

L'ESPÈCIE HORITZONTAL

ANTONIO FONTDEVILA

*Grup de Biologia Evolutiva, Departament de Genètica i Microbiologia,
Universitat Autònoma de Barcelona.*

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

RESUM

El concepte d'espècie biològica no ha resolt el problema de la identitat de les espècies perquè la moderna genòmica comparada ha desvetllat que la introgressió és molt més freqüent del que semblava. Per tant, l'aïllament reproductiu no sembla la causa primordial ni de l'origen ni del manteniment de les espècies. El model allopàtric d'especiació, considerat com el més general, no explica molts casos d'especiació simpàtrica ben documentats. Més aviat, avui dia el model més afavorit és un escenari en el qual s'intercalen episodis simpàtrics i allopàtrics, del qual l'origen dels peixos cíclids és un bon exemple. Però l'intercanvi híbrid de gens, sense duplicació del genoma, és també un punt de partida de noves espècies en moltes plantes i animals. En aquests casos, com el de les espècies híbrides d'*Helianthus*, la selecció per fertilitat i la selecció ecològica donen suport el paper decisiu de la selecció natural en l'especiació. Finalment, l'intercanvi horitzontal de gens és cada vegada més evident no solament en el món dels procariotes sinó també en el dels eucariotes. Totes aquestes dades obliguen a considerar que l'arbre de la vida és més aviat una xarxa, però el que fan és sobretot reivindicar el paper fonamental que Darwin havia donat a la selecció natural, enfront de l'aïllament, en l'especiació.

Paraules clau: especiació, aïllament reproductiu, selecció natural, flux gènic, hibridació.

THE HORIZONTAL SPECIES

SUMMARY

The biological concept of species has not solved the problem of the species identity because current studies of comparative genomics have revealed a higher than expected fre-

quency of introgression. This evidence casts serious doubts on the prime role of the reproductive isolation in the origin and maintenance of species. The allopatric model of speciation, formerly viewed as the most frequent, fails to explain many well documented cases of sympatric speciation. Rather the allo-sympatric model, in which several allopatric and sympatric episodes are interspersed in time, is currently favoured to explain many speciation study cases such as the origin of cichlid fishes. Moreover, the genic exchange through hybridisation, without whole genome duplication, is often the starting point of new species in many plants and also in animals. In many of these cases, as in the hybrid species of *Helianthus*, selection for fertility and ecological selection have been documented, bolstering the decisive role of natural selection in speciation. Last but not least, comparative phylogenetic studies have shown that horizontal gene exchange is also a plausible phenomenon both in prokaryote and eukaryote domains of life. Taken together, all this evidence suggests that biodiversity should be pictured rather by a web of life. But, what is most relevant, it vindicates Darwin's tenet that natural selection, versus reproductive isolation, is the most active mechanism in the origin of species.

Key words: speciation, reproductive isolation, natural selection, gene flow, hybridization.

EL MISTERI DELS MISTERIS

Darwin, en el primer paràgraf de *L'origen de les espècies*, atribueix a Hershel, sense citar el seu nom, la famosa frase que diu que el procés de l'origen de les espècies és «el misteri dels misteris». Aquesta parafrasi és el resultat d'una llarga conversa amb aquest famós físic quan el *Beagle* va parar al Cap de Bona Esperança de tornada cap a Anglaterra. En aquest moment Darwin no tenia clar com es formaven les espècies, i possiblement tampoc no podia sospitar que dedicaria la resta de la seva vida a esbrinar aquest misteri.

Més tard Darwin va resumir l'evolució per selecció natural com a *divergència amb modificació*. Aquesta contribució magistral de Darwin genera la seva imatge de la biodiversitat com un arbre, l'única figura de la seva obra magna *L'origen de les espècies*, les branques del qual representen la contínua diversificació del món orgànic. La divergència entre poblacions, promoguda per la selecció natural, i no la creació independent, és, per tant, el fonament de la defini-

ció d'espècie. Però, quanta divergència es necessita perquè dues poblacions siguin considerades espècies diferents és encara un tema de controvèrsia. Darwin és plenament conscient d'aquest problema quan planteja la dificultat de distingir les espècies i pràcticament arriba a negar la seva realitat quan diu que «la quantitat de diferències considerades necessàries per donar a dues formes el rang d'espècie és totalment indefinit».

El concepte tipològic d'espècie, prevalent abans de la revolució darwinista, veu el món biològic com un conjunt de tipus o classes (les espècies) independents els uns dels altres. La variabilitat entre els individus membres de cada espècie és, segons aquest concepte tipològic, irrellevant. Per contra, el concepte poblacional darwinista eleva aquesta variabilitat intraespecífica, la seva variabilitat genètica, al rang de substrat evolutiu de l'espècie, la qual, 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. Però

també planteja el problema de la identitat de les espècies.

El pensament poblacional darwinista requereix que, independentment de quin mecanisme de divergència actüi, dues espècies mantinguin la seva identitat genètica diferencial evitant l'efecte uniformitzador de l'intercanvi de gens. Ja que el mecanisme més reconegut d'intercanvi genètic, almenys en organismes sexuals, és el sexe, no ens estranya que l'aïllament reproductiu fos el primer que se'ls vagi ocórrer als evolucionistes clàssics, Darwin entre ells, com a mecanisme per mantenir la identitat de les espècies.

Dobzhansky (1935), un dels pares de la teoria sintètica de l'evolució, va ser pioner a proposar l'aïllament reproductiu com a criteri definidor del concepte d'espècie quan diu que «una espècie és un grup d'individus completament fèrtils entre si, però incapaçs d'encreuar-se amb altres grups similars a causa de les seves propietats fisiològiques (ja sigui produint incompatibilitats entre els progenitors o l'esterilitat dels híbrids, o ambdues coses)». Aquesta línia de pensament va ser completada i popularitzada per Mayr (1942), un altre pare de la teoria sintètica, el qual va definir el concepte biològic d'espècie (CBE): «les espècies són grups de poblacions naturals amb capacitat d'encreuament, real o potencial, els quals estan reproductivament aïllats d'altres grups semblants». Durant dècades aquest concepte ha estat adoptat per moltes generacions d'evolucionistes com a criteri per distingir les espècies, sobretot perquè permet dissenyar amb claredat un projecte de recerca en especiació. La capacitat de distingir les espècies mitjançant el seu aïllament reproductiu és un gran avenç en la teoria de l'especiació perquè ens permet establir la hipòtesi que l'origen de les espècies és equivalent a l'origen dels mecanismes d'aïllament. I aquest ha estat exactament el

paradigma de la recerca en especiació de la majoria dels treballs del segle passat. El misteri de l'especiació semblava, doncs, resolt. Però, ho està? Al llarg d'aquest treball veurem que les dades recents aportades per l'estudi dels marcadors moleculars i de la genòmica comparada ens diuen que la introgressió de gens entre espècies és un fenomen molt més freqüent del que els pares del CBE haurien sospitat. Aquestes dades obliguen a reconsiderar no solament el concepte d'espècie, sinó que ens donen una visió molt més pluralista del seu origen.

ELS ESCENARIS DE L'ESPECIACIÓ

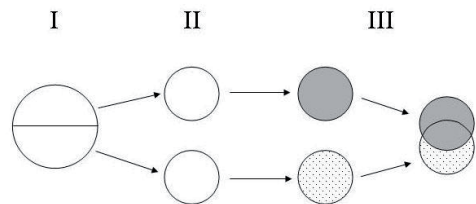
Després de moltes dècades de recerca en especiació és clar que, exceptuant alguns casos de reforçament de l'aïllament (Dobzhansky, 1937, vegeu el requadre 1), l'aïllament reproductiu no és l'objecte directe del procés d'especiació sinó el subproducte que acompanya el procés de divergència de l'especiació. Per tant, resulta més adient canviar el terme *mecanisme* per *barrera d'aïllament*. La confusió entre mecanisme i barrera es fa palesa quan considerem que l'aïllament reproductiu és un patró que sorgeix, encara que no sempre, com a subproducte del procés d'especiació. Aquesta distinció conceptual entre procés i patró és fonamental per entendre els mecanismes d'especiació. L'observació d'un patró ens dona pistes per formular hipòtesis sobre els mecanismes causals, però aquests mecanismes s'han de provar. Sovint hi ha diverses hipòtesis que permeten explicar el mateix patró i, per tant, el patró, per si mateix, només serveix per excloure certs mecanismes però no ens assegura «el mecanisme» que l'ha generat. Per exemple, quan veiem que dues espècies ocupen un mateix hàbitat i estan aïllades reproductivament, aquest patró no ens diu gaire cosa dels mecanismes que les han

REQUADRE 1: *El model allopàtric i el reforçament*

En el model biogeogràfic de l'especiació allopàtrica (vegeu la figura) les noves espècies es formen en zones de la població original (I) separades mitjançant barreres geogràfiques (fase II de la figura). Aquest aïllament afavoreix la divergència genètica entre les poblacions. Com a subproducte d'aquesta divergència es generen canvis genètics en el sistema reproductiu o del desenvolupament, que es manifesten en forma de barreres d'aïllament reproductiu si aquestes poblacions es posen en contacte en el futur (fase III de la figura). En aquesta fase de contacte secundari si l'aïllament és total les poblacions mantenen la seva integritat com a dues espècies noves. La coexistència entre ambdues depèn, aleshores, del grau de competència. Però si l'aïllament no s'ha completat poden succeir diverses coses. Una possibilitat és que s'encreuin i l'aptitud dels híbrids no sigui inferior a la dels pares. En aquest cas es produirà flux genètic, que si és molt gran farà que les dues espècies incipients es fusionin en una de sola. Depenent del flux genètic, de l'aptitud dels híbrids i de les condicions ecològiques també és possible que les noves espècies puguin mantenir un cert grau d'introgressió gènica sense perdre la seva identitat, o bé que es generin noves espècies híbrides.

Hi ha, però, un altre possible procés que condueix a un augment de l'aïllament prezigòtic. Suposem que l'espècie *a* (grisa) s'encreua parcialment amb l'espècie *b* (de punts) en la zona de contacte secundari, però que els híbrids $a \times b$ tenen una aptitud baixa (són menys fèrtils o menys viables). Suposem també que cada espècie està formada per dues classes d'individus, els que s'aparellen amb els de la seva pròpia espècie (homogàmics) i els que ho fan amb els de l'altra espècie (heterogàmics). És evident que els heterogàmics tindran una aptitud més baixa que els homogàmics perquè els seus descendents híbrids $a \times b$ seran menys fèrtils o viables que els descendents dels individus homogàmics. La selecció afavorirà, doncs, els encreuaments homogàmics i, per tant, els gens que determinen l'homogàmia aniran augmentant en ambdues espècies incipients. Al final aquests gens es fixaran, tots els individus de cada espècie seran homogàmics i s'haurà completat l'aïllament prezigòtic sexual. Aquest procés es coneix com de *reforçament de l'aïllament reproductiu en el contacte secundari*, i per a alguns autors és una fase fonamental de l'especiació allopàtrica.

Des de la seva formulació moderna per part de Dobzhansky el 1937, la hipòtesi del reforçament ha passat per onades alternatives d'acceptació i rebuig, d'una manera que recorda «les fluctuacions del mercat de valors de la borsa», en paraules de Noor (1999), un estudiós d'aquest mecanisme. El fet que molts resultats experimentals que s'han presentat a favor del reforçament es poden explicar també per altres processos ha contribuït a aquesta manca periòdica de credibilitat. Una de les evidències més utilitzades és la comparació del grau d'aïllament prezigòtic entre poblacions simpàtriques i allopàtriques de la mateixa espècie. És clar que si el reforçament és un



fet les poblacions simpàtriques han de presentar menys encreuaments heterogàmics interespecífics que les poblacions allopàtriques. Això és el que es troba moltes vegades. Però el cas recíproc no és cert: dues poblacions que han completat l'aïllament reproductiu postzigòtic, perquè els seus híbrids són totalment estèrils o inviàbles, també poden augmentar en simpatria l'aïllament prezigòtic. Aquest procés, sense flux gènic interespecífic, no té res a veure amb el reforçament. De fet, és un cas particular d'un mecanisme molt conegut pels ecòlegs denominat *desplaçament de caràcter*, pel qual les poblacions simpàtriques de dues espècies pròximes sempre es diferencien més (en caràcters molt diversos) que les allopàtriques. En el cas de l'aïllament reproductiu seria un desplaçament de caràcters reproductius.

