

## RECONSTRUINT DARWIN, CENT CINQUANTA ANYS DESPRÉS

ANTONIO FONTDEVILA

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

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

### RESUM

El darwinisme és una idea que trasbalsà l'ordre biològic creacionista, i també el social i el religiós, perquè proposa que les espècies, incloent-hi l'espècie humana, procedeixen d'altres espècies per selecció natural. Aquesta idea perillosa ha estat desafiada repetidament des de diversos fronts. El registre fòssil, a causa de la seva imperfecció i discontinuïtat, ha estat utilitzat pels creacionistes per rebutjar el gradualisme darwinista. Però també alguns paleontòlegs han interpretat aquesta discontinuïtat per negar el model gradual de la selecció natural. L'evolució de la forma, absent en la formulació de la nova síntesi neodarwinista, també ha estat un argument tradicional antidarwinista. Els canvis morfològics s'han considerat moltes vegades producte de mecanismes d'evolució qualitativament diferents del mecanisme selectiu darwinista. Actualment l'enfocament molecular ens ha descobert com es genera la variabilitat morfològica mitjançant xarxes de gens reguladors. Aquesta variabilitat reguladora està subjecta a la selecció natural igual que la variabilitat proteica codificant, i fa innecessaris altres mecanismes evolutius. La moderna evolució molecular ha confirmat també que la complexitat no és irreductible, com els advocats del disseny intel·ligent proposen. El joc entre les mutacions a l'atzar i la selecció natural oportunista (i determinista) té el suport dels estudis actuals de la genòmica comparada i la genètica molecular i del desenvolupament. Totes aquestes proves fan innecessari, i potser absurd, buscar un nou Darwin, com alguns pretenen, encara que sí que demanen una reconstrucció de la nova síntesi.

**Paraules clau:** darwinisme, selecció natural, registre fòssil, variabilitat, gradualisme.

## RECONSTRUCTING DARWIN 150 YEARS AFTER

### SUMMARY

Darwinism is an idea that disrupted the creationist biological order, as well as the social and religious ones, because it proposes that species, humans included, derive from each other by natural selection. This dangerous idea has been challenged from different sides. Fossil record, due to its discontinuity and imperfection, has been referred to by creationists to oppose gradual darwinism. Some paleontologists have also interpreted this discontinuity to negate the gradual model of natural selection. The evolution of form, absent in the neodarwinian synthesis, has been a traditional stronghold argument against darwinism. Morphological changes have been often explained as the outcome of evolutionary mechanisms different from darwinian selection. Current molecular approaches have unveiled how morphological variation is enacted by gene regulatory networks. This regulatory variability is the raw material for natural selection in the same way as protein-coding variability, making other mechanisms of evolution unnecessary. Molecular evolution has proved also that complexity is not irreducible, as advocated by the defenders of intelligent design. The darwinian interplay between random mutations and opportunistic natural selection (a deterministic mechanism) is bolstered by comparative genomics and molecular and developmental genetics. All this evidence makes the finding of a new Darwin unnecessary, if not preposterous, as some have proposed, although it may ask for a reconstruction of the new synthesis.

**Key words:** Darwinism, natural selection, fossil record, variability, gradualism.

*I am almost convinced (quite contrary to opinion I started with) that species are not (it is like confessing a murder) immutable.*

(Carta de Darwin a Joseph Hooker, 11 de gener, 1844.)

### LA PERILLOSA IDEA DE DARWIN

Charles Robert Darwin és el «culpable» de promoure un dels daltabaixos més espectaculars en la nostra concepció tradicional del paper que els humans tenim a la natura. Nascut el 12 de febrer de 1809, ara fa dos-cents anys, en un món guiat per la narrativa històrica de la Bíblia, va gosar contradir la idea de la creació independent dels éssers vius, els humans inclosos, i va proposar que la complexa biodiversitat actu-

al és el resultat d'un procés de transformació gradual a partir de formes de vida més senzilles. Aquest procés, que ara anomenem *evolució biològica*, ja havia estat insinuat abans per alguns naturalistes, però la genialitat de Darwin el va portar a concebre un mecanisme explicatiu d'aquesta evolució, que durant els darrers cent cinquanta anys ha ocupat el centre de totes les ciències de la vida. La força explicativa d'aquest mecanisme, anomenat *selecció natural*, és tan gran que ha traspassat també a altres ciències humanes com la sociologia i l'economia. Fins i tot les lleis de la física, que s'ocupen de partícules elementals d'una naturalesa molt diferent de les unitats de l'evolució biològica, podrien haver evolucionat per selecció natural, segons alguns físics relativistes (Smolin, 2007).

Darwin no va ser aliè a la força revolucionària de la selecció natural. És per això que durant més de dues dècades, des que va concebre aquesta idea poc després de tornar del viatge del *Beagle* a finals de 1836, Darwin la va mantenir en secret. La por al rebuig i a l'animositat envers la hipòtesi de l'evolució per selecció natural és ben palesa quan el mateix pare de Darwin li aconsella que no en parli ni amb la seva dona Emma. Les profundes conviccions religioses de l'època no podien acceptar que els éssers vius no s'havien mantingut immutables des de la seva creació independent per part d'un creador omnipotent. Aquesta idea creacionista, encara molt arrelada en la nostra societat occidental (vegeu la figura 1), era el fonament d'un estatus social victorià en què cada ésser viu ocupa un lloc predeterminat en l'escala de la natura (*scala naturae*) sense cap possibilitat de transvasament entre esglaons. Per descomptat que l'espècie humana ocupa un esglaó per damunt de les altres espècies, superat només pels àngels, que la desvincula de qualsevol lligam amb la resta dels éssers vius. Però l'argument de la *scala naturae*, en la seva interpretació més extrema, no solament donava suport a la nostra independència sobre qualsevol altra espècie, i òbviament la nostra superioritat, sinó que també servia de justificació per a una societat estructurada en races i classes socials des del naixement. El darwinisme, com es coneix l'evolució per selecció natural, va desmuntar l'escala de la natura, i la va substituir per la descendència amb modificació (l'arbre de la vida). Era, per tant, una idea perillosa.

Darwin era plenament conscient d'aquest perill. Per això, quan el 1844 escriu al seu amic, el botànic Joseph Hooker, sobre els seus dubtes de la immutabilitat de les espècies, se sent com un criminal que confessa el seu crim. És més, el crim ultrapassava l'enderrocament de l'ordre social del qual

parlàvem abans, i trastocava els fonaments mateixos de la transcendència humana. Sembla que el patiment més gran d'Emma en conèixer la idea del seu marit no era el fet de l'evolució *per se*, sinó que no podrien estar junts durant tota una eternitat. Si nosaltres no som una espècie apart, si no hi ha un hiatus profund i essencial entre els humans i els altres éssers vius, el sentit transcendent de la nostra existència entra en una crisi metafísica profunda, com ha sabut explicar magistralment Daniel Dennett (1995). I possiblement trontollen els fonaments de la religió també, com pensen alguns evolucionistes, com Dawkins (2006).

## I think

La doble perillositat de la teoria darwinista, concretada en les implicacions socials i religioses, no era l'única raó del silenci de Darwin. L'any 1844, el mateix any de la carta a Hooker, Robert Chambers va publicar un escrit anònim titulat *Els vestigis de la història natural de la creació* en defensa de l'evolució, que va aixecar tot un seguit de violents atacs verbals. Els arguments de Chambers estaven plens de punts febles fàcilment atacables i no tenien la consistència suficient per donar suport a la hipòtesi evolutiva, i el mateix Darwin se'n va adonar. Des d'aleshores Darwin va decidir que ell no cauria en el mateix error i que no publicaria res fins que els seus arguments no estiguessin fermament provats amb observacions i raonaments difícilment rebatibles. Aquesta decisió li va costar quasi dues dècades de silenci, malgrat que la lectura dels seus quaderns, especialment el *d*, una síntesi dels quals es pot veure en el seu assaig de 1842, expandit després en l'esbós (*sketch*) de 1844, fan pensar a molts estudiosos (Eldredge, 2005, p. 127) que Darwin havia arribat a «la seva teoria» poc després

del seu viatge del *Beagle*. El famós esquema del seu arbre evolutiu a la pàgina 36 del quadern *b* que comença per «I think» data de 1837 (vegeu la figura 2).

La història de la gestació i maduració de la teoria darwinista és un exemple admirable de documentació, meticulositat, rigor i modèstia científica per a tothom que vulgui dedicar-se a la ciència. La descripció d'aquest procés cau fora del motiu d'aquest assaig, però jo recomanaria una lectura atenta de l'obra magna *L'origen de les espè-*

*cies* a tothom que vulgui copsar, i discutir, els fonaments «perillous» del darwinisme. Aquesta recomanació està motivada en gran part perquè ja fa temps que sovint surten veus sensacionalistes que asseguruen la crisi del darwinisme i la necessitat de substituir-lo per una altra teoria evolutiva. Alguns, aprofitant el moment postmodern, parlen de «deconstruir» Darwin (Sampedro, 2002). Aquest enrenou mediàtic genera preocupació en els intel·lectuals interessats en l'evolució i, en general, confusió en

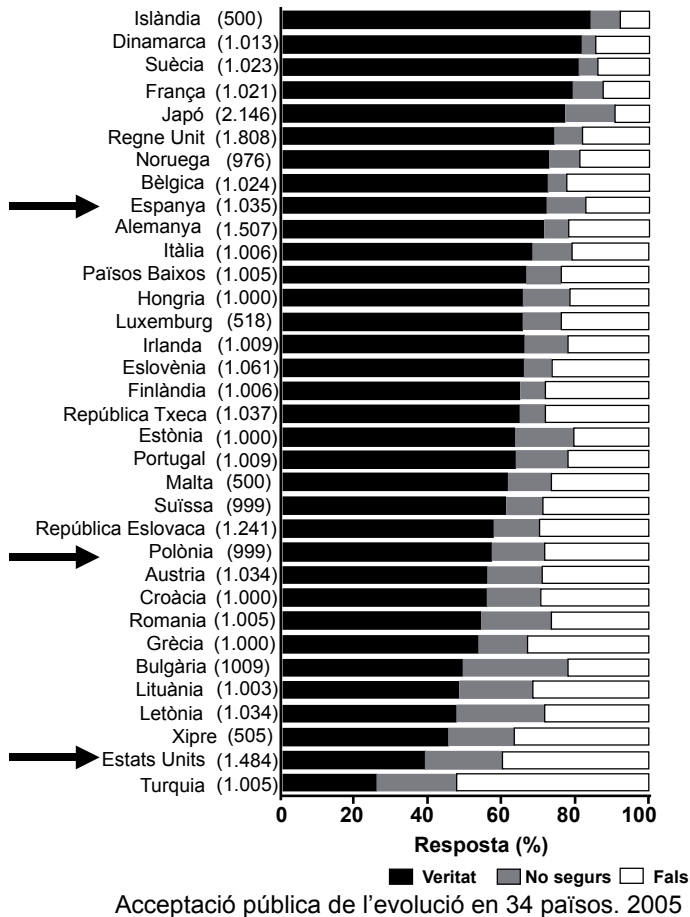


FIGURA 1. Resultats de les respostes, per països, a la pregunta: Creu vostè que els éssers humans actuals procedeixen d'espècies animals més antigues? (entre parèntesi, el nombre d'individus enquestats) (Miller *et al.*, 2005).

el ciutadà. Al llarg d'aquest capítol introductor i tractaré de fer un repàs resumit sobre els punts més importants que històricament han tractat de desafiar la teoria de la selecció natural, analitzant-los sota la llum dels coneixements actuals, principalment de la genòmica comparada i la genètica del desenvolupament. Actualment també s'ha posat de moda substituir el creacionisme bíblic, ja del tot insostenible, per un creacionisme deïsta basat en el suposat disseny intel·ligent de les estructures biològiques. En aquestes pàgines explicaré com el fet evolutiu ens demostra també la fallàcia d'aquesta intel·ligència.

