

L'ORIGEN DE LES ESPÈCIES: 150 anys després de Darwin

FACULTAT DE CIÈNCIES
FACULTAT DE BIOCIÈNCIES

Universitat Autònoma de Barcelona

L'ORIGEN DE LES ESPÈCIES: 150 anys després de Darwin

Antonio Fontdevila Vivanco

Conferència pronunciada el 18 de novembre de 2009 a la sala d'actes de la Facultat de Ciències i de la Facultat de Biociències de la Universitat Autònoma de Barcelona amb motiu de la festivitat de Sant Albert Magne, patró de les ciències

Bellaterra, novembre de 2009

L'ORIGEN DE LES ESPÈCIES: 150 anys després de Darwin

Antonio Fontdevila Vivanco

imatge de portada cedida per la Revista Investigación y Ciencia.

Temas 35

Investigación y Ciencia

Edición española de Scientific American

"Biodiversidad"

pàgina 16

Disseny, maquetació i impressió: Atmosfera Gràfica

Novembre, 2009

Dipòsit legal: B-000000000

L'ORIGEN DE LES ESPÈCIES: 150 anys després de Darwin

Antonio Fontdevila

WHEN on board H.M.S. 'Beagle,' , as naturalist, I was much struck with certain facts in the distribution of the inhabitants of South America, and in the geological relations of the present to the past inhabitants of that continent. These facts seemed to me to throw some light on the origin of species—that mystery of mysteries, as it has been called by one of our greatest philosophers (Darwin, L'origen de les espècies, 1859).

Amb aquesta frase s'inicia una de les epopeies més grandioses del coneixement humà: l'origen de les espècies per evolució. Ara fa 150 anys que Charles Darwin va publicar la teoria que hauria de canviar radicalment la concepció sobre el nostre origen i el de totes les espècies d'aquest planeta. La teoria de l'evolució és un conjunt de principis basats en l'observació i l'experimentació que proposa que la biodiversitat és el resultat de l'evolució de les espècies actuals a partir d'altres formes de vida anteriors més senzilles. Aquesta teoria conté un component revolucionari en la comprensió del món, del mateix grau que la teoria quàntica o la teoria de la relativitat però, a més a més, inclou un component socialment «perillós», perquè substitueix un món d'éssers immutables, creats per una força sobrenatural, per un altre món fluid en què els éssers canvien, es transformen i, en definitiva, evolucionen per forces estrictament naturals. La substitució d'una explicació sobrenatural creacionista, profundament arrelada en la majoria de les cultures humanes, per una explicació natural evolutiva del nostre origen trastoca milers d'anys de creences i mites, ataca les ànsies humanes de transcendència divina i, per tant, genera reaccions emocionals que la fan perillosa.

Aquest esdeveniment revolucionari (i «evolucionari») és el que el món celebra aquest any 2009. Les nostres facultats científiques no podien ser-hi alienes i han organitzat alguns actes commemoratius. La celebració coincideix amb la festivitat de Sant Albert, patró d'aquestes facultats de Ciències i de Biociències. Una festivitat arrelada en les creences ancestrals basades en les nostres arrels judeocristianes, la qual cosa no deixa de ser paradoxal i demostra una vegada més els desafiaments de la nostra cultura del segle XXI. Agraïxo als degans de les nostres facultats l'encàrrec de transmetre-us unes pinzellades de l'estat actual de les idees evolutives de l'origen de les espècies, les quals han evolucionat també des que Darwin les va proposar fa 150 anys. Espero fer-me entendre, sense defugir del rigor científic necessari davant d'aquesta audiència, emprant un llenguatge a l'abast dels no evolucionistes. El meu missatge vol ser clar: els coneixements de la nova biologia ens descobreixen dia rere dia un allau de noves formes de variabilitat i de mecanismes desconeguts en temps de Darwin, però penso, sincerament, que les bases darwinistes de la teoria evolutiva segueixen vigents més que mai. Per desenvolupar aquest missatge he escollit fer un repàs a l'origen de les espècies amb una perspectiva del segle XXI. Tan de bo que, amb la vostra benevolència, sigui capaç de transmetre-us aquestes idees tan bàsiques per a la comprensió del món que ens envolta.

EL CONCEPTE

El concepte d'espècie: un enfocament històric

El concepte tipològic d'*espècie*, que prevalia 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 o essencialista, irrellevant. Per contra, el concepte poblacional darwinista eleva aquesta variabilitat intraespecífica —la seva variabilitat genètica— al grau de substrat evolutiu de l'espècie; una variabilitat que, sotmesa a les lleis de l'evolució, permet entendre el veritable significat de l'espècie i també el seu origen. El concepte poblacional també planteja el problema de la identitat de les espècies. Històricament, no ha estat fàcil compaginar la definició de l'espècie, com una realitat natural discontinua, amb el procés poblacional que condueix a la formació d'espècies, de naturalesa gradual i contínua segons la teoria darwinista. Mayr ha plantejat aquest dilema que ha enfrontat els biòlegs durant més de 150 anys, dient que la fal·làcia de suposar que la constància i la definició precisa de les espècies estiguin estretament correlacionades ha obligat a triar entre dues opcions: creure en l'evolució (la inconstància de les espècies), la qual cosa implica negar l'existència de les espècies, excepte com a ficcions de la imaginació, purament subjectives i arbitràries, o creure en la delimitació precisa de les espècies, com han fet la majoria dels antics naturalistes, convençuts que això negava necessàriament l'evolució.

Darwin va captar perfectament la indefinició que el paradigma evolutiu introduïa en el concepte d'espècie. La seva obra magna, *L'origen de les espècies*, intenta explicar el procés mitjançant el qual la naturalesa se'ns apareix com un mosaic discontinu de llinatges que denominem espècies. Per donar un contingut evolutiu que relacioni aquests llinatges, Darwin arriba a dubtar de la realitat de l'espècie com a categoria quan escriu al seu amic i botànic, Joseph Hooker: «És realment

graciós comprovar les diferents idees que corren per les ments dels diferents naturalistes quan parlen sobre 'les espècies'(...) Tot prové, crec jo, de tractar de definir allò indefinible». Aquesta indefinició es reflecteix també en molts passatges de *L'origen* que discuteixen la dificultat de distingir entre espècies i varietats: «Les varietats tenen els mateixos caràcters generals que les espècies, de manera que no poden distingir-se de les espècies —excepte, en primer lloc, pel descobriment de formes intermèdies connectores i, en segon lloc, per una certa quantitat de diferència (...); però la quantitat de diferència considerada necessària per donar a dues formes el grau d'espècie és força indefinit». Un dels conceptes més rellevants de Darwin és la seva imatge de la biodiversitat com un arbre (Figura 1), les branques del qual representen la continua diversificació promoguda per les lleis de l'evolució. Aquesta concepció de la vida no és més que una conseqüència natural de la divergència poblacional. Però, quanta divergència es necessita perquè dues poblacions siguin considerades espècies diferents és

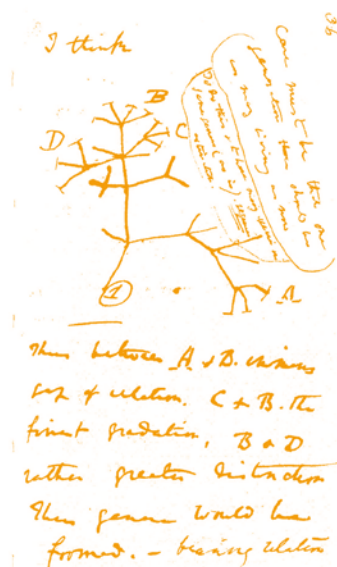


Figura 1. Esquema de l'arbre de la vida (el primer de la història) dibuixat per Darwin a la pàgina 36 del quadern B de l'any 1837, poc després de la seva tornada del viatge del Beagle, en el que s'assenyala l'espècie ancestral i les espècies extingides i supervivents (marcades amb un traç transversal a l'apex).

encara un tema que provoca controvèrsia. Tanmateix, intuïtivament, el pensament poblacional requereix que, independentment de quin mecanisme de divergència actui, dos llinatges específics mantinguin la seva identitat genètica diferencial per evitar l'efecte uniformador de l'intercanvi de gens. Atès que el mecanisme més reconegut d'intercanvi genètic, almenys en organismes sexuals, és el sexe, no és estrany que l'aïllament reproductiu fos el primer que se'ls hi va ocórrer als evolucionistes clàssics com a mecanisme per mantenir la identitat de les espècies.

Dobzhansky, un dels pares de la Nova Síntesi, la teoria de l'evolució que incorpora la genètica al darwinisme, va ser pioner quan va proposar l'any 1935 l'aïllament reproductiu com a criteri definidor del concepte d'espècie biològica, dient 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 ja sigui produint esterilitat dels híbrids, o ambdues coses)». Aquesta línia de pensament la va desenvolupar ell mateix en el seu tractat seminal, *Genètica i l'origen de les espècies*, publicat el 1937, i va ser completada i popularitzada el 1942 per Mayr, un altre pare de la teoria sintètica, el qual va definir el *concepte biològic d'espècie* (CBE), dient que: «les espècies són grups de poblacions naturals amb capacitat d'encreuament, real o potencial, els quals estan reproductivament aïllats d'altres grups semblants». Aquesta definició atribueix un paper prioritari als «mecanismes» d'aïllament en la formació de les espècies. Durant dècades aquest concepte ha estat adoptat per moltes generacions d'evolucionistes com el 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. 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 diu que

la introgressió de gens entre espècies és un fenomen molt més freqüent 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. Abans de continuar desenvolupant aquest argument, però, és important puntualitzar alguns possibles errors conceptuals en la comprensió del significat evolutiu dels mecanismes d'aïllament.

