

DARWINISME, EVOLUCIÓ DE LA FORMA I ESPECIACIÓ

ANTONIO FONTDEVILA¹ I LLUÍS SERRA²

¹*Departament de Genètica i Microbiologia, Facultat de Biociències, Universitat Autònoma de Barcelona.*

²*Departament de Genètica, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona.*

Adreça per a la correspondència: Antonio Fontdevila. Departament de Genètica i Microbiologia, Facultat de Biociències, Universitat Autònoma de Barcelona. Edifici C. 08193 Bellaterra. Adreça electrònica: antonio.fontdevila@uab.es.

RESUM

Es dona una breu introducció als fets de l'evolució: el registre fòssil, els vestigis i el disseny imperfecte, principalment per subratllar l'oportunitisme de l'evolució enfront de l'origen independent de les espècies. El concepte d'homologia, derivat de les relacions de descendència entre els éssers vius, ens permet establir la unitat de tipus i la rellevància de la seva interpretació com a unitat de descendència amb modificació. La selecció natural, com a mecanisme bàsic de l'evolució, es relaciona amb el mendelisme per entendre el consens de la síntesi evolutiva. Els avenços recents en el coneixement de l'evolució de la forma ens han permès omplir el buit entre els patrons corporals mitjançant el descobriment de les homologies ancestrals, la qual cosa ha reafirmat el principi darwinista de la unitat de tipus. La genètica evolutiva del desenvolupament ha confirmat també el caràcter unitari dels canvis genètics, fonamentalment en processos reguladors, i com aquests canvis ocorren en els mateixos gens en espècies diferents, encara que de maneres diverses, per generar la biodiversitat. Per entendre aquesta biodiversitat, s'analitza el paper relatiu entre la selecció natural, la deriva genètica i el flux gènic en l'origen i la cohesió de les espècies. En general, l'aïllament reproductiu és un producte, més que una causa de l'especiació, la qual cosa permet entendre els patrons no allopàtrics, com són els simpàtrics i d'hibridació, en l'origen de les espècies.

Paraules clau: evolució darwiniana, disseny, evolució de la forma, unitat de tipus, especiació.

DARWINISM, EVOLUTION OF FORM AND SPECIATION

SUMMARY

We introduce the facts of evolution, namely, the fossil record, the vestiges and the im-

perfect design, to underline the evolutionary opportunism versus the independent origin of species. The concept of homology, derived from the descent relationships among organisms, allows us to establish the unity of type and its meaning as unity of descent with modification. Natural selection, as a basic evolutionary mechanism, is related with mendelism to understand the consensus of the evolutionary synthesis. Recent advances in the evolution of form allows us to fill the gap between the body plans through the discovery of ancestral homologies, reassessing the Darwinian principle of the unity of type. The evolutionary genetics of development has confirmed also the commonality of the molecular changes, basically in regulatory processes, and how these changes occur in the same genes of different species, even though in different ways, to promote biodiversity. To understand biodiversity, we analyse the relative role of natural selection, genetic drift and gene flow in the origin and cohesion of species. Generally, reproductive isolation is a product rather than a cause of speciation, which allows the understanding of non-allopatric patterns, such as the sympatric and hybrid ones, in the origin of species

Key words: Darwinian evolution, design, evolution of form, unity of type, speciation.

EVOLUCIÓ DARWINIANA: BASES I TEORIA

L'evolució biològica és una teoria basada en multitud d'observacions i experiències que explica l'estat actual de la natura viva com a resultat de processos materials. El concepte d'evolució no és quelcom innat en l'ésser humà. Encara que algunes doctrines intuïtives han desenvolupat la idea evolutiva amb sorprenent profunditat, com és el cas del budisme, l'evolució com a teoria científica ha hagut de ser descoberta. La nostra civilització judeocristiana, hereva en gran part de moltes idees aristotelicoplàtoniques, va adoptar el creacionisme com a base conceptual durant més de divuit segles.

Quan ens enfrontem a l'estudi de l'evolució hem de contestar dues preguntes: ha ocorregut l'evolució?, i, com ha ocorregut l'evolució? Recentment, s'ha posat de moda un creacionisme deïsta basat en el suposat disseny intel·ligent de les estructures biològiques. Irònicament, és la falta d'intel·ligència en el disseny el que constitueix una de les proves més contundents del fet evolutiu.

Algunes postures creacionistes tracten

de desacreditar l'evolució basant-se en les controvèrsies científiques que hi ha sobre els mecanismes evolutius que responen a la segona pregunta. Però obliden que són les respostes a la primera pregunta, els fets de l'evolució, el que valida l'evolució. La controvèrsia sobre com ha ocorregut l'evolució no fa res més que perfeccionar la teoria evolutiva, quelcom habitual en qualsevol teoria científica, sense invalidar-la gens ni mica. Al llarg d'aquest capítol anirem desgranant aquests mecanismes a la llum dels coneixements recents. Ara, però, farem un resum de les proves evolutives, i aprofitarem per introduir alguns conceptes fonamentals per a la comprensió posterior dels mecanismes.

Les pedres del dimoni

El registre fòssil és una de les proves més aclaparadores de l'evolució de la vida en aquest planeta. Tant és així que, quan els fòssils es varen descobrir i popularitzar a gran escala a partir del segle XVIII, els depositaris del saber il·lustrat de l'època sobre la cronologia i la història de la Terra, basat en la Bíblia, es varen sentir molt contrariats.

L'arquebisbe Ussher, inspirat en la Bíblia, va datar la creació de l'univers l'any 4004 aC. Però la presència de fòssils en llocs molt allunyats del seu hàbitat natural, per exemple organismes marins a grans altituds muntanyenques, demostrava que la Terra havia passat per grans canvis geològics que necessitaven molt més temps que el que els càlculs bíblics indicaven. Tots sabem que l'edat de la Terra, estimada mitjançant tècniques físiques molt sofisticades, és de 4.500 milions d'anys, una xifra molt més gran que qualsevol càlcul bíblic.

Però els fòssils no solament desmentien les datacions bíbliques: també entraven en contradicció amb la creació independent dels éssers vius i la seva manca de canvis des de la creació. El fixisme de les espècies, com es coneix aquesta hipòtesi, era poc probable perquè moltes espècies actuals eren diferents però s'assemblaven a espècies fòssils, la qual cosa suggeria que havien evolucionat a partir d'aquestes mitjançant canvis morfològics. El mateix Darwin va enfrontar-se amb aquest problema quan va excavar restes fòssils de *Glyptodon* a l'Amèrica del Sud, un organisme del pleistocè que és un avantpassat de l'armadillo actual.

Però no tots els fòssils tenien descendents actuals; molts presentaven una morfologia molt diferent de qualsevol espècie viva coneguda i l'explicació més lògica va ser que eren restes d'organismes extingits. L'extinció era una prova que les espècies no havien estat creades perfectes, és a dir, totalment adaptades al medi, la qual cosa era inacceptable per als creacionistes fixistes com John Ray, autor de *La saviesa de Déu manifestada en l'obra de la creació*, un text molt influent del segle XVII en el qual argumenta sobre la perfecció adaptativa del disseny estructural dels éssers vius com a prova de l'existència d'un dissenyador perfecte. La dificultat teològica d'acceptar l'extinció com una realitat natural va trastocar els fonaments interpretatius de la diversitat

natural fins a tal punt que es va suggerir que calia explorar el nostre planeta més exhaustivament perquè el més probable era que es trobarien exemplars vius de tots els fòssils en regions llunyanes mai visitades. No cal dir que aquests representants vius de dinosaures, mastodonts o megateris no s'han trobat mai. Els fòssils eren, per tant, una prova massa aclaparadora que la creació bíblica no servia per explicar l'origen i el desenvolupament de la vida al planeta i, per tant, es varen qualificar de pedres del dimoni. És a dir, el maligne havia transformat les roques en formes orgàniques per confondre els creients i fer que perdessin la seva fe en el veritable coneixement bíblic de la història de la Terra.