## ALGUNS REPTES HISTÒRICS DEL DARWINISME

Des de la formulació per part de Darwin, l'evolució per selecció natural ha estat desafiada per diferents fronts (vegeu Moreno, 2008, per a una revisió exhaustiva). El mateix Darwin ja va preveure aquestes objeccions des de la primera edició de *L'origen* (capítol VI, «Dificultats de la teoria») i va afegir-hi un capítol (VII, «Objeccions diverses a la teoria de la selecció natural») en la sisena i darrera edició per acabar d'aclarir totes les crítiques. Moltes d'aquestes objeccions a les quals ja s'enfrontà Darwin han anat res sorgint al llarg d'aquests últims cent cinquanta anys, si més no sota diferents aparences i denominacions.

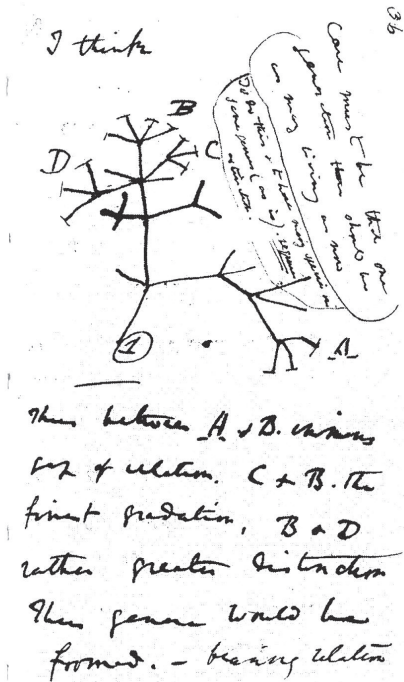


FIGURA 2. Esquema de l'arbre de la vida (el primer de la història) dibuixat per Darwin a la pàgina 36 del quadern b de l'any 1837 (<http://darwin-online.org.uk/content/frameset?itemID=CUL-DAR121.-&viewtype=side&page seq=38>), en el qual s'assenyala l'espècie ancestral i les espècies extingides i supervivents (marcades amb un traç transversal a l'àpex).

## El puntuacionisme de les pedres del dimoni

El registre fòssil és una de les proves més aclaparadores de l'evolució de la vida en aquest planeta. Tant és així que quan els fòssils van ser descoberts i popularitzats a gran escala a partir del segle XVIII, els depositaris del saber il·lustrat de l'època sobre la cronologia i la història de la Terra, basat en la Bíblia, es van sentir molt contrariats. L'arquebisbe Ussher va publicar la *Cronologia sagrada*, un exemple d'obra d'inspiració bíblica que mostra la «saviesa» de l'època, i va datar la creació de l'univers l'any 4004 aC. Però la presència de fòssils en llocs molt allunyats del seu hàbitat natural, per exemple organismes marins a grans altituds, demostrava que la Terra havia passat per grans canvis geològics profunds que necessitaven molt més temps del que els càlculs bíblics indicaven. Tots sabem que l'edat de la Terra, estimada mitjançant tècniques físiques molt sofisticades, és d'uns 4.500 milions d'anys, una

xifra molt més gran que qualsevol càlcul bíblic.

Però els fòssils no solament desmentien les datacions bíbliques; també entraven en contradicció amb la creació independent dels éssers vius i la seva manca de canvis des de la creació. El fixisme de les espècies, com es coneix aquesta hipòtesi, era poc probable perquè moltes espècies actuals eren diferents però s'assemblaven a espècies fòssils, la qual cosa suggeria que havien evolucionat a partir d'aquestes mitjançant canvis morfològics. El mateix Darwin va enfrontar-se amb aquest fet quan va excavar restes fòssils de *Glyptodon* a l'Amèrica del Sud, un organisme del pliocè avantpassat de l'armadillo actual. Però no tots els fòssils tenien descendents actuals: molts presentaven una morfologia molt diferent a qualsevol espècie viva coneguda i l'explicació més lògica va ser que eren restes d'organismes extingits. L'extinció era una prova que les espècies no havien estat creades perfectes, és a dir, totalment adaptades al medi, la qual cosa era inacceptable per als creacionistes fixistes com John Ray, autor de *La saviesa de Déu manifestada en l'obra de la creació*, un text molt influent del segle XVII en el qual argumentava sobre la perfecció adaptativa del disseny estructural dels éssers vius com a prova de l'existència d'un dissenyador perfecte. La dificultat teològica d'acceptar l'extinció com una realitat natural va trastocar els fonaments interpretatius de la diversitat natural fins a tal punt que es va suggerir que calia explorar el nostre planeta més exhaustivament perquè el més probable era que es trobessin exemplars vius de tots els fòssils en regions llunyanes mai visitades. No cal dir que aquests representants vius de dinosaures, mastodonts o megateris mai no s'han trobat.

Els fòssils eren, per tant, una evidència massa aclaparadora que la creació bíblica no servia per explicar l'origen i el desenvolupament de la vida al planeta i, per tant, es

van qualificar de «pedres del dimoni». És a dir, el maligne havia donat forma a les roques com si fossin formes orgàniques per confondre els creients i fer que perdessin la seva fe en el veritable coneixement bíblic de la història de la Terra.

La proposta de Darwin que les espècies descendeixen unes d'altres per modificació gradual mitjançant la selecció natural resolva el problema de la cronologia ordenada dels fòssils al llarg de grans períodes de temps, i també el fet que molts llinatges evolutius s'haguessin extingit. Les espècies no eren creacions perfectes, sinó el resultat d'un procés oportunista d'adaptació per selecció natural, i podien extingir-se en enfrontar-se a reptes ambientals futurs. Més endavant tornarem a parlar d'aquest caràcter oportunista de la selecció natural. Però ara cal remarcar que l'observació del registre fòssil va descobrir immediatament que les sèries estratigràfiques no mostraven la continuïtat de formes que el gradualisme exigia aparentment. Faltaven moltes formes intermèdies i el registre era discontinu.

Darwin es va enfrontar de cara amb aquest problema, i dedicà tot un capítol de *L'origen* a discutir la imperfecció dels registres geològics. La justificació d'aquesta imperfecció està exhaustivament documentada per part de Darwin basant-se en les dificultats de fossilització —no hem d'oblidar que Darwin tenia una formació geològica prèvia a la seva formació biològica. Però aquí ens interessen molt més les seves idees sobre l'especiació i com aquestes justifiquen també la discontinuïtat del registre fòssil. Per a Darwin la manca de formes intermèdies és, en molts casos, el resultat que les noves espècies es produeixen a partir de varietats locals, de distribució molt reduïda, en què la probabilitat de fossilització és normalment baixa. Només quan aquestes varietats s'hagin modificat prou perquè

la seva aptitud els permeti ocupar amb èxit noves zones de vida, es dispersaran. Si envaeixen àrees ocupades per l'espècie original i en aquests llocs es fossilitzen, les noves formes «apareixeran com creades allà de sobte, i seran simplement classificades com a noves espècies», segons ens diu Darwin (*L'origen*, cap. xiv, 1a ed. 1859, p. 465). Ben segur que aquest escenari biogeogràfic no és aliè al lector especialitzat. Ernst Mayr (1942), un dels pares de la nova síntesi evolutiva, va rescatar aquest model biogeogràfic en què les espècies es formen en aïllats fora de la distribució normal de l'espècie i, com és sabut, el va anomenar *especiació peripàtrica*.

Encara que les discontinuïtats del registre fòssil han estat superades en molts llinatges, com en el dels hominins, pels nous descobriments fòssils dels paleontòlegs en les darreres dècades, en molts casos el registre fòssil es manté incomplet. Aprofitant el model peripàtric, Eldredge i Gould (1972) van proposar que les espècies no són el resultat d'una modificació gradual, sinó que sorgeixen de sobte i es mantenen inalterades al llarg de la seva existència. Aquesta hipòtesi, anomenada *equilibri puntuat*, veu l'evolució com un conjunt d'episodis puntuals d'especiació, en els quals es generen tots els canvis, que separen (puntuen) llargs períodes de constància morfològica (estasi evolutiva). Aquí no estem parlant de diferents taxes d'evolució, quelcom ja acceptat per Darwin i molts paleontòlegs com Simpson. La hipòtesi puntuacionista nega el canvi gradual evolutiu de la descendència amb modificació, tal i com Darwin havia proposat. És per això que segons els seus autors aquesta hipòtesi és revolucionària.