El concepte d'espècie: alguns aspectes filosòfics

Sembla acceptat que l'essencialisme ha estat enterrat per la teoria evolutiva moderna i que és insostenible pensar en les espècies com a classes naturals compostes per entitats sense restriccions espaciotemporals. L'aigua, per exemple, és una classe perquè les distintes mostres d'aigua tenen les mateixes propietats en qualsevol lloc de l'univers. No és així, però, amb els organismes que constitueixen una espècie, els quals evolucionen i les seves propietats (caràcters) poden canviar en l'espai i en el temps sense deixar de pertànyer a la mateixa espècie. Aquests canvis vénen donats per les lleis evolutives de la selecció, la deriva i la mutació, principalment. Per aquesta raó, molts autors com Ghiselin (1974, 1987) i Hull (1978) tendeixen a veure les espècies com a individus. Un individu, a diferència d'una classe, consta de parts restringides en l'espai i en el temps, com els membres d'un organisme que no poden dispersar-se en l'espai i en el temps sense perdre la seva entitat. Aquestes parts només adquireixen el seu significat quan coexisteixen per conferir a l'individu les seves funcions específiques, com ara la digestió o la respiració en el cas d'un organisme. Seguint el mateix raonament amb els organismes que constitueixen una espècie, aquests poden canviar els seus caràcters, però sempre dintre de l'àmbit poblacional en què es duen a terme els processos evolutius. Els canvis determinen que una espècie modifiqui la freqüència de certes característiques només si aquestes són heretables, amb la qual cosa les espècies mostren continuïtat espaciotemporal i es poden considerar individus. Un aspecte bàsic de considerar una espècie com un individu fa referència al fet que la relació entre un organisme i la seva espècie és

la mateixa que la relació entre una part i un tot, i no la relació entre un membre i la classe a la qual pertany. Això és degut a causa del fet que un organisme pertany a una espècie perquè evoluciona conjuntament amb els altres organismes, amb la qual cosa forma part d'una única unitat evolutiva. La conseqüència fonamental és que els organismes d'una espècie constitueixen un llinatge capaç, no només d'evolucionar, sinó de mantenir relacions de cohesió que determinen la integritat de l'espècie. Això genera, normalment, semblances morfològiques, fisiològiques o, en general, genètiques entre ells, que es poden utilitzar per assignar-los a un taxó específic; tanmateix, el criteri de pertinença a una espècie es basa en el fet de formar part d'un mateix llinatge evolutiu i no en la semblança, que pot ser a causa d'altres processos no genealògics, com ara la convergència ecològica.

Quan ens submergim en la literatura evolutiva trobem múltiples definicions d'espècie. Coyne i Orr, en el seu llibre *Speciation* (2004) troben un mínim de 25 conceptes, dels quals n'exposen nou com els més significatius i lamenten que els biòlegs evolutius inverteixin tant de temps en aquest assumpte, ja que, segons ells, no hi ha cap concepte lliure d'ambigüitats quan s'aplica a la naturalesa, a causa de la dinàmica mateixa de l'especiació. Aquesta postura, denominada pluralisme realista, ha estat subscripta per Kitcher (1984) i altres autors, però hi ha encara un altre grup d'autors, denominats *monistes* (Sober, Ghiselin, Hull, entre d'altres), que consideren un objectiu de la biologia evolutiva trobar un únic concepte d'espècie. Una versió del pluralisme realista (Ereshefsky, 2001) utilitza com a criteri definitori el tipus de llinatge evolutiu. Així, quan els llinatges definitoris estan limitats per processos reproductius som davant del CBE. El concepte filogenètic d'espècie, d'altra banda, ressalta els llinatges que comparteixen un únic ancestre comú i, en canvi, el concepte ecològic realça els llinatges que ocupen una zona adaptativa específica. L'objecció monista al pluralisme se centra en la decisió de quin tipus de llinatge cal triar per definir l'espècie. Els defensors del CBE argumenten que els llinatges basats en la comunitat de reproducció d'organismes sexuals són els que expliquen millor els patrons evolutius i que, per tant, només han d'acceptar-se els conceptes d'espècie definits en funció de relacions reproductives, com ara el CBE. No obstant això, l'adhesió a un sol concepte té el seu peatge. En particular, el CBE exclou tots els organismes

asexuals, la qual cosa representa un alt preu per a una definició amb aspiracions de generalitat, perquè l'asexualitat, en les seves formes diverses, és predominant en els organismes d'aquest planeta. Altres evolucionistes poden adherir-se a conceptes d'espècie diferents, encara que no tota definició és vàlida i hi ha alguns criteris per validar un concepte. Entre aquests criteris destaca la capacitat que les premisses teòriques d'un concepte siguin comprovables empíricament. El fet que la premissa de l'encreuament recíproc, és a dir, de la reproducció entre els organismes d'una població com a base del llinatge específic es pugui comprovar empíricament, dóna al CBE la qualitat d'una bona definició. No obstant això, és dubtós que actualment es pugui acceptar una única definició d'espècie, encara que algunes puguin ser millors que unes altres perquè tinguin una aplicabilitat més general o satisfacin millor els criteris de validació. Actualment, sembla que hi hagi un consens en cercles científics amplis sobre la superioritat del CBE respecte d'altres conceptes d'espècie. En aquest treball analitzarem, en primer lloc, els avantatges i, sobretot, les limitacions del CBE en funció de les dades empíriques obtingudes recentment i, després, justificarem la superioritat dels conceptes que emfatitzen els mecanismes de cohesió respecte dels que donen un paper preponderant a les barreres d'aïllament reproductiu.

ELS ESCENARIS

Després de moltes dècades de recerca en especiació és evident que 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 dóna pistes per formular hipòtesis sobre els mecanismes causals, però aquests mecanismes

s'han de provar. Sovint hi ha diferents 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 aporta gaire informació dels mecanismes que les han produït, ni de l'escenari en què han actuat aquests mecanismes. Necessitem altres dades paleontològiques, moleculars, genètiques, genòmiques o fisiològiques per reconstruir l'escenari a 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 de genòmica 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: 30), dos «durs» de nova generació, concedeixen en dir que «les diferents espècies es caracteritzen per un aïllament reproductiu substancial però **no necessàriament complet**».

Abans d'aprofundir sobre les forces responsables de la divergència específica, és convenient veure quins patrons (escenaris) biogeogràfics es consideren actualment com a més proclius per a l'origen de les espècies i discutir-ne l'incidència relativa.

L'escenari al·lopàtridal·lopàtrid: necessitem les barreres geogràfiques?

L'especiació al·lopàtridaal·lopàtrida, el model més popular que proposa la necessitat d'una barrera geogràfica entre les poblacions per a la seva diferenciació, és una idea original de Wagner, un naturalista del segle XIX coetani de Darwin. Wagner va observar que a cada vorera de molts rius algerians hi habitaven

espècies germanes diferents de coleòpters. També Wallace, el codescubridor de la selecció natural, va observar aquest mateix patró en els primats de la conca amazònica. És interessant destacar 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 va estar totalment d'acord amb aquestes idees. A 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». Un comentari bastant contundent i negatiu sobre la necessitat del model al·lopàtrid·lopàtrid.

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 recol·lector de mostres per al milionari Rotschild, va fer a Nova Guinea. Aquesta expedició i d'altres a les illes de l'oceà Pacífic li van fer veure de seguida que els braços de mar i les serralades de muntanyes marcaven sovint els límits entre espècies germanes molt properes, un patró de distribució geogràfica suggerent d'un model al·lopàtrid·lopàtrid d'especiació, tal com ell el va anomenar. Dels anys 1940 ençà, Mayr no solament ha demostrat que el model al·lopàtrid·lopàtrid és un fet, sinó que ha defensat aferrissadament que és el model més freqüent i, probablement, l'únic que proporciona a la població divergent l'aïllament necessari per esdevenir una nova espècie (Mayr, 1942). Però malgrat que molts patrons actuals de distribució geogràfica de les espècies siguin perfectament compatibles amb el resultat d'una especiació al·lopàtrid·lopàtrid, això no garanteix que les espècies actualment al·lopàtriques s'hagin originat a causa de les barreres geogràfiques. Necessitem proves per demostrar aquest fet.

La teoria neutra de l'evolució molecular proposada per Kimura l'any 1968, proporciona un rellotge molecular 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 pel model al·lopàtrid i els resultats han estat diversos. L'istme de Panamà té una edat d'uns tres milions d'anys. Aquest 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 dos 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 al·lopàtrid per estudiar els processos d'especiació entre els parells d'espècies germanes (geminades) originades a una banda i altra de l'istme. En conjunt, aquests estudis, que inclouen eriçons de mar, peixos, crustacis i isòpodes, confirmen que el temps de divergència estimat pel rellotge molecular de l'ADN coincideix amb el temps d'aixecament de l'istme.

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. 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 al sud hi havia principalment boscos de tundra, semblants als que ocupen actualment el nord d'Europa. En aquest escenari les poblacions de les espècies del nord s'haurien refugiat en els boscos més meridionals i les poblacions de les espècies d'altitud ho haurien fet a les parts baixes de les muntanyes. Molts biòlegs evolucionistes han tractat d'explicar la diversitat actual a Europa i l'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 s'han considerat el resultat de l'especiació al·lopàtrid durant les glaciacions del Pleistocè recent (fa menys de 250.000 anys). Klicka i Zinck (1997, 1999), utilitzant seqüències del ADN mitocondrial, han estudiat 35 parells d'espècies germanes d'ocells de l'Amèrica del Nord, de les quals només 11 confirmen que la separació va ocórrer en el Quaternari. La resta d'espècies va divergir molt abans, algunes abans de

les èpoques glacials del Pleistocè, és a dir, fa més de 3 milions d'anys, la qual cosa permet als investigadors afirmar que «el paradigma establert que proclama l'origen de molts ocells de l'Amèrica del Nord com a conseqüència d'aquestes glaciacions és una fal·làcia». Aquest fort cop de gràcia al paradigma dels orígens pliocèns 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 %) haurien iniciat la seva divergència fa, com a mínim, un milió d'anys, la qual cosa contradiu el model exclusiu de les barreres del Pleistocè recent i suggereix un escenari molt més complex amb mecanismes diversos.