Resumint, és indubtable que algunes dades i models teòrics donen suport al reforçament. Però això «no demostra que el reforçament és freqüent, ni molt menys ubic», tal i com afirmen Coyne i Orr (2004,), dos investigadors que han aportat proves que hi donen suport. En tot cas, les evidències actuals ens permeten mantenir que en la gran majoria dels casos l'aïllament reproductiu és un subproducte del procés, i no el procés mateix d'especiació.

produït, ni si aquests mecanismes han actuat en simpatria o no. Necessitem altres dades paleontològiques, moleculars, genètiques, genòmiques o fisiològiques per reconstruir l'escenari on s'han originat les espècies i les forces evolutives responsables.

Els evolucionistes clàssics de «línia dura» defensors del CBE, com Mayr i Dobzhansky, afirmen amb fermesa que és impossible mantenir la integritat (cohesió) d'una espècie en absència de barreres al flux gènic. Malgrat tot, els recents estudis moleculars i genòmics (vegeu més endavant) demostren que les taxes de flux gènic interespecífic són molt altes i posen en dubte la necessitat absoluta de l'aïllament per explicar l'origen i el manteniment de les espècies. Tant és així que el nombre de «desertors» del paper absolut de l'aïllament reproductiu en l'especiació va augmentant constantment, la qual cosa es fa palesa quan Coyne i Orr (2004, p. 30), dos «durs» de nova generació, concedeixen que «les diferents espècies es caracteritzen per un aïllament reproductiu substancial però *no necessàriament complet*».

Abans d'aprofundir en les forces responsables de la divergència específica, és con-

venient veure quins patrons (escenaris) biogeogràfics es preveuen actualment més proclius per a l'origen de les espècies, i també discutir la seva incidència relativa.

L'escenari allopàtric

L'especiació allopàtrica, el model més popular que proposa la necessitat d'una barrera geogràfica entre les poblacions per a la diferenciació, és una idea original de Moritz Wagner, un naturalista del segle XIX còctani de Darwin. Wagner va estar influït per l'observació del fet que a cada vorera de molts rius algerians habitaven espècies germanes diferents de coleòpters. També Wallace (1852), el codescobridor de la selecció natural, va observar aquest mateix patró en els primats de la conca amazònica. És interessant que Darwin va fer una observació semblant amb les tortugues, les aus i les plantes de les diferents illes de les Galápagos. Però Darwin, que coneixia els treballs de Wagner, mai no va estar totalment d'acord amb aquestes idees. En l'última edició de *L'origen de les espècies* diu:

«Wagner ha demostrat que el servei que aporta l'aïllament en prevenir els encreuaments entre les varietats de nova formació és probablement més gran del que jo mateix havia suposat. Però [...] jo no puc estar d'acord de cap manera amb aquest naturalista en el fet que la migració i l'aïllament són necessaris per a la formació de noves espècies.»

(Darwin, 1869, p. 149).

Un comentari bastant contundent i negatiu sobre la necessitat del model allopàtric. Les paraules de Darwin semblen premonitòries de la controvèrsia actual sobre el paper relatiu de l'aïllament i de la selecció natural en l'especiació. Mayr va ressuscitar la idea de Wagner més de mig segle després, inspirat per l'expedició de tres anys que, com a recollector de mostres d'aus per al milionari Rotschild, va fer a Nova Guinea. Aquesta expedició i d'altres a les illes dels mars del Sud li van fer veure de seguida que els braços de mar i les serralades de muntanyes marcaven sovint els límits entre espècies germanes d'aus molt properes, un patró de distribució geogràfica que suggeria un model allopàtric d'especiació, tal i com ell el va anomenar. D'ençà els anys quaranta Mayr no solament ha demostrat que el model allopàtric és un fet, sinó que ha defensat aferissadament que és el model més freqüent, i probablement l'únic, que proporciona a les poblacions divergents l'aïllament necessari perquè esdevinguin espècies noves (Mayr, 1942). Però malgrat que molts patrons actuals de distribució geogràfica de les espècies són perfectament compatibles amb el resultat d'una especiació allopàtrica, això no garanteix que les espècies actualment allopàtriques s'hagin originat a causa de les barreres geogràfiques. Necessitem proves d'aquest fet.

La teoria neutralista de l'evolució molecular (Kimura, 1968) proporciona un rellot-

ge molecular (Zuckerlandl i Pauling, 1962) que ens permet calibrar el temps de divergència entre dues espècies germanes i veure si coincideix amb el temps en què va aparèixer la barrera geogràfica d'aïllament. Això és el que els investigadors han fet en molts casos que s'havien explicat mitjançant el model allopàtric, i els resultats han estat diversos. L'istme de Panamà té una edat d'uns tres milions d'anys. Aquesta barrera va dividir en dos un mar que durant milions d'anys havia allotjat milers d'espècies, les poblacions de les quals es van separar en dues subpoblacions, l'oriental al mar Carib i l'occidental a l'oceà Pacífic. Els investigadors han tret profit d'aquest escenari, que s'ajusta perfectament a un model allopàtric, per estudiar els processos d'especiació entre els parells d'espècies germanes (geminades) originades a una banda i l'altra de l'istme. En conjunt, aquests estudis, que inclouen eriçons de mar, peixos, crustacis i isòpodes, confirmen que el temps de divergència estimat segons el rellotge molecular del DNA coincideix amb el temps d'aixecament de l'istme. És interessant assenyalar, no obstant això, que no tots els parells d'espècies geminades van quedar separades simultàniament. Les espècies geminades dels ambients de manglars són les menys diverses, tal i com s'espera si aquest hàbitat superficial ha estat el més tardà a dividir-se, mentre que les espècies que ocupen zones més profundes van començar la seva separació molt més aviat, d'acord amb l'origen inicial de les barreres tectòniques al fons marí, i són les més diverses. En resum, aquest escenari està d'acord amb el model allopàtric, encara que les barreres geogràfiques no són impermeables i generen divergències no simultànies en diferents parells d'espècies geminades (Knowlton i Weight, 1998).

A part de les plaques tectòniques, hi ha altres causes de barreres geogràfiques. Les

glaciacions dels darrers 2,5 milions d'anys han generat canvis climàtics responsables de grans episodis d'aïllament de les poblacions (Hewitt, 2000, 2004). Si ens restringim a la darrera època glacial sabem que fa entre 18.000 i 24.000 anys el nord del nostre hemisferi estava cobert per un casquet de gel i el sud estava cobert principalment per tundra, semblant a la que ocupa actualment el nord d'Europa. En aquest escenari les poblacions de les espècies del nord es devien haver refugiat als boscos més meridionals i les poblacions de les espècies d'altitud ho devien haver fet a les parts baixes de les muntanyes. Molts biòlegs evolucionistes han tractat d'explicar la diversitat actual a Europa i Amèrica del Nord com el resultat de la colonització recent de les espècies originades en les poblacions aïllades dels refugis meridionals quan l'escalfament va fondre els casquets del nord.

Les aus de l'hemisferi nord mostren conjunts de parells d'espècies germanes, que ocupen les parts est i oest de cada continent, les quals han estat considerades com el resultat de l'especiació allopàtrica durant les glaciacions del plistocè recent (fa menys de 250.000 anys). Klicka i Zinck (1997) han estudiat, utilitzant seqüències de l'mtDNA, trenta-cinc parells d'espècies germanes d'ocells d'Amèrica del Nord, de les quals només onze confirmen que la separació va ocórrer en el quaternari. La resta d'espècies va divergir molt abans, algunes abans de les èpoques glacial del plistocè, és a dir, fa més de tres milions d'anys, la qual cosa permet afirmar als investigadors que «el paradigma establert que proclama l'origen de molts ocells d'Amèrica del Nord com a conseqüència d'aquestes glaciacions és una fal·làcia». Aquest fort cop de gràcia al paradigma dels orígens plistocènics recents ens fa ser més cautelosos quan tractem de derivar processos (el paper de les barreres geogràfiques) a partir de patrons (la distribució

de les espècies). La conclusió final és que la majoria d'espècies d'ocells (el 80 %) ha iniciat la seva divergència almenys fa un milió d'anys, la qual cosa contradueix el model exclusiu de les barreres del plistocè recent i suggereix un escenari molt més complex amb mecanismes diversos (Klicka i Zink, 1999).

L'escenari simpàtric

La manca d'una barrera geogràfica permanent en el procés d'especiació, com demostra l'exemple anterior, dona suport a la hipòtesi que, sense treure importància a les barreres geogràfiques en la disminució del flux gènic entre les poblacions, les barreres no estan soles en el procés de l'especiació. Una mirada aprofundida als patrons biogeogràfics de les colonitzacions plistocèniques il·lustra la complexitat del procés. Les barreres glacials es formen i desapareixen ràpidament, i canvien la distribució de les espècies, però també les oscil·lacions climàtiques són ràpides i obliguen les espècies a adaptar-se a nous ambients. Molt possiblement és l'efecte combinat dels canvis biogeogràfics i ambientals el que permet l'acció conjunta dels factors demogràfics i selectius en l'evolució de les espècies. Aquest escenari pluralista apareix cada vegada que aprofundim en l'estudi d'un cas ben documentat, com és el de l'especiació de *Rhagoletis*, una mosca de la fruita.

La història comença vuit anys després de la publicació de *L'origen de les espècies*, quan Benjamin Walsh, un entomòleg antic company d'estudis de Darwin a Cambridge, va comunicar que la mosca *Rhagoletis pomonella*, que s'alimenta de les plantes d'arç blanc (gènere *Crataegus*) als EUA, havia envaït les pomeres (gènere *Malus*) d'origen europeu del nord-est dels EUA, i que tenia la impressió que la mosca podria haver evolucionat

envers una nova espècie incipient a causa d'aquest canvi d'hoste. Darwin, que mantenia una activa correspondència amb Walsh, fa esment d'aquesta notícia en la cinquena edició de *L'origen* (Darwin, 1869, p. 57), però es mostra poc inclinat a acceptar que aquesta forma invasora sigui una nova espècie. Malgrat aquest escepticisme de Darwin, ell mateix havia manifestat abans la possibilitat de l'especiació per salt d'hoste. Aquest és probablement un dels primers registres d'especiació sense necessitat de barreres geogràfiques en la literatura científica.

El cas *Rhagoletis* va quedar ofegat, i oblidat, per un mar de literatura que afavoria el model allopàtric, fins que quasi un segle després, Guy Bush, un doctorand a Harvard, va descobrir el treball de Walsh i va veure que aquest insecte, com tots els insectes fitòfags, tenia les característiques precises per especiar en simpatria, és a dir, sense barreres geogràfiques. Paradoxalment, Bush tenia Mayr en el seu comitè de tesi, i quan li va suggerir fer un estudi sistemàtic i citogenètic del gènere *Rhagoletis* com a tesi doctoral, Mayr és va mostrar entusiasta, almenys perquè, segons Mayr, aquest estudi acabaria definitivament amb aquest exemple no resolt d'especiació simpàtrica, tal i com explica el mateix Bush (1998). Aquest era el moment en què Mayr estava acabant el seu llibre *Espècies animals i evolució* (Mayr, 1963), en el qual defensa la universalitat de l'especiació allopàtrica i refusa tota possibilitat d'especiació simpàtrica. El menyspreu de Mayr per l'especiació simpàtrica queda reflectit quan diu:

«Es podria pensar que no és necessari dedicar gaire temps a aquest tema, però l'experiència passada ens permet predir amb seguretat que aquest assumpte anirà sortint regularment. L'especiació simpàtrica és com l'Hidra [...] que genera dos

caps nous sempre que se li talla un dels caps antics».

És evident que Mayr volia tallar d'una vegada tots els caps de l'Hidra amb el treball definitiu de la tesi de Bush. Però la història ha estat molt diferent, ja que Bush i els seus col·laboradors han desenvolupat durant més de trenta anys un cos de coneixements que ha desafiat l'exclusivitat del model allopàtric, i ha induït, més que parat, un creixement recurrent dels caps de l'Hidra de Mayr.