El rellotger cec: vestigis i dissenys imperfectes

La metàfora del rellotger, segons la qual un rellotge ha de ser dissenyat per un rellotger, un argument teològic proposat per Paley a començaments del segle XIX en la seva *Teologia natural*, és encara un argument que s'empra en cercles cultes per justificar la creació, i es basa en la suposada saviesa de la natura fruit del disseny perfecte dels éssers vius. El dissenyador de l'univers, segons els creacionistes, ha de ser un creador infinitament perfecte. Però, què pensariem si el cosmos i, en particular, els organismes vius creats, presentessin un disseny imperfecte?

Els estudis aprofundits de l'anatomia i la fisiologia dels organismes ens porten a descobrir dissenys que s'interpreten millor com a vestigis d'una història evolutiva que com a resultat d'una creació intel·ligent. Ens hem preguntat alguna vegada per què els estruços o els pingüins tenen ales i els ossos buits si no ho necessiten per volar?, per què les salamandres cavernícoles tenen ulls amb cristallí si viuen en llocs sense

llum?, per què les balenes tenen dents rudimentàries si no les necessiten per menjar?, per què les mateixes balenes i algunes serps tenen ossos pelvians i femorals si no els fan servir per moure's?, o per què nosaltres mateixos tenim un os al final de la columna vertebral, el còccix, que no sembla tenir cap utilitat? En fi, la llista de perquè's podria ser molt més llarga i mereix una resposta. L'explicació d'aquests òrgans inútils està, senzillament, en el fet que són vestigis d'òrgans útils dels avantpassats a partir dels quals han evolucionat els organismes actuals i no són el resultat d'un acte perfecte de creació independent.

La imperfecció del disseny és encara més evident quan ens adonem que molts òrgans considerats perfectes mostren una estructura allunyada de la perfecció. L'exemple més conegut és l'ull dels vertebrats, és a dir, el nostre ull. És un ull anomenat de *retina invertida*, perquè les fibres nervioses que transporten l'estímul dels fotons al gangli òptic estan davant de les cèl·lules fotoreceptores de la retina i no a la seva base, és a dir, darrere, com un bon disseny hauria aconsellat. Novament, l'explicació és historicoevolutiva. En l'evolució dels vertebrats a partir d'organismes amb ulls de retina normal, s'han produït una sèrie de canvis morfològics que podem seguir estudiant en els cordats més primitius, com l'amfiox, que han acabat situant les cèl·lules fotosensibles al darrere de les fibres nervioses, fet que ha donat un ull de retina invertida. Aquests processos del desenvolupament no han estat així en altres organismes invertebrats que, com els cefalòpodes (els pops i els calamars), tenen ulls de retina no invertida. Dawkins (1987), en una obra molt influent, *El rellotger cec*, ha ironitzat que el dissenyador o rellotger dels éssers vius, si hagués existit, hauria estat cec. I d'altres, com François Jacob, han dit que més que un rellotger el dissenyador hauria estat un llauner. En tot cas, rellotger cec o llauner,

el disseny imperfecte observat ens fa dubtar de la creació independent perfecta i ens suggereix que l'evolució és una explicació més raonable.

L'evolució és oportunista: unitat de tipus

El fet que el disseny no sigui perfecte no implica que les estructures no funcionin adequadament en l'ambient propi de l'espècie. L'evolució és oportunista i utilitza les peces a l'abast per construir un nou organisme funcional, en un procés de bricolatge tal com ho faria un llauner. Són els avantpassats més pròxims els que proporcionen aquestes peces, les quals, convenientment modificades, es poden utilitzar per a noves funcions, de vegades molt diferents de les originals. Aquest procés de descendència amb modificació genera semblances, anomenades *homologies*, entre conjunts d'espècies pròximes i una jerarquia entre els organismes difícilment explicable per una hipòtesi de creació independent. Si el gos, el xacal, el llop i el coiote varen ser creats independents, per què haurien d'assemblar-se més entre si que amb qualsevol altra espècie?

Aquesta semblança prova un disseny bàsic comú amb modificacions. Avui dia són quasi de coneixement popular les homologies òssies entre tots els vertebrats. En el segle XIX es va desenvolupar l'anatomia comparada amb descripcions acurades de l'estructura de les espècies de la mà de grans anatomistes com Cuvier, Owen i Saint-Hillaire, la majoria dels quals, però, varen interpretar les homologies sota una òptica idealista que proposa l'existència de certs plans corporals o arquetips creats independentment, responsables de les homologies dins de cada tipus. Aquesta tipologia era interpretada, des d'Aristòtil, com la responsable de l'ordre jeràrquic dels éssers vius, que generava una escala natural en la

qual cada organisme ocupava un esglaó fix, inamovible i perfectament adaptat a l'entorn, i era la prova del fixisme de les espècies i també d'una justificació bíblica de la preeminència de l'espècie humana sobre les altres espècies.

Però amb el descobriment de noves espècies i els avenços de l'anatomia, el que semblava una successió discontinua d'espècies es va anar transformant en una sèrie contínua i gradual amb ramificacions laterals que semblava més aviat un arbre que una escala lineal. Utilitzant tota la seva destresa i una àmplia gamma d'espècies, Cuvier va arribar a reduir tota la biodiversitat animal a quatre plans corporals o *bauplans*: Vertebrata (vertebrats), Mollusca (molluscs), Articulata (artèropodes) i Radiata (animals amb simetria radiada), entre els quals era impossible passar mitjançant canvis evolutius, la qual cosa s'oposava a l'evolució gradual anatómica. Aquesta idea de discontinuïtat insalvable entre grans tipus (denominats *phylum*, plural *phyla*) ha estat explotada pels detractors de l'evolució darwinista. Segons el registre fòssil, l'aparició dels *phyla* actuals i de molts altres ja desapareguts es va produir en menys de quaranta milions d'anys a començaments del càmbric (fa 544 milions d'anys), la qual cosa fa difícil establir bones homologies entre els *phyla* i sembla qüestionar l'evolució gradual. La idea d'un sol pla corporal ancestral o tipus va ser defensada per Geoffrey Saint-Hilaire, i dinamitada per Cuvier, però la prova definitiva de la unitat global de tipus ha hagut d'esperar els estudis moleculars recents de la biologia del desenvolupament, que tractarem de resumir més endavant. També la datació molecular indica que les estructures moleculars típiques dels *phyla* tindrien una antiguitat molt més enllà del càmbric.