Han passat més de trenta anys des de la formulació de la hipòtesi dels equilibris puntuats i això ens dóna una perspectiva per analitzar la seva realitat. Si ens centrem en l'especiació com un procés, és clar que la se-

lecció natural hi té molt a dir (vegeu l'altre article de Fontdevila en aquest mateix volum). A mesura que els estudis genòmics i ecològics actuals generen noves dades, el paper de la selecció natural en la divergència i el manteniment de les espècies està sent revalorat, la qual cosa ens apropa cada vegada més a les idees darwinistes. Les revolucions genètiques proposades per Mayr (1963, p. 533) i els partidaris de les diferents variants de l'especiació peripàtrica no escapen als mecanismes de la genètica de poblacions convencional, entre els quals la selecció natural és primordial, encara que no l'únic. Els experiments que han sotmès organismes de laboratori a colls d'ampolla poblacional per estudiar l'efecte de la reducció de la mida de la població (efecte fundador) no demostren clarament que es generin canvis genètics profunds. Almenys, les dades experimentals i poblacionals demostren que els canvis incideixen bàsicament en l'aïllament sexual i són el resultat probablement de la selecció sexual (vegeu Fontdevila i Moya, 2003, p. 183-187). És veritat que l'aïllament geogràfic facilita moltes vegades la divergència, però no és un requisit indispensable per a l'especiació. Per contra, els canvis provocats per l'ambient, ja sigui per selecció o elecció d'hàbitat, estan molt documentats i demostren el paper de la selecció ecològica en la divergència (vegeu l'altre article de Fontdevila en aquest mateix volum). En resum, encara que és probable que moltes vegades els períodes d'especiació siguin ràpids, com ho demostren per exemple les radiacions adaptatives dels cíclids o els salts d'hoste d'insectes monòfags, es tracta de canvis en taxes d'evolució adaptativa i no de processos nous aliens a l'efecte combinat de la selecció i la deriva genètica.

L'estasi morfològica, l'altre pilar del puntuacionisme, es pot explicar per molts mecanismes de la biologia de poblacions

coneguts des de fa molt temps. La selecció estabilitzadora, la pleiotropia antagònica o la plasticitat fenotípica permeten entendre per què la morfologia no canvia malgrat que la selecció natural estigui actuant. La deducció que és impossible pensar que les espècies és mantinguin inalterades en grans estrats geològics perquè l'ambient no es pot mantenir constant en llargs períodes de temps és desconèixer com funciona l'evolució per selecció natural. Futuyma (2005, p. 402) argumenta tot just el contrari. Quan hi ha molts canvis ambientals inconsistents en el temps, la selecció genera canvis morfològics fluctuants de curta periodicitat que no són detectables en el registre fòssil. Per contra, només els canvis ambientals que generen hàbitats que es mantenen constants són els que poden generar canvis a llarg termini. Finalment, l'ambient pot ser també puntuacionista, com sembla el cas de molts canvis del nivell de l'aigua als llacs africans, com el Turkana, on s'han descrit estasis i puntuacions morfològiques de molluscs fòssils.

Resumint, el registre fòssil ha estat, i segueix sent, un dels baluards de la teoria evolutiva. Ningú no pot defensar ja que els fòssils són pedres del dimoni. Els fòssils ens ajuden a reconstruir la història de la vida al planeta i sense aquests la nostra comprensió de l'evolució seria molt menys precisa. Però el registre fòssil té les seves limitacions. És impossible deduir els mecanismes evolutius solament a partir dels patrons paleontològics de la morfologia, i els estudis de les poblacions actuals (neontològics) són necessaris per esbrinar aquests mecanismes. El patró de la discontinuïtat del registre fòssil es pot explicar perfectament amb els mecanismes de la biologia de poblacions, com hem vist més amunt. El patró del puntuacionisme és important, però es pot interpretar perfectament dins d'una òptica darwinista. Levinton (2001) ha criti-

cat el punt de vista que tot el canvi evolutiu es produeix en períodes puntuals d'especiació perquè el canvi gradual de velocitat variable mitjançant mecanismes de la moderna teoria evolutiva pot explicar els exemples puntuacionistes. D'altra banda, el registre fòssil mostra també molts exemples de canvi gradual intraespecífics i interespecífics que normalment són obviats pels puntuacionistes. Fa la impressió que Gould, Eldredge i altres puntuacionistes han intentat crear un fals enemic: el darwinista que solament creu en la velocitat constant del canvi evolutiu. A mesura que els estudis moleculars del genoma i del desenvolupament ens aporten més dades veiem que les regles del joc darwinista són vàlides tant a escala intraespecífica com interespecífica. De tots els nous coneixements, els de l'evolució de la forma, dels quals ni Darwin ni els pares de la síntesi van poder dir gaire, són els que possiblement estan permetent amb més fermesa que el darwinisme segueixi més viu que mai. Però això és una altra història, de la qual parlarem més endavant.

### L'explosió del càmbric

La dificultat de trobar homologies morfològiques entre els diferents tipus corporals ha estat tradicionalment un argument anti-darwinista. Establir homologies és una tasca feixuga per dos motius. En primer lloc, si el temps evolutiu és llarg les estructures s'han modificat tant que és difícil reconèixer el seu origen comú. Moltes estructures es detecten com a homòlogues observant els estadis embrionaris abans que les formes adultes. En segon lloc, els canvis no són solament estructurals, sinó que les estructures homòlogues derivades poden tenir funcions molt diferents de les originals. Això es pot observar ja en les homologies de les extremitats dels vertebrats que ser-



veixen per a diverses formes de locomoció (marxa terrestre, vol, natació), però l'exemple de la transformació dels ossos de la mandíbula dels rèptils en els ossets de l'òïda mitjana dels mamífers és força il·lustratiu. Aquest procés d'apropiació d'una estructura ancestral per, mitjançant modificació, canviar la seva funció, és molt corrent tant a escala morfològica com molecular, i ha estat denominat *cooptació*, i la nova estructura, *exaptació*. El concepte d'exaptació substitueix el de preadaptació, i corregeix les connotacions teleològiques d'aquest últim, que podrien induir a pensar que un caràcter podria ser seleccionat en funció de la seva futura utilitat.

A escala genètica els problemes podrien ser anàlegs. El mateix Ernst Mayr (1963, p. 609), un dels arquitectes de la teoria sintètica, va escriure que «la recerca de gens homòlegs és completament inútil excepte en organismes estretament emparentats». Òbviament, la interpretació evolutiva és que els enormes períodes de temps han modificat tant l'estructura dels gens que és pràcticament impossible reconèixer el seu origen comú. Però la interpretació antievolucionista d'aquestes dificultats és que no hi ha homologies perquè no existeix un ancestre comú.

El registre fòssil del càmbric, un període geològic que està datat entre fa 543 i 505 milions d'anys, suggereix l'aparició ràpida (geològicament parlant), en menys de vint milions d'anys, d'una gran varietat de plans corporals animals o fílums, que inclouen no solament els actuals sinó també d'altres desapareguts. Aquesta explosió, com ha estat anomenada tradicionalment, ha donat peu als antievolucionistes a negar el mecanisme evolutiu gradual darwinista en l'origen dels grans fílums.

El problema és antic i prové de la dificultat històrica d'establir relacions filogenètiques entre els fílums. Els grans anatomis-

tes del segle XIX, tots creacionistes, es van esforçar a establir aquestes relacions. El geni de Georges Cuvier, professor del Museu d'Història Natural de París i fundador de la moderna anatomia comparada, va arribar a reduir tota la biodiversitat animal a quatre plans corporals o *bauplans*: Vertebrata (vertebrats), Mollusca (molluscs), Articulata (artròpodes) i Radiata (animals amb simetria radiada), entre els quals, segons ell, era impossible passar mitjançant canvis evolutius, la qual cosa s'oposava a l'evolució gradual anatòmica. Aquesta discontinuïtat insalvable entre els fílums ha estat explotada recurrentment pels detractors de l'evolució darwinista. Malgrat que la idea d'un sol pla corporal ancestral va arribar a ser defensada per Geoffrey Saint-Hilaire, un altre anatomista cèlebre, Cuvier la va dinamitar en una famosa sessió de l'Acadèmia de Ciències. Val a dir que aquestes homologies eren interpretades com a variacions de tipus ancestrals fixos (arquetips) i mai com a producte de l'evolució. La prova definitiva de la unitat global de tipus ha hagut d'esperar els estudis moleculars recents de la biologia del desenvolupament (vegeu l'article de Baguñà en aquest volum). També la datació molecular, de la qual parlaré més endavant, indica que les estructures moleculars típiques dels fílums tindrien una antiguitat molt més enllà del càmbric.

Aquesta polèmica antiga ha estat ressuscitada en part, encara que en una versió evolutiva però antidarwinista, per Stephen Jay Gould, que la va popularitzar en el seu llibre *Wonderful life* (1993). Des del seu origen fins als inicis del càmbric, un període de més de 3.000 milions d'anys, la vida ha estat representada en el nostre planeta per procariotes i algues eucariotes unicel·lulars. Els primers vestigis animals multicel·lulars estan datats de fa uns 640 milions d'anys i des d'aleshores es coneixen dues grans radiacions successives: la primera fa uns 580

milions d'anys (el precambrià), anomenada de *Ediacara*, pel lloc d' Austràlia on es van trobar els primers d'aquests fòssils; la segona està registrada en roques d'una antiguitat entre 525 i 505 milions d'anys per tot el món, i és l'anomenada *explosió del càmbric*. La fauna d'Ediacara consta de formes centimètriques tubulars, ramificades i radials, que en molts casos fan recordar les meduses (fílum cnidaris), però que moltes vegades no es poden relacionar amb cap fílum actual. Sigui com sigui, aquesta fauna, que es va extingir fa uns 540 milions d'anys, és de difícil caracterització segons els patrons corporals actuals, però demostra que en aquesta època existien ja avantpassats dels animals del càmbric. Recentment, en una reunió de la Societat Geològica Americana, Loren Babcock (2008) ha presentat proves de les petjades d'un animal amb potes d'Ediacara, que podia ser un artròpode similar a un centpeus. Un indicatiu més que la vida complexa podria haver estat ja present abans del càmbric.

L'explosió del càmbric està perfectament documentada en el jaciment del Burgess Shale, descobert pel paleontòleg Charles Scott en una expedició a la British Columbia (Canadà) el 1909. Aquest jaciment conté unes cent quaranta espècies animals assignades a més de deu fílums d'una antiguitat de fa uns 505 milions d'anys. Actualment, altres jaciments més antics com el de Chengjiang (Xina) demostren que la vida del càmbric estava generalitzada al planeta i que les estructures corporals estaven ja molt ben desenvolupades. En particular, formes complexes com els artròpodes i els lobopodis ja s'havien diversificat àmpliament. I tot això s'havia produït en menys de vint milions d'anys! És més, des d'aleshores no s'han originat fílums animals nous. Això, juntament amb el fet que alguns autors, com Gould, pensen que molts fílums del càmbric s'han extingit, ha alimentat la idea que

la història de la vida no mostra un augment progressiu de diversificació sinó tot el contrari, una disminució de l'abundant diversitat (un terme que descriu la diversificació en plans corporals) que va existir en el càmbric (vegeu la figura 3).