El desafiament de l'escenari simpàtridsimpàtrid

De les dificultats d'associar una barrera geogràfica estricta i permanent al procés d'especiació, com hem descrit al paràgraf anterior, no es dedueix necessàriament que l'especiació al·lopàtrida sigui improbable. Més aviat, la lliçó que n'hem d'extreure és que encara que les barreres geogràfiques ajudin a disminuir o, fins i tot, impedeixin el flux gènic entre les poblacions, la qual cosa en facilita la diferenciació, probablement no són els únics factors en l'origen de les espècies. Els recents estudis filogeogràfics i genòmics ens han demostrat que el model d'especiació és més complex del que pensaven els promotors del model al·lopàtrid. Per exemple, les barreres glacials del Pleistocè es formen i desapareixen a gran velocitat, però també els canvis climàtics són ràpids i forcen les espècies a adaptar-se als nous ambients. Seria, per tant, l'efecte combinat dels canvis biogeogràfics i ambientals el que permetria una acció conjunta de factors selectius i demogràfics en la formació de les espècies.

L'exclusivitat assignada pel model al·lopàtrid a les barreres geogràfiques per evitar el flux gènic en les fases inicials de l'especiació descarten la possibilitat de l'especiació simpàtridsimpàtrida, el procés d'especiació mitjançant la diversificació d'una població en dues sense barreres geogràfiques. Tanmateix, la teoria de la genètica de poblacions demostra que certes condicions ecològiques són capaces

de promoure aquesta divisió poblacional de manera simpàtridsimpàtrida. En el cas d'un polimorfisme generat per un únic sistema gènic (monogènic o d'un sol locus), aquesta divisió és pot assolir quan la selecció ecològica afavoreix cadascun del dos homozigots extrems en un hàbitat diferent i l'heterozigot té una aptitud inferior en ambdós hàbitats. Però aquest model monogènic és teòricament molt poc eficient per explicar la divergència poblacional si l'aparellament és a l'atzar, la qual cosa obliga a la presència d'un altre sistema gènic associat que promogui un cert grau d'aparellament entre genotips iguals (homogàmia), com ens va explicar l'any 1966 Maynard Smith, un famós teòric en genètica de poblacions. Apart d'aquesta selecció homogàmica, per establir un polimorfisme estable el model de diversificació simpàtridsimpàtrida requereix altres condicions, com ara la capacitat d'escollir l'hàbitat per a cada genotip (preferència d'hàbitat). Durant dècades, molts evolucionistes s'han mostrat escèptics sobre el fet que es complissin totes aquestes condicions, però els nous estudis semblen corroborar-les.

L'evidència de la preferència d'hàbitat té una llarga història. Ja el 1917, Hopkins, un entomòleg, va descriure que els insectes, les larves dels quals s'alimenten d'una certa planta, ponen els seus ous preferentment en aquesta mateixa espècie de planta. Aquesta preferència d'hàbitat reforça el costum de molts insectes d'aparellar-se en el mateix hoste, normalment entre organismes relacionats genèticament que comparteixen gens d'adaptació a l'hoste (homogàmia). Ambdós comportaments, l'efecte Hopkins i la selecció homogàmica, són probablement les dues condicions inicials més importants per establir un polimorfisme genètic que inicia el camí cap a un increment d'especialització en un nou hoste. Posteriorment, la incorporació de nous caràcters adaptatius diferenciadors, com ara la cria en èpoques diferents (al·locronia reproductora) i la divergència sexual, pot provocar una alta especialització en nous hostes i un aïllament reproductiu sense barreres geogràfiques. Això és, en definitiva, l'especiació simpàtridsimpàtrida. Moltes radiacions d'insectes que s'alimenten d'una sola planta (monòfags), com ara la radiació de les més de 700 vespes que crien específicament en una sola espècie de figuera, poden explicar-se per especiació simpàtridsimpàtrida. Hi ha molts altres exemples d'especiació simpàtridsimpàtrida en insectes fitòfags. Entre els que s'han estudiat més acuradament hi ha l'himenòpter *Pontania salicis*, les

racas monòfagues del qual mostren experimentalment un fort efecte Hopkins; les nou espècies d'homòpters estretament relacionades (simmòrfiques) del gènere *Enchenopa*, que presenten una sincronia d'eclosió larvària amb la floració de les seves plantes hostes i que suggereixen una evolució de l'aïllament reproductiu per al·locronia, i el cas de les 70 espècies d'arnes del gènere *Yponomeuta*, la majoria monòfagues de plantes de la família *Celastraceae*, però algunes associades a las famílies de les pomeres (*Rosaceae*) i dels salzes (*Salicaceae*). L'argument més potent de salt d'hoste a *Yponomeuta* prové de l'observació el 1985 d'una invasió massiva de *Y. padellus* per tot Holanda associada als servers (*Sorbus aucuparia*), una planta que mai havia estat ocupada per aquest organisme 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, en el seu llibre del 2001 *Frogs, flies and dandelions*, creu que en aquest cas s'ha enxampat *in fraganti* el salt d'hoste, un episodi normalment molt difícil d'observar en l'especiació simpàtridsimpàtrida. Els exemples possibles d'especiació simpàtridsimpàtrida en els insectes monòfags són tan nombrosos que el mateix Mayr (1963: p. 460) els accepta quan diu que aquest «és l'únic cas conegut que indica la possible presència d'una especiació simpàtridsimpàtrida incipient». Si tenim en compte que aquests insectes representen un 40 % de les espècies animals, l'especiació simpàtridsimpàtrida no es pot obviar per la seva raresa. Però és que tenim més exemples documentats d'especiació simpàtridsimpàtrida en altres grups zoològics, com ara els peixos cíclids i el mol·lusc *Littorina*.

El cas *Rhagoletis*: un model al·losimpàtridsimpàtrid

Potser el cas més ben documentat d'especiació simpàtridsimpàtrida és el de *Rhagoletis*, una mosca de la fruita. Aquest cas il·lustra no només mecanismes simpàtridsimpàtrids recents sinó també un escenari antic de gairebé 1,5 milions d'anys en què s'intercalen episodis d'aïllament geogràfic amb altres de contacte i flux gènic. És, per tant, un exemple del pluralisme selectiu i demogràfic de què parlàvem abans.

La història comença vuit anys després de la publicació de *L'origen de les espècies*, quan Walsh, un entomòleg, antic company d'estudis de Darwin, 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 cap a una nova espècie incipient a causa d'aquest canvi d'hoste. Darwin, que mantenia una correspondència activa 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 afavorint el model al·lopàtrid fins que, quasi un segle després, Bush, aleshores 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 a l'especiació simpàtridsimpàtrida, es a dir, sense barreres geogràfiques. Paradoxalment, Bush tenia en el seu comitè de tesi a Mayr i, quan li va suggerir fer un estudi sistemàtic i citogenètic del gènere *Rhagoletis* com a tesi doctoral, Mayr és va mostrar entusiasta, si més no perquè, segons Mayr, aquest estudi acabaria definitivament amb aquest exemple no resolt d'especiació simpàtridsimpàtrida, tal com explica el mateix Bush (1998). Aquest era el moment en què Mayr estava donant les darreres pinzellades al seu llibre *Espècies animals i evolució* (Mayr, 1963) en el qual defensa la universalitat de l'especiació al·lopàtrida i refusa tota possibilitat d'especiació simpàtridsimpàtrida. El menyspreu de Mayr per l'especiació simpàtridsimpàtrida queda reflectit quan diu: «Es podria pensar que no es necessari dedicar massa temps a aquest tema, però l'experiència passada ens permet predir amb seguretat que aquest assumpte anirà sortint regularment. L'especiació simpàtridsimpàtrida és com l'Hidra (...), que genera dos caps nous sempre que se li'n talla un dels 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 al·lopàtrid, la qual cosa ha estimulat, més que no pas parat, un creixement recurrent dels caps de l'hidra de Mayr.

Aquest treball experimental de l'equip de Bush comprèn aspectes múltiples del procés d'especiació simpàtridsimpàtrida, des de la identificació dels senyals i els caràcters responsables del reconeixement de les plantes hoste, el comportament d'aparellament i les bases genètiques de l'estructura poblacional de les races d'hoste, fins a l'establiment del paper de la diapausa (període de suspensió del desenvolupament) en l'adaptació a l'hoste i, finalment, l'elaboració d'un model general d'especiació simpàtridsimpàtrida. Durant dècades aquest estudi ha estat considerat com el paradigma de l'especiació simpàtridsimpàtrida. Actualment, les poblacions de *Rhagoletis* associades a hostes diferents són veritables races d'hoste que mostren oviposició preferencial per la planta on es desenvolupen les larves i diferències genètiques en el temps de desenvolupament. Aquests canvis evolutius s'han produït en menys de 150 anys després del salt d'hoste i estan d'acord amb l'esquema de l'especiació simpàtridsimpàtrida.

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 pròximes morfològicament molt semblants (sinmòrfiques) distribuïdes des de les terres altes de l'altiplà 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 a 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 l'aparició d'un aïllament geogràfic fa un milió i mig d'anys 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 les inversions del sud es van introgressar en les poblacions del nord. Aquest flux cromosòmic va introduir els gens de diapausa en les poblacions de l'Àfrica 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 plistocèniques (Figura 2).