Aquest treball experimental de l'equip de Bush comprèn múltiples aspectes del procés d'especiació simpàtrica, des de la identificació dels senyals i els caràcters responsables del reconeixement de les plantes hoste i el comportament d'aparellament (Bush, 1993) i les bases genètiques de l'estructura poblacional de les races d'hoste (Feder *et al.*, 1988), fins a l'establiment del paper de la diapausa en l'adaptació a l'hoste (Feder *et al.*, 1997) i, finalment, l'elaboració d'un model general d'especiació simpàtrica (Bush, 1994). Durant dècades aquest estudi ha estat considerat com el paradigma de l'especiació simpàtrica. Actualment, les poblacions de *Rhagoletis* associades a hostes diferents són veritables races d'hoste que mostren oviposició preferencial per la planta en què es desenvolupen les larves i també diferències genètiques en el temps de desenvolupament. Aquests canvis evolutius s'han produït en menys de cent cinquanta anys després del salt d'hoste i estan d'acord amb l'esquema de l'especiació simpàtrica (vegeu el requadre 2).

Moltes altres radiacions d'insectes que s'alimenten d'una sola planta (monòfags), com la radiació de les més de set-centes vespes que crien específicament en una sola espècie de figuera, poden explicar-se segons l'especiació simpàtrica. Hi ha molts altres exemples d'especiació simpàtrica en

insectes fitòfags. Entre els millor estudiats tenim l'himenòpter *Pontania salicis*, les races monòfagues del qual mostren experimentalment un fort efecte de Hopkins (vegeu el requadre 2); també les nou espècies d'homòpters estretament relacionades (sinmòrfiques) del gènere *Enchenopa*, que presenten una sincronia d'eclosió larvària amb la floració de les seves plantes hostes que suggereix una evolució de l'aïllament reproductiu per allocronia (Wood, 1993), i finalment el cas de les setanta espècies d'arnes del gènere *Yponomeuta*, la majoria monòfagues de plantes de la família Celastraceae, però algunes associades a les famílies de les pomeres (Rosaceae) i dels salzes (Salicaceae) (Menken i Roessingh, 1998). L'argument més potent de salt d'hoste en *Yponomeuta* prové de l'observació el 1985 d'una invasió massiva de *Y. padellus* pertot dels Països Baixos associada als servers (*Sorbus aucuparia*), una planta que mai no havia estat ocupada per aquestes arnes en aquest país. Inicialment es va pensar que provenia d'Escandinàvia, on s'alimenta de servers, però els marcadors moleculars van identificar les poblacions holandeses com a autòctones. Schilthuizen, un evolucionista holandès, creu que en aquest cas s'ha enxampat *in fraganti* el salt d'hoste, un episodi normalment molt difícil d'observar en l'especiació simpàtrica. Els exemples possibles d'especiació simpàtrica en els insectes monòfags són tan nombrosos que el mateix Mayr els accepta quan diu que aquest «és l'únic cas conegut que indica la possible presència d'una especiació simpàtrica incipient». Si tenim en compte que aquests insectes representen un 40 % de les espècies animals, l'especiació simpàtrica no es pot obviar per la seva raresa. Però és que tenim més exemples documentats d'especiació simpàtrica en altres grups zoològics com els peixos i els molluscs (vegeu el requadre 3).

El model allosimpàtric

Recentment nous estudis han aconseguit completar la història de l'especiació de *Rhagoletis*, la qual ha esdevingut més complexa. Feder, un antic doctorand de Bush, i els seus col·laboradors, han estudiat la filogeografia i la filogènia del complex *Rhagoletis*, un conjunt que comprèn més de sis espècies sinmòrfiques distribuïdes des de les terres altes de l'Altiplano mexicà fins al nord-est dels EUA. Aquest treball, resumit a Feder *et al.* (2005), demostra una diferenciació genètica entre les poblacions mexicanes i les del nord associada amb un polimorfisme cromosòmic d'inversions. Aquest resultat, juntament amb l'observació que les inversions contenen gens de diapausa implicats en el salt d'hoste, ha estat interpretat com que fa un milió i mig d'anys es va produir un aïllament geogràfic a Mèxic que va dividir en dues poblacions (la del nord i la del sud) la població original. Més tard, ambdues poblacions es van posar en contacte (secundari) durant un llarg període en el qual va es inversions del sud es van introgressar en les poblacions del nord. Aquest flux cromosòmic va introduir els gens de diapausa en les poblacions d'Amèrica del Nord, la qual cosa hauria ajudat els salts d'hoste cap a plantes amb diferents períodes de fructificació. La història es completa amb tot un seguit d'episodis d'aïllament i contactes secundaris que podrien estar relacionats amb les glaciacions pliocèniques (vegeu la figura 1).

Aquest cas en què s'intercalen episodis simpàtrics i allopàtrics no és únic. Els cíclids, una família de més de mil cinc-cents peixos tropicals endèmics dels grans llacs del Rift de l'Àfrica oriental, il·lustren un exemple explosiu d'especiació allosimpàtrica (vegeu, per a una revisió, Kocher, 2004). Així, el llac Victòria, després d'assecar-se, es va inundar novament fa uns quinze mil anys i

REQUADRE 2. *Algunes condicions del model simpàtric*

Quines són les condicions que afavoreixen l'especiació en simpatria? En el model allopàtric la interrupció del flux gènic mitjançant barreres geogràfiques afavoreix la divergència, però en el model simpàtric hi ha d'haver altres mecanismes afavoridors de la diferenciació. La genètica de poblacions ens explica que certes condicions ecològiques poden promoure en simpatria la divisió d'una població. En un organisme diploide i un model genètic senzill determinat per un sol gen amb dues variants (allels: A , a), si cada genotip extrem (AA , aa) està millor adaptat a un hàbitat diferent (p. ex., en el cas d'un insecte fitòfag, a dues plantes diferents) és teòricament possible que la selecció d'hàbitat afavoreixi la separació de la població en dues parts. Però aquest model és molt ineficaç si l'aparellament és a l'atzar, perquè el flux gènic és aleshores molt gran. Tanmateix, si un altre sistema genètic controla simultàniament que l'aparellament es faci entre individus del mateix genotip (aparellaments homogàmics) el flux gènic disminueix i la divisió poblacional es potencia. Per tant, la diversificació requereix, almenys, que la selecció d'hàbitat i la selecció homogàmica actuïn conjuntament.

Aquest model teòric, proposat per Maynard Smith el 1966, va ser rebut amb escepticisme durant molt temps, però els estudis més recents hi donen suport. Ja el 1917 Hopkins, un entomòleg, va descriure que els insectes les larves dels quals s'alimenten d'una certa planta tendeixen a dipositar els ous en la mateixa espècie de planta on han crescut les larves. Aquesta elecció d'hàbitat (efecte de Hopkins) reforça encara més la selecció d'hàbitat i, juntament amb la selecció homogàmica producte de la tendència d'aparellar-se sobre el mateix hoste, constitueixen probablement les condicions inicials més importants per iniciar un procés de divergència simpàtrica. Posteriorment, la incorporació de nous caràcters adaptatius diferenciadors, com la cria en èpoques diferents (al·locronia reproductora) i la divergència sexual, pot conduir a una alta especialització en nous hostes i a un aïllament reproductiu sense barreres geogràfiques. I això és exactament el que anomenem una especiació simpàtrica.

REQUADRE 3. *El cas Littorina*

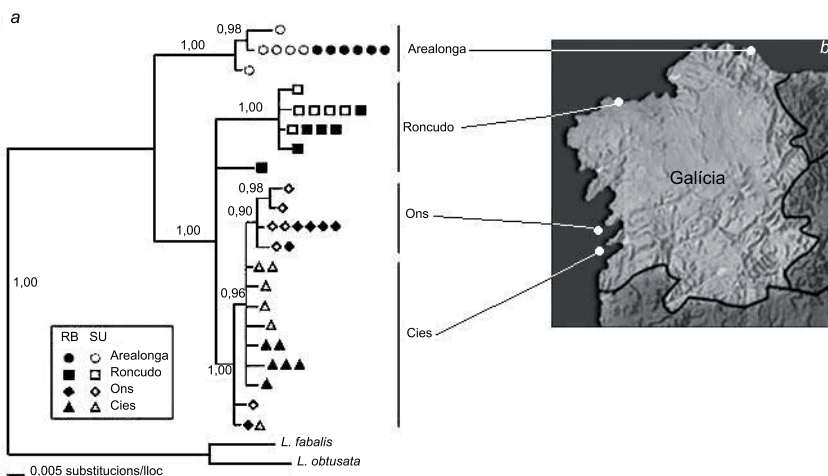
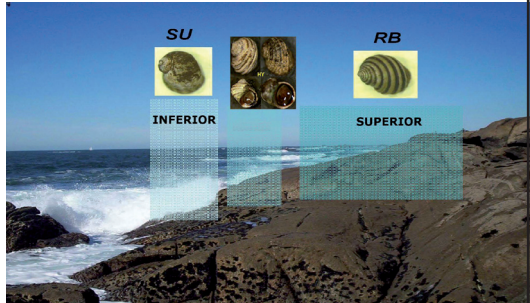
L'observació de possibles successos d'especiació simpàtrica en els quals es puguin estudiar experimentalment els components selectius són poc freqüents. Però el cas de *Littorina* és una excepció. Aquest gasteròpode marí de baixa dispersió mostra un dimorfisme associat als microhàbitats de la zona intermareal. Rolán-Alvarez (2007) i els seus col·laboradors han demostrat que la morfologia de cada ecotip està adaptada a les pressions selectives de cada zona. Així, la forma que ocupa la zona inferior (SU) presenta una petxina petita, llisa i sense bandes, amb un peu gran que li permet suportar la forta maror. Per contra, la forma de la zona superior (RB), amb petxina gran, rugosa i amb bandes, pot resistir els canvis sobtats de salinitat, l'alta exposició solar i la depredació dels crancs, característics d'aquesta zona. Nombrosos estudis de marcatge-re-

captura i de trasplantament a les costes de Galícia donen suport a aquesta relació entre adaptació ecològica i distribució ecotípica.

Però a més, Rolán-Alvarez manté que la diferenciació s'ha produït en simpatria basant-se en dues evidències: l'origen *in situ* d'un aïllament reproductiu prezigòtic i l'agrupament local monofilètic de les filogènies moleculars. La selecció de microhàbitat promou aïllament

ecològic, però en la zona de transició ambdós ecotips es troben, s'aparellen i produeixen híbrids. L'estudi de l'aparellament *in situ* a la natura demostra un 70 % d'aïllament sexual. Aquest aïllament incomplet es tradueix en una diferenciació molecular entre ecotips simpàtrics, absent entre els mateixos ecotips separats per distàncies microgeogràfiques semblants. Totes aquestes dades suggereixen que la selecció divergent d'hàbitat ha promogut un aparellament preferencial per la grandària.