El desafiament que representen aquests fets per al darwinisme és evident. En primer lloc, la sobtada aparició dels plans corporals explicaria les dificultats de trobar homologies entre fílums i donaria suport al fet que altres «forces» independents de la selecció natural haguessin dirigit aquesta explosió del càmbric. Aquestes forces no selectives no han estat mai ben definides, però, en la seva forma més documentada, fan referència a causes internes, com la invenció de bateries de gens constructors de la forma. Aquest és el camp de la genètica del desenvolupament i l'embriologia, dues disciplines que han aclarit en els darrers vint anys molts aspectes de la biologia evolutiva del desenvolupament (abreujadament, *evo-devo*). En segon lloc, la pregunta sobre per què la selecció natural no ha estat capaç de fer que nous plans corporals evolucionessin des del càmbric és també un altre desafiament al darwinisme. Ambdós desafiaments han estat motiu d'especulacions en les darreres dècades amb solucions internalistes, basades sobretot en les limitacions del desenvolupament, però també amb solucions externalistes fent servir els coneixements que hem anat assolint sobre la història dels canvis climàtics, geogràfics i ecològics del planeta. Moltes d'aquestes especulacions s'estan aclarint amb els nous estudis de l'*evo-devo* i també de l'ecologia evolutiva.

### L'evolució de la forma

El 1947, una reunió a Princeton (EUA) per discutir l'estat de la teoria de l'evolució va

servir per cristallitzar el que després s'anomenaria la *teoria sintètica moderna de l'evolució* (o *nova síntesi*, abreujadament). Com és ben sabut, la teoria sintètica, recapitulada en el llibre de Julian Huxley *Evolució: la síntesi moderna* (1942), postula que l'evolució pot explicar-se mitjançant l'acció de la selecció natural sobre petits canvis genètics en les poblacions (microevolució) i que l'acció continuada d'aquest mateix mecanisme al llarg del temps explica els grans canvis observats en els nivells taxonòmics superiors (macroevolució). La genètica de poblacions va ser incorporada al darwinisme en aquesta síntesi, cosa impossible en el darwinisme original a causa de la manca d'una teoria genètica en temps de Darwin. Però la nova síntesi no va poder incorporar

una teoria genètica del desenvolupament perquè no existia. Per aquesta raó, molts evolucionistes com Sean Carroll (2005), un genètic del desenvolupament, mantenen que malgrat la seva modernitat i síntesi, aquesta teoria era incompleta. La nova síntesi no va poder explicar l'evolució de la forma i va tractar el desenvolupament (és a dir, l'embriologia), com una «caixa negra» que transformava la informació genètica en les estructures corporals dels organismes mitjançant l'acció ordenada de gens, la naturalesa i el funcionament dels quals eren pràcticament desconeguts.

El descobriment d'aquests gens és antic. El 1915 un genètic, anomenat Calvin Bridges, va obtenir una mosca mutant que tenia dos parells d'ales, el segon parell en comptes dels halteris. Era el mutant Bithorax. A partir d'aleshores, altres mutants com aquest, en què una part del cos es transforma en una altra, es van anar trobant en *Drosophila melanogaster*, la mosca model de la genètica, que era l'organisme de treball d'un grup de genètics il·lustres dirigits per T. H. Morgan a la universitat de Columbia de Nova York. Un altre d'aquests mutants s'anomena Antennapedia, perquè té potes al cap en lloc de les antenes. De fet, ja William Bateson havia descrit el 1894 un seguit de monstres d'aquest tipus en molts organismes com borinots, crancs, papallones, grànates i d'altres. També hi ha «monstres» humans, com el cas d'individus amb costelles extra, un o dos parells de mugrons addicionals, dits supernumeraris i altres de més esfereïdors, com la presència d'un sol ull central (ciclòpia) o d'un parell extra de petites orelles. Totes aquestes anormalitats, en què una part del cos adquireix la forma d'una altra part, les va anomenar *homeòtiques*.

La importància que aquests mutants homeòtics tenien per a Bateson era que demostraven, segons ell, que l'evolució morfològica podia produir-se a salts i no segons el

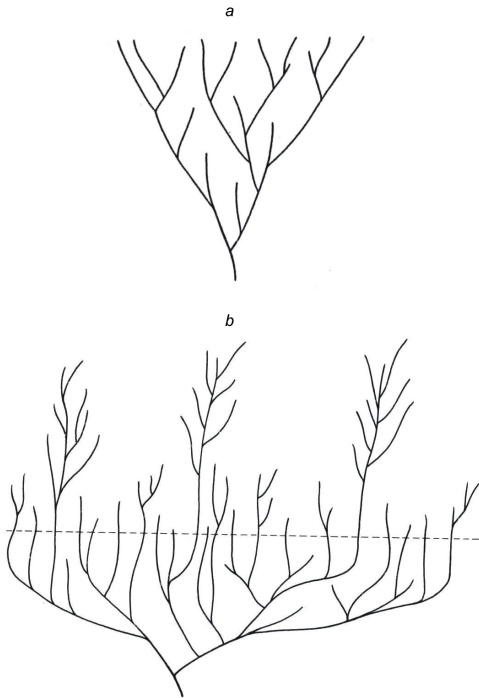


FIGURA 3. a) Arbre de la vida segons Darwin i b) arbre de la vida segons Gould. S'observa que la disparitat disminueix després del càmbric (nivell de la línia discontinua).

gradualisme advocat per Darwin. Els canvis saltacionals o macromutacions eren l'alternativa a les micromutacions afavorides pels evolucionistes darwinistes, fruit dels estudis impecables fets en les poblacions. L'argument saltacionista és que si bé les micromutacions són el fonament de la variabilitat sobre la qual actua la selecció natural en els canvis evolutius menors, en les poblacions i en l'especiació, els canvis majors responsables de l'origen dels grans tipus morfològics serien el resultat de les macromutacions. No cal dir que la majoria de genètics han dubtat sempre d'aquesta dicotomia (vegeu, però, Goldschmidt, 1940). Els estudis recents sobre els gens homeòtics els han donat la raó.

Els mutants homeòtics obtinguts pels investigadors de les mosques són un exemple, però no l'únic, de com les lleis de la genètica i de l'evolució de les mosques i d'altres organismes «inferiors» són extrapolables als altres éssers vius. De fet, dos investigadors il·lustres, Jacob i Monod (1961), mentre estudiaven la regulació genètica del bacteri *Escherichia coli* van iniciar el camí d'aquesta extrapolació. Qui hagi llegit el magnífic llibre *Le hasard et la nécessité* (L'atzar i la necessitat) sap de què estic parlant i pot entendre la famosa frase de Monod (1971) «El que és cert per a *E. coli* ho és també per a l'elefant». El fet és que quan les tècniques de la biologia molecular van estar disponibles, els vuit gens responsables dels mutants homeòtics de *Drosophila* van ser clonats i es va veure que cartografiaven junts el tercer cromosoma de la mosca formant dos grups: els complexos Bithorax (tres gens) i Antennapedia (cinc gens). El més característic d'aquests gens és una seqüència d'uns cent vuitanta nucleòtids (*homeobox*) molt semblant en tots que codifica un domini proteic (una part de la proteïna total codificada) de seixanta aminoàcids (homeodomini). Quan es va comparar aquest homeodomini proteic amb el

d'altres proteïnes que, enllaçant-se a certes regions del DNA, regulaven l'expressió dels gens de bacteris i llevats, la semblança va ser total. Els gens homeòtics eren, per tant, sospitosos de codificar proteïnes reguladores dels interruptors genètics del desenvolupament animal. Però el més important, evolutivament parlant, era la gran homologia entre gens d'organismes tan allunyats com *Drosophila* i els llevats. Aquesta homologia es va confirmar seqüenciant altres organismes. Per exemple, dels seixanta aminoàcids de l'homeodomini, cinquanta-nou eren idèntics entre ratolins i *Drosophila*, dos organismes els llinatges dels quals s'havien separat abans de la famosa explosió del Càmbric de la qual ja hem parlat, és a dir, fa més de 500 milions d'anys. Ningú, ni el mateix Mayr, hauria sospitat que plans corporals tan diferents com el d'una mosca (un artròpode) i el d'un ratolí (un cordat) estan construïts pels mateixos gens. La unitat del tipus únic semblava comprovada.

Els gens *Hox*, que és com s'anomenen aquests gens amb *homeoboxes*, no són els únics que intervenen en la construcció del cos; de fet, ocupen una posició intermèdia en la cascada de gens del desenvolupament. En *Drosophila* n'hi ha uns quants centenars i nosaltres potser en tenim tres mil. Molts d'aquests gens estudiats presenten grans homologies i s'expressen en les mateixes estructures (ulls, potes, ales, etc.) en tots els organismes. La manera d'actuar d'aquests gens és semblant a la d'un GPS, segons Carroll (2005). De la mateixa manera que un localitzador GPS integra mesures diverses per situar el lloc, el DNA interruptor situat al costat dels gens, normalment en posició 5', conté seqüències (signatures) que s'enllacen amb les proteïnes reguladores codificades per altres gens i la combinació específica d'aquests *inputs* determina la posició del cos on ha d'expressar-se el gen per construir un ull, una pota o un cor. El poder

de la combinatòria és enorme, ja que si pensem que un animal té unes cinc-cents proteïnes d'enllaç, hi ha  $500^2 = 250.000$  parells de combinacions,  $500^3 = 125.000.000$  combinacions triples i més de seixanta mil milions de combinacions quàdruples possibles per situar el lloc d'actuació d'un gen.

L'entramat de relacions entre els gens promogudes per aquesta sèrie d'interruptors gènics és complexa, però, en tot cas, els estudis d'*evo-devo* (i de filogènia molecular) ens demostren que existeix una unitat de tipus que es pot datar molt més enllà del càmbric, que l'evolució de la forma (la biodiversitat) depèn més de quan i on s'expressen els gens que de les diferències entre aquests i que els canvis evolutius importants són als gens reguladors i a les signatures d'enllaç (els interruptors) més que als gens estructurals. Aquests estudis expliquen també per què el nombre de gens estructurals no està relacionat directament amb la complexitat orgànica i permet entendre per què nosaltres i els ratolins tenim aproximadament el mateix nombre i tipus de gens (uns vint-i-tres mil) malgrat les nostres diferències morfològiques i fisiològiques.