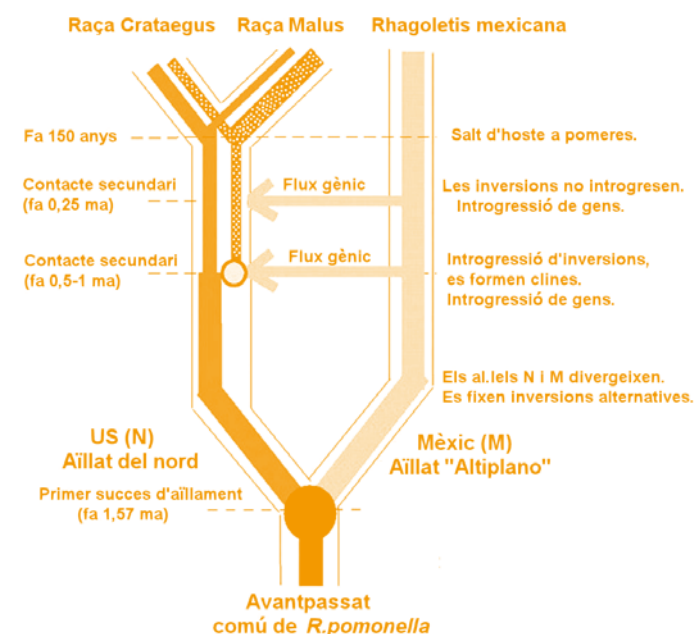


Figura 2. Una representació de la hipòtesi d'introgressió del complex *Rhagoletis* (Feder, 2005). El primer succés d'aïllament, fa uns 1,5 milions d'anys (ma) a Mèxic, genera una divergència d'al·lels i d'inversions cromosòmiques entre els llinatges del nord (N, Estats Units: US) i de l'altiplà de Mèxic (M). Posteriorment, fa entre 0,5 i 1 ma, es produeix un (o més d'un) contacte secundari en què es dona una introgressió d'al·lels i inversions del llinatge M, la qual forma clines latitudinals. Més tard, fa uns 250.000 anys, probablement es produeixen nous episodis de flux gènic però sense introgressió d'inversions. Finalment, fa 150 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 genètics dels al·lels segregant dins de les poblacions: línia gris, al·lels mexicans; línia negra, al·lels del nord (N, US); línia de punts, al·lels del nord procedents d'introgressió d'al·lels del sud (NS). El gruix és proporcional a la freqüència al·lèlica. (modificat de Feder et al., 2003).

Aquest cas en què s'intercalen episodis simpàtrids i al·lopàtrids no és únic. Els cíclids, una família de més de 1.500 peixos tropicals endèmics dels grans llacs del *rift* de l'Àfrica oriental, il·lustren un exemple explosiu d'especiació al·losimpàtrida (vegeu, per a una revisió, Kocher, 2004). Així, el llac Victòria, després d'assecar-se, es va inundar novament fa uns 15.000 anys i d'aleshores ençà s'han originat in situ unes 500 espècies a partir, probablement, d'una única espècie fundadora. Aquesta explosió s'ha repetit en altres llacs amb la formació de grans grups d'espècies estretament relacionades, anomenades eixams d'espècies. Els estudis multidisciplinaris d'aquest escenari demostren que les causes són probablement una combinació de successos que s'inicien amb una invasió fundadora, gairebé segur, 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 cíclids corrobora que la selecció d'hàbitat i la selecció diversificadora han contribuït molt eficaçment a la selecció simpàtrida. Però la complexitat d'hàbitat i de la història geològica no descarta la presència de barreres i fa difícil descartar episodis intercalats d'especiació al·lopàtrida. Afortunadament, alguns estudis de cíclids en petits llacs de cràters volcànics de Nicaragua presenten molta menys complexitat històrica i biogeogràfica, la qual cosa ha permès demostrar a l'equip d'Axel Meyer que la selecció ecològica relacionada amb l'hàbitat tròfic és la força determinant de l'especiació simpàtrida (Barluenga et al, 2006).

Malgrat les dificultats de reconstruir l'història de l'especiació simpàtrida, 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 evident que l'especiació simpàtrida sembla ben fonamentada, almenys quan hi ha adaptació d'hoste, i ben establerta en alguns grups taxonòmics com ara els insectes monòfags i alguns altres. En segon terme, els estudis de marcadors de ADN i els enfocaments filogenètics i filogeogràfics demostren, en els estudis més aprofundits, que l'especiació és sovint el resultat intercalat d'episodis simpàtrids i al·lopàtrids. Mallet (2005a) ha resumit aquesta idea dient que: «actualment la teoria i les proves empíriques donen un suport important

a una visió més plural del model geogràfic de l'especiació i, definitivament, un model que pot ocórrer fàcilment sense l'exclusivitat de l'al·lopatria» 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'al·lopatria com a únic mecanisme determinant de la divergència adaptativa. I el més important, l'argument simpàtrid 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 cap a una visió darwinista més plural de l'especiació i a una apreciació del paper de la selecció natural.

EL TRÀNSIT DE GENS

Massa sexe per l'espècie: el poder de l'intercanvi híbrid

Des de la formulació del CBE, amplis sectors d'evolucionistes han mostrat cert escepticisme davant l'eficàcia de les barreres d'aïllament com a mecanisme exclusiu defensor de la integritat específica. 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 observem la capacitat d'hibridació en el món de les plantes. Fins i tot alguns botànics defensors del CBE, com Grant, no s'amaguen d'haver d'acceptar que un alt percentatge de «bones» espècies vegetals 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 elles, sense que els membres dels singameons perdin l'estabilitat espaciotemporal necessària en els seus caràcters morfològics, ecològics i genètics. Aquesta estabilitat es manté moltes vegades durant llargs períodes geològics, com ara en el cas de les espècies del gènere *Populus*, les quals han estat hibridant des de fa més de 12 milions d'anys sense perdre la seva identitat.

Encara que la hibridació en plantes ha estat tradicionalment més documentada que en animals, les dades recents amb marcadors moleculars indiquen que la hibridació animal no és una raresa. És més, a mesura que anem sondejant els genomes amb marcadors de múltiples gens el nombre de casos d'introgressió interespecífica va augmentant. Una revisió recent de Mallet (2005b) conclou que com a mínim 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 en parlem més endavant, pot posar-se a prova avui en dia (vegeu Arnold 2006, capítol 3, per a una revisió), la qual cosa ha permès posar en evidència molts casos que abans eren

de difícil detecció. Una objecció molt comuna al valor evolutiu de l'abundància d'hibridació és que la taxa d'hibridació per individu és baixa i mai acaba produint introgressió. Però encara que la hibridació sigui rara, està comprovat que, almenys en alguns grups, com ara els insectes i les aus i, per descomptat, les plantes, una vegada s'ha produït un híbrid aquest és 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, ha estat una de les causes que ha impedit avaluar la importància del flux gènic fins que els marcadors d'ADN han estat a l'abast.

Una altre dificultat per estimar les taxes d'introgressió per hibridació és el fet que la presència de la mateixa forma d'un gen (al·lel) en dues espècies pot ser també el resultat d'almenys de dos altres processos: la transferència lateral o horitzontal i els polimorfismes ancestrals. La transferència lateral consisteix en la possibilitat dels gens de passar d'una espècie a una altra mitjançant mecanismes diferents de la hibridació, com ara la transposició i la transducció. Aquests mecanismes, en els quals hi participen, en molts casos, els elements transposables (segments d'ADN capaços de canviar de lloc en el genoma), i que encara són bastant desconeguts, permeten que hi hagi intercanvi genètic horitzontal i són una font molt important d'evolució en els procariotes (i possiblement en els eucariotes). Més endavant tractaré de donar una visió resumida i actualitzada d'aquest important procés. Els polimorfismes ancestrals poden repartir aleatòriament els al·lells d'un gen a les diferents poblacions divergents en el procés d'especiació i al llarg de successives ramificacions. Els al·lells d'un polimorfisme han anat apareixent per substitucions nucleotídiques i tenen diferents graus de divergència entre si. Si dos al·lells que són semblants, perquè han divergit fa poc temps, van a parar a dues poblacions diferents que originen dues espècies, es podria pensar erròniament que el gen és un gen introgressat (Figura 3). 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 ara en el cas d'un polimorfisme ancestral. És interessant veure que les conclusions a que arriben els investigadors per donar suport o no a la introgressió per hibridació depèn de la seva formació prèvia. Davant d'un cas d'al·lells compartits els zoòlegs és decanten normalment pel

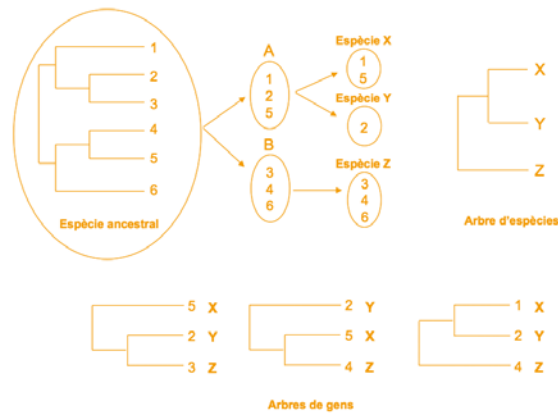


Figura 3. El problema dels arbres gènics per definir l'evolució de les espècies quan hi ha un repartiment aleatori del polimorfisme gènic ancestral. La figura il·lustra un cas en que l'espècie ancestral és polimòrfica per 6 al·lells (1-6) del gen en estudi. En un primer succés de divergència es reparteixen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

repartiment de llinatges d'un polimorfisme ancestral, mentre que els botànics opten per la introgressió per hibridació, tal com puntualitza Arnold (2006: p. 34).

Sense treure importància als mecanismes restants, l'evidència actual de la introgressió per hibridació és molt àmplia en molts casos descrits en la naturalesa. Segons Mallet (2005b), aquests casos comprenen no només les plantes (el 25 % de les plantes superiors) sinó també molts animals, com ara 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 hibriden amb una freqüència significativa (6 %). Totes aquestes noves dades desafien el punt de vista clàssic sobre el fet que el flux gènic és negligible en la natura i, poc a poc, es va acceptant que les espècies poden mantenir la seva cohesió en front d'un cert grau d'introgressió.

Molts estudis de l'arquitectura del genoma demostren que la hibridació és un procés en marxa que genera flux gènic, però d'una manera desigual pel paisatge genòmic, amb una major intensitat en les 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, més aviat és semipermeable, i que només aquelles regions crítiques per a la integritat de l'espècie estan reproductivament aïllades. Aquesta visió 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

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 (poliploidia) i que una gran part dels seus genomes es d'origen híbrid (al·loploidia). En molts casos l'esterilitat híbrida és el resultat d'una segregació cromosòmica anòmala a la meiosi a causa del 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 poliploidia proporciona un conjunt complet de cromosomes homòlegs que supera la barrera de l'esterilitat, perquè cada cromosoma té una còpia homòloga per aparellar-s'hi.

