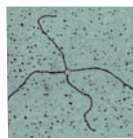


L'ARBRE DE LA VIDA

Coordinat per Andrés Moya*

SI HI HA ALGUNA COSA QUE CARACTERITZA LA BIOLOGIA EVOLUTIVA ÉS QUE, AMB INDEPENDÈNCIA DE LA SEUA CAPACITAT EXPLICATIVA, EL BALANÇ DE LES PREGUNTES QUE ES FORMULA I QUE MANQUEN DE CONTESTACIÓ (O, DIT D'UNA ALTRA MANERA, ESTAN CONTESTADES DE MÚLTIPLES MANERES, A VEGADES ANTAGÒNIQUES I PER TANT NO DEFINITIVES) ÉS INCOMPARABLEMENT ALT CONFRONTAT AMB EL D'ALTRES MATÈRIES BIOLÒGIQUES, MOLT MÉS POSITIVITZADES. ES POT ARGÜIR QUE ES TRACTA D'UNA MATÈRIA AMB POC DESENVOLUPAMENT TEÒRIC, POC AVANÇADA, QUE MANCA DE TEORIES CAPACES D'EXPLICAR ALLÒ QUE SÓN ELS SEUS GRANS REPTES, COM ARA, PER INDICAR-NE ALGUNS DELS MÉS RELLEVANTS: L'ORIGEN DE LA VIDA, L'APARICIÓ DE LA CÈL·LULA EUCARIÒTICA, LA MULTICEL·LULARITAT, ELS GRANS *FILA*, EL DESENVOLUPAMENT DE L'ORGANISME DES DE LA SEXUALITAT, LA CONDUCTA SOCIAL, L'ALTRUISME, EL LLENGUATGE, EL CERVELL I LES CATEGORIES SUPERIORS DEL PENSAMENT. EN EL CONJUNT D'ARTICLES D'AQUEST MONOGRÀFIC SOBRE EVOLUCIÓ VEUREM QUE L'ESPECTRE D'INVESTIGACIONS QUE ABRAÇA LA TEORIA EVOLUTIVA ÉS MOLT AMPLI, I ALGUNA FINS I TOT (PER EXEMPLE LES RELACIONADES AMB LA PATOLOGIA DELS MICROORGANISMES O LA DIVERSITAT VEGETAL) MANIFESTAMENT APLICABLES. PERÒ EL CAMP ÉS EXTREMADAMENT AMPLI I AMBICIÓS EN LES SEUES PRETENSIONS COGNOSCITIVES.

* Institut Cavanilles de Biodiversitat i Biologia Evolutiva. Universitat de València.



A l'esquerra, làmina interior de la traducció castellana de l'obra de Ernst Haeckel *La perigénesis de los plástidos*, publicada a València, 1882, amb pròleg de Peregrí Casanova. A la làmina es mostren combinades les accions de les influències ambientals i dels mecanismes hereditaris. La representació en forma d'arbre del curs evolutiu, ara tan familiar per a tothom, fou popularitzada per Haeckel.

LA BIOLOGIA EVOLUTIVA QUE VE

Andrés Moya*

THE FUTURE OF EVOLUTIONARY BIOLOGY. EVOLUTIONARY BIOLOGY IS PROBABLY THE MOST AMBITIOUS RESEARCH THEORY PROGRAM OF BIOLOGY. SUCH A THESIS IS JUSTIFIED BECAUSE, WITH THE GROWING INSTRUMENTATION OF BIOLOGY AND EASIER ACCESS TO PREVIOUSLY UNAVAILABLE OR RELIABLE INFORMATION SOURCES, ON ANY SCALE, WE FIND OURSELVES IN A SITUATION THAT IS INCOMPARABLY BETTER THAN WHEN DARWIN FORMULATED HIS THEORY OF EVOLUTION. THIS ENABLES US TO ANSWER ACCURATELY THE MOST IMPORTANT UNANSWERED QUESTIONS OF OUR TIME. FORMULATION IS CRITICAL CONCERNING THE NEGATIVE EFFECT THAT POSITIVE KNOWLEDGE, ALTHOUGH IMPORTANT, HAS ON THE FOUNDING AIMS OF BIOLOGICAL STUDY. IT IS ALSO OPTIMISTIC AND OPEN, GIVING RISE TO THE UNDERSTANDING THAT, AS YET, ALL IS NOT DONE, AND WE ARE CLOSE TO NEW AND GREAT THEORETICAL FORMULATIONS WHICH MAY EXPLAIN THE ORIGIN, DEVELOPMENT AND EVOLUTION OF LIVING BEINGS.

■ BIOLOGIA EVOLUTIVA I POSITIVISME EN CIÈNCIA

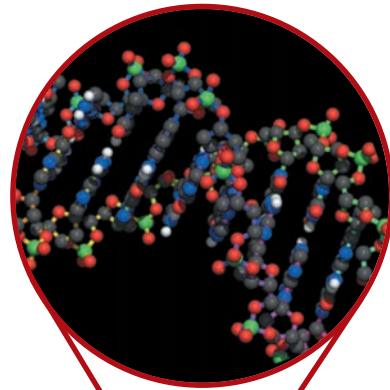
Des de la perspectiva de valorar l'abast de l'explicació de la biologia sobre l'origen, funció, evolució i desenvolupament dels organismes, podem afirmar sense gaire esforç que si hi ha cap ciència en l'actualitat que estiga literalment esclavitzada i en mans de les seues pròpies aplicacions és la biologia. Aquesta reflexió mereix, certament, una explicació aclaridora. Prenquem l'exemple més destacat de la biologia molecular després del descobriment de l'estructura del DNA: l'enginyeria genètica. El seu nom fa referència al potencial tecnològic i d'intervenció humana d'una disciplina concreta sobre els gens dels organismes. L'enginyeria genètica, que alberga un abundant repertori de procediments per a manipular l'estructura i la funció dels gens, transferint-los d'unes espècies a altres, ha possibilitat i possibilitarà des de solucions meravelloses de problemes relacionats amb la salut humana fins la determinació de la composició del genoma de múltiples espècies, és a dir, la seqüència lineal de les seues bases nucleotídiques. No hi ha prou mans, probablement, per a entrar en la investigació de totes aquestes noves solucions relacionades amb la salut humana, l'alimentació, el desenvolupament d'organismes animals o vegetals amb determinades capacitats, etc. Aquestes troballes posen de manifest el caràcter eminentment positiu i aplicat que aquest tipus de biologia pot assolir. Anem una mica més enllà. Conside-

rem, per exemple, el cas de la investigació en genòmica, tant l'estructural com la funcional. Fins on hem arribat, que no haja estat alguna cosa més que una mera descripció de la informació que comença a acumular-se als nostres ordinadors? Certament no s'ha de menysprear el fet d'haver pogut arribar a aquesta descripció. La biocomputació associada a la genòmica és un camp en creixement constant, en què es desenvolupen noves tècniques algorítmiques per a identificar inequívocament i ubicar correctament els gens i altres components nucleotídics dels genomes. Fins el punt que ens trobem amb multitud de nous gens amb funcions desconegudes per comparació estructural amb gens de funció coneguda. Això pel que fa a la part estructural. Quant a la part funcional, podem fer-nos una pregunta de més substància: disposem d'una tipologia, per no dir una teoria, de tots els sistemes possibles de regulació dels gens? Estem capacitats ara mateix per a abordar la complexitat de les interaccions entre gens i entre gens i proteïnes que es despleguen al llarg del desenvolupament d'un organisme? Com s'ha generat un entramat com aquest? A pesar dels enormes èxits d'una tecnologia, els seus èxits positius, continuem enfrontats a grans reptes intel·lectuals, a grans preguntes que habitualment no es fan, que deliberadament o inconscientment no es formulen. Lewontin (2000) és clarivident com pocs en aquesta qüestió. Diu aquest professor americà que una característica pròpia de la ciència, a la qual no se substraïa la biologia, és



que la instrumentalització exerceix el poderós efecte de fer que ens plantegem de resoldre solament allò que possibilita l'instrument. Dit d'una altra manera, solament ens preguntem allò que podem respondre de breu. El caràcter acomodaticí d'aquesta mena de preguntes és major com més positiu és el resultat que es pot derivar de la resposta. Per exemple la gens trivial qüestió de resoldre o detectar la causa d'una malaltia de naturalesa genètica.

Durant molt de temps s'ha donat un clar endarreriment tecnològic, instrumental i teòric en la biologia, i per extensió en la biologia evolutiva, en bona mesura a causa de la naturalesa pròpiament complexa de l'objecte d'estudi d'aquesta disciplina: l'ésser viu i totes les seues manifestacions. Però ara ens trobem en una situació pretesament diferent, perquè la instrumentació biològica és cada vegada més poderosa, més fina, arriba més lluny tant en la direcció d'elements molt petits (molècules individuals) com molt grans (ecosistemes). Dos són els components de l'endarreriment: el tecnològic i el teòric. Moltes preguntes senzilles, encara que transcendents, relacionades en bona mesura amb la disponibilitat tecnològica, s'aconsegueixen de resoldre, afortunadament. Però n'hi ha d'altres la resolució de les quals no depèn, en tanta mesura, de la disponibilitat instrumental, sinó de teories explicati-



La instrumentació biològica és cada vegada més poderosa, més fina, arriba més lluny tant en l'anàlisi d'elements molt petits (molècules individuals) com molt grans (ecosistemes). Fotos: Jordi Domingo, Sara Lapesa i Jorge Ciro.

ves suficientment profundes. Les qüestions formulades en la introducció del monogràfic, pròpies de la biologia evolutiva, posen de manifest que aquesta matèria té per davant grans reptes teòrics, encara que hajam fet passos de gegant en la seua resolució solament gràcies al desenvolupament i aplicació d'unes poderoses tecnologies resolutives.

Un sector de la biologia evolutiva particularment procliu a la necessitat de noves formulacions teòriques, per dir-ho d'una manera que siga general a tots els nivells de l'organització biològica, és el de la interacció de les múltiples parts que componen una entitat determinada, molt més enllà dels models experimentals senzills basats en la interacció de poques parts. Així: Com interaccionen els components genètics i ambientals per a –al llarg del desenvolupament– formar un individu? Com interactuen les neurones? Com interactuen els individus d'una espècie? Com interactuen les espècies en un ecosistema? Certament es tracta de poder explicar certes conductes en cadascun d'aquests nivells. Així, poder predir com serà un individu, o quan apareixerà determinat tipus de comportament segons l'estat d'excitació d'un conjunt de neurones, o poder comprendre el creixement d'una població, o les dimensions o riquesa en espècies d'un ecosistema. Podem pensar que aquestes preguntes tenen un marc d'explicació suficient que anomenarem teoria darwiniana de l'evolució biològica. Però aquest marc, encara que és el punt de referència en la biologia evolutiva recent, també constitueix, especialment quan afrontem qüestions com les anteriors i al parer d'alguns autors, un marc estret i insuficient. El debat és servit. El guany que hem obtingut per a la biologia evolutiva del nou mil·lenni és la instrumentalització i la possibilitat de reformular la teoria darwiniana de l'evolució amb nous additaments teòrics o sense.

■ A TALL DE PROGRAMA TEÒRIC PER A LA NOVA BIOLOGIA EVOLUTIVA


S'ha dit que amb l'adveniment de la nova era genòmica el futur de la biologia serà més teòric que experimental, més relacionat amb el descobriment de nous principis integradors que amb la recerca de nous fenòmens biològics. Aquesta perspectiva és la conse-

«ARA, COM EN ELS TEMPS DE DARWIN, LA TEORIA DE L'EVOLUCIÓ ÉS UN REPTE INTEL·LECTUAL PERMANENT PER COMPRENDRE L'ORIGEN I L'EVOLUCIÓ D'AQUEST FENOMEN TAN COMPLEX QUE DENOMINEM VIDA, AMB TOTES LES SEUES MANIFESTACIONS»

qüència de tenir tant informació genòmica sobre espècies representatives de les grans agrupacions biològiques, des dels bacteris fins a l'home, passant per protistes, fongs, plantes, cucs i insectes, com un coneixement parcial de les lleis responsables de la transformació d'aquesta informació genòmica en individus adults.

Ara, com en els temps de Darwin, la teoria de l'evolució

és un repte intel·lectual permanent per comprendre l'origen i l'evolució d'aquest fenomen tan complex que denominem vida, amb totes les seues manifestacions. La teoria de l'evolució constitueix, entre altres coses, un mètode de fer biologia. Per a respondre preguntes relatives als éssers vius en qualsevol dels seus diferents nivells d'organització, ens servim de diferents mètodes, però cap d'aquestes qüestions no tindrà resposta adequada sense recórrer a la biologia evolutiva. Necessitem biologia evolutiva per a explicar l'origen i l'evolució de la sida i la malària (dos exemples particulars que clamen al cel), però també del sexe, de l'envelliment, de la mort, de la cèl·lula, de les espècies, de l'home, etc. La teoria de l'evolució ofereix, a més a més, un pont entre les ciències naturals i socials en la mesura que ens subministra una explicació de l'existència de la vida i de l'home al nostre planeta, explicació integrada al seu torn en la de l'origen i evolució de l'univers. La biologia evolutiva és un lloc de trobada obligat entre dues cultures separades des de la Il·lustració: les humanitats i les ciències.

La biologia evolutiva del nou mil·lenni és la biologia de la genòmica comparada, del desenvolupament i dels sistemes complexos. No es tracta de tres avingudes excloents d'investigació. Tenen l'empremta comuna de la complexitat, i ara comencem a disposar d'eines teòriques i computacionals que ens poden proporcionar explicacions holistes que en altre temps van ser considerades metafísiques. Els avenços recents, tant teòrics com metodològics, ens acosten a una explicació, no sabria dir si comprensió, més profunda de la vida en la seua totalitat. 

*Institut Cavanilles de Biodiversitat i Biologia Evolutiva. Universitat de València.

BIBLIOGRAFIA

LEWONTIN, R. C. *Genes, organismo y ambiente. Las relaciones de causa y efecto en biología*. Barcelona: Editorial Gedisa, 2000.

L'ARBRE DE LA VIDA: D'UFANÓS A MARCIT?¹

Juli Peretó i Magraner*

THE TREE OF LIFE: ONCE VIGOROUS, NOW WITHERED? THE TREE OF LIFE METAPHORE HAS A LONG TRADITION. BEFORE DARWIN'S INTELLECTUAL CONTRIBUTION THE BIOLOGICAL DIVERSITY WAS BEST REPRESENTED BY THE GREAT CHAIN OF BEING. SINCE DARWIN THE TREE HAS REPRESENTED BOTH BIOLOGICAL DIVERSITY AND PHYLOGENY. THE BOTANICAL METAPHORE HAS BEEN USEFUL UNTIL MOLECULES HAVE SUBSTITUTED ANATOMY AS THE MAIN TOOL IN BUILDING PHYLOGENIES. AFTER ALL THE TREE MAY NOT REPRESENT THE EVOLUTIONARY HISTORY OF ORGANISMS ACCURATELY.

■ L'ORDENACIÓ DE LA DIVERSITAT DEL MÓN BIOLÒGIC ABANS DE DARWIN

La dèria per posar nom a les coses i ordenar-les és ancestral. Al Gènesi bíblic tots els animals són presentats per Déu a l'home “per veure quin nom els donaria”. I posar nom significa dominar. Les classificacions d'objectes emprant diagrames arborescents –una representació usada per naturalistes des del XVIII– s'assemblen a un arbre genealògic però, en realitat, són jerarquies inclusives –és a dir, cada nivell inferior només pertany a un dels nivells superiors– sense escala temporal.

Tanmateix, una cosa és classificar els éssers i una altra ordenar-los dins la natura, veure quin lloc ocupen dins de la creació. Per aquesta finalitat altres arranjaments tingueren una presència molt persistent en la història de les idees. Així, la *scala naturae* o “gran cadena de l'ésser” és una concepció del món, amb arrels en la filosofia grega i vigent fins al segle XIX, que ens revela un univers compost per un infinit nombre de baules ordenades jeràrquicament des d'allò més simple, gairebé ranejant a la inexistència, a través de “tot allò possible”, pujant cap a l'*ens perfectissimum* i diferint cadascuna de la seua immediata superior i inferior per la mínima diferència possible. En *De nova logica* Ramon Llull explica com hom pot pujar pels graons d'aquesta escala que condueix a la casa que s'ha bastit la saviesa, és a dir, el reialme celestial (fig. 1). El

propagador més conegut de la “gran cadena de l'ésser” fou Charles Bonnet, que en *Contemplation de la Nature* (1764) presentà una llarga llista d'organismes que degeneren cap a entitats inanimades o s'eleven cap a l'home. Un cas emblemàtic de separació entre ordenació natural i sistema de classificació fou Carl Linné, que acceptava una *scala naturae* com un ordre jeràrquic natural però el seu sistema de classificació seguia, més aviat, un model clàssic de subordinació lògica de conceptes o “arbre de Porfiri”.

El primer autor a qui podem atribuir un intent de comprensió evolutiva de la natura, Jean Baptiste Lamarck, també amarà el seu pensament de la tradició de la “cadena de l'ésser” i proposà, en *Philosophie Zoologique* (1809), un procés evolutiu consistent a escalar la cadena. Però no trobà la metàfora de l'escala plenament satisfactòria: al seu llibre hi ha un diagrama arborescent de l'origen dels animals. El mateix neguit portà Georges Cuvier a proposar una classificació dels animals en quatre *embranchements* –vertebrats, articulats, mol·luscs i radiats– que representaven un acte de creació divina separat i no es podien ordenar com una escala. Cuvier trencà la cadena dels éssers en quatre trossos preparant el terreny per al concepte de divergència de les espècies.

