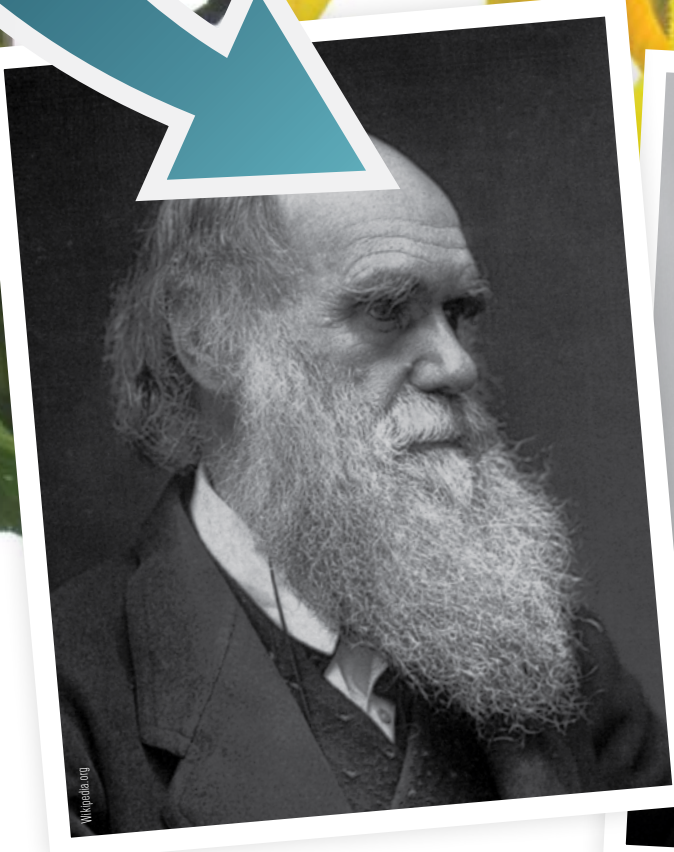


Converses entre Darwin i Margalef

Redefinint l'ecologia evolutiva



- Escrit per
- Andrés López-Sepulcre
- Departament de Biologia de la Universitat de Califòrnia (Riverside, EUA)

Enguany celebrem els cent cinquanta anys del tractat d'ecologia més revolucionari de la història: *L'origen de les espècies per selecció natural*, de Charles Darwin. Tot i que el terme *ecologia* encara no estigués en ús el 1859, Darwin era, sens dubte, un ecòleg. Bon coneixedor dels principis demogràfics i observador de la interdependència entre els éssers vius i llur ambient, va postular la seva teoria de l'evolució per selecció natural. Actualment, el marc teòric darwinian ens continua ajudant a entendre l'origen i l'evolució de les espècies, els trets que les caracteritzen i els gens que les determinen. Deixant de banda els processos evolutius i les espècies concretes, l'ecologia moderna de Margalef i Odum estudia les relacions entre grups funcionals d'organismes per entendre la dinàmica dels ecosistemes. En una era de canvi ambiental on aquesta comprensió adquireix una rellevància especial, què poden ensenyar la biologia evolutiva de Darwin i l'ecologia funcional de Margalef?

«**N**OTHING makes sense in biology except in the light of evolution.» Així segellava Theodosius Dobzhansky tres dècades de consolidació de la biologia evolutiva com a ciència rigorosa i predictiva. Els avenços en genètica de la primera meitat del segle xx, des del redescobriments de les lleis de Mendel fins al desxiframent de l'estructura del DNA, completaven el trencaclosques evolutiu amb l'última peça que a Darwin se li va escapar: el mecanisme de l'herència. Hem après moltes coses des d'aleshores, però l'essència de la teoria es manté i, com ja ens van ensenyar a l'escola, es fonamenta en tres pilars: l'existència i l'aparició de variació fenotípica en els individus en una població; la base hereditària d'aquesta variació, i l'associació (en un ambient donat) entre aquesta variació i la capacitat reproductora de l'individu. En altres paraules, respectivament: variació individual, genètica i selecció natural. Al voltant d'aquests tres pilars es va desenvolupar la ciència de l'ecologia evolutiva, dedicada a l'estudi de les adaptacions morfològiques, fisiològiques i comportamentals dels organismes al seu ambient.