Malgrat tot, el patró geogràfic actual de variació genètica no permet distingir entre un escenari passat allopàtric o un de simpàtric. Però, sortosament, les filogènies moleculars de quatre poblacions aïllades de la costa gallega agrupen els dos ecotips (RB i SU) de cada localitat (vegeu la figura), un resultat totalment incompatible amb un model allopàtric seguit de contacte secundari. En resum, tal i com Quesada *et al.* (2007) exposen: «La distribució simpàtrica dels ecotips RB i SU, l'elevat flux genètic entre ecotips, l'evidència d'aïllament reproductiu, la monofília dins de regions i el rebuig d'un escenari allopàtric, satisfan tots els criteris que calen per deduir un origen simpàtric múltiple d'ambdós ecotips (Coyné i Orr, 2004)».



d'ençà d'això ara s'han originat *in situ* unes cinc-cents espècies a partir probablement d'una única espècie fundadora. Aquesta explosió s'ha repetit en altres llacs i s'han format grans grups d'espècies estretament relacionades, anomenades *eixams d'espècies*. Els estudis pluridisciplinaris d'aquest escenari demostren que les causes són probablement una combinació de successos que

s'inicien amb una invasió fundadora, gairebé segurament d'un sol individu, seguida per períodes d'aïllament i contacte de les conques lacustres a causa dels canvis del nivell de l'aigua pels moviments tectònics. Aquests episodis generen divergència per deriva genètica fundadora, selecció d'hàbitat i selecció sexual. Les diferències extremes en l'alimentació i en els colors dels

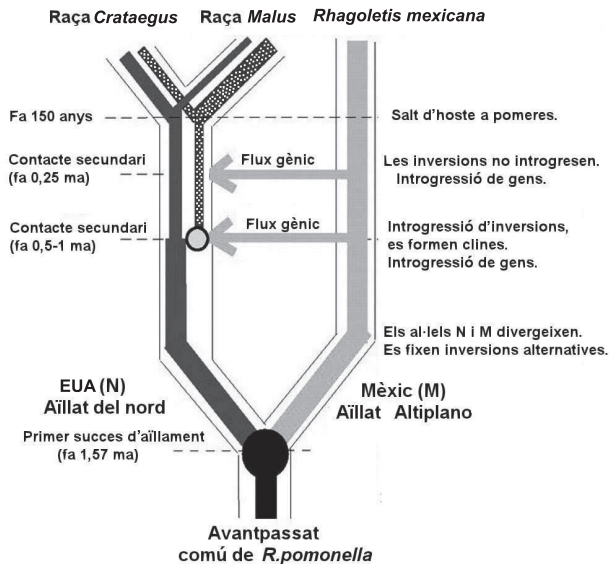


FIGURA 1. Una representació de la hipòtesi introgressiva del complex *Rhagoletis* (Feder, 2005). El primer succés d'aïllament, fa uns 1,5 milions d'anys (ma) a Mèxic, genera una divergència d'al·lells i d'inversions cromosòmiques entre els llinatges del nord (N, EUA) i de l'Altiplano de Mèxic (M). Posteriorment, fa entre 0,5 i 1 milió d'anys, es produeix un (o més d'un) contacte secundari en el qual hi ha introgressió d'al·lells i inversions del llinatge M, les quals formen clines latitudinals. Els al·lells associats a inversions devien determinar els períodes de diàpauza, i la seva disposició clinal hauria afavorit l'adaptació als períodes de fructificació, depenent de la latitud, de les espècies hostes. Més tard, fa uns 250.000 anys, probablement es devien produir nous episodis de flux gènic però sense introgressió d'inversions. Finalment, fa cent cinquanta anys, la raça de *Crataegus* (arç blanc) salta d'hoste a les pomeres (*Malus*). Les línies primes delimiten les poblacions. Les gruixudes representen els arbres gènics dels al·lells segregants dins de les poblacions: línia grisa: al·lells mexicans; línia negra: al·lells del nord (N, EUA); línia de punts: al·lells del nord procedents d'introgressió d'al·lells del sud (NS). El gruix és proporcional a la freqüència al·lèlica. Així, l'amplada dels al·lells NS en la raça *Malus* indica una major freqüència respecte als al·lells N (modificat de Feder, 2003).

cíclids donen suport al fet que la selecció d'hàbitat i la selecció diversificadora han contribuït molt eficaçment a la selecció en simpatria. Però la complexitat d'hàbitat i de la història geològica no descarta la presència de barreres i fa difícil descartar episodis intercalats d'especiació allopàtrica. Afortunadament, alguns estudis de cíclids en petits llacs de cràters volcànics de Nicaragua tenen molta menys complexitat històrica i biogeogràfica, la qual cosa ha permès demostrar que la selecció ecològica relacionada amb l'hàbitat tròfic és la força determinant de l'especiació en simpatria (Barluenga *et al.*, 2006).

Malgrat les dificultats de reconstruir la història de l'especiació en simpatria, els estudis anteriors, i també d'altres (vegeu Dieckman *et al.*, 2004, per a un recull d'estudis d'especiació adaptativa), permeten extreure algunes conclusions importants. En primer lloc, és clar que l'especiació simpàtrica sembla ben fonamentada, almenys quan hi ha adaptació d'hoste, i ben establerta en alguns grups taxonòmics com els insectes monòfags i alguns altres. En segon terme, els estudis de marcadors de DNA i els enfocaments filogenètics i filogeogràfics demostren en els estudis més aprofundits que l'especiació és sovint el resultat intercalat d'episodis simpàtrics i allopàtrics. Mallet (2005a) ha resumit aquesta idea dient que «actualment la teoria i les proves empíriques donen molt suport a una visió més plural del model geogràfic de l'especiació, i definitivament un que pot ocórrer fàcilment sense l'exclusivitat de l'allopatria». En definitiva, encara que les barreres geogràfiques tenen un paper en l'especiació, fins i tot en molts casos en què la simpatria està ben fonamentada, és molt discutible el paper bàsic de l'allopatria com a mecanisme determinant únic de la divergència adaptativa. I el que és més important, l'argument simpàtric ha desafiat el paper secundari de

la selecció natural en els episodis inicials de l'origen de les espècies, segons proposa Mayr (1970), la qual cosa ens porta envers una visió darwinista més plural de l'especiació i a una apreciació del paper de la selecció natural.

EL PODER CREATIU DE L'INTERCANVI HÍBRID

Els botànics han estat els més reticents a acceptar el CBE des dels inicis de la seva definició. La raó d'aquest escepticisme és, sens dubte, la freqüència amb què s'observa la capacitat d'hibridació en el món de les plantes. Fins i tot alguns botànics defensors del CBE, com Grant (1957), no s'amaguen d'haver d'acceptar que un alt percentatge de «bones» espècies vegetals allògames no es poden definir mitjançant criteris d'aïllament reproductiu. Tot sovint les espècies vegetals coexisteixen en unitats naturals, anomenades *singameons*, amb un alt grau d'hibridació entre aquestes. Alguns autors com Grant (1981), que s'adhereixen al criteri de l'aïllament reproductiu, tracten de «re-soldre» el problema assignant al *singameon* el rang d'espècie i als seus tàxons la categoria de semiespècies. No cal dir que aquesta solució és elusiva i no satisfà la major part dels taxònoms, els quals veuen els membres dels *singameons* com vertaderes espècies amb la necessària estabilitat espaciotemporal en els seus caràcters morfològics, ecològics i genètics. Aquesta estabilitat es manté moltes vegades durant llargs períodes geològics, com en el cas de les espècies del gènere *Populus*, les quals han estat hibridant des de fa més de dotze milions d'anys sense perdre la seva identitat (Eckenswalder, 1984).

Encara que la hibridació en plantes ha estat tradicionalment més documentada que en animals, les dades recents amb marca-

dors moleculars indiquen que la hibridació animal no és una raresa. És més, a mesura que anem sondejant els genomes amb marcadors de locus múltiples, el nombre de casos d'introgressió interespecífica va augmentant. Una revisió recent (Mallet, 2005b) conclou que almenys el 25 % de les espècies vegetals i un 10 % de les animals participen en hibridació i tenen capacitat per a la introgressió. Sortosament, la introgressió mitjançant hibridació o altres tipus d'intercanvi genètic, dels quals parlem més endavant, pot posar-se a prova avui dia (vegeu Arnold, 2006, cap. 3, per a una revisió), la qual cosa ha permès posar en evidència molts casos de difícil detecció anteriorment. Una objecció molt comuna al valor evolutiu de l'abundància de la hibridació és que la taxa d'hibridació per individu és baixa i mai no acaba produint introgressió. Però encara que la hibridació sigui rara, està comprovat que, almenys en alguns grups com els insectes i les aus, i per descomptat en les plantes, una vegada s'ha produït un híbrid aquest es pot retroencreuar amb un individu parental amb facilitat si no és completament estèril. Malauradament, els híbrids per retroencreuament són molt més difícils de detectar i tradicionalment això ha estat una de les causes que ha impedit avaluar la importància del flux genètic fins que els marcadors de DNA han estat a l'abast.

Una altra dificultat per estimar les taxes d'introgressió per hibridació és el fet que la presència d'allels comuns en dues espècies pot ser també el resultat d'almenys dos altres processos: la transferència lateral o horitzontal i els polimorfismes ancestrals. La transferència lateral consisteix en el fet que els gens poden passar d'una espècie a una altra mitjançant mecanismes diferents de la hibridació, com la transposició i la transducció. Aquests mecanismes, en els quals participen en molts casos els elements transposables, i que encara són bas-

tant desconeguts, permeten que hi hagi intercanvi genètic horitzontal i són una font molt important d'evolució en els procarïotes (i possiblement en els eucariotes). Al llarg d'aquest capítol tractaré de donar una visió resumida i actualitzada d'aquest important procés. Els polimorfismes ancestrals poden repartir aleatòriament els allels d'un gen en les diferents poblacions divergents en el procés d'especiació i al llarg de successives ramificacions. Els allels d'un polimorfisme han anat apareixent per substitucions nucleotídiques i tenen diferents graus de divergència entre si. Si dos allels semblants, perquè han divergit fa poc temps, van a parar cadascun a dues poblacions diferents que originen dues espècies, es podria pensar erròniament que el gen és un gen introgressat (vegeu la figura 2). Cal assenyalar que l'arbre filogenètic que s'assoleix utilitzant marcadors gènics és un arbre de gens i no d'espècies, els quals no coincideixen sempre, com en el cas d'un polimorfisme ancestral. És interessant veure que les conclusions a què arriben els investigadors per donar suport o no a la introgressió per hibridació depenen de la seva formació *a priori*. Davant d'un cas d'allels compartits els zoòlegs es decanten normalment pel repartiment de llinatges d'un polimorfisme ancestral, mentre que els botànics opten per la introgressió per hibridació, tal i com puntualitza Arnold (2006, p. 34).

Sense treure importància als altres mecanismes, l'evidència actual de la introgressió per hibridació és molt àmplia en molts casos descrits de la naturalesa. Segons Mallet (2005b) aquests comprenen no solament les plantes (el 25 % de les plantes superiors), sinó també molts animals, com les papallones (Rhopalocera: 12 %; Papilionidae: 14-32 %; Heliconiinae: 26 %) i les aus (Anatinae: 76 %; Paradisaeidae: 43 %; Paridae: 29 %). Fins i tot els mamífers sembla que s'hibriden amb una freqüència significati-

va (6 %). Totes aquestes noves dades desafien el punt de vista clàssic que el flux gènic és negligible en la natura i a poc a poc es va acceptant que les espècies poden mantenir la seva cohesió enfront d'un cert grau d'introgressió.

Divergència amb flux gènic

Hi ha molts exemples de divergència amb flux gènic, però, paradoxalment, un dels ca-

sos més documentats fa referència a espècies de *Drosophila*, les mateixes espècies que van servir a Dobzhansky i els seus col·laboradors per defensar les barreres d'aïllament. Powell (1983), un antic deixeble de Dobzhansky, en un estudi pioner amb DNA mitocondrial, va detectar un important flux gènic entre poblacions simpàtriques de *D. pseudoobscura* i la seva espècie germana *D. persimilis*, encara que uns anys després va interpretar els resultats com un exemple de repartiment del polimorfisme ancestral.

