sent els gens domèstics ("house-keeping") transferits amb més freqüència que els gens informacionals (els implicats en la transcripció, la traducció i processos relacionats), és un fet que la diversitat microbiana deu molt a aquest intercanvi gènic. S'ha estimat que almenys el 15% del genoma d'*Escherichia coli* actual és atípic i ha estat adquirit per transmissió horitzontal. Això planteja novament un problema de manteniment cohesiu de l'"espècie" ja de per si greu en organismes asexuals. La importància evolutiva de la transmissió horitzontal és que pot equipar a l'espècie amb nous mitjans per explotar competitiuament un nínxol nou, d'una manera semblant a com vam veure en el cas de l'especiació híbrida. Aquest procés denominat adquisició



de nínxol és tan important en la diversificació dels llinatges bacterians que la majoria de característiques que discriminen dues espècies estretament relacionades, com *E. coli* i *Salmonella enterica*, s'han adquirit mitjançant noves funcions introduïdes per transmissió horitzontal (Gogarten et al. 2002). Però, la transmissió horitzontal no és patrimoni dels procariotes únicament. Es dona també entre procariotes i eucariotes, majoritàriament en relacions d'endosimbionts i hostes i entre elements transponibles i gens. Pel que fa als eucariotes, el 2003 es va publicar el primer cas de transferència horitzontal natural entre seqüències mitocondrials d'angiospermes a una gimnosperma del gènere *Gnetum* (Won i Renner 2003). En realitat la transferència de gens mitocondrials entre angiospermes sembla ser un procés general que ha configurat l'evolució d'aquestes plantes i s'ha documentat per a proteïnes ribosòmiques i respiratòries. Alguns autors donen un paper bàsic a la transferència horitzontal acoblat al suposat origen polifilètic de les angiospermes per explicar a) les incongruències entre temps de divergència basats en estudis paleobotànics i moleculars, b) la semblança entre caràcters de plantes poc relacionades que ocupen un rang taxonòmic semblant, i c) la impossibilitat d'organitzar les famílies actuals en arbres filogenètics consistents. Poc se sap dels

mecanismes implicats en aquesta transmissió, però el paper dels elements retrovirals sembla ser important en alguns casos. Un exemple documentat fa temps és la possible transferència d'un virogen tipus C ocorreguda fa uns 10 milions d'anys des d'un avantpassat de babuí a un avantpassat dels gats moderns. En línies generals aquest és un camp obert d'un gran dinamisme en el qual es van acumulant dia a dia noves evidències. Resulta espectacular la quantitat d'homologies trobades entre seqüències retrovirals i seqüències del genoma eucariota amb funcions codificadores i de regulació. Aquestes seqüències han estat cooptades per obrir noves funcions, el mateix que veiem en el genoma procariota. Un cas il·lustratiu ho constitueix l'homologia entre la sincitina, un gen immunosupressor de la placenta, que procedeix de la regió *env* (embolcall) d'un retrovirus endogen humà. La presència de seqüències d'origen d'elements transponibles comprèn més del 40% en el genoma humà, encara que de la major part no es coneix la seva funció actualment se sap que almenys un 4% (uns 1200 gens) són exons o formen part d'ells. Aquest panorama és semblant en molts organismes eucariotes i fins i tot pot ser més exagerat en algunes plantes com els lliris, el contingut en retroelements dels quals pot superar fins i tot el 90%.

### L'espècie cohesiva: un enfocament poblacional

Hem vist que no és fàcil trobar un consens que permeti definir l'espècie ni aplicar un concepte d'espècie a tota l'escala biològica. No obstant això, l'esforç per generalitzar l'espècie no és erm perquè dona unitat a la biologia evolutiva i orienta un programa d'investigació. De fet per a alguns autors l'avantatge més important del concepte biològic d'espècie és que: "...inmediatament suggereix un programa de recerca dirigit a demostrar l'existència de les unitats que defineix. Sota el CBE, el nuvolós problema de l'origen de les espècies es redueix al problema de l'evolució de barreres d'aïllament, més fàcilment tractable. (...) Creiem que els millors conceptes d'espècie produeixen els programes de recerca més rics" (Coyne i Orr 2004).