■ L'ARBRE DE DARWIN I LA SEUA RÀPIDA DIFUSIÓ

La teoria de l'evolució de Charles Darwin incorporà l'arbre com a representació

«DARWIN VA DONAR A L'ARBRE DE LA VIDA, A MÉS, UN CARÀCTER ÚNIC: PER A LA VIDA TERRESTRE NOMÉS HI HA UN ARBRE I QUALSEVOL PARELL D'ESPÈCIES ACTUAL TÉ UN AVANTPASSAT COMÚ. TOTES LES BRANQUES, DONCS, PROCEDEIXEN D'UN TRONC COMÚ»

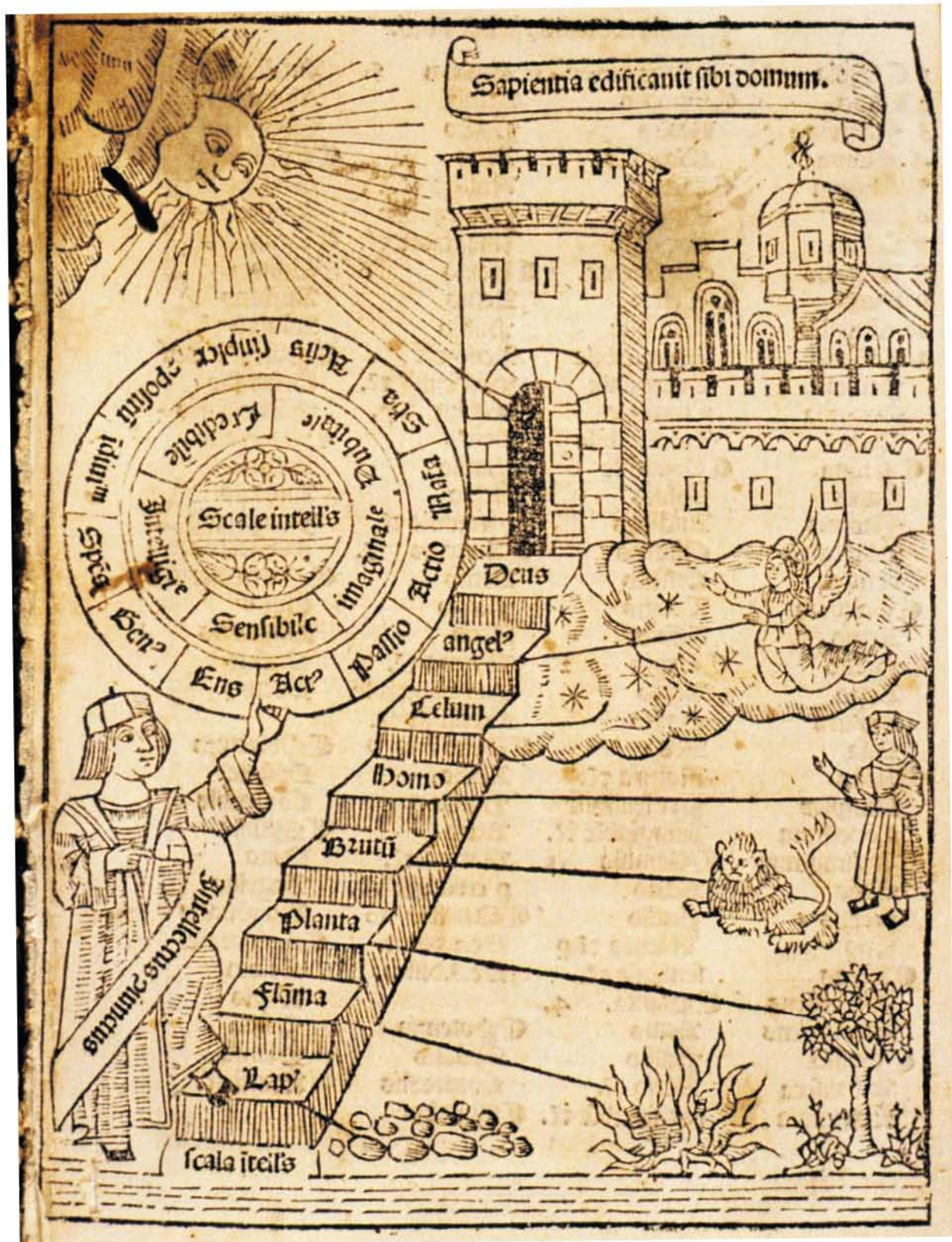
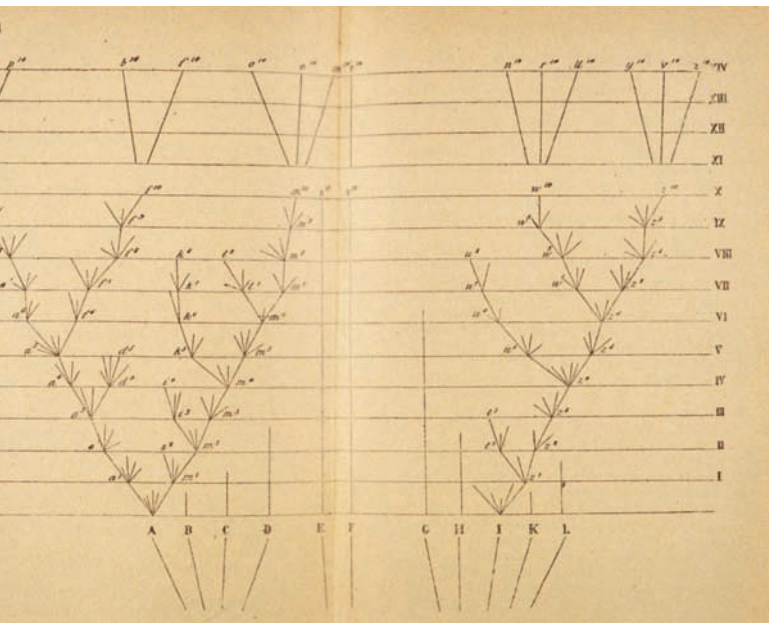
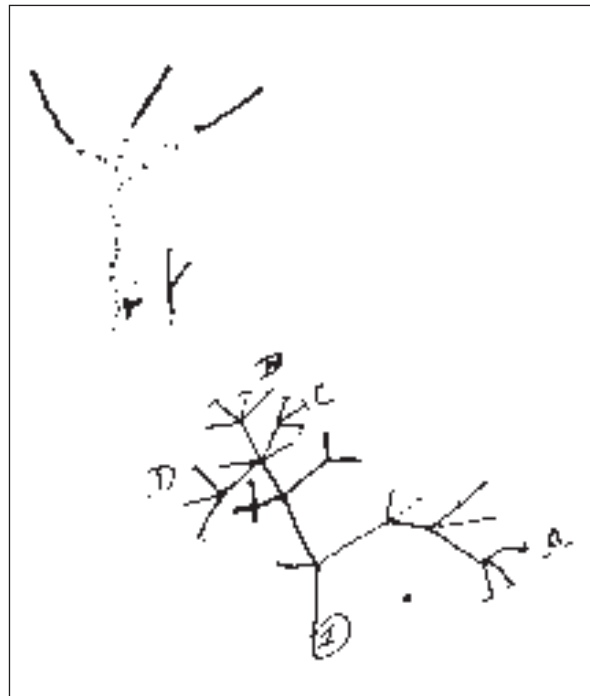
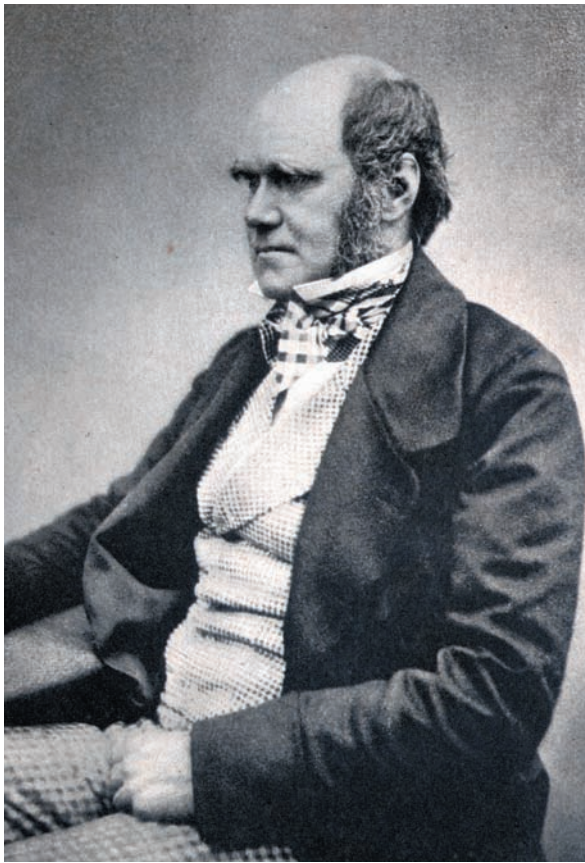


Figura 1: En *De nova logica* Ramon Llull explica com es pot pujar pels graons d'aquesta escala que condueix a la casa que s'ha bastit la saviesa, és a dir, el reialme celestial.



Dalt, cèlebre retrat fotogràfic de Charles Darwin, fet uns anys abans de la publicació de *On the Origin of Species*.
 Dalt a la dreta, figura 2, els primers esquemes arborescents de Darwin (1837), unes línies tremoloses que es van bifurcant.
 A sota, figura 3, la divergència de les espècies segons Darwin (1859).

tant del patró de classificació com de la filogènia. En el seu primer llibre de notes (1837) Darwin esquematitzà la divergència de les espècies amb unes línies tremoloses que es van bifurcant, referint-se a aquesta imatge com el “corall” de la vida. En el mateix quadern apareix un altre esquema traçat amb línies contínues (fig. 2). Tanmateix, l’explicació de per què tota la diversitat de la vida es pot representar amb un arbre, el “principi de divergència” darwiniana, començà a cristal·litzar el 1854. Des d’aleshores la “relació” entre els éssers vius ja no tornaria a ser mai més la mateixa. L’única figura que Darwin incorporà a *L’origen de les espècies* (1859) és precisament un diagrama arborescent que representa la divergència dels organismes vivents generació rere generació (fig. 3). És un autèntic arbre familiar on l’eix vertical indica el temps geològic i l’horitzontal la diversitat morfològica. Podem llegir al capítol IV: “Així com els branquillons originen per creixença branquillons nous, i aquests, si són vigorosos, es ramifiquen i dominen en totes direccions moltes branques més febles, així també, crec, s’ha esdevingut per generació amb el gran Arbre de la Vida, que omple amb les seves branques mortes i esqueixades la crosta de la terra, i en cobreix la superfície amb les seves ramificacions tan belles i sempre esponeroses.”

Una de les grans idees que conté *L’origen...* és aquesta metàfora botànica que tan familiar ens resulta ara. Darwin va donar a l’arbre de la vida, a més, un

«PODRIA SER QUE L'ARBRE DE LA VIDA
PRESENTÉS MÉS AVIAT UNA XARXA DE
BRANQUES INTERCONNECTADES EN LA
BASE I S'ASSEMBLÉS MÉS A UN MANGLE
QUE A UN ROURE...»

caràcter únic: per a la vida terrestre només hi ha un arbre i qualsevol parell d'espècies actual té un avantpassat comú. Totes les branques, doncs, procedeixen d'un tronc comú. Per bé que al diagrama del llibre Darwin no representa aquest origen únic per a totes les espècies, fou força explícit al text: “[...] tots els éssers orgànics que mai han viscut en aquest món han descendit d'alguna forma primordial, en la qual la vida fou insuflada per primera vegada.”

És un fet ben conegut que Darwin precipità el pla de publicació de les seues idees perquè el naturalista Alfred Russel Wallace havia arribat, de forma independent, a les mateixes conclusions. Però el paral·lelisme aplega fins i tot a la metàfora de l'arbre de la vida. En 1855, tres anys abans d'enviar a Darwin el resum del treball que provocà la seua comunicació conjunta a la *Linnean Society*, va publicar un article on parla de “la ramificació de les línies d'afinitat, tan intrincades com les branques d'un roure o el sistema vascular del cos humà”.

La innovació de Darwin consistí a proposar que la selecció natural és l'explicació de com l'evolució ha produït la diversitat de formes que habiten el planeta. L'arbre de la vida és el “patró resultant” i la selecció natural el “procés explicatiu”. Però a més, un altre fet remarcable és que proposà la metàfora de l'arbre de la vida com una representació simplificada d'una realitat: la base objectiva per a la taxonomia. És a dir, la genealogia representada a l'arbre era “el lligam ocult que els naturalistes, han estat cercant inconscientment” en contraposició a “cap pla desconegut de creació”. En sentit ample, una teoria de l'evolució biològica és, per tant, una explicació de totes les relacions *aparents* entre els organismes ubicats en una classificació sistemàtica, que les converteix així en relacions *reals* basades en un procés de descendència comuna.

Un dels grans difusors de les idees de Darwin fou Ernst Haeckel, que el 1862 va publicar el seu primer treball, on abraça sense embuts les seues tesis. Es tracta d'una monografia on apareix el primer del que seria una llarguíssima sèrie d'arbres filogenètics publicats en la seua extensa obra: la genealogia dels radiolaris. Haeckel fou, sens dubte, el gran divulgador de la iconografia botànica com a representació preferida de l'evolució. Fou col·locant cadascun dels organismes sobre els branquillons d'uns arbres majestuosos, amb escorça colossal i branques ben retorçades. Stephen J. Gould ha criticat amb agudeses la idea de progrés que transmeten aquestes representacions haeckelianes amb organismes més simples en la base i pujant

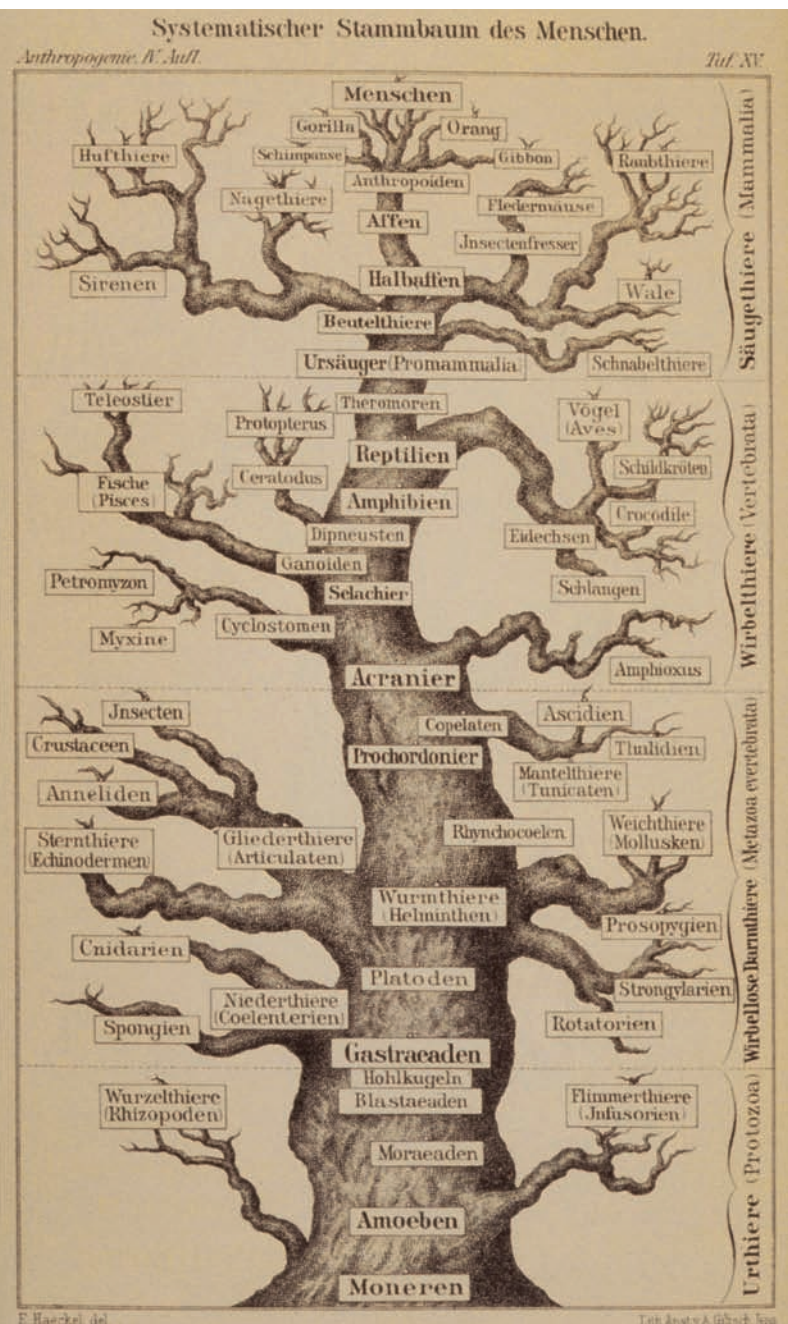


Figura 4: Haeckel fou, sens dubte, el gran divulgador de la iconografia botànica com a representació preferida de l'evolució. Fou col·locant cadascun dels organismes sobre els branquillons d'uns arbres majestuosos, amb escorça colossal i branques ben retorçades. (1874).

cap amunt, cap a les branques més altes, organismes més complexos, acabant amb els primats i l'home ubicat en el branquilló de l'extrem superior (fig. 4).

