

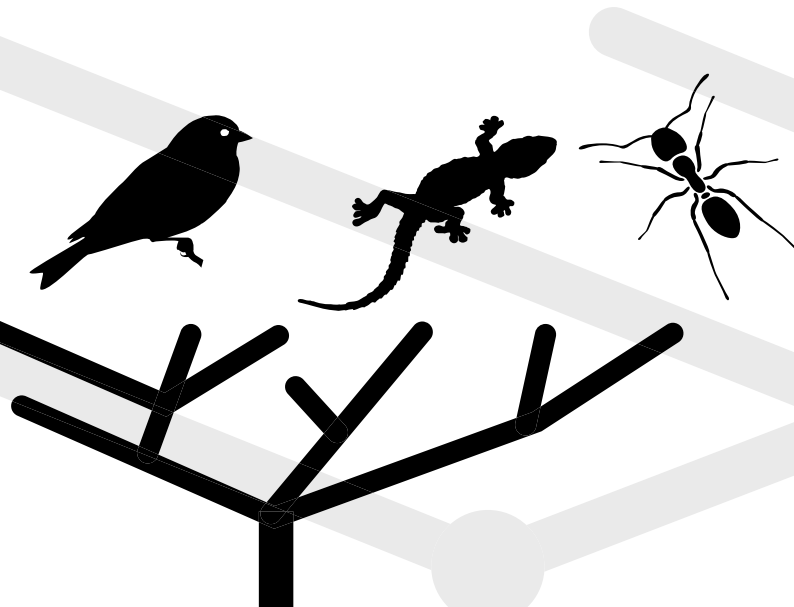


# La teoria de l'evolució, 150 anys després

acagattgacgatatagacgatag  
acacatagaggattagacgatag  
acagatagaggattacacgatag  
acagttagacgaattagacgatag  
gcata--gcccaat--gacgatag

Gos  
Humà  
Ratolí  
Vaca  
Balena

*I think*  
*There between A & B, various*  
*of of which. C & B. The*  
*formal position, B & D*  
*rather greater distinction*  
*than genus would be*  
*formed. - bicolor titlata*



1. Geospiza magnirostris.  
3. Geospiza parvula.

2. Geospiza fortis.  
4. Certhidea olivacea.

# Índex

- 4 **Presentació**
- 5 **1. L'evolució, un fet i una teoria**  
Francesc Uribe i Pere Viladot
- 6 **2. L'evolució per selecció natural, una teoria científica**  
Alejandro Pérez-Pérez
- 8 **3. El concepte científic de “lluita per la supervivència”**  
Alejandro Pérez-Pérez
- 9 **4. L'evolució, una teoria bicèfala: Darwin i Wallace**  
Jesús Gómez-Zurita
- 10 **5. La mutació. Un error pot tenir efectes positius**  
Salvador Carranza
- 11 **6. Les mutacions i l'atzar no són els únics factors de l'evolució**  
Alejandro Pérez-Pérez
- 12 **7. L'adaptació sempre comporta evolució, però pot haver-hi evolució sense adaptació**  
Ignacio Ribera
- 13 **8. La deriva genètica pot generar evolució sense selecció natural**  
Salvador Carranza
- 14 **9. La selecció sexual... dels mascles més guarnits**  
Joan Carles Senar
- 15 **10. La selecció sexual... dels mascles més armats i de certes femelles**  
Joan Carles Senar
- 16 **11. La selecció social, a més de la natural i la sexual**  
Joan Carles Senar
- 17 **12. Canvis graduals o anagènesi versus canvis diversificadors o cladogènesi**  
Miquel Àngel Arnedo
- 18 **13. L'evolució, reflectida en els estrats geològics**  
Jaume Gallemí
- 19 **14. Les extincions poden ser selectives**  
Ignacio Ribera
- 20 **15. L'evolució actua només sobre els “individus”, és a dir sobre els gens**  
Ignacio Ribera
- 21 **16. La coevolució com a adaptació recíproca de dos organismes**  
Jesús Gómez-Zurita
- 23 **17. Els ecosistemes també evolucionen**  
Jordi Moyà i José María Montoya
- 25 **18. La simbiosi també és una via per a l'evolució**  
Francesc Uribe
- 26 **19. La importància de la imprevisible deriva genètica**  
José Castresana
- 27 **20. Els mecanismes evolutius bàsics regeixen igual per a animals, plantes i microorganismes**  
Salvador Carranza
- 28 **21. La selecció natural i la selecció artificial o domesticitat**  
Daniel Sol
- 29 **22. Evolució gradual versus evolució a salts**  
Ignacio Ribera

- 30 **23. La biodiversitat, el reflex viu de l'arbre filogenètic**  
Miquel Àngel Arnedo
- 31 **24. L'arbre de la vida: l'explicació gràfica del parentiu de tots amb tots**  
José Castresana
- 32 **25. Hi ha caràcters més modificats que d'altres, però no pas espècies més evolucionades que d'altres**  
Jesús Gómez-Zurita
- 33 **26. Classificacions: segons l'aspecte o fenètica / segons l'ancestre o filogenètica**  
Salvador Carranza
- 34 **27. La biogeografia com a revelador resultat de l'evolució**  
Ignacio Ribera
- 35 **28. Evolució i matemàtiques. Estadística de la variabilitat**  
Julio Rozas
- 36 **29. ¿Evolució caràcter a caràcter, o de manera conjunta?**  
Julio Rozas
- 37 **30. Hi ha gens que tenen més valor evolutiu que d'altres**  
José Castresana
- 38 **31. L'enginyeria genètica representa una possibilitat d'interferir en l'evolució**  
Salvador Carranza
- 39 **32. Evolució també dels mecanismes de desenvolupament**  
Marta Riutort
- 40 **33. Evolució genòmica versus evolució molecular**  
Julio Rozas
- 41 **34. El canvi evolutiu no comporta progrés en una direcció determinada**  
Jesús Gómez-Zurita
- 42 **35. ¿El motor que impulsa l'evolució és intern o extern als organismes?**  
Marta Riutort
- 43 **36. Illes i aïllament genètic: De l'ornitorinc a l'*Homo floresiensis***  
Miquel Àngel Arnedo
- 44 **37. ¿Venim del mico? La por i la fascinació vers els orígens humans**  
Jordi Serrallonga
- 46 **38. ¿Som els humans l'espècie elegida? Trenquem amb els tòpics sobre el present i el futur de l'*Homo sapiens***  
Jordi Serrallonga
- 47 **39. El disseny intel·ligent, el vestit nou del creacionisme**  
Miquel Àngel Arnedo
- 48 **Glossari**

# La teoria de l'evolució, 150 anys després

## Presentació

La densa història del concepte d'evolució arrossega tòpics, errors i sovint la ignorància de les últimes descobertes. Per això és bo que el coneixement del que representa l'evolució fora de l'àmbit acadèmic sigui motiu de revisió periòdica. Un 150è aniversari és una bonica ocasió. La present guia és un bon exemple de col·laboració entre l'estament científic i la comunitat educativa, en la cerca d'una fructífera via de comunicació entre ciència i educació. Una col·laboració que, com es podia esperar, ha donat uns resultats de gran qualitat. L'entusiasme que han mostrat els responsables de l'IMEB i del CDEC ha estat decisiu per portar a bon port aquest projecte. De manera complementària als textos disponibles per a l'acció educativa, hem volgut proporcionar uns quants arguments bàsics per refrescar les nocions essencials de l'evolució a la llum del coneixement actual de la ciència.

Però, a més, en el cas de l'evolució, la permeabilitat d'aquest concepte a diverses fonts de coneixement fa especialment atractiva la possibilitat de superar les barreres existents entre les diverses disciplines. La filosofia i la religió, per exemple, són dos camps del coneixement que, intervenint-hi, fan més interessant la discussió sobre el que significa "evolució" i enriqueixen un debat en el qual participa, evidentment, la ciència. Ara bé, alguns corrents d'opinió malden per enverinar aquest debat contaminant la ciència com a tal amb creences d'altres camps. Fa un trist favor a la religió o la filosofia el qui pretén revestir-les de ciència. La matèria primera de la ciència són exclusivament les hipòtesis que es puguin provar o refutar, mentre que l'espiritualitat pertany a una altra dimensió, tan humana com la recerca científica, però diferent.

# 1. L'evolució, un fet i una teoria

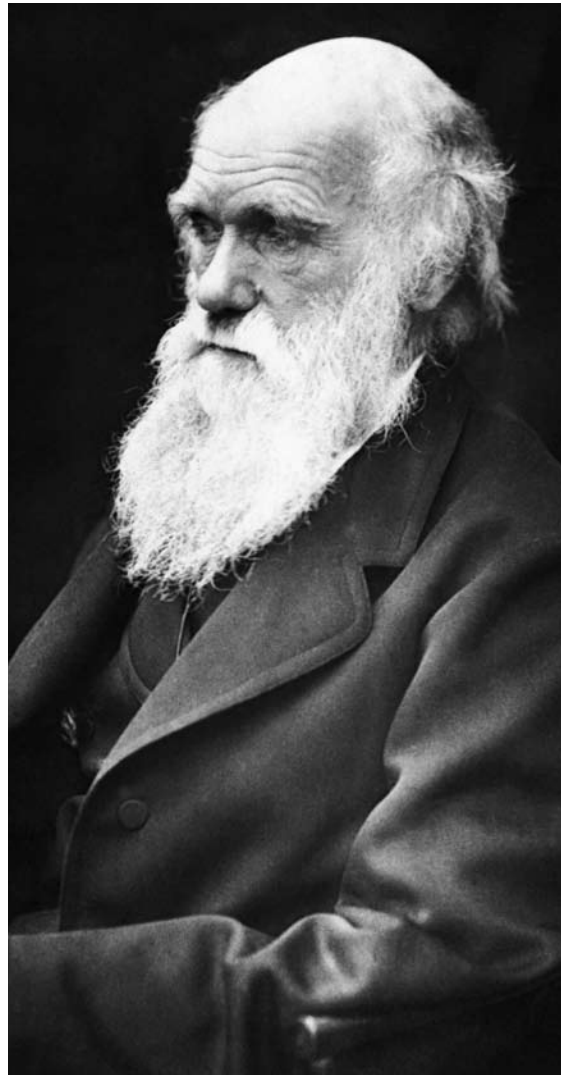
Francesc Uribe i Pere Viladot

Richard Dawkins comenta al principi del seu llibre *The Ancestor's Tale* que la biologia, al contrari de la història o la física, té ja amb la seva gran teoria unificada, acceptada per tots els professionals informats, encara que en diferents versions i interpretacions. Sabem que la física busca aquesta teoria unificada per aplicar-la al seu àmbit. I pot ser que la història no s'ho plantegi. Però sí que ens consta que la biologia ha madurat i s'ha desenvolupat amb fortalesa i ascendent gràcies a una teoria que explica l'evolució dels organismes vius i que, per la seva capacitat sintètica, ha acabat sent la teoria de l'evolució.

Charles Darwin.

Ens trobem davant de dos conceptes fonamentals que sovint es confonen en un de sol. D'una banda, constatem la mutabilitat dels organismes vius. El registre fòssil, les anàlisis moleculars, els experiments sobre cicles biològics i generacions consecutives, entre altres proves, conclouen que l'evolució és un *fet*, una realitat visible arreu. Com a conseqüència, la universalitat del procés de canvi evolutiu ha donat peu a una *teoria*, de concepció senzilla en la seva essència original, que ha estat suficient per a comprendre el motor de canvi. Una visió simple, la idea que els organismes que més obstacles superen poden deixar més descendència amb les seves característiques, ha suscitat un complex tram de principis i hipòtesis que evidencien la fertilitat del concepte inicial per donar explicació a les circumstàncies reals més diverses. *Un fet natural incontrovertible i una teoria unificadora per explicar-lo, aquestes són les dues cares del terme "evolució"*.

Es discuteix l'extensió en l'espai i el temps del fenomen evolutiu i s'afinen constantment les prediccions de la biologia de l'evolució. La ciència és inconformista i avança comprovant encerts i rebutjant hipòtesis falses. El coneixement actual dels mecanismes evolutius és molt ric, producte d'un creixement gairebé exponencial de la recerca en aquest àmbit durant les darreres dècades. La teoria de l'evolució ha madurat molt, però encara no ha acabat pas el seu recorregut.



## Bibliografia

DAWKINS, Richard (2004). *The Ancestor's Tale: A Pilgrimage to the Dawn of Life*. Londres: Weidenfeld & Nicolson /—(2008). *El cuento del antepasado: Un viaje a los albores de la evolución*. Barcelona: Antoni Bosch Editor.

*Science, evolution, and creationism*. National Academy of Sciences, 2008 (<http://www.nap.edu/catalog/11876.html>).

## 2. L'evolució per selecció natural, una teoria científica

Alejandro Pérez-Pérez

La teoria que va proposar Charles Darwin (1809-1882) en el seu llibre *L'origen de les espècies per selecció natural* (1859) fa molt que ha deixat de ser només una teoria. Les abundants dades empíriques recollides al llarg d'aquests dos-cents anys, i fins i tot abans, confirmen la idea que les espècies no són immutables, sinó que evolucionen, i també reforcen la teoria que explica que ho fan adaptant-se a les condicions ambientals predominants a cada regió i en cada època. Doncs bé, cal dir que va ser seguint el mètode científic, i no pas arran d'una creença (vegeu l'article 39), com Darwin va observar que cada espècie presenta unes característiques que li permeten sobreviure i reproduir-se en les condicions que té l'hàbitat que ocupa, i va inferir de la comparació entre certes varietats properes que semblen derivar d'un més o menys antic ancestre comú, que aquestes tenen una diferent adaptació del cos al medi a causa de la impossibilitat de competir una massa nombrosa població d'aquella avantpassada espècie per uns mateixos recursos o un mateix hàbitat.

Darwin també va estudiar la selecció artificial en animals, com ara els coloms o els gossos, com a mecanisme per aconseguir varietats més vistoses o amb trets morfològics o de comportament particulars (vegeu l'article 21). I totes les proves empíriques li van indicar que la selecció, sigui natural o artificial, produeix varietats o subespècies que amb el temps poden donar lloc a espècies clarament diferenciades de l'avantpassat comú. La teoria evolutiva de Darwin, basada fonamentalment en la selecció natural, serveix per a explicar quins són els processos que regulen la supervivència i la reproducció diferencials dels individus més adaptats a cada medi i en cada època concrets. La selecció natural és el procés pel qual els individus d'una població que posseeixen caràcters que són avantatjosos en un medi determinat sobreviuen i tenen més èxit reproductor que els que pateixen una fortíssima pressió ecològica, sigui perquè les condicions ambientals han canviat o perquè s'han vist desplaçats del seu entorn habitual.

### El model explicatiu de Darwin

Segons Ernst Mayr (*The growth of biological thought: Diversity, evolution, and inheritance*, 1982), el model explicatiu de Darwin es basa en els cinc fets i les tres inferències següents:

**Fet 1:** Les espècies tenen una gran fertilitat potencial, de manera que la grandària de la seva població s'incrementaria exponencialment si tots els individus que van naixent es reproduïssin amb èxit.

**Fet 2:** Excepte per fluctuacions anuals menors i fluctuacions ocasionals majors, les poblacions solen ser estables.

**Fet 3:** Els recursos naturals són limitats. En ambients estables, romanen relativament constants al llarg del temps.

**Inferència 1:** Atès que es reproduïxen més individus dels que poden ser



mantinguts amb els recursos disponibles, ha d'haver-hi una forta competència per l'aliment, la qual cosa propicia una forta lluita per l'existència entre els individus d'una població, de manera que només sobreviu una petita part de la progènie de cada generació.

Aquests fets que es deriven de l'ecologia de poblacions, combinats amb certs principis de la genètica, condueixen als fets següents:

**Fet 4:** No hi ha dos individus exactament iguals; més aviat passa el contrari: les poblacions mostren una gran variabilitat.

**Fet 5:** Gran part d'aquestes variacions són heretables.

**Inferència 2:** La supervivència en la lluita per l'existència no és pas deguda a l'atzar, sinó en gran part a la constitució genètica diferenciada dels individus que sobreviuen. Aquesta supervivència desigual constitueix un procés de selecció natural.

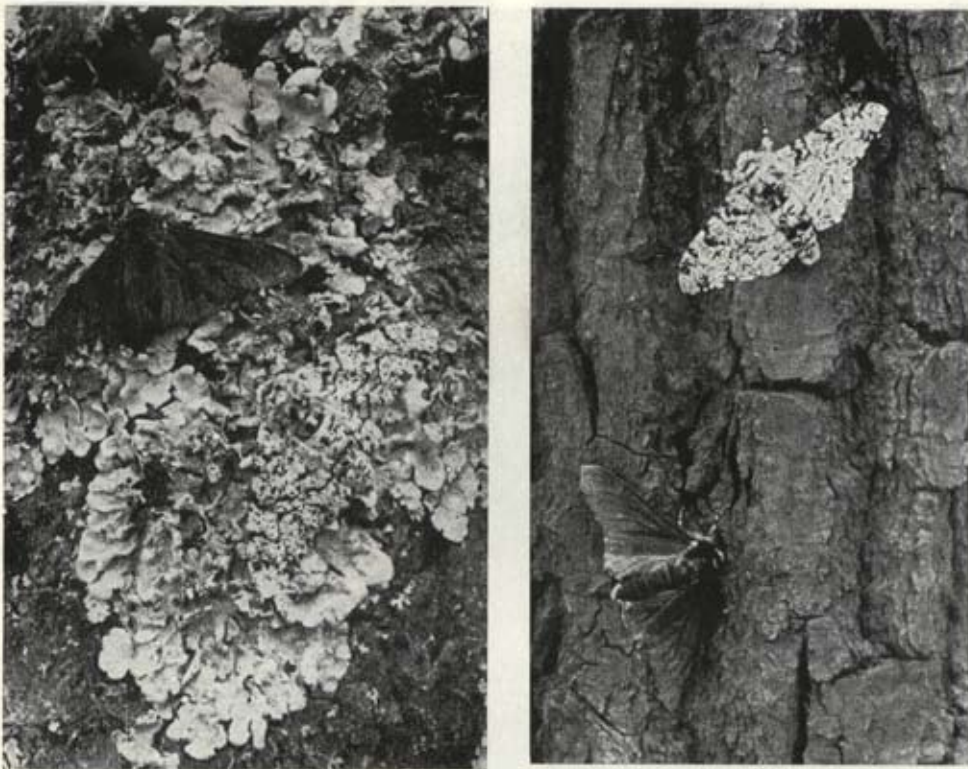
**Inferència 3:** A través de les generacions, aquest procés de selecció natural porta al canvi gradual de les poblacions, això és, a l'evolució i a la producció de noves espècies.