L'estructura jeràrquica, reguladora i modular dels gens del desenvolupament possibilita l'aparició de molta variabilitat fenotípica sobre la qual pot actuar la selecció natural. És aquesta variabilitat d'una categoria diferent de la variabilitat proposada pel darwinisme? Sí, en el sentit que és generada en gran part no per canvis dels gens codificants sinó per canvis en les seqüències reguladores (els interruptors), encara que també en gens codificadors (vegeu Hoekstra i Coyne, 2007). No, si pensem que els canvis fenotípics del desenvolupament són del tipus saltacional afavorit per Bateson i tots els saltacionistes posteriors. És impensable que un mutant homeòtic, tal i com apareix en els nostres laboratoris, pugui tenir cap èxit a la natura. La selecció natural ben se-

gur que eliminaria immediatament els fenotips Bithorax. Per contra, *l'evo-devo* ens explica que encara que els insectes amb dos parells d'ales «siguin el producte de l'evolució de la repressió de la formació de les ales mitjançant les proteïnes Hox mentre actuen al primer segment toràcic i en tots els segments abdominals, aquesta repressió deu haver evolucionat en fases en els diferents grups ancestrals d'insectes, perquè el registre fòssil conté espècies en què la repressió alar va ser solament parcial», tal i com ens explica Carroll (2005, p. 179). En definitiva, l'evolució gradual darwinista entra perfectament dins de les regles arquitectòniques del desenvolupament.

## LA RECONSTRUCCIÓ DARWINISTA: OPORTUNISME *VERSUS* DISSENY

La majoria de reptes actuals del darwinisme provenen, com hem vist, de «ressuscitar» antics conceptes, que, com les macromutacions, es van formular quan els nostres coneixements biològics i geològics eren molt incomplets. La pregunta és si els nous avenços científics confirmen aquests reptes o més aviat els invaliden. Un altre aspecte que possiblement genera controvèrsia és la manca d'enteniment del procés selectiu. Aquest és un aspecte delicat en el qual resulta molt sorprenent comprovar que tot sovint en les converses sobre evolució amb persones no acadèmiques, però també amb professors i investigadors d'altres especialitats, s'observen alguns malentesos sobre el mecanisme de la selecció natural.

Els avenços en el registre fòssil juntament amb el desenvolupament espectacular de la filogènia molecular demostren que els desafiaments paleontològics al darwinisme són cada vegada menys crítics. La discontinuïtat del registre no demostra necessàriament la hipòtesi dels equilibris puntuats,

com hem justificat abans. També hem descrit més amunt com les formes complexes ja existien abans del càmbric. Les restes fòssils precambrianes com la fauna d'Ediacara corresponen a organismes complexos però sense parts dures fossilitzables, la qual cosa no és estrany si tenim en compte la gran quantitat d'organismes tous que existeixen actualment. Els estromatòlits, tapets microbians rics en bacteris fotosintètics (cianobacteris), molt abundants des de fa 3.000 milions d'anys, no sembla que hagin estat capaços d'acumular nivells d'oxigen lliure a l'atmosfera comparables als actuals fins fa uns 600 milions d'anys. Però, una vegada es van assolir aquests nivells, hi ha raons fonamentades que l'abundància d'oxigen va permetre que els animals pluricel·lulars (metazous) poguessin adquirir una bioquímica de difusió adequada, que el collagen se sintetitzés i fes possible l'adherència cel·lular, i que la secreció calcària dels exosquelets tingués lloc. A partir d'aleshores la fossilització de les parts dures hauria ja estat possible.

L'argument que la pobresa del registre precambrià fa que l'explosió dels plans corporals del càmbric sigui un artefacte i que aquests plans ja estaven presents molt abans té en part el suport dels estudis de filogènies moleculars en gens homòlegs ancestrals. Aquestes filogènies utilitzen la datació del rellotge molecular. En general aquests estudis demostren que la separació dels fílums es remunta a períodes molt allunyats del precambrià. Així, els estudis de Wray *et al.* (1996) i Blair i Hedges (2005) basats en seqüències proteiques troben que la divergència entre fílums data entre fa 800 i 1.200 milions d'anys. Posteriorment alguns estudis han fet correccions per canvis en la taxa molecular d'evolució. En els estudis més conservatius la data d'origen dels fílums s'endarrereix almenys 100 milions d'anys respecte a l'inici del càmbric.

Sigui com sigui, els coneixements dels mecanismes jeràrquics dels gens del desenvolupament ha contribuït també a donar suport al fet que els plans corporals bàsics estaven ja formats molt abans del càmbric. Aquests gens són extremadament semblants en tots els fílums, la qual cosa demostra una homologia molt ancestral. Un exemple d'això són els gens de la formació de l'ull, un caràcter que també s'ha utilitzat tradicionalment per desafiar el paper de la selecció natural en l'evolució dels òrgans complexos.

## LA REDUCCIÓ DE LA COMPLEXITAT: AHIR I AVUI

Els arguments antidarwinistes de l'origen dels òrgans complexos estan basats en dues fallàcies. La primera afirma que els òrgans complexos i, en general, els organismes, tenen un disseny perfecte. La segona postula que és impossible l'evolució gradual d'un òrgan complex perquè els estadis intermedis serien poc o gens aptes per a la supervivència i, per tant, l'origen de l'òrgan ha de fer-se de cop. No ens entretindrem gaire en l'argument de la perfecció del disseny. És ben sabut que els exemples d'imperfeció de disseny són abundants i van des d'estructures innecessàries, com per exemple les ales inútils dels pingüins i els estruços, les dents rudimentàries de les balenes o el nostre còccix al final de la columna vertebral, fins a estructures molt allunyades de la perfecció com la posició anterior de les fibres nervioses davant de les cèl·lules fotoreceptores de la retina del nostre ull, i no darrere, com un bon disseny hauria aconsellat. És per això que l'ull dels vertebrats s'anomena *de retina invertida*, a diferència dels ulls de retina normal presents en altres organismes com els cefalòpodes (els pops, per

exemple). No cal dir que la raó d'aquest mal disseny és l'oportunisme històric del funcionament de l'evolució per selecció natural.

Ja fa temps que l'argument del disseny perfecte ha estat invalidat com a prova de la necessitat d'un dissenyador perfecte. Dawkins (1986) ha ironitzat dient que en cas d'existir un dissenyador (o rellotger) aquest hauria estat cec. D'altres com Jacob (1982), han dit que hauria estat un llauner en comptes d'un dissenyador. Però el segon argument, *l'argument de la complexitat irreductible*, com s'anomena en la versió més recent, mereix una reflexió perquè segueix estant a la palestra dels antidarwinistes. Són els defensors del «disseny intel·ligent», una versió actual del creacionisme (vegeu l'article de Barbadilla en aquest mateix volum). Però a més a més, l'origen de la complexitat morfològica, la gran absent de la nova síntesi, constitueix un argument que alguns evolucionistes utilitzen també per negar la selecció natural com a motor de l'evolució adaptativa.

L'ull ha estat un dels exemples més utilitzats per negar la descendència amb modificació com a explicació de l'evolució dels òrgans complexos. Des de sempre s'explicava la gran diversitat d'estructures d'ulls com el resultat de múltiples processos evolutius independents, entre quaranta i seixanta-cinc segons Salwini-Plawen i Mayr (1977), en els diferents grups zoològics. La formació repetida dels ulls partint de zero era possible, però era més probable que l'evolució hagués utilitzat estructures antigues d'un o diversos avantpassats senzills comuns a tots els grups per anar construint pas a pas els diferents tipus d'ulls. Aquesta manera global d'evolucionar resoluria millor el segon argument antievolucionista: els passos intermedis són adaptatius perquè representen òrgans molt simples detectors de llum que confereixen aptitud als organismes ancestrals. La demostració d'aquesta unitat de

tipus és un èxit de la genètica del desenvolupament.

La història moderna de l'evolució de l'ull comença amb l'estudi del mutant *Eyeless* de *Drosophila* per part de l'equip de Walter Gehring (Quiring *et al.*, 1994). Aquest mutant impedeix la formació de l'ull. La seqüència normal del DNA del gen *eyeless* codifica una proteïna que és extremadament semblant a les codificades pels gens *aniridia*, en humans, i *small eye*, en els ratolins. Sorprenentment totes aquestes proteïnes, necessàries per a la formació de l'ull, són la mateixa, que s'anomena Pax-6. L'homologia i l'extrema conservació d'aquests gens es va fer ben palesa quan els investigadors van ser capaços d'activar el gen *Pax-6* de ratolí en *Drosophila* i va induir teixit ocular de mosca. És més, aquesta intercanviabilitat funcional es dona entre Pax-6 aïllades d'organismes tan diferents com pops, planàries i anèl·lids. L'explicació evolutiva més versemblant és que un avantpassat comú a tots aquests animals ja utilitzava *Pax-6* per desenvolupar un tipus d'ull probablement molt primitiu. Aquest ull, semblant al que es troba en algunes larves d'anèl·lids marins, constaria de dues cèl·lules, un fotoreceptor i una cèl·lula pigmentada. Però, a més a més, aquest «ull» conté ja components proteics que, com les opsines, formen part dels ulls més complexos.

La complexitat de l'ull és bàsicament el resultat de muntar un gran nombre d'aquestes estructures bicel·lulars en l'espai utilitzant els mateixos tipus de cèl·lules i de gens oculars. No es tracta de derivar uns ulls moderns dels altres. Això faria difícil explicar l'aptitud dels passos intermedis. Per contra, cada llinatge (fílum) animal ha evolucionat a partir d'una estructura comuna mitjançant canvis graduals que han anat millorant la funcionalitat sense perdre l'aptitud en els estadis intermedis. Un exemple d'aquesta evolució gradual es pot observar

en els molluscs, els ulls dels quals estan representats des d'una taca ocular pigmentada, passant per diferents ulls en forma de calze, fins a arribar als ulls amb cristallí i tan complexos com els dels pops (vegeu la figura 4). Aquesta evolució gradual a partir d'un conjunt de gens mestres comuns molt antics no és patrimoni exclusiu de l'evolució de l'ull. *Levo-devo* ens ha demostrat que els diferents cors, sistemes digestius, músculs, sistemes nerviosos i extremitats animals utilitzen també antics gens constructors comuns. Aquests gens constructors

d'òrgans formen part d'una col·lecció àmplia de gens d'una «caixa (*kit*) d'eines genètiques», en paraules de Carroll (2005), una gran proporció dels quals són factors de transcripció com els gens mestres, però que inclou també gens que codifiquen proteïnes que actuen com a senyals entre cèl·lules.