Aquest és un mecanisme sorprenent perquè en un sol pas produeix una nova espècie al·lopoliploide i, per això, s'anomena molt sovint *especiació instantània*.

Val a dir que el procés no és tan instantani perquè generalment ocorren moltes reorganitzacions genòmiques, tant cromosòmiques com de seqüències d'ADN, immediatament després de la duplicació. Aquest dinamisme genòmic, observat en la síntesi d'al·lopoliploides artificials, té importants conseqüències per generar nova variabilitat per recombinació, molt útil per a l'adaptació ecològica de nous hàbitats i també per augmentar la fertilitat. Les causes d'aquest dinamisme es comencen a conèixer i sembla que estiguin relacionades amb la inducció de la mobilització dels elements transposables en híbrids. La inestabilitat híbrida té una llarga història. Les primeres observacions quantitatives d'un augment de mutacions daten d'experiments en híbrids de *Drosophila* dels anys 1930. Posteriorment s'han quantificat augments de reordenacions cromosòmiques en híbrids entre espècies de tabac (*Nicotiana*), llagostes (*Caledia*) i *Chironomus*. La relació entre hibridació interespecífica i augment de transposició ha estat més difícil de demostrar. A *Drosophila* hi ha evidències indirectes, però els casos de relació directa són menys freqüents. Un dels casos més clars d'observació directa ha estat observat pel meu grup de treball amb híbrids entre *D. buzzatii* i *D. koepferae* (Labrador et al., 1999). Mariano Labrador, un antic doctorand de l'autor, va quantificar una taxa de transposició en híbrids pel retrotransposó Osvaldo (10^{-2} per lloc i generació) d'un ordre de magnitud superior al de les espècies progenitores (10^{-3}). En al·lopoliploides experimentals d'*Arabidopsis*, una planta de la família de les cols, i en al·lotetraploides de cotó (*Gossypium barbadensis*) sintetitzats de nou, alguns retroelements han augmentat la seva taxa d'expressió i/o transposició. McClintock, basant-se en els seus treballs amb el blat de moro, va avançar l'idea que «grans reestructuracions cromosòmiques poden produir-se en una planta híbrida i continuar produint-se en la seva descendència». Aquest experiments recents sembla que segueixin les idees de McClintock (1984), premi Nobel pel descobriment dels elements transposables i els seus efectes en la regulació i evolució del genoma.

Tanmateix, encara que l'al·lopoliploidia 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 mecanismes diversos dels quals en parlarem més endavant. Aquest procés és totalment inacceptable pels defensors del CBE, que consideren la baixa fertilitat híbrida com a 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 que la hibridació sembla que sigui freqüent en 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 demostra que, sovint, aquests no tenen una aptitud global inferior a les espècies parentals (Taula). Recentment, tenim proves contundents que la hibridació, mitjançant mecanismes diversos de reproducció, té un paper important en l'origen de moltes espècies, i tot això gràcies als treballs experimentals de molts investigadors, dels qual en dono una pinzellada a continuació.

Taula

Aptitud híbrida en alguns gèneres que hibriden a la natura*

Gènera	Component de l'aptitud híbrida	Aptitud híbrida relativa**
PLANTES		
Quercus	Maduració del fruit	L-E
Artemisia	Estabilitat del desenvolupament, herbivoria	E
Iris	Tolerància a l'ombra Viabilitat de les llavors madures	I (I-H) E, L
Eucalyptus	Valor reproductiu	I (I-H); L
Carpobrotus	Reclutament (llavors per planta) Germinació de les llavors (després del pas intestinal)	I H

ANIMALS		
Hyla	Estabilitat del desenvolupament	E
Sceloporus	Segregació cromosòmica en els mascles	E (E-L)
Colaptes	Grandària de la niuada	E
Geospiza	Supervivència, reclutament, èxit reproductiu	H
Allonemobius	Supervivència	I(L-I)
Mercenaria	Supervivència	L, E(E-H)
Notropis	Supervivència	L(L-E)
Bombina	Viabilitat	L,E
Apis	Capacitat metabòlica	L
Gasterosteus	Eficiència alimentària (farratgera)	I
Gambusia	Desenvolupament	H,I

* Adaptat d'Arnold (1997), a 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. És dona l'aptitud més comuna seguida del interval dels valors d'aptitud en parèntesi. Les comes separen els resultats de diferents estudis.

Un paradigma de l'especiació híbrida sense duplicació genòmica és el que protagonitzen espècies diverses de gira-sols (*gènere Helianthus*). L'espècie *Helianthus 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 reorganització extensa 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 diferents línies híbrides fèrtils, van comprovar que els cromosomes híbrids s'havien reorganitzat i que l'ordre dels gens era molt semblant en totes les línies híbrides obtingudes. El més sorprenent és que aquesta estructura genòmica dels híbrids artificials concordava amb la de l'espècie híbrida natural *H. anomalus*. 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).

Tanmateix, la selecció per fertilitat no ha estat l'única en el procés d'especiació dels gira-sols. Posteriorment, 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 sorrencs 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 ells ambients extrems.

Hi ha molts casos semblants de divergència ecològica en altres espècies híbrides homoplòides 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 la hibridació sigui realment 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 *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 a les fulles i l'àrea foliar a *anomalus*, el diàmetre de la tija i l'època de floració a *deserticola*, i

el contingut en sofre, calci i bor, la forma i la suculència de les fulles a paradoxus. Aquest treball s'ha completat amb estudis genètics que demostren que els caràcters extrems (transgressius) dels híbrids és poden generar mitjançant l'acció complementària dels gens dels progenitors. Aquests resultats són un cos formidable de proves en línia amb el paper principal de la selecció ecològica en l'origen de les espècies híbrides homoploides.

Encara que la majoria d'estudis aprofundits de la genètica i l'ecologia de l'especiació híbrida s'han fet 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, per a referències). 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 via processos d'hibridació que han intercanviat gens entre espècies (reticulació) i que aquesta introgressió sembla que continuï actualment, en vista de l'extrema semblança de l'ADN mitocondrial entre algunes espècies de *Gila*. El paper de la divergència ecològica ha estat també confirmada a *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 coexisteixin simpàtridament en tot el riu Colorado, i no sembla que hi hagi cap barrera que n'impedeixi la migració. Les revisions recents de l'especiació homoploide en animals (vegeu una revisió a Arnold, 2006: 144-147) descriuen un nombre de casos cada vegada més ampli, alguns dels quals molt comprovats, que inclouen organismes tan diversos com ara 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 més mètodes moleculars i nous enfocaments sobre l'especiació híbrida es vagin utilitzant en els projectes d'investigació futurs.

Més trànsit de gens: la transferència horitzontal o lateral

L'intercanvi de gens entre espècies no es limita a la hibridació. La transferència de gens d'un organisme a un altre que no és un descendent seu, anomenada transferència horitzontal (o lateral) de gens (THG), és avui en dia totalment acceptada als procariotes i cada vegada més evident als 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 %. L'escepticisme sobre el valor evolutiu de la THG ha continuat fins que durant l'última dècada una allau de dades genòmiques han demostrat sense cap mena de dubte que la THG té un paper important no solament en els procariotes sinó també en els eucariotes.

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 contribuir significativament a la seva evolució.

La transducció no és l'únic procés de THG als 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 es transfereixen amb la mateixa freqüència. Mentre que els gens que codifiquen funcions cel·lulars molt generals (domèstiques), com ara les proteïnes histones o ribosòmiques, són àmpliament transferits, els gens informacionals, com ara els que intervenen en la transcripció o la traducció, són transferits amb menys freqüència. La raó s'ha atribuït al fet que la complexitat

de les interaccions dels gens informacionals limita la transferència horitzontal amb èxit. Independentment, però, de si aquesta «hipòtesi de la complexitat» és o no és certa, el poder i la persistència de la THG han fet trontollar els conceptes d'organisme i d'espècie.

Alguns evolucionistes com Goldenfeld i Woese (2007) veuen els bacteris com a comunitats naturals, en comptes d'individus, capaces 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, avui ningú gosa negar que la transferència horitzontal ha estat fonamental en l'evolució dels procariotes.

Tanmateix, hi ha transmissió horitzontal de gens en el món eucariota? La integració de seqüències virals en els genomes eucariotes està molt ben caracteritzada. Aquest dinamisme és promogut en gran part pels elements transposables i permet especular sobre la interacció entre l'ADN genòmic i el món exterior. Recentment, s'han descrit exemples de transferència horitzontal de seqüències virals als eucariotes. Un dels millors documentats és l'ADN 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. S'han descrit altres casos semblants en seqüències de pararetrovirus integrades a les plantes de plàtan, tabac i petúnia. Un cas recent molt espectacular fa referència a la integració d'un retrovirus al genoma del coala. Molts evolucionistes pensen que aquest cas d'endogenització retroviral 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 viral.

Les proves sobre el fet que els genomes eucariotes molt probablement poden integrar també gens d'origen procariota (i possiblement eucariota), almenys en els eucariotes fagotròfics unicel·lulars, s'acumulen acceleradament. Entre aquests genomes hi tenim actualment molts casos que inclouen *Giardia*, *Trypanosoma*, *Entamoeba*, *Euglena*, *Cryptosporidium* i d'altres (vegeu les referències a Huang

et al., 2004). Molts gens adquirits per THG són d'origen mitocondrial o aporten funcions mitocondrials. Fins fa ben poc, però, la transferència entre bacteris i organismes multicel·lulars era considerada rara o, si més no, inexistent. Recentment, un estudi de genomes complets dut a terme per set grups de recerca (Dunning Hotopp et al., 2007) ha demostrat que els genomes d'insectes i nematodes contenen una ampla gama d'insercions del bacteri endosimbiont *Wolbachia pipiens*, que van des de petites seqüències de menys d'una megabase fins 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 en proporcionen alguns exemples ben documentats. En aquesta dècada Palmer i el seu equip (Bergthorsson et al., 2003) han donat dades molt sòlides sobre el fet que les discordances filogenètiques amb gens mitocondrials trobades a les angiospermes són molt probablement degudes a THG entre plantes allunyades evolutivament. Si deixem de banda els casos ja coneguts de THG en eucariotes mitjançant els elements transposables, aquest ha estat el primer cas fonamentat sobre plantes que poden transferir ADN a altres plantes. Des d'aleshores, els casos de transferència horitzontal d'ADN mitocondrial ha anat augmentant.