### 3. El concepte científic de “lluita per la supervivència”

Alejandro Pérez-Pérez

Cal aclarir que el terme “adaptació” és molt ampli i inclou característiques tant anatòmiques com bioquímiques o del comportament que fan que un organisme determinat pugui néixer, desenvolupar-se, créixer, alimentar-se i reproduir-se. L'èxit de l'individu en aquestes tasques, especialment la reproductiva, determinarà també l'èxit de l'espècie en conjunt. Darwin va plantejar aquests principis evolutius utilitzant el concepte de “lluita per la supervivència”. L'exemple més il·lustratiu d'aquest principi és el de l'arna de Darwin (*Biston betularia*), una arna que originàriament era de color gris clar, un color críptic en els boscos del nord d'Europa. Amb la revolució industrial del començament del segle XIX, els troncs dels arbres es van cobrir de partícules contaminants i es van tornar foscos, i això va fer que la fins llavors majoritària (per menys visible pels predadors) varietat d'arna de color clar, al cap de poc esdevingués minoritària davant la nova majoria assolida per les més “adaptades” varietats fosques.

Aquest cas demostra que l'acció predatòria dels ocells insectívors pot variar amb les condicions ambientals i que la capacitat de supervivència de les diverses poblacions d'arna depèn en gran manera de les característiques anatòmiques que per mutació han adquirit diversos dels seus membres (vegeu l'article 12). Darwin ens va proporcionar un mecanisme mitjançant el qual podem comprendre els canvis evolutius que es donen en les poblacions. El darwinisme ens permet conèixer com funcionen els ecosistemes i quin és el nostre lloc a la natura.



L'arna *Biston betularia*, varietats fosca i clara, sobre fons clar i sobre fons fosc.



## 4. L'evolució, una teoria bicèfala: Darwin i Wallace

Jesús Gómez-Zurita

L'atribució de l'autoria d'una teoria depèn de què considerem que en determina l'origen: qui va ser el primer a pensar-la, a fer-la pública o a publicar-la formalment. En la de l'evolució per selecció natural tenim dos autors possibles. Charles Darwin va ser el primer a adonar-se del paper de la selecció natural com a motor de l'evolució a partir de les observacions que va fer en el seu viatge a bord del vaixell *HMS Beagle* els anys 1831-1836, de la lectura de Malthus el 1838 i dels experiments i observacions que va fer en les dècades abans de publicar *L'origen de les espècies*. Però el 1858 Alfred R. Wallace, un altre gran naturalista, va fer arribar a Darwin des de Malàisia un assaig en què proposava la seva mateixa teoria, però desenvolupada de manera independent, cosa que va precipitar la presentació conjunta d'aquesta idea a la Societat Linneana de Londres. Des d'aquest punt de vista, no hi ha controvèrsia respecte al mèrit compartit dels dos autors. En gran part empès per la competició que havia establert amb Wallace, Darwin va enllestir en un any la seva obra, que es va publicar el novembre del 1859, any en què el seu nom va quedar definitivament associat a la formulació de la teoria de l'evolució.

En la presentació de la teoria de la selecció natural de Wallace-Darwin, l'1 de juliol del 1858, a la Societat Linneana de Londres, el botànic Joseph Hooker i el geòleg Charles Lyell, amics íntims de Darwin i coneixedors de la seva feina i idees, explicaren en una carta introductòria haver conegut el desenvolupament d'aquesta teoria per part de Darwin almanco vint anys enrere.

S'ha dit que Darwin i Wallace només posaren per escrit el que ja es sospitava als cercles científics, cosa molt poc probable vista la gran indiferència amb què la teoria va ser rebuda quan es va fer pública a la Societat Linneana.

Wallace, home tan modest com intel·ligent, va atribuir durant tota la vida sense amargura a Darwin l'originalitat de la idea, malgrat que ell hi va contribuir amb el seu plantejament independent, la seva defensa i popularització. Per part seva, Darwin, en rebre l'escrit de Wallace a l'estiu del 1858, va estar a punt de cedir-li completament la prioritat.

Alfred Russel Wallace (1823-1913) i Charles Robert Darwin (1809-1882), ambdós preocupats sobre la "qüestió de les espècies", van descobrir independentment i copresentar a la comunitat científica el paper de la selecció natural en l'evolució de la vida. La responsabilitat de la teoria descansa sobre la magnífica capacitat intel·lectual i científica dels dos naturalistes.

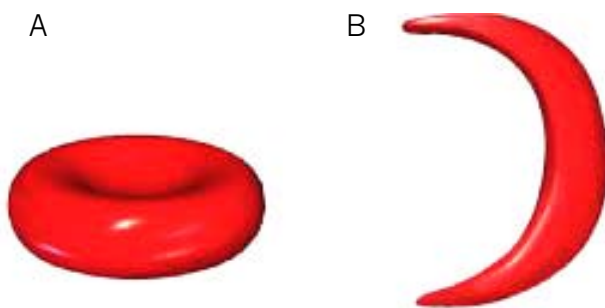
Darwin va fer feina molts d'anys per desenvolupar la seva teoria, i va ser molt reservat i prudent en compartir-la. Així i tot, comptava amb un grup d'amics molt propers amb qui discutir les seves idees. Darwin, Lyell y Hooker es representen aquí en una de les seves reunions científiques.

## 5. La mutació. Un error pot tenir efectes positius

Salvador Carranza

La mutació és un canvi en el material genètic d'un organisme i, per tant, és un dels mecanismes clau que generen la variabilitat necessària perquè hi pugui haver evolució. La selecció natural i la deriva genètica (vegeu l'article 19) són els principals mecanismes que determinaran quina serà la freqüència d'aquesta mutació en la població al llarg del temps. Hi ha mutacions que tenen un efecte advers en els organismes que les porten i són eliminades de la població per **selecció negativa**. D'altres són neutrals, és a dir, que no alteren les probabilitats de supervivència i reproducció dels organismes, i el seu destí en la població no el determina la selecció natural. I, finalment, una petita proporció de les mutacions són avantatjoses i, per tant, són seleccionades positivament. Cal tenir en compte que en la majoria d'organismes pluricel·lulars només les mutacions que es produeixen en la línia germinal, és a dir, en cèl·lules dedicades a la reproducció, poden passar a la descendència i, per tant, tenen un paper important en l'evolució. Les mutacions que es produeixen en la resta de cèl·lules de l'organisme no són transmeses i, per tant, no són rellevants des del punt de vista evolutiu.

L'anèmia de cèl·lules falciformes l'origina una mutació puntual en el gen de l'hemoglobina que fa que els glòbuls vermells es deformin i es trenquin més fàcilment. Aquesta anèmia sovint esdevé mortal. S'ha vist, però, que la malaltia només es manifesta quan presenten la mutació les dues còpies del gen de l'hemoglobina que tenim els humans. En cas que només hagi mutat una de les còpies, l'individu és portador de la malaltia però no en pateix els efectes adversos. Es dona el cas que en regions on hi ha malària els individus portadors del gen de l'hemoglobina mutant tenen avantatge sobre la població amb hemoglobina normal. Això és degut al fet que la deformació dels glòbuls vermells impedeix el creixement i desenvolupament del paràsit *Plasmodium* dins seu. Per aquest motiu, aquesta mutació que en principi causa una malaltia greu, en segons quines condicions és seleccionada positivament.



A. Cèl·lula sanguínia (glòbul vermell) amb les dues còpies del gen de l'hemoglobina del tipus normal; B. Cèl·lula sanguínia (glòbul vermell) amb la mutació en el gen de l'hemoglobina (hemoglobina S) que fa que les cèl·lules tinguin aquesta forma tan característica que causa la malaltia de l'anèmia de cèl·lules falciformes i que, en **heterozigosi**, resulta avantatjosa en zones on hi ha malària.

## 6. Les mutacions i l'atzar no són els únics factors de l'evolució

Alejandro Pérez-Pérez

La mutació és un mecanisme d'innovació genètica que no respon als interessos o necessitats de l'organisme o de l'espècie en qüestió. La necessitat no fa sorgir una mutació que ajudi a perpetuar la població; si a una població li cal sobreviure en un lloc on el clima ha canviat, pot morir esperant la mutació adient sense que aquesta arribi mai. La mutació és **aleatòria**, apareix a l'atzar, tant si és favorable com si causa la mort. I només té èxit si genera una adaptació útil i si la selecció natural l'afavoreix. L'atzar pot fer que un organisme amb mutació avantatjosa no es reproduïxi i que l'adaptació mori amb ell. Aquest concepte d'atzar rep el nom de *deriva*. La deriva marca la diferència entre supervivència i extinció (vegeu l'article 19). L'evolució no es fa a l'atzar, però l'atzar hi té molt a dir. Fa 65 milions d'anys, un meteorit va caure a la regió del golf de Yucatán, a Mèxic, i sembla que aquest impacte va provocar que els dinosaures i moltes altres espècies s'extingissin i que llavors els mamífers, que ja existien abans dels dinosaures, es poguessin diversificar. El seu èxit evolutiu va dependre de l'extinció dels dinosaures per un esdeveniment fortuït: un cos extraterrestre que va fer col·lisió amb la Terra. Tot i això, el mecanisme que va permetre la transformació i adaptació dels mamífers va ser la selecció natural, que no actua del tot a l'atzar.

Heus aquí els factors evolutius, els mecanismes que generen l'evolució: 1) *Mutació*: Diversifica el material genètic, avantatjosament o no; altres mecanismes recombinen aquest material, com ara l'entrecreuament dels cromosomes o la conversió al·lèlica dels gens. 2) *Selecció natural*: Escull les variants que es reproduiran més. 3) *Deriva genètica*: Altera la freqüència al·lèlica amb fets aleatoris (extinció massiva, no-reproducció d'un individu adaptat, etc.). 4) *Migració*: Aporta a una població característiques d'altres. El resultat són variants que podran esdevenir espècies. Darwin va comprovar que la selecció de varietats pot originar una gran diversitat morfològica. La diferència de talla entre un gos gran danès i un xiuaua és resultat de la selecció artificial (vegeu l'article 21). Però la seva diversitat genètica, generada per l'acumulació de mutacions avantatjoses durant milers de generacions, ja existia. L'evolució sols pot actuar sobre la diversitat existent, no pas crear-ne de nova.

## 7. L'adaptació sempre comporta evolució, però pot haver-hi evolució sense adaptació

**Ignacio Ribera**

Tota adaptació en sentit estricte prové d'una mutació que la selecció natural ha fet que s'imposés, en l'exercici de certa funció, sobre altres solucions antigues no aptes. Hi ha casos en què la cosa adaptada pot servir per a complir també altres funcions a més de l'originària, com ara el nas humà, que no va triomfar pas com la millor manera d'aguantar les ulleres però que avui també serveix per a això. D'aquest altre ús se'n diu **exaptació**. El corb marí utilitza les extremitats anteriors per a volar com a adaptació, i per a bussejar com a exaptació, un busseig que li és imprescindible per a menjar. Però ¿podria aquesta exaptació esdevenir adaptació, és a dir, aletes (impreses en els gens) com les del pingüí? Doncs sí, però només si uns depredadors més veloços en l'aigua estiguessin a punt d'extingir l'espècie en una zona determinada i si una mutació (o successives) hagués fet néixer individus amb aletes ràpides. Aquesta adaptació heretable generaria evolució. En canvi, si un arbre concret fa una "adaptació" de la seva forma torçant-se per oferir menys resistència al vent i així evitar ser abatut, aquesta "adaptació" no ho és pas en sentit estricte, ja que de les seves llavors creixeran arbres ben drets.

L'ús comú del mot "adaptació" inclou l'adaptació i l'exaptació. Però, com hem dit, si un canvi no és heretable (com ara la forma d'un arbre per no oferir resistència al vent), no és adaptació ja que no genera evolució. Per això cal fer servir cada mot en el sentit més precís. D'altra banda, cal dir que molts trets dels organismes vius no són ni adaptacions ni exaptacions, és a dir, que no tenen una funció específica ni un efecte perceptible sobre la supervivència dels individus. Poden ser efectes indirectes d'altres canvis que sí que són adaptatius, limitacions del desenvolupament, herència filogenètica o, simplement, variacions aleatòries.

I si un caràcter és heretable però no altera la probabilitat de reproducció de l'organisme que el posseeix (com ara una mutació que no produeix un canvi d'aminoàcid en una proteïna), no és pas una adaptació, encara que sí que pot haver-hi evolució.

La cavitat bucal no es va originar pas com un espai per a protegir-hi les cries, però diversos animals (peixos, granotes, cocodrils) la utilitzen a aquest efecte, fent servir el que formalment es pot considerar com una exaptació. Posteriorment en algun cas podria sorgir (sempre per mitjà d'una mutació prèvia que s'arribés a imposar per selecció natural) una veritable adaptació del disseny d'aquesta cavitat bucal, si la millora d'aquesta funció arribés a ser determinant per a la supervivència d'una població determinada.



### Bibliografia

GOULD, S.J.; LEWONTIN, R.C. (1979). "The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme". *Proc. R. Soc. Lond. B*, 205: 581-598.

GOULD, S.J.; VRBA, E. (1982). "Exaptation: A missing term in the science of form". *Paleobiology*, 8: 4-15.

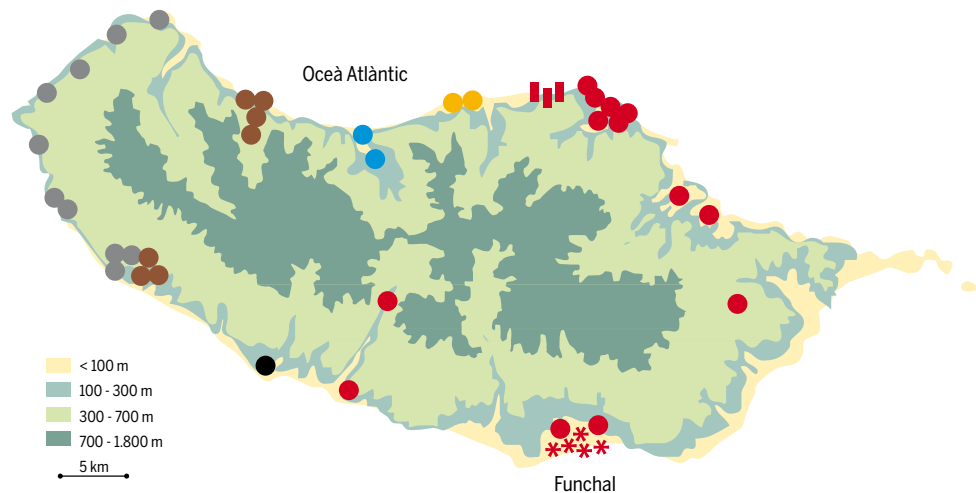
## 8. La deriva genètica pot generar evolució sense selecció natural

Salvador Carranza

L'evolució és el procés de canvi biològic en el temps; un canvi que, especialment en l'àmbit genètic, el generen un conjunt de mecanismes evolutius complexos que actuen en dos nivells: el dels mecanismes que incrementen la variabilitat genètica, com ara la mutació (vegeu l'article 5), el flux gènic que té lloc quan els organismes migren d'una població a una altra, o la recombinació de gens diferent de les combinacions **parentals**, que genera **al·lels quimèrics**. I en un segon nivell actuen la selecció natural i la deriva genètica (vegeu l'article 19). Aquests mecanismes evolutius operen només quan hi ha variabilitat genètica. Mentre la selecció natural afavoreix els canvis genètics relacionats amb els trets que milloren la capacitat de supervivència i reproducció d'una població, els canvis en les proporcions al·lèliques deguts a la deriva genètica es produeixen aleatòriament, a l'atzar, i tenen un efecte molt més gran en poblacions petites. Per això, els canvis grans en la grandària d'una població produïts per fenòmens com ara els **colls d'ampolla** o l'efecte **fundador** (vegeu l'article 36) són els escenaris en què la deriva genètica té un paper més important. Cal tenir en compte que, al contrari de la selecció natural, la deriva genètica no produeix adaptació.

L'evolució dels organismes insulars ha donat lloc a exemples espectaculars de **radiacions adaptatives** en resposta a noves condicions físiques i biòtiques. Encara que la selecció natural és el mecanisme principal responsable d'aquestes radiacions, hi ha mecanismes no adaptatius com la deriva genètica que poden tenir-hi un paper important. N'és un bon exemple el ratolí domèstic (*mus musculus domesticus*) de l'illa de Madeira. Un estudi recent demostra l'existència a l'illa de sis races cromosòmiques, l'origen de les quals s'explica per deriva genètica i no pas per selecció natural. Aquestes races viuen separades les unes de les altres per barreres muntanyoses i estan aïllades genèticament per la impossibilitat de formar híbrids a causa de les seves accentuades diferències cromosòmiques. Aquests resultats demostren que es poden donar casos d'elevades taxes d'evolució independentment dels processos adaptatius.

Mapa topogràfic de l'illa de Madeira on s'indica amb colors diferents la localització geogràfica de les sis races cromosòmiques de ratolins domèstics originades per deriva genètica en els darrers cinc-cents anys.



### Bibliografia

BRITTON-DAVIDIAN, J.; CATALÀN, J.; RAMALHINHO, M.G.; GANEM, G.; AUFRAY, J.C.; CAPELA, R.; BISCOITOS, M.; SEARLE, J.; MATHIAS, M.L. (2000). "Rapid chromosomal evolution in island mice". *Nature*, 403: 158.