Establir homologies és una tasca feixuga per dos motius. En primer lloc, si el temps evolutiu és llarg, les estructures s'han modificat tant que és difícil reconèixer el seu

origen comú. Moltes estructures es detecten com a homòlogues observant els estadis embrionaris més que les formes adultes. En segon lloc, els canvis no són solament estructurals, sinó que les estructures homòlogues derivades poden tenir funcions molt diferents de les originals. Això es pot observar ja en les homologies de les extremitats dels vertebrats, que serveixen per a diverses formes de locomoció (marxa terrestre, vol, natació), però l'exemple de la transformació dels ossos de la mandíbula dels rèptils en els ossos de l'orella mitjana dels mamífers és encara més il·lustratiu. Aquest procés d'apropiació d'una estructura ancestral per canviar la seva funció mitjançant una modificació ha estat denominat *cooptació* per Stephen Gould, i és molt corrent tant a nivell morfològic com molecular.

La cooptació il·lustra el caràcter oportunista de l'evolució i el procés històric de l'origen de la diversitat actual. En el debat sobre la interpretació de les unitats de tipus queda palès que són unitats de descendència amb modificació si entenem que l'evolució no comença de nou a cada canvi; al contrari, sempre es construeix sobre estructures ja evolucionades, canviant el necessari per produir-ne de noves.

Darwinisme, neodarwinisme i teoria sintètica

L'explicació de la diversitat és, en paraules de Darwin, descendència amb modificació; però, a diferència dels defensors de l'escala natural, aquesta modificació no és en una sola direcció, sinó en moltes. En termes tècnics, diríem que és una cladogènesi i, per tant, que les relacions entre les espècies tenen forma d'arbre (l'arbre de la vida) i no d'escala lineal. Cada branca d'aquest arbre indica un llinatge específic que en cada nus es bifurca en espècies noves que constitueixen llinatges nous. Les espècies actuals

ocuparien els extrems més elevats de les branques (la capçada), i les branques interrompudes abans representarien les espècies extingides. Aquesta representació invalida l'escala de la natura, com a sèrie d'espècies sense relació entre si. Però encara ens queda la gran pregunta sense resposta: quin és el mecanisme de l'origen de les espècies? Aquest mecanisme és la selecció natural.

L'argument de la selecció natural es basa en tres premisses observacionals que generen dues conclusions (vegeu la figura 1). Les dues primeres observacions les va extreure Darwin del raonament de Malthus, l'exposició del qual és al llibre *Assaig sobre els principis de la població* (1798). Segons Malthus, el creixement de les poblacions humanes és molt alt en condicions d'abundància (primera observació), però està restringit per

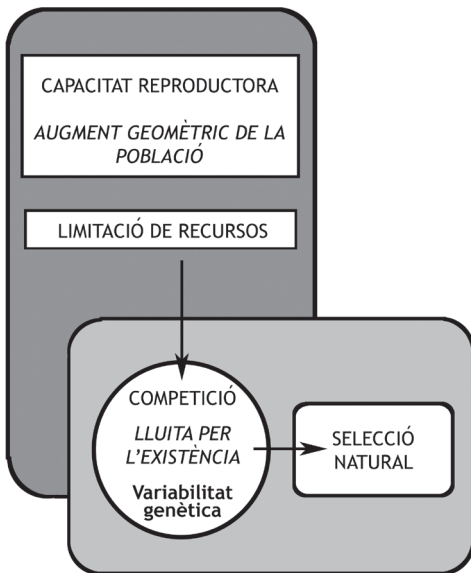


FIGURA 1. Esquema del mecanisme de la selecció natural. En el marc superior interactuen la capacitat reproductora (o l'augment geomètric de la població) amb la limitació de recursos: les dues primeres premisses del raonament darwinista. Aquesta interacció genera la competició i la capacitat reproductora diferencial (la lluita per l'existència) que, conjuntament amb la variabilitat genètica (l'altra premissa de Darwin), fa possible la selecció natural, la conclusió final (marc inferior) (Fontdevila i Moya, 2003).

les limitacions en la producció d'aliments, sempre inferior (segona observació). Aquesta situació genera una competició individual per assegurar la supervivència; és la famosa «lluita per l'existència». Darwin va extrapolar aquest concepte a totes les poblacions naturals i va especular que qualsevol variació individual avantatjosa augmentaria l'aptitud del seu portador i li permetria sobreviure i reproduir-se més que els altres; és la «supervivència dels més aptes». Però Darwin s'adonà de seguida que si aquestes variacions avantatjoses són heretables (tercera premissa), és a dir, si la variació és genètica, els caràcters de la població canviaran al llarg de les generacions envers individus més aptes per sobreviure. Es produeix, doncs, una selecció que per acumulació generacional (principi de la descendència) pot arribar a diferenciar (principi de la modificació) unes poblacions d'altres fins a originar espècies noves. Aquest procés el va anomenar *selecció natural* i constitueix la conclusió segona i fonamental del raonament darwinista.

Tots sabem que aquesta teoria va ser publicada per Darwin (1859) en el seu famós llibre titulat *Sobre l'origen de les espècies mitjançant la selecció natural*, i que un altre investigador, Wallace, va arribar a les mateixes conclusions al mateix temps. La selecció natural requereix que la variació sobre la qual actua tingui una base genètica perquè els caràcters seleccionats es puguin transmetre a les generacions següents. El problema del darwinisme original és que no proposa cap mecanisme de transmissió hereditària plausible. L'herència de les mesclures, en què els factors hereditaris eren en els fluids corporals i es barrejaven com si fossin líquids en la descendència, era el mecanisme més popular de l'època, però no permetia que la variabilitat genètica es mantingués en les poblacions més enllà d'unes quantes generacions. Per explicar la variabilitat natural, calia postular taxes de

mutació altes, que mai no s'havien observat, la qual cosa feia que la selecció natural fos un mecanisme poc acceptable. Actualment sabem que els gens són les unitats de l'herència, que conserven la seva individualitat al llarg de les generacions, és a dir, l'herència és particulada; i que és fàcil demostrar que el mecanisme mendelià de l'herència permet mantenir la variabilitat genètica en les poblacions. Aquesta conjunció entre el darwinisme original i el mendelisme és el que anomenem *neodarwinisme*.

L'impacte de la genètica sobre la teoria de la selecció natural va ser enorme. L'èmfasi dels canvis hereditaris passava dels individus a les poblacions i naixia una nova disciplina anomenada *genètica de poblacions* (Fontdevila i Moya, 1999). Diversos investigadors teòrics (Fisher, Haldane i Wright, principalment) varen formalitzar matemàticament la teoria neodarwinista i molts experimentalistes, com Dobzhansky, Mayr, Stebbins i d'altres, varen demostrar a la natura i al laboratori que la selecció natural era possible i que podia conduir a l'origen de les espècies. La quantitat de proves teòriques i experimentals era tan aclaparadora que molts paleontòlegs, entre ells Simpson, varen interpretar els canvis observats en els fòssils com el resultat de la selecció natural. La publicació del llibre *Evolució: la síntesi moderna*, de Huxley (1943), i la reunió a Princeton, el 1947, per discutir l'estat de la teoria de l'evolució, varen conduir a un consens per part de la comunitat científica sobre el que s'anomena la *teoria sintètica de l'evolució*, que es pot resumir dient que l'evolució s'explica mitjançant canvis graduals en les poblacions, produïts per una selecció natural sobre petites mutacions i recombinacions genètiques.