Entre els exemples més il·lustratius hi ha els que impliquen les plantes hostes i les seves plantes paràsites, perquè ens aporten evidències sobre el fet que la THG es pot produir pel contacte físic directe. Moltes plantes del gènere *Plantago*, una mala herba, són parasitades per plantes deficients en clorofil·la del gènere *Cuscuta*. L'equip de Palmer (Mower et al., 2004) ha construït una filogènia amb 43 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 pseudogen *atp1* que s'agrupa amb el del gènere *Cuscuta*, molt allunyat filogenèticament, la qual cosa confirma la THG des del paràsit a l'hoste. Resulta molt significatiu que dues altres espècies de *Plantago* pròximes entre si

i que creixen exclusivament a gran altitud dels Andes contenen també un altre pseudogen *atp1* que s'agrupa amb el clade de les *Orobanchaceae*, una família que comprèn plantes paràsites. En particular, aquest pseudogen és molt semblant al de les plantes paràsites del gènere *Bartsia*, endèmiques dels Andes d'altitud, mentre que el pseudogen *atp1* dels *Plantago* europeus s'agrupa només amb els gens de la *Cuscuta* europea. Aquesta correspondència biogeogràfica corrobora encara més el fet que la transferència no solament és horitzontal sinó que ocorre 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, s'han demostrat molts altres casos de THG en què els gèneres paràsits *Rafflesia* i *Sapria* han adquirit seqüències d'ADN mitocondrial a partir de les seves plantes hostes.

CODA: UN REPÀS DARWINISTA PER L'ESPÈCIE

Misteri, quin misteri? La xarxa de la vida

Fins ara he intentat il·lustrar que el genoma és probablement un mosaic de seqüències d'ADN 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 intentaré aclarir el que jo considero el punt de vista més adequat de l'espècie i com es relaciona amb les idees de Darwin. En resum, la qüestió que cal tenir en compte és si les noves evidències de la genètica i la genòmica evolutives confirmen, modifiquen o contradueixen les bases del paradigma darwinista.

Tota la llarga argumentació (*the long argument*) continguda en *L'origen de les espècies*, tal com hem vist al principi, 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 a 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, *l'scala naturae*, en la qual tots els organismes estan arrenjats 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 altre 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 en tota la seva obra, sobretot pel que fa al 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 entre la naturalesa gradual dels caràcters definitoris de les espècies, com ara 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 al·lopàtrids 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 en vista dels problemes del CBE molts evolucionistes hagin proposat conceptes d'espècie independents de criteris reproductius.

Els conceptes d'espècie es basen en propietats universals (o simplement en «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. Ja hem dit abans que, aïlladament, 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 gènic ni tampoc serveix pels organismes asexuals. La definició filogenètica no defineix quins són els trets clau que cal tenir en compte 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 es «el grup d'organismes més inclusiu que tenen el potencial de l'intercanvi genètic i/o demogràfic», en paraules de Templeton (1989). Per grup inclusiu entén que pertanyin a un llinatge evolutiu, amb la qual cosa inclou l'universal filogenètic. Però això no és suficient, ja que en realitat la filogènia és un patró resultant d'un procés i no ens diu gaire res 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 limiti als encreuaments sexuals; també inclou altres mètodes de reproducció (com ara la

transmissió materna de l'ADN mitocondrial). Però la reproducció requereix també que els individus ocupin un ambient en què estiguin adaptats (el seu nínxol), en el qual tots ells siguin intercanviables (és l'intercanvi demogràfic). D'aquesta manera, una comunitat reproductiva té alhora dos components, un de genètic i un d'ecològic, la qual cosa no es considera en el CBE.

En resum, la demostració que un conjunt d'organismes (o poblacions) constitueix un llinatge evolutiu és necessària però no suficient per definir una espècie. El concepte cohesiu requereix que hi hagi intercanvi genètic (entre gens) o intercanvi demogràfic (entre organismes) dintre 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 a l'inrevés. En el cas de les espècies amb flux gènic interespecífic (*syngameons*), ambdós tipus d'intercanvi tenen un paper important.

Aquest concepte d'espècie té molts avantatges. En primer lloc, 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 li 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 mantenir el seu estatus si l'intercanvi demogràfic és únicament entre els membres del seu llinatge, propiciat per una forta selecció ecològica. Finalment, Templeton demostra que es pot tractar 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 gènic 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, ja que n'hi ha prou que l'intercanvi demogràfic sigui suficient. És més, la hibridació ja no és un problema, pot ser fins i tot una nova font de variabilitat sobre la qual actua la selecció natural. 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 cosa dóna 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 simpàtrida, com ja he discutit més amunt. Per Dobzhansky (1937), el paper de la selecció natural és important només en el reforçament de l'aïllament prezigòtic; però, independentment de la seva importància, el reforçament no dóna 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, si més no sense tractar, 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, donant un paper primordial a la selecció natural. De fet, tot el seu llibre està farcit de paràgrafs en què es discuteixen les condicions favorables per a la producció de noves formes de vida 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 reconegui la importància de l'aïllament per accelerar la divergència. Però el fet que l'aïllament no sigui, per 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 de l'intercanvi lliure. Moltes persones 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 general molt lentament, només en intervals llargs de temps i només en uns quants habitants de la mateixa regió» (Darwin, *The origin*, 6a edició, pags. 84-85). Darwin no ignora l'intercanvi, un sinònim darwinista de flux genètic, com a força que s'oposa a la divergència, però mai en considera la interrupció una condició necessària per a l'especiació. És la selecció natural que, enfront d'altres forces oposades a la divergència, principalment el flux genètic, dirigeix l'origen i el manteniment de les espècies.

Encara que Darwin conegués el paper de la hibridació, no podia preveure la importància que l'intercanvi genètic està adquirint arran dels estudis genòmics, tal com hem presentat molt superficialment aquí. Estic convençut que si Darwin conegués aquests estudis no tindria cap inconvenient en 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, més aviat la inclou amb una imatge d'intercanvis entre branques, en forma d'empelts. El més important, però, 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 corrobora cada cop més que la selecció natural és determinant en la formació de les espècies, una idea totalment darwinista.

Cent cinquanta anys després de Darwin cal incorporar molts coneixements nous al darwinisme. Afortunadament, les darreres dècades ens proporcionen una allau de coneixements que amb prou feines podem començar a entendre. Però sempre que hem pogut fer una anàlisi aclaridora de les noves dades, aquestes anàlisis ens han demostrat que, si bé els nous mecanismes moleculars generadors de variabilitat són molt més complexos que no sabíem, estan sotmesos als processos darwinistes d'oportunisme (cooptació) i aptitud (selecció natural) de manera gradual. Buscar un nou Darwin no sembla, per tant, molt assenyat, com alguns «deconstructivistes» proposen. En comptes de substituir, la tasca dels evolucionistes avui és tractar de reconstruir una teoria de la descendència amb modificació que ompli les llacunes de la nova síntesi. Fins ara, aquesta tasca ens apropa més que mai a les idees originals de Darwin, és a dir, al paper primordial

de la selecció natural en l'evolució i, en particular, a l'origen de les espècies. El darwinisme és una idea perillosa no solament perquè descarta la necessitat d'un creador de les espècies, sinó també perquè sembla «rebaixar» la naturalesa humana des d'un estat sobrenatural a un lloc exclusivament material. Però no per això és menys esplendorosa que altres idees fruit del mite i la imaginació. El seu esplendor superior prové del seu origen en un llinatge d'homínins evolucionats que exigeix proves racionals abans d'acceptar-ne qualsevol explicació i que, sense cap dogmatisme, accepten sempre un canvi d'explicació si noves proves ho demostren. Heus aquí la diferència humanista entre ciència i dogma.

Finalment, un comentari sobre la bellesa de l'univers. Darwin va acabar el seu llibre parlant de «les formes infinites extremadament belles» de la biodiversitat, un producte del procés de l'origen de les espècies. Dawkins, l'evolucionista actual més darwinista, des de l'observatori de Mount Wilson a les muntanyes de San Gabriel (Califòrnia, EUA), contemplant el cosmos i reflexionant sobre el paper que nosaltres hi tenim, ha dit girant-se cap a Michel Shermer, el seu acompanyant, «Tot això em fa sentir tant orgullós de la nostra espècie que quasi estic a punt d'esclafir a plorar» (Shermer 2007). Crec que la fita més important de la nostra aventura del coneixement en aquest món és acabar amb l'enfrontament entre *l'Homo* racional i *l'Homo* emocional, i assabentar-nos que només hi ha un *Homo*, el *sapiens*. Aquest *Homo sapiens*, que encara no s'ha assolit, representa la consciència còsmica. En paraules de Jesús Mosterín, filòsof autor de *La naturaleza humana*, «a través de mi, el Universo se piensa a sí mismo». Parafraçant Mosterín, crec que podria estendre la consciència pensant també cap a una consciència estètica en què «a través meu, l'Univers veu la seva bellesa». I tot això gràcies en gran mesura al poder de l'evolució biològica, una de les grans teories científiques que han revolucionat el nostre coneixement còsmic, els fonaments de la qual els devem al geni de Darwin, un exemple d'orgull per a la nostra espècie.