No cal recalcar aquí les dificultats del CBE, però podem resumir-les en tres. En primer lloc, és inaplicable quan l'especiació és allopàtrida perquè ningú ens assegura que les espècies aïllades geogràficament mantindran la seva integritat quan es trobin en simpàtria. Sent l'especiació allopàtrida un mecanisme molt comú i precisament el més afavorit pels proponents originaris del CBE, això constitueix una dificultat de primer ordre. En segon lloc, hem donat moltes raons empíriques per a dubtar de l'aïllament reproductiu en moltes espècies ben establertes. L'intercanvi gènic, ja sigui a través de la hibridació o de la transferència horitzontal, està cada vegada més constatat en tots els nivells biològics, la qual cosa posa en dubte que l'aïllament constitueixi el criteri exclusiu per a conceptualitzar l'espècie. Finalment, en els casos que l'asexualitat sigui el mecanisme dominant de la reproducció és impossible aplicar aquest concepte. Aquesta dificultat es refereix no només als organismes asexuals en sí, com els procariotes, o aquells on la reproducció sexual és rara, sinó també als complexos agàmics vegetals en els quals les formes de reproducció van de la sexualitat a l'agamospèrmia. Aquestes dificultats han dut molts evolucionistes a definir les espècies sobre la base d'altres criteris distints del reproductor.

Alguns criteris estan basats en el concepte de llinatge evolutiu. Així, el concepte evolutiu d'espècie es defineix com: "Una espècie és un únic llinatge de poblacions ancestrals descendents o organismes que mantenen una identitat que els diferencia d'altres llinatges" (Simp-

*Papio cynocephalus anubis*



*Felis catus*



son 1961, Wiley 1978). També s'ha utilitzat el criteri filogenètic com en la definició donada per Cracraft (1989) "Una espècie filogenètica és un conjunt irreductible (basal) d'organismes que és diferent d'altres conjunts, dintre del qual hi ha un patró d'ancestres i descendents" (Cracraft 1989, Pàg. 34-35). Els criteris evolutiu i filogenètic estan basats en el llinatge evolutiu com universal biològic en comptes d'en la comunitat reproductiva. Amb això pretenen que siguin aplicables tant a grups extints com actuals i a tots els organismes independentment del seu sistema de reproducció. Encara que aquests conceptes posen en relleu que el flux gènic no és el mecanisme exclusiu de cohesió, sinó que hi ha altres processos cohesius importants de tipus genètic, ecològic o del desenvolupament, no proporcionen cap criteri sobre els caràcters més importants definitoris d'una espècie ni quines són les fronteres de la diversitat permesa dintre d'un llinatge. A més, i no menys important, no estableixen quins mecanismes evolutius són responsables de la cohesió específica.

La insatisfacció inherent a la llarga història del concepte d'espècie pot resumir-se en la dualitat de definir l'espècie per criteris diferenciadors o integradors. Ja hem justificat que el criteri de l'aïllament reproductiu no és aplicable en molts casos per a entendre i diferenciar les espècies. Per aquesta raó sembla que els criteris integradors serien els més definitoris i d'àmbit general. Entre ells ja hem esmentat el criteri del reconeixement, que posa en un primer plànol els mecanismes integradors de reconeixement sexual com el motor de l'especiació. Però, tant un criteri com un altre només proposen el flux de gens com causa de les vores d'un llinatge evolutiu. Potser per això han estat considerats com les dues cares d'una mateixa moneda. Al meu entendre, molt més clarificador ha estat l'intent de considerar altres forces evolutives cohesionadores, com la deriva genètica i la selecció natural, integrant-les en el conjunt de mecanismes d'especiació. El joc combinat de totes aquestes forces dona com a resultat la cohesió necessària per a mantenir l'estatus d'una espècie. La seva aplicabilitat és general amb la condició de modificar el grau relatiu d'incidència de cadascuna d'elles segons l'estratègia vital de cada grup d'organismes.

El concepte cohesiu d'espècies defineix "una espècie com un llinatge evolutiu mitjançant mecanismes que limiten les vores poblacionals per acció de forces microevolutives bàsiques tals com el flux gènic, la selecció natu-

ral i la deriva genètica" (Templeton 1989). A part de la seva aplicabilitat general, l'avantatge d'aquest concepte és que no monopolitza el flux gènic com la base del llinatge evolutiu. La distribució de variants genètiques en un llinatge depèn del flux gènic mitjançant processos d'intercanvi genètic via reproducció sexual, però no exclusivament, perquè l'intercanvi demogràfic de genotips propiciat per la selecció natural i la deriva genètica és també un mecanisme determinant de la identitat genètica d'aquest llinatge. Aquest intercanvi demogràfic preval en aquells llinatges en els quals la reproducció sexual no és predominant, però té un paper important també en qualsevol sistema de reproducció sexual. De fet en molts models d'ecologia de poblacions només es considera aquest tipus d'intercanvi demogràfic per definir les poblacions que ocupen un nínxol definit, pel que el concepte cohesiu, a diferència del concepte biològic, assigna un paper fonamental a l'ecologia en la definició d'espècie.