EVOLUCIÓ DE LA FORMA

Històricament un dels grans problemes

evolutius ha estat com la selecció natural, que actua sobre components de l'aptitud que es troben al cim del procés ontogenètic, com la reproducció diferencial fruit dels caràcters de viabilitat i fertilitat, pot explicar els patrons corporals mitjançant canvis genètics en les fases més primerenques del desenvolupament. Durant molt de temps s'ha pensat que aquests canvis generen un gran efecte en el fenotip adult i s'han anomenat *macromutacions*, la qual cosa estava en contradicció amb els canvis graduals de les micromutacions darwinistes. La genètica del desenvolupament s'ha desenvolupat molt tard, fa unes poques dècades, i ens ha donat els coneixements per esbrinar quins han estat els factors genètics responsables de l'evolució de la forma. Actualment, comencem a entendre que els canvis bàsics del desenvolupament no són el resultat de les macromutacions, sinó que és la regulació de bateries de gens comuns, és a dir, on i quan s'expressen en l'organisme, el que determina els diferents plans corporals.

Fa temps que King i Wilson (1975) varen descriure la gran semblança que hi ha entre moltes proteïnes de l'home i el ximpanzé i varen concloure que aquesta semblança no explica les diferències des del punt de vista anatòmic o del comportament entre aquestes dues espècies. Per tant, els mateixos autors proposaren que els canvis evolutius anatòmics i de comportament estaven produïts per canvis en els mecanismes que controlen l'expressió gènica i no en els canvis proteics. Avui dia sabem que el nostre genoma conté uns 3.300.000 nucleòtids, el 98,8 % dels quals són idèntics als del genoma del ximpanzé. Aquesta petita diferència, de quelcom més de l'1 %, pot insultar algú, però si pensem en la maquinària gènica de la construcció d'un organisme potser ho entendrem. Els canvis de la forma, la grandària, el nombre de determinades estructures o la distribució de la coloració són molt diferents dels canvis en els proces-

sos fisiològics. L'evolució de les seqüències codificadores ha estat molt important en la determinació d'algunes diferències fisiològiques entre les espècies, però la contribució relativa d'aquestes seqüències en l'evolució de l'anatomia és un tema més controvertit. Malgrat que encara no es disposa de moltes dades, sembla que l'evolució de les seqüències reguladores no codificadores hauria estat el principal motor de l'evolució de la forma.

L'estudi de les seqüències reguladores planteja greus dificultats, ja que, mentre que sovint és possible inferir la funció d'una seqüència codificadora a partir de la seqüència primària, en general això no és possible en les seqüències no codificadores. Tanmateix, aproximadament dos terços de totes les seqüències del nostre genoma sotmeses a la selecció negativa són no codificadores. La diversitat visible per la selecció natural existent en qualsevol grup no queda reflectida en els components més «visibles» de la diversitat genètica —la diversitat en el nombre de gens o de les seqüències codificadores. Per entendre l'evolució de l'anatomia, cal estudiar i comprendre també la funció de les seqüències reguladores no codificadores i les proteïnes que les connecten amb els circuits reguladors dels processos del desenvolupament.

La solució al fet com actuen els elements reguladors en la determinació de la biodiversitat és el resultat dels estudis de la biologia evolutiva del desenvolupament, amb l'aplicació de tècniques moleculars d'expressió gènica. Aquesta disciplina, anomenada *evo-devo* (un acrònim de *evolutionary developmental biology*), ha provat que, malgrat les grans diferències en forma i fisiologia, els animals complexos, des de les mosques als humans, passant pels dinosaures, els trilobits o les papallones i els lleons, compartim una «caixa d'eines», en paraules de Carroll (2005), plena de gens «mestres» que dirigeixen la construcció dels nostres

cossos. Aquests gens són molt antics i, per tant, permeten establir homologies entre els diferents tipus corporals, i resolen el problema de l'ancestre comú, però també ens han explicat que l'evolució de la forma és un procés de descendència amb modificació gradual igual al que es dona en els altres caràcters fisiològics o bioquímics que actuen en altres nivells, com la viabilitat i la fertilitat, i que determinen la reproducció diferencial en les poblacions.

Biodiversitat i unitat de tipus

Pràcticament tot va començar el 1915 quan un genètic, anomenat Calvin Bridges, va obtenir una mosca mutant que tenia dos parells d'ales, el segon parell en comptes dels halteris. Era el mutant bithorax (bx). A partir d'aleshores altres mutants com aquest, en què una part del cos es transformava en una altra, es varen anar trobant en *Drosophila melanogaster*, la mosca del vinagre, que era l'organisme de treball d'un grup de genètics dirigits per Morgan a la universitat de Columbia a Nova York. Per exemple, un d'aquests mutants s'anomena antenapedia, perquè té potes al cap en lloc de les antenes. De fet, Bateson ja havia descrit el 1894 un seguit de monstres d'aquest tipus en d'altres organismes com borinots, crancs, papallones, granotes i humans. Totes aquestes anormalitats, en què una part del cos adquireix la forma d'una altra part, les va anomenar homeòtiques. La importància que aquests mutants homeòtics tenien per a Bateson era que demostraven, segons ell, que l'evolució morfològica podia produir-se a salts i no pel gradualisme advocat per Darwin. No cal dir que, en general, els genètics han dubtat sempre d'aquesta dicotomia entre macro i micromutacions. Finalment, els estudis recents sobre els gens homeòtics els han donat la raó.

Els mutants homeòtics són un exemple,

però no l'únic, de com les lleis de la genètica i de l'evolució de les mosques i d'altres organismes «inferiors» són extrapolables als altres éssers vius. De fet, dos investigadors il·lustres, Jacob i Monod, estudiant la regulació genètica al bacteri *Escherichia coli* ja n'havien parlat, d'aquesta extrapolació. Qui hagi llegit el magnífic llibre *Lazar i la necessitat* (Monod, 1970) sap de què estem parlant i entén la famosa frase de Monod: «El que és cert per a *E. coli* ho és també per a l'elefant». El més característic dels gens homeòtics de *Drosophila* era una seqüència d'uns cent vuitanta nucleòtids (*homeobox*) molt semblant en tots, que codifica un domini proteic (una part de la proteïna) de seixanta aminoàcids (homeodomini). (A partir d'aquest moment els gens homeòtics amb *homeoboxes* s'anomenen *Hox* per brevetat.) Quan es va comparar aquest homeodomini proteic de la mosca amb altres proteïnes, la semblança va ser total amb proteïnes que, enllaçant-se a certes regions de DNA, regulaven l'expressió dels gens d'altres organismes, com bacteris i llevats. Els gens homeòtics eren, per tant, sospitosos de codificar proteïnes reguladores dels interruptors genètics del desenvolupament animal. Però el més important, evolutivament parlant, era la gran homologia entre organismes tan allunyats com *Drosophila* i els llevats. Per exemple, dels seixanta aminoàcids de l'homeodomini, cinquanta nou eren idèntics entre ratolins i *Drosophila*, dos organismes que s'havien separat abans de la famosa explosió del càmbric, és a dir, fa més de cinc-cents milions d'anys. Ningú, ni el mateix Mayr, no hauria sospitat que plans corporals tan diferents com els d'una mosca (un artròpode) i els d'un ratolí (un cordat) estan construïts pels mateixos gens. La unitat del tipus únic semblava comprovada.

