

SENSE SELECCIÓ EVOLUCIÓ

per Antoni Prevosti i Pelegrín

10 (362/Volum 2/juny 1982

ciència 17)

Avui sabem que, des d'una perspectiva científica, l'evolució biològica només es pot entendre admetent la selecció natural. Tanmateix, en els processos d'especiació, la selecció natural —que també actuen— no és suficient. Vegem per què.

Antoni Prevosti i Pelegrín (Barcelona, 1919) és catedràtic de genètica a la facultat de ciències biològiques de la Universitat de Barcelona. És professor d'investigació al CSIC, director de la revista "Genética Ibérica" i acadèmic de la Reial Acadèmia de Ciències i Arts de Barcelona. Ha treballat, entre altres camps, en genètica de caràcters quantitius de *Drosophila* i en el polimorfisme cromosòmic de la *D. subobscura*.

QUÈ ÉS LA SELECCIÓ NATURAL



Darwin, al començament del capítol quart del seu llibre *L'origen de les espècies*, després de dir que els individus d'una mateixa espècie presenten diferències entre ells, escriu "...aquesta conservació de les diferències individuals i variacions favorables i la destrucció de les que són perjudicials, jo en dic selecció natural o supervivència del més apte". Aquest concepte de selecció natural és molt general i permet molta flexibilitat en l'aplicació a situacions concretes.

El redescobriments de les lleis de Mendel, a principis del segle actual i el desenvolupament del mendelisme que va seguir, varen aportar una sòlida base de les idees de Darwin sobre el mecanisme de l'evolució. La segregació dels gens en transmetre's de pares a fills explica el manteniment de la variabilitat que la selecció natural destriria. En aquest sentit, no és estrany que els genètics mendelians precisessin el concepte de selecció natural, considerant-lo un procés de selecció de gens, ja que aquests són els factors transmissibles a la descendència que determinen les diferències entre els individus. A



més fan un altre pas, quantifiquen el concepte darwinian d'eficàcia biològica (*fitness*) com a mesura de la selecció natural. Això permet formular models matemàtics, en els quals s'expressa quantitativament l'efecte de la selecció natural, d'acord amb el mecanisme d'herència mendeliana, l'estructura reproductora de la població i els altres factors amb els quals la selecció interactua, és a dir, la mutació, la migració i la deriva genètica. En aquests models, els individus amb genotips que determinen més eficàcia biològica tenen més probabilitats de deixar descendents i, per tant, els al·lels que formen aquests genotips augmenten de freqüència en generacions successives. A la genètica de poblacions, el concepte de selecció natural es precisa molt més del que ho va fer Darwin i es fa equivalent al de reproducció diferencial.

No obstant això, l'eficàcia reproductora només explica l'adaptació a curt termini i no determina necessàriament les potencialitats evolutives per al futur. Per això

Thoday (1953) no equipara totalment l'eficàcia reproductora immediata amb l'eficàcia biològica. Defineix l'eficàcia biològica com la probabilitat de tenir descendents dintre d'un termini molt llarg, transcorregudes moltes generacions. Aquesta probabilitat, a més de dependre de l'eficàcia reproductora, depèn de l'estructura del genotip afavorit per la selecció. La selecció en favor dels heterozigots, amb coeficients de selecció dependents de les freqüències gèniques i avantatge del tipus rar, la selecció per fenotips canalitzats, entre altres mecanismes determinen una estratègia evolutiva que reuneix la possibilitat d'una adaptació actual, amb una conservació de variabilitat genètica que permet una flexibilitat evolutiva en el futur.

QUÈ ÉS UN SISTEMA VIVENT

La característica que essencialment diferencia un sistema vivent d'un sistema només físico-químic és que és format per dos components, un que porta informació i un altre en el qual s'utilitza aquesta informació. El component portador de la informació és el genotip i el fenotip és el que utilitza la informació.

Les propietats funcionals dels éssers vius, que els distingeixen dels sistemes purament físico-químics, són degudes a la informació que porta el genotip i des d'Aristòtil s'han considerat distintives dels sistemes vivents i han servit de base a les concepcions vitalistes dels fenòmens biològics. Darwin, en proposar el mecanisme de la selecció natural com a motor de l'evolució, va donar una explicació científica de l'origen de la informació continguda en el genotip i, per tant, de les propietats funcionals del fenotip. La

NATURAL, HI HA BIOLÒGICA?