Aquests gens són molt conservadors i l'evolució de la complexitat de la forma és el resultat de la combinació de les signatures dels seus interruptors més que dels canvis en les seves zones codificants, com ja hem indicat abans. Però aquí cal recal-

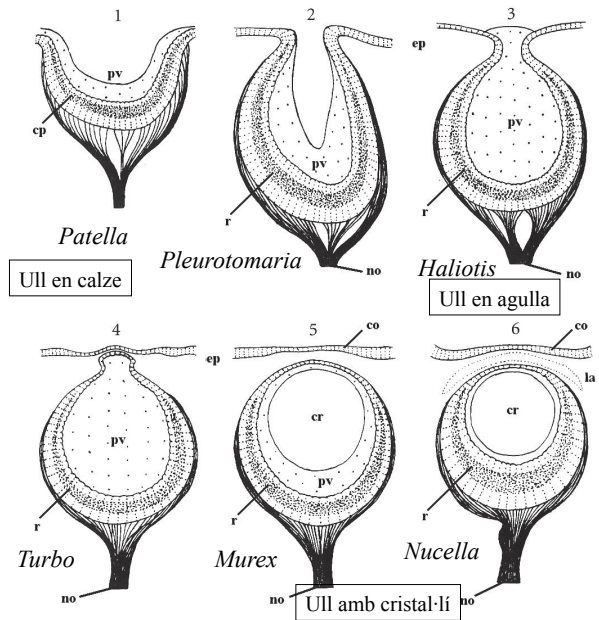


FIGURA 4. Esquemes detallats d'ulls de gasteròpodes ordenats en grau creixent de complexitat: 1) ull en calze obert de *Patella*; 2) calze més tancat de *Pleurotomaria*; 3) ull en agulla d'*Haliotis*; 4) ull tancat de *Turbo*; 5) ull amb cristal·lí (cr) de *Murex*, i 6) ull amb cristal·lí de *Nucella*. En les estructures més primitives (1, 2, 3 i 4) el calze de l'ull es va tancant progressivament, i la seva curvatura interna afavoreix una millor concentració de la llum a les cèl·lules de la retina (r) i una ocupació de la cavitat d'un líquid proteic d'origen cel·lular (pv: proteïna vítria) que protegeix la retina dels danys exteriors. En els ulls més evolucionats (5 i 6) alguns dels fluids de la cavitat s'endureixen amb proteïnes més concentrades i formen una lent convexa (cr: cristal·lí) que permet un enfocament millor de la llum sobre la retina. ep: epiteli; cp: cèl·lules pigmentades; no: nervi òptic; co: còrnia (Salvini-Plawen i Mayr, 1977).



car que la conservació, tal com la innovació d'aquestes xarxes reguladores, no ha de ser aliena a la selecció natural gradualista. La diferència respecte de la interpretació de la nova síntesi, en què els canvis eren atribuïts a mutacions en gens codificadors, està en el fet que els canvis innovadors es generen en gran part mitjançant mutacions en les seqüències de DNA de les signatures dels interruptors i en la seva combinatòria. En resum, l'evolució de la forma és més aviat el resultat de com (on i quan) s'utilitzen les proteïnes reguladores que de canvis en aquestes proteïnes.

Cal puntualitzar que aquesta estratègia no es dona solament en els nivells taxonòmics de rang superior; també podem trobar-la en les espècies pròximes i en les poblacions. Una espècie de peix espinós de la família Gasterosteidae presenta dues formes en molts llacs d'Amèrica del Nord: una amb espines reduïdes, que ocupa els fons poc profunds, i una altra amb espines normals, que es troba en aigües obertes. Aquests fenotips són adaptatius. En aigües obertes les espines llargues protegeixen els peixos dels depredadors, però en els fons lacustres els peixos amb espines reduïdes són menys depredats per part de les larves dels odonats (libèl·lules), les quals atrapen els peixos per les seves espines. El principal gen responsable d'aquesta reducció és un gen mestre (*Pitx1*). Com a bon gen constructor, aquest gen és també el responsable del desenvolupament de les aletes pelvianes dels peixos i de les extremitats posteriors dels mamífers. Quan els investigadors David Kingsley i Dolph Schluter, amb els seus col·laboradors (vegeu Shapiro *et al.*, 2004) van comparar les proteïnes *Pitx1* d'ambdues formes de peixos, no van trobar cap diferència. Com calia esperar, les diferències eren que la signatura dels interruptors gènics que regula l'expressió pelviana havia canviat en la forma reduïda i havia desactivat el gen *Pitx1*

en aquesta regió. L'evolució d'aquestes dues espècies és el resultat de diversos successos d'especiació ecològica allopàtrica i simpàtrica (Rundle i Schluter, 2004; vegeu l'altre article de Fontdevila en aquest mateix volum).

Aquesta reducció de les extremitats posteriors ha tingut lloc moltes vegades en els vertebrats (p. ex., en els cetacis, les serps i altres tetràpodes sense potes). Però també hi ha molts exemples d'evolució de noves formes en les poblacions. El cas dels patrons de les ales de *Drosophila* ha estat estudiat a fons. En aquest cas Carroll i el seu equip han desxifrat com els canvis en diversos interruptors de gens codificants d'enzims que sintetitzen melanina són els responsables de la gran diversitat de patrons d'ales en la mosca. Aquests exemples demostren que l'evolució de la forma és ràpida però que no es fa en un sol pas, sinó que sovint és el resultat de diversos canvis reguladors que generen variabilitat seleccionable.

En resum, *l'evo-devo* ens ha demostrat que la complexitat de la forma no és irreductible, com defensen els apòstols del disseny intel·ligent, sinó que es pot reduir a un conjunt de passos graduals, bàsicament en les cascades reguladores del gens mestres del desenvolupament (vegeu l'article de Baguñà en aquest mateix volum).

## ATZAR, NECESSITAT, OPORTUNISME I... GRADUALISME

En el darrer capítol d'aquest volum hi ha una descripció detallada de la història i els arguments dels moviments creacionistes reencarnats actualment en la hipòtesi del disseny intel·ligent (vegeu Forrest i Gross, 2005, per a un tractament exhaustiu). El lector trobarà allà informació rellevant d'algunes fallàcies dels arguments antidarwinistes, com el de la complexitat irreductible,

discutit a fons en l'apartat anterior. Sovint, aquests arguments són adoptats per persones no necessàriament militants d'aquests moviments. Cal preguntar-nos per què els arguments antidarwinistes tenen tant d'atractiu en el ciutadà normal de moltes societats «avançades». És evident que hi ha un component educatiu i religiós, però m'inclino a pensar que moltes vegades manca una comprensió acurada dels mecanismes de l'evolució. Aquests mecanismes no són fàcils d'assolir en la versió actual de la teoria evolutiva (vegeu Fontdevila i Moya, 2003) i requereixen una sòlida formació científica, que inclou la biologia, però també la matemàtica (l'estadística en particular), les ciències físiques i químiques i també les geològiques. Però a diferència d'altres teories del mateix rang de complexitat, com la mecànica quàntica i la relativitat, que ningú no gosaria discutir sense uns coneixements aprofundits, la teoria de l'evolució és motiu de discussions agosarades des de posicions d'aficionats.

La selecció natural, el cor de la teoria de l'evolució, és un mecanisme senzill d'entendre en aparença, però la seva contundència amaga una complexitat no immediata. El joc entre l'atzar i la necessitat inherent al mecanisme evolutiu ha estat perfectament perfilat moltes vegades (vegeu Monod, 1971). Malgrat tot, la idea que la meravellosa biodiversitat que observem i, sobretot, que l'extrema «perfecció» conscient, sospitosament egotista, de la nostra espècie, hagin estat el resultat del cec atzar de les mutacions, és intuïtivament inacceptable. I plantejat així és cert. Però no és més cert que el plantejament és fallaç, sospitosament fallaç si m'ho permeteu. La mutació és un mecanisme a l'atzar, però la selecció natural és tot menys un procés d'atzar, és un mecanisme que tria només allò (organismes, òrgans, comportaments, estructures en definitiva) que és capaç de sobreviure millor que tota la resta;

és a dir, tria el més apte. És el component de la necessitat i, per tant, és determinista. No som el resultat de l'atzar. L'atzar proporciona la variabilitat heretable però és la selecció natural la que decideix qui és el més apte per evolucionar.

El joc entre atzar i necessitat és complicat. La selecció natural no és omnipotent. Ha de jugar en un escenari contingent en el qual, entre altres factors, la transmissió intergeneracional està subjecta als «errors» de mostreig deguts a la mida finita de les poblacions, un mecanisme anomenat *deriva genètica*, perquè és capaç de canviar les freqüències gèniques segons les lleis estadístiques. Aquest factor no és l'únic. El fet que la selecció natural resol els problemes d'aptitud amb els materials a l'abast en un ambient concret immediat, sense cap previsió futura, fa que sigui necessàriament oportunista. El significat i la importància d'aquest concepte ha estat sovint mal interpretat o obviat. L'oportunisme de la selecció és el que explica l'absència de disseny, la presència dels vestigis i, en definitiva, el caràcter potiner de l'evolució.

L'oportunisme explica també que hi hagi moltes solucions diferents per adquirir una nova funció. Una solució consisteix, com ja hem indicat, a cooptar estructures que tenen una funció i utilitzar-les per a una nova funció (exaptació). Alguns casos estan ben documentats, com l'evolució dels ossos de l'òïda mitjana en els mamífers a partir d'antics ossos mandibulars de rèptils, l'evolució dels elements proximals de les extremitats dels tetràpodes (els complexos humer-radi-cúbit i fèmur-tíbia-peronè) a partir de les aletes lobulades dels peixos sarcopterigis o les plomes de les aus utilitzades per volar a partir d'estructures de dinosaures teràpodes que mantenien la temperatura. A escala molecular les exaptacions es produeixen moltes vegades a partir de seqüències duplicades. El lisozim és un enzim d'acció

antibiòtica i l' $\alpha$ -lactoalbúmina és una proteïna que regula la biosíntesi de la lactosa. Malgrat que les dues molècules tenen funcions molt diferents, la seva ascendència a partir d'una duplicació gènica té el suport de la gran semblança de la seqüència nucleotídica, de l'organització del DNA gènic i de la configuració tridimensional de les proteïnes. De fet, els membres de les famílies gèniques han adquirit noves funcions per cooptació. Els exemples d'exaptacions són abundants i inclouen també la cooptació de circuits del desenvolupament, dels quals hem parlat més amunt, per evolucionar en noves estructures com les taques oculars de les ales de les papallones o les extremitats dels tetràpodes.