Com comenta Carroll (2005) en el seu llibre *Endless forms most beautiful*, una de les principals fites assolides per la teoria sintè-

tica va ser la reconciliació entre la visió paleontològica de l'anomenada *macroevolució* (canvis evolutius que tenen lloc per sobre del nivell d'espècie), amb els criteris de la *microevolució* (dinàmica evolutiva a nivell d'espècies o poblacions). Tanmateix, ningú no coneixia aleshores si els mecanismes genètics que controlen els canvis a gran escala eren els mateixos que els que ajustaven la variació dintre de l'espècie. Potser, el descobriment més sorprenent de *l'evo-devo* és la confirmació de l'origen antic dels gens que determinen el patró d'organització dels grups animals. Tal com indica Bagunyà (2006), la relació entre la biologia del desenvolupament i l'evolució va experimentar un canvi qualitatiu molt important a partir de la dècada dels setanta, quan es va demostrar que la major part d'organismes utilitzen els mateixos gens i processos, encara que de maneres diverses, per generar la biodiversitat. Aquest fet constitueix una demostració nova d'una de les idees més importants de Darwin, ja proposada abans per Saint-Hilaire: la unitat de tipus, o el fet que totes les formes de vida són descendents d'una forma ancestral.

El GPS biològic

Els gens reguladors codifiquen proteïnes que controlen l'expressió d'altres gens. Sovint aquestes proteïnes són factors de transcripció, però a vegades influeixen també altres nivells de l'expressió gènica. Una classe de gens reguladors, anomenats *selectors*, són els que determinen el patró, i seleccionen en cada segment o estructura corporal una de les vies de desenvolupament possibles. Així, els gens normals del complex *bithorax* seleccionen en el tercer segment toràcic la via que condueix a la formació d'estructures pròpies del segment, com els halteris, de manera que la mutació homeòtica (*bx*) genera la presència d'ales, pròpies del segon segment, en

el tercer segment, la qual cosa indica que l'estructura del segon segment és l'original o bàsica. La manera com els gens *bx* modifiquen aquesta estructura és mitjançant la síntesi de proteïnes que s'enllacen a seqüències promotores en cis dels gens, activant o reprimint una bateria de gens, anomenats *diana* (*target*, en anglès), responsables de les estructures modificades (vegeu la figura 2). Els gens *Hox* no són els únics selectors que intervenen en la construcció del cos; de fet, ocupen una posició intermèdia en la cascada de gens del desenvolupament. A *Drosophila* n'hi ha uns quants centenars i nosaltres potser en tenim tres mil. Molts d'aquests gens estudiats presenten grans homologies i s'expressen en les mateixes estructures (ulls, potes, ales, etc.). La manera d'actuar d'aquests gens és semblant a la d'un GPS. De la mateixa manera que un localitzador GPS integra mesures diverses per situar el lloc, el DNA situat al costat del gen conté

seqüències (signatures) que s'enllacen amb les proteïnes reguladores codificades per aquests gens i cada combinació específica d'aquests *inputs* determina la posició on ha d'expressar-se el gen per construir un ull, una pota o un cor (vegeu la figura 3). El poder de la combinatòria és enorme, ja que si pensem que un animal té unes cinc-centes proteïnes d'enllaç, hi ha $500^2 = 250.000$ parells de combinacions, $500^3 = 12.500.000$ combinacions triples i més de sis mil milions de combinacions quàdruples possibles per situar el lloc d'actuació d'un gen. Les zones d'enllaç són els homeodominis, dels quals ja hem parlat. Les activitats d'aquests gens de determinació del patró es poden alterar mitjançant tres mecanismes principals: *a*) un gen de determinació del patró es pot expressar en un nou patró, *b*) les proteïnes reguladores codificades per un gen de determinació del patró poden adquirir funcions noves (la conseqüència evolutiva

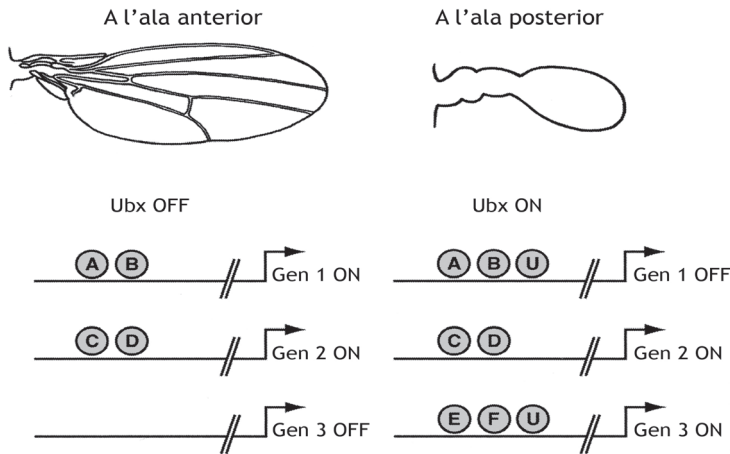


FIGURA 2. Els diferents patrons morfològics de l'ala anterior i la posterior (halter) són deguts al gen *Ubx*, que actua sobre els interruptors gènics responsables dels patrons. Aquests interruptors integren múltiples *inputs*, cadascun amb signatures (A, B, C, D, E, F, U), en combinacions diferents. En aquest cas, la proteïna Hox d'*Ubx*, que s'enllaça amb la signatura U, no s'expressa en el segon segment toràcic (compartiment de l'ala anterior), però sí que ho fa en el tercer segment toràcic (compartiment de l'ala posterior), i inactiva gens que promouen la formació d'estructures de l'ala anterior (gen 1), com les venes alars, i activa gens que promouen els halteris (gen 3) (Carroll, 2005).

d'aquest fenomen és un canvi de l'expressió dels gens diana) i c) els gens diana poden adquirir seqüències cisreguladores noves i així passar a estar controlats per diferents gens reguladors.

Reevolució de caràcters complexos

És possible que caràcters complexos, com les ales dels insectes, puguin tornar a evolucionar en línies filètiques que els han perdut? L'opinió més generalitzada entre els biòlegs evolutius és que no, ja que aquesta mena de reevolució és poc probable perquè, després de la pèrdua, els gens

necessaris per al desenvolupament de l'ala poden acumular mutacions lliurement i esdevenir no funcionals. Malgrat això, en una anàlisi filogenètica detallada duta a terme en els insectes bastó (Whiting *et al.*, 2003), es demostra que alguns membres d'un grup ancestralment àpter poden haver tornat a adquirir ales.