El desenvolupament del mendelisme a principis del segle actual va aportar una sòlida base a les idees de Darwin sobre el mecanisme de l'evolució. En la fotografia, Gregor Johann Mendel (1822-1884)

(ciència 17

juny 1982/Volum 2/363) 11

selecció natural és el mecanisme que a l'evolució biològica recopila la informació. Aquest mecanisme és possible perquè, amb la reproducció, la continuïtat dels sistemes vivents va més enllà de l'estabilitat individual. La reproducció diferencial en què, com s'ha dit abans, es basa la selecció natural, determina la recopilació d'informació en el sistema genètic. Els sistemes físicoquímics, en canvi, només presenten continuïtat individual, que depèn de la seva estabilitat termodinàmica.

QUÈ SELECCIONA LA SELECCIÓ NATURAL

L'ADN, la substància que forma els gens, no és estable. Tant per variacions internes en l'equilibri termodinàmic dels seus components, com per l'acció de factors externs, es poden produir canvis a la seva estructura. Tampoc no són estables l'estructura i el nombre de cromosomes. Tant les variacions de l'ADN com dels cromosomes, les mutacions, poden produir alteracions en la informació genètica que es manifesten en variacions en el fenotip. Si aquestes variacions fenotípiques determinen diferències en la probabilitat de deixar descendents en els individus que les porten, la selecció natural actua. Conserva i augmenta la freqüència dels canvis que donen més probabilitat de deixar descendents i disminueix la freqüència i fins elimina els que deixen descendents amb menys probabilitat. Així es recopila nova informació, perquè la probabilitat de deixar descendents és més gran quan els individus estan més adaptats al seu ambient físic, més ben integrats a la comunitat biològica a la qual pertanyen o tenen propietats en general més avantatjoses que altres de la seva població.

A la genètica de poblacions s'han fet molts models matemàtics aplicables als processos en què actua la selecció natural. En aquests models es consideren gairebé exclusivament les mutacions gèniques,

que originen al·lells diferents dels gens. En aquests models es concep l'efecte de la selecció natural i, per tant, l'evolució de les poblacions com un procés de canvis en les freqüències dels al·lells dels gens i de substitucions d'uns al·lells per uns altres. En realitat aquest només és un aspecte, probablement molt parcial i potser no el més important dels processos evolutius determinats per la selecció natural. És possible que una part dels gens tinguin un origen molt antic i que s'hagin originat durant l'evolució dels procarionts, quan varen quedar establerts molts dels aspectes fonamentals del metabolisme cel·lular. No són rars els enzims que han conservat la seva homologia des dels bacteris fins als animals i plantes superiors. L'evolució més recent dels gens que porten la informació per aquests enzims, és possible que només hagi consistit en petits retocs.

Les duplicacions són un tipus de mutació que ha tingut molta importància per la diversificació de noves formes de molècules proteiques. Primer, les tècniques de seqüenciació de les proteïnes i actualment encara més les de seqüenciació de l'ADN, han demostrat l'origen comú, per duplicació de gens ancestrals, de moltes molècules proteiques a vegades de funció clarament relacionada i altres amb relacions no tan òbvies. L'establiment de les famílies de gens, originades per duplicacions successives, és el resultat d'aquest procés. Sembla evident la importància que els processos de selecció natural han de tenir per al destí dels gens duplicats: en què aquests incorporin nova informació al genoma, determinant noves funcions o un refinament de les ja existents, o bé quedin reduïts a pseudogens, com a testimonis de canvis que no han tingut èxit o com un material amb reserva per a una futura acumulació d'informació. Els models quantitius que permetin precisar com es produeix la recopilació d'informació per aquests processos estan gairebé del tot per fer.

Les famílies de gens poden estar concentrades en una regió d'un cromosoma i estructurades de forma coherent, i els

gens funcionen de forma coordinada. En aquests casos els gens estan integrats en unitats d'informació (i per tant de funció) d'ordre superior, probablement per l'acció d'algun mecanisme que regula el seu funcionament. Les bateries de gens, que segons García Bellido controlen la diferenciació dels segments del cos a drosòfila, també constitueixen unitats d'informació d'ordre superior, encara que en aquest cas no sabem si es tracta de famílies de gens originades per duplicacions successives. En l'origen i l'evolució d'aquestes unitats d'informació d'ordre superior poden tenir importància les inversions i translocacions.

Finalment, fa temps que és coneguda la importància de la poliploidia a l'evolució de certs grups. En aquest cas, la duplicació de tot el genoma oferiria una important font de material per recopilar nova informació.