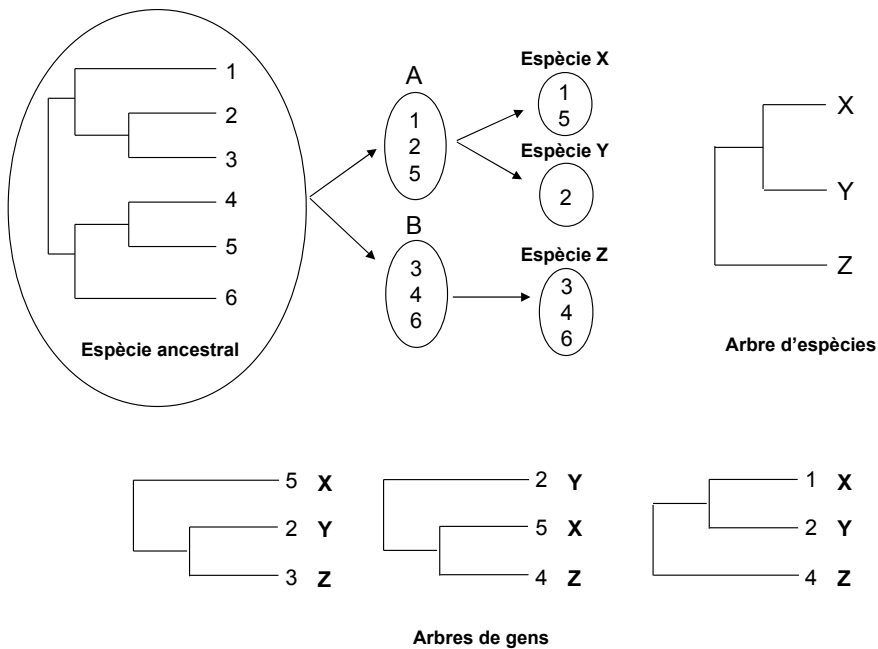


FIGURA 2. El problema dels arbres gènics per definir l'evolució de les espècies quan hi ha un repartiment aleatori del polimorfisme gènic ancestral. La figura il·lustra un cas en què l'espècie ancestral és polimòrfica per a sis al·lels (1-6) del gen en estudi, la filogènia dels quals es mostra. En un primer succés de divergència es reparteixen els al·lels en dues poblacions que generen dues espècies noves (A i B). En una etapa posterior l'espècie A se subdivideix en dues noves poblacions, que esdevenen dues espècies (X i Y) amb un nou repartiment d'al·lels. L'espècie B esdevé l'espècie Z, en aquest cas sense subdivisió. Segons els al·lels que utilitzem, ja sigui perquè els altres s'han extingit o per qüestions de mostreig, la reconstrucció filogenètica diferirà o no de la vertadera filogènia d'espècies. Per exemple, si utilitzem els al·lels 5, 2 i 3 la filogènia agruparà les espècies Y i Z com a més properes. Però si utilitzem els al·lels 5, 2 i 4, les espècies més properes seran la X i la Z. La filogènia real de les espècies, en què X i Y són les més properes, apareixerà només si utilitzem, per exemple, els al·lels 1, 2 i 4. Cal observar que si hi ha hagut transferència horitzontal entre les espècies X i Z o Y i Z el resultat de les filogènies errònies seria el mateix.

Recentment, Hey i el seu equip, amb un conjunt de gens nuclears i mitocondrials, han aportat proves contundents d'introgressió entre ambdues espècies. Aquests estudis no solament han demostrat signatures d'introgressió, sinó que diferents gens mostren graus d'introgressió diferents (Wang *et al.*, 1997), que van des d'un abundant flux recent per al locus *Adh*, passant per un flux limitat i antic per al locus *per*, fins a una manca de flux per al locus *Hsp82*.

Aquest aparent enrenou ha estat resolt quan els estudis de lligament en els genomes han demostrat que certes regions genòmiques, generalment associades a gens sotmesos a selecció divergent, contenen locus molt diferenciats entre les espècies, mentre que altres regions sense adaptacions divergents estan molt introgressades i són poc divergents. En alguns casos les adaptacions divergents estan lligades a inversions cromosòmiques (Noor *et al.*, 2001). Ja que les inversions inhibeixen la recombinació, aquesta associació suggereix que les inversions ajuden a mantenir plegades les divergències adaptatives de cada espècie enfront del paper disgregatiu de la recombinació. El mateix efecte sobre l'especiació ha estat suggerit en la divergència humans-ximpanzés, en què la taxa de substitució aminoàcida és més alta en els cromosomes amb reordenacions (Navarro i Barton, 2003).

Aquests i altres estudis de l'arquitectura del genoma demostren que la hibridació és un procés en marxa, que genera flux gènic d'una manera desigual pel paisatge genòmic, amb una major intensitat en aquelles regions menys implicades en els caràcters adaptatius que incideixen en l'aptitud reproductiva, ecològica i etològica. Per tant, podríem dir que el genoma no és impermeable al flux gènic, sinó que més aviat és semipermeable, i que només aquelles regions crítiques per a la integritat de l'espècie estan reproductivament aïllades. Aquesta vi-

sió reticulada de l'especiació que compatibilitza el flux gènic i la divergència adaptativa desafia novament l'exclusivitat del paper de l'aïllament reproductiu en la integritat de l'espècie.

L'especiació híbrida amb duplicació de genomes

El paper de la hibridació va més enllà de l'efecte que el flux gènic té en modificar l'arquitectura genòmica de les espècies, encara que se'n mantingui la integritat. Sovint la hibridació és també el punt de partida per generar noves espècies.

És ben sabut que la majoria d'espècies de falgueres (pteridòfits) i de plantes fanerògames (angiospermes) s'han originat duplicant tot el genoma (poliplòidia), i que una gran part dels seus genomes és d'origen híbrid (allopoliplòidia). En molts casos l'esterilitat híbrida és el resultat d'una segregació cromosòmica anòmala en la meiosi deguda al mal aparellament dels cromosomes híbrids no homòlegs, la qual cosa produeix molts gàmetes deficientes amb un nombre incorrecte de cromosomes. Doblar el nombre de cromosomes en els híbrids per poliplòidia proporciona un conjunt complet de cromosomes homòlegs que supera la barreira de l'esterilitat perquè cada cromosoma té una copia homòloga duplicada per aparellar-s'hi. Aquest és un mecanisme sorprenent perquè en un sol pas produeix una nova espècie allopoliploide, i per això s'anomena tot sovint *especiació instantània*.

Val a dir que el procés no és tan instantani, perquè generalment ocorren moltes reorganitzacions genòmiques, tant cromosòmiques com de seqüències de DNA, immediatament després de la duplicació. Aquest dinamisme genòmic, observat en la síntesi d'allopoliploides artificials, té importants conseqüències per generar nova va-

riabilitat per recombinació, molt útil per a l'adaptació ecològica a nous hàbitats i també per augmentar la fertilitat. Les causes d'aquest dinamisme es comencen a conèixer i semblen relacionades amb la inducció de la mobilització dels elements transposables. Per exemple, en alloploidoides experimentals d'*Arabidopsis*, una planta de la família de les cols (Madlung *et al.*, 2005) i en allotetraploidoides de cotó (*Gossypium barbadensis*) sintetitzats de nou (Zhao *et al.*, 1998) alguns retroelements han augmentat la seva taxa d'expressió o transposició. McClintock (1964), basant-se en els seus treballs amb el blat de moro, va avançar la idea que «grans reestructuracions cromosòmiques poden produir-se en una planta híbrida i es poden continuar produint en la seva descendència». Aquests experiments recents sembla que donen suport a les idees de McClintock, Premi Nobel pel descobriment dels elements transposables i els seus efectes en la regulació i evolució del genoma.

Però encara que l'alloploidia és un mecanisme freqüent d'especiació, moltes espècies s'originen també per hibridació sense cap duplicació genòmica. Aquestes espècies híbrides, anomenades *homoploides*, superen la «inferior» fertilitat híbrida mitjançant diversos mecanismes, dels quals parlarem més endavant. Aquest procés és totalment inacceptable per als defensors del CBE, els quals consideren la baixa fertilitat híbrida com la garantia necessària per a la integritat de les espècies. Val a dir que no tots els neodarwinistes comparteixen aquest punt de vista. Stebbins i Grant, per exemple, accepten la hibridació com una font de noves espècies. Més amunt he tractat de justificar el fet de que la hibridació sembla freqüent a la natura i que aquesta genera mosaics genòmics susceptibles d'evolució ulterior. La capacitat de supervivència dels híbrids queda palesa quan observem que la mesura acurada de l'aptitud dels híbrids ens de-

mostra que sovint aquests no tenen una aptitud global inferior a les espècies parentals (vegeu la taula 1). Recentment tenim proves contundents del fet que la hibridació, mitjançant diversos mecanismes de reproducció, té un paper important en l'origen de moltes espècies, i tot això gràcies al treball experimental de molts investigadors, del qual faig un esbós a continuació.

L'especiació híbrida sense duplicació (homoploide)

Un paradigma de l'especiació híbrida sense duplicació genòmica és el que protagonitzen diverses espècies de gira-sols (gènere *Helianthus*). L'espècie *H. anomalus* té un origen híbrid a partir de les espècies *H. annuus* i *H. petiolaris*. Quan es comparen els mapes genètics de les tres espècies s'observa una àmplia reorganització del genoma híbrid, produïda per almenys tres trencaments, tres fusions i una duplicació en els cromosomes de les espècies progenitores. Rieseberg i els seus col·laboradors han estudiat la dinàmica d'aquesta reestructuració mitjançant encreuaments híbrids en el laboratori. Després de només cinc generacions d'hibridacions i retroencreuaments van recuperar diverses línies híbrides fèrtils, i van comprovar que els cromosomes híbrids s'havien reorganitzat i que l'ordre dels gens era molt semblant en totes les línies híbrides obtingudes. I el que és més sorprenent, aquesta estructura genòmica dels híbrids artificials era concordant amb la de l'espècie híbrida natural, *H. anomalus* (vegeu la figura 3). Aquestes concordances genòmiques, juntament amb el ràpid augment de la fertilitat de les línies sintètiques en només cinc generacions, van suggerir als investigadors que la selecció per la fertilitat híbrida és ràpida i depèn de blocs específics de gens (Rieseberg *et al.*, 1996).

TAULA 1. *Aptitud híbrida en alguns gèneres que hibriden a la natura*

| Gènere | Component de l'aptitud híbrida | Aptitud híbrida relativa |
|---------------------|--|--------------------------|
| <i>Plantes</i> | | |
| <i>Quercus</i> | Maduració del fruit | L-E |
| <i>Artemisia</i> | Estabilitat del desenvolupament, herbivoria | E |
| <i>Iris</i> | Tolerància a l'ombra | I (I-H) |
| | Viabilitat de les llavors madures | E, L |
| <i>Eucalyptus</i> | Valor reproductiu | I (I-H), L |
| <i>Carpobrotus</i> | Reclutament (llavors per planta) | I |
| | Germinació de les llavors (després del pas intestinal) | H |
| <i>Animals</i> | | |
| <i>Hyla</i> | Estabilitat del desenvolupament | E |
| <i>Sceloporus</i> | Segregació cromosòmica en els mascles | E (E-L) |
| <i>Colaptes</i> | Grandària de la niuada | E |
| <i>Geospiza</i> | Supervivència, reclutament, èxit reproductiu | H |
| <i>Allonemobius</i> | Supervivència | I(L-I) |
| <i>Mercenaria</i> | Supervivència | L, E(E-H) |
| <i>Notropis</i> | Supervivència | L (L-E) |
| <i>Bombina</i> | Viabilitat | L, E |
| <i>Apis</i> | Capacitat metabòlica | L |
| <i>Gasterosteus</i> | Eficiència alimentària (farratgera) | I |
| <i>Gambusia</i> | Desenvolupament | H, I |

Adaptat d'Arnold (1997), on es poden trobar totes les referències originals, excepte per a *Carpobrotus* (Vilà *et al.*, 2000). Les estimes d'aptitud són relatives a ambdues espècies parentals: L: aptitud inferior; I: intermèdia; E: equivalent; H: superior. Es dona l'aptitud més comuna seguida de l'interval dels valors d'aptitud entre parèntesi. Les comes separen els resultats de diferents estudis (Fontdevila, 2004).

Però la selecció per fertilitat no ha estat l'única en el procés d'especiació dels girasols. Gross i Rieseberg (2005) han puntualitzat que la selecció ecològica ha tingut també un paper molt important. Almenys hi ha tres espècies híbrides (*H. anomalus*, *H. deserticola* i *H. paradoxus*) que ocupen hàbitats molt divergents dels de les espècies progenitores, les quals utilitzen des de sòls d'argiles pesades i humides (*H. annuus*) fins a sòls sorrenca i àrids (*H. petiolaris*). Aquestes dues espècies formen eixams híbrids que, mitjançant hibridacions repetides, s'estabilitzen i possibiliten l'evolució dels híbrids per adaptació ecològica cap a hàbitats nous no ocupats, que moltes vegades són més extrems (transgressius) que els de les espècies progenitores. Així, *H. anomalus* és endèmic

de les dunes actives, *H. deserticola* es troba en hàbitats xèrics i *H. paradoxus* ocupa els aiguamolls salins desèrtics, tots ambients extrems.