L'arbre com a metàfora de la descendència de les espècies va arribar a la Universitat de València de la mà de Peregrí Casanova i Ciurana, un anatomista de la facultat de Medicina que a la seua obra *La biología general* (1877) va introduir les idees, entre altres evolucionistes, de Haeckel. L'única figura que conté el seu llibre és l'esquema ramificat de l'origen dels animals (fig. 5). Casanova fou un gran divulgador del pensament evolucionista i el seu mestratge culminà en l'homenatge dels estudiants a Darwin en el seu centenari, que es va celebrar al Paraninf de la Universitat de València el 1909.

■ LES MOLÈCULES COM A DOCUMENTS HISTÒRICS I LA FUSIÓ DE BRANQUES

El 1965 Emile Zuckerkandl i Linus Pauling cridaren l'atenció sobre el fet que “les filogènies moleculars més racionals, universals i informatives seran construïdes a partir de molècules” com les proteïnes o els àcids nucleics, perquè en aquestes “hi ha més història preservada que en qualsevol altre nivell d'integració biològica”. Una altra proposta cabdal fou la seua hipòtesi de “rellotge evolutiu molecular”, és a dir, que hi ha una proporcionalitat entre el temps transcorregut des de l'ancestre comú de dues seqüències i el nombre de canvis acumulats. Un dels beneficis evidents de les filogènies moleculars és que se superava la limitació imposada per aquelles basades en la morfologia: s'obria la possibilitat d'incorporar al mateix esquema no sols éssers anatòmicament tan dispersos com els animals o les plantes sinó també tots els microorganismes. Si damunt hom escollia una molècula de distribució general la comparació es podria estendre a tota la biosfera coneguda. Als anys 70 Carl Woese va triar un àcid nucleic present en el ribosoma (rRNA), factoria omnipresent de les proteïnes. Una de les conclusions més cridaneres de les primeres filogènies de Woese fou el descobriment d'un tercer agrupament d'organismes, a banda dels eucariotes –és a dir, organismes compostos per cèl·lules amb nucli: animals, plantes, fongs i protistes– i dels eubacteris, que rebé el nom d'arqueobacteris (fig. 6). L'arbre filogenètic universal fa realitat la conjectura de Darwin sobre l'origen comú de tots els éssers vivents, atès que en els darrers trenta anys tots i cadascun dels organismes coneguts o descoberts s'han pogut ubicar en un lloc o altre de l'arbre, sense excepció.

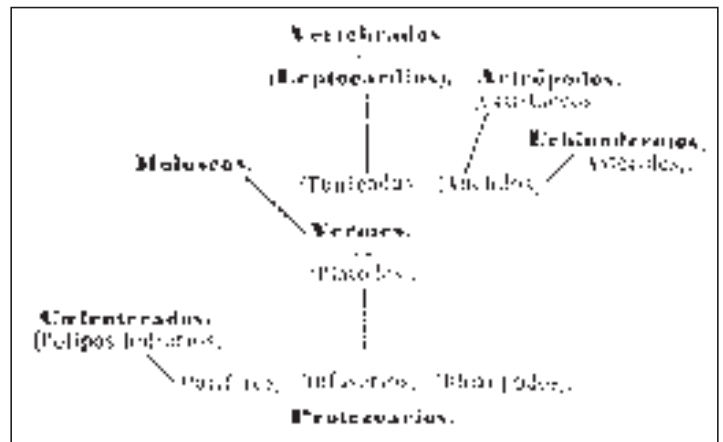


Figura 5: Peregrí Casanova i Ciurana a la seua obra *La biología general* (1877) va introduir les idees, entre altres evolucionistes, de Haeckel. L'única figura que conté el seu llibre és l'esquema ramificat de l'origen dels animals.



Figura 6: Arbre filogenètic universal basat en el rRNA.

Lynn Margulis ha investigat l'origen bacterià d'algunes estructures internes de la cèl·lula eucariòtica. Les dades bioquímiques i genètiques han deixat plenament demostrat que mitocondris i cloroplasts són les restes d'antics bacteris que un dia entraren a formar part d'un consorci genètic juntament amb altres cèl·lules. Les filogènies basades en seqüències ho corroboraren immediatament: calia acceptar que tot el bagatge genètic d'una cèl·lula eucariòtica no l'ha obtingut només per transmissió vertical, generació rere generació. Amb el fenomen evolutiu de la simbiogènesi l'aparència de l'arbre de la vida havia de canviar, si més no, en un aspecte. Si es vol representar el curs dels esdeveniments històrics, la verdadera història de les cèl·lules, s'han de dibuixar branques

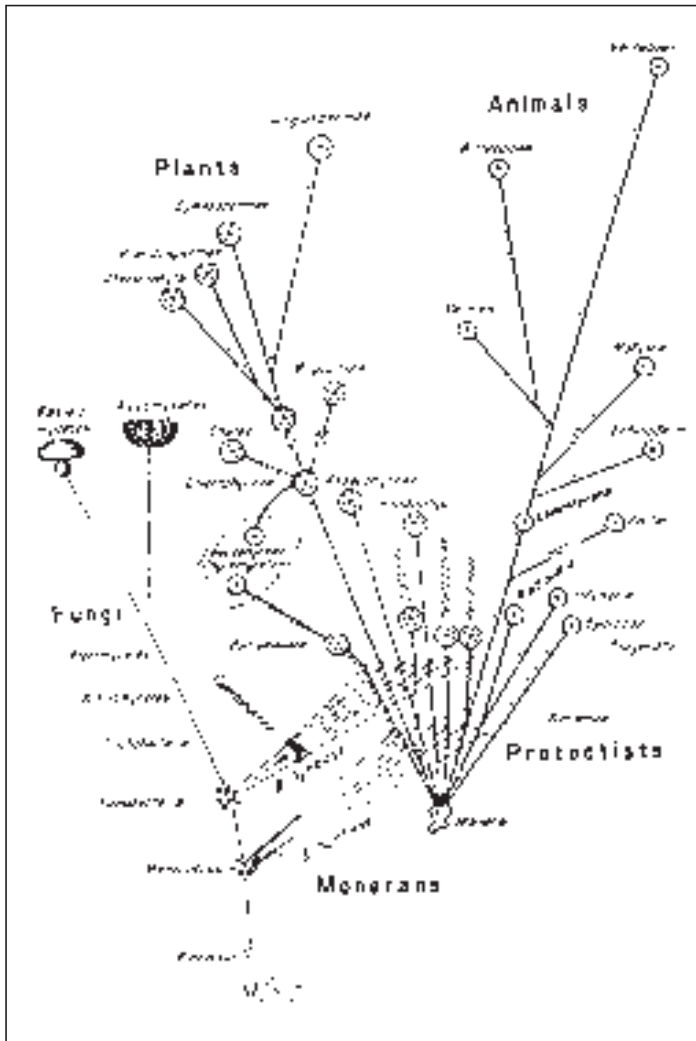


Figura 7: L'arbre universal de Merezkovski (ca. 1910).

que, partint del reialme bacterià, van a parar al domini eucariòtic i es fusionen amb altres branques. L'origen simbiòtic dels orgànuls no és, però, una idea nova. Tot i que la tenacitat i dedicació de Margulis des dels anys 70 ha estat la força principal de l'acceptació d'unes idees inicialment considerades quasi herètiques, fa cent anys ja hi havia qui cultivava aquestes idees. La fusió de branques dins l'arbre universal va ser representada per Konstantine S. Merezkovski a principis del xx (fig. 7).


■ LES DARRERES SORPRESES, DE MOMENT...

El consens al voltant de la filogènia universal s'ha afeblit darrerament i s'ha suggerit dues causes fonamentals: de primer, un dubte metodològic perquè les anàlisis de les filogènies universals han revelat possi-

bles artefactes que poden originar ramificacions incorrectes. Això es relaciona amb la dificultat de resoldre filogènies amb branques molt llargues, ço és, que inclouen organismes amb ancestres antiquíssims. Segonament, el fet que gens diferents puguin donar filogènies diferents per als mateixos organismes, entre altres raons, perquè alguns d'aquests gens no provenen per herència vertical –supòsit principal de l'arbre genealògic darwinista– sinó per transferència horitzontal. Diverses línies de recerca han mostrat que els genomes són més aviat mosaics, amb gens que deriven no ja d'organismes veïns dins l'arbre sinó d'ancestres d'altres dominis.

Potser la metàfora del l'arbre, bella i simple, ja no és la forma més adient de representar la convulsa història de la vida. Abans de Darwin, la dèria de la sistemàtica era revelar el pla del Creador. Darwin trobà en la genealogia el fonament de la classificació. Aleshores la divergència de les espècies es podia representar acuradament per un arbre, partint d'un tronc comú i ramificant-se de forma continuada, sense

**«DIVERSES LÍNIES DE RECERCA
HAN MOSTRAT QUE ELS GENOMES
SÓN MÉS AVIAT MOSAICS,
AMB GENS QUE DERIVEN
NO JA D'ORGANISMES VEÏNS DINS
L'ARBRE SINÓ
D'ANCESTRES D'ALTRES DOMINIS»**

reticulacions ni fusions de branques. La simbiogènesi obligà després a incloure l'anastomosi dins l'arbre de la vida. La qüestió central d'ara és com podrem fer coherents les diverses narracions que ens subministren els gens –de vegades contradictòries, com els passa als historiadors que s'han de basar en cròniques periodístiques– amb la història única i irreplicable dels organismes que els contenen. Podria ser que l'arbre de la vida presentés més aviat una xarxa de branques interconnectades en la base i s'assemblés més a un mangle que a un roure... 

*Departament de Bioquímica i Biologia Molecular de la Universitat de València.

1. Aquest text és un resum del discurs de recepció com a membre numerari de la Secció de Ciències Biològiques de l'Institut d'Estudis Catalans, llegit a Barcelona el 13 de novembre de 2000: "Tan bell i sempre esponerós. Realitat i metàfora de l'arbre de la vida".

EVOLUCIÓ MOLECULAR: EL RELLOTGE DE LA VIDA

Montserrat Aguadé*

MOLECULAR EVOLUTION: THE LIFE'S CLOCK. MOLECULAR EVOLUTION STUDIES HOW MOLECULES CHANGE OVER EVOLUTIONARY TIME. THIS EVOLUTION IS OBSERVABLE AS NUCLEOTIDE CHANGES IN THE DNA AND AS AMINOACID CHANGES IN THE ENCODED PROTEINS. MOLECULAR EVOLUTIONISTS AIM TO ASCERTAIN THE MECHANISMS INVOLVED IN THE EVOLUTION OF MOLECULES, AND WHETHER THE OBSERVED CHANGES HAVE BEEN MODELLED BY NATURAL SELECTION OR BY GENETIC DRIFT.

En sentit ampli s'entén per evolució els canvis que es donen en les característiques dels organismes en períodes llargs de temps. Aquesta definició inclou la dimensió temporal i la noció de canvi. Aquest canvi ha d'afectar la informació genètica, perquè són únicament les característiques amb base genètica les que es transmeten d'una generació a la següent. Quan en lloc de parlar d'evolució en general es parla d'evolució molecular, es fa referència a l'evolució de les molècules, i més concretament a l'evolució dels àcids nucleics (que constitueixen el material hereditari, i per tant els gens) i de les proteïnes (que són el producte primari de l'expressió d'aquests gens).

Comparant la seqüència d'aminoàcids d'una determinada proteïna en espècies diferents, o entre individus d'una mateixa espècie, s'hi detecten canvis (figura 1). El mateix succeeix si es comparen fragments concrets de DNA. La constatació que a nivell molecular hi ha diferències interespecífiques (divergència) i intraespecífiques (polimorfisme) fa preguntar-se pel motiu dels canvis observats i intentar destriar quins factors evolutius en són responsables. Entre aquests factors es troben la selecció natural, que dona lloc a les adaptacions, i la deriva genètica, que provoca canvis aleatoris no adaptatius. Sovint es pretén, doncs, discernir entre ambdós factors, i saber si un canvi determinat és o no adaptatiu. Aquesta pregunta no és nova, sinó que és la mateixa que s'han fet i es fan els evolucionistes en estudiar nivells de variabilitat més complexos que el de les molècules.

■ DESTÍ EVOLUTIU DE LES MUTACIONS

Les diferències que es detecten en comparar la seqüència d'un gen determinat entre dues o més espècies, o bé entre individus d'una mateixa espècie, constitueixen una fracció molt petita de tots els canvis (mutacions) que s'han produït en la història d'aquest

gen en les espècies estudiades. Una nova variant sorgida per mutació es troba inicialment en un únic individu de l'espècie. Amb el transcurs del temps aquesta variant pot passar a tenir una freqüència del 0% (pèrdua) o del 100% (fixació) en l'espècie estudiada, i en alguns casos pot romandre en la població amb una freqüència intermèdia (polimorfisme). Així doncs, són les mutacions que romanen en la població –ja siguin les que s'han fixat (substitucions) o les que es troben en freqüències intermèdies– les que provoquen les diferències detectades.

Una nova variant sorgida per mutació pot afectar la capacitat relativa de supervivència i reproducció de l'individu que la presenta (eficàcia biològica). L'efecte d'aquest canvi depèn de l'ambient en què es troba la mutació, tant biòtic com abiòtic. Una mutació es considera selectivament avantatjosa si incrementa l'eficàcia

A. Comparació de seqüències proteïques

Dmel.1	SCDSEQQLDS	AMHLKSDSTK	SASLKNVPPK
Dmel.2
Dmel.3T..
Dmel.4	N...K...
Dmel.5Q.....T..
Dsim	N..G.H....	S.D.....	..V...A..

B. Comparació de seqüències nucleotídiques

Dsub.1	ACAAATATGC	AATCAGTGTA	CTGATGAGTG
Dsub.2
Dsub.3	T.....
Dsub.4G.....
Dsub.5	..T.....
Dgua	..C.....T	..T...A.A..T

Figura 1.A) Comparació de seqüències aminoacídiques d'un fragment de la proteïna Acp26Aa entre individus d'una mateixa espècie de *Drosophila* (*D. melanogaster*) i de una espècie diferent (*D. simulans*). B) Comparació de seqüències nucleotídiques d'una regió no codificadora entre individus d'una mateixa espècie de *Drosophila* (*D. subobscura*) i de una espècie diferent (*D. guanche*). Un punt indica el mateix aminoàcid o nucleòtid que la primera seqüència.

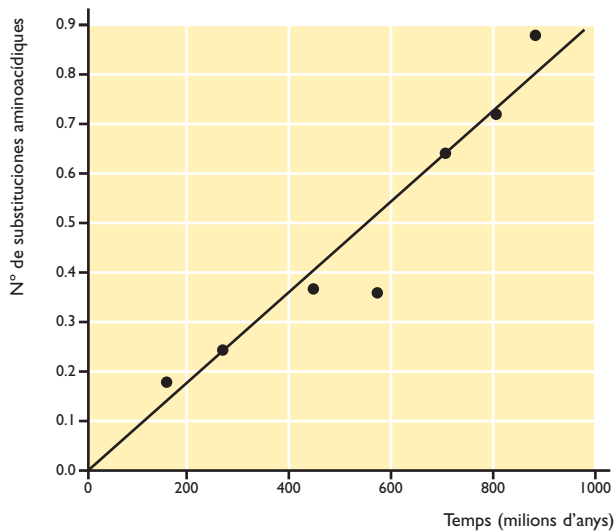


Figura 2. Relació entre el nombre estimat de substitucions aminoacídiques a la cadena α de la globina entre parelles d'espècies de vertebrats i el seu temps de divergència (adaptat de Kimura, 1983).

biològica de l'individu portador, i selectivament deletèria si la disminueix. En cas de no afectar l'eficàcia biològica, la mutació és selectivament neutra i el seu destí no està regit per la selecció natural. Imaginem, per exemple, una proteïna enzimàtica que catalitza la degradació d'un substrate determinat amb obtenció d'energia. Una mutació al gen que la codifica pot donar lloc a un canvi aminoacídic que li faci perdre la capacitat catalítica. Si aquest substrate és l'únic utilitzat com a font d'energia, aquest canvi provocaria la disminució dràstica de la capacitat de supervivència de l'individu portador, és a dir, la mutació seria selectivament deletèria. Pot donar-se, però, una mutació que provoqui un canvi aminoacídic a la proteïna i li possibiliti utilitzar un nou substrate a més a més del substrate anterior. Quan el primer substrate és escàs i el nou substrate és abundant, el canvi incrementaria la capacitat de supervivència de l'individu portador de la mutació respecte la resta d'individus de la població; es tractaria d'una mutació selectivament avantatjosa. Finalment, pot donar-se una mutació que no provoqui cap canvi aminoacídic a la proteïna (o fins i tot que provoqui un canvi aminoacídic que no en modifiqui la capacitat catalítica) i per tant, que no afecti la capacitat de supervivència de l'individu portador; es tractaria d'una mutació selectivament neutra.