Una altra solució és evolucionar independentment diverses vegades per obtenir una mateixa funció a partir d'estructures diferents. Així, les diferents proteïnes dels cristallins són exaptacions de proteïnes tan diverses com la lactat-deshidrogenasa (rèptils), la glutatió-S-transferasa (cefalòpodes) o diverses proteïnes *heat-shock* (vertebrats). Els peixos que viuen en ambients molt freds necessiten anticongelants en la sang i els teixits. Els peixos antàrtics han desenvolupat un gen anticongelant a partir d'un tros d'un gen que codifica un enzim digestiu i de les seqüències adjacents. Els peixos àrtics també tenen un anticongelant. L'estructura de la seva proteïna anticongelant és semblant a la dels peixos antàrtics, la qual cosa suggereix un avantpassat comú. Però diverses proves indiquen el contrari. En primer lloc, els peixos àrtics estan evolutivament molt separats dels antàrtics i pertanyen a dos ordres filogenètics diferents. Molt més contundent és el fet que en els peixos àrtics no es pot trobar cap indicatiu de l'origen d'aquest gen a partir del gen de l'enzim digestiu dels peixos antàrtics. Finalment, les dues proteïnes anticongelants són processades en pèptids mitjançant dife-

rents espaiadors amb enzims diferents. En aquest cas la selecció natural ha generat dues estructures semblants a partir d'origens diversos perquè la funció anticongelant així ho requereix. Però no sempre una mateixa funció necessita una seqüència proteica semblant. Els verins de molts animals que pertanyen a diferents fílums (serps, escorpins, molluscs, anemones, etc.) són proteïnes neurotòxiques que bloquegen els canals de potassi i impedeixen el funcionament normal dels nervis i els músculs de la presa. Aquests verins han evolucionat independentment i les seves seqüències proteiques no s'assemblen, però tenen la mateixa funció mortal.

Aquests exemples (vegeu Carroll, 2006, i les referències que conté) no són res més que una petita mostra de la munió de casos que demostren que l'evolució no genera noves estructures funcionals partint de zero, sinó que utilitza estructures ja existents, les modifica i les combina com ho faria un llaurer, més que un dissenyador. Però aquests exemples ens expliquen també que l'evolució és fàcilment repetible. Ateses unes condicions ambientals i temps suficient la selecció natural triarà les mutacions favorables i permetrà que es transmetin a les generacions següents, en detriment de les altres mutacions amb menys valor adaptatiu o sense. Sovint la pregunta que fan els detractors del mecanisme darwinista és si hi ha suficients mutacions en el temps disponible perquè les espècies evolucionin. Una de les genialitats de Darwin fou adonar-se de la immensitat del temps de què disposa l'evolució per actuar. Uns petits càlculs ens demostraran que sí que tenia raó. Si suposem que la taxa de mutació per nucleòtid és de  $6 \times 10^{-8}$ , un valor real per a la majoria d'animals, en cada generació hi haurà un nou nucleòtid per posició en sis-cents milions d'individus. De fet, si tenim en compte que en els organismes diploides hi ha

dues còpies del DNA i que cada nucleòtid pot canviar a qualsevol dels tres altres nucleòtids, una mutació concreta es produirà en un de cada nou-cents milions d'individus per generació. Una xifra aparentment enorme que sembla que afavoreix l'argument antidarwinista! Veiem que no és així.

Moltes espècies animals consten de més d'un milió d'individus. Si el nombre d'individus produïts per generació i any és de nou-cents mil (per fer nombres rodons), ens hauríem d'esperar com a màxim mil anys per trobar un canvi específic. El temps de divergència de moltes espècies és de milions d'anys. Per exemple, el pas de la visió del violat a l'ultraviolat en les aus es deu a un únic canvi d'adenina (A) a timina (T) en la posició 268 del gen de l'opsina. Aquesta substitució s'ha produït independentment en quatre ordres diferents d'aus, la divergència dels quals està datada en més de deu milions d'anys. En definitiva, en deu milions d'anys aquesta mutació concreta (A → T) s'ha produït més de deu mil vegades (una vegada cada nou-cents anys, exactament). Unes taxes no tan inversemblants com ens diuen els antidarwinistes. Els canvis per generar noves funcions no han de ser tan específics. Hi ha una abundància de casos en què diferents substitucions generen el mateix fenotip, com en el gen del receptor MC1R responsable de la coloració melànica. Si suposem que deu substitucions poden generar el mateix mutant, en mil anys es produiran més de deu mutants segons les dades anteriors.

Un cas interessant, desxifrat recentment (Tishkoff *et al.*, 2006), ens explica l'evolució de la tolerància a la lactosa, el sucre de la llet, en els humans. Normalment la lactasa, l'enzim que transforma la lactosa en glucosa i galactosa, dues molècules més digeribles, és desactivada després de la lactància. Però algunes poblacions ramaderes d'Àfrica i del nord d'Europa han evolucionat envers

la tolerància a la lactosa mitjançant la fixació de diverses mutacions que restauren la seva activitat en els adults. El que és interessant és que les mutacions en les poblacions europees són diferents de les africanes i han evolucionat independentment. Aquest és un exemple d'evolució convergent ràpida, entre tres mil i set mil anys a l'Àfrica, i del fet que diferents canvis nucleotídics poden evolucionar envers la mateixa funció. Sabem que la probabilitat que una mutació es perdi és alta, encara que sigui avantajosa. La probabilitat que una mutació es fixi en una població gran és aproximadament dues vegades el seu coeficient de selecció ( $s$ ); per tant la ràpida expansió del mutant restaurador de la persistència de la lactosa a l'Àfrica indica que l'avantatge selectiu seria alt. Si  $s$  val 0,10, un valor probable en aquest cas (Tishkoff *et al.*, 2006), la probabilitat de fixació és del 20 %, és a dir, que vint mutacions cada deu mil anys seran fixades en les poblacions si es compleixen les condicions anteriors. Però el temps de generació en humans és més gran, almenys entre quinze i vint anys en el període considerat. Per tant, el nombre de generacions en deu mil anys és de 500-700, la qual cosa dóna entre una i dues mutacions restauradores fixades, uns valors que concorden amb les mutacions observades.

Aquests càlculs, encara que poden resultar feixucs per a un lector no especialitzat, serveixen per demostrar que la improbabilitat de l'evolució per selecció natural sobre les mutacions a l'atzar no està fonamentada, com pretenen dogmatitzar els antidarwinistes. És clar que ja sabem que tota l'evolució no depèn de canvis nucleotídics puntuals; molta variabilitat es genera mitjançant recombinació, transposició, duplicació, simbiosi i altres mecanismes. Però aquests mecanismes encara faciliten més l'acció de la selecció natural perquè augmenten la variabilitat a l'abast. Sovint s'ha tractat d'atri-

buir a aquests mecanismes el paper director de l'evolució. Això ha estat palès en el cas de la simbiosi. Cal dir aquí que és un error confondre la variabilitat fenotípica fruit d'una gran diversitat de mecanismes generadors de variabilitat, des dels canvis nucleotídics fins als cromosòmics i els genòmics, globals o parcials, amb l'agent selectiu decisor de quins d'aquests canvis passen a les generacions següents. Aquest agent és la selecció natural, sempre amb el permís de la deriva genètica, és clar.

L'altre argument antidarwinista de la improbabilitat de l'evolució gradual de les estructures complexes ja ha estat discutit abans. Aquí només cal recordar que el gradualisme és possible en aquests casos perquè l'oportunisme del procés selectiu és no solament aprofitar i partir d'estructures més simples sinó, i sobretot, que a cada pas es genera una estructura que funciona millor que l'anterior i és apta per sobreviure amb avantatge i enfrontar-se als desafiaments del nou ambient. Aquest gradualisme, que ja hem dit que no afecta necessàriament la variabilitat codificant i, sobretot en el cas de l'evolució morfològica, pot ser majoritàriament regulador, ha estat motiu recentment d'àmplies crítiques, principalment per part d'alguns genètics del desenvolupament.

## **CODA: DARWIN RECONSTRUÏT O SUBSTITUÏT?**

El 19 de març de 2006 el diari *El País*, en la secció «Sociedad», va publicar un article titulat «Se busca un nuevo Darwin», signat per Javier Sampedro, autor del llibre *Deconstruyendo a Darwin* (2002). Els intents de substituir el darwinisme per una altra hipòtesi evolutiva són un «esport» freqüent en els mitjans de comunicació i també en alguns cercles intel·lectuals des de fa moltes dècades. Concretament, es tracta de posar

en dubte que el mecanisme de descendència amb modificació mitjançant la selecció natural pugui explicar l'evolució dels grans patrons corporals dels fílums. Per a alguns evolucionistes, com Eric H. Davidson i Douglas H Erwin (2006), «els mecanismes darwinistes del canvi només són rellevants en els nivells filogenètics més baixos» (*El País*, 2006). El fonament d'aquesta opinió està, segons ells, en els descobriments de *l'evo-devo*. Aquesta no és una opinió general, però. Altres evolucionistes com Sean B. Carroll, afirmen amb fermesa que «*l'evo-devo* demostra que la macroevolució és el producte de la microevolució a gran escala» (Carroll, 2005, p. 291).

L'argument darwinista en la seva versió de la nova síntesi no el posa en dubte actualment cap evolucionista quan s'aplica a l'origen de la diversitat específica i poblacional. Els arguments antidarwinistes en aquests nivells pertanyen a cercles creacionistes totalment desacreditats, malgrat la seva popularitat. Però no ha estat sempre així. El redescobriments de la genètica a principis del segle xx va explicar dos punts foscos de la teoria darwinista de l'evolució: a) la variabilitat discontinua (mutacions) observada de Bateson a de Vries, sense haver-la d'explicar segons la doctrina dels caràcters adquirits, i b) el manteniment de la variabilitat genètica en les poblacions (la famosa llei de Hardy-Weinberg), impossible d'explicar segons l'herència de les mescles. Semblava, doncs, que el darwinisme quedava totalment provat.

Però la història ens demostra tot el contrari. Les lleis mendelianes basades en caràcters discontinus no justificaven aparentment la variabilitat contínua, que era precisament el substrat sobre el qual els darwinistes feien actuar la selecció natural gradualista. Aquest raonament va portar Bateson i de Vries, entre molts altres genètics, a considerar que l'evolució era discon-

tínua i promoguda per mutacions de gran efecte, en què la selecció natural tenia només un paper secundari. Thomas Morgan, un dels genètics més influents de l'època i Premi Nobel, va publicar un llibre (*Evolució i adaptació*, 1903), en el qual defensava que el curs de l'evolució estava determinat pels tipus de mutacions, i llavors no quedava cap paper significatiu per a la selecció. Era paradoxal que la genètica, que estava ajudant el darwinisme a produir un model coherent de l'origen i la transmissió dels caràcters heretables, s'estava erigint en l'opositor més ferm de la teoria de l'evolució segons la selecció natural.