De fet, la reevolució dels caràcters complexos, com les ales dels insectes, és poc probable si se suposa que les vies de senyalització del desenvolupament que determinen la formació de l'ala són independents de les vies de senyalització que determinen la formació d'altres estructures. Però això no és així si aquestes vies són comunes. Per

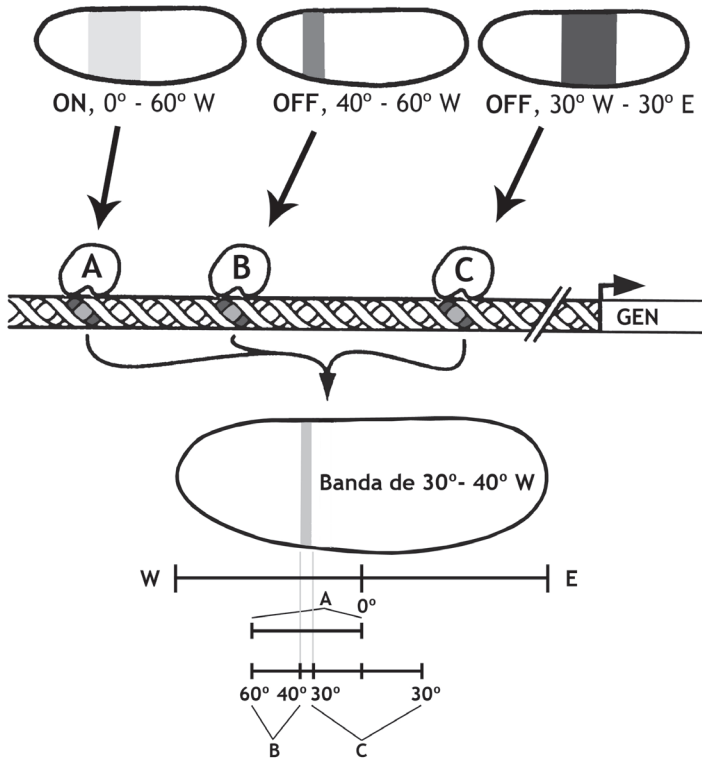


FIGURA 3. Un exemple de com funciona el GPS dels interruptors genètics del desenvolupament. En aquest cas un activador (A) i dos repressors (B i C) s'expressen en diferents longituds de l'eix longitudinal del organisme. Les proteïnes codificades per aquests gens s'acoblen a les signatures del gen i el resultat final és l'expressió del gen en una banda estreta entre trenta i quaranta graus de longitud oest (Carroll, 2005).

exemple, en *Drosophila* i altres insectes, els discs imaginals de la pota i l'ala, conjunt de teixits larvaris que originen aquests òrgans, tenen un origen comú a partir d'un mateix grup de cèl·lules, i les vies de senyalització per a la determinació de la pota han estat reutilitzades o reclutades (cooptades) per a la determinació de l'ala. Per tant, no és sorprenent que les instruccions genètiques bàsiques per a la formació de l'ala s'hagin conservat en els insectes àpters, ja que es requereixen instruccions semblants per a la formació de la pota i, probablement, també per a altres estructures apendiculars. Podríem concloure que la reevolució d'estructures complexes a partir dels mateixos circuits genètics bàsics del desenvolupament pot ser un mecanisme evolutiu molt més general del que fins ara s'havia suposat.

Resumint, els estudis d'*evo-devo* ens demostren que existeix una unitat de tipus que es pot datar molt més enllà del càmbric, que l'evolució de la forma (la biodiversitat) depèn més de quan i on s'expressen els gens que de les diferències entre aquests i que els canvis evolutius importants estan en els gens reguladors i les signatures d'enllaç més que en els gens estructurals.

EVOLUCIÓ DE LES ESPÈCIES

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 (morfològic) d'espècie que s'ha aplicat, i encara s'aplica en gran mesura,

per 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, en proposar relacions evolutives (filogenètiques) entre les espècies, l'explicació de la discontinuïtat entre les espècies va deixar de ser una obvietat ontològica per 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 s'havia de redefinir dintre d'aquesta comunitat reproductiva, no com a meres desviacions del tipus ideal, sinó com a fruit de l'intercanvi genètic i l'herència. Darwin va captar perfectament la indefinició que introduïa el paradigma evolutiu 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 donar un contingut evolutiu que relacioni aquests llinatges, Darwin arriba a dubtar de la realitat de l'espècie com a categoria quan escriu al seu amic 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 el que és indefinible».

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 com-

parteixen 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 els quals el mateix Darwin, han trobat i troben les dificultats majors. Darwin, parafraçant 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*. 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 que condueix a la formació d'espècies, de naturalesa gradual i contínua segons la teoria darwinista. Mayr ha plantejat aquest dilema que ha enfrontat els biòlegs durant més de cent cinquanta anys després de Linné dient que la fallàcia 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 haver de negar, llavors, l'existència de les espècies, excepte com a 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.

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» (Mayr, 1942). Dobzhansky (1937) va iniciar tot un pensament poblacional aïllacionista amb el concepte biològic d'espècie (CBE) que va desenvolupar àmpliament en la seva magna obra *Genètica i l'origen de les espècies*, 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». És important observar el paper predominant de l'aïllament reproductiu en aquestes definicions, que va dur aquests autors a elaborar una exhaustiva llista de «mecanismes» d'aïllament, que són una part inevitable en tots els llibres de text sobre evolució (Fontdevila i Moya, 2003). Existeixen alguns errors conceptuals a l'hora de 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'endevina una certa interpretació teleològica que atribueix als mecanismes d'aïllament un paper director de l'especiació. Cal aclarir que, excepte en excepcions comptades i dubtoses, 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, 2004) 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 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 interactuant epistàticament i pleiotròpicament. Aquest concepte no apareix en la definició d'espècie biològica, en què l'èmfasi es posa en els mecanismes d'aïllament. 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 és 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 (Carson, 2000) han suavitzat el paper de l'aïllament reproductiu, d'acord amb evidències d'hibridació interespecífica en la naturalesa sense efecte en la identitat (morfològica, etològica, cromosòmica) de les espècies.

Els desertors de l'aïllament reproductiu

El nombre de desertors de l'aïllament reproductiu augmenta a mesura que obtenim més proves empíriques de flux gènic interespecífic en la naturalesa.

Es innegable que els botànics evolucionistes han estat dels més poc inclinats a acceptar l'espècie biològica. La raó bàsica d'aquesta postura és l'observació secular de la capacitat d'hibridació interespecífica en el món vegetal. Grant (1981), un defensor del CBE, considera que el problema més important de l'espècie vegetal és la hibridació.

Els treballs de genòmica comparada es-

tan aportant dades noves que no solament confirmen el flux gènic fruit d'hibridacions ja documentades, sobretot en plantes, sinó que revelen casos nous d'hibridació natural en animals. Aquesta evidència posa en dubte el rígid aïllament reproductiu suposadament necessari per mantenir la cohesió específica. No són rars els casos en què els híbrids prosperen i fins i tot envaeixen hàbitats nous, especialment en plantes com els gira-sols (*Helianthus*), els lliris (*Iris*) o els senecis (*Senecio*), per citar alguns exemples ben documentats. El potencial evolutiu de la hibridació no es limita a possibilitar el flux gènic, sinó que també pot conduir a la formació d'espècies noves (Fontdevila i Moya, 2003). L'especiació híbrida per allopoliploidia 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). Un dels casos millor documentats d'especiació híbrida es refereix al gènere *Helianthus* (Rieseberg i Noyes, 1998), que comprèn un conjunt de plantes anuals autoincompatibles, els gira-sols, que ocupen una gran varietat de sòls, des d'argilencs (*H. annuus*) fins a sorrencs (*H. petiolaris*). 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, i constitueix un bon exemple d'invasió híbrida d'hàbitats nous. En animals, l'especiació homoploide és també el resultat de la hibridació recurrent. Un cas ben estudiat el constitueixen les espècies de peixos de la família *Cyprinidae*, que presenten una taxa d'hibridació natural del 11-17%. En realitat, s'accepta que en tot el gènere *Gila* la introgressió sembla ser un procés en marxa d'acord amb l'extrema semblança del DNA mitocondrial entre algunes espècies de *Gila*. Existeixen altres casos ben documentats

d'introgressió o especiació híbrida en *Sorex*, *Felis* i *Canis*.