## 9. La selecció sexual... dels mascles més guarnits

Joan Carles Senar

Darwin aviat va veure que la teoria de la selecció natural no podia explicar el perquè d'estructures com la cridanera cua del paó mascle, les grosses banyes de certs escarabats o els llampants colors de diversos peixos i ocells, que augmentaven el risc de predació i que, per tant, la natura no hauria d'haver afavorit. Fins que es va adonar que qui les seleccionava eren les femelles, les quals, escollint els mascles portadors d'aquests caràcters, n'augmentaven l'èxit reproductor i afavorien que els gens que els codificaven fossin seleccionats. Com que la principal funció d'aquestes estructures és atreure les femelles, es van batejar amb el nom d'ornaments. Però ¿per què les femelles prefereixen els mascles més guarnits? La resposta més convincent la va donar, el 1975, Amotz Zahavi amb l'anomenat principi del handicap, segons el qual els ornaments funcionen com a handicaps o desavantatges i els individus que els llueixen demostren tenir una gran qualitat pel fet de sobreviure amb handicaps i tot. Les femelles, per tant, escullen els mascles més guarnits per la gran qualitat que, d'una manera tan ostensiva, asseguren tenir.

Estudis recents demostren que els ornaments informen les femelles sobre qualitats dels mascles com ara la capacitat de lluitar contra malalties i paràsits, l'habilitat per a trobar menjar, la dominància, la valentia per a defensar els fills o la predisposició per a donar-los menjar. I qualitats diferents es poden comunicar per mitjà d'ornaments diferents; per exemple, els colors basats en carotenoides, que els animals no poden sintetitzar i han de ser ingerits necessàriament, comuniquen les habilitats del mascle per a trobar menjar i, per tant, la seva qualitat com a bons pares; i els colors basats en melanines, la síntesi de les quals es relaciona amb la testosterona, comuniquen la dominància del mascle i la seva predisposició a defensar els fills enfront dels predadors.





## 10. La selecció sexual... dels mascles més armats i de certes femelles

Joan Carles Senar

Paral·lelament al procés de selecció per part de les femelles, hi ha altres estructures perquè els mascles lluitin entre si per obtenir els favors d'aquelles, com ara les banyes dels cérvols o els esperons dels galls. Aquests caràcters, que anomenem "armaments", són també indirectament seleccionats per les femelles, i és per això que també es diu que evolucionen per selecció sexual. I n'hi ha uns quants que es creu que primerament van evolucionar com a armaments, i posteriorment les femelles van aprendre que aquestes estructures assenyalaven les qualitats dels mascles en la lluita i els van seleccionar preferentment. (Tanmateix, cal dir que alguns d'aquests caràcters evolucionen estrictament per selecció social i no tenen res a veure amb la consecució de femelles per part dels mascles.)

En la majoria d'espècies el mascle és més ornamentat que la femella, i això havia fet pensar que la selecció sexual sols funcionava en els mascles. Estudis recents indiquen que això no és cert, ja que les femelles també poden estar ornamentades i que els mascles utilitzen aquests ornaments per a triar les millors femelles. Això té com a conseqüència que en moltes espècies hi hagi l'aparellament concordant, segons el qual els mascles de qualitat busquen aparellar-se amb femelles de qualitat i viceversa.

### Bibliografia

- AMUNDSEN, T. (2000). "Why are female birds ornamented". *Trend. Ecol. Evol.*, 15: 149-155.
- BERGLUND, A.; BISAZZA, A.; PILASTRO, A. (1996). "Armaments and ornaments: An evolutionary explanation of traits of dual utility". *Biol. J. Linn. Soc.*, 58: 385-399.
- DARWIN, Ch. (1871). *The descent of man and selection in relation to sex*. Londres: John Murray.
- GRAFEN, A. (1990). "Biological signals as handicaps". *J. Theor. Biol.*, 144: 517-546.
- HAMILTON, W.D.; ZUK, M. (1982). "Heritable true fitness and bright birds: A role for parasites". *Science*, 218: 384-387.
- HUHTA, E.; RYTKÖNEN, S.; SOLONEN, T. (2003). "Plumage brightness of prey increases predation risk: An among-species comparison". *Ecology*, 84: 1793-1799.
- SEARCY, W.A.; NOWICKI, S. (2005). *The Evolution of Animal Communication*. Princeton: Princeton University Press.
- SENAR, J.C. (2004). *Mucho más que plumas*. Barcelona: Museu de Ciències Naturals (Monografies; 2).
- ZAHAVI, A. (1975). "Mate selection: A selection for a handicap". *J. Theor. Biol.*, 53: 205-214.

## 11. La selecció social, a més de la natural i la sexual

Joan Carles Senar

Darwin va definir dues formes de selecció: la “selecció natural”, que, segons ell, actua per mitjà de processos naturals com ara la predació, les malalties o les habilitats individuals per a seleccionar els més aptes, i la “selecció sexual”, per mitjà de la qual, també segons ell, els individus més ornamentats són seleccionats per les femelles, de manera que aquestes escullen determinats caràcters especials que posseeixen certs mascles i que altrament no podrien ser explicats. En anys recents, però, s’ha vist que encara hi ha un tercer procés de selecció, el de “selecció social”. És el cas de taques de color o estructures que adverteixen el conjunt de la població de la dominància dels diferents individus, amb la clara funció d’intentar reduir el nombre de baralles i conflictes socials, atès que en veure aquests inequívocs senyals, cada individu coneix ràpidament sobre qui pot dominar i sobre qui no pot fer-ho, i sol actuar en conseqüència.

En humans fem servir molts d’aquests senyals, com ara les estrelles dels militars, les togues dels advocats i jutges o les mitres i anells en la classe eclesiàstica, que marquen la posició social de cada individu dins les diferents estructures jeràrquiques. A la natura, aquests caràcters moltes vegades augmenten el risc de predació dels individus portadors i no faciliten que les femelles els escullin com a parella; però, malgrat això, els avantatges socials que proporcionen fan que aquestes estructures hagin evolucionat amb èxit en moltes espècies, especialment d’ocells.



### Bibliografia

DARWIN, Ch. (1859). *On the origin of species by means of natural selection*. Londres: John Murray.

— (1871). *The descent of man and selection in relation to sex*. Londres: John Murray.

SENAR, J.C. (2006). *Color Displays as Intrasexual Signals of Aggression and Dominance in Bird Coloration*, vol. 2: “Function and evolution”. Cambridge (MA): Harvard University Press, Hill & McGraw.

TANAKA, Y. (1996). “Social selection and the evolution of animal signals”. *Evolution*, 50: 512-523.

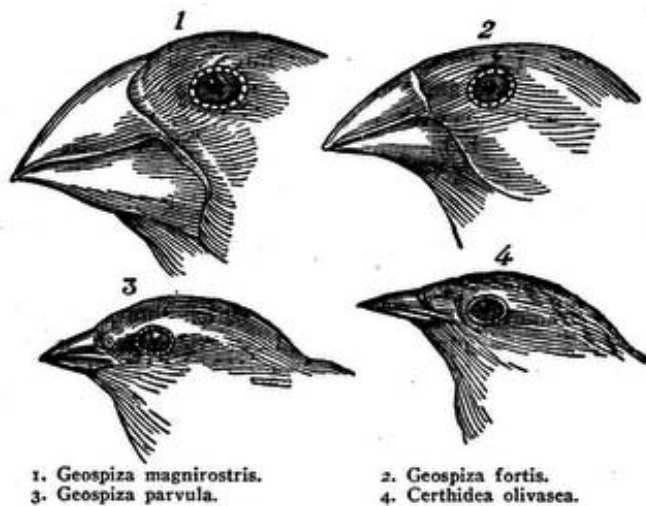
WOLF, J.B.; BRODIE III, E.D.; MOORE, A.J. (1999). “Interacting phenotypes and the evolutionary process. II. Selection resulting from social interactions”. *Am. Nat.*, 153: 254-266.

## 12. Canvis graduals o anagènesi versus canvis diversificadors o cladogènesi

Miquel Àngel Arnedo

Cada població s'adapta a les condicions locals del lloc on viu per mitjà de la selecció de la variant que aconsegueix tenir més descendència. La genètica de poblacions ens proporciona el marc conceptual i les eines estadístiques que calen per a determinar el destí dins la població d'una determinada mutació al llarg del temps, donades unes certes condicions. Dels petits canvis que sofreix una espècie com a resultat dels processos de selecció natural se'n diu **anagènesi**. Si poguéssim observar una mateixa població en dos moments molt diferents, observariem un seguit de diferències resultat d'aquestes adaptacions locals. Ara bé, en certes condicions, els canvis produïts al llarg de les generacions són de tanta magnitud que impossibiliten a la nova població mantenir la cohesió reproductiva o demogràfica amb altres poblacions de l'espècie ancestral. Aquest fenomen el coneixem com a **cladogènesi**, i és el procés mitjançant el qual es formen les noves espècies. Hi ha un acalorat debat entre els biòlegs evolutius al voltant de si l'anagènesi i la cladogènesi són fenòmens qualitativament diferents. ¿Fins a quin punt la cladogènesi no és més que un procés anagenètic al llarg de molt de temps?

És la vella controvèrsia entre microevolució i macroevolució: ¿els mecanismes que operen a nivell de població i que expliquen canvis en les freqüències al·lèliques són també els responsables de la macroevolució? La resposta afirmativa a la pregunta és l'essència de la teoria sintètica de l'evolució, el paradigma del pensament evolutiu des de fa seixanta anys. L'evolució del melanisme industrial en *Biston betularia* és un bon exemple d'anagènesi. Abans de la revolució industrial, la forma clara era predominant. La pol·lució enfosquí els líquens en què descansava l'arna, i aquesta va quedar més exposada als depredadors. I la forma fosca passava més desapercebuda i va esdevenir dominant. I en els pinsans de Darwin trobem un bon exemple de cladogènesi. Un colonitzador original que s'instal·là a les Galápagos es diversificà en llinatges independents amb morfologies molt diferents, adaptades a règims alimentaris també molt diferents.



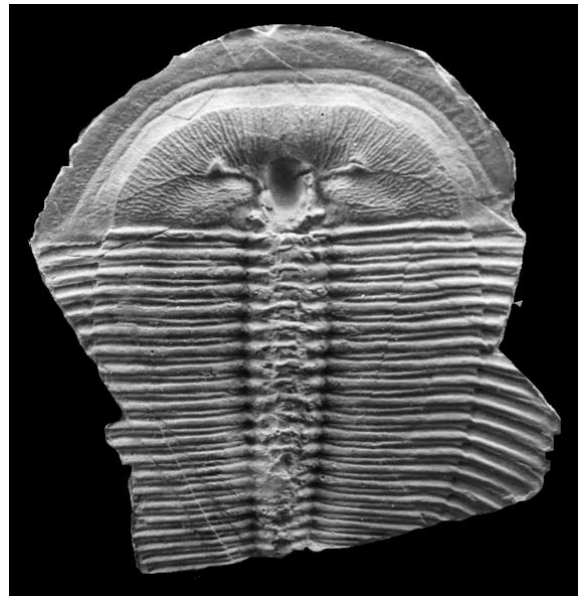
Pinsans de Darwin.

## 13. L'evolució, reflectida en els estrats geològics

Jaume Gallemí

El temps geològic és l'escala de l'evolució que és més a l'abast de tot-hom. Malgrat les discontinuïtats del registre estratigràfic i paleontològic, el temps geològic —reflectit en la successió d'estrats geològics— ha proporcionat evidències dels canvis soferts per la flora i la fauna al llarg de milions d'anys des de l'inici de la vida a la Terra, ara fa 3.800 milions d'anys. A més, els mecanismes de l'evolució són diversos i, abans que la genètica disposés d'eines per a estudiar els fonaments “íntims” de l'evolució, el registre paleontològic contingut en roques sedimentàries i fins i tot en algunes de baix metamorfisme (com ara llicorelles) era pràcticament l'única evidència tangible de l'evolució. La sistemàtica paleontològica no es basa en l'espècie, sinó essencialment en la morfoespècie, és a dir la morfologia dels organismes fòssils, ja que no és possible estudiar l'ADN ni els teixits ni els òrgans d'un fòssil. El concepte “evolució” s'anà consolidant a mesura que els paleontòlegs constataren les variacions morfològiques (tant a escala microscòpica com macroscòpica) dels teixits de suport o esquelets de vegetals, invertebrats i vertebrats que visqueren en el temps geològic.

El reconeixement de les múltiples successions de morfoespècies al llarg del temps geològic constitueix la base de la biostratigrafia, disciplina que proporciona una datació relativa del registre geològic. Així, sovint la identificació d'un fòssil en un estrat permet atribuir aquest darrer a una **biozona** o **cenozona**, un fragment precís de la columna geològica terrestre global. Més tard, la possibilitat d'obtenir datacions absolutes (cronostratigrafia) ha permès mesurar amb precisió el temps transcorregut entre l'aparició i l'extinció de moltes espècies, o el temps necessari per a la transformació d'una espècie en una de nova —teòricament— més evolucionada. El registre fòssil evidencia sovint que moltes d'aquestes “propostes” evolutives fracassaren i que altres reeixiren.



### Bibliografia

LECOINTRE, G.; LE GUYADER, H. (2001). *Classification phylogénétique du vivant*. París: Éditions Belin.

LETHIERS, F. (2004). *Évolution de la biosphère et événements géologiques*. París: Gordon and Breach Science Publishers.

REGUANT, S. (1988). “El desenvolupament de la vida a la Terra”. A: J. Gallemí (coord.), *Història natural dels Països Catalans*, 15: “Registre fòssil”: 93-110. Barcelona: Fundació Enciclopèdia Catalana.

## 14. Les extincions poden ser selectives

Ignacio Ribera

Totes les espècies acaben extingint-se. N'hi ha que duren centenars de milers d'anys, i d'altres, desenes de milions d'anys, però més aviat o més tard l'extinció sembla inevitable. Però ¿les extincions poden ser selectives? Ho poden ser en dos sentits. Mentre les espècies puguin ser considerades com a individus, es pot parlar de selecció natural a nivell d'espècie (vegeu l'article 15), però també pot haver-hi extincions selectives si el motiu de l'extinció no és **aleatori**, encara que això no impliqui necessàriament un procés de selecció natural. Per exemple, una espècie rara pot sofrir variacions normals en el nombre d'individus, però aleatòriament sobrepassar un llindar de viabilitat i extingir-se. Es podria parlar d'extinció no selectiva. Però si la raresa és una propietat associada a l'espècie, podria haver-hi selecció —les espècies rares solen tenir vida curta. De la mateixa manera, l'impacte d'un gros asteroide podria causar la destrucció d'una illa, i extingir de manera immediata i no selectiva un gran nombre d'espècies. Però també és possible que les espècies petites, o les que tinguin una pell més gruixuda, o les que aguantin més els rajos ultraviolats sobrevisquin millor —seria una extinció selectiva però no sotmesa a selecció natural.

Se sol fer la distinció entre extinció “normal” i “massiva”, encara que la frontera entre les dues no està sempre bé definida. Es podria parlar d'extinció massiva quan es trenca el vincle entre la supervivència i el grau d'adaptació, de manera que les espècies que sobreviuen ho fan pel fet de posseir característiques sorgides per altres causes, però que, per una sèrie de circumstàncies impredecibles, els permeten sobreviure. Si l'evolució fos fonamentalment gradual (vegeu l'article 24), es podria dir que algunes espècies més que extingir-se es transformen, o evolucionen en unes altres de manera imperceptible. Els límits de l'extinció no estarien clars, i no ho estarien tampoc els límits entre espècies: ¿en quin moment una generació que pertany a una espècie dona lloc a individus que són d'una altra? ¿Pot haver-hi individus que no pertanyin a cap espècie, o que pertanyin a dues alhora?

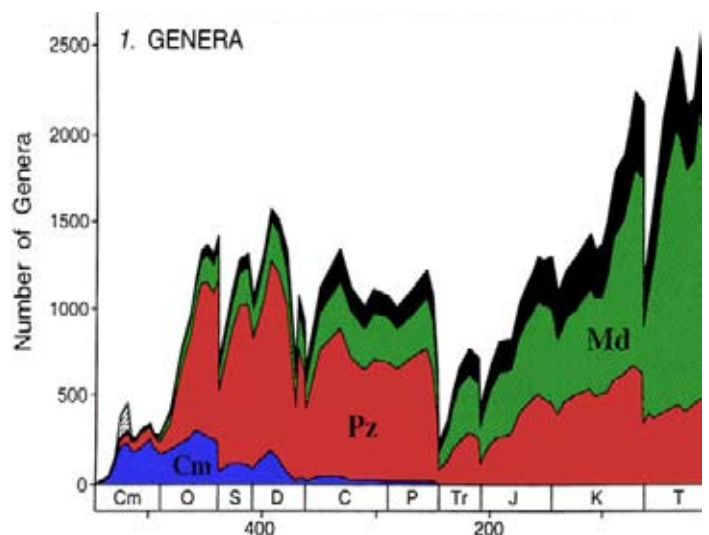
El paleontòleg Jack Sepkoski va ser un dels primers a compilar un registre de la diversitat de la vida en el Fanerozoic, i es va adonar de les diferències entre l'extinció “normal” i els episodis d'extinció massiva.

En la gran extinció del final del Cretaci van desaparèixer els dinosaures, però van sobreviure molts altres grups d'espècies (com ara l'escarabat de cuina). És possible que la supervivència no fos aleatòria, però les característiques que van evitar que una espècie s'extingís no van sorgir com una adaptació a la caiguda de meteorits, sinó per altres causes no relacionades.

### Bibliografia

LAWTON, J.H.; MAY, R.M. (1995). *Extinction rates*. Oxford: Oxford University Press.

RAUP, D.; SEPKOSKI, J. (1986). “Periodic extinction of families and genera”. *Science*, 231 (4740): 833-836.