Les poblacions de qualsevol espècie estan constituïdes per un nombre finit d'individus. Aquest fet provoca que qualsevol canvi sorgit per mutació tingui una certa probabilitat de no trobar-se representat en els individus de la generació següent. Aquest efecte de l'atzar (deriva genètica) és més important com més reduït sigui el nom-

bre d'individus de la població. El destí de les mutacions avantatjoses (i de les deletèries) depèn fonamentalment de la selecció natural, mentre que el de les mutacions neutres està regit únicament per l'atzar. En principi el destí d'una mutació deletèria és la pèrdua i malgrat que moltes mutacions avantatjoses es fixen per acció de la selecció natural positiva, algunes es poden perdre per efecte de l'atzar. En el cas de les mutacions neutres s'ha deduït que la majoria es perden en successives generacions encara que una petita fracció es fixa. Per tant, entre les mutacions que es fixen (substitucions) únicament estan representades les selectivament avantatjoses i les selectivament neutres.

■ RELLOTGE MOLECULAR I TEORIA NEUTRALISTA DE L'EVOLUCIÓ MOLECULAR

En comparar la seqüència d'una mateixa proteïna de diferents espècies, Zuckerkandl i Pauling van constatar que hi havia una relació lineal entre el nombre de substitucions aminoacídiques (canvis fixats) entre parelles d'espècies i llur temps de divergència (figura 2). Això vol dir que per a cada proteïna la taxa de substitució (nombre de substitucions per residu aminoacídic per unitat de temps) és constant, és a dir, cada proteïna es comporta com un rellotge molecular en què les substitucions es produeixen a un ritme constant. Aquest ritme pot no ésser el mateix per a diferents proteïnes, malgrat ésser constant per a cada proteïna. Aquesta observació, junt amb la detecció en els anys 60 de nivells elevats de variabilitat proteica intraespecífica, conduí Kimura a proposar la Teoria Neutralista de l'Evolució Molecular (1968). Kimura deduí que la taxa de substitució de les mutacions selectivament neutres és igual a la seva taxa de mutació, mentre que la taxa de substitució de les mutacions selectivament avantatjoses depèn a més a més d'altres paràmetres com el seu avantatge selectiu. Només en el primer cas (donada la igualtat entre taxa de substitució i taxa de mutació) és fàcil explicar la constància observada en la taxa de substitució aminoacídica. Kimura proposà, doncs, que la majoria dels canvis observats en les seqüències d'aminoàcids de les proteïnes corresponen a mutacions neutres. La proposta de Kimura (que posteriorment va fer-se extensiva als canvis observats al DNA) no vol dir, però, que la majoria de mutacions que es produeixen siguin neutres. Moltes de les mutacions produïdes són deletèries, i aquestes mutacions són ràpidament eliminades de la població per la selecció purificadora. Per poder explicar la constància observada de les taxes de substitució, la teoria neutralista proposa que una proporció insignificant dels canvis a nivell molecular corresponen a mutacions avantatjoses.

Segons el neutralisme, la selecció purificadora permet explicar els diferents ritmes del rellotge molecular (diferents taxes de substitució a diferents proteïnes), ja que la proporció de mutacions deletèries pot variar. Diferents proteïnes poden presentar diferent limitació a variar (limitació funcional), és a dir, poden presentar diferent tolerància als canvis aminoacídics. En aquelles proteïnes amb gran limitació funcional, la majoria de canvis alteren la funció proteica i disminueixen l'eficàcia biològica dels individus portadors (són canvis deleteris). En contraposició, en aquelles proteïnes amb menor limitació funcional, la proporció de canvis aminoacídics que alteren la funció (i per tant la de mutacions deletèries) és menor. Com que segons el neutralisme, la gran majoria de mutacions són deletèries o neutres, hi ha una relació inversa entre limitació funcional i proporció de mutacions neutres respecte al total de mutacions. Les proteïnes amb major limitació funcional tenen una menor taxa de mutació neutra i, per tant, una menor taxa de substitució.

Les molècules s'utilitzen sovint per reconstruir la història evolutiva dels organismes (filogènies moleculars) (figura 3). Si una determinada molècula (proteica o de DNA) presenta una taxa constant d'evolució, aquesta molècula pot ser utilitzada com a rellotge molecular ja que permet estimar el temps de divergència entre espècies. Les molècules no sempre evolucionen, però, amb una taxa constant, fet que pot afectar tant l'estimació de temps com la reconstrucció filogenètica. La taxa de substitució d'una proteïna pot haver-se accelerat en un llinatge determinat per la fixació de mutacions selectivament avantatjoses, és a dir per selecció positiva. Aquesta proteïna no és un bon rellotge molecular i no resultaria adient per reconstruir filogènies.

■ ADAPTACIÓ A NIVELL MOLECULAR I SELECCIÓ NATURAL

La selecció purificadora elimina aquelles mutacions que malmeten les adaptacions existents, ja siguin a nivell molecular o a altres nivells. La selecció natural positiva és, doncs, l'única força evolutiva que pot explicar les noves adaptacions. S'ha vist, per exemple, que la capacitat de l'ànec asiàtic *Anser indicus* a volar pel damunt dels 9.000 metres està associada a l'elevada afinitat pel O₂ de la seva hemoglobina. La substitució, promoguda per la selecció positiva, d'una prolina per una alanina en el residu 119 de la cadena α es troba en la base d'aquesta adaptació. Així mateix, s'ha establert que la selecció positiva ha tingut un paper important en l'evolució de la insulina als remugants,

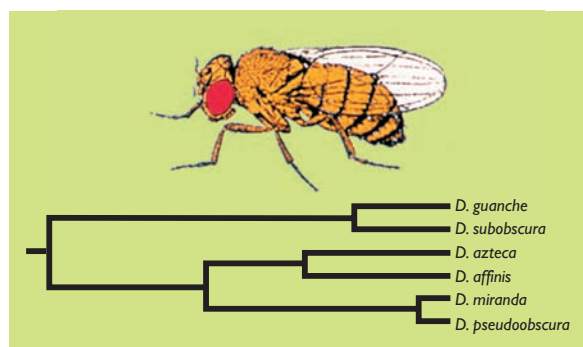


Figura 3. Arbre filogenètic de sis espècies del gènere *Drosophila*.

de proteïnes implicades en el reconeixement òvul-espermatozoide en invertebrats marins amb fecundació externa, etc. No resulta fàcil provar l'acció de la selecció positiva, i encara menys identificar els canvis moleculars responsables de les noves adaptacions. Donat que la capacitat d'adaptació a nous reptes evolutius es podria veure limitada per la disponibilitat de mutacions selectivament avantatjoses, és important poder establir si constitueixen o no (segons els seleccionistes i els neutralistes, respectivament) una proporció relativament important dels canvis moleculars que sorgeixen en qualsevol moment evolutiu.

■ DUPLICACIONS I EVOLUCIÓ MOLECULAR

Fins ara, s'ha parlat de l'evolució de gens concrets. No obstant això, l'evolució dels organismes ha anat acompanyada d'un increment en la seva complexitat i de l'adquisició de noves funcions. Les duplicacions de parts del genoma (amb molts o pocs gens, o amb parts de gens) o de tot el genoma (poliploiditzacions) es troben a la base d'aquests canvis. El paper cabdal de les duplicacions al llarg de l'evolució s'ha posat especialment de manifest quan s'han seqüenciat diverses parts del genoma de diferents espècies, o més recentment genomes complets. D'aquesta manera, s'ha constatat l'existència d'alguns fenòmens de poliploidització en la història evolutiva dels organismes. D'altra banda, es pensa que l'estructura en exons i introns de molts gens actuals pot ser el resultat de duplicacions dels gens ancestrals, possiblement amb un sol exó, i la subseqüent combinació en un sol gen de les còpies de diferents d'aquests gens inicials. És important recordar que els factors implicats en l'evolució de les duplicacions són també la selecció natural i la deriva genètica.



*Dep. de Genètica. Universitat de Barcelona.

EL “BOLERO DE RAVEL” I LA CONVERGÈNCIA ENTRE PINS PINYONERS DE CLIMES MEDITERRANIS A AMÈRICA I EUROPA

Daniel Piñero*

THE “BOLERO DE RAVEL” AND CONVERGENCE OF PINYON PINES IN MEDITERRANIAN CLIMATES IN AMERICA AND EUROPE. THE LARGE SEEDS (PINE-NUTS) FOUND ON PINYON PINES AROUND THE MEDITERRANEAN AND IN NORTH AMERICA, ARE CLEAR EXAMPLES OF CONVERGENT EVOLUTION. BOTH GROUPS OF PINES COME FROM PINES WITH SMALL, WINGED SEEDS, AND BOTH HAVE EVOLVED LARGE SEEDS INDEPENDENTLY, AS AN ADAPTATION TO LOW-HUMIDITY ENVIRONMENTS.

■ ELS PINS NO SÓN SOLAMENT “ARBRES DE NADAL”

Sovint quan es pensa en pins, s’associa la idea amb ambients temperats o definitivament freds, països d’Europa del nord com ara Suècia o Noruega i climes en general humits, com al nord-oest dels Estats Units d’Amèrica. Poques vegades s’associa la idea d’un pi amb ambients desèrtics, tropicals o subtropicals. Aquesta, com moltes idees més sobre la naturalesa, està equivocada en part i en part és correcta perquè alguns aspectes són en part correctes. Efectivament, els ambients amb neu estan associats a arbres que entre altres són pins (encara que la majoria són avets, com per exemple el més utilitzat a Nord-amèrica com a arbre de Nadal). La forma d’aquests arbres és molt semblant a la dels pins (triangular i amb branques que ixen quasi de la base de la soca). De fet els avets, els pins i tots aquells arbres o arbustos amb cons pertanyen al grup de les coníferes, entre les quals hi ha vuit famílies, de les quals una és la dels pins.

■ DARWIN ENS VA ENSENYAR QUE L’EVOLUCIÓ ÉS UN PROCÉS HISTÒRIC I ADAPTATIU

Solament fins que Darwin va cridar l’atenció sobre això els naturalistes van començar a entendre els aspectes històrics de la biologia. Darwin es preguntava per què les espècies tropicals de Sud-amèrica s’assemblaven més a les espècies temperades de Sud-amèrica que no a les espècies tropicals d’Àfrica. La

resposta que Darwin va donar i que ha provat ser certa una vegada i altra va ser que l’evolució és una combinació d’adaptació al medi ambient i d’herència comuna o herència ancestral, és a dir, que les espècies comparteixen ancestres comuns a mesura que ens movem cap al passat. Per exemple, l’ancestre comú entre nosaltres i els goril·les o ximpanzés és més recent que no aquell entre nosaltres i els ratolins. Així, una part de l’aparença dels individus és deguda al procés d’adaptació al medi ambient (per exemple la presència d’ales en aus i insectes), però una altra part de la similitud entre els organismes és deguda a la història comuna (per exemple la presència d’extremitats anteriors en els óssos i els cavalls). Moltes vegades la història comuna es pot reconstruir perquè les espècies d’un cert taxó tenen orígens geogràfics particulars. Els pins, per exemple, solament es distribueixen en la part nord dels continents (Àsia, Europa i Amèrica) i solament una espècie, *Pinus merkusii* té part de la seua distribució al sud de l’equador, a Sumatra. Utilitzant aquesta informació, entre d’altres, s’ha pogut demostrar que els pins es van originar a Àsia i que posteriorment es van expandir a Europa i a Nord-amèrica.

■ ELS PINS S’ADAPTEN A MOLTS AMBIENTS I N’HI HA MOLTES ESPÈCIES

Al llarg de més de 300 anys d’estudis botànics des que Linné va iniciar l’actual classificació de les plan-

tes, s'han descrit al voltant de cent espècies de pins de les quals més de la meitat es distribueixen a Mèxic i a l'oest de Nord-amèrica. En particular existeix una gran quantitat d'espècies als Estats Units i a Mèxic que són catalogades dins dels pins anomenats pinyoners o pins que produeixen pinyons. És aquí on la nostra història mostra una qüestió molt interessant, i és que els grups de pins pinyoners d'Europa formen part del grup de pins anomenats durs, i els nord-americans pertanyen al grup de pins anomenats tous. El primer es caracteritza per tenir una fusta més dura, menys resinosa, mentre que el segon grup es caracteritza per tenir una fusta tova o més resinosa. Des de fa uns quants anys se sap que tots dos grups de pins, els tous i els durs, divergiren fa molt de temps, però recentment s'ha trobat que aquesta divergència supera els 100 milions d'anys.

■ EL TEMPS PROFUND I ELS PRESSUPOSTOS DE LES NACIONS

Aquí ensopeguem amb un altre problema que Darwin va començar a resoldre però que actualment encara ens costa molta feina entendre. Aquest és el concepte del temps profund, aquell que no és el relacionat amb 20, 30, 100 o 2.000 anys, sinó el que es refereix a milions o milers de milions d'anys. A vegades pense que aquestes xifres s'assemblen als pressupostos dels països, que simplement no podem imaginar. Si algú gasta cada any 1, 2, 5 o 10 milions de pessetes, això ho podem entendre, però quan pensem que el pressupost d'alguns països és de bilions de pessetes (sí, un u amb dotze zeros) llavors la nostra capacitat d'anàlisi i d'imaginació simplement no hi arriba. Així, a l'home li està costant molta feina entendre l'evolució biològica, entre altres raons, perquè els temps geològics en què s'esdevenen la majoria dels processos almenys són d'un milió d'anys o mil mil·lennis com el que acaba d'acabar i que es va iniciar enmig de l'edat mitjana. Mil vegades aquest període és sens dubte inimaginable.

■ TAN PROFUND ÉS L'ORIGEN DELS PINS?

En tot cas, va ser fa 100 milions d'anys (o 100.000 mil·lennis) quan es van separar els llinatges que donaren lloc als pins durs i als pins tous. El temps de generació entre pares i fills en pins és d'entre deu i trenta anys, és a dir, que en 100 milions d'anys hauran passat entre tres i deu milions de generacions! Aquesta dada ens diu almenys dues coses addicionals de l'evolució. La primera és que l'evolució morfològica en aquest grup d'arbres deu de procedir verita-

blement de manera lenta perquè les diferències entre els pins durs i els tous, encara que aparents, són menors quan les comparem amb les que separen les plantes dels animals, que divergiren fa almenys 1.000 milions d'anys. I semblen una eternitat (els 100 milions d'anys) si els comparem amb el temps de divergència entre els goril·les i els ximpanzés i l'home (entre 5 i 7 milions d'anys)! La segona és que es tracta d'un grup d'arbres vertaderament antics, que mereixen un respecte especial per la nostra part com un exemple de l'ètica de l'home cap a la naturalesa.

■ ELS PINS PINYONERS D'AMÈRICA I DEL MEDITERRANI: PARENTS PROPERES DISTANTS?

En aquest context és, a més a més, curiós que, considerant que els dos grups van divergir fa 100 milions d'anys hagen evolucionat caràcters i, més encara, síndromes adaptatives que mostren una convergència evolutiva com la que és aparent entre els grups de pinyoners del Mediterrani i de Nord-amèrica. En tots dos casos les llavors dels arbres no presenten ales

**«A L'HOME LI ESTÀ COSTANT
MOLTA FEINA ENTENDRE
L'EVOLUCIÓ BIOLÒGICA,
ENTRE ALTRES RAONS,
PERQUÈ ELS TEMPS GEOLÒGICS
EN QUÈ S'ESDEVENEN LA MAJORIA
DELS PROCESSOS
ALMENYS SÓN D'UN MILIÓ O MIL
MIL·LENNIS D'ANYS»**

com en altres espècies de pins, a més tenen una grandària considerable i arriben a pesar 900 mg. Aquestes llavors tenen la capacitat, per la seua grandària, de contenir gran quantitat de reserves i això, quan es presenta una pluja raonablement intensa, els permet de germinar i produir una plàntula de prou grandària per resistir en un ambient amb poca humitat. Aquest tipus d'adaptacions garanteixen que els pinyoners puguin sobreviure de manera adequada en ambients en què hi ha poca precipitació i repartida desigualment durant l'any, però a més amb un grau alt de variació entre els anys. Curiosament aquestes són les característiques dels climes mediterranis de



Califòrnia i de les costes del Mediterrani en què creix una espècie de pinyoner, *Pinus pinea*, que té característiques que la fan apta per a créixer en zones amb poca humitat i sòls pobres. Aquesta espècie creix en sòls d'arenisca i arena i, encara que la seua distribució original és fins ara desconeguda per causa de l'ús intensiu que se li ha donat en temps

**«AIXÍ, UNA PART DE L'APARENÇA
DELS INDIVIDUS ÉS DEGUDA
AL PROCÉS D'ADAPTACIÓ
AL MEDI AMBIENT,
PERÒ UNA ALTRA PART DE LA
SIMILITUD ENTRE ELS
ORGANISMES ÉS DEGUDA A LA
HISTÒRIA COMUNA»**

històrics (ha estat conreada i l'home n'ha aprofitat els pinyons), és sens dubte una espècie mediterrània. Segurament els dispersors d'aquesta espècie son ocells del gènere *Cyanopicus* (blanca o garça). A més d'aquesta espècie de pi pinyoner (*P. pinea*), al Mediterrani hi ha nou espècies més de pins amb llavors amb ales, i en general de la seua dispersió se n'encarrega el vent.