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. 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*, en què la hibridació natural ha estat difícil de detectar, és possible actualment descriure almenys nou casos.

Necessitem les barreres geogràfiques?

L'especiació allopàtrica, que postula la necessitat d'una barrera geogràfica entre dues poblacions perquè esdevinguin dues espècies noves, va ser proposada el 1889 pel naturalista Moritz Wagner, però va haver d'esperar més de cinquanta anys abans que la genialitat d'Ernst Mayr la fes popular en el món de la ciència evolutiva. En un ampli i detallat estudi d'espècimens d'aus del paradís recollits en les seves expedicions a Nova Guinea, Mayr va iniciar el que després es convertiria en una de les teories més acceptades de la formació de les espècies: l'especiació per aïllament geogràfic o allopàtrica. Tant és així que ja el 1942, a causa de la lectura del seu llibre *Systematics and the origin of species*, i més endavant el 1963 amb la de *Animal species and evolution*, la majoria d'evolucionistes varen ser seduïts

per l'especiació allopàtrica. Per tant, l'origen de moltes espècies que mostren una distribució geogràfica disjunta ha estat atribuït a una barrera geogràfica. Aquest és el cas de l'aparició de l'istme del Panamà fa uns tres milions d'anys, que va separar les poblacions dels organismes marins, va afavorir la seva divergència i va originar parelles d'espècies emparentades a ambdós costats de l'istme. Mitjançant estudis moleculars amb seqüències de DNA s'ha pogut comprovar el temps de divergència entre diverses parelles d'espècies germanes, una del Carib i l'altra del Pacífic, la qual cosa dóna suport a la hipòtesi allopàtrica.

Un altra barrera molt estudiada ha estat l'originada per les glaceres producte de les glaciacions pleistocèniques recents. L'avanç dels casquets de gel cap al sud d'Euràsia hauria desplaçat les poblacions cap al sud i aïllat les poblacions orientals de les occidentals. L'origen de parelles d'espècies germanes, una oriental i una altra occidental, s'ha explicat per l'aïllament de les poblacions en refugis meridionals fruit de la invasió continental dels gels polars. Dos exemples d'això serien les dues espècies d'ocells insectívors *Certhia brachidactyla* (raspinell comú), que ocupa l'oest d'Europa, i *C. familiaris* (raspinell pirinenc), de distribució oriental, i les dues serps de cascavell, *Crotalus atrox* i *C. adamanteus*, de distribució nòrtica, occidental la primera (sud-oest dels EUA i nord de Mèxic) i oriental la segona (sud-est dels EUA), els orígens de les quals se situen en els refugis glacials pleistocènics d'aquesta regió.

L'aïllament geogràfic és una hipòtesi molt plausible però s'ha de demostrar. Algunes vegades, com en l'istme del Panamà, les proves afavoreixen la presència d'una barrera geogràfica, però no sempre. El registre fòssil dels escarabats (coleòpters) és excel·lent. Moltes parelles d'espècies germanes d'escarabats presenten també una distribució disjunta est-oest a Euràsia, com els

escarabats aquàtics, *Helophorus aspericollis*, present a l'est de Sibèria, i *H. brevicollis*, a Europa, la qual cosa suggereix que les glaceres de les eres glacials són les responsables de la seva divergència, però l'evidència fòssil indica el contrari. En altres casos, com les aus, el registre fòssil és bastant deficient i les datacions es fan utilitzant la divergència molecular. En un gran nombre de casos d'espècies germanes d'aus de la regió neàrtica els estudis moleculars han demostrat que la seva edat és anterior a l'inici de les glaciacions pleistocèniques. Aquests exemples demostren que les barres geogràfiques no sempre poden explicar les distribucions geogràfiques disjunctes i que hem de buscar altres mecanismes especiogenètics.

La genètica de poblacions ens ensenya que hi ha condicions ecològiques que afavoreixen la diversificació mitjançant la selecció a favor dels dos genotips homozigots extrems i en contra de l'heterozigot (selecció diversificadora). Les condicions perquè s'estableixi un polimorfisme estable per selecció diversificadora són molt restrictives i sovint el resultat final és la substitució d'un genotip per l'altre. Però si cada genotip escull per reproduir-se el nínxol on ha crescut (elecció d'hàbitat), l'estabilitat del polimorfisme és més probable. La importància d'aquest mecanisme és que a mesura que la selecció avança el flux gènic entre els tipus divergents disminueix, la qual cosa fa possible que es formin dues espècies incipients sense barreres geogràfiques. Aquest procés, anomenat *especiació simpàtrica* (Fontdevila i Moya, 2003), va ser negat durant molts anys, o, almenys, considerat com una raresa per la majoria dels evolucionistes de la síntesi darwinista, principalment Mayr, però amb el temps s'han anat documentant casos que li donen suport cada vegada amb més força. Els exemples més clars, però no els únics, estan documentats en els insectes fitòfags i en la seva capacitat de canviar de

planta hoste per part d'alguns individus de la població.

L'himenòpter *Pontania salicilis* pon els ous en salzes. Hi ha diverses races de *P. salicilis* a l'Amèrica del Nord, cadascuna amb una planta hoste diferent. Quan individus d'una raça es crien artificialment en un hoste diferent del seu natural durant diverses generacions i tot seguit se'ls deixa escollir entre diverses espècies per pondre els seus ous, aquests individus continuen ponent els ous en l'hoste artificial. Aquest salt d'hoste és degut al fet que molts insectes fitòfags tenen gens que els condicionen a escollir per criar els mateixos hàbitats en els quals varen créixer, la qual cosa afavoreix la seva diversificació posterior en simpàtria perquè els individus que s'aparellen sobre la planta hoste estan relacionats genèticament, són homogàmics, i a poc a poc es van adaptant al nou hàbitat. No cal dir que els descendents entre individus d'hostes diferents (híbrids) estan mal adaptats a qualsevol dels hàbitats parentals i són seleccionats en contra. Una vegada que la selecció diversificadora estableix un polimorfisme en nínxols múltiples es generen efectes pliotròpics que reforcen els aparellaments homogàmics, i això condueix al final a l'aïllament reproductiu entre races d'hoste. No és fàcil presenciar els estadis incipients d'un procés d'especiació simpàtrica, però almenys en el cas de *Rhagoletis pomonella*, un tefrítid (Diptera) que és una plaga de les pomeres, la història està documentada (Bush, 1969).

En general, podem dir que les freqüents radiacions filogenètiques dels insectes fitòfags donen suport a l'especiació simpàtrica. Alguns exemples són espectaculars: cadascuna de les més de set-centes cinquanta espècies de vespes que viuen a les figues cria específicament en una sola espècie de figuera; a la Gran Bretanya és sabut que de les tres-centes espècies de dípters de la família Agromizidae, que són trepadores de fulles, un 70 % s'alimenta d'una sola espècie vege-

tal. Aquestes i d'altres radiacions semblants són difícils d'explicar si no és mitjançant salts envers espècies pròximes d'hostes en condicions de simpàtria.