## 15. L'evolució actua només sobre els “individus”, és a dir sobre els gens

**Ignacio Ribera**

L'evolució actua només sobre “individus”, però aquests poden tenir diferents nivells d'organització (vegeu l'article 17). Perquè es doni evolució mitjançant selecció natural, cal que es compleixin quatre condicions: que hi hagi un conjunt d'“individus” que es reproduïxin, que hi hagi variabilitat entre aquests “individus”, que almenys una part d'aquesta variabilitat sigui heretable, i que a més estigui relacionada amb la probabilitat de reproducció. Originàriament Darwin va identificar els “individus” subjectes a selecció natural amb els organismes, encara que posteriorment, amb el descobriment de la biologia molecular, es va plantejar que la unitat fonamental de la selecció, “l'individu”, era el gen. I llavors l'organisme seria només el mitjà que tenen els gens de perpetuar-se a través de les generacions. També es poden identificar com a “individus” nivells d'organització superiors, com ara el grup o l'espècie. Darwin ja va apuntar aquesta possibilitat, però només recentment s'ha començat a acceptar que els grups puguin tenir propietats emergents que els caracteritzen com a “individus” que puguin ser subjectes de la selecció natural.

“L'altruisme” de les castes estèrils dels insectes socials, o d'altres casos en què hi ha individus que sacrifiquen la seva pròpia reproducció per afavorir la d'algun parent pròxim, no té per què haver-se originat per selecció de grup. Aquests parents comparteixen molts gens amb l'altruista, i per tant la seva descendència és en certa manera com si fos compartida. Perquè la selecció actuï a un nivell superior, cal que sigui suprimida en el nivell inferior. Així, el pas d'organisme unicel·lular a pluricel·lular requereix que es reprimeixi la selecció dins d'un mateix organisme, i el pas d'organisme pluricel·lular a “superorganisme” requereix la supressió de la selecció entre individus. Normalment això s'aconsegueix limitant la capacitat de reproducció a alguns “individus” (línia germinal, castes reproductores), de manera que tots els “individus” (cèl·lules, organismes) siguin clons amb la mateixa composició genètica i no competeixin entre si.



L'exemple paradigmàtic de “superorganisme” que podria estar sotmès a selecció de grup són les colònies d'insectes socials, en els quals hi ha una especialització dels individus en castes que es podria comparar amb l'especialització de teixits en un organisme pluricel·lular. Els nivells clàssics d'organització que podrien estar sotmesos a selecció natural són el gen, l'organisme, i el grup o l'espècie.

### Bibliografia

HAMILTON, W.D. (1963). “The evolution of altruistic behavior”. *American Naturalist*, 97: 354-356.

WILSON, E.O. (2008). “One giant leap: How insects achieved altruism and colonial life”. *BioScience*, 58: 17-25.



## 16. La coevolució com a adaptació recíproca de dos organismes

Jesús Gómez-Zurita

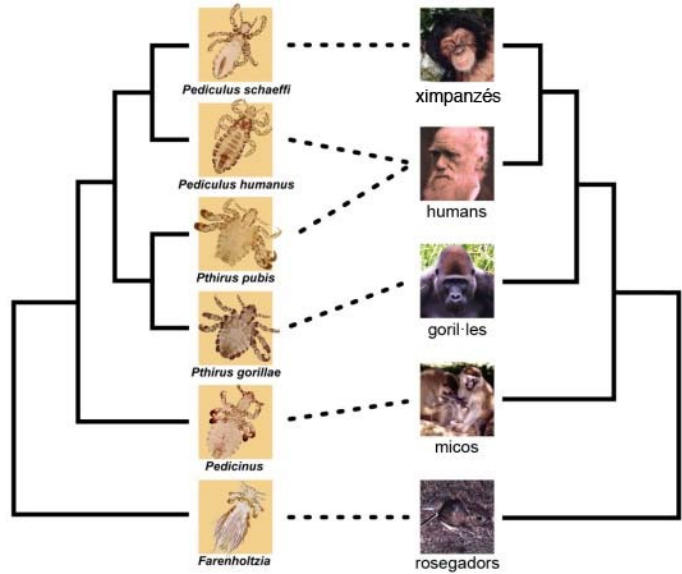
La coevolució no és pas una mena de parasitisme, ja que això seria la interacció entre dos organismes en la qual un d'ells obté un benefici (menjar, protecció, tancar el cicle vital, etc.), i l'altre, un perjudici. En canvi, la coevolució és el canvi evolutiu recíproc entre dos organismes. El parasitisme en sentit ampli, que potser és la interacció biològica més estesa, pot resultar en la coevolució de les espècies implicades, hoste i paràsit, depredador i presa. Aquest tipus de coevolució, anomenada *antagònica*, resulta d'un conflicte d'interessos —parasitar i eludir el paràsit, menjar i evitar ser menjat— que condueix a una “carrera armamentística”, a la coadaptació per selecció natural per superar les estratègies ofensives o defensives de l'altra espècie. És cert que la rellevància d'aquesta interacció com a responsable de coevolució és enorme, però hi ha també molts casos de coevolució en què els organismes es relacionen no pas com a paràsits, sinó com a competidors, comensals o mutualistes, i en general quan hi ha qualsevol tipus d'interacció entre dues o més espècies. La coevolució pot conduir a coespeciació quan les mateixes circumstàncies afavoreixen la diversificació d'ambdós grups d'organismes.

En ecologia i evolució, aquesta carrera en què hi ha la lluita permanent per no desaparèixer davant les noves condicions que les espècies antagonistes van imposant s'anomena la hipòtesi de la Reina Vermella, la reina dels escacs que li explica a l'Alícia, a *Alícia a través de l'espill* (LEWIS CARROLL, 1871): “Ací cal córrer tot el que puguis per poder restar al mateix lloc.” La competició d'unes espècies amb altres deteriora els seus ambients òptims i les obliga a evolucionar contínuament, a anar-se adaptant recíprocament per evitar, cadascuna, d'extingir-se. Uns dels més bells exemples de coevolució i dels que més han inspirat els naturalistes per estudiar-la, els trobam al procés de pol·linització, que Darwin va observar amb molt d'interès al seu propi jardí, a casa seva. L'espècie d'insecte i la de la planta portadora de la flor associada, al llarg de l'evolució van seleccionant les mutacions que més s'adapten a “l'antagonista complementari” per tal d'especialitzar-se en l'obtenció d'un aliment determinat l'espècie d'insecte, i d'assegurar-se la pol·linització l'espècie de planta.

La Reina Vermella de Lewis Carroll per poder quedar-se en algun lloc havia de córrer sense parar. L'equilibri evolutiu aparent de les espècies és en realitat el miratge d'una carrera per a la supervivència adaptant-se a conflictes d'interès amb altres espècies.



Coevolució dels polls i els primats. La història evolutiva dels uns sembla la imatge especular de la dels altres, molt probablement per un procés de coevolució. Només els humans estam parasitats per dos tipus de polls, els del cap i els de la zona púbica, els uns compartits amb els ximpanzés i els altres amb els goril·les (REED *et al.*, 2007).



*Disea nivea*, una orquídia sud-africana que és pol·linitzada exclusivament pel dípter *Prosoeca ganglbaueri*, amb una **probòscide** prou llarga per a accedir al nèctar de la flor... si aquesta en tingué. La flor, sense nectaris, **mimetitza** en realitat la flor de *Zaluzianskya microsiphon*, que sí que en té, que viu als mateixos ambients i que és pol·linitzada de manera mutualista per *P. ganglbaueri* (ANDERSON *et al.*, 2005).



### Bibliografia

ANDERSON *et al.* (2005). "Specialized bird perch aids cross-pollination". *Nature*, 435: 41-42.

REED *et al.* (2007). "Pair of lice lost or parasites regained: The evolutionary history of anthropoid primate lice". *BioMed Central Biology*, 5: 7.

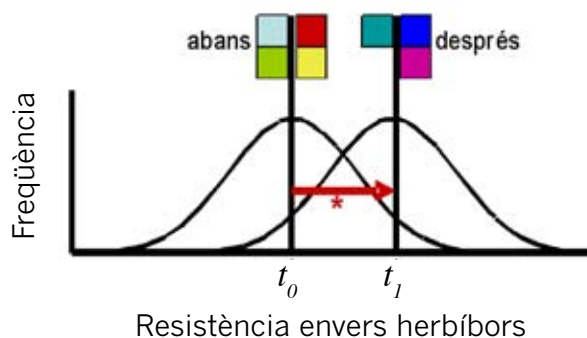
## 17. Els ecosistemes també evolucionen

Jordi Moyà i José María Montoya

Els ecosistemes sí que evolucionen, fins i tot si acceptem que la selecció natural només actua en el nivell dels individus (vegeu l'article 15). Per exemple, en un ecosistema que conté una població de plantes i la seva comunitat d'herbívors, junt amb la comunitat de depredadors d'aquests darrers, les plantes poden tenir una sèrie de productes secundaris que els permetin evitar ser menjades per uns herbívors però no per d'altres. Ara imaginem que hi ha unes plantes que tenen més quantitat d'aquests productes que altres plantes i que, pel fet de saber evitar els herbívors més satisfactòriament, són les primeres les que aconseguen reproduir-se amb èxit. Si el fet de tenir una quantitat més alta o més baixa de productes secundaris té una base genètica (en termes de genètica quantitativa, en diem que és heretable), hi haurà un procés de resposta a la selecció o resposta evolutiva, de tal manera que les plantes de la generació següent tindran una quantitat més elevada de productes secundaris. Aquest canvi en la resistència de les plantes pot comportar canvis en la composició i l'abundància de les espècies d'herbívors, així com en les dels seus depredadors (els quadradets de colors a la figura), i això comportarà canvis en la productivitat. Per tant, l'ecosistema haurà evolucionat.

També pot haver-hi selecció a escala d'ecosistemes sencers. Per exemple, diferents condicions inicials podrien donar lloc a xarxes tròfiques de **topologia** (nombre de nivells tròfics, **connectància**) molt diferent. La topologia és la cola que enganxa la biodiversitat. Xarxes de topologia molt diversa podrien emergir al llarg de l'evolució, però només algunes serien estables i es seleccionarien. Xarxes amb una depredació desproporcionada sobre els herbívors provocarien la desaparició d'aquests i el posterior col·lapse de l'ecosistema. Però les xarxes seleccionades no són rígides i immutables, ja que en xarxes amb un nombre elevat d'espècies pot haver-hi una alta taxa de substitució d'espècies sense que en canviï la topologia. Per tant, els ecosistemes evolucionen, es seleccionen, i dins d'ells mateixos les espècies també evolucionen i poden ser reemplaçades unes per altres.

### Canvi en les comunitats associades a la planta



\*Direcció i magnitud de la selecció natural actual sobre la planta.

També pot haver-hi selecció a escala d'ecosistemes sencers. Per exemple, diferents condicions inicials podrien donar lloc a xarxes tròfiques de topologia (nombre de nivells tròfics, connectància) molt diferent. La topologia és la cola que enganxa la biodiversitat. Xarxes de topologia molt diversa podrien emergir al llarg de l'evolució, però només algunes serien estables i es seleccionarien. Xarxes amb una depredació desproporcionada sobre els herbívors provocarien la desaparició d'aquests i el posterior col·lapse de l'ecosistema. Però les xarxes seleccionades no són rígides i immutables, ja que en xarxes amb un nombre elevat d'espècies pot haver-hi una alta taxa de substitució d'espècies sense que en canviï la topologia. Per tant, els ecosistemes evolucionen, es seleccionen, i dins d'ells mateixos les espècies també evolucionen i poden ser reemplaçades unes per altres.

### **Bibliografia**

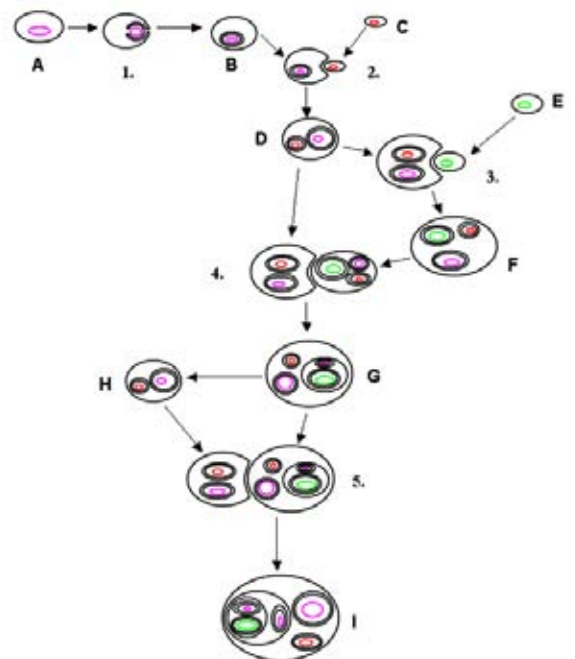
- JOHNSON, M.T.J.; STINCHCOMBE, J.R. (2007). "An emerging synthesis between community ecology and evolutionary biology". *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 250-257.
- MONTOYA, J.M. (2007). "Evolution within food webs: The possible and the actual". *Heredity*, 99: 477-478.
- MONTOYA, J.M.; PIMM, S.L.; SOLE, R.V. (2006). "Ecological networks and their fragility". *Nature*, 442: 259-264.
- WHITHAM, T.G.; YOUNG, W.P.; MARTINSEN, G.D.; GEHRING, C.A.; SCHWEITZER, J.A.; SHUSTER, S.M.; WILSON, D.S.; SWENSON, W. (2003). "Community genetics and community selection". *Ecology*, 84: 586-588.
- WIMP, G.M.; FISCHER, D.G.; BAILEY, J.K.; LINDROTH, R.L.; WOOLBRIGHT, S.; KUSKE, C.R. (2003). "Community and ecosystem genetics: A consequence of the extended phenotype". *Ecology*, 84: 559-573.

## 18. La simbiosi també és una via per a l'evolució

Francesc Uribe

L'explicació de l'origen de la cèl·lula **eucariota** ha estat un gran repte per a la teoria de l'evolució. Avui està àmpliament acceptat que la constitució d'un nucli cel·lular on es contenen els cromosomes, la de complexes membranes i la d'òrgànuls com ara els mitocondris o els cloroplasts, són el resultat de diversos episodis separats en el temps. La biòloga L. Margulys va recuperar, ampliar i popularitzar, a partir de l'any 1967, la teoria endosimbiòtica, segons la qual bacteris **simbionts** d'un primitiu protozou es van fusionar amb aquest per dotar de noves funcionalitats la cèl·lula resultant. Ja tenim prou proves per a afirmar que el mitocondri de la cèl·lula animal i el cloroplast de la vegetal provenen de dos tipus diferents d'**eubacteri** antic (aeròbic i fotosintètic, respectivament) que es van fusionar amb la cèl·lula hoste. En el pas de simbiosi a fusió, una part del genoma bacterià es va transferir a la cèl·lula hoste i la resta va continuar a l'òrgànul com a testimoni del seu anterior origen independent. Avui dia l'ADN mitocondrial és una font d'activíssima recerca molecular. La teoria endosimbiòtica no està en conflicte amb la teoria de la selecció natural, sinó que té la virtut d'ampliar el domini explicatiu de l'evolució com a fenomen cabdal per a interpretar els organismes vius. Indubtablement, però, l'endosimbiosi ofereix una imatge d'evolució amb canvis radicals deguts a la suma de components, davant la perspectiva menys espectacular que dona la modificació i divisió d'espècies aplicable a altres rangs de canvi. L'evolució segueix diversos camins alhora.

S'han dedicat esforços a estendre l'endosimbiosi a altres objectius. Tanmateix, la interpretació dels flagells cel·lulars com a espiroquetes fusinades i la de la membrana nuclear com a invaginacions de la membrana cel·lular no han trobat prou fonament en la comunitat científica. Margulys i els seus col·laboradors continuen abocats a aquesta línia de recerca. Cal dir que l'oposició que va rebre al principi la teoria endosimbiòtica va transcendir l'àmbit de la biologia fins a captar l'interès de filòsofs i altres pensadors interessats a renovar l'horitzó intel·lectual. L'atractiu esperit contra corrent associat a l'endosimbiosi ha servit perquè lectors apassionats d'aquesta teoria s'hagin vist amb cor de perseguir la suposada ortodòxia darwiniana, en una disputa més ideològica que científica. Afortunadament, la biologia és avui més integrativa que mai i ja no cau tan fàcilment en el parany de tractar conflictes inexistents.



### Bibliografia

PERETÓ, Juli (ed.) (2003). Lynn Margulis. *Una revolució en la evolució*. València: Universitat de València (Col·lecció Honoris Causa; 20).

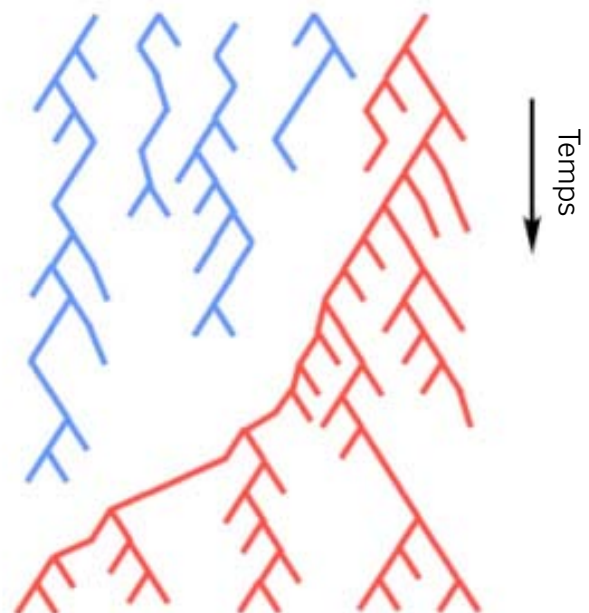
## 19. La importància de la imprevisible deriva genètica

José Castresana

La deriva genètica és, juntament amb la selecció natural (vegeu l'article 8), una de les forces principals de l'evolució. A diferència de la selecció, és una força que actua a l'atzar i que fixa variants neutrals (vegeu l'article 5), és a dir, que no tenen cap efecte sobre l'aptitud dels organismes. La deriva genètica consisteix, bàsicament, que al llarg de diverses generacions es pot acabar imposant una certa variant d'un gen simplement perquè la seva freqüència ha anat creixent per pur atzar en generacions successives, fins a fixar-se en l'espècie. De la mateixa manera es pot perdre una variant per atzar. La deriva genètica és sempre present, però un aspecte important és que actua amb més eficiència en espècies amb baixes grandàries efectives de poblacions. A aquesta força evolutiva en moltes ocasions no se li ha reconegut la importància que té, ja que en el pla morfològic els canvis que provoca són poc espectaculars. No obstant això, la deriva genètica sembla haver tingut un efecte molt fort en l'evolució **genòmica** dels **eucariotes**.