REFERÈNCIES

- Barluenga, M., Støltying, K. N., Salzburger, W., Muschick, M. I Meyer A. (2006). «Sympatric speciation in Nicaraguan crater lake cichlid fish». *Nature* 439: 719-723.
- Bergthorsson, U., Adams, K.L., Thomason, B., and 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. i Orr, H. A. (2004). *Speciation*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associate. Darwin, C. R. (1869). *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: John Murray. 5th edition. Darwin, Ch. (1859). *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: John Murray. 1a. ed. Londres. Publicada per Penguin Books el 1968. *El Origen de las especies* (sisena edició per Jaume Josa). Colección Austral. Espasa Calpe. 1988. Darwin, F. [ed.] (1887). *The Life and Letters of Charles Darwin, including an Autobiographical Chapter*, Londres: John Murray. 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. 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.
- Ereshefsky, M. (2001). *The Poverty of the Linnaean Hierarchy: A Philosophical Study of Biological Taxonomy*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Feder, J. L., Berlocher, S. H., Roethele, J. B., et al. (2003). «Allopatric genetic origins for sympatric host-plant shifts and race formation». *Rhagoletis. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 100, 10314-10319.
- Feder, J. L., Chilcote, C. A., and 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., and 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». *Rhagoletis. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. 102, 6573-6580.
- Ghiselin, M. (1974). «A Radical Solution to the Species Problem». *Systematic Zoology*, 23:536-544.
- Ghiselin, M.T. (1987). «Species, concepts, individuality and objectivity». *Biology and Philosophy* 2: 127-143.
- Goldenfeld, N. i Woese, C. (2007). «Biology's next revolution». *Nature* 445, 369.
- Gross, B. L., and Rieseberg, L .H. (2005). «The ecological genetics of homoploid hybrid speciation». *Journal of Heredity*, 96, 241-252.
- Hewitt, G. M. (2004). Using molecules to understand the distribution of animal and plant diversity. In A. Moya and E. Font eds. *Evolution: from molecules to ecosystems*, pp.157-170. Oxford University Press, Oxford (2000). The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405: 907-913
- Huang, J., Mullapudi, N., Lancto, C. A., et al. (2004). Phylogenomic evidence supports past endosymbiosis, intracellular and horizontal gene transfer in *Cryptosporidium parvum*. *Genome Biology* 5, R88 Hull, D. 1978. A Matter of Individuality. *Philosophy of Science*, 45:335-360

- Kimura, M. (1968). Evolutionary rate at the molecular level. *Nature* 217: 624–626
- Kitcher, P. 1984. Species. *Philosophy of Science*, 51:308-333
- 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.
- Kocher, Th D. 2004. Adaptive evolution and explosive speciation: the cichlid fish model. *Nature* 5:288-298.
- Labrador, M., Farré, M., Utzet, F. y Fontdevila, A. (1999) "Interspecific hybridization increases transposition rates of *Osvado*" *Mol. Biol. Evol.* 16: 931-937.
- Mallet, J. (2005a). Speciation in the 21st Century. *Heredity* 95, 105-109
- Maynard Smith, J. (1966). Sympatric speciation. *The American Naturalist*, **104**, 487-90.
- Mayr, E. (1942). *Systematics and the origin of species*. Nova York: Columbia Univ. Press. Mayr, E. (1957). Species concepts and Definitions. In E. Mayr, ed. *The Species Problem*. Pp. 1-22. Am. Assoc. Adv. Sci. Publ. 50.
- Mayr, E. (1963). *Animal Species and Evolution*. Belknap Press, Cambridge, MA
Mayr, E. 1970. *Populations, Species, and Evolution*. Belknap Press, Cambridge, MA
McClintock, B. (1984). The significance of response of the genome to challenge. *Science*, 226, 792-801
- Menken, S. B. J. and Roessingh, P. (1998). Evolution of insect-plant associations: sensory perceptions and receptor modifications, direct food specializations, and host shifts in phytophagous insects. In D. J. Howard and S. H. Berlocher, eds. *Endless forms: Species and Speciation*, pp. 145-156. Oxford University Press, Oxford.
- Mosterín, J. (2006) *La naturaleza humana*. Editorial Espasa Calpe, Madrid
- Mower, J. P., Stefanovic, S., Young, G. J., and Palmer, J. D. (2004). Gene transfer from parasitic to host plants. *Nature* **432**, 165-166.
- Rolán-Alvarez, 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.
- Schilthuizen, M. (2001) *Frogs, flies and dandelions*. Oxford University Press, Oxford
Shermer, M. (2007). The Skeptic's Chaplain. *Skeptic*, 13: 44-47.
- Sober, E. 1984. Sets, Species and Natural Kinds: A Reply to Philip Kitcher's "Species". *Philosophy of Science*, 51:334-341
- Templeton, A.R. (1989). The meaning of species and speciation: A genetic perspective.. In Otte, D. y Endler, J., eds. *Speciation and its Consequences*, pp. 3-27. Sinauer Assoc., Sunderland, Massachusetts.
Wallace, A. R. (1852). On the monkeys of the Amazon. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **20**, 107-110.
- Wood, T. K. (1993). Speciation in the *Enchenopa binotata* complex (Insects: Homoptera: Membracidae). In D. R. Lees and D. Edwards eds. *Evolutionary Patterns and Processes (Linnean Society Symposium N. 14)*, pp. 299-318. Linnean Society, London.
- Zuckerkandl, E. i Pauling, L. 1962. Molecular disease, evolution, and genetic heterogeneity. Pp. 189–225 in M. Kasha and B. Pullman, eds. *Horizons in biochemistry*. Academic Press, New York

CURRÍCULUM ABREVIAT D'ANTONIO FONTDEVILA

Situació actual

Catedràtic emèrit de Genètica
Departament de Genètica i de Microbiologia
Universitat Autònoma de Barcelona
Tel.: 34 93 581 10 83
A/e: antonio.fontdevila@uab.cat

Interessos de recerca

1. Mesura de l'aptitud i dels paràmetres de vida en les poblacions naturals.
2. Genètica ecològica i evolutiva de la colonització.
3. Evolució del complex buzzatii (grup repleta, Drosophila).
4. Evolució molecular i genètica de població dels elements transposables.
5. Evolució de l'aïllament reproductiu.

Esbós biogràfic

- Va néixer a Barcelona el 19 de febrer de 1941.
- Es va doctorar en Genètica el setembre de 1971.
- Postdoctorat a la Universitat de Califòrnia, Davis (EUA), de 1971 a 1973, com a membre postdoctorat de l'NIH (Institut Nacional de la Salut).
- Catedràtic titular numerari de Genètica a la Universitat de Santiago de Compostel·la (1973-1980).
- Catedràtic titular numerari de Genètica a la Universitat Autònoma de Barcelona (des de 1980 fins a l'actualitat).
- Cap del Departament de Genètica i de Microbiologia de la Universitat Autònoma de Barcelona (1988-1990).
- Director de setze tesis doctorals.

- Professor convidat a les universitats següents: Universitat d'Arizona (Tucson, 1974); Universitat de Hawaii (Honolulu, 1974); Universitat de Waco (Texas, 1977), Queens College (Nova York, 1980), Universitat de Syracuse (Nova York, 1981-1982); Universitat de Georgia (Athens, 1985),
- Universitat de Califòrnia (Irvine, 1991), Universitat de Creta (Grècia, 1997), Universitat de Malàisia (Kota Kinabalu, 2006), Universitat de Melbourne (Austràlia, 2006), Universitat de la Sorbonne (Orsay, França, 2006).
- Professor convidat per impartir cursos al Perú, l'Argentina, Colòmbia i Rússia.
- Investigador responsable de quinze projectes de recerca del CICYT, DGICYT i DGES (Ministeri d'Educació, Espanya).
- Investigador associat en un projecte de capital humà i mobilitat de la Unió Europea.
- Investigador responsable del Grup de Recerca de Biologia Evolutiva (GBE) (SGR 00050), considerat Grup de Primera Categoria per la Generalitat de Catalunya.
- Investigador responsable de quatre projectes de recerca finançats per la Generalitat de Catalunya al GBE.
- Investigador responsable dels programes de recerca en col·laboració amb la Universitat Simón Bolívar (Veneçuela), la Universitat de Los Andes (Colòmbia), la Universitat de San Marcos (Perú), la Universitat de Buenos Aires (Argentina) i la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito (Equador).
- Professor honorari de la Universitat de Los Andes (Colòmbia).
- Ponent convidat més de quaranta vegades en dotze països diferents.
- Autor de 124 publicacions, entre articles en diaris i revistes i capítols de llibres, amb avaluació internacional per part d'iguals.

Altres qualificacions

- Membre del comitè de direcció del projecte de biologia de poblacions de l'European Science Foundation.
- Editor adjunt de la revista Genetica (Països Baixos).

- Membre del consell editorial de la revista Genetics, Selection, Evolution (França) (1985-1991).
- Vicepresident de la Sociedad Española de Genética (1985-1989).
- Nominat, l'any 1986, membre del Consell de la Society for the Study of Evolution (EUA).
- Membre de la Comissió de Selecció per ocupar una plaça de professor de la Universitat de Buenos Aires (1985).
- Membre del Consell de l'European Society for Evolutionary Biology (1993-1997).
- Membre elegit de la Comissió Avaluadora del màster del Centro de Investigación y Estudios Avanzados (CINVESTAV), Mèxic (1995).
- Directiu de l'European Society for Evolutionary Biology com a organitzador de conferències (1998-1999).
- Membre elegit pel Consell Superior d'Investigacions Científiques per a una comissió avaluadora de l'Estació de Recerca Biològica de Doñana (Sevilla, 1995).
- Membre rapporteur de jurat en dos comitès examinadors de tesis doctorals a la Universitat Claude Bernard (Lió, 1994 i 1998).
- Membre elegit d'un comitè examinador a la Universitat de Los Andes (Colòmbia, 1998).
- Membre elegit pel CNRS (France) per a una comissió avaluadora del CNRS
- UPR 9034, Populations, génétique et évolution laboratoire, Gif sur Yvette (França, 2001).
- Membre elegit de la Fundación Española de Ciencia y Tecnología per a una comissió avaluadora dels programes de recerca nacionals a Espanya (2002).

Organitzador de congressos i simposis

- Primer Seminario de Genética de Poblaciones y Evolución. Pazo de Mariñán (la Corunya, 1979).
- Vuitè Seminari de Genètica de Poblacions i Evolució (Sant Cugat del Vallès, Barcelona, 1991).
- Sisena Conferència Europea sobre Biologia i Evolució de Poblacions (Banyoles, Girona, 1990).
- Seminari de Biologia Evolutiva (Bellaterra, 1993).
- Setè Congrés de la Societat Europea de Biologia Evolutiva (Bellaterra, 1999).