■ ELS PINYONERS AMERICANS: HISTÒRIA D'UNA LLUITA CONTRA L'ARIDESA

A l'oest americà existeix un ambient mediterrani més sec amb precipitacions de vora 300-400 mm i sòls pobres en nutrients. Hi creix una gran quantitat d'espècies de pinyoners (segons la classificació que s'utilitza fluctuen entre 12 i 19 espècies diferents). Aquestes espècies creixen a Califòrnia, Arizona, Colorado, Nou Mèxic, Nevada, Utah i fins i tot a Idaho, als Estats Units, i a la part mexicana en la majoria dels estats septentrionals de Mèxic, però tan al sud com a l'estat de Puebla, distribució que mostra un èxit adaptatiu extraordinari. Mantenen una abundància important en ambients secs i en sòls pobres en climes que van des del típic clima mediterrani fins ambients en què hi ha pluges d'estiu com en les parts continentals i meridionals de Mèxic.

Al començament de l'època terciària, després de l'extinció dels dinosaures fa aproximadament 65 milions d'anys, no hi havia muntanyes entre el que és actualment l'estat nord-americà de Nevada i l'oceà Pacífic. El clima a les gran planures era molt benigne i molts dels pins pinyoners de Califòrnia, així com altres pins, també hi creixien. Llavors la Sierra Nevada de Califòrnia (una altra convergència de nom amb la Sierra Nevada al sud d'Espanya), va començar a elevar-se de manera "lenta" geològicament. Aquesta serra, una vegada que va assolir una certa altura, va interceptar la humitat que venia de l'oceà Pacífic i per aquest motiu el clima de les pla-



D'esquerra a dreta, *Pinus nelsonii*, *Pinus pincea*, *Pinus pinea*, *Pinus monophylla*, *Pinus maximartinezii* i *Pinus lagunae*. D'aquestes espècies de pi pinyoner *P. pinea* és l'única que se troba al Mediterrani les altres són espècies de Nord-amèrica. Fotos O. Mayoral i A. Brousseau.

nes nord-americanes va començar a tornar-se cada vegada més sec. Les espècies de pins existents podien fer dues coses, o extingir-se o adaptar-se a condicions cada vegada més àrides. L'adaptació a aquest ambient més sec va afectar un aspecte de la morfologia que caracteritza les espècies de pins, el nombre de fulles que tenen en cada fascicle. Les espècies adaptades a zones més seques tenen menys fulles en cada fascicle que aquelles que creixen en ambients més humits. Així, a mesura que les planes d'Amèrica del nord anaven fent-se cada vegada més seques, els pinyoners mostraren una extraordinària capacitat d'adaptació a aquests ambients tan secs i gradualment van anar ampliant la seua distribució geogràfica. Per exemple aquells llinatges de Nevada van desenvolupar fascicles amb una sola fulla (d'on prové l'espècie actual *Pinus monophylla*, que vol dir pi d'una sola fulla). Aquesta tendència, que va ser molt menys clara en la part nord, va produir pins amb dues fulles una mica més al sud i pins amb tres, quatre i cinc fulles a les parts septentrionals de Mèxic que mostren ambients menys secs i menys freds.

■ PER QUÈ FRED ÉS SEMBLANT A SEC?

Quan ens referim a ambients secs i freds, ecològicament caiem en una redundància. Qui no s'ha adonat que al frigorífic les coses s'assequen a major velocitat que fora, a la cuina de casa? El fred

és una mena de desert de temperatura en què solament sobreviuen les espècies amb una alta resistència a la dessecació. Els pins, doncs, han après a suportar la dessecació almenys de dues maneres: creixent en ambients càlids quasi desèrtics, d'una banda, i creixent en ambients freds amb major quantitat de pluja. L'efecte final és el mateix i les adaptacions a aquestes condicions desèrtiques són les mateixes.

■ L'EVOLUCIÓ DELS PINS ÉS COM EL 'BOLERO DE RAVEL'

Així doncs, després de més de 100 milions d'anys, a mesura que anem sabent-ne més, l'evolució dels pins s'assembla més cada vegada al *Bolero de Ravel*, en què el mateix tema es repeteix una vegada i altra en una colonització constant d'ambients àrids (tant de freds com de secs) i una contínua extinció de llinatges i espècies que no aconseguen sobreviure a un canvi lent en les condicions ecològiques. ©

*Departament d'Ecologia Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.

COEVOLUCIÓ DE BACTERIS ENDOSIMBIÒTICS I INSECTES

Nancy A. Moran*

COEVOLUTION OF ENDOSYMBIOTIC BACTERIA AND INSECTS. BACTERIAL SYMBIONTS HAVE BEEN IMPORTANT IN THE EVOLUTION AND DIVERSIFICATION OF MANY ANIMALS, INCLUDING MANY INSECTS THAT FEED ON PLANTS. RECENTLY, GENE AND GENOME CHARACTERISATIONS HAVE GREATLY INCREASED OUR KNOWLEDGE OF THESE BACTERIA. SYMBIONT ADAPTATIONS THAT BENEFIT THE HOST INSECTS HAVE NOW BEEN IDENTIFIED AT THE GENETIC LEVEL. THESE BACTERIAL TRAITS ENABLE HOST INSECTS TO LIVE BY FEEDING ON PLANT TISSUES THAT WOULD OTHERWISE BE NUTRITIONALLY DEFICIENT. MOLECULAR GENETIC STUDIES INDICATE THAT SYMBIOTIC ASSOCIATIONS CAN BE MILLIONS OF YEARS OLD. FURTHERMORE ENDOSYMBIOTIC BACTERIA AND PATHOGENS SHOW SOME CONVERGENT SIMILARITIES, SUCH AS REDUCED NUMBERS OF GENES.

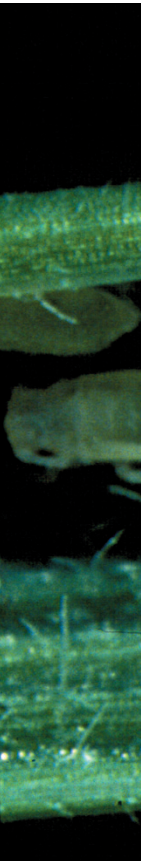
Es pot demostrar que la major font de biodiversitat es basa en la interacció entre els insectes herbívors i les plantes que es mengen. La immensa majoria de les espècies d'insectes s'alimenta directament de les plantes, i la majoria de les espècies restants menja o parasita els insectes que mengen plantes. A més a més, la diversitat de vegetals productors de flors potser ha estat producte de la necessitat de defensar-se dels atacs dels insectes enemics. Però quins insectes són capaços de fer-ho satisfactòriament, en termes tant de nombre d'espècies com d'individus, menjant plantes exclusivament? Un factor poc valorat en l'èxit de molts insectes herbívors és l'ajuda de bacteris o mutualistes, que proporcionen nutrients necessaris no presents en una dieta vegetariana.

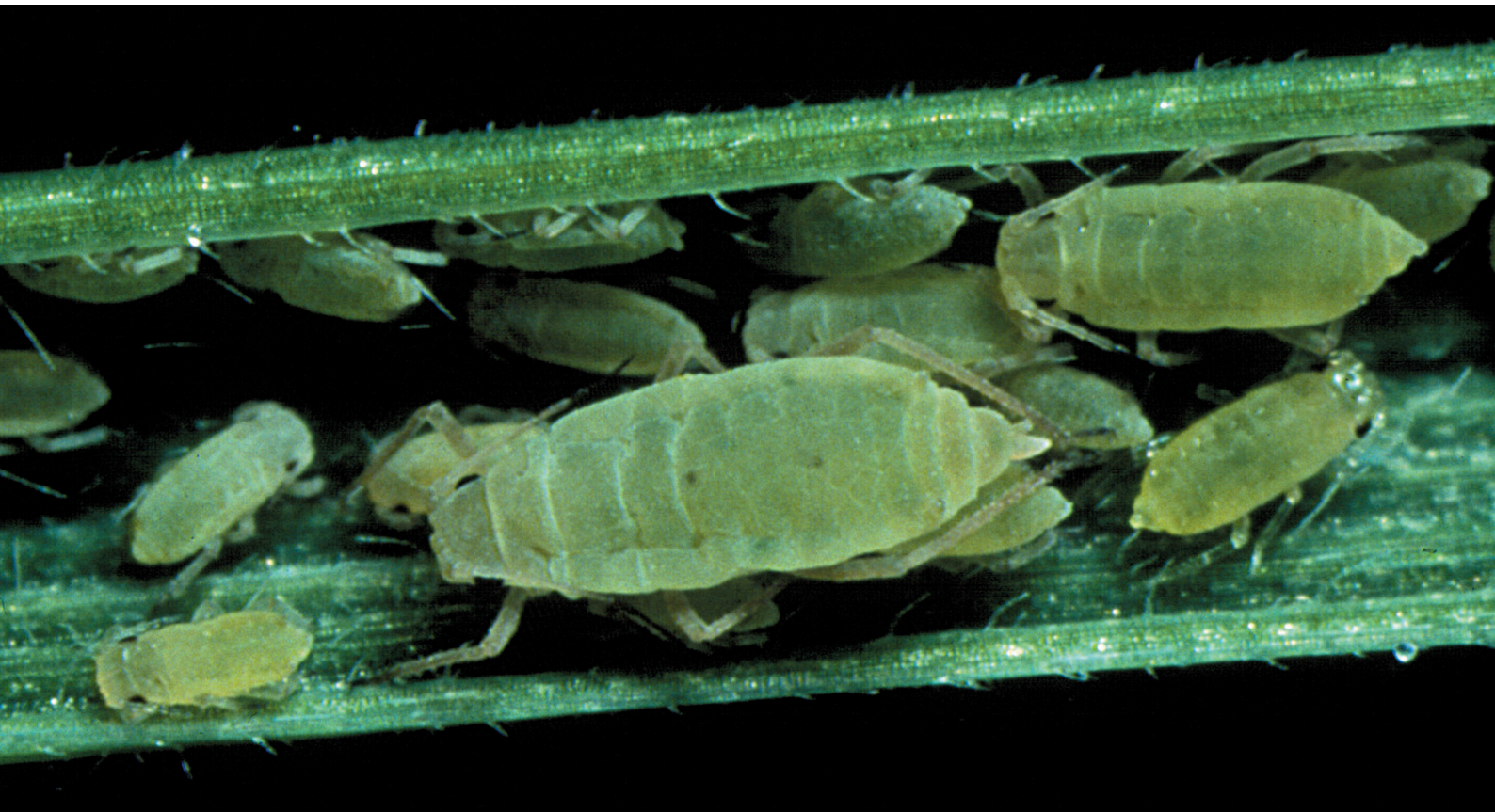
El problema clau dels insectes herbívors també el compartim nosaltres, els humans, com a animals que som: com a grup, els animals posseeixen una capacitat biosintètica extraordinàriament pobra. Perquè els animals es caracteritzen per tenir boca i, prenent porcions relativament grans de menjar, usualment obtenen molts nutrients per a fabricar proteïnes, com ara vitamines i aminoàcids, directament de l'aliment. En l'evolució, normalment, els gens innecessaris són elimi-

nats, i algunes espècies antigues, ancestres dels animals moderns, perderen els gens necessaris per a elaborar molts dels compostos requerits. Per causa d'aquesta història, nosaltres estem sotmesos a dèficits dietètics pel que fa a una llarga sèrie de nutrients. Un dels exemples més clars de requisits dietètics complexos en el cas dels insectes i d'altres animals són els deu aminoàcids *essencials*: com que han perdut els gens per a produir els enzims necessaris, aquests animals no poden usar altres aminoàcids per a produir-ne cap d'aquest grup. La necessitat d'aquests aminoàcids essencials és la raó que explica que els vegetarians combinen llegums amb cereals: la combinació d'aquests aliments proporciona un perfil d'aminoàcids favorable per a la producció de proteïnes.

Els insectes tenen les mateixes necessitats dietètiques d'aminoàcids que els mamífers. Però els insectes herbívors sovint presenten uns hàbits alimentaris extremadament restringits: normalment s'alimenten d'unes poques espècies de plantes i generalment tan sols d'uns teixits particulars. En el cas dels insectes amb apèndixs buccals xucladors –afídids, pugons, mosques blanques, psyllids, cotxinilles, cigales, molts cicadèlids, i altres– l'única font

«FINS A CERT PUNT,
EL BACTERI FORMA PART DE
L'AFÍDID, PERQUÈ CAP DELS DOS
NO POT VIURE SEPARAT DE
L'ALTRE I PERQUÈ ELS GENS DELS
BACTERIS S'HAN TRANSMÈS ENTRE
GENERACIONS, AMB TANTA
FIDELITAT COM ELS MATEIXOS
GENS DELS AFÍDIDS»



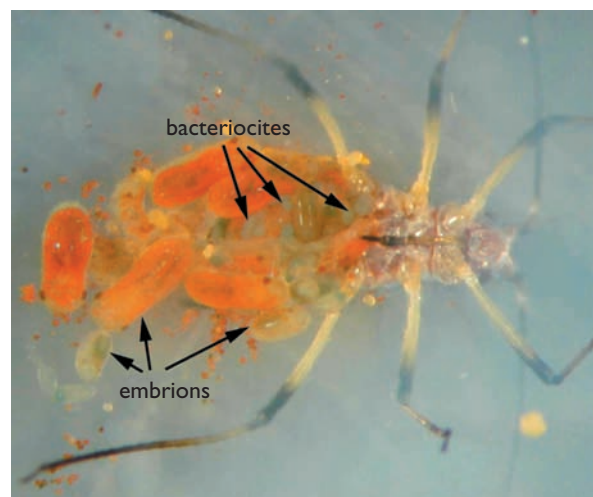


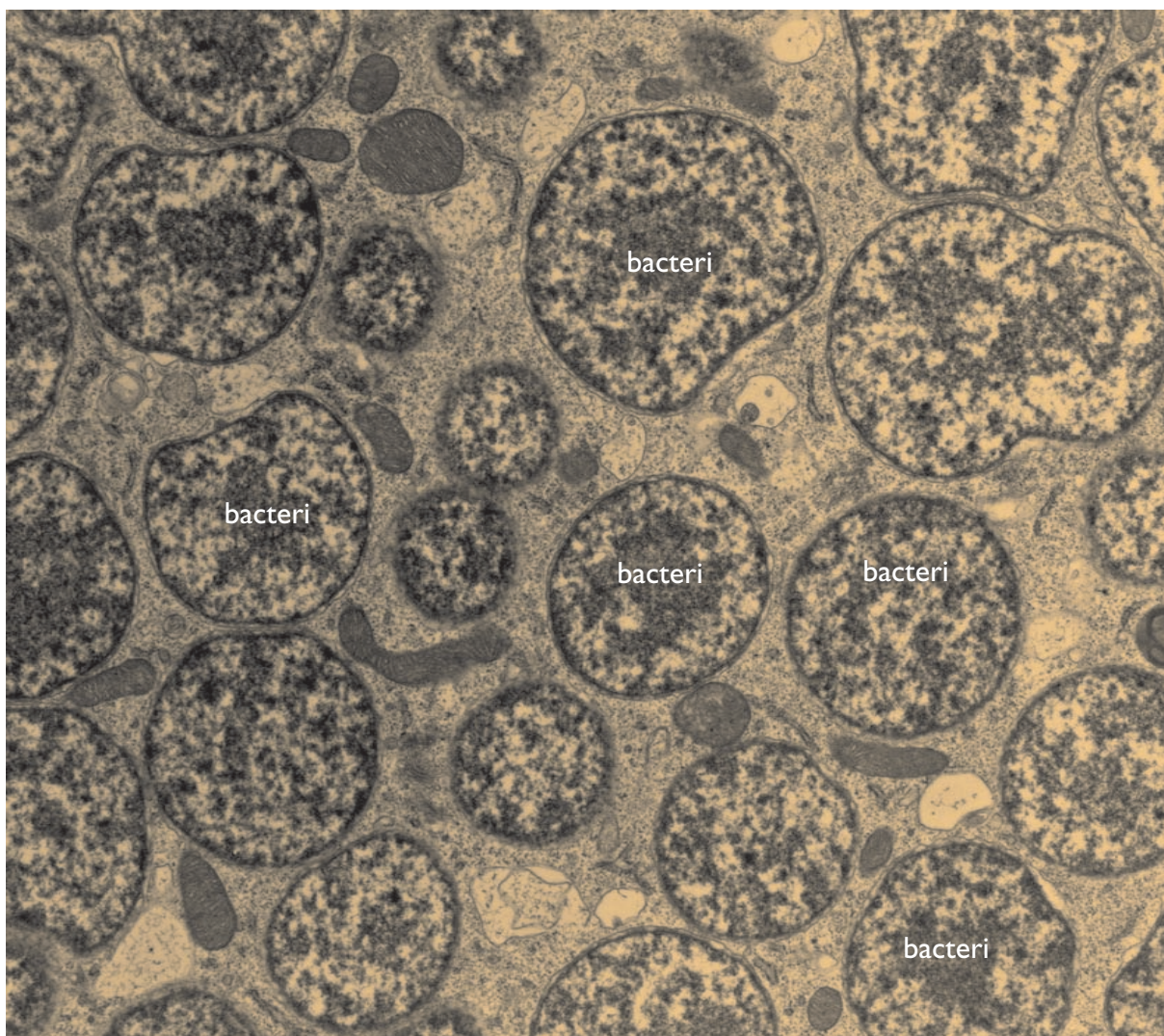
d'aliment és la saba de les plantes, tant de teixits llenyosos com floemàtics. La saba presenta una sèrie particularment pobra d'aminoàcids, sovint sense molts dels aminoàcids "essencials".