No gaire més tard neix una nova ecologia a mans de científics com Ramon Margalef i els germans Eugene i Howard Odum, que dona un gran salt per entendre, no la interacció entre poblacions i llur ambient, sinó el funcionament d'ecosistemes sencers. Aquesta disciplina entén els ecosistemes com a xarxes d'interaccions entre grups funcionals d'organismes i l'ambient abiòtic. És a dir, classifica els éssers vius segons l'efecte de les seves adaptacions al sistema (autòtrofs i heteròtrofs; carnívors, detritívors i herbívors; aerobis i anaerobis, etc.) i estudia com regeixen aquests efectes processos com ara l'estabilitat de la xarxa, la productivitat de l'ecosistema o el reciclatge de nutrients. Al cap i a la fi, un ecosistema no és més que el resultat dels processos fisiològics de tots els organismes que el componen. L'assimilació d'aliments, el creixement, l'excreció de nutrients en excés, la respiració i la fotosíntesi són exemples de trets adaptatius que, interrelacionats, constitueixen un ecosistema.

Durant dècades, les dues ecologies, evolutiva i funcional, han progressat paral·lelament, nodrides per dues suposicions mútuament inconsistents. Mentre que l'ecologia evolutiva dona per fet l'ambient al qual s'adapten les espècies, l'ecologia funcional considera constants els trets adaptatius que determinen el funcionament de l'ecosistema, és a dir, l'ambient. Quina té raó? En realitat, cap de les dues. Les

característiques dels organismes tant modelen l'ambient com són modelades per aquest. La justificació per mantenir separades les dues disciplines és que els processos estudiats per cadascuna operen a escales temporals completament diferents: mentre que l'adaptació evolutiva és lenta i succeeix al llarg d'innombrables generacions, la resposta ecològica és ràpida i dinàmica. Així, ni els canvis evolutius, a escales ecològiques, seran prou dràstics per afectar la dinàmica de l'ecosistema ni, en conseqüència, la selecció natural canviarà gaire durant el procés evolutiu. La lògica i les dades, però, ens comencen a dir que aquesta suposició no està justificada. Ni l'evolució és tan lenta, ni els canvis en el fenotip de les espècies han de ser tan grans per afectar l'ecosistema.

El tempo evolutiu i la sensibilitat dels ecosistemes

Ja fa temps que s'ha trencat el mite de l'evolució lenta. Primer, moltes espècies tenen temps de generació molt curts, que fa que canvis fenotípics importants es puguin detectar en una escala d'anys, i no de milions d'anys. Per tots és coneguda ja la gran capacitat de mutació i adaptació de tot tipus de microbis paràsits als nostres fàrmacs, a velocitats tan ràpides que fan de la producció de vacunes i antibiòtics un negoci inescotable. En un altre exemple espectacular, el laboratori de Richard Lenski, a Michigan (EUA) cultiva des del 1988 el bacteri comú *Escherichia coli* en un ambient ric en citrat, un compost que l'espècie no pot metabolitzar. Després de menys de vint anys (unes trenta mil generacions), van aparèixer una sèrie de noves mutacions genètiques que permetien a l'espècie nodrir-se de citrat, fet que va provocar l'expansió i la dominància dels descendents d'aquest mutant sobre la resta (Blount *et al.*, 2008). Certament, vint anys no és un període de temps esbojarrat per considerarlo rellevant en la dinàmica dels ecosistemes, i la capacitat de metabolitzar un compost nou seria, sens dubte, un efecte ecològic important.