Selecció de publicacions d'Antonio Fontdevila

Llibres

- FONTDEVILA, A. (editor) 1989. The Evolutionary Biology of Transient Unstable Populations. Heidelberg: Springer-Verlag.
- FONTDEVILA, A.; MOYA, A. 1999. Introducción a la genética de poblaciones. Madrid: Síntesis.
- 2003. Evolución: origen, adaptación y divergencia de las especies. Madrid: Síntesis.

Capítols de llibres

- 1979. «El mantenimiento de la variabilidad genética de las poblaciones».
- A: Libros de Investigación y Ciencia, 20. Barcelona: Salvat.
- 1981. «¿Cuánto polimorfismo se pierde en la colonización?». A: Genética y Ecología de la Especiación Animal. Caracas: Universidad Simón Bolívar.

- 1982. «Recent developments of the evolutionary history of *Drosophila mullericomplex* in South America». A: BARKER, J. S. F.; STARMER, W. (eds.) Ecological Genetics and Evolution. Sydney: Academic Press. P. 81-95.
- 1988. «The evolutionary potential of the unstable genome». A: DE JONG, G. (ed.) Population Genetics and Evolution. Berlín: Springer-Verlag. P. 251-63.
- 1989. «Founder effects in colonizing populations: The case of *Drosophila buzzatii*». A: FONTDEVILA, A. (ed.) The Evolutionary Biology of Transient Unstable Populations. Heidelberg, Berlín: Springer-Verlag. P. 74-95.
- 1991. «Colonizing species of *Drosophila*». A: HEWITT, G. M., JOHNSTON, A. W. B., YOUNG, J. P. W. (eds.) Molecular Techniques in Taxonomy. NATO ASI. Vol. H57. Heidelberg: Springer-Verlag. P. 249-69.
- 1993. «Genetic instability and rapid speciation: Are they coupled?».
- A: MCDONALD, J. F. (ed.). Transposable Elements and Evolution. Dordrecht: Kluwer Academic Press. P. 242-57.
- 1995. «Genetics and Ecology of Natural Populations». A: LEVINE, L. (ed.). Genetics of Natural Populations: The continuing importance of Theodosius Dobzhansky. Nova York: Columbia Univ. Press. P. 198-221.
- 2003. «Introgression and hybrid speciation via transposition». A: MOYA, A.; FONT, E. (eds.). Evolution: From molecules to ecosystems. Oxford: Oxford University Press. P. 182-94.
- 2009. «Reconstruint Darwin, cent cinquanta anys després» A : NAVARRO, A ; SEGARRA, C. (eds.) Cent cinquanta anys després de L'origen de les espècies, de Darwin. Treballs de la SCB. Vol 60 : 7-30
- 2009. «L'espècie horitzontal» A : NAVARRO, A ; SEGARRA, C. (eds.) Cent cinquanta anys després de L'origen de les espècies, de Darwin. Treballs de la SCB. Vol 60 : 123-150

Articles [selecció]

- FONTDEVILA, A.; MÉNDEZ, J.; AYALA, F. J.; MCDONALD, J. 1975. «Maintenance of allozyme polymorphism in experimental populations of *Drosophila*». *Nature* 255: 149-51.
- FONTDEVILA, A.; CARSON, H. L. 1978. «Spatial distribution and dispersal in a population of *Drosophila*». *American Naturalist* 112: 365-80.
- FONTDEVILA, A.; ZAPATA, C.; ÁLVAREZ, G.; SANCHEZ, L.; MÉNDEZ, J.; ENRIQUEZ, I. 1983. «Genetic coadaptation in the chromosomal polymorphism of *Drosophila subobscura*. I. Seasonal changes of gametic disequilibrium in a natural population». *Genetics* 105: 935-55.
- NAVEIRA, H.; FONTDEVILA, A. 1986. «The evolutionary history of *D. buzzatii*.
- XII. The genetic basis of sterility in hybrids between *D. buzzatii* and its sibling *D. serido*». *Genetics* 114: 841-57.
- FONTDEVILA, A.; PLA, C.; HASSON, E.; WASSERMAN, M.; SANCHEZ, A.; NAVEIRA, H.; RUIZ, A. 1988. «*Drosophila koepferae*: a new member of the *Drosophila serido* (Diptera-drosophilidae) superspecies taxon». *Annals Int. Soc. Amer.* 81: 380-5.
- SANTOS, M.; RUIZ, A.; FONTDEVILA, A. 1989. «The evolutionary history of *D. buzzatii*. XIII. Random differentiation cannot explain the observed chromosomal variation in a structured natural population». *American Naturalist* 133 (2): 183-97.
- MARIN, I.; RUIZ, A.; PLA, C.; FONTDEVILA, A. 1993. «Reproductive relationships among ten species of the *Drosophila repleta* group from South America and the West Indies». *Evolution* 47: 1616-24
- LABRADOR, M.; FONTDEVILA, A. 1994. «High transposition rates of *Oswaldo*, a new *Drosophila buzzatii* retrotransposon». *Mol. Gen. Genet.* 245: 661-74.
- HASSON, E.; RODRIGUEZ, C.; FANARA, J. J.; NAVEIRA, H.; REIG, O. A.; FONTDEVILA, A. 1995. «The evolutionary history of *Drosophila buzzatii*. XXVI. Macrogeographic patterns of inversion polymorphism in New World populations». *J. Evol. Biol.* 8: 369-84.
- LEIBOWITZ, A.; SANTOS, M.; FONTDEVILA, A. 1995. «Heritability and selection on body size in a natural population of *Drosophila buzzatii*». *Genetics* 141: 181-9.
- ROSSI, M. S.; BARRIO, E.; LATORRE, A.; QUEZADA-DIAZ, J. E.; HASSON, E.; MOYA, A.; FONTDEVILA, A. 1996. «The evolutionary history of *Drosophila buzzatii*. XXX. Mitochondrial DNA polymorphism in original and colonizing populations». *Mol. Biol. Evol.* 13: 314-23.
- SANTOS, M.; EISSES, K. T.; FONTDEVILA, A. 1998. «Competition and genotype-by-environment interaction in natural breeding substrates of *Drosophila*: an empirical test to Levne's model?». *Evolution* 53: 175-86.
- LABRADOR, M.; SELEME, M. C.; FONTDEVILA, A. 1998. «The evolutionary history of *Drosophila buzzatii*. XXXIV. The distribution of the retrotransposon *Oswaldo* in original and colonizing populations». *Mol. Biol. Evol.* 15: 1532-47.
- MARIN, I.; PLATA-RENGIFO, P.; LABRADOR, M.; FONTDEVILA, A. 1998.
- «Evolutionary relationships among the members of an ancient class of non-LTR retrotransposons found in the nematode *Caenorhabditis elegans*».
- 1998. *Mol. Biol. Evol.* 15: 1390-402.
- PANTAZIDIS, A.; LABRADOR, M.; FONTDEVILA, A. 1999. «The retrotransposon *Oswaldo* from *Drosophila buzzatii* displays all structural features of a functional retrovirus». *Mol. Biol. Evol.* 16: 909-21.
- LABRADOR, M.; FARRÉ, M.; UTZET, F.; FONTDEVILA, A. 1999. «Interspecific hybridisation increases transposition rates of *Oswaldo*». *Mol. Biol. Evol.* 16: 931-7.
- FANARA, J. J.; FONTDEVILA, A.; HASSON, E. 1999. «Oviposition preference and life history traits in cactophilic *Drosophila koepferae* and *D. buzzatii* in association with their natural hosts». *Evolutionary Ecology* 13: 173-90.
- RODRIGUEZ-TRELLES, F.; ALARCON, L.; FONTDEVILA, A. 2000. «Molecular evolution and phylogeny of the *buzzatii* complex (*Drosophila repleta* group): a

maximum-likelihood approach». *Mol. Biol. Evol.* 17: 1112-22.

- LAAYOUNI, H.; SANTOS, M.; FONTDEVILA, A. 2000. «Toward a physical map of *Drosophila buzzatii*: use of random amplified polymorphic DNA polymorphisms and sequence-tagged site landmarks». *Genetics* 156: 1797-816.
- LAAYOUNI, H.; HASSON, E.; SANTOS, M.; FONTDEVILA, A. 2003. «The evolutionary history of *Drosophila buzzatii*. XXXV. Inversion polymorphism and nucleotide variation in different regions of the second chromosome». *Mol. Biol. Evol.* 20: 931-44.
- SANTOS, M.; IRIARTE, P. F.; CÉSPEDES, W.; BALANYÀ, J.; FONTDEVILA, A.; SERRA, L. 2004. «Swift laboratory thermal evolution of wing shape (but not size) in *Drosophila subobscura* and its relationship with chromosomal inversion polymorphism». *J. Evol. Biol.* 17: 841-55.
- FONTDEVILA, A. 2005. «Hybrid genome evolution by transposition». *Cytogenetics and Genome Research* 110: 49-55.
- SANTOS, M.; FERNANDEZ-IRIARTE, P.; CÉSPEDES, W.; BALANYÀ, J.; FONTDEVILA, A.; SERRA, L. 2005. «Temperature-related genetic changes in laboratory populations of *Drosophila subobscura*: Evidence against simple climatic-based explanations for latitudinal clines». *The American Naturalist* 165: 258-73.
- MORAN, T.; FONTDEVILA, A. 2005. «Phylogeny and molecular evolution of the *Drosophila hydei* subgroup (*Drosophila repleta* group) inferred from the Xanthine dehydrogenase gene». *Molecular Phylogenetics and Evolution* 36: 695-705.
- García Guerreiro, M. P.; Chávez-Sandoval, B.E., Balanyà, J., Serra, L. y Fontdevila, A. 2008. Distribution of the transposable elements Bilbo and gypsy in original and colonizing populations of *Drosophila subobscura*. *BMC Evolutionary Biology* 8: 234