És fàcil que duplicacions de gens o de fragments genòmics es fixin per deriva genètica. Les conseqüències d'aquestes modificacions han tingut un profund impacte en l'origen de l'arquitectura genòmica. Per exemple, un dels fenòmens que més han intrigat els científics és la gran quantitat d'ADN aparentment inservible, com ara els **introns**, que hi ha en els **genomes** d'eucariotes. Moltes vegades s'ha preguntat quin benefici selectiu aporten els introns. No obstant això, la pregunta correcta és: ¿quina força evolutiva ha provocat l'aparició dels introns? Sembla que la deriva genètica ha pogut ser fonamental en l'aparició d'aquest material redundat en els genomes d'eucariotes. Els **procariotes**, per contra, no tindrien aquestes quantitats d'ADN inservible perquè, com que tenen grandàries poblacionals molt superiors, la deriva genètica no actuaria amb tanta efectivitat.

Aquesta població comença sent polimòrfica per a un cert caràcter que en uns quants individus és blau, i en un, vermell. No obstant això, la freqüència d'aquest caràcter va augmentant per pur atzar fins a fixar-se en la població. Encara que per les lleis de l'atzar potser en les generacions següents "tocaria" que la freqüència del caràcter vermell disminuís, ja és massa tard, ja que no hi ha individus amb un altre estat per a aquest caràcter. La fixació d'una mutació per deriva genètica no ocorreria si les poblacions fossin d'una grandària infinita.



### Bibliografia

LYNCH, M. (2007). *The origins of genome architecture*. Sunderland (Massachusetts): Sinauer Associates.



## 20. Els mecanismes evolutius bàsics regeixen igual per a animals, plantes i microorganismes

Salvador Carranza

Els mecanismes evolutius bàsics, entenent com a tals: mutació, selecció natural i deriva genètica (fluctuacions de les diferents variants genètiques per efecte de l'atzar), potencialment poden actuar sobre tots els éssers vius. No obstant això, la intensitat de cadascun d'aquests mecanismes pot ser diferent en funció de diferents paràmetres. Un efecte molt important és el de la mida corporal. Un bacteri típic és set ordres de magnitud més petit que un animal o planta pluricel·lular mitjans. I aquesta enorme diferència en mida, alhora, condiona la mida poblacional. Així, els animals i plantes pluricel·lulars normalment, com que són de mida més gran, tenen poblacions molt més petites que no pas les poblacions de microorganismes. Aquesta relativament reduïda mida poblacional fa que les plantes i animals pluricel·lulars siguin molt més susceptibles a canvis per atzar (deriva genètica) que no pas les poblacions tan immenses de microorganismes.

Un tema controvertit relacionat amb els mecanismes evolutius és la transferència horitzontal de gens, per mitjà de la qual un organisme transfereix material genètic a un altre que no forma part de la seva descendència (com ara el **plasmidi** que reben els bacteris, que pot restar lliure en el citoplasma o integrat en el cromosoma), fenomen que té un paper important en l'evolució. Un fenomen que ocorre de manera regular entre microorganismes propers gràcies a la **transducció** i la conjugació bacterianes, però no és gaire clar que sigui comú entre espècies llunyanes de microorganismes ni, especialment, que tingui lloc entre aquests i els organismes pluricel·lulars, ni entre organismes pluricel·lulars. Recents estudis **filogenètics** demostren que molts casos de suposada transferència horitzontal de gens són, en realitat, artefactes deguts a problemes en l'establiment de l'homologia de les seqüències comparades.

### Bibliografia

LYNCH, M. (2006). "The origins of the Eukaryotic gene structure". *Mol. Biol. Evol.*, 23 (2): 450-468.

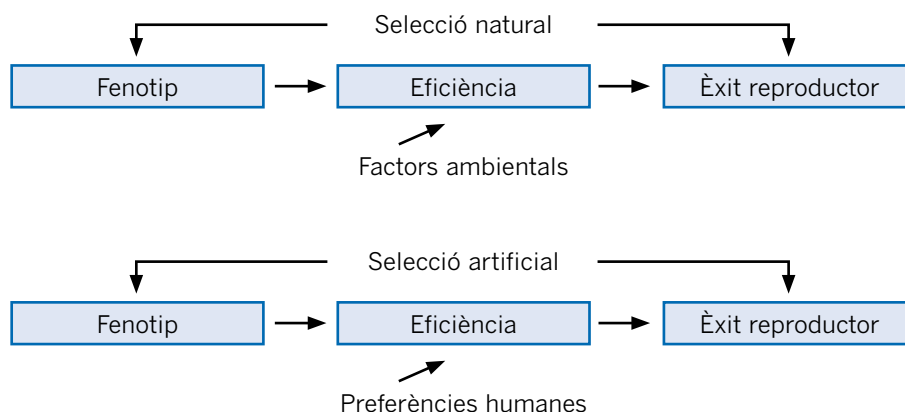
## 21. La selecció natural i la selecció artificial o domesticitat

Daniel Sol

Hi ha un corrent ideològic sense base científica que manté que la complexitat d'organismes a la natura és el resultat d'un disseny intel·ligent (vegeu l'article 39). Doncs bé, a *L'origen de les espècies* Darwin va parlar d'una altra forma de disseny intel·ligent que genera canvis evolutius semblants als naturals: la intencionada reproducció que fan els humans de determinats individus d'una espècie per les seves característiques desitjables. A l'igual de la selecció natural, l'artificial funciona perquè els individus varien el seu èxit reproductor de caràcters que són heretables. I així es va incrementant en la població la proporció d'individus amb caràcters favorables, de manera que es produeix un canvi evolutiu. Però, a diferència de la selecció natural, l'artificial no està controlada per l'eficiència dels individus a l'hora de sobreviure i reproduir-se, sinó per preferències humanes a l'hora de decidir quins individus es reproduïxen i quins no. Mentre l'evolució per selecció natural és un procés inevitable i sense propòsit, l'artificial sí que té propòsit. Per exemple, la col, el bròquil i les cols de Brussel·les provenen d'una mateixa planta, *Brassica oleracea*, que ha estat seleccionada artificialment per obtenir aquests nous tipus d'aliment.

La selecció artificial pot actuar en poc temps, i això contradiu que l'evolució sigui un procés gradual i lent. Les races de gossos, sorgides del llop fa uns dotze mil anys, en són un bon exemple. La selecció artificial no sols selecciona trets desitjables, sinó que en rebutja de no desitjables. Del llop n'hem reduït l'agressivitat, cosa que no hem sabut fer amb altres espècies. Com que la selecció artificial no es fa per cobrir la necessitat de sobreviure i reproduir-se a la natura, pot generar **fenotips** inapropiats per a viure en llibertat, cosa que es veu quan els individus s'assilvestren. En el colom de ciutat, forma naturalitzada de colom domèstic, la selecció natural elimina els individus amb fenotips poc apropiats, i això fa que la població tendeixi a retornar al fenotip salvatge. La selecció artificial elimina variació genètica, la qual cosa fa els organismes més susceptibles a malalties. En gossos això sovint es tradueix en races de vida més curta.

### Diferències entre selecció natural i selecció artificial



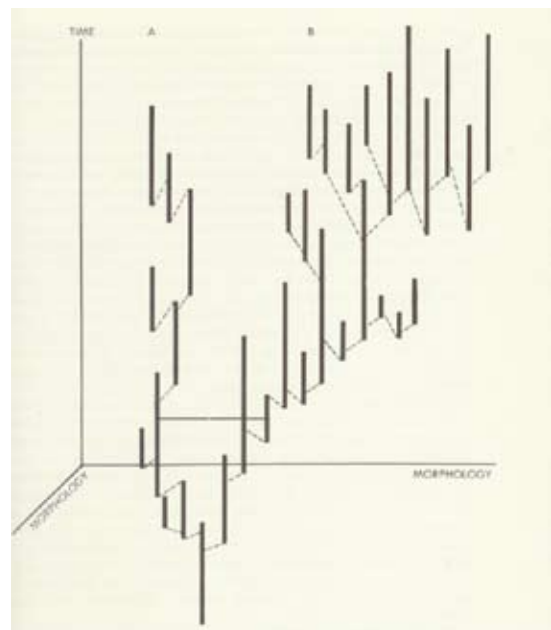
## 22. Evolució gradual versus evolució a salts

Ignacio Ribera

Segons Darwin, l'evolució es basa en petits canvis produïts per selecció natural (vegeu l'article 15) durant un llarg període de temps, imperceptibles d'una generació a la següent però que, acumulats, haurien generat l'enorme diversitat de la vida. No obstant això, quan s'observa el registre fòssil, el patró més freqüent és l'estasi, ja que les espècies es mantenen sense canvis aparents durant un llarg període de temps, per de cop desaparèixer i veure's reemplaçades per altres pròximes en un instant geològic, en un "salt" evolutiu. El 1972, aquesta discordança va dur Niles Eldredge i Stephen Jay Gould a proposar la teoria de l'equilibri puntuat, que proposa que el canvi morfològic es concentra en els processos d'especiació, quan les espècies s'originen. Durant la major part de la seva existència, les espècies estarien sotmeses a una selecció conservadora, un "fre" a la seva capacitat de canvi que fa que apareguin immutables en el registre fòssil, amb només petites variacions sense una clara direcció de canvi. Les tendències macroevolutives es produirien per l'acumulació de canvis entre les espècies d'un mateix llinatge, i no pas pels canvis produïts durant la vida d'una mateixa espècie.

Les discrepàncies entre "gradualistes" i "saltacionistes" són, en ocasions, degudes a diferències en l'escala temporal. En el registre fòssil, un salt "instantani" pot correspondre a diversos centenars de milers d'anys, mentre que els científics que estudien l'evolució "en acció" poden observar com a màxim algunes desenes d'anys, una fracció mínima de la vida d'una espècie (vegeu l'article 21). La idea del canvi gradual està molt associada a la recerca de formes intermèdies, les "baules perdudes". No obstant això, l'existència de formes intermèdies no informa sobre si el canvi s'ha produït de manera gradual o puntual: el que cal esbrinar és si el canvi està associat al procés d'especiació o es distribueix al llarg de l'existència de l'espècie.

Il·lustració original d'Eldredge i Gould (1972) que mostra les diferències entre l'evolució gradual i la puntual. Els exemples clàssics d'evolució gradual inclouen una sèrie de formes intermèdies, en aquest cas entre dinosaures i ocells, però la juxtaposició d'aquestes formes no indica si el canvi es va produir gradualment o es va acumular en els processos d'especiació.



### Bibliografia

ELDRIDGE, N.; GOULD, S.J. (1972). "Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism". A: T.J.M. SCHOPF (ed.). *Models in Paleobiology*. San Francisco: Freeman Co.: 82-115.

GOULD, S.J. (2002). *The structure of evolutionary theory*. Harvard University Press.

## 23. La biodiversitat, el reflex viu de l'arbre filogenètic

**Miquel Àngel Arnedo**

L'acumulació de diferències genètiques en una població per selecció natural i deriva genètica pot generar una nova espècie. Dues espècies qualssevol tenen un avantpassat comú. La relació avantpassat-descendent entre les espècies pot ser esquematitzada en un arbre **filogenètic** o genealògic d'espècies. El principal criteri per a establir les relacions filogenètiques és la compartició de caràcters. L'home i el ratpenat tenen un ancestre comú més proper que cap d'ells amb la sargantana perquè tenen pèl i nodreixen les cries amb placenta i glàndules mamàries. No tot tret similar, però, indica proximitat evolutiva. Certes semblances provenen d'adaptacions independents a règims de vida similars, com ara l'ala d'un ocell i la d'un ratpenat. La inferència filogenètica, o mètode per a reconstruir les relacions filogenètiques entre espècies, consisteix a destriar les semblances. Fins ara s'havia utilitzat la semblança morfològica per a fer la reconstrucció filogenètica. Però darrerament es fan servir molt dades moleculars, sobretot les seqüències d'**ADN** i d'aminoàcids dels gens, que són la font última de variabilitat. Gràcies al desenvolupament de les metodologies d'inferència filogenètica i de les tècniques de seqüenciament de l'ADN, comencem a fer realitat el somni de Darwin: reconstruir la **filogènia** de les espècies, l'arbre de la vida (vegeu l'article 24).

Les filogènies no sols són registres indirectes de l'evolució, sinó que contribueixen a construir classificacions taxonòmiques. El conjunt de grups que comparteixen avantpassats comuns cada cop més exclusius, permet establir les categories jeràrquiques que caracteritzen el sistema taxonòmic actual, que es remunta a Carl von Linné. **Fílums**, classes, ordres, famílies, gèneres i espècies han de reflectir la informació continguda en un arbre filogenètic. Un dels avantatges de l'ús de l'ADN per a establir relacions filogenètiques és que permet establir quant fa que es van separar les espècies. El rellotge molecular estableix que les mutacions s'acumulen a un ritme més o menys constant, és a dir que el nombre de diferències en la seqüència d'ADN entre dues espècies és funció del temps de separació. Per a poder saber l'edat absoluta de separació, ens cal un punt de calibratge, és a dir una divergència genètica a la qual puguem assignar una edat absoluta. I això ens ho donen els fòssils i les datacions del estrats on es troben.

### **Bibliografia**

TUDGE, C. (2001). *La variedad de la vida: Exploración y celebración de todas las criaturas que han vivido en la Tierra*. Barcelona: Crítica.

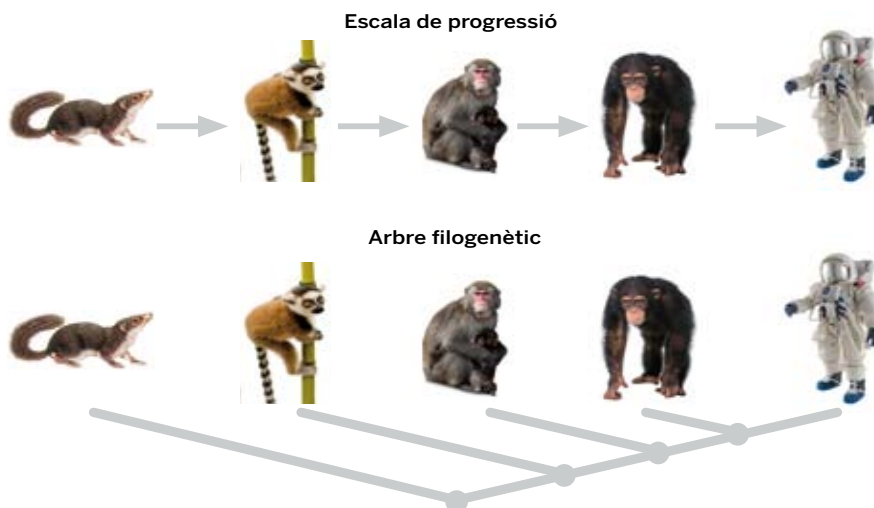
## 24. L'arbre de la vida: l'explicació gràfica del parentiu de tots amb tots

José Castresana

Els arbres **filogenètics** constitueixen un dels gràfics més útils per a interpretar l'evolució tant de les espècies com dels gens. Un aspecte crucial dels arbres filogenètics són els nodes interns o punts de ramificació. En el cas dels arbres d'espècies, el node representa un fenomen d'especiació, és a dir la separació d'una espècie en dos llinatges poblacionals. En el cas dels arbres de gens, el node pot representar dues coses distintes: d'una banda, una duplicació gènica a partir de la qual els dos duplicats evolucionen en diferents parts del genoma; i de l'altra, un fenomen d'especiació o, més estrictament, la separació de dos llinatges gènics en un punt més o menys proper al moment d'especiació. En general, per a reconstruir arbres d'espècies per tècniques moleculars s'han d'utilitzar gens que no hagin experimentat duplicacions. L'ús de gens amb duplicacions successives, que de vegades són els únics disponibles, pot resultar en arbres en els quals és complicat determinar quins nodes són deguts a duplicació i quins a especiació. No obstant això, aquestes i altres complicacions no impedeixen que els arbres siguin bons gràfics i que la determinació de l'arbre de la vida sigui una de les tasques més transcendents de la biologia evolutiva.

És freqüent referir-se a certs fets evolutius no en funció d'una **filogènia**, sinó d'una escala de progressió, i això pot comportar interpretacions errònies. Així doncs, és un error comú referir-se a l'evolució dels humans a partir de les mones, o a l'evolució de certa proteïna de metazous a partir de la proteïna de llevats. Tant les espècies com els gens cal posar-los en el seu context filogenètic, i l'evolució cal traçar-la en les diferents branques de l'arbre a partir dels nodes ancestrals.

La part superior de la figura representa la visió "incorrecta" d'una escala de progressió des de les tupaies als humans. A la part inferior, les mateixes espècies ocupen els vèrtexs o nodes terminals d'un arbre filogenètic. Els nodes interns d'aquest arbre, fonamentals per a poder fer-ne la interpretació, s'assenyalen amb cercles.



### Bibliografia

FELSENSTEIN, J. (2004). *Inferring phylogenies*. Sunderland (Massachusetts): Sinauer Associates: 531-533.



## 25. Hi ha caràcters més modificats que d'altres, però no pas espècies més evolucionades que d'altres

Jesús Gómez-Zurita

¿Podem dir que hi ha espècies més evolucionades que d'altres? Si comparem les espècies actuals en conjunt, la resposta és que no, ja que des del seu origen, des de l'ancestre comú de tota la vida que postula la teoria evolutiva, totes han evolucionat el mateix, han recorregut camins adaptatius equivalents per arribar on són. A més, l'evolució és un procés sense propòsit ni direcció, està mancat d'unitats i, per tant, no es pot mesurar en termes de més o menys proper de res. Però si el que comparem són espècies actuals amb espècies fòssils, hi ha una qüestió temporal que permet afirmar que, per exemple, un colibrí ha evolucionat més que un *Archaeopteryx* (ocell extingit al final del Juràsic), ja que el seu llinatge evolutiu té 150 milions d'anys més. També depèn de què definim com evolucionat i si "evolució" s'empra com a sinònim de "canvi". En alguns casos ens podem fixar en una estructura particular d'una espècie que hagi experimentat un major grau de modificació que d'altres respecte a l'ancestre comú, o anàlogament un llinatge evolutiu en el qual un gen hagi evolucionat més ràpidament que en altres. En aquests casos, en què el nostre criteri d'evolució sí que és mesurable, llavors és possible establir una jerarquia i considerar aquests caràcters més evolucionats (= modificats) que d'altres.