Templeton distingeix dos tipus d'intercanvi demogràfic. Un contempla la deriva genètica com el motor de l'intercanvi; l'altre atribueix a la selecció natural la causa d'aquest intercanvi. En el primer tipus la deriva reemplaça a l'atzar al lèl (o haplotips) dintre d'un llinatge, de manera que al final tots els al·lèls descendeixen d'un únic al·lèl en el passat. Per a l'actuació de la deriva genètica és irrellevant que existeixi o no intercanvi genètic entre al·lèls o entre individus portadors dels mateixos. Aquesta capacitat de reemplaçament (*replacability* en anglès) constitueix un mecanisme de cohesió que defineix els límits poblacionals de l'acció de la deriva genètica. El segon tipus d'intercanvi demogràfic tampoc depèn de l'intercanvi genètic, ja que la selecció natural és operativa tant en les poblacions tancades (asexuales o agàmiques) com en les obertes reproductivament (mendelians). La selecció natural promou la cohesió a través de la fixació d'al·lèls, que, inevitablement, estableixen relacions genètiques estretes per als loci afectats. Però, a més, les necessitats ecològiques de nínxol dels organismes i la disponibilitat d'hàbitats per a satisfer-les són determinants per al desplaçament de la descendència d'un organisme per la d'un altre. Aquesta capacitat de desplaçament (*displacability* en anglès) està limitada per constreïments ecològics, del desenvolupament, històrics i poblacionals, els quals determinen els mecanismes de cohesió. Així, per exemple, quan modifiquem els constreïments ecològics en alterar l'hàbitat com en el cas de certes

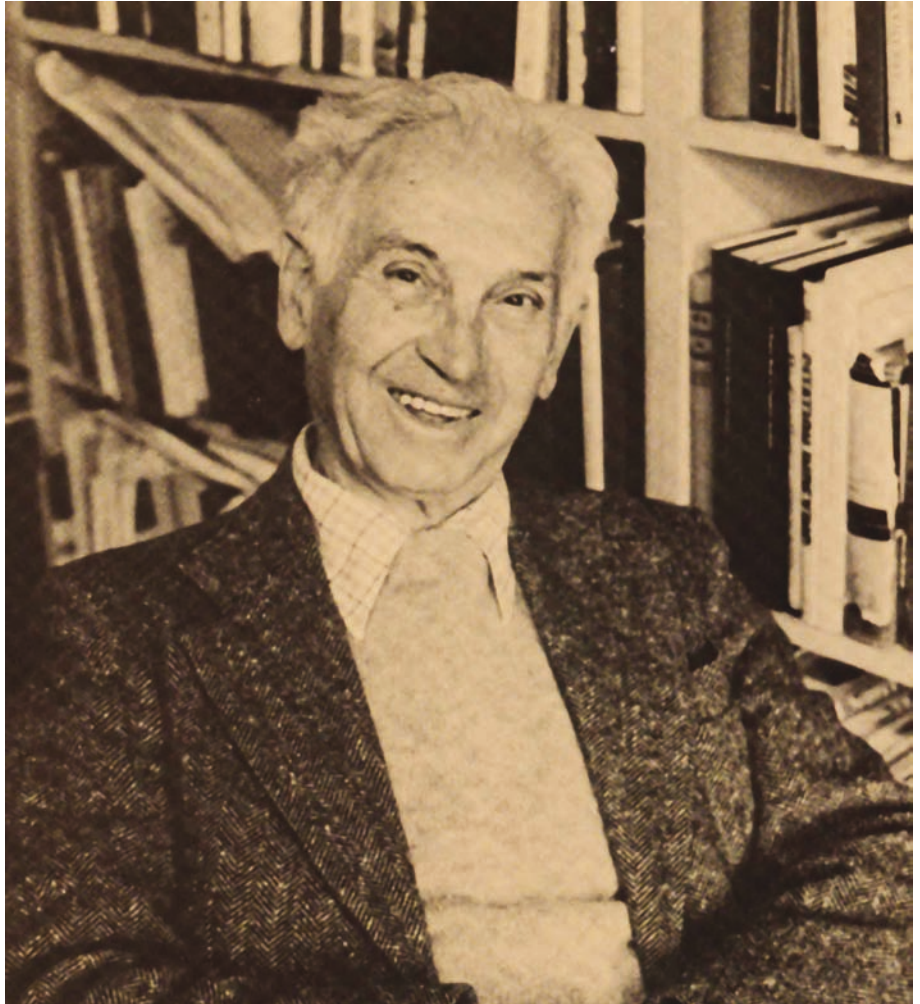
espècies de gripaus que ocupen dos hàbitats diferenciats, podem alterar la cohesió de cada espècie i afavorir la seva hibridació.