Això no obstant, com saben tots els horticultors, molts dels insectes xucladors de saba semblen reproduir-se i créixer molt bé en les plantes hoste. La seua estratègia consisteix a associar-se amb endosimbionts bacterians que viuen en l'interior de les cèl·lules dels insectes hostes. Els bacteris són organismes simples, però bioquímicament són més complets que els animals. Molts dominen les rutes enzimàtiques per a elaborar tots els aminoàcids que necessiten les proteïnes. Els insectes xucladors de saba i els seus bacteris endosimbionts obtenen un benefici mutu d'aquest acord comercial. Els simbionts reben molècules lliurement disponibles en la dieta de saba de l'hoste; aquestes inclouen gran quantitat d'aminoàcids no essencials i fonts d'energia consistents principalment en sucre. A canvi, els produeixen els valuosos aminoàcids essencials i vitamines; aquests elements són sintetitzats en l'interior de la cèl·lula bacteriana i alliberats a l'hoste. Aquests sistemes mutualistes són particularment generalitzats entre els insectes xucladors

Figura 1, dalt: *Diuraphis noxia* alimentant-se de la seua planta hoste, el blat. Els afídids s'alimenten de la saba floemàtica de les plantes hoste, una dieta pobra en alguns dels nutrients que necessiten els insectes. Foto: J. Sandström.

Figura 2, a sota: Els endosimbionts viuen en llocs especials en l'interior de l'hoste. En el cas dels afídids, habiten grans cèl·lules distribuïdes en l'abdomen. Aquesta fotografia mostra la posició d'algunes de les cèl·lules que contenen els bacteris en l'interior d'un afídid adult i en l'interior dels embrions en desenvolupament. Foto: J. Sandström.





Els bacteris endosimbiòtics *Buchnera* viuen en l'interior de les cèl·lules dels afídids, en què cada bacteri s'enclou en una membrana de l'hoste. Aquesta microfotografia electrònica mostra els bacteris dins una cèl·lula del seu hoste. Els cossos foscos més petits són els mitocondris de l'hoste, els descendents d'un procés endosimbiòtic més antic que s'esdevingué en un antecessor compartit per animals, plantes, fongs i protozoous. Foto: J.White.

de saba, però també són comuns en molts invertebrats que consumeixen fonts d'aliments nutricionalment pobres. Per exemple, els insectes que esmercen completament el seu cicle vital alimentant-se únicament de sang, com ara les mosques tse-tse. Els invertebrats marins, com ara els bivalves i els cucs tubulars han d'obtenir molts dels seus nutrients de bacteris simbiòtics, incloent-n'hi alguns de capaços d'extraure energia del sulfur d'hidrogen.

Com s'asseguren els insectes que els endosimbionts es transmeten entre diverses generacions? En molts organismes, exemplificats pels afídids, la femella infecta cada ou o embrió abans d'expulsar-lo. Cada insecte jove naix infectat. Els estudis sobre l'e-

volució del parentiu dels afídids i dels seus simbionts han mostrat que aquesta transmissió maternal dels bacteris entre generacions ha estat contínua des de l'origen dels afídids, almenys cent o dos cents milions d'anys! Fins a cert punt, el bacteri forma part de l'afídid, perquè cap dels dos no pot viure separat de l'altre i perquè els gens dels bacteris s'han transmès entre generacions, amb tanta fidelitat com els mateixos gens dels afídids. Descobriments similars d'antigues associacions endosimbiòtiques han estat registrats en altres grups d'insectes: psyllids, mosques tse-tse, formigues fusteres i alguns bivalves marins.

El sistema endosimbiòtic millor estudiat és el format pels afídids i els seus bacteris endosimbiòtics.

Aquests bacteris formen un grup emparentat, classificat en el gènere *Buchnera* (batejat així en honor de Paul Buchner, un dels primers investigadors de les simbiosis animals). Viuen en unes cèl·lules especials dels afídids anomenades bacteriocites, en l'abdomen de l'afídid (no en el mateix tub digestiu). Hi ha unes 50 bacteriocites i més de 10.000 *Buchnera* per cèl·lula; en total vora mig milió de bacteris en cada afídid adult. Els afídids produeixen nous individus per partenogènesi (sense aparellament) i aquests joves exemplars són infectats durant la fase més primerenca de desenvolupament, quan algunes cèl·lules de *Buchnera* ixen per un orifici de la membrana del bacteriocit i totes soles es desplacen fins l'interior d'un orifici de l'embrió en desenvolupament.

L'aplicació de tècniques genètiques moleculars ha revelat que els *Buchnera* contenen gens que codifiquen els enzims que produeixen aminoàcids essencials, com ara el triptòfan, la leucina, la cisteïna i altres, i també algunes vitamines. De fet, en alguns casos, hi ha moltes còpies dels gens dels enzims que limiten la producció dels aminoàcids essencials, en lloc del cas més general d'una sola còpia d'aquests gens, com passa en la major part dels bacteris. D'això se'n diu amplificació de gens i és una adaptació dels *Buchnera* a fi de produir més quantitat dels nutrients que necessiten els hostes. "Adaptacions" similars es creen per la bioproducció de compostos, quan els enginyers genètics creen bacteris amb múltiples còpies dels gens necessaris per a produir les molècules desitjades, com ara els antibiòtics.


Per què els *Buchnera* experimenten adaptacions per a ajudar un insecte? L'explicació més simple és que la sort d'aquests simbiotes és la mateixa que la de l'hoste: si un afídid es reproduïx més, llavors els seus simbiotes passaran a més progènie i aquell tipus de bacteri es propagarà. Pel que fa als gens ampliat per a produir aminoàcids, els primers bacteris que van mostrar aquest tret produïen més aminoàcids per als hostes i això permetia als seus hostes créixer i reproduir-se més. Com a resultat, el tret es propagava fins que tots els afídids de l'espècie posseïen simbiotes amb aquesta característica.

Molts insectes més també tenen simbiotes bacterians i els estudis moleculars mostren que aquestes simbiosis són el resultat d'infeccions independents de bacteris de vida lliure. En tot cas, una vegada esdevenen endosimbiòtics, aquests bacteris evolucionen de manera similar, és a dir, hi ha una convergència evolutiva entre els llinatges endosimbiòtics. Un dels canvis més sorprenents que acompanyen la vida simbiòtica és la pèrdua de molts gens. Per exemple, els *Buch-*

nera tenen un parentiu molt estret amb l'*Escherichia coli*, un organisme ben estudiat als laboratoris com a model, però mentre que el *E. coli* conté uns 4.000 gens, el genoma dels *Buchnera* consisteix en un subconjunt de menys de 600 gens idèntics. Nous estudis que apliquen mètodes genòmics indiquen que els simbiotes d'insectes han perdut moltes de les seues capacitats biològiques en el curs de la dependència evolutiva dels seus hostes. Una altra observació interessant d'aquests estudis és que simbiotes com el *Buchnera* mostren algunes característiques que són similars a aquells bacteris patògens especialitzats, com ara l'agent causal del tifus, *Rickettsia prowazekii*. Tots dos, simbiotes i agents patògens sovint posseeixen uns

**«EN L'EVOLUCIÓ, NORMALMENT,
ELS GENS INNECESSARIS SÓN ELIMINATS,
I ALGUNES ESPÈCIES ANTIGUES,
ANCESTRES DELS ANIMALS MODERNS,
PERDEREN ELS GENS NECESSARIS
PER A ELABORAR MOLTS
DELS COMPOSTOS REQUERITS.
GRÀCIES A AQUESTA HISTÒRIA,
NOSALTRES ESTEM SOTMESOS A
DÈFICITS DIETÈTICS PEL QUE FA A UNA
LLARGA SÈRIE DE NUTRIENTS»**

genomes molt petits amb pocs gens, com també altres similituds en les seues seqüències de DNA.

Estudis recents revelen més i més sobre la profunda implicació dels simbiotes en la biologia i ecologia dels seus hostes invertebrats. Es va fer clar que els microorganismes estan complexament lligats a les vides de molts animals. Encara que ara sabem molt més que abans sobre la biologia d'algunes d'aquestes interaccions, com ara la que hi ha entre els *Buchnera* i els afídids, moltes simbiosis bacterianes no han estat estudiades en absolut. Avui dia, els estudis de seqüències de DNA i genomes complets condueixen cap a altres associacions simbiòtiques; aquests estudis prometen revelar molt sobre la coevolució i la interdependència d'aquests grups. 

* Departament d'Ecologia i Biologia Evolutiva, Universitat d'Arizona.

EVOLUCIÓ I MALALTIA: QUÈ VA CONVERTIR LA SALMONELLA EN NOCIVA?

Howard Ochman*

EVOLUTION AND DISEASE: WHAT MADE SALMONELLA PATHOGENIC? THE VERSATILITY AND FREQUENCY WITH WHICH GENETIC INTERCHANGE TAKES PLACE BETWEEN BACTERIA CONSTITUTE, TO A GREAT EXTENT, THE BASIS OF THEIR EVOLUTIONARY SUCCESS. HERE WE EXAMINE TO WHAT EXTENT THE SYSTEMATIC HORIZONTAL INTERCHANGE IS RESPONSIBLE FOR THE EVOLUTION OF PATHOGENICITY IN SALMONELLA. MOREOVER, KNOWING WHAT OTHER BACTERIAL SPECIES GIVE SALMONELLA ITS PATHOGENIC CHARACTER CAN BE HELD UP AS A TYPICAL EXAMPLE OF HOW STUDYING EVOLUTION CAN BE AN EFFECTIVE PROCEDURE IN THE TREATMENT OF ILLNESSES CAUSED BY MICROORGANISMS.

La salmonel·la és un bacteri responsable de diverses malalties que afecten els humans i els animals domèstics. Aquests bacteris constitueixen una gran amenaça per a la nostra salut i benestar, i són responsables d'uns 16 milions de casos de salmonel·losi (incloent-hi febres tifoides) i més de 500.000 morts cada any. Fins fa poc de temps el gènere *Salmonella*, que consta de més de 2.000 espècies, es diferenciava en funció dels seus serotips, els seus orígens geogràfics o els animals que li fan d'hostes. Els serotips han estat tradicionalment definits en funció dels seus antígens flagel·lars i lipopolisacàrids, que són molècules que es troben en la superfície de la cèl·lula bacteriana. Això no obstant, no és possible deduir les vertaderes relacions genètiques entre les soques de bacteris a partir de les classificacions i de les dades serològiques. Basant-se en mètodes que poden resoldre les relacions genètiques entre llinatges, la majoria d'aquests 2.000 serotips de *Salmonella* s'han reclassificat en una única espècie denominada *Salmonella enterica*. A més a més, la majoria dels llinatges de la *Salmonella* que són patògens per als humans pertanyen a solament una de les set subespècies en què se subdivideix l'espècie *S. enterica*. Aquesta subespècie,

que inclou el *Typhi*, un serotip que provoca febre tifoides en humans, també inclou el *Typhimurium*, que produeix gastroenteritis en humans i una malaltia similar al tifus en ratolins. Les estretes relacions de parentiu entre soques que causen malalties en distints hostes mamífers han portat a estudiar intensament els mecanismes patògens del *Typhimurium* en ratolins com a model per a comprendre les malalties en humans.

Pel que fa als humans, la *Salmonella enterica* i l'*Escherichia coli* són organismes molt diferents. L'*E. coli* és un parent proper de la *Salmonella* (vegeu figura

1), però, a diferència d'aquesta, l'*E. coli* és un resident inofensiu a la flora intestinal dels mamífers, incloent-hi els humans i s'utilitza com a eina en diferents estudis de genètica (figura 2). Això no obstant, d'acord amb un gran nombre de criteris moleculars i genètics, aquestes dues espècies de bacteris són molt similars. Per exemple, els cromosomes de l'*Escherichia coli* i del patògen *Typhimurium*

són de la mateixa grandària, i tots dos comparteixen al voltant del 90% dels gens. Considerant la gran similitud genètica, quin és l'origen de les diferències que fan de l'*E. coli* un comensal inofensiu i de *Salmonella* un de patògen?

«AQUESTS BACTERIS
CONSTITUEIXEN UNA GRAN
AMENAÇA PER A LA NOSTRA
SALUT I BENESTAR,
I SÓN RESPONSABLES D'UNS 16
MILIONS DE CASOS DE
SALMONEL·LOSI I MÉS DE 500.000
MORTS CADA ANY»

■ L'ANTECESSOR COMÚ DE L'*E. COLI* I DE LA *SALMONELLA*

S'ha estimat que l'*E. coli* i la *Salmonella* van divergir a partir d'un antecessor comú fa al voltant de 100 milions d'anys, coincidint amb l'origen dels mamífers. Per tant, és probable que alguna de les característiques úniques dels mamífers, com ara l'homeotèrmia, l'ambient intestinal mamífer, i fins i tot la disponibilitat del sucre de la llet (lactosa), proporcionaren un nou nínxol ecològic que va permetre la divergència entre la *Salmonella* i l'*E. coli*.

Quines van ser les característiques de l'organisme ancestral que va donar origen a aquestes dues subespècies de bacteri? Encara que és difícil reconstruir molts dels esdeveniments que van ocórrer en el passat llunyà, basant-se en consideracions ecològiques i genètiques, podem deduir que l'antecessor comú de l'*E. coli* i de la *Salmonella* va ser molt probablement un organisme comensal dels rèptils. Això significaria que la *Salmonella* d'alguna manera va evolucionar fins esdevenir un patògen i se suposa que l'*E. coli* va passar de ser un organisme patògen a un comensal. Sembla que l'*E. coli*, com també els seus antecessors, està predisposat a convertir-se en patògen.

En consonància amb la noció segons la qual la *Salmonella* es va originar a partir d'un organisme comensal, un gran nombre de gens (al voltant de 50, segons un recompte recent) que es requereixen per a la virulència de la *Salmonella* també són presents en l'*E. coli*. Aquests gens codifiquen enzims responsables de la biosíntesi de nutrients que són escassos dins dels teixits de l'hoste, factors reguladors transcripcionals i post-transcripcionals, proteïnes necessàries per a reparar danys en el DNA, i productes necessaris per a defensar-se dels antibiòtics produïts pels seus hostes; resumint, aquells gens que es requereixen per a interactuar amb un organisme hoste i sobreviure en el seu interior.

■ QUÈ FA QUE LA *SALMONELLA* SIGA PATÒGENA

Normalment, la *Salmonella* s'adquireix a través del consum d'aigua o menjar contaminat i ha de resistir el baix pH de l'estómac abans d'adherir-se a les cèl·lules de l'epiteli intestinal i penetrar en el seu interior. Aquells microorganismes invasors que causen malalties sistèmiques també han de ser capaços de sobreviure en la sang i de replicar-se en els macròfags del fetge i de la melsa. I aquells microorganismes que causen infeccions cròniques moltes vegades s'amaguen en la vesícula biliar dels individus infectats. Atès aquest únic i complex cicle de vida, ens plantejem que, a més del gran nombre de gens que comparteixen l'*E. coli* i

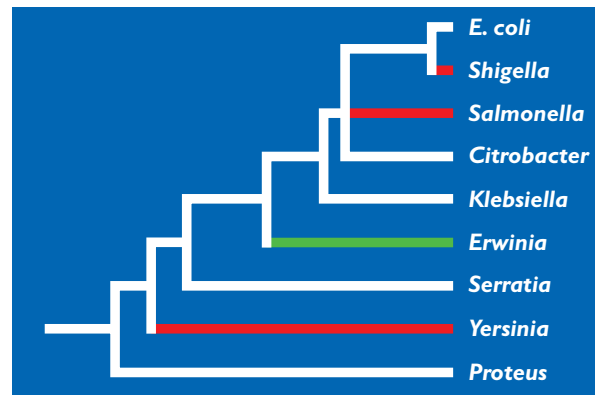


Figura 1: relacions de parentesc entre diferents gèneres de bacteris. En color roig els gèneres de bacteris patògens.

la *Salmonella*, hauria d'haver-hi gens específics de *Salmonella* responsables de les interaccions particulars que es donen entre aquest patògen i els seus hostes. Així, fa pocs anys, vam començar a examinar el paper en la virulència dels gens específics de *Salmonella*.

Investigant la funció de les regions del cromosoma específiques de la *Salmonella*, vam descobrir diversos gens que li confereixen l'habilitat d'envair –i de sobreviure-hi dins– les cèl·lules de l'hoste (habilitats que són fonamentals per al cicle de vida de la *Salmonella* en els animals infectats). Ara sabem que aquests gens són part d'un grup (*cluster*) molt gran de gens que és present en la *Salmonella* però no en l'*E. coli*. Aquests grups de gens virulents que són presents en els patògens, però absents dels bacteris benignes íntimament emparentats, se'ls ha denominat “illes de patogenicitat”. Nosaltres hem estudiat la seqüència de DNA completa i les funcions de molts dels gens que constitueixen una d'aquestes illes, concretament la denominada “illa de la patogenicitat de *Salmonella* 1” (SPI-1).