Hi ha espècies actuals que semblen més primitives que d'altres amb les quals tenen parentiu. Per exemple, l'esturió que es pot pescar avui en dia a l'Atlàntic i els seus rius no ha variat gaire el seu aspecte respecte als fòssils dels seus parents del Cretaci, fa devers cent milions d'anys. Però, de fet, aquest peix és tan evolucionat com per exemple qualsevol de la multitud i varietat d'espècies de peixos cíclids originats només en els darrers milers d'anys als grans llacs africans. La idea errònia que hi pot haver espècies contemporànies unes més evolucionades que d'altres és molt estesa, en particular pel que fa als humans envers la resta de la natura. L'home ocupa una branca tan evolucionada a l'arbre de la vida com un lèmur o qualsevol bacteri, i des del punt de vista evolutiu no representa res especial.



L'evolució és el canvi (o "l'esforç" per evitar-lo) al llarg del temps. Organismes per als quals els seus llinatges han existit un mateix període de temps han evolucionat el mateix. Objectivament només podem considerar diferències de menys i més evolucionat quan comparem un llinatge fòssil extingit i un d'actual.

Els cíclids dels llacs Tanganyika i Malawi són molt diversos i han evolucionat fins a aquesta diversitat en un temps rècord de només uns milers d'anys. L'esturió *Acipenser*, al contrari, presenta poca diversitat i gairebé no ha variat el seu aspecte en milions d'anys. Ambdós són igualment evolucionats (ha passat el mateix temps des del seu ancestre comú), però les pressions de l'ambient han estat diferents sobre cada llinatge influint en la taxa d'especiació i la necessitat d'adaptació.



## 26. Classificacions: segons l'aspecte o fenètica/ segons l'ancestre o filogenètica

**Salvador Carranza**

Els dos principis bàsics que hi ha per a classificar espècies són el **fenètic** i el **filogenètic**. Per al mètode fenètic, no cal saber res de l'evolució de les espècies, ja que aquestes són agrupades segons la semblança dels seus atributs observables. El mètode filogenètic, en canvi, sí que necessita saber que han seguit un procés evolutiu. I és que el principi filogenètic classifica les espècies mirant com de recent és l'ancestre comú. En la majoria de casos reals, els dos principis (fenètic i filogenètic) donen resultats similars, però en d'altres, com ara quan hi ha convergència evolutiva o quan hi ha algun grup d'evolució ràpida, els resultats són diferents. Sobre quin dels dos principis és millor, cal dir que el filogenètic té l'avantatge de l'objectivitat. És a dir, que la jerarquia filogenètica en què es basa aquest principi (evolució) existeix independentment dels mètodes que utilitzem per a descobrir-la. En canvi, el principi fenètic no és objectiu, ja que en realitat no hi ha una jerarquia fenètica natural anàloga a la jerarquia filogenètica. És a dir, que pot produir classificacions però sense una justificació científica profunda. És per això que, amb el temps, el principi filogenètic de classificació s'ha acabat imposant.

Encara que els principis fenètic i filogenètic són els dos tipus fonamentals de classificació biològica, hi ha tres escoles de pensament sobre com s'ha de fer la classificació. L'escola filogenètica té com a pare l'entomòleg alemany Hilli Hennig (1966) i ens referim a ella com a escola de sistemàtica filogenètica o **cladista**. L'escola més influent de la classificació fenètica és (o, més ben dit, va ser) la de la taxonomia numèrica, defensada per Sneath i Sokal (1973). Finalment, hi ha una tercera escola que utilitza una barreja dels principis fenètic i filogenètic i que és normalment anomenada taxonomia evolutiva. Entre els principals defensors d'aquesta escola de classificació hi ha Ernst Mayr (1981). Les escoles de classificació fenètica, evolutiva i filogenètica o cladista es distingeixen bàsicament pel tipus de caràcters que utilitzen per a definir els grups i pel tipus de grups que reconeixen.

### **Bibliografia**

- HENNIG, H. (1966). *Phylogenetic Systematics*. Urbana (Illinois): University of Illinois Press.
- MAYR, E. (1981). "Biological classification: Towards a synthesis of opposing methodologies". *Science*, 214: 510-516.
- SNEATH, P.A.; SOKAL, R.R. (1973). *Numerical taxonomy*. Nova York: W.H. Freeman (2a ed.).

## 27. La biogeografia com a revelador resultat de l'evolució

Ignacio Ribera

Actualment és difícil imaginar-ho, però una de les més grans incògnites del món anterior a Darwin era per què diferents continents acollien espècies tan dispars però alhora distribuïdes amb tan clars patrons geogràfics i de proximitat morfològica. De fet, per a la gestació de les idees evolucionistes tant de Darwin com de Wallace (i de molts altres després d'ells) va ser d'extrema importància l'observació que van fer que les espècies de les illes eren diferents, però no gaire, de les de les masses de terra properes, i que el grau de diferenciació semblava relacionat amb el grau d'aïllament. Les diferències entre les faunes i les flors de les diferents zones del planeta es deuen a la seva divergència evolutiva, sigui per haver-se quedat aïllades les unes de les altres (processos de **vicariància**), sigui per modificació de poblacions establertes per dispersió. Les grans zones biogeogràfiques són àrees que han evolucionat, en gran part de manera independent durant molt de temps, prou per a acumular un gran nombre d'espècies (i gèneres o famílies) exclusius.

Alfred Russell Wallace va ser el fundador de la biogeografia moderna amb els seus estudis a l'arxipèlag Malai i a Australàsia. La "línia de Wallace", entre Borneu i Sulawesi, es continua considerant una de les principals fronteres biogeogràfiques, que separa la regió Oriental (Àsia), a l'oest, de l'Australiana ("Wallacea" i Austràlia), a l'est. Es pot dir que les illes oceàniques són un experiment evolutiu constant: a causa del seu aïllament, només són colonitzades per una representació molt escassa, i esbiaixada, de la fauna i flora de les regions properes, que una vegada establertes en un nou espai evolucionen fins a divergir, de vegades de manera irrecognoscible, dels seus avantpassats directes. Una bona part de les idees sobre l'origen de les espècies i l'evolució de la biodiversitat s'ha generat a través de l'estudi d'aquestes illes.

Wallace va proposar les grans divisions zoogeogràfiques que s'accepten en l'actualitat, les regions Neàrtica, Neotropical, Paleàrtica, Etiòpica, Oriental i Australiana. Les illes Galápagos han estat un dels llocs preferits per a estudis biogeogràfics i evolutius, però Darwin no es va adonar de la seva importància fins bastant després d'haver-les visitades.

En el seu viatge amb el *Beagle* ni tan sols va mantenir separades les col·leccions que va fer a cadascuna de les illes.



### Bibliografia

MACARTHUR, R.H.; WILSON, E.O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton (Nova Jersey): Princeton University Press.

WALLACE, A.R. (1876). *The Geographical Distribution of Animals*. Harper and Brothers.

## 28. Evolució i matemàtiques. Estadística de la variabilitat

**Julio Rozas**

Un dels punts essencials de la teoria de l'evolució és l'existència de variabilitat genètica. L'evolució, de fet, es produeix per canvis en la freqüència dels **al·lels** dels gens al llarg de les generacions. La quantificació de la variabilitat genètica present a les poblacions naturals és fonamental per a contrastar estadísticament diverses hipòtesis que poden competir per explicar l'evolució dels organismes. Com que els diversos mecanismes evolutius (com ara la mutació, la migració, la selecció natural o la deriva genètica) afecten diferencialment els nivells i la distribució de la variabilitat genètica, l'anàlisi estadística d'aquesta variabilitat genètica pot donar informació de l'impacte relatiu dels mecanismes evolutius a les poblacions naturals. Per a fer aquestes anàlisis els investigadors fan servir eines matemàtiques i estadístiques que a vegades són molt sofisticades. L'ús d'aquestes eines es remunta a l'inici de la genètica de poblacions; en aquest sentit, els pioners van ser Hardy i Weinberg, que ja l'any 1908 i de manera independent l'un de l'altre, van descriure com seria la distribució dels genotips en les poblacions naturals.

L'equilibri Hardy-Weinberg descriu com són les freqüències dels genotips en una població natural on els individus s'aparellen a l'atzar i no actua cap força evolutiva. Suposem, per exemple, el cas de la fibrosi quística, una malaltia genètica relativament freqüent (afecta un de cada 2.500 nadons). Fent servir l'equació de l'equilibri Hardy-Weinberg es pot determinar, no obstant això, que una de cada vint-i-cinc persones n'és portadora (presenta només un **al·lel** defectuós, però no manifesta la malaltia). Contrastant les freqüències dels genotips observades en una població amb les esperades en el cas de l'equilibri Hardy-Weinberg, podríem determinar, per exemple, l'efecte de la selecció natural sobre els al·lels del gen.

### **Bibliografia**

BARTON, N.; BRIGGS, D.E.G.; EISEN, J.A.; GOLDSTEIN, D.B.; PATEL, N.H. (2007). *Evolution*. Cold Spring Harbor.

FREEMAN, S.; HERRON, J.C. (2002). *Análisis evolutivo*. Prentice Hall (2a ed.).

## 29. ¿Evolució caràcter a caràcter, o de manera conjunta?

**Julio Rozas**

El **genoma** té una estructura interna que dóna valor funcional diferent als gens: gens controladors. La majoria de biòlegs evolutius estan d'acord que la principal unitat o objecte visible per a la selecció natural és l'organisme individual, encara que hi ha una certa polèmica sobre la importància que poden tenir els nivells jeràrquics inferiors a l'individu (el gen, els gàmetes) o superiors (el grup). És en el nivell del **fenotip** global dels individus on actua la selecció natural; no obstant això, aquest està determinat pel programa genètic (el genoma) amb totes les complexes interaccions que aquest té amb el medi ambient. Una qüestió molt controvertida és si la selecció pot actuar a nivell de grup, encara que en alguns casos d'espècies en què els individus es reparteixen el treball, com ara alguns insectes socials, sembla que podria haver-hi aquesta selecció a nivell de grup (vegeu l'article 15).

De fet, no importa gaire com interaccionin els gens (entre ells o amb el medi ambient). El que compta és el resultat, el fenotip final. Això no vol dir pas que tots els gens tinguin la mateixa probabilitat o oportunitat d'evolucionar de manera adaptativa; dependrà de la seva funció (vegeu l'article 30). I no significa tampoc que els gens evolucionin de manera independent; molts gens formen part de xarxes bioquímiques i, per tant, no actuen ni evolucionen aïlladament. Ni tan sols vol dir que els diferents components dels gens —la regió codificadora de la proteïna o els elements reguladors (vegeu l'article 32 per a aquests)— tinguin la mateixa importància relativa en l'evolució. Tot dependrà del seu efecte vers el fenotip; per tant, no tots els gens seran igualment susceptibles de facilitar el canvi adaptatiu.

### **Bibliografia**

BARTON, N.; BRIGGS, D.E.G.; EISEN, J.A.; GOLDSTEIN, D.B.; PATEL, N.H. (2007). *Evolution*. Cold Spring Harbor.

FREEMAN, S.; HERRON, J.C. (2002). *Análisis evolutivo*. Prentice Hall (2a ed.).

MAYR, E. (1997). "The objects of selection". *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 94: 2091-2094.



## 30. Hi ha gens que tenen més valor evolutiu que d'altres

José Castresana

No tots els gens tenen el mateix valor evolutiu. De totes maneres, depenent de com definim aquest valor, un gen determinat el podem veure com més o menys valuós. Si classifiquem els gens des d'un punt de vista funcional, n'hi ha que són essencials, ja que eliminar-los seria letal per a l'organisme en qüestió; mentre que altres gens, els no essencials, poden suportar importants alteracions sense que això afecti la viabilitat de l'individu. No obstant això, també és important analitzar el grau de conservació de la seqüència dels gens. Així, tant en els gens essencials com en els no essencials, n'hi ha uns que són molt conservats (amb seqüències molt similars en organismes distants) i d'altres, més divergents, és a dir que evolucionen molt ràpidament. Aquests últims també tenen un gran valor durant l'evolució, ja que són gens en els quals és més fàcil que sorgeixin mutacions i que aquestes siguin beneficioses per a l'organisme. Són, per tant, gens que poden dotar les espècies d'una gran plasticitat evolutiva. Per regla general, els gens involucrats en funcions d'interacció amb l'entorn, com ara els del gust o de l'olfacte, responen a aquest patró de certa plasticitat.

En algunes ocasions, els gens perden tot el seu valor evolutiu, de vegades després de centenars de milions d'anys d'haver servit diferents funcions en els més antics llinatges. Quan les funcions que ocupen determinats gens deixen de ser útils per a la supervivència dels organismes d'una espècie, aquests gens comencen a acumular mutacions que es fixen per deriva genètica. Quan hi ha alguna mutació severa, el gen ja no pot expressar-se en la cèl·lula i es converteix en el que es denomina un **pseudogèn**. La seva seqüència encara és detectable en el genoma, però ja no serveix per a res. En pocs milions d'anys es perdrà completament el rastre d'aquest gen, i només serà possible deduir que hi va ser si ha persistit en altres espècies.

Gos	acagattgacgatatagacgatag
Humà	acacatagaggatttagacgatag
Ratolí	acagatagaggatttacacgatag
Vaca	acagttagacgaattagacgatag
Balena	gcata--gcccaat--gaccat-g

En aquesta figura es representa un alineament de seqüències d'un gen de diversos mamífers. Les posicions amb alguna substitució en algun llinatge de mamífers es representen amb fons blanc. En les balenes, aquest gen "potser innecessari per a la vida aquàtica" ha començat a acumular mutacions i **deleccions**, fins a convertir-se en un pseudogèn.

### Bibliografia

HURST, L.D.; SMITH, N.G. (1999). "Do essential genes evolve slowly?". *Curr. Biol.*, 9: 747-750.

LI, W.H. (1997). *Molecular evolution*. Sunderland Sunderland (Massachusetts): Sinauer Associates.

## 31. L'enginyeria genètica representa una possibilitat d'interferir en l'evolució

Salvador Carranza

L'enginyeria genètica és la tecnologia que permet manipular i transferir material genètic a un organisme, i això pot afectar l'evolució de les espècies. En els organismes pluricel·lulars de reproducció sexual, perquè una determinada modificació genètica tingui importància des del punt de vista evolutiu, cal que es modifiquin les cèl·lules reproductores (línia germinal), de manera que el canvi realitzat pugui passar a les generacions següents. Les tècniques d'enginyeria genètica s'han utilitzat en diverses aplicacions, com ara en agricultura (per exemple, per a fer varietats més resistents al clima, a plagues, amb més alt poder nutritiu, etc.), en la producció de diferents productes utilitzant bacteris modificats genèticament (com ara per a la fabricació d'insulina, d'interferó, etc.), i en el repte del tractament de malalties genètiques en humans. En aquest darrer cas, les fortes limitacions tècniques i ètiques han fet que fins ara només hi hagi uns quants exemples de manipulació de cèl·lules somàtiques.

Un cop modificat el material genètic d'un organisme, és impossible saber si aquesta modificació perduraria si estigués sotmesa als mecanismes evolutius. Generalment, però, aquest no és el cas, ja que en els organismes **transgènics** es fa una "selecció positiva" dels organismes modificats per interessos comercials. En el cas de les plantes, aquest fet està provocant que les espècies transgèniques desplacin altres varietats no transgèniques, de tal manera que disminueix la diversitat de races i varietats, amb els efectes contra-productius que això comporta des del punt de vista evolutiu.



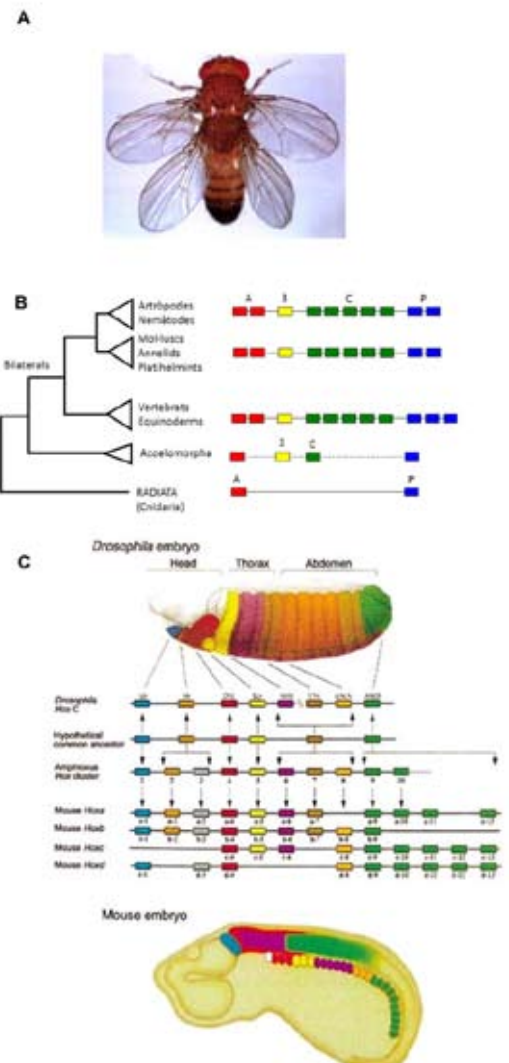
## 32. Evolució també dels mecanismes de desenvolupament

Marta Riutort

En els anys 1940, quan es va proposar la teoria sintètica de l'evolució, amb un desconeixement absolut dels gens que intervenen en el desenvolupament, la idea dominant era que patrons corporals tan diferents com els d'artròpodes i vertebrats havien de venir determinats per gens ben diferents; per tant, l'estudi d'aquests no semblava important per a comprendre l'evolució. L'estudi dels gens del desenvolupament i la comparació d'aquests entre diferents grups d'organismes (*evodevo*) ha constatat que això no és així. Un exemple paradigmàtic d'això en són els gens Hox d'animals, que són presents a tots els **flums** de simetria bilateral en un nombre molt similar i per a complir funcions exactament equivalents durant el desenvolupament. Així, per a construir un cuc, una mosca o un ximpanzé cal un joc de gens reduïts en nombre i molt similars en funcions. ¿On són, llavors, les diferències que expliquen les morfologies tan extremament divergents? Com en el mutant *Bithorax*, els canvis espacials o temporals de l'expressió dels gens poden ser responsables de canvis més o menys importants en la morfologia de l'adult. L'acció de la selecció natural sobre les mutacions que afecten l'expressió dels propis gens **homeòtics**, o sobre mutacions de les regions reguladores que responen als seus productes (vegeu l'article 29), ha tingut un paper molt important en l'evolució de nous patrons corporals.