Però no cal anar als bacteris, amb milers de generacions per any. El canvi evolutiu pot ser ràpid fins i tot en organismes de generació radicalment més lenta com els vertebrats. Aquest és, per exemple, el cas del *guppy* (*Poecilia reticulata*), de l'illa caribenya de Trinitat. Als rius de muntanya de l'illa podem trobar *guppies* en dos tipus d'ecosistema. En un, existeix una rica comunitat de peixos depredadors. En l'altre, els *guppies* només coexisteixen amb un altre peix que li representa un baix risc de depredació. Com a resultat de l'adaptació



© Andrés López-Sempere



© Andrés López-Sempere



© Paul Bentzen

Figura 1. Els gupys de Trinitat són un bon exemple per contradir la suposició que els processos evolutius requereixen milers de generacions. En poc més de vint generacions, poblacions d'aquests peixos s'adapten completament, per selecció natural, a canvis en l'ambient, com ara la presència de depredadors o la disponibilitat de recursos.

als diferents nivells de depredació, les poblacions de *guppies* d'ambdós tipus d'ecosistemes difereixen genèticament pel que fa a les històries de vida respectives. Als ecosistemes d'alta depredació, els *guppies* arriben a la maduresa sexual més joves, creixen més ràpidament, es reproduïxen més sovint i produeixen descendència de mida més petita però més abundant que en ecosistemes de baixa depredació. Les diferències en la depredació i altres variables ambientals fan que, a cada ecosistema, s'afavoreixi un fenotip o l'altre. Amb aquesta informació a la mà, David Reznick, de la Universitat de Califòrnia, va traslladar un grup de *guppies* d'un ecosistema d'alta depredació a un de baixa depredació que mai no havia albergat l'espècie. En poc més de deu anys (menys de vint generacions!) el fenotip i el genotip mitjans de la població havien canviat dràsticament en la direcció predita (Reznick *et al.*, 1990).

Si bé és fàcil entendre que l'aparició d'una nova ruta metabòlica bacteriana pot afectar la dinàmica d'un ecosistema, quin efecte té un canvi quantitatiu en el fenotip d'un peix? En els ecosistemes aquàtics, els peixos són sovint allò que entenem per *organisme clau*, és a dir, una espècie sense la qual l'ecosistema seria completament diferent. Per exemple, en un elegant experiment de camp, investigadors de les universitats de Wyoming i Cornell van descobrir que la pesca d'una espècie de peix detritívor, *Prochilodus mariae*, està canviant la dinàmica ecològica dels rius veneçolans. En augmentar la quantitat de detritus, s'inhibeixen tota una sèrie de processos metabòlics dependents de la llum al fons del riu, i disminueix la productivitat (Taylor *et al.*, 2006). Però no solament la presència o l'absència d'una espècie és determinant per al funcionament de l'ecosistema. Comencen a haver-hi estudis, de nou en peixos, on diferents variants morfològiques d'una mateixa espècie tenen efectes diferents. Aquest és el cas de l'espinoset (*Gasterosteus aculeatus*) al Canadà, on existeixen diferents morfotips la morfologia bucal dels quals varia i, consegüentment, també ho fa la seva dieta. En aquesta espècie, la presència d'un morfotip o l'altre influeix les comunitats d'invertebrats i algues presents i, en conseqüència, la producció d'oxigen en el sistema (Harmon *et al.*, 2009).

A la recerca dels trets clau

Com hem vist, no solament existeixen espècies clau sinó que, d'aquestes, alguns trets adaptatius són els que en determinen la importància en la dinàmica ecosistèmica. Si hem d'entendre com afecta l'evolució els ecosis-



temes, no solament ens hem de concentrar en aquests trets clau, sinó que han de ser trets que estiguin sota una pressió de selecció important. En altres paraules, han de ser trets la variació dels quals estigui íntimament lligada a la capacitat reproductora dels individus en un ambient determinat. Quins tipus de trets compleixen aquestes dues condicions?