Hi ha molts casos semblants de divergència ecològica en altres espècies híbrides homoploides en plantes (gèneres *Stephanomeria*, *Paeonia*, *Argyranthemum*, *Penstemon*, *Senecio*, *Pinus* i *Iris*). Però l'evidència de divergència ecològica no és una prova final del fet que és realment la hibridació la responsable de l'aparició dels caràcters seleccionats. Podria ser que aquests caràcters adaptatius fossin el resultat de l'acció gradual de mutacions acumulades després de l'especiació. Novament la capacitat de portar a terme experiments tant en hivernacles com en condicions naturals amb

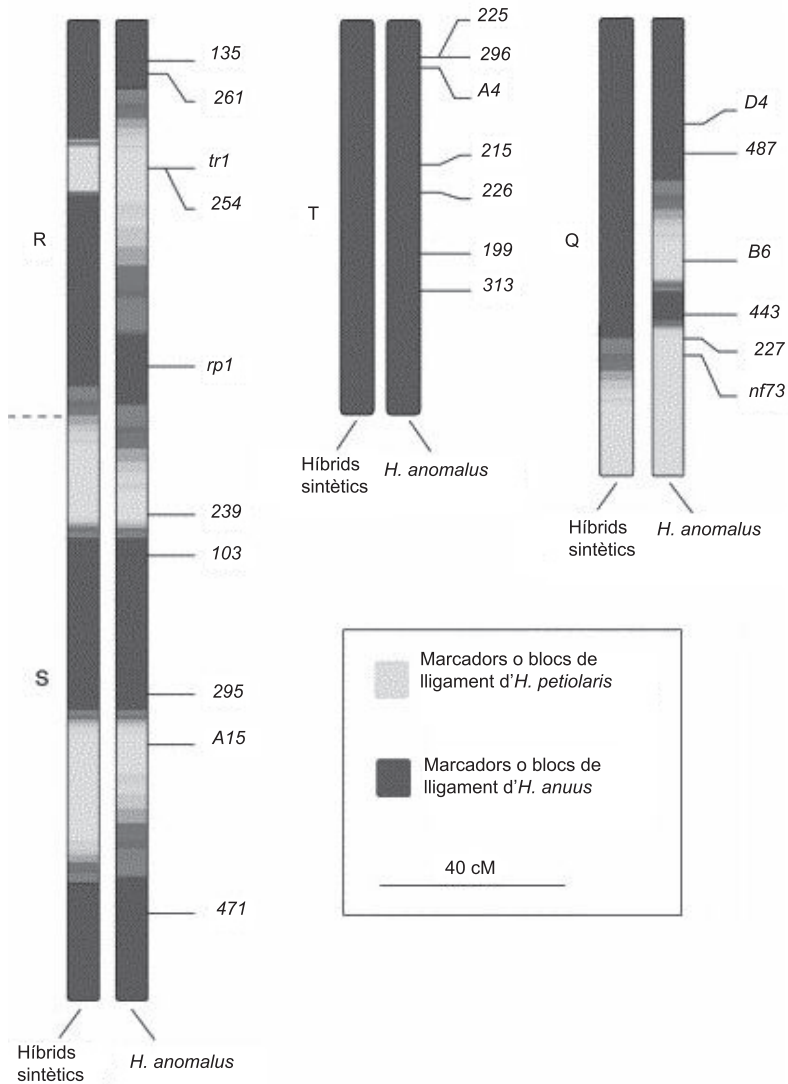


FIGURA 3. Composició genòmica concordant entre llinatges híbrids antics i experimentals (sintetitzats) per a tres grups de lligament (cromosomes). Les lletres a l'esquerra de cada grup assenyalen blocs de lligament de l'espècie híbrida *Helianthus anomalous* i indiquen homologia amb blocs de les espècies parentals, *H. annuus* i *H. petiolaris*. La distribució dels blocs cromosòmics parentals en els híbrids sintètics (grup de l'esquerra) i en l'espècie híbrida natural *H. anomalous* (grup de la dreta), que s'indica mitjançant barres grises (*H. petiolaris*) o negres (*H. annuus*), és molt concordant. Les regions que contenen zones intercalades d'ambdues espècies parentals s'indiquen amb diferents intensitats de grisos (Rieseberg i Noyes, 1998).

Helianthus ha permès reproduir en els híbrids sintètics els mateixos caràcters extrems que es troben en les espècies híbrides antigues. Aquests caràcters inclouen el contingut de nitrogen i la suculència de les fulles i l'àrea foliar en *H. anomalus*, el diàmetre de la tija i l'època de floració en *H. deserticola* i el contingut de sofre, calci i bor, la forma i la suculència de les fulles en *H. paradoxus*. Aquest treball s'ha completat amb estudis genètics que demostren que els caràcters extrems (transgressius) dels híbrids es poden generar mitjançant l'acció complementària dels gens dels progenitors (Riesberg *et al.*, 2003). Aquests resultats constitueixen un cos formidable de proves que dona suport al paper principal de la selecció ecològica en l'origen de les espècies híbrides homoplòides.

Encara que la majoria d'estudis aprofundits de la genètica i l'ecologia de l'especiació híbrida han estat fets amb plantes, a mesura que hem anat disposant de noves sondes genòmiques els animals també han contribuït amb alguns exemples ben documentats (vegeu Arnold, 1997). La família dels peixos ciprínids (Cyprinidae) mostra una taxa d'hibridació natural relativament alta (11-17 %). Està demostrat que l'espècie *Gila seminuda* es va originar per hibridació entre *G. elegans* i *G. robusta*. En realitat, actualment es considera que tot el gènere *Gila* ha evolucionat segons processos d'hibridació (Dowling i DeMarais, 1993) que han intercanviat gens entre espècies (reticulació), i que aquesta introgressió sembla que continua actualment, en vista de l'extrema semblança del DNA mitocondrial entre algunes espècies de *Gila*. El paper de la divergència ecològica ha estat també demostrada en *G. seminuda* per l'observació de la seva distribució restringida al riu Virgin, un petit afluent del riu Colorado al sud-oest dels EUA. En aquest afluent les espècies progenitores de *G. seminuda* no s'han

trobat mai, malgrat que coexisteixen simpàtricament en tot el riu Colorado i no sembla que hi hagi cap barrera que n'impedeixi la migració. Les revisions recents de l'especiació homoplòide en animals (vegeu una revisió a Arnold, 2006, p. 144-147) descriuen un nombre de casos cada vegada més ampli, alguns dels quals molt comprovats, que inclouen organismes tan diversos com les puces d'aigua (*Daphnia*), els coralls (*Alcyonium*), les llagostes (*Warramaba*), les granotes (*Rana*), les mosques (*Rhagoletis*) i les mones (*Macaca*). Molt probablement aquesta llista ha d'augmentar a mesura que s'utilitzin més mètodes moleculars i nous enfocaments sobre l'especiació híbrida en els projectes d'investigació futurs.

Un trànsit horitzontal de gens

L'intercanvi de gens entre espècies no es limita a la hibridació. La transferència de gens d'un organisme a un altre que no sigui un descendent seu, anomenada *transferència horitzontal* (o *lateral*) de gens (THG), és avui dia totalment acceptada en els procarïotes i cada vegada més evident en els eucariotes. L'any 1959 un grup de científics japonesos va comunicar per primera vegada que els gens de resistència a antibiòtics podien passar horitzontalment d'un bacteri a un altre. La sorpresa, carregada d'escepticisme, va ser tan gran que la comunitat científica occidental va necessitar una dècada per creure-s'ho. Aquest fet no ens ha de sorprendre si tenim en compte que la THG està en contra del principi filogenètic de la transmissió vertical i, sobretot, del paper exclusiu de la interrupció del flux gènic en la integritat de les espècies. L'impacte es va fer palès quan els mètodes genòmics van revelar que una gran part del genoma bacterià és d'origen aliè; en el cas del conegut *Escherichia coli*, fins a un 18 % (Lawrence i Ocham, 1998).

L'escepticisme sobre el valor evolutiu de la THG ha continuat fins que en l'última dècada una allau de dades genòmiques han demostrat sense cap dubte que la THG té un paper important no solament en els procarïotes sinó també en els eucariotes.

El món quimèric dels virus i els procarïotes

Enlloc és tan espectacular el poder de l'intercanvi horitzontal com en els virus. Els virus dels bacteris, anomenats *bacteriòfags*, són uns intermediaris molt eficaços per transmetre factors genètics als bacteris mitjançant un procés anomenat *transducció*. Molts d'aquests factors permeten adquirir noves funcions als bacteris i contribueixen significativament a la seva evolució.

La transducció no és l'únic procés de TGH en els bacteris. La transformació i la conjugació són dos mecanismes que permeten transferir material genètic d'un bacteri a un altre mitjançant els plasmidis i altres elements genètics mòbils. Tanmateix, no tots els gens són transferits amb la mateixa freqüència. Mentre que els gens que codifiquen funcions cel·lulars molt generals (domèstiques), com les proteïnes histones o ribosòmiques, són àmpliament transferits, els gens informatius com els que intervenen en la transcripció o la traducció són transferits amb menys freqüència. La raó ha estat atribuïda al fet que la complexitat de les interaccions dels gens informatius limita la transferència horitzontal amb èxit. Però, independentment de si aquesta «hipòtesi de la complexitat» (Jain *et al.*, 1999) és o no certa, el poder i la persistència de la THG han fet trontollar els conceptes d'organisme i espècie.

Alguns evolucionistes (Goldenfeld i Woese, 2007) veuen els bacteris com a comunitats naturals, en comptes d'individus, ca-

paces d'envair nínxols ecològics a causa del seu poder d'adquirir i descartar gens en resposta a l'ambient. Això, segons Woese, fa dubtar de la validesa del concepte d'espècie en el regne microbià. Sigui com sigui, ningú avui no gosa negar que la transferència horitzontal ha estat fonamental en l'evolució dels procarïotes.

Hi ha trànsit de gens en el món eucariota?

La integració de seqüències víriques en els genomes eucariotes està molt ben caracteritzada. Aquest dinamisme està promogut en gran part pels elements transposables i permet especular sobre la interacció entre el DNA genòmic i el món exterior (Leitch, 2007). Recentment, han estat descrits exemples de transferència horitzontal de seqüències víriques en els eucariotes. Un dels millors documentats és el DNA del geminivirus, que s'ha trobat integrat en forma de repeticions en tàndem en el genoma d'espècies de *Nicotiana*. En aquest cas és molt possible que l'element mòbil *Helitron* hagi capturat el virus i hagi cooperat en la integració i l'amplificació d'una seqüència recombinant (Murad *et al.*, 2004). Altres casos semblants han estat descrits en seqüències de pararetrovirus integrades en els plataners, el tabac i la petúnia. Un cas recent molt espectacular fa referència a la integració d'un retrovirus en el genoma del coala (Tarlinton *et al.*, 2006). Molts evolucionistes pensen que aquest cas d'endogenització retrovírica no és un succés aïllat, i que aquest fenomen ha estat tan freqüent en la història evolutiva que possiblement una tercera part del nostre genoma és d'origen víric.

Les proves que els genomes eucariotes molt probablement poden integrar també gens d'origen procarïota (i possiblement eucariota), almenys en els eucariotes

fagotròfics unicel·lulars, s'estan acumulant acceleradament (Andersson 2005). Entre aquests tenim actualment molts casos que inclouen *Giardia*, *Trypanosoma*, *Entamoeba*, *Euglena*, *Cryptosporidium* i altres (vegeu les referències a Huang *et al.*, 2004). Molts gens adquirits per THG són d'origen mitocondrial o aporten funcions mitocondrials. Però fins fa ben poc la transferència entre bacteris i organismes multicel·lulars era considerada rara o, almenys, inexistent. Recentment un estudi de genomes complets realitzat per set grups de recerca (Dunning Hotopp *et al.*, 2007) ha demostrat que els genomes d'insectes i nematodes contenen una àmplia gama d'insercions del bacteri endosimbiont *Wolbachia pipiens*, que van des de petites seqüències de menys d'1 Mb fins a gairebé el genoma complet. Segons els autors, la raó de no haver detectat abans aquest tipus de THG és que «les seqüències bacterianes han estat rutinàriament excloses dels mètodes d'acoblament bioinformàtic sense una verificació experimental».

Les proves de gens de transmissió horitzontal entre eucariotes multicel·lulars són menys abundants. Les plantes proporcionen alguns exemples ben documentats. En aquesta dècada Palmer i el seu equip (Bergthorsson *et al.*, 2003) han donat dades molt sòlides del fet que les discordances filogenètiques amb gens mitocondrials trobades en les angiospermes són molt probablement degudes a TGH entre plantes allunyades evolutivament. Si deixem de banda els casos ja coneguts de TGH en eucariotes mitjançant els elements transposables, aquest ha estat el primer cas fonamentat del fet que les plantes poden transferir DNA a d'altres plantes. Des d'aleshores els casos de transferència horitzontal de DNA mitocondrial han anat augmentant.