A) Mutant *Bithorax*. B) Arbre filogenètic dels animals i gens Hox presents a cada gran grup (un rectangle correspon a un gen Hox; els codis de color indiquen funcions similars). C) Correspondència entre els gens Hox i la seva expressió al llarg de l'embrió a *Drosophila* (a dalt) i ratolí (a baix).

En el mutant *Bithorax* el tercer segment toràctic es transforma en segon per la manca d'expressió d'un gen Hox, i apareix un segon parell d'ales en lloc dels **halteris**. Aquest tipus de mutacions reben el nom d'**homeòtiques**, i els gens que les produeixen, gens **homeòtics**. Aquests gens tenen funcions reguladores de tipus "interruptor": els seus productes gènics activen o inhibeixen les activitats de tota una sèrie d'altres gens que són els encarregats d'anar especificant regions dins de l'embrió, posició d'òrgans, els tipus de teixits, etc. Els gens Hox (com el mutat a la foto) constitueixen una família de gens **homeòtics** encarregats de determinar l'eix anteroposterior dels animals (C): la seva expressió temporal al llarg del desenvolupament i espacial al llarg de l'embrió determina la formació del patró anteroposterior d'aquest —que tingui el cap en un extrem i la cua a l'altre, i que en determinats punts apareguin extremitats, apèndixs, etc. Petits canvis en la regulació d'aquests gens, o en les regions reguladores dels gens que responen al seu senyal, poden variar el lloc o el moment de la seva expressió i determinar l'aparició de noves estructures, o bé la repetició o desaparició d'aquestes, i en general canvis morfològics del patró corporal (A).

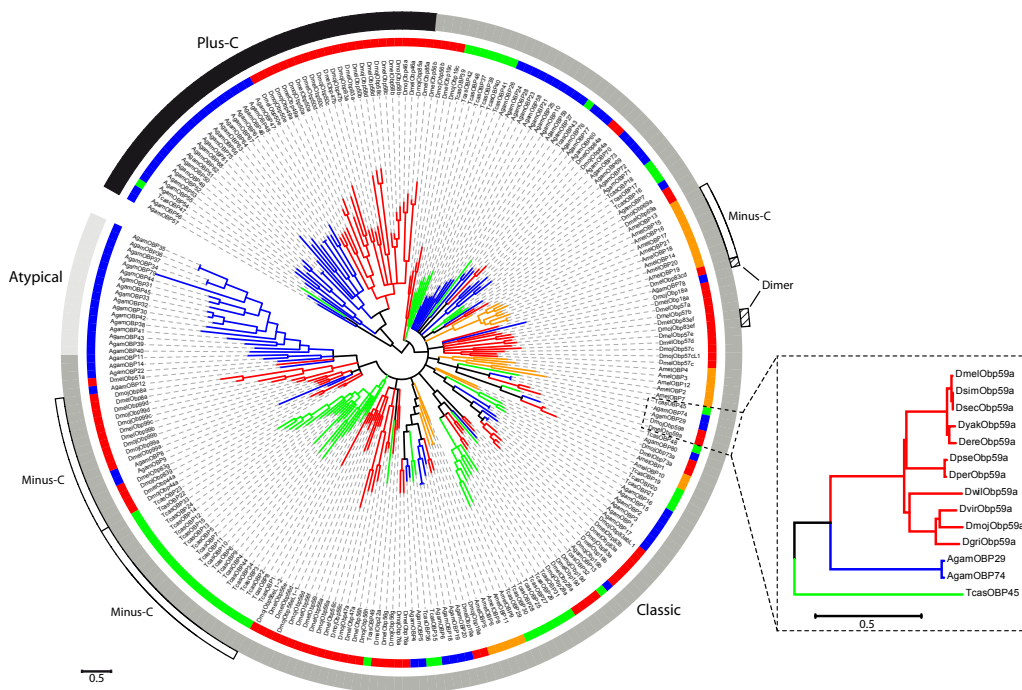


### 33. Evolució genòmica versus evolució molecular

Julio Rozas

Els conceptes evolució genòmica i evolució molecular no són pas equivalents. Per evolució molecular entenem la disciplina que essencialment estudia com evolucionen les molècules, en particular els gens i els seus productes (les proteïnes), o bé que intenta inferir la història evolutiva amb la informació acumulada en aquestes (la reconstrucció **filogenètica**). Fins no fa gaire aquests estudis es focalitzaven en un gen o en pocs. L'impressionant desenvolupament tecnològic dels últims anys ha fet que avui en dia sigui possible abordar l'estudi evolutiu de **genomes** sencers globalment, com un tot, d'una manera més **holística**. Per a estudiar l'evolució genòmica fem servir els conceptes i les eines desenvolupades per l'evolució molecular (com ara l'estimació de distàncies genètiques i d'arbres filogenètics).

Aquesta anàlisi en genomes sencers ha permès la identificació de patrons evolutius específics, informació que ens serveix per a entendre d'una manera més integral el procés de l'evolució: com s'originen els gens; quins gens són propensos a evolucionar de forma adaptativa; quina és la importància de la transferència horitzontal (vegeu l'article 20) en l'evolució; o quina fracció del genoma ha evolucionat per acció de la selecció natural.



Filogenia molecular de tots els gens de la família multigènica de les *Odorant-Binding Proteins* en diversos genomes d'insectes; *Drosophila* (vermell), *Anopheles gambiae* (blau); *Tribolium castaneum* (verd); *Apis mellifera* (taronja).

**Bibliografia**

GIBSON, G.; MUSE, S.V. (2004). *A primer of genome science*. Sinauer Associates (2a ed.).  
 GRAUR, D.; LI, W.H. (2000). *Fundamentals of molecular evolution*. Sinauer Associates (2a ed.).  
 WOLFE, K.H.; LI, W.H. (2003). "Molecular evolution meets the genomics revolution". *Nature Genetics*, 33: 255-265.

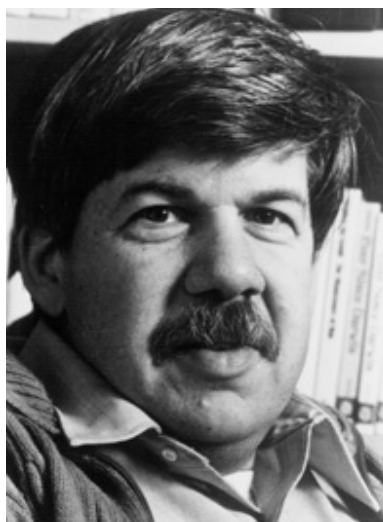


## 34. El canvi evolutiu no comporta progrés en una direcció determinada

Jesús Gómez-Zurita

La idea del progrés evolutiu, de camí evolutiu cap a la perfecció, deriva de la concepció teleològica aristotèlica i escolàstica de la natura segons una escala jeràrquica, de perfecció creixent, que condueix des dels minerals fins a Déu, on l'home es situa sota els àngels. Aquesta és una qüestió complexa, subjectiva fins a cert punt i que depèn del que definim com a progrés per a aventurar una resposta. En general el progrés es pot entendre com un canvi direccional que condueix a una millora. El canvi evolutiu, emperò, no és direccional, ja que depèn de factors **aleatoris** (mutacions com a font de variació, i èxit reproductiu diferencial). I el que entenem per millora és habitualment amb relació a l'òptima adaptació a un ambient que tanmateix és fluctuant, i el que ara és avantatjós per a una espècie pot ser un inconvenient en variar l'ambient. Però la selecció natural, innegable motor de l'evolució (vegeu l'article 35), tendeix a millorar l'adaptació, i aquesta millora és sovint i potser intrínsecament associada a increments en complexitat, construint progressivament complexos adaptatius.

La vida es va originar a partir d'elements i organismes simples en estructura. L'evolució en va augmentar la complexitat, i sí que la transició de simple a complex dóna una impressió de progrés. Però un procés evolutiu també pot conduir a la simplificació. S. Jay Gould i R. Dawkins han polaritzat el debat criticant i defensant la idea de progrés, respectivament. El primer argumenta en termes d'antropocentrisme, aleatorietat del procés evolutiu, domini biòtic d'essers vius simples, i una progressió de la vida en ventall ramificat i no en escala. I el segon reconeix l'acumulació d'atributs adaptatius inherent al procés evolutiu que resulta en autèntiques millores. El mateix llenguatge traeix idees subconscients de progrés, i fins i tot en la discussió científica s'empren termes com "superiors" i "inferiors" per a referir-se a grups d'organismes, quan en la majoria de casos el significat és de primitiu o derivat, referits només a una successió d'origen en el temps o en les característiques de les seves estructures en relació amb l'ancestre.



Visions oposades de dos evolucionistes sobre el progrés. A l'esquerra, Richard Dawkins (1941-): la inextricabilitat del progrés al procés evolutiu; i a la dreta, Stephen Jay Gould (1941-2002): la rotunda dissociació d'evolució i progrés.

## 35. ¿El motor que impulsa l'evolució és intern o extern als organismes?

**Marta Riutort**

Els canvis (les mutacions) que es produeixen en els individus i generen la variació sobre la qual pot treballar l'evolució constitueixen la gasolina que impulsa el motor d'aquesta. Uns canvis que tenen dues limitacions: l'una no depèn del mateix organisme, i l'altra, sí. L'externa és l'atzar: si no es dona mai una determinada mutació en una població, per més que pogués representar una millora ideal per a aquell grup, aquest caràcter no el tindrà mai. I la interna són limitacions tècniques o estructurals pròpies dels organismes. Posem-ne dos exemples: 1) Per a una determinada espècie que és depredada per ocells, disposar d'un ull a la part alta del cap podria ser un gran avantatge. Si es produís una mutació en algun individu que fes que tingués aquest tercer ull, segurament el nou caràcter seria seleccionat favorablement i es presentaria en tota la població al cap d'unes quantes generacions. Però si aquesta mutació no apareix per atzar, aquesta espècie no arribarà mai a tenir aquest tercer ull. 2) Per a nedar calen unes aletes en forma de rem, i les solucions per a construir-les a partir de l'extremitat d'un tetràpode no són gaires. Això explica que les extremitats dels cetacis i les de certs dinosaures fòssils siguin estructuralment molt semblants malgrat haver evolucionat de manera independent.

El que determina quins canvis dels que s'han produït es mantenen a les poblacions i quins desapareixen —i, per tant, el resultat final de l'evolució— són diversos factors externs als organismes: 1) *La selecció natural*. Provocarà que els canvis que milloren l'adaptació dels individus al seu entorn es mantinguin, mentre que farà desaparèixer els que l'empitjoren. 2) *L'atzar*. Per als canvis que no afecten la viabilitat de l'individu (capacitat de supervivència o de deixar descendents) l'atzar serà el factor principal que determinarà si aquests canvis es mantenen o no a la població. A més, els accidents històrics, com ara la caiguda d'un meteorit o l'atropellament en una carretera, poden dur a l'extinció individus, poblacions o espècies senceres malgrat estar ben adaptats. Així doncs, l'escenari de la vida que tenim avui és el resultat de les circumstàncies històriques —clima, geologia, accidents— que ha tocat viure a cada organisme, de l'atzar i de les limitacions internes a les variacions que es produeixen, i de la selecció natural que escull els canvis millors en cada moment. Però si tornéssim a començar, ¿obtindríem el mateix resultat?

### **Bibliografia**

GOULD, S.J. (1989) *Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History*. Penguin Books.

MAYNARD SMITH, J. (1986) *The Problems of Biology*. Oxford University Press.



## 36. Illes i aïllament genètic: De l'ornitorinc a l'*Homo floresiensis*

Miquel Àngel Arnedo

L'illa és el “laboratori” del biòleg evolutiu: límits clars, ecosistemes simples i, en arxipèlags oceànics, rèpliques independents de l'evolució. Hi ha dues menes d'illa: la darwiniana i l'illa fragment. La primera és una àrea nova, i els seus organismes provenen de la colonització i diversificació local de pioners (neoendemismes). Un dels seus trets és la **radiació adaptativa**: proliferació ràpida de noves espècies amb grans diferències morfològiques i ecològiques a partir de pocs colonitzadors, generalment arran de l'adaptació a nínxols ecològics que eren buits. Són darwinianes les oceàniques (Hawaii, Canàries), generades per processos volcànics, i les coves càrstiques, produïdes per l'erosió de l'aigua en terreny calcari. El difícil accés a l'illa, per la distància a la font (oceàniques) o pels forts gradients ecològics (coves), fa que la colonitzin pocs individus, i això, per deriva genètica, genera grans diferències en les freqüències al·lèliques entre la població insular i la d'origen (efecte **fundador**). L'illa fragment és fruit de l'aïllament, sovint per fragmentació d'una regió amb organismes; les illes continentals (Austràlia, Madagascar, Balears) i les conques fluvials en són bons exemples. L'**al·lopatria** resultant mena a l'especiació i la formació de paleoendemismes. L'illa fragment pot esdevenir refugi per a espècies sovint desaparegudes a la regió continental propera arran de la competència amb espècies nouvingudes. Són els casos dels marsupials i els ornitorincs a Austràlia i el lèmurs a Madagascar.

A l'illa sol haver-hi un canvi de mida respecte als avantpassats continentals (regla de l'illa o de Foster): molts organismes insulars són nans; tenim la recent descoberta de restes fòssils d'una espècie humana nana a l'illa indonèsia de Flores (*Homo floresiensis*). Però també hi ha gigantisme, com ara les tortugues de les Galápagos. No són clares les raons d'aquesta tendència, però sí que s'ha observat que en mamífers hi ha un llindar de pes, de prop dels 250 g, per sobre del qual les espècies redueixen la grandària del cos, i per sota tendeixen a augmentar-la. A diferència de l'illa darwiniana, l'illa fragment sol anar perdent diversitat, ja que el nombre d'organismes que acull una regió està directament relacionat amb l'extensió d'aquesta. L'illa fragment abans formava part d'un continent o ecosistema extens, i la insularitat va reduir la seva àrea. Els efectes de la fragmentació dels ecosistemes són de gran interès per a la biologia de la conservació, ja que un dels efectes de l'activitat humana és la reducció de la superfície de les àrees naturals, amb la consegüent pèrdua de biodiversitat.

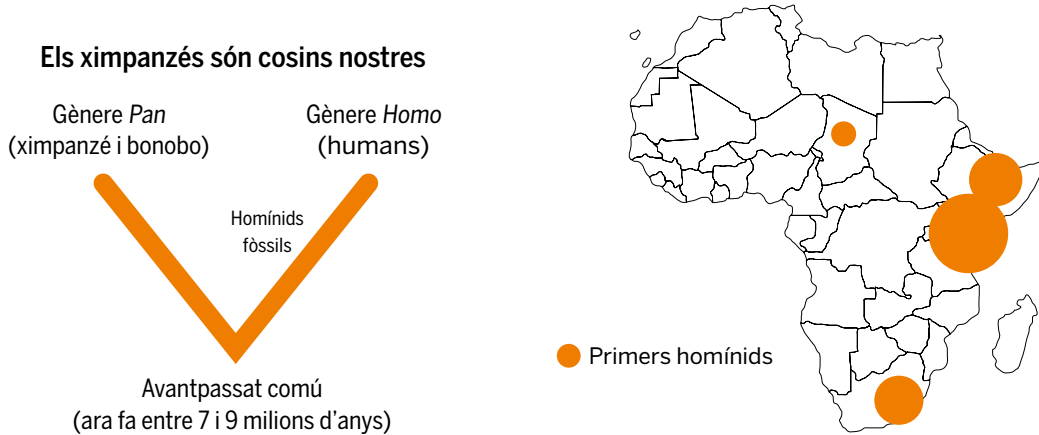


### Bibliografia

WHITTAKER, R.J.; FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. (2007). *Island biogeography: Ecology, evolution, and conservation*. Oxford i Nova York: Oxford University Press.

## 37. ¿Venim del mico? La por i la fascinació vers els orígens humans

Jordi Serrallonga






L'estudi de l'evolució humana ha hagut de vèncer l'antropocentrisme i l'etnocentrisme més radicals. Des que Darwin i alguns dels seus coetanis noucentistes van proposar que descendíem de formes simiesques, hi ha hagut un esforç, fins i tot provinent de l'Acadèmia, de defugir aquesta gènesi primat que ens vincula —com és lícit i científic— al regne animal. Problema que es repetí pel que fa als orígens geogràfics.

Darwin situà els orígens humans a l'Àfrica. Aquesta teoria no va agradar als defensors d'un origen digne i noble de la humanitat: Europa. La paleontologia primerament i la genètica després han ratificat la teoria de la gènesi africana. Exemples fòssils: *Orrorin tugenensis* (6 Ma), *Ardipithecus kadabba* (5,8 Ma), *Australopithecus anamensis* (4 Ma), *Australopithecus africanus* (3,5 Ma), *Homo erectus* o *ergaster* (1,8 Ma), *Homo sapiens* (200.000 anys), etc. Però encara apareixen notícies —amb un cert suport d'estaments polítics i socials— en què s'intenta recuperar el tan desitjat com fals bressol occidental.