Si hem dit que els ecosistemes són, en essència, un conjunt de reaccions metabòliques entrelaçades, el primer grup obvi de trets d'importància ecosistèmica són els trets fisiològics. En realitzar les funcions fisiològiques, els organismes capturen elements de l'ambient (oxigen, carboni, nitrogen, fòsfor, etc.) en certes proporcions, i els eliminen en d'altres i els deixen a l'abast dels altres organismes. Aquesta és la base de la ciència de la biogeoquímica, relacionada íntimament amb l'ecologia funcional. D'una manera o d'una altra, els organismes han d'adquirir nutrients en quantitats suficients per créixer, so-

breviure i reproduir-se; és a dir, crear biomassa. La proporció en què adquireixen aquests nutrients determinarà quin tipus d'activitat metabòlica es podrà permetre l'individu. Per exemple, créixer i reproduir-se requereix molt de fòsfor en forma d'ATP (trifosfat d'adenosina), que és la moneda de canvi energètic de la cèl·lula, així com de nitrogen per fabricar proteïnes. Al contrari, les reserves de glícids (o carbohidrats), que permeten el manteniment de l'organisme i la seva supervivència, requereixen poc més que carboni, hidrogen i oxigen. Des del punt de vista de l'ecologia funcional tradicional, els organismes estan a mercè de la disponibilitat de nutrients i les seves capacitats metabòliques prefixades. Però els organismes d'una espècie varien en l'eficiència en l'ús de nutrients: des d'individus amb una gran capacitat d'assimilació i retenció de nutrients però amb un metabolisme lent, fins a individus de metabolisme més ràpid i malbaratador de nutrients. Els uns tindran un avantatge en situacions de limitació de nutrients, els altres, en situacions de més riquesa. Així mateix, l'abundància d'uns o d'altres afectarà la disponibilitat de nutrients en l'ambient i determinarà de nou quin fenotip és afavorit. Aquests són el tipus d'interdependències que es proposa estudiar l'emergent camp de l'estequiometria ecològica i evolutiva (Sterners i Elser, 2002).

Figura 2. Un estudi recent en espinosets demostra que diferents adaptacions morfològiques d'aquests peixos afecten l'ecosistema de maneres diferents.



► **Figura 3.** En animals model, com la mosca *Drosophila*, es coneixen els mecanismes genètics que afecten el comportament alimentari. Actualment, el progrés i l'abaratiment de les eines moleculars permeten estudiar la base genètica de les preferències de dieta en diverses espècies clau per als ecosistemes, com ara peixos fluvials o ocells insulars.

.....

Figura 4. Què és la retroalimentació ecoevolutiva? Un dels exemples més populars en els cursos introductoris d'evolució és el del coll de les girafes. Com a la foto, la llargada del coll de les girafes varia, un tret que té una base genètica. Aquestes diferències de coll poden causar diferències en la supervivència i la capacitat reproductora de les girafes, per exemple, perquè poden menjar plantes més altes o tenir més o menys dificultat en beure aigua sense ser depredades per lleons. Aquesta selecció natural determinarà la mida mitjana del coll en les generacions següents. Si ara ens imaginem que la llargada del coll no solament afecta la supervivència de les girafes, sinó també l'estructura o el funcionament de l'ecosistema (per exemple, perquè esgoten més o menys plantes de diferents alçàries o permetin la supervivència de més o menys lleons depredadors), la nova població de girafes es trobaria noves pressions de selecció a les quals caldria adaptar-se. Aquesta interacció mútua entre els efectes de les poblacions en els ecosistemes i la selecció natural que els ecosistemes sotmeten a les poblacions, constitueixen un cicle ecoevolutiu rarament estudiat. Aquest principi es pot estendre a trets particularment importants en la regulació dels ecosistemes, com ara els mecanismes de selecció de dieta o el metabolisme de nutrients.

Molts dels processos fisiològics de rellevància ecosistèmica estan relacionats amb la mida de l'organisme (Hildrew *et al.*, 2007). Per exemple, la taxa metabòlica augmenta de manera no proporcional a la biomassa de l'individu, i és menor per unitat de massa en

els individus més grans. Aquesta dependència crea un vincle estret entre les històries de vida dels organismes i l'ecosistema. Una història de vida on els individus madurin a talles menors i tinguin descendència més petita crearà una distribució de mides en la població esbiaixada cap a talles més petites, i en resultarà un metabolisme més ràpid i, potser, una excreció de nutrients accelerada. Tenint en compte amb quina rapidesa poden evolucionar les històries de vida d'alguns peixos, l'efecte potencial de l'evolució en el metabolisme del riu és evident.