No cal dir que aquesta hipòtesi mutacionista va estar descartada pels experiments de genètica quantitativa i pels treballs teòrics dels genètics de poblacions que demostraven que la selecció natural podia actuar sobre la variabilitat contínua de les poblacions i explicar el canvi evolutiu (vegeu Fontdevila i Moya, 1999; 2003, per a una documentació històrica). Però aquesta retrospectiva sobre el mutacionisme és adient aquí perquè sembla com si els recents avenços en genètica del desenvolupament estiguin desafiant el darwinisme de la mateixa manera com ho van fer els avenços en genètica fa quasi un segle. En la present introducció he tractat de donar algunes pinzellades sobre aspectes rellevants per a la comprensió de com la selecció natural actua tant sobre la variabilitat codificant com sobre la variabilitat reguladora del desenvolupament. Aquesta variabilitat no estava prevista en la nova síntesi (vegeu, però, Huxley, 1942), i esta resultant ser la més determinant del canvi morfològic, la qual cosa obliga a una reestructuració de la teoria evolutiva. Però d'això a creure que els principis del darwinisme ja no són operatius hi ha tot un abisme.

Tot el contrari. Els nous avenços de l'*evo-devo*, molt importants però encara en fases

preliminars, reforcen més que no debiliten els principis darwinistes. Vegem-ne alguns aspectes. La inesperada antiguitat i conservació dels gens del desenvolupament, juntament amb la seva acció ubíqua en òrgans i estructures, com el cor, l'ull i les extremitats, en diferents grups animals, dels cnidaris als artròpodes i als cordats, dóna suport a la unitat de tipus i l'acció constructiva gradual de l'evolució a partir d'estructures anteriors (les antigues xarxes de gens reguladors). Dos puntals del darwinisme. Un altre principi darwinista, la generació de variabilitat gradual, és la inevitable conseqüència de les xarxes reguladores mateixes, que generen un enorme nombre de combinacions de factors reguladors i signatures d'interruptors gènics en cis. Els canvis mutacionals en aquests components, que són de la mateixa naturalesa que els canvis en zones codificants, desencadenen noves xarxes que poden obrir nous patrons corporals. Tanmateix, no totes les xarxes són igualment aptes, i qui en decideix l'aptitud i persistència és... la selecció natural.

Goldschmidt (1940) va proposar que els canvis evolutius que determinen els diferents fílums són deguts a uns tipus de macromutacions, anomenades *sistèmiques*, que no tenen res a veure amb les micromutacions de què ens parlen els genètics de poblacions, i que aquests canvis, anomenats per ell «monstres prometedors», i no la selecció natural, són els directors del canvi evolutiu. Des d'aleshores han anat sorgint, més o menys disfressades, diverses versions de macromutacions directores de l'evolució. En alguns casos són els registres paleontològics discontinus o explosius els que s'utilitzen per donar suport al paper cabdal d'aquestes mutacions, com és el cas de l'explosió càmbrica i el puntuacionisme. En altres casos són els canvis en els patrons del desenvolupament corporal els que protagonitzen la defensa de les macromutacions,

com ja hem explicat en la teoria de l'*evo-devo*. Altres vegades l'origen d'aquestes macromutacions sembla que s'explica segons les grans associacions simbiòtiques, com en la hipòtesi simbiogènica, o fins i tot amb «revolucions» genòmiques promogudes per les duplicacions o les transposicions. En totes aquestes propostes es nega el paper director de la selecció natural en favor d'altres mecanismes, normalment sense definir, que «constrenyen» la seva acció. Moltes d'aquestes propostes, si no totes, opino que són fruit del nostre encara incipient coneixement dels mecanismes biològics.

Afortunadament, les darreres dècades ens estan proporcionant una allau de coneixements que amb prou feines podem començar a entendre. Però sempre que hem pogut fer una anàlisi aclaridora de les noves dades, l'espectre director dels monstres prometedors s'ha esvaït, tal i com hem explicat en l'anàlisi del puntuacionisme, de l'explosió càmbrica i, sobretot, en el model de les xarxes reguladores del gens del desenvolupament. Per contra, aquestes anàlisis ens han demostrat que, si bé els nous mecanismes moleculars generadors de variabilitat són molt més complexos del que pensàvem, estan sotmesos als processos darwinistes d'oportunisme (cooptació) i aptitud (selecció natural) de manera gradual. Buscar un nou Darwin no sembla, per tant, molt assenyat. En comptes de substituir, avui la tasca dels evolucionistes és tractar de reconstruir una teoria de la descendència amb modificació que ompli les llacunes de la nova síntesi. Fins ara, aquesta tasca ens esta apropant més que mai a les idees originals de Darwin, és a dir, al paper primordial de la selecció natural en l'evolució i en particular a l'origen de les espècies, com queda palès en els capítols d'aquest volum. El darwinisme és una idea perillosa, com hem explicat a l'inici, però no per això és menys esplendorosa que altres idees fruit

del mite i la imaginació. La seva esplendor superior prové del seu origen en un llinatge d'hominins evolucionats que exigeixen proves racionals abans d'acceptar qualsevol explicació d'un fet i que, sense cap dogmatisme, accepten sempre un canvi d'explicació si noves proves ho demostren. Heus aquí la diferència entre ciència i dogma.

## AGRAÏMENTS

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

## BIBLIOGRAFIA

- BABCOCK, L. [en línia] (2008). <<http://news.nationalgeographic.com/news/2008/10/081010-oldest-footprints.html>>.
- BATESON, W. (1894). *Materials for the study of variation treated with especial regard to discontinuity in the origin of species*. Londres i Nova York: Macmillan & Co.
- BLAIR, J. E.; HEDGES, S. B. (2005). «Molecular clocks do not support the Cambrian explosion». *Mol. Biol. Evol.*, 22: 387-390.
- CARROLL, S. B. (2005). *Endless forms most beautiful*. Nova York i Londres: Norton & Co.
- (2006). *The making of the fittest*. Nova York: Norton & Co., 151-155.
- DAVIDSON, E. H.; ERWIN, D. H. (2006). «Gene regulatory networks and the evolution of animal body plans». *Science*, 311: 796.
- DAWKINS, R. (1986). *The blind watchmaker*. Nova York: Norton & Co.
- (2006). *The God delusion*. Nova York: Houghton Mifflin Co.

- DENNET, D. C. (1995). *Darwin's dangerous idea*. Londres: Penguin Press.
- ELDRIDGE, N. (2005). *Darwin. Discovering the tree of life*. Nova York: Norton & Co., 127.
- ELDRIDGE, N.; GOULD, S. J. (1972). «Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism.» A: SCHOPF, T. J. M.; THOMAS, J. M. [ed.]. *Models in paleobiology*. Nova York: Freeman, 82-115.
- FONTDEVILA, A.; MOYA, A. (1999). *Introducción a la genética de poblaciones*. Madrid: Síntesis.
- (2003). *Evolución: origen, adaptación y diversificación de las especies*. Madrid: Síntesis.
- FORREST, B.; GROSS, P. R. (2005). *Creationism's trojan horse*. Oxford: Oxford University Press.
- FUTUYMA, D. (2005). *Evolution*. Sunderland: Sinauer Associates, Inc.
- GOLDSCHMIDT, R. (1940). *The material basis of evolution*. New Haven i Londres: Yale University Press.
- GOULD, S. J. (1993). *La vida maravillosa*. Barcelona: Crítica.
- HOEKSTRA, H. E.; COYNE, J. A. (2007). «The locus of evolution: evo devo and the genetics of adaptation». *Evolution*, 61: 995-1016.
- HUXLEY, J. (1942). *Evolution, the modern synthesis*. Londres: George Allen & Unwin Ltd.
- JACOB, F. (1982). *El juego de lo posible*. Barcelona: Grijalbo.
- JACOB, F.; MONOD, J. (1961). «Genetic regulatory mechanisms in the synthesis of proteins». *J. Mol. Biol.*, 3: 318.
- LEVINTON, J. S. (2001). *Genetics, paleontology, and macroevolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- MAYR, E. (1942). *Systematics and the origin of species*. Cambridge: Harvard University Press.
- (1963). *Animal species and evolution*. Cambridge: Harvard University Press.
- MILLER, J. D.; SCOUT, E. C.; OKAMOTO, S. (2005). «Public acceptance of evolution». *Science*, 313: 765-766.
- MONOD, J. (1971). *El azar y la necesidad*. Barcelona: Baral.
- MORENO, J. (2008). *Los retos actuales del darwinismo. ¿Una teoría en crisis?* Madrid: Síntesis.
- MORGAN, T. H. (1903). *Evolution and adaptation*. Nova York: Macmillan.
- QUIRING, R.; WALLDORF, U.; KLOTTER, U.; GEHRING, W. J. (1994). «Homology of the eyeless gene of *Drosophila* to the *Small eye* gene in mice and Aniridia in humans». *Science*, 265: 785-789.
- RUNDLE, H. D.; SCHLUTER, D. (2004). «Natural selection and ecological speciation in sticklebacks». A: DIECKMANN, U.; DOEBELL, M.; METZ, J. A. J.; TAUTZ, D. [ed.]. *Adaptive speciation*. Cambridge: Cambridge University Press, 192-209.
- SALWINI-PLAWEN, L. V.; MAYR, E. (1977). «On the evolution of fotoreceptors and eyes». *Evolutionary Biology*, 10: 207-263.
- SAMPELRO, J. (2002). *Deconstruyendo a Darwin*. Barcelona: Crítica.
- SHAPIRO, M. D.; MARKS, M. E.; PEICHEL, C. L.; BLACKMAN, B. K.; NERENG, K. S.; JONSSON, B.; SCHLUTER, D.; KINGSLEY, D. M. (2004). «Genetic and developmental basis of evolutionary pelvic reduction in three-spine stickleback». *Nature*, 428: 717-723.
- SMOLIN, L. (2007). «Seeing Darwin in the light of Einstein; Seeing Einstein in the light of Darwin». A: BROCKMAM, J. [ed.]. *What is your dangerous idea?* Nova York: Harper Perennial, 112-116.
- TISHKOFF, S. A. [et al.] (2006). «Convergent adaptation of human lactase persistence in Africa and Europe». *Nature Genetics*, 39: 31-40.
- WRAY, G. A.; LEVINTON, J. S.; SHAPIRO, L. H. (1996). «Molecular evidence for deep Precambrian divergences among metazoan phyla». *Science*, 274: 568-573.