Alguns titulars de mitjans de comunicació destaquen descobriments de restes fòssils que demostrarien la troballa de la famosa "bulla perduda". Així es va assegurar l'any 1983, arran de trobar a Etiòpia l'homínid fòssil més antic del món amb una antiguitat de 4,5 milions d'anys: *Ardipithecus ramidus*. ¿L'*Ardipithecus* és la bulla perduda definitiva? ¿Una forma mig humana i mig simiesca (l'home-simi plantejat per Darwin) de la qual descendim els humans? No. Encara hi ha moltes bules perdudes per trobar. L'*Ardipithecus* fou considerat aleshores com l'homínid més antic, però és un primat fòssil. Avui, l'homínid més antic conegut és l'*Orrorin tugenensis*.

Preguntes i respostes enfront de les troballes mediàtiques i espectaculars

Troballes	Titulars simulats	Preguntes	Respostes
<p><i>Pierolapithecus catalanicus</i></p> 	<p>2002 <b>iL'avantpassat més antic fou un català!</b> Als Hostalets de Pierola es troben les restes fòssils d'en Pau, amb 13 milions d'anys d'antiguitat</p>	<p>¿Els orígens més remots de la humanitat són a casa nostra?</p>	<p>No. El <i>Pierolapithecus catalanicus</i> no és pas un homínid, un ancestre del llinatge humà, sinó un primat fòssil de 6 milions d'anys que és molt important per a estudiar l'evolució dels primats anteriors als primers homínids bípedes</p>
<p><i>Ardipithecus ramidus</i></p> 	<p>1983 <b>iDescoberta la famosa baula perduda!</b> A Etiòpia, amb una antiguitat de 4,5 milions d'anys, troben l'homínid fòssil més antic del món</p>	<p>¿L'<i>Ardipithecus</i> és la baula perduda definitiva? ¿Una forma mig humana i mig simiesca (l'home-simi plantejat per Darwin) de la qual descendim els humans?</p>	<p>No. Encara hi ha moltes bauls perdudes per trobar. L'<i>Ardipithecus</i> fou considerat aleshores com l'homínid més antic, però és un primat fòssil. Avui, l'homínid més antic conegut és l'<i>Orrorin tugenensis</i></p>
<p><i>Homo antecessor</i></p> 	<p>2008 <b>iEl primer europeu!</b> Atapuerca és el bressol de la nostra espècie. Trobades restes humanes fòssils datades en un milió d'anys</p>	<p>¿Els orígens de l'<i>Homo sapiens</i> (nosaltres) són a Europa?  ¿Les restes d'Atapuerca són les més antigues del continent?</p>	<p>No. Els nostres orígens més antics (<i>Orrorin</i>) són a l'Àfrica; però també trobem a l'Àfrica els primers <i>Homo sapiens</i>. No. L'<i>Homo antecessor</i> d'Atapuerca no és l'humà fòssil europeu més arcaic; ho són les restes de Dmanisi (Geòrgia): 1,7-1,5 Ma</p>

## 38. ¿Som els humans l'espècie elegida? Trenquem amb els tòpics sobre el present i el futur de l'*Homo sapiens*

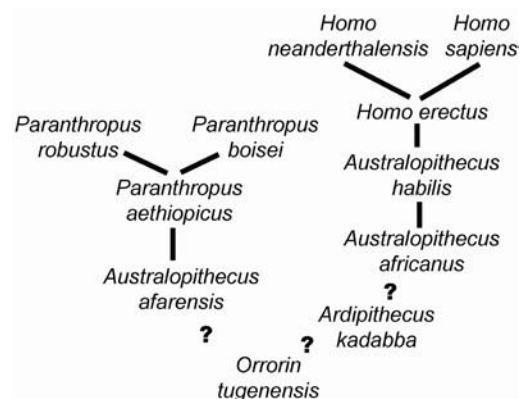
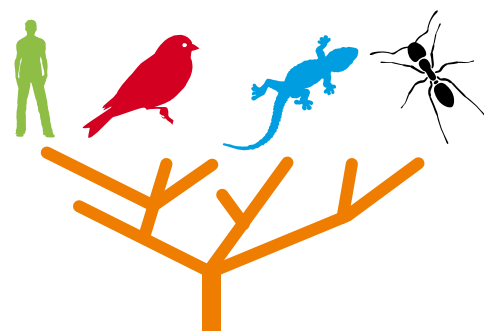
Jordi Serrallonga

El tractament que es fa sobre l'origen i l'evolució de la nostra espècie moltes vegades és diferent al de la resta d'éssers vius, però no hauria de ser així. No som pas una espècie elegida ni escollida, sinó una espècie més que, des dels seus orígens, ha evolucionat segons els mecanismes de la selecció natural. L'evolució no és pas una piràmide (vegeu l'article 24), on els humans ocupem el punt més elevat i la resta d'éssers vius posicions inferiors. L'evolució —tal com ja va plantejar Darwin— és un arbre a la copa (fig. 1) del qual situem tota la biodiversitat actual a una mateixa altura.

L'evolució humana no respon tampoc a la típica seqüència lineal que va des d'un quadrúpede, passant per una sèrie d'homínids —de més a menys— geperuts, fins a arribar a un *Homo sapiens* digne i erecte. L'evolució humana també és en forma d'arbre (fig. 2): molts homínids fòssils, de diferents línies evolutives, van conviure en un mateix moment.

No existeixen les races humanes. La classificació en artificioses races o, fins i tot, en espècies inferiors als “blancs” del “Primer Món” va justificar des de l'esclavatge fins a deplorables actituds sociopolítiques (com ara l'apartheid a Sud-àfrica). Tots els humans, malgrat les diferències entre ètnies (color, alçada, etc.), som *Homo sapiens*.

La cultura no ens fa humans. Tot i que els humans tenim un comportament bàsicament cultural —informació transmesa— i una petita base de conducta innata —codificada als gens—, l'etologia ha demostrat que també altres espècies animals tenen tradicions culturals. El mite que l'eina fa l'humà va acabar amb els primers estudis de camp sobre els ximpanzés: i utilitzen i fabriquen estris! ¿I el nostre futur? Encara que sigui un bon titular sensacionalista, els humans no evolucionarem cap a individus amb cervells enormes. Això seria **lamarckisme**: desitjar allò que creiem que podria ser útil en el futur (¿individus més intel·ligents?). Per contra, és possible que l'*Homo sapiens* sigui el darrer graó de l'evolució humana. La selecció natural ha estat, en part, substituïda per la selecció cultural (vacunes, pròtesis, etc.), però hi és present. L'augment demogràfic, la sobreexplotació dels recursos naturals o l'acumulació de residus són efectes que cal tenir en compte en el nostre futur com a espècie. Ara bé, si ens extingim (i aquí actuarà la selecció natural: la cultura és biologia), la vida al planeta Terra continuarà. No som imprescindibles.



## 39. El disseny intel·ligent, el vestit nou del creacionisme

**Miquel Àngel Arnedo**

A la idea de Darwin de la modificació de les espècies per mitjà de mutacions sorgides a l'atzar i seleccionades naturalment s'hi van oposar els cercles creacionistes, que creien que els organismes i l'home han estat creats per Déu tal com són ara, una creença basada en la interpretació literal del Gènesi. Avui els creacionistes no són gaires a Europa, però als EUA són un grup de pressió poderós. Els defensors del disseny intel·ligent es distancien del creacionisme pur argüint que no es basen en la religió, sinó en l'observació de la natura. No neguen l'evolució; només que aquesta sigui fruit de l'atzar amb mecanismes com la selecció natural, la deriva genètica o el flux genètic. Diuen que hi ha sistemes naturals no explicables sense una intervenció intel·ligent. Però no aporten dades concretes; només evidències per a mostrar signes del pretès disseny intel·ligent. L'exemple de sistema complex irreductible —aquell en què la funció de cada part depèn de la interacció amb d'altres— més esmentat és la maquinària molecular que permet el funcionament cel·lular, com ara els flagels, les bombes de protons o els microtúbuls. Però hi ha estudis actuals que han demostrat que la complexitat ha evolucionat mitjançant l'explotació de totes les capacitats moleculars, i que gens antics seleccionats per a altres funcions han estat reclutats per l'evolució per participar en noves interaccions i funcions.

Els proponents del disseny intel·ligent addueixen que pensar que la selecció natural ha pogut donar lloc a estructures tan complexes com l'ull dels vertebrats és com pretendre que si posem totes les peces separades d'un avió en un hangar i el sacsegem, en sortirà un 747 ben muntat. Cal dir que la idea que l'existència d'una estructura complexa implica un dissenyador es remunta a l'edat mitjana. L'expressió clàssica d'aquesta idea la va formular William Paley, autor d'un llibre molt popular a l'època de joventut de Darwin, en el qual deia que, si et trobessis un rellotge pel camí, pensaries que hi ha hagut un rellotger que l'ha fet. L'Acadèmia de Ciències dels EUA ha declarat que el creacionisme, el disseny intel·ligent i altres formes d'intervenció sobrenatural en l'origen de la vida i les espècies no són pas ciència, ja que no poden ser contrastades empíricament. Altres organitzacions les han definides com a pseudociència o, simplement, ciència brossa.

### **Bibliografia**

“¿Diseño inteligente?”, informe especial de la revista *Natural History* sobre el disseny intel·ligent i els arguments en contra [disponible en castellà a: <http://www.actionbioscience.org/esp/evolucion/nhmag.html>].

## Glossari

**àcid desoxiribonucleic** Compost constituït per dos polinucleòtids de desoxiribosa enrotllats l'un al voltant de l'altre formant una doble hèlix, que constitueix el suport material de la informació genètica dels éssers vius i de molts virus, i que és conegut per la sigla DNA o ADN.

**ADN (o DNA)** Àcid desoxiribonucleic.

**aleatori -òria** Que depèn d'un esdeveniment incert, d'una contingència o de l'atzar.

**al·lel** Forma alternativa d'un gen.

**al·lopatria** Distanciament de les poblacions, les races o les espècies que habiten en àrees geogràfiques diferents i disjunctes.

**anagènesi** En l'evolució biològica, canvi evolutiu d'un llinatge, sense subdivisió.

**biozona** Conjunt d'estrats caracteritzats com a unitat per la presència d'una espècie fòssil o qualsevol altre tàxon.

**cenozona** Unitat biostratigràfica formada per un conjunt d'estrats caracteritzats per una associació de fòssils.

**cladista, escola** Vegeu *filogenètica, escola*.

**cladogènesi** Fase d'evolució progressiva d'un llinatge biològic en la qual s'intensifica la formació de branques genètiques.

**coll d'ampolla, efecte** Reducció dràstica del nombre d'individus d'una població.

**connectància** Proporció de relacions existents en una cadena tròfica respecte del total de les possibles.

**delecció cromosòmica** Aberració cromosòmica consistent en la pèrdua d'un fragment de cromosoma.

**endemisme** Tàxon vegetal o animal de distribució restringida, els individus del qual viuen exclusivament dins els límits d'un territori determinat.

**estasi** Aturada o alentiment considerable de la circulació de la sang o de qualsevol altre líquid o matèria orgànica. Per extensió, estabilitat relativa en l'aspecte que presenten els diversos exemplars d'un mateix fòssil en estrats successius.

**eubacteri** Bacteri que no és cianòfit ni arqueobacteri.

**eucariota** Organisme les cèl·lules del qual posseeixen un nucli diferenciat.

**evodevo** Acrònim d'EVOlutionary DEvelopment (desenvolupament evolutiu en anglès), un enfocament de la biologia que pretén comparar els processos de desenvolupament d'animals i plantes per descobrir la relació que hi ha entre aquests processos i els organismes.

**exaptació** Ampliació d'una adaptació determinada a funcions diferents de l'origenària.

**fenètic -a** Relatiu a la classificació basada en els aspectes dels organismes més que en l'evolució a partir d'un avantpassat.

**fenotip** Conjunt de caràcters visibles que un organisme presenta com a resultat de la interacció entre el seu genotip i l'ambient.

**filogènia** branca de la biologia que estudia el procés de la filogènesi.

**filogènesi** Conjunt de relacions entre els grups d'organismes d'acord amb la seva història evolutiva.

**filogenètic -a** Relatiu o pertanyent a la filogènesi.

**filogenètica, escola** Escola que elabora llargues llistes dels caràcters d'un organisme i els compara, estadísticament, amb els caràcters d'un altre, per establir el grau d'afinitat que tenen entre si. Es basa exclusivament en la seqüència evolutiva dels grups, per determinar l'ancestre comú i considerar les relacions només sobre la base del parentiu.



**filum** En botànica, divisió; en zoologia, embrancament, grup de classificació taxonòmica situat entre el regne i la classe, format per la reunió de classes afins.

**fundador, efecte** Separació d'uns quants individus d'una població que donen lloc a una de nova.

**genoma** Contingut genètic d'una cèl·lula o d'un virus.

**genòmic -a** Relatiu o pertanyent al genoma.

**halteri** Apèndix claviforme derivat per transformació i atròfia de l'ala d'alguns insectes

**heterozigosi** Estat d'un individu, una cèl·lula, etc., diploides que, per a un locus cromosòmic determinat, posseeix els dos al·lels diferents.

**holisme** Doctrina que considera que certes realitats formen un tot que no es pot reduir a la suma de les parts.

**holístic -a** Relatiu o pertanyent a l'holisme.

**homeòtic, gen** Gen que determina el patró corporal d'un ésser viu.

**intró** Porció dels gens, transcrita però no traduïda a proteïnes.

**lamarckisme** Teoria evolutiva, proposada pel naturalista francès cavaller de Lamarck, que admet com a principi evolutiu la transmissió hereditària dels caràcters adquirits per l'ús i el desús.

**mimetisme** Adopció per part d'una espècie de coloració o morfologia semblants a les d'una altra espècie que és menys vulnerable als atacs dels depredadors.

**mimetitzar** Adaptar-se per mimetisme.

**parental** Relatiu o pertanyent al pare i a la mare.

**plasmidi** Element genètic present en els bacteris, que porta gens addicionals als del genoma normal i pot estar lliure en el citoplasma o estar integrat en el cromosoma bacterià.

**probòscide** Trompa d'un animal.

**procariota** Organisme les cèl·lules del qual no posseeixen un nucli diferenciat, de manera que el material genètic d'aquestes no és separat de la resta del citoplasma per cap membrana.

**pseudogèn** Còpia molt semblant d'un gen, però amb alguna anomalia respecte a aquest que no en permet la funcionalitat.

**quimèric -a** Imaginari.

**radiació adaptativa** Terme emprat per a explicar els processos mitjançant els quals s'han arribat a diferenciar els grans grups d'organismes vius.

**selecció negativa** Procés pel qual una mutació determinada desapareix en la població en la qual havia aparegut.

**simbiont** Organisme que viu en simbiosi.

**simbiosi** Fet de viure dos organismes diferents associats o units més o menys íntimament, habitualment amb benefici recíproc.

**topologia** Part de la matemàtica que estudia aquelles propietats dels conjunts de punts de la recta, del pla, de l'espai o d'espais de dimensions superiors que no són alterades per les transformacions contínues.

**transducció** Transferència d'àcid desoxiribonucleic d'una cèl·lula a una altra, efectuada per un virus.

**transgènic -a** Creat a partir de la introducció d'àcid desoxiribonucleic extern en la seva línia germinal mitjançant microinjecció de l'ou.

**vicariança** Substitució d'un tàxon per un altre de sistemàticament afí en hàbitats semblants de dues regions geogràfiques separades, o en hàbitats diferents d'un mateix territori. En el primer cas es parla de vicariança geogràfica o corològica, i en el segon, de vicariança ecològica.

## Crèdits

### Edició:

Institut d'Educació de l'Ajuntament de Barcelona  
Museu de Ciències Naturals de Barcelona

### Autors:

Arnedo, Miquel Àngel. INSTITUT DE RECERCA DE LA BIODIVERSITAT. UB  
Carranza, Salvador. INSTITUT DE BIOLOGIA EVOLUTIVA. CSIC-UPF  
Castresana, José. INSTITUT DE BIOLOGIA EVOLUTIVA. CSIC-UPF  
Gallemí, Jaume. MUSEU DE CIÈNCIES NATURALS DE BARCELONA  
Gómez-Zurita, Jesús. INSTITUT DE BIOLOGIA EVOLUTIVA. CSIC-UPF  
Montoya, José María. INSTITUTO CANTÁBRICO DE BIODIVERSIDAD. UNIVERSIDAD DE OVIEDO  
Moyà, Jordi. INSTITUTO CANTÁBRICO DE BIODIVERSIDAD. UNIVERSIDAD DE OVIEDO  
Pérez-Pérez, Alejandro. PROFESSOR D'ANTROPOLOGIA FÍSICA. UB  
Ribera, Ignasi. INSTITUT DE BIOLOGIA EVOLUTIVA. CSIC-UPF  
Riutort, Marta. INSTITUT DE RECERCA DE LA BIODIVERSITAT. UB  
Rozas, Julio. INSTITUT DE RECERCA DE LA BIODIVERSITAT. UB  
Senar, Joan Carles. MUSEU DE CIÈNCIES NATURALS DE BARCELONA  
Serrallonga, Jordi. DIRECTOR D'HOMÍNID, GRUP D'ORÍGENS HUMANS. PCB-UB  
Sol, Daniel. CENTRE DE RECERCA ECOLÒGICA I APLICACIONS FORESTALS. UAB  
Uribe, Francesc. MUSEU DE CIÈNCIES NATURALS DE BARCELONA  
Viladot, Pere. MUSEU DE CIÈNCIES NATURALS DE BARCELONA

### Fotografies:

Pàg. 14: Manuel Segarra i Oliva  
Pàg. 16: Marta Berrocal  
Pàg. 20: Jordi Vidal  
Pàg. 22: Steve Johnson  
Pàg. 43: Istockphoto

### Coordinació:

Francesc Uribe, Teresa Vila i Pere Viladot, del Museu de Ciències Naturals de Barcelona  
Maria Molins i Julia Quintela, de l'Institut d'Educació de l'Ajuntament de Barcelona

### Correcció:

Ricard Bonmatí

### Disseny gràfic:

Jordi Salvany