Justament, un aspecte diferenciador fonamental entre els conceptes cohesiu i biològic d'espècie es refereix al paper de la selecció natural. Encara que Mayr (1970) dona suport a la idea que les espècies tenen un nínxol ecològic diferenciats i que aquesta distinció és "clau en l'evolució", perquè és la base de la radiació adaptativa i el progrés evolutiu, segueix defensant que la selecció no juga un paper directe en l'especiació i aquesta es limita a preservar la integritat específica a través del subproducte dels mecanismes d'aïllament. Aquesta visió nega d'entrada la possibilitat de l'especiació simpàtrica, cosa natural en el raonament de Mayr, encara que actualment sabem que aquesta especiació és possible. Per contra, el concepte cohesiu dona un paper principal a la selecció natural i possibilita l'especiació en simpàtria. A més, i no menys important, defineix l'espècie a través dels factors que donen a l'espècie un significat evolutiu, tal com l'adaptació, a diferència del concepte biològic en el qual aquests factors no intervenen.

### Consideracions finals: un repàs per l'espècie

Hem donat raons sobrades per justificar l'abandó del concepte tipològic-essencialista, enterrat pel pensament evolutiu-poblacional darwinista, encara que aquest avenç significatiu en el nostre paradigma evolutiu no sembla haver resolt la controvèrsia de l'espècie. Està clar que la variabilitat específica no és un accident sinó el substrat del camp de joc dels mecanismes evolutius, entre els quals destaquen la deriva genètica i la selecció natural. Sembla també evident que els membres d'una espècie s'assemblen més als elements d'un individu que als components d'una classe natural, tal és la interdependència espai-temporal entre ells que podem considerar l'espècie com un individu. Tanmateix, això no ens duu una definició monista d'espècie sinó més aviat a un pluralisme conceptual. Devem acceptar aquest pluralisme o intentar unificar el concepte d'espècie? Un repàs pels distints conceptes ens permet establir comparacions i tractar de distingir defectes i virtuts. El concepte biològic, afavorit per una gran part de biòlegs, emfatitza l'aspecte aïllacionista de l'espècie com patrimoni genètic limitat per barreres al flux gènic. Admetent el seu valor operacional, és neces-

sari acceptar que el concepte biològic confon el procés (l'especiació) amb el patró que es deriva del mateix (l'aïllament reproductiu), la qual cosa emmascara els mecanismes generadors de l'especie. Per altra banda l'excés de flux gènic en organismes sexuals o l'absència d'ell en espècies asexuals introdueix un grau d'escepticisme cap a la definició d'especie mitjançant criteris exclusius d'aïllament. Aquesta reflexió està augmentant la llista de desertors del concepte biològic cap a conceptes que emfatitzen més els mecanismes cohesius que els aïllacionistes de l'especie. Entre ells destaca el concepte cohesiu en el qual el linatge específic està definit no només per l'intercanvi genètic (flux gènic) sinó també per l'intercanvi demogràfic a través de la deriva genètica i la selecció natural. Aquest concepte emfatitza l'ecologia, a més del desenvolupament i la història, com constreïments importants que defineixen l'especie, però, sobretot, situa a la selecció natural en un paper protagonista que li havia estat negat pels pares del concepte d'especie biològica. Finalment, i no menys important, el concepte cohesiu és aplicable al continu d'organismes des dels asexuals estrictes als grups d'hibridació denominats singameons, passant pels estrictament sexuals, amb la condició d'assignar distints graus de protagonisme al reemplaçament genètic enfront del demogràfic.



## Bibliografia

Arnold, M. L. 1997. *Natural Hybridization and Evolution*. Oxford University Press, New York

Boyd, R. 1999. Homeostasis, Species and Higher Taxa, en *Species: New Interdisciplinary Studies*, R. Wilson (ed.) MIT Press: Cambridge, Massachusetts.

Bush, G.L. 1969. Sympatric host race formation and speciation in frugivorous flies of the genus *Rhagoletis* (Diptera, Tephritidae). *Evolution* 23: 237-251.