En els animals, un dels mecanismes importants per regular la composició química de l'organisme és el comportament de selecció de dieta. L'ecologia evolutiva i la ciència germana de l'ecologia del comportament han produït una literatura extensa sobre el valor adaptatiu de diferents estratègies alimentàries en diferents contextos, que podem posar al servei de la biologia d'ecosistemes (Schmitz *et al.*, 2008). Existeixen altres exemples en què el comportament alimentari pot afectar els ecosistemes, no solament depenent d'allò que els animals prefereixen menjar, sinó també d'on ho fan. Un estudi realitzat per investigadors de l'Institut Max Planck d'Alemanya, recull que el

grau de mineralització (la reconversió de detritus orgànic en nutrients per part dels bacteris) és menor quan les larves de quironòmids s'alimenten de sediment dins dels seus petits caus, en comptes de fer-ho a la superfície. Això és degut al fet que el sediment requereix estar airejat per ser mineralitzat, cosa que no succeeix quan les larves el defequen dins del cau. En zones on abunden els depredadors de quironòmids, els individus amb tendències a quedar-se al cau sobreviuen més, són més abundants i la mineralització del detritus disminueix (Stief i Hölker, 2006).

De gens a ecosistemes: ecologia en un món genòmic

L'evolució darwiniana requereix que els trets sota selecció natural siguin heretats. És a dir, les diferències en fenotip han de tenir una base genètica. Després de molts anys, la revolució genòmica arriba a l'ecologia evolutiva. L'avenç vertiginós de les tècniques genòmiques ens permet fer estudis impensables fa només cinc anys amb organismes no model (és a dir, que no siguin ni ratolins ni *Drosophila*) amb els modestos pressupostos de l'ecologia. Si bé la genòmica, tradicionalment, es dedica a descobrir i assignar funcions determinades a gens particulars, la biologia evolutiva



requereix l'estudi de la variabilitat d'aquesta funció en la població. L'interès no és tan sols quins gens, per exemple, estan involucrats en l'excreció de nutrients, sinó com afecten les variacions d'aquests gens la taxa d'excreció. Neix així una nova disciplina: la *genòmica ecològica* o, potser més ben dit, la *genòmica ecoevolutiva*.

Tot i que la disciplina encara està a les beceroles, ja es comencen a esbossar estudis que connecten la variació de gens concrets amb trets d'una importància ecològica potencial. Exemples prometedors inclouen l'associació entre el nombre de repeticions del gen de RNA ribosòmic i la taxa de creixement de molts organismes (Elser *et al.*, 2000); diferències en l'estratègia alimentària de la mosca *Drosophila melanogaster* determinades per variació dicotòmica en un únic gen (Fitzpatrick *et al.*, 2007), o el descobriment dels mecanismes genètics darrere de la variació morfològica en el bec dels famosos pinsans de les Galápagos (Abzhanov *et al.*, 2006). D'altra banda, existeixen estudis en què, encara que no s'hagin estudiat explícitament els gens responsables, s'ha vist que la variació quantitativa en rutes metabòliques molt concretes poden tenir efectes en l'ecosistema sencer. Un exemple n'és la producció de tanins en pollancre americans, del gènere *Populus*, que, en determinar processos com l'herbivoria o la taxa de descomposició de les fulles, afecta en cascada aspectes tan diferents com la biodiversitat de les comunitats d'artròpodes o el reciclatge de nutrients (Whitham *et al.*, 2006). La literatura sobre els efectes ecològics dels cultius d'organismes modificats genèticament, d'una manera sinistra, també pot ser extremament útil en aquest sentit.