Entre els exemples més il·lustratius hi ha els que impliquen les plantes hostes i les seves plantes paràsites perquè ens

aporten proves que la TGH es pot produir pel contacte físic directe. Moltes plantes del gènere *Plantago*, una mala herba, estan parasitades per plantes deficientes en clorofilla del gènere *Cuscuta*. L'equip de Palmer (Mower *et al.*, 2004) ha construït una filogènia amb quaranta-tres espècies de *Plantago* basant-se en el gen mitocondrial *atp1*. Aquesta filogènia està d'acord en general amb altres filogènies, però tres espècies de *Plantago* contenen un pseudogèn *atp1* que s'agrupa amb el del gènere *Cuscuta*, molt allunyat filogenèticament, la qual cosa dóna suport a la TGH des del paràsit a l'hoste. Resulta molt significatiu que altres dues espècies de *Plantago* pròximes entre si i que creixen exclusivament a gran altitud als Andes continguin també un altre pseudogèn *atp1*, que s'agrupa en el clade de les Orobanchaceae, una família que comprèn plantes paràsites. En particular, aquest pseudogèn és molt semblant al de les plantes paràsites del gènere *Bartsia*, endèmiques dels Andes d'altitud, mentre que el pseudogèn *atp1* dels *Plantago* europeus s'agrupa només amb els gens de la *Cuscuta* europea. Aquesta correspondència biogeogràfica dóna encara més suport al fet que la transferència no solament és horitzontal, sinó que es realitza per contacte directe entre paràsit i hoste, possiblement mitjançant els haustoris, unes estructures especialitzades dels paràsits que penetren intracel·lularment dins dels seus hostes. Hi ha milers de plantes paràsites i recentment molts altres casos de THH han estat demostrats en els gèneres paràsits *Rafflesia* i *Sapria*, que han adquirit seqüències de DNA mitocondrial a partir de les seves plantes hostes (Davis i Wurdack, 2004).

LA XARXA DE LA VIDA

Fins ara he tractat d'il·lustrar que el ge-

noma és probablement un mosaic de seqüències de DNA producte de la transmissió vertical, de la hibridació i, també, de la transmissió horitzontal. Aquesta visió nova planteja alguns problemes per explicar la integritat de les espècies i, en conseqüència, la seva definició. El tema no és trivial perquè incideix no solament en les bases epistemològiques de l'especiació, el misteri dels misteris darwinista, sinó també en gran part de la «llarga» discussió darwinista de l'evolució. En aquesta part final del capítol tractaré d'aclarir el que jo considero el punt de vista més adequat de l'espècie i com aquest es relaciona amb les idees de Darwin. En resum, la qüestió a tractar és si les noves proves de la genètica i la genòmica evolutives donen suport, modifiquen o contradueixen les bases del paradigma darwinista.

Tota la llarga discussió (*the long argument*) continguda en *L'origen de les espècies*, tal com hem vist al principi del capítol, condueix a l'afirmació de Darwin que l'evolució és un procés de descendència amb modificació. La representació d'aquest procés en forma d'arbre és una de les conclusions immediates que Darwin presenta en la seva obra, però no és l'única. Val a dir un cop més que aquesta il·lustració magistral de la ramificació dels llinatges evolutius representa una garrotada definitiva al punt de vista creacionista de la vida, la *scala naturae*, en la qual tots els organismes estan arrencats en una escala, en ordre creixent de complexitat, fixada des del moment de la creació independent. Avui sabem que això no és així i que els organismes són el resultat d'una evolució ramificada.

Una altra conclusió del punt de vista darwinista fa referència al concepte d'espècie. La reticència de Darwin a acceptar una definició precisa d'espècie es fa palesa al llarg de la seva obra, sobretot en el valor dubtós que dona a l'aïllament reproductiu com a

criteri de definició d'espècie. Darwin va defensar sempre que «ni la fertilitat ni l'esterilitat permeten una distinció clara entre espècies i varietats» i proposa que «les proves a partir d'aquest origen es van fent graduals i són dubtoses en la mateixa mesura que les altres proves derivades d'altres diferències constitutives i estructurals» (Darwin, 1859, p. 248). En altres paraules, Darwin no veu cap diferència fonamental en la naturalesa gradual dels caràcters definitoris de les espècies, com són la morfologia, la fisiologia o el comportament, i les barreres d'aïllament reproductiu. Abans ja he explicat com Darwin reivindica el paper de la selecció natural enfront de les barreres d'aïllament, la qual cosa afavoreix els models no allopàtrics d'especiació. Ara, després d'haver documentat la presència d'intercanvi genètic en tots els dominis de la vida, la selecció natural reforça el seu protagonisme en l'origen i el manteniment de les espècies. No és estrany, per tant, que veient els problemes del CBE, molts evolucionistes hagin proposat conceptes d'espècie independents de criteris reproductius.

L'espècie cohesiva

Els conceptes d'espècie es fonamenten en propietats universals (o simplement «universals») dels membres de cada espècie. Per exemple, el concepte filogenètic es basa en la seva pertinença a un llinatge evolutiu; el concepte biològic, en la comunitat reproductiva de la qual formen part; el concepte ecològic, en la comunitat de nínxol, etc. Aïllament, cadascuna d'aquestes propietats universals són insuficients per a una definició d'espècie. La definició d'espècie biològica no és aplicable quan hi ha flux genètic ni tampoc serveix per als organismes asexuals. La definició filogenètica no defineix quins són els trets clau que han de consi-

derar-se en les filogènies per definir l'espècie. L'espècie ecològica oblida el paper del llinatge evolutiu. Templeton (1989), en un intent integrador, ha definit l'espècie cohesiva.

L'espècie cohesiva és «el grup d'organismes més inclusiu que té el potencial de l'intercanvi genètic o demogràfic», en paraules de Templeton. Per *grup inclusiu* entén que pertanyin a un llinatge evolutiu, amb la qual cosa inclou l'universal filogenètic. Però això no és suficient; en realitat la filogènia és un patró resultant d'un procés i no ens diu gaire dels mecanismes en joc. A més a més, l'espècie ha de ser una comunitat reproductiva amb intercanvi genètic, encara que aquí el concepte de comunitat reproductiva no es limita als encreuaments sexuals: també inclou altres mètodes de reproducció (com la transmissió materna del DNA mitocondrial). Però la reproducció requereix també que els individus ocupin un ambient en el qual estiguin adaptats (el seu nínxol) i en el qual tots siguin intercanviables (és l'intercanvi demogràfic). D'aquesta manera, una comunitat reproductiva té al mateix temps dos components, un de genètic i un d'ecològic, quelcom que no es preveu en el CBE.

En resum, la demostració que un conjunt d'organismes (o poblacions) constitueix un llinatge evolutiu és necessari però no suficient per definir una espècie. El concepte cohesiu demanda que hi hagi intercanvi genètic o intercanvi demogràfic dins del grup d'organismes (i no amb altres grups externs). En els organismes sexuals l'intercanvi genètic és molt prevalent, però en els organismes asexuals és l'intercanvi demogràfic el que mana. En tot cas, la prevalença d'un o l'altre depèn del sistema de reproducció. En el domini dels organismes sexuals l'intercanvi genètic domina sobre el demogràfic, però en el dels organismes asexuals és l'inrevés. En el cas de les espècies

amb flux genètic interespecífic (singameons), ambdós tipus d'intercanvi tenen un paper important.

Aquest concepte d'espècie té molts avantatges. El primer és que es pot aplicar a tots els éssers vius, independentment del tipus de reproducció. En segon lloc, incorpora els diferents conceptes: filogenètic, genètic i ecològic, principalment, i dona un paper important a la selecció ecològica, absent en el CBE. Com a conseqüència, una espècie cohesiva pot intercanviar gens amb altres espècies (llinatges), però també pot mantenir el seu estatus si l'intercanvi demogràfic és únicament entre els membres del seu llinatge, propiciat per una forta selecció ecològica. Finalment, Templeton (1998) demostra que aquest concepte d'espècie és tractable quantitativament mitjançant tècniques estadístiques que permeten distingir si un conjunt d'organismes constitueixen més d'una espècie.

Misteri, quin misteri?

Quan es té present el paper conjunt de l'ecologia i el flux genètic sota el concepte cohesiu, la representació reticulada dels arbres d'espècies, tan freqüent en les filogènies de gens, esdevé molt menys conflictiva per entendre l'arbre de la vida. Sota aquest model els llinatges d'espècies poden mantenir la seva integritat enfront de l'intercanvi genètic interespecífic; n'hi ha prou que l'intercanvi demogràfic sigui suficient. És més, la hibridació ja no és un problema; pot fins i tot ser una nova font de variabilitat sobre la qual actua la selecció natural. Ni tampoc no ho és la transferència horitzontal.

La principal diferència entre els conceptes cohesiu i biològic fa referència al paper de la selecció natural en l'especiació. Encara que Mayr (1970) reconeix que cada espècie ocupa un nínxol diferenciat, la qual co-

sa dona suport a la radiació adaptativa i al «progrés» evolutiu, defensa que la selecció natural no té un paper directe en l'especiació. El seu significat està limitat a conservar la integritat de l'espècie mitjançant mecanismes subsidiaris d'aïllament. Aquest punt de vista condueix forçosament a negar l'especiació en simpatria, com ja he discutit més amunt. Per a Dobzhansky (1937), el paper de la selecció natural és important només en el reforçament de l'aïllament prezigòtic. Però, independentment de la seva importància (vegeu el requadre 1), el reforçament no dona un paper clau a la selecció natural en l'especiació.

El punt de vista de Darwin sobre el paper de la selecció natural en l'especiació és totalment diferent. No és cert, com molts autors han assegurat, que Darwin hagués deixat sense resoldre, o almenys sense encarar, el tema de l'especiació. El capítol iv de *L'origen de les espècies*, dedicat a la selecció natural, és un compendi d'idees sobre com es poden originar les espècies, això sí, amb un paper primordial per a la selecció natural. De fet, tot el seu llibre està farcit de paràgrafs en els quals es discuteixen les condicions favorables per a la producció de noves formes per selecció natural. Darwin discuteix el valor relatiu de l'ecologia i l'aïllament, però no es cansa de vindicar l'acció bàsica de la selecció natural, encara que reconeix la importància de l'aïllament per accelerar la divergència. Però que l'aïllament no és per a Darwin una condició necessària per a la divergència queda ben palès quan diu:

«El resultat (és a dir, la divergència) tot sovint es retarda molt a causa del lliure intercanvi. Molts exclamaran que aquestes causes diverses són totalment suficients per neutralitzar el poder de la selecció natural. Jo no ho crec. El que sí que crec és que la selecció natural actua en gener-

al molt lentament, només en llargs intervals de temps i només en uns pocs habitants de la mateixa regió»

(Sisena edició de *The origin*, p. 84-85.)

Darwin no ignora l'intercanvi, un sinònim darwinista de flux gènic, com a força que s'oposa a la divergència, però mai no considera la seva interrupció una condició necessària per a l'especiació. És la selecció natural la que, enfront d'altres forces oposades a la divergència, principalment el flux gènic, dirigeix l'origen i el manteniment de les espècies.

Encara que Darwin coneixia el paper de la hibridació, no podia preveure la importància que està adquirint l'intercanvi genètic arran dels estudis genòmics, tal i com hem presentat molt breument en aquest capítol. Estic convençut que si Darwin hagués conegut aquests estudis no hauria tingut cap inconvenient per substituir el seu arbre de la vida per una xarxa que representés la diversitat biològica. Aquesta xarxa de la vida no exclou la idea pionera i visionària darwinista de la ramificació, sinó que més aviat la inclou amb una imatge d'intercanvis entre branques, com si fossin empelts. Però, el més important és que el patró que estem observant actualment ens permet sospesar el paper relatiu de les barreres d'aïllament enfront dels processos adaptatius (p. ex., la selecció natural) i no adaptatius (p. ex., la deriva). El resultat d'aquesta anàlisi dona cada vegada més suport al fet que la selecció natural és determinant en la formació de les espècies, una idea totalment darwinista. D'aquí que el títol d'aquest capítol, que pot semblar agosarat per als defensors de la visió clàssica de l'espècie vertical, amb barreres d'aïllament i transmissió gènica vertical exclusiva, serveixi per vindicar el paper generador i cohesionant de la selecció natural darwinista en l'especiació.