Carson, H. 2000. Sexual Selection in Populations: The Facts Require a Change in the Definition of the Species. En R. S. Singh y C. B. Krimbas (eds), *Evolutionary Genetics. From Molecules to Morphology*. Cambridge University Press.

Coyne, J. A. y Orr, H. A. 2004. *Speciation*. Sinauer Associates: Sunderland, Massachusetts

Cracraft, J. 1989. Speciation and its ontology: The empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation. Pp. 28-59 en D. Otte y J. Endler (eds) *Speciation and its Consequences*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Darwin, Ch. 1859. *The Origin of Species* (Primera edició). John Murray. Publicada por Penguin Books en 1968. *El Origen de las Especies* (Sèxta edició por Jaume Josa). Colecció austral. Espasa Calpe. 1988.

Darwin, F. (ed.) 1877. *The Life and Letters of Charles Darwin, including an Autobiographical Chapter*, Londres: John Murray.

Dobzhansky, Th. 1935. *A Critique of the Species Concept in Biology*. *Philos. Sci.* 2: 344-355.

Dobzhansky, Th. 1937. *Genetics and the Origin of Species*. Columbia University Press. New York. *Genética y el origen*

de las especies (Traducció de Faustino Cordón). *Revista de Occidente*, Madrid. 1955.

Eckenwalder, J. E. 1984. Natural intersectoral hybridization between North American Species of *Populus* (Salicaceae) in sections *Aigeiros* and *Tacamahaca*. III. Paleobotany and Evolution. *Can J. Bot.* 62: 336-342

Ereshefsky, M. 2001. *The Poverty of the Linnaean Hierarchy: A Philosophical Study of Biological Taxonomy*. Cambridge University Press, Cambridge.

Ghiselin, M. 1974. *A Radical Solution to the Species Problem*. *Systematic Zoology*, 23:536-544

Gogarten, J.P., Doolittle, W.F. y Lawrence, J. G. 2002. *Mol. Biol. Evol.* 19: 2226-2238.

Grant, V. 1957. The plant species in theory and practice. Pp. 39-80 en E. Mayr (ed.) *The Species Problem*. American association for the Advancement of Science, Publication No. 50, Washington, D.C.

Grant, V. 1981. *Plan Speciation*. Columbia University Press.

Grant, B.R. and Grant, P.R. 1996. High survival of Darwin's finch hybrids: effects of beak morphology and diets. *Ecology* 77: 500-509.

Hull, D. 1978. *A Matter of Individuality*. *Philosophy of Science*, 45:335-360

Kaneshiro, K. y Val, F. C. 1977. Natural hybridization between a sympatric pair of Hawaiian *Drosophila*. *Amer. Natur.* 111: 897-902.

Kitcher, P. 1984. *Species*. *Philosophy of Science*, 51:308-333

Mayr, E. 1942. *Systematics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York

Mayr, E. 1963. *Animal Species and Evolution*. Belknap

Press, Cambridge, MA.

Mayr, E. 1970. *Populations, Species, and Evolution*. Belknap Press, Cambridge, MA.

Mayr, E. 1982. *The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance*. Cambridge, MA y London. The Belknap Press of Harvard University Press.

Paterson, H.E.H. 1985. The recognition concept of species. Pp. 21-29 en: E.S. Vrba (ed.) *Species and Speciation*. Transvaal Museum Monograph No. 4 Pretoria.

Rieseberg, L. H. and Noyes, R.D. 1998. Genetic map-based studies of reticulate evolution in plants. *Trends in Plant Science* 3: 254-259

Schilthuisen, M. 2001. *Frogs, flies, and dandelions*. Oxford University press, UK.

Simpson, G.G. 1961. *Principles of Animal Taxonomy*. Columbia University Press, New York.

Sober, E. 1980. *Evolution, Population Thinking and Essentialism*. *Philosophy of Science*, 47:350-383

Sober, E. 1984. *Sets, Species and Natural Kinds: A Reply to Philip Kitcher's "Species"*. *Philosophy of Science*, 51:334-341

Templeton, A.R. 1989. The meaning of species and speciation: A genetic perspective. Pp. 3-27 en D. Otte y J. Endler (eds) *Speciation and its Consequences*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Tinbergen, N. 1953. *Social Behaviour in animals*. Methuen, London.

Wiley, E. O. 1978. The evolutionary species concept reconsidered. *Syst. Zool.* 27: 17-26.

Won, H. y Renner, S.S. 2003. *Proc. Natl. Acad. Sci. (USA)* 19: 10824-10829.