**L'espècie cohesiva:
una explicació darwinista**

Tant l'abundància d'hibridació com l'especiació simpàtrica posen de relleu que el flux gènic no és el mecanisme exclusiu de cohesió específic. 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 diferenciador de l'aïllament reproductiu no és aplicable en molts casos per entendre i diferenciar les

espècies. Per aquesta raó sembla que els criteris integradors serien els més definitoris i d'àmbit general. El concepte cohesiu considera una espècie com «un llinatge evolutiu definit mitjançant mecanismes que limiten les vores poblacionals per acció de forces microevolutives bàsiques tals com el flux gènic, la selecció natural 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

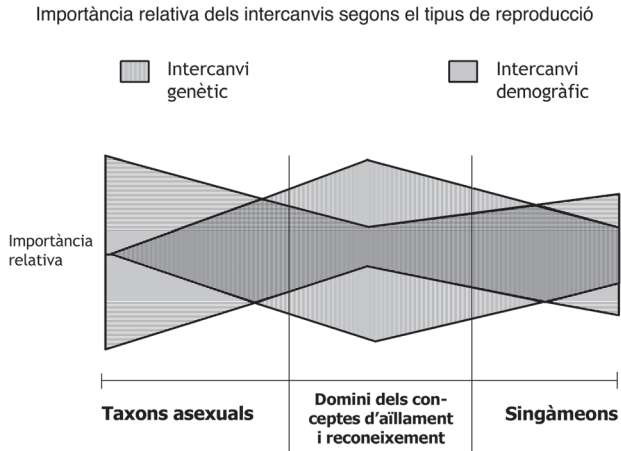


FIGURA 4. Importància relativa dels intercanvis genètic i demogràfic al llarg del continu reproductiu. L'àrea marcada amb línies verticals indica la importància relativa de l'intercanvi genètic, l'amplitud de la qual en qualsevol punt és una representació del paper de l'intercanvi en la definició d'espècie. Anàlogament, l'àrea assenyalada amb línies horitzontals indica la importància relativa de l'intercanvi demogràfic. S'observa que la importància relativa de l'intercanvi genètic és molt petita en condicions asexuals i augmenta a mesura que la sexualitat és dominant; el contrari es produeix per l'intercanvi demogràfic. A mesura que augmenta la capacitat d'hibridació envers el domini dels singàmeeons (grups d'espècies simpàtriques que hibriden entre si), els intercanvis genètic i demogràfic assoleixen una importància relativa molt més semblant i les restriccions ecològiques tenen un paper fonamental en l'intercanvi demogràfic (Templeton, 1989).

identitat genètica d'aquest llinatge (vegeu la figura 4). Templeton distingeix dos tipus d'intercanvi demogràfic. Un preveu 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·lels (o haplotips) dintre d'un llinatge, de manera que al final tots els al·lels descendeixen d'un únic al·lel en el passat (Fontdevila i Moya, 1999). Per a l'actuació de la deriva genètica és irrelevant que existeixi o no intercanvi genètic entre al·lels o entre individus portadors dels mateixos. El segon tipus d'intercanvi demogràfic tampoc depèn de l'intercanvi genètic, ja que la selecció natural és operativa tant en les poblacions tancades (asexuals o agàmiques) com en les obertes reproductivament (mendelianes). La selecció natural promou la cohesió a través de la fixació d'al·lels, que, inevitablement, estableixen relacions genètiques estretes per als locus afectats. Però, a més, les necessitats ecològiques de nínxol dels organismes i la disponibilitat d'hàbitats per satisfer-les són determinants per al desplaçament de la descendència d'un organisme per la d'un altre. 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 diferenciat 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 té 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 simpatria. A més, i no menys important,

defineix l'espècie a través dels factors que donen a l'espècie un significat evolutiu, tals com l'adaptació, a diferència del concepte biològic, en el qual aquests factors no intervenen.

BIBLIOGRAFIA

- ARNOLD, M. L. (1997). *Natural hybridization and evolution*. Nova York: Oxford University Press.
- BAGUNYÀ, J. (2006). «Evolución y biología del desarrollo: relaciones históricas e influencia recíproca (si la hubo) en la docencia e investigación de ambas en España». *Revista de la Sociedad Española de Biología Evolutiva (SESBE)*, 1.
- BUSH, G. L. (1969). «Sympatric host race formation and speciation in frugivorous flies of the genus *Rhagoletis* (Diptera, Tephritidae)». *Evolution*, 23: 237-251.
- CARROLL, S. B. (2005). *The new science of Evo-Devo: Endless forms most beautiful*. Nova York: W. W. Norton & Company.
- CARSON, H. (2000). «Sexual selection in populations: the facts require a change in the definition of the species». A: SINGH, R. S.; KRIMBAS, C. B. [ed.]. *Evolutionary genetics. From molecules to morphology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- COYNE, J. A.; ORR, H. A. (2004). *Speciation*. Sunderland: Sinauer Associates.
- DARWIN, C. (1859). *On the origin of species*. Traducció castellana de Antonio de Zulueta (1988): *El origen de las especies*. Madrid: Espasa.
- DAWKINS, R. (1987). *The blind watchmaker*. Nova York: Norton.
- DOBZHANSKY, T. (1937). *Genetics and the origin of species*. Nova York: Columbia University Press. Traducció castellana (1955): *Genética y el origen de las especies*. Madrid: Revista de Occidente.
- FONTDEVILA, A.; MOYA, A. (1999). *Introducción a la genética de poblaciones*. Madrid: Síntesis.
- (2003). *Evolución: origen, adaptación y divergencia de las especies*. Madrid: Síntesis.
- GRANT, V. (1981). *Plant speciation*. Nova York: Columbia University Press.
- HUXLEY, J. (1943). *Evolution: The modern synthesis*. Londres: Allen and Unwin. Traducció castellana (1965): *La evolución: Síntesis moderna*. Buenos Aires: Losada.
- KING, M. C.; WILSON, A. C. (1975). «Evolution at two levels in humans and chimpanzees». *Science*, 188: 107-116.
- MALTHUS, T. R. (1798). *An essay on the principles of popu-*

- lation*. Edició anglesa (1998), New York: Prometheus Books.
- MAYR, E. (1942). *Systematics and the origin of species*. Nova York: Columbia University Press.
- (1963). *Animal species and evolution*. Cambridge: Belknap Press.
- (1970). *Populations, species, and evolution*. Cambridge: Belknap Press.
- MONOD, J. (1970). *Le hasard et la nécessité*. París: Editions du Seuil. Traducció castellana (1971): *El azar y la necesidad*. Barcelona: Barral.
- RIESEBERG, L. H.; NOYES, R. D. (1998). «Genetic map-based studies of reticulate evolution in plants». *Trends in Plant Science*, 3: 254-259.
- SOBER, E. (1980). «Evolution, population thinking and essentialism». *Philosophy of Science*, 47: 350-383.
- TEMPLETON, A. R. (1989). «The meaning of species and speciation: A genetic perspective». A: OTTE, D.; ENDLER, J. [ed.]. *Speciation and its consequences*. Sunderland: Sinauer Associates.
- WHITING, M. F.; BRADLER, S.; MAXWELL, T. (2003). «Loss and recovery of wings in stick insects». *Nature*, 421: 264-267.