AGRAÏMENTS

L'autor agraeix a Montserrat Peiró la seva col·laboració en el dibuix de les figures. Aquest treball és en part el resultat de les converses amb molts dels meus estudiants, col·laboradors i col·legues, i de la meua recerca en especiació finançada per nombrosos ajuts del Ministeri d'Educació i Ciència, dels fons FEDER de la Unió Europea i la Generalitat de Catalunya. A tots ells manifesto aquí la meua gratitud. Tanmateix, les idees i les propostes d'aquest treball són exclusivament responsabilitat meua.

BIBLIOGRAFIA

- ANDERSSON, J. O. (2005). «Lateral gene transfer in eukaryotes». *Cell Mol. Life Sci.*, 62: 1182-1197.
- ARNOLD, M. L. (1997). *Natural hybridization and evolution*. Nova York: Oxford University Press.
- (2006). *Evolution through genetic exchange*. Nova York: Oxford University Press.
- BARLUENGA, M.; STÖLTYING, K. N.; SALZBURGER, W.; MUSCHICK, M.; MEYER, A. (2006). «Sympatric speciation in Nicaraguan crater lake cichlid fish». *Nature*, 439: 719-723.
- BERGTHORSSON, U.; ADAMS, K. L.; THOMASON, B.; PALMER, J. D. (2003). «Widespread horizontal transfer of mitochondrial genes in flowering plants». *Nature*, 424: 197-201.
- BUSH, G. L. (1993). «Host race formation and sympatric speciation in *Rhagoletis* fruit flies (Diptera: Tephritidae)». *Psyche*, 99: 335-357.
- (1994). «Sympatric speciation in animals: new wine in old bottles». *Trends Ecol. Evol.*, 9: 285-288.
- (1998). «The conceptual radicalization of an evolutionary biologist». A: HOWARD, D. J.; BERLOCHER, S. [ed.]. *Endless forms: species and speciation*. Nova York: Oxford University Press, 425-438.
- COYNE, J. A.; ORR, H. A. (2004). *Speciation*. Sunderland: Sinauer Associates.
- DARWIN, C. R. (1859). *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. 1a ed. Londres: John Murray.
- (1869). *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. 5a ed. Londres: John Murray.
- (1872). *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. 6a ed. Londres: John Murray.
- DAVIS, C. C.; WURDACK, K. J. (2004). «Host-to-parasite gene transfer in flowering plants: phylogenetic evidence from Malpighiales». *Science*, 305: 676-678.
- Dieckmann, U.; Doebeli, M.; Metz, J. A. J.; Tautz, D. [ed.]. (2004). *Adaptive speciation*. Cambridge: Cambridge University Press.
- DOBZHANSKY, T. (1935). «A critique of the species concept in biology». *Philos. Sci.*, 2: 344-355.
- (1937). *Genetics and the origin of species*. Nova York: Columbia University Press.
- DOWLING, T. E.; DEMARAIS, B. D. (1993). «Evolutionary significance of introgressive hybridization in cyprinid fishes». *Nature*, 362: 444-446.
- DUNNING HOTOPP, J. C.; CLARK, M. E.; OLIVEIRA, D. C. S. G. [et al.] (2007). «Widespread lateral gene transfer from intracellular bacteria to multicellular eukaryotes». *Science*, 317, 1753-1756.
- ECKENWALDER, J. E. (1984). «Natural intersectional hybridization between North American species of *Populus* (Salicaceae) in sections *Aigeiros* and *Tacamahaca*. III. Paleobotany and evolution». *Can. J. Bot.*, 62: 336-342.
- FEDER, J. L.; BERLOCHER, S. H.; ROETHELE, J. B. [et al.] (2003). «Allopatric genetic origins for sympatric host-plant shifts and race formation in *Rhagoletis*». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 100: 10314-10319.
- FEDER, J. L.; CHILCOTE, C. A.; BUSH, G. L. (1988). «Genetic differentiation between sympatric host races of *Rhagoletis pomonella*». *Nature*, 336: 61-64.
- FEDER, J. L.; STOLZ, U.; LEWIS, K. M.; PERRY, W. M.; ROETHELE, J. B.; ROGERS, A. (1997). «The effects of winter length on the genetics of apple and hawthorn races of *Rhagoletis pomonella* (Diptera: Tephritidae)». *Evolution*, 51: 1862-1876.
- FEDER, J. L.; XIE, X.; RULL, J. [et al.] (2005). «Mayr, Dobzhansky, and Bush and the complexities of sympatric speciation in *Rhagoletis*». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 102: 6573-6580.
- FONTDEVILA, A. (2004). «Hybrid speciation by transposition». A: MOYA, A.; FONT, E. [ed.]. *Evolution. From molecules to ecosystems*. Nova York: Oxford University Press, 182-194.
- GOLDENFELD, N.; WOESE, C. (2007). «Biology's next revolution». *Nature*, 445: 369.
- GRANT, V. (1957). «The plant species in theory and practice». A: MAYR, E. [ed.]. *The species problem*. Washington: American Association for the Advancement of Science, 39-80.
- (1981). *Plant speciation*. Nova York: Columbia University Press.
- GROSS, B. L.; RIESEBERG, L. H. (2005). «The ecologi-

- cal genetics of homoploid hybrid speciation». *J. Hered.*, 96: 241-252.
- HEWITT, G. M. (2000). «The genetic legacy of the Quaternary ice ages». *Nature*, 405: 907-913.
- (2004). «Using molecules to understand the distribution of animal and plant diversity». A: MOYA, A.; FONT, E. [ed.]. *Evolution: from molecules to ecosystems*. Nova York: Oxford University Press, 157-170.
- HUANG, J.; MULLAPUDI, N.; LANCTO, C. A. [et al.] (2004). «Phylogenomic evidence supports past endosymbiosis, intracellular and horizontal gene transfer in *Cryptosporidium parvum*». *Genome Biol.*, 5: R88.
- JAIN, R.; RIVERA, M. C.; LAKE, J. A. (1999). «Horizontal gene transfer among genomes: The complexity hypothesis». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 96: 3801-3806.
- KIMURA, M. (1968). «Evolutionary rate at the molecular level». *Nature*, 217: 624-626.
- KLICKA, J.; ZINK, R. M. (1997). «The importance of recent ice ages in speciation: a failed paradigm». *Science*, 277: 1666-1669.
- (1999). «Pleistocene effects on North American songbird evolution». *Proc. R. Soc. Lond. B*, 266: 695-700.
- KNOWLTON, N.; WEIGT, L. A. (1998). «New dates and new rates for divergence across the Isthmus of Panama». *Proc. R. Soc. Lond. B*, 265: 2257-2263.
- KOCHER, T. D. (2004). «Adaptive evolution and explosive speciation: the cichlid fish model». *Nature*, 5: 288-298.
- LAWRENCE, J. G.; OCHMAN, H. (1998). «Molecular archaeology of the *Escherichia coli* genome». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 95: 9413-9417.
- LEITCH, A. R. (2007). «The dynamic interplay between genomic DNA and the outside world». *Heredity*, 98: 61-62.
- MADLUNG, A.; TYAGI, A. P.; WATSON, B. [et al.] (2005). «Genomic changes in synthetic *Arabidopsis* polyploids». *Plant J.*, 41: 221-230.
- MALLET, J. (2005a). «Speciation in the 21st century». *Heredity*, 95: 105-109.
- (2005b). «Hybridization as an invasion of the genome». *Trends Ecol. Evol.*, 20: 229-237.
- MAYNARD SMITH, J. (1966). «Sympatric speciation». *Am. Nat.*, 100: 637-650.
- 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.
- MCCLINTOCK, B. (1984). «The significance of response of the genome to challenge». *Science*, 226: 792-801.
- MENKEN, S. B. J.; ROESSINGH, P. (1998). «Evolution of insect-plant associations: sensory perceptions and receptor modifications, direct food specializations, and host shifts in phytophagous insects». A: HOWARD, D. J.; BERLOCHER, S. H. [ed.]. *Endless forms: species and speciation*. Oxford: Oxford University Press, 145-156.
- MOWER, J. P.; STEFANOVIC, S.; YOUNG, G. J.; PALMER, J. D. (2004). «Gene transfer from parasitic to host plants». *Nature*, 432: 165-166.
- MURAD, L.; BIELAWSKI, J. P.; MATYASEK, R. [et al.] (2004). «The origin and evolution of geminivirus-related DNA sequences in *Nicotiana*». *Heredity*, 92: 352-358.
- NAVARRO, A.; BARTON, N. H. (2003). «Chromosomal speciation and molecular divergence—accelerated evolution in rearranged chromosomes». *Science*, 300: 321-324.
- NEI, M. (2005). «Selectionism and neutralism in molecular evolution». *Mol. Biol. Evol.*, 22: 2318-2342.
- NOOR, M. A. (1999). «Reinforcement and other consequences of sympatry». *Heredity*, 83: 503-508.
- NOOR, M. A. F.; GRAMS, K. L.; BERTUCCI, L. A.; REILAND, J. (2001). «Chromosomal inversions and the reproductive isolation of species». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 98: 12084-12088.
- POWELL, J. R. (1983). «Interspecific cytoplasmic gene flow in the absence of nuclear gene flow: evidence from *Drosophila*». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 80: 492-495.
- QUESADA, H.; POSADA, D.; CABALLERO, A.; MORÁN, P.; ROLÁN ÁLVAREZ, E. (2007). «Phylogenetic evidence for multiple sympatric ecological diversification in a marine snail». *Evolution*, 61: 1600-1612.
- RIESEBERG, L. H.; NOYES, R. D. (1998). «Genetic map-based studies of reticulate evolution in plants». *Trends Plant Sci.*, 3: 254-259.
- RIESEBERG, L. H.; RAYMOND, O.; ROSENTHAL, D. M. [et al.] (2003). «Major ecological transitions in wild sunflowers facilitated by hybridization». *Science*, 301: 1211-1216.
- RIESEBERG, L. H.; SINERVO, B.; RANDAL, C.; UNGERER, M.; ARIAS, D. M. (1996). «Role of gene interactions in hybrid speciation: Evidence from ancient and experimental hybrids». *Science*, 272: 741-745.
- ROLÁN-ÁLVAREZ, E. (2007). «Sympatric speciation as a by-product of ecological adaptation in the Galician *Littorina saxatilis* hybrid zone». *Journal of Molluscan Studies*, 73: 1-10.
- TARLINTON, R. E.; MEERS, J.; YOUNG, P. R. (2006). «Retroviral invasion of the koala genome». *Nature*, 442: 79-81.
- 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, 3-27.
- (1998). «Species and speciation: geography, population structure, ecology, and gene trees». A: HOWARD, D. J.; BERLOCHER, S. H. [ed.]. *Endless forms: species and speciation*. Oxford: Oxford University Press, 32-43.
- VILÀ, M.; D'ANTONIO, C. (1998). «Fitness of invasive *Carpobrotus* (Aizoaceae) hybrids in coastal California». *Ecoscience*, 5: 191-199.
- WALLACE, A. R. (1852). «On the monkeys of the Amazon». *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 20: 107-110.
- WANG, R. L.; WAKELEY, J.; HEY, J. (1997). «Gene flow and natural selection in the origin of *Drosophila pseudoobscura* and close relatives». *Genetics*, 147: 1091-1106.
- WOOD, T. K. (1993). «Speciation in the *Enchenopa binotata* complex (Insects: Homoptera: Membracidae)». A: LEES, D. R.; EDWARDS, D. [ed.]. *Evolutionary patterns and processes (Linnean Society Symposium N. 14)*. Londres: Linnean Society, 299-318.
- ZHAO, X. P.; SI, Y.; HANSON, R. E. [et al.] (1998). «Dispersed repetitive DNA has spread to new genomes since polyploid formation in cotton». *Genome Res*, 8: 479-492.
- ZUCKERKANDL, E.; PAULING, L. (1962). «Molecular disease, evolution, and genetic heterogeneity». A: KASHA, M.; PULLMAN, B. [ed.]. *Horizons in biochemistry*. New York: Academic Press, 189-225.