■ COM S'ORIGINEN LES ILLES DE PATOGENICITAT?

Quin és l'origen dels gens que solament són presents en una espècie? La transferència horitzontal de gens, és a dir, l'adquisició de gens procedents d'espècies llunyament emparentades, ofereix a l'organisme receptor una forma molt ràpida d'adquirir noves funcions. L'illa de patogenicitat que hem estudiat posseeix diverses característiques que indiquen que la *Salmonella* la va adquirir per transferència horitzontal de gens. En primer lloc, aquesta illa de patogenicitat (SPI-1) posseeix una proporció de les bases nitrogenades guanina i citosina (42% G+C) diferent de la resta del genoma de la *Salmonella* (52% G+C). Com que el contingut en aquestes bases és bastant homogeni al llarg del cromosoma,

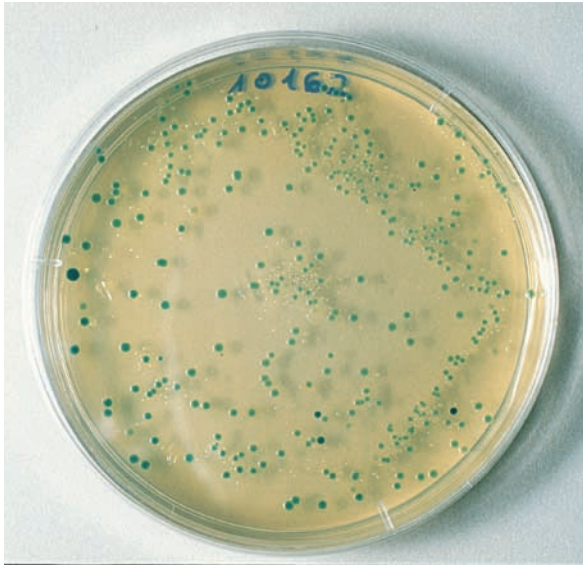


Figura 2: placa de cultiu amb colònies del bacteri *E. coli*. Aquest bacteri s'utilitza com a eina en diferents estudis de genètica.

soma bacterià, regions amb proporcions de bases atípiques denoten que han estat adquirides per transferència horitzontal des d'un organisme que té una composició de bases diferent. En segon lloc, les dimensions, ordre i orientació dels gens dins d'aquesta illa són molt similars als gens d'invasió continguts en el plasmidi de la virulència d'un altre bacteri que causa disenteria (gènere *Shigella*). Com que els plasmidis són fragments de DNA que es transmeten fàcilment entre bacteris, això suggereix que els gens de la virulència que es troben en plàsmids es poden moure i transferir entre diferents espècies de bacteris patògens. Finalment, gens homòlegs d'aquests gens de la viru-

lència són presents en un ampli rang de bacteris patògens que infecten plantes i animals. Seqüències estructuralment i funcionalment similars s'han detectat en bacteris dels gèneres *Salmonella*, *Shigella*, *Yersinia*, *Erwinia*, *Xanthomonas* i *Pseudomonas* (una distribució filogenètica que abona l'adquisició independent d'aquests gens per cada taxó).

■ MÚLTIPLES ILLES DE PATOGENICITAT EN LA SALMONELLA

L'adquisició de gens de virulència per la *Salmonella* no va ser un fet únic i aïllat. Investigacions realitzades en diversos laboratoris d'arreu el món han descobert que en aquesta espècie hi ha almenys cinc illes de patogenicitat i diversos petits "illots de patogenicitat", cadascun dels quals contribueix a les extraordinàries característiques de virulència d'aquest microorganisme. Reconstruint la història evolutiva d'aquests gens podem establir que la majoria es van adquirir molt aviat en l'evolució de *S. enterica*, després de la seua separació d'*E. coli*. Mentre que *E. coli* va adquirir gens que li permeteren convertir-se en un comensal de l'intestí dels mamífers, com els que li permeten aprofitar el sucre de la llet, la *Salmonella* va adquirir uns altres gens que li facilitaren explotar els seus hostes mamífers de manera molt diferent. Però tots dos casos demostren que l'adquisició de gens per transferència horitzontal pot tenir una gran importància en l'evolució d'un organisme i ha canviat el caràcter ecològic i patogènic d'aquests bacteris. ©

*Departament d'Ecologia i Biologia Evolutiva. Universitat d'Arizona.



Online English

Traducció i edició de texts en Anglès
 Revisió d'articles i projectes
 Cursos d'Anglès per
 a Universitaris i Investigadors

Barraclough-Donnellan
 C/ Hernán Cortés 6-2^a, Burjassot 46100, València.
 E-mail ole.2@accessosis.es / INLINE@alehop.com Tel. (34) 96 364 5211



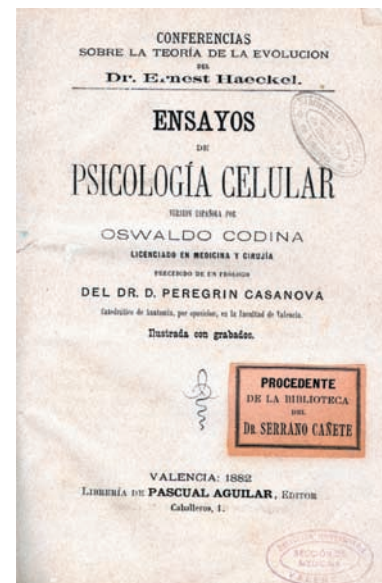
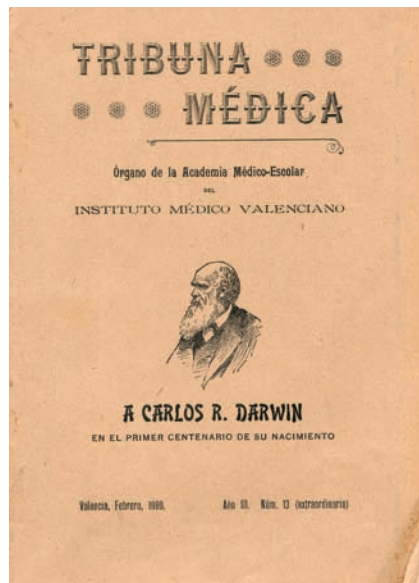
CAMINS DE CONTROVÈRSIA: LA RECEPCIÓ DE L'EVOLUCIONISME A VALÈNCIA

Jesús Ignasi Català*

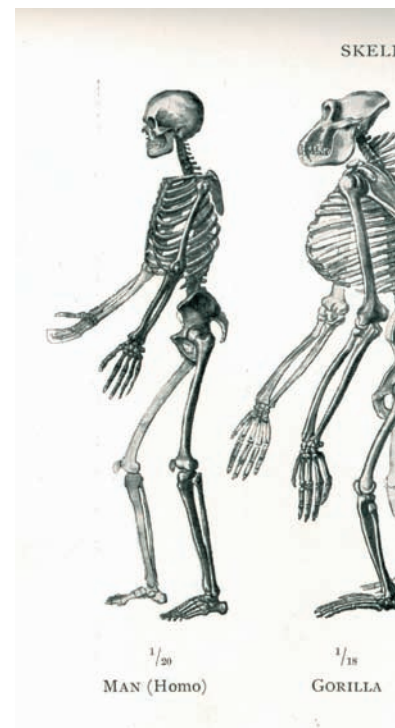
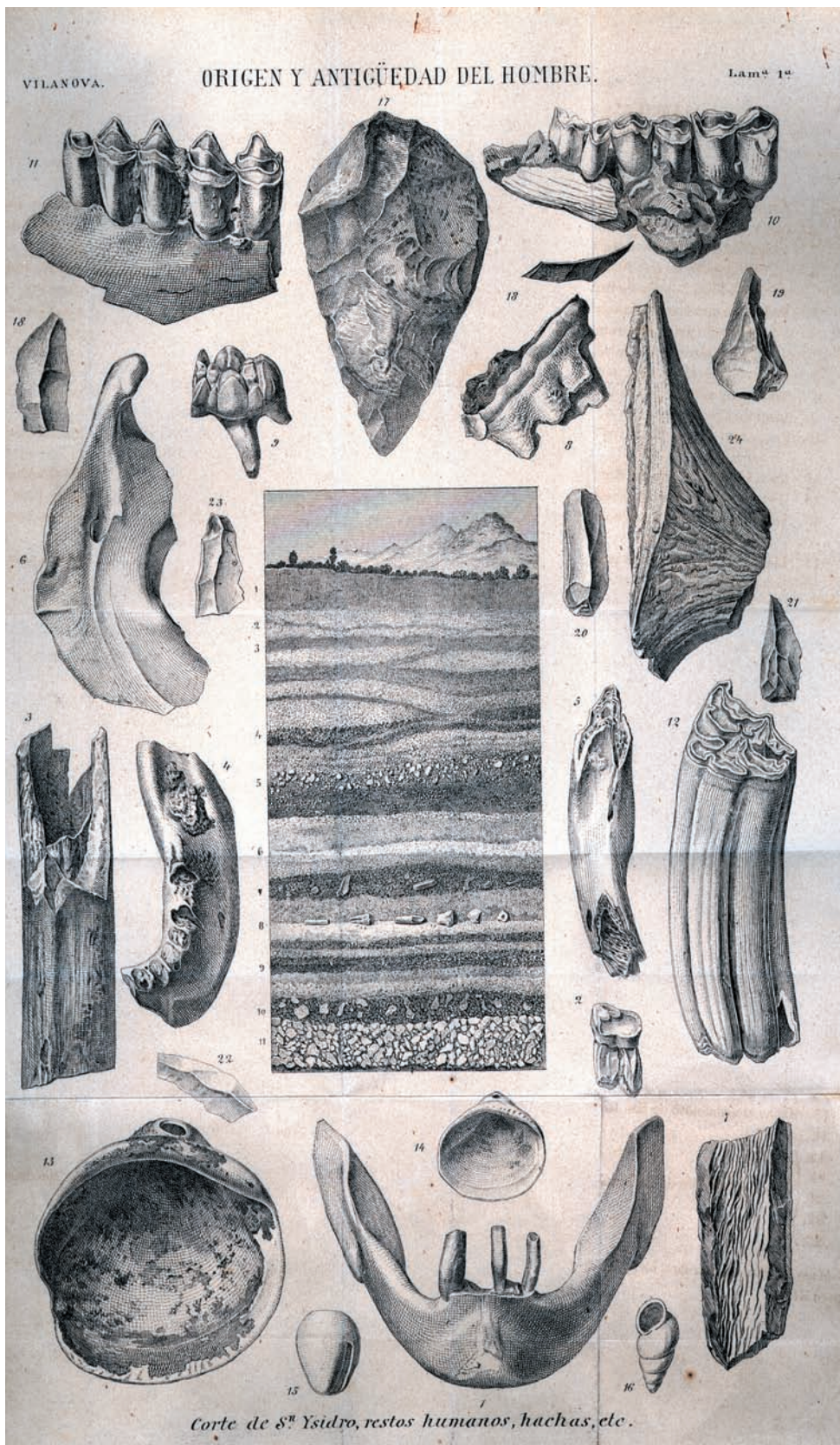
CONTRVERSIAL PATHS: HOW THE THEORY OF EVOLUTION WAS RECEIVED IN VALENCIA. IN THE LAST DECADES OF THE 19TH CENTURY, DOMINANT STRUCTURES OF EUROPEAN THINKING SAW THEMSELVES AFFECTED BY DARWIN'S THEORIES ABOUT THE EVOLUTION OF ORGANIC FORMS, DESPITE A CERTAIN LACK OF UNDERSTANDING. IN VALENCIA A SIMILAR SITUATION OCCURRED. DARWINISM AND OTHER THEORIES ABOUT EVOLUTION WERE RECEIVED IN THIS LOCAL CONTEXT AND GENERATED AN IDEOLOGICAL CONFLICT THAT SUPPLANTED SCIENTIFIC DEBATE.

La societat occidental actual deixa poc d'espai per a la passió pel coneixement i per a la interpel·lació als grans problemes de la humanitat. Avui en dia es fa gairebé impensable que l'obra d'un pensador o d'un científic pugui fer trontollar les ideologies dominants. Són massa atapeïts els filtres de la difusió del coneixement per brindar-li camp a la sorpresa, i només la sorpresa permet al menut guanyar-li per la mà al gran. A més, entre els homes i les dones d'avui no sovintegen precisament els ingenus, i sí, pel contari, els indolents, poc disposats a obrir els ulls en sentir parlar de respostes

als grans problemes adés esmentats. En la segona meitat del segle XIX, tanmateix, la situació era ben diferent. Sens dubte, la societat, fins i tot a les ciutats d'avantguarda intel·lectual, era menys culta que ara, però era prou més receptiva a les propostes de canvi. Les idees revolucionàries en la política i en el treball, en la sanitat i en l'economia, es barrejaven per conformar un brou bullent on se submergien gustosament moltes consciències, procedents de totes les classes socials. Un brou que unes altres consciències, amb interessos també esparsos, però amb un zel preservador comú,

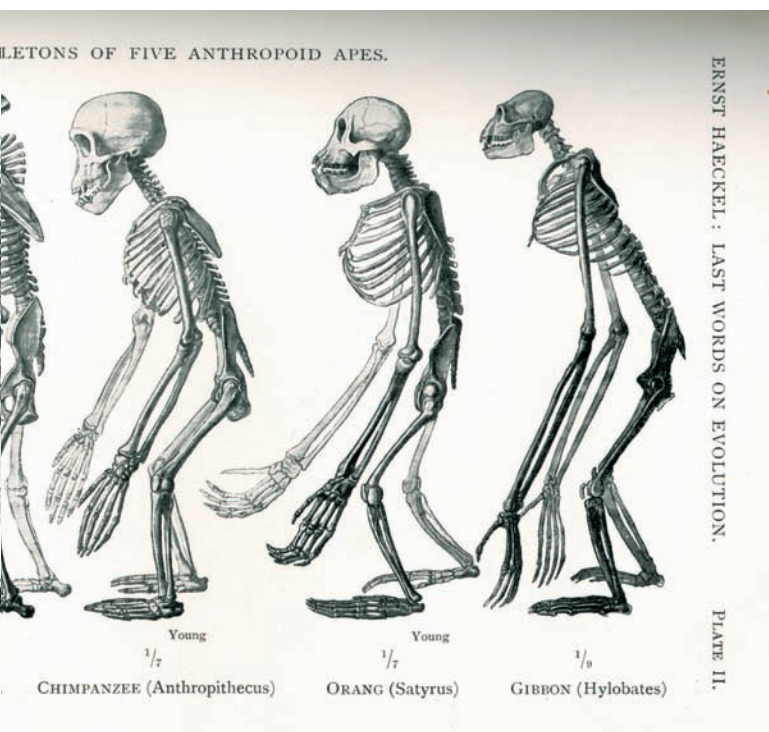


D'esquerra a dreta, portada del llibre de Manuel Polo y Peyrolón, *Contra Darwin. Supuesto parentesco entre el hombre y el mono*, la segona edició del qual es publicà a València el 1881. Sota la seua aparent ingenuïtat, s'amaga una de les invectives més despietades escrites a Espanya contra l'evolucionisme. Al centre, portada del número monogràfic que la revista valenciana *Tribuna Médica* dedicà a l'homenatge que alguns estudiants i professors de la Facultat de Medicina de València van retre a la figura de Charles Darwin, per tal de commemorar el centenari del seu naixement. Portada de la traducció castellana de l'obra de Ernst Haeckel *La perigénesis de los plástidos*, publicada a València, amb pròleg de Peregrí Casanova. Les doctrines evolucionistes de Haeckel barregen sincrèticament idees lamarckistes i darwinistes amb filosofia monista.



Dalt, l'evolució humana fou un dels aspectes que més controvèrsies suscità entre partidaris i opositors a les doctrines evolucionistes. Aquesta làmina, corresponent a una obra de Haeckel, duu un encapçalament ben provocador; "Esquelets de cinc micos antropoides"... incloent-hi l'home.

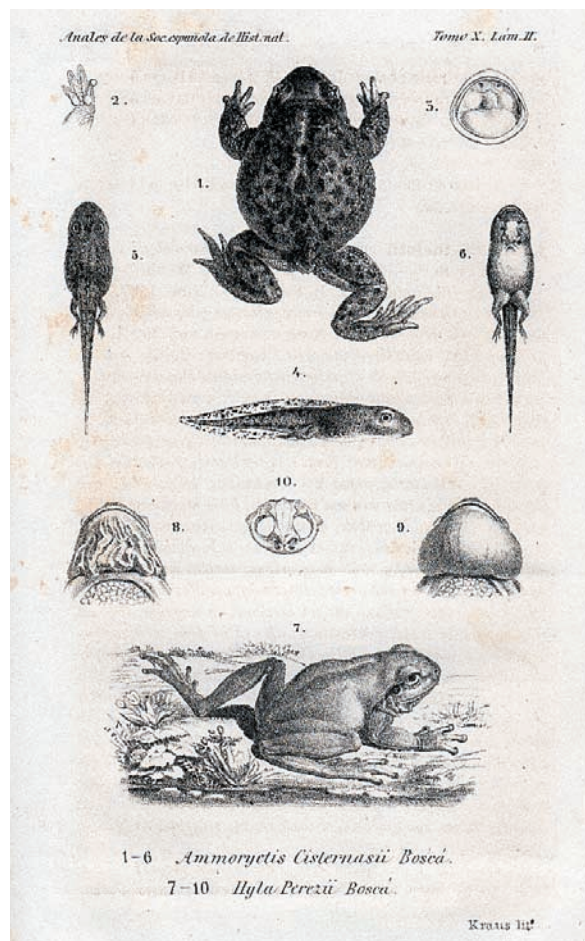
A l'esquerra, en aquesta làmina, del paleontòleg valencià Joan Vilanova i Piera es representen, entre d'altres exemplars, restes humanes trobades a Oriola (núm. 6 i 7) i estris del Parpalló (núm. 18 a 23).



tractaven de refredar amb bufits de pensament tradicional. En aquest procés, també les idees científiques i filosòfiques jugaven a les batalles, a tots el bàndols... i de quina manera més audaç!