Referències bibliogràfiques

- ABZHANOV, A. [et al.] (2006). «The calmodulin pathway and evolution of elongated beak morphology in Darwin's finches». *Nature*, vol. 44, p. 564-567.
- BLOUNT, Z. [et al.] (2008). «Historical contingency and the evolution of a key innovation in an experimental population of *Escherichia coli*». *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 105, p. 7899.
- ELSER, J. J. [et al.] (2000). «Biological stoichiometry from genes to ecosystems». *Ecology Letters*, núm. 3, p. 540-550.
- FITZPATRICK, M. J. [et al.] (2007). «Maintaining a behaviour polymorphism by frequency dependent selection on a single gene». *Nature*, vol. 447, p. 210.
- HARMON, L. J. [et al.] (2009). «Evolutionary diversification in stickleback affects ecosystem functioning». *Nature*, vol. 458, p. 1167-1170.
- HILDREW, A. G. [et al.] (ed.) (2007). *Body size: The structure and function of aquatic ecosystems*. Cambridge: Cambridge University Press.
- KOKKO, H.; LÓPEZ-SEPULCRE, A. (2007). «The ecogenetic link between demography and evolution: Can we bridge the gap between theory and data?». *Ecology Letters*, vol. 10, p. 773-782.
- REZNICK, D. A. [et al.] (1990). «Experimentally induced life-history evolution in a natural population». *Nature*, vol. 346, p. 357-359.
- SCHMITZ, O. J. [et al.] (2008). «From individuals to ecosystem function: Toward an integration of evolutionary and ecosystem ecology». *Ecology*, vol. 89, p. 2436-2445.
- STERNER, R. W.; ELSER, J. J. (2002). *Ecological stoichiometry. The biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton: Princeton University Press.
- STIEF, P.; HÖLKER, F. (2006). «Trait-mediated indirect effects of predatory fish on microbial mineralization in aquatic systems». *Ecology*, vol. 87, p. 3152-3159.
- TAYLOR, B. W. [et al.] (2006). «Loss of a harvested fish species disrupts carbon flow in a diverse tropical river». *Science*, vol. 313, p. 833-836.
- WHITHAM, T. G. [et al.] (2006). «A framework for community and ecosystem genetics: from genes to ecosystems». *Nature Reviews Genetics*, vol. 7, p. 510-523.

Cap a una nova ecologia evolutiva

Amb tot això, quines són les conseqüències pràctiques i conceptuals per a l'ecologia i la biologia evolutiva? Les conseqüències són, en la meua opinió, profundes. L'ecologia funcional no pot ignorar els processos adaptatius si ha d'entendre com canviaran els ecosistemes amb les pertorbacions antropogèniques. Cada canvi ambiental extern pot desencadenar processos adaptatius que afectin el funcionament de l'ecosistema d'una manera diferent de la que haguéssim predit sense considerar-los. Tanmateix, l'evolució s'ha d'entendre dins del context d'un ambient dinàmic que afecta adaptacions i és afectat per aquestes. Entendre els efectes de canvis fenotípics en l'ecosistema ens força a fer un exercici de consistència lògica. Un fenotip no es pot considerar evolutivament estable si els seus efectes ecològics no són consistents amb les condicions en què aquest tret és adaptatiu (Kokko i López-Sepulcre, 2007).

Com queda, doncs, en aquest esquema el mantra biològic *fenotip = genotip × ambient*? Si més no, confús, perquè, com hem vist, genotip i ambient no són independents. Seria potser més adient, en estudiar casos complexos, considerar els ecosistemes com un conjunt de genomes amb expressions fenotípiques que van molt més enllà de l'organisme portador?

Al cap i a la fi, es podria dir que l'estudi explícit d'aquesta interdependència lògica i empírica entre processos ecològics i evolutius és, per antonomàsia, l'única manera genuïna de fer ecologia evolutiva. |

Andrés López-Sepulcre
(Barcelona, 1979)



Llicenciat en biologia per la Universitat de Barcelona, va obtenir el grau de doctor el 2007 a les universitats de Jyväskylä i Hèlsinki, de Finlàndia, en col·laboració amb la Universitat de Reading, del Regne Unit. Actualment fa recerca a la Universitat de Califòrnia, a Riverside. El fil conductor de la seva recerca és la relació entre els processos evolutius i ecològics en poblacions, comunitats i ecosistemes. En el seu treball combina tant eines teòriques com empíriques, i inclou projectes amb espècies com l'amenaçada merla de les Seychelles o l'abundant guppy de l'illa de Trinitat.