Dins aquest context aparegué a la llum el 1859 *L'origen de les espècies* de Charles Darwin. Poques obres tan influents coneix la història de la ciència i del pensament. I açò, sense oblidar que poques de tan malament enteses en el seu contingut, en el seu sentit i en la seua intenció, i pràcticament cap altra tan poc i tan deficientment seguida. El seu espai gloriós se'l guanyà per xocar amb l'estàndard i empentar l'alternativa, amb una intensitat que no se li coneixia a cap altra elaboració científica des de feia dos segles.

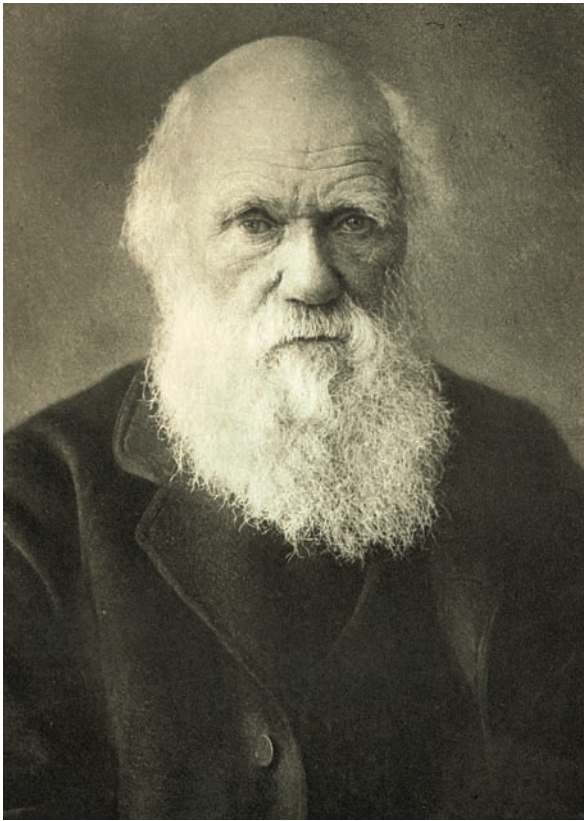
L'impacte de l'obra de Darwin a la València del darrer terç del segle XIX, malgrat arribar amb retard, sotragà les estructures ideològiques dominants de forma semblant a com ho havia fet i estava fent als altres països europeus. Parlem de retard, perquè les fonts ens indiquen que l'obra de Darwin només fou coneguda al nostre àmbit, en una dimensió ampla i pública, com a la resta de l'estat, coincidint amb el Sexenni Revolucionari, aquell fascinant període obert amb la revolució de 1868 i tancat amb la tornada de la dinastia borbònica el 1875. Un període d'efervescències polítiques, d'esperances socials i d'obertura ideològica. També un període de fracassos, és clar. Un període, en tot cas, ben adient per a la difusió de les



Làmina d'un article d'Eduard Boscà, on es representen dues espècies noves d'amfibis ibèrics, establertes segons les noves idees de la sistemàtica evolucionista. Una d'elles, *Ammoryctes cisternasii*, fou dedicada per Boscà al seu iniciador en les doctrines de l'evolució, Rafael Cisternas.

noves idees, esmorteïdes no feia tant per l'estructura repressiva de l'estat isabelí.

Els primers temps de discussió i defensa pública de les idees darwinistes –i més amplament, evolucionistes– a València, estigueren protagonitzats per professors de la nostra universitat. No cal enorgullir-se'n, encara que tampoc siga cap oprobi. En qualsevol cas, i situant-nos en el context, té certa vàlua, si pensem que la norma en l'assimilació de l'evolucionisme a Espanya va estar més el xafardeig que no pas la reflexió científica. Sembla que va estar el barceloní Rafael Cisternas Fontseré, catedràtic d'història natural a la Facultat de Ciències des del 1861 fins la seua mort, el 1876, el primer a València que va explicar les teories evolucionistes als seus alumnes, abans fins i tot de 1868. Açò, almenys, és el que va testimoniar el seu deixeble, anys després –concretament, de 1892 a



A l'esquerra, retrat de Darwin, poc abans de la seua mort. L'expressió deixa veure els patiments de la malaltia crònica.

El més notable representant de l'oposició científica al darwinisme a Espanya fou el paleontòleg valencià Joan Vilanova i Piera, dalt.

Les seues posicions contràries al darwinisme, emeses sempre des del respecte i la mesura, no impediren a Vilanova de realitzar importants contribucions al coneixement de la prehistòria.

1913— també titular de la càtedra en qüestió, Eduard Boscà Casanoves. És clar que Cisternas havia d'ensenyar amb prudència. Eren temps encara, els d'abans del triomf revolucionari, de rígid control, on la llibertat de càtedra era només un somni. Bona prova trobem en un altre professor de la Universitat de València, Josep Ortolà Gomis, titular de la càtedra de fisiologia a la Facultat de Medicina des de 1866, i que un any després en va ser separat, segurament per mostrar la seua adhesió al darwinisme en dos discursos publicats amb motiu del seu accés a l'esmentada càtedra. Ara bé, els bons temps no trigaren a arribar. Ortolà fou rehabilitat el 1868 per les noves autoritats, i la discussió pública i l'ensenyament de les doctrines evolucionistes deixà d'estar perseguit. A poc a poc, Darwin començava a ser més amplament conegut.

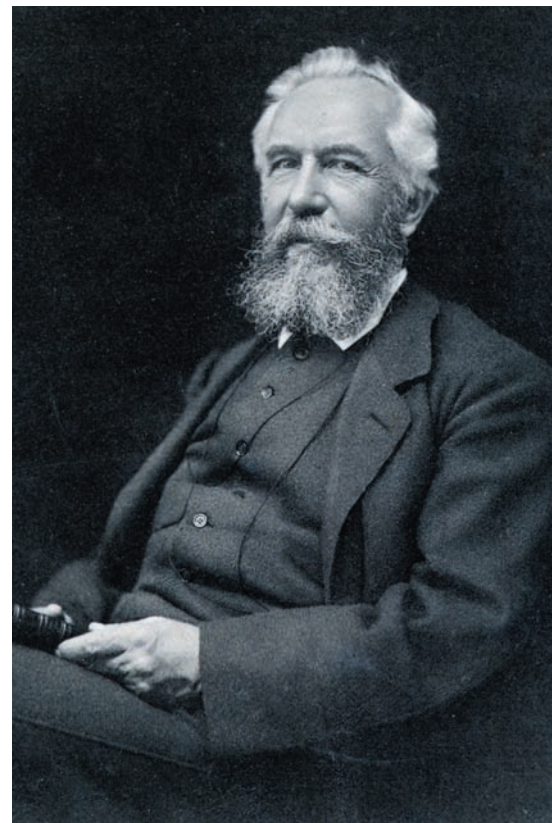
D'especial rellevància resultà la publicació el 1871 de la nova obra de Darwin, *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*, coneguda entre nosaltres com *L'origen de l'home*. Bé, hem parlat de la publicació d'aquesta obra, però, més correctament, hauríem de referir-nos, per als nostres propòsits, a la publicació a l'any següent de la traducció francesa. Generalment, Darwin fou conegut, en aquestes primeres etapes i entre nosaltres, per les versions franceses, les

quals, en més d'un punt, modificaven perillosament el sentit dels originals. Només el 1876 serà traduït al castellà *L'origen de l'home*, mentre que *L'origen de les espècies* haurà d'esperar al 1877. I mentrestant, la polarització ideològica al voltant del darwinisme prenia cos, per a esclatar definitivament en acabar el Sexenni. La Restauració, certament, suposà un pas enrere pel que fa a les llibertats de pensament i càtedra; tanmateix, malgrat algunes disposicions legals restrictives, l'evolucionisme ja era tema d'absolut domini públic, i les disputes sobre la qüestió, moltes voltes allunyades del terreny de la ciència, i en un nombre gens menyspreable de casos, violant les més elementals normes d'educació, passaren a ser element quotidià al mercat editorial i a la premsa.

Si tornem a la Universitat de València, trobem l'any 1877 un significatiu discurs d'obertura de curs del cirurgià aragonès, catedràtic d'anatomia quirúrgica, Nicolás Ferrer y Julve, en què criticava les doctrines materialistes mitjançant els estudis sobre l'antiguitat de l'espècie humana. Darwin, naturalment, hi era durament atacat. Malgrat les referències a la religió, Ferrer encara plantejava una línia argumental segons la qual l'evolucionisme s'havia de combatre amb arguments científics. Així estava actuant des de



Dalt, d'esquerra a dreta, Peregrí Casanova, catedràtic d'anatomia de la Universitat, fou el més actiu difusor de l'evolucionisme a València. Retrat del naturalista Eduard Boscà, un dels majors coneixedors de la fauna valenciana. Retrat de maduresa d'Ernst Haeckel, el màxim difusor del darwinisme pel continent europeu.



feia ja uns anys un valencià resident a Madrid, Joan Vilanova i Piera, primer catedràtic de paleontologia a la Universitat Central –i a tot l'estat– i competent estudiós de l'estratigrafia, els fòssils i la prehistòria de les terres valencianes. Vilanova era un fervent catòlic, i s'oposava al darwinisme i a les altres teories sobre la transformació de les espècies procurant fer ús de les dades que oferien les ciències de la terra. La seua línia fonamental anava per fer concordar el relat del Gènesi amb les evidències del registre geològic. Vilanova és potser l'exemple més notable del científic catòlic, antievolucionista, però respectuós amb els seus adversaris. El seu magisteri va perdurar en un altre valencià, l'autodidacte Josep Joaquim Landerer i Climent, un benestant establert a Tortosa que anà més enllà en els intents d'harmonitzar ciència i religió i que va arribar a admetre parcialment l'evolucionisme.

Aquestes contribucions mostren com de superficials són les percepcions de la polèmica sobre l'obra de Darwin com un combat entre la intransigència religiosa i l'avenç de la ciència. Açò, en tot cas, no vol dir que no hi haguera reaccions ultramuntanes protagonitzades per nombrosos autors catòlics. Al gènere en qüestió pertany l'obra *Contra Darwin. Supuesto parentesco entre el hombre y el mono*, l'autor de la

qual era el catedràtic de psicologia, lògica i filosofia moral de l'Institut de Segon Ensenyament de València, Manuel Polo y Peyrolón. Polo, natural de Terol, era ben conegut per la seua militància carlina, i fins el seu traspàs, esdevingut a la segona dècada del segle XX, es manifestà com un dels més irreductibles “anti-qualsevol-mena-de-nova-idea”. En el prefaci del llibre esmentat, publicat per primera volta el 1878, i amb una segona edició prou celebrada el 1881, considerava el darwinisme una “absurda teoría al principio vergonzante y al parecer inofensiva, pero contraria en realidad á todo lo más inconcuso para el hombre de ciencia, y á todo lo más santo para el católico”. Malgrat açò, i malgrat paràgrafs encara més rotunds pàgines endins, el llibre de Polo no era en tot cas l'exemple extrem de la pèrdua de formes entre els adversaris de l'evolucionisme a Espanya.

Cal ressenyar que en el llibre de Polo trobem moltes referències a les doctrines monistes, especialment a les del naturalista i morfòleg alemany Ernst Haeckel, catedràtic a Jena. Hom considera Haeckel el principal apòstol del darwinisme –també, ai!, del lamarquisme– en l'àmbit cultural germànic. La seua visió particular de l'evolució, i el seu sincretisme científic, el durien a desenvolupar un seguit de teories, cada vegada més



Targes postals enviades per l'evolucionista alemany Ernst Haeckel al seu deixeble valencià Peregrí Casanova. S'hi representen paisatges de l'illa de Java.

extravagants, caracteritzades precisament per un monisme radical. Per cert, que el monisme també serà, anys després, tema bàsic d'impugnació per a un altre valencià, el jesuïta Antoni Vicent Dolz, en un llibre prou més assenyat, i sens dubte molt més fonamentat en les dades científiques que el de Polo. En realitat, Haeckel va anar desplaçant Darwin del centre de les crítiques dels antievolucionistes espanyols. El groller materialisme de l'alemany i la seua actitud obertament hostil al cristianisme ajudaren, sens dubte, a aquest canvi d'objectiu. És clar que també cal parar esment al fet que Haeckel fou l'inspirador de les tasques de nombrosos evolucionistes i, singularment, del catedràtic d'anatomia de la Universitat de València Peregrí Casanova i Ciurana, autor de l'obra *La biología general*, publicada a València el 1877 amb un breu pòrtic o salutació del mateix Haeckel, amb qui Casanova mantingué relació epistolar i fins i tot contacte directe, perquè li va fer alguna visita a Jena. Encara que fou el més radical en els seus plantejaments, no va estar Casanova l'únic evolucionista a la Facultat de Medicina de València, ja que pel seu claustre també passaren uns altres professors receptius, entre els quals excel·leix Santiago Ramón y Cajal. En qualsevol cas, la incorporació de l'evolucionisme a la pràctica científica en tots aquests casos es va realitzar fent un ús com a poc parcial —a voltes, clarament errat— dels postulats de Darwin, mostra feaent de com es reivindicava la figura del naturalista anglès, però no se'l seguia en el terreny científic. Possiblement, siga en certes parts de l'obra herpetològica del ja esmentat Eduard Boscà on

millor reflectida es troba la influència de Darwin entre aquests primers evolucionistes valencians, especialment per la manera com s'enfrontà a l'estudi de la distribució geogràfica dels rèptils i amfibis ibèrics. Anys després, però, i coincidint amb els seus estudis paleontològics amb materials de la col·lecció que Josep Rodrigo Botet havia regalat a la ciutat de València, Boscà lliscarà cap a concepcions bastant extravagants del fet evolutiu, com les defensades pel paleontòleg i antropòleg argentí Florentino Ameghino.

**«L'EXCÉS DE REIVINDICACIÓ
DE LA FIGURA DE DARWIN
I L'ESCÀS RIGOR A L'HORA
D'ENTENDRE LA SEUA OBRA SÓN
ELS TRETS BÀSICS QUE
TROBEM ENTRE ELS PRIMERS
EVOLUCIONISTES VALENCIANS»**

L'excés de reivindicació de la figura de Darwin i l'escàs rigor a l'hora d'entendre la seua obra són, en síntesi, els trets bàsics que trobem entre els primers evolucionistes valencians. I així continuaran les coses durant molt de temps. El 1909, els estudiants de medicina de València organitzaren un acte públic d'homenatge amb motiu del centenari del naixement de Darwin.

Hi van intervenir els vells apòstols Casanova i Boscà, a més de Miguel de Unamuno, paladí de causes dubtoses a l'Espanya de l'època, aquest amb un discurs ple de metafísica espardenyera. Igualet que trenta anys enrere, s'alçaren les veus dels suposats defensors de la religió, les tradicions i l'ordre. Molts més anys haurien de passar perquè Darwin deixara de suscitar entre nosaltres unes altres discussions que les científiques. Potser ara és millor conegut. Però, ho és més que aleshores? ☐

*Institut d'Història de la Ciència i Documentació "López Piñero". Universitat de València.

col·lecció de divulgació científica

sense
f
fronteres

El cervell polièdric

Xavier Duran

Idees, sentiments i neurones

Premi Europeu de Divulgació Científica
ee
Estudi General
sense fronteres



Els gens que mengem

Daniel Ramón

La manipulació genètica dels aliments



Premi Europeu de Divulgació Científica
ee
Estudi General

Neurotafaneries

Adolf Tobeña

Els secrets del cervell humà



Viatge als orígens

Jaume Bertranpetit
Cristino Junyent

Una història biològica de l'espècie humana

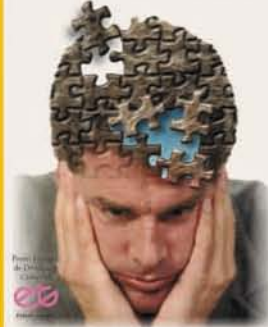
Premi Europeu de Divulgació Científica
ee
Estudi General



El taller de la memòria

Juan Carlos López

El cervell i la natura dels nostres records



Premi Europeu de Divulgació Científica
ee
Estudi General

Missatges del passat

Carles Lalueza

Reconstruint la història amb la genètica
(Del juràssic als nostres)

Premi Europeu de Divulgació Científica
ee
Estudi General



Nosaltres els humans

Agustí Gallano

L'ecologia d'uns animals mil·lionament
intelligents



L'enigma de l'esfinx

Francisco Armesto
Constantino Armesto

Desenvolupament, funcionament
i vellesa del cos humà

ee

Premi Europeu de Divulgació Científica Estudi General