Actualment, per tant, se'ns presenten tres aspectes del procés evolutiu de recopilació de la informació. Primer, substitució d'una informació per una altra més eficaç, que s'ha expressat en els models matemàtics basats en el mendelisme. Segon, increment de la informació, que correspon a l'augment del nombre de gens basat en les duplicacions (incloent dins d'aquest el cas extrem de la poliploidia). Tercer, organització de la informació genètica en unitats d'ordre superior al dels gens, del qual sabem molt poc encara, però amb la conjunció del coneixement de les seqüències de l'ADN i la problemàtica plantejada per la genètica del desenvolupament, principalment pel que fa als mecanismes de regulació del funcionament dels gens; és d'esperar que aviat es concretin avenços positius importants. L'avaluació relativa d'aquests tres aspectes i la seva integració en models matemàtics que formalitzin els processos evolutius és la tasca que ara té davant la genètica evolutiva. Pensant en el títol d'aquest apartat, podem dir que la selecció natural selecciona les mutacions que fan possibles els tres tipus de recopilació d'informació acabats d'indicar.

A un altre nivell podem afegir que la

selecció natural també selecciona combinacions congruents de gens, encara que aquests no estiguin organitzats en unitats d'ordre superior. M'estic referint al concepte clàssic de la funció del sexe: que els fenòmens de sexualitat determinen una contínua combinació i recombinació en els individus del conjunt de gens existents a les poblacions i que la selecció natural afavoreix la conservació de les combinacions eficaces. Recentment, al mecanisme de recombinació clàssic, basat en el mendelisme, n'hi hem d'afegir d'altres. L'existència de transposons i els possibles mecanismes de transmissió horitzontal de gens, per exemple per retrovirus, entre individus d'espècies diferents, en són els dos casos més interessants.

Per acabar aquest punt cal dir que tots els processos tractats en aquest apartat són de recopilació d'informació i per això considerem que estan dirigits per la selecció natural, ja que actualment no coneixem cap altre mecanisme que ens expliqui, en termes purament científics, la facultat de recopilació d'informació dels éssers vius.

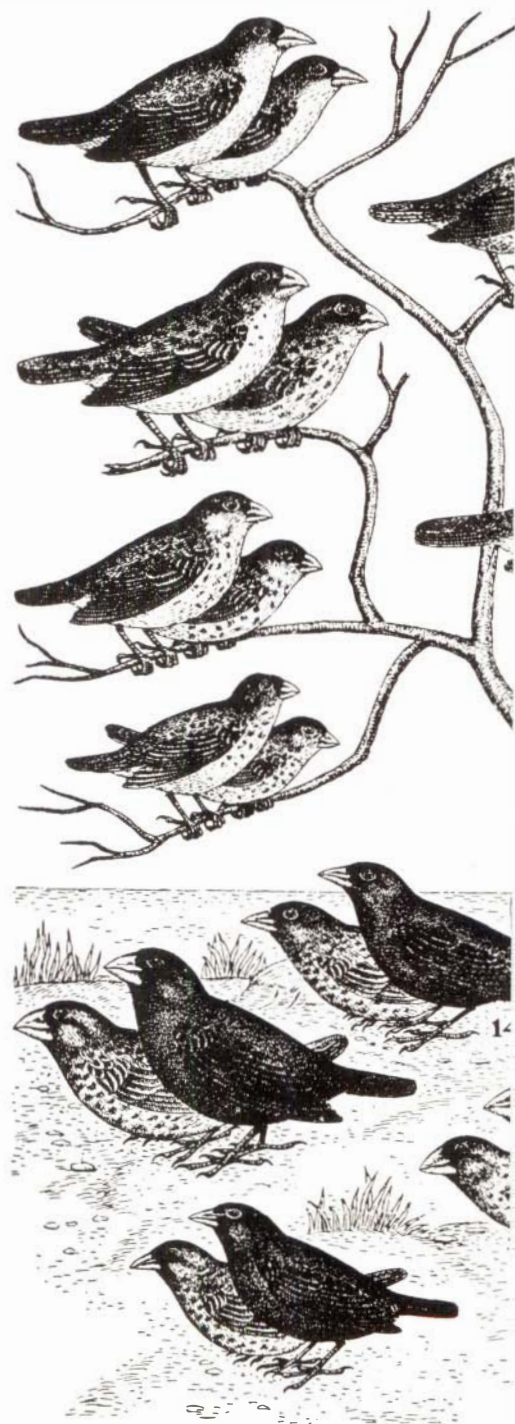
¿TOTES LES MUTACIONS SÓN SELECCIONADES PER LA SELECCIÓ NATURAL?

A l'apartat anterior hem parlat de mutacions que la selecció natural aprofita per recollir informació. L'existència d'aquestes mutacions significa que ha d'existir l'altra cara de la moneda, variants genètiques i, per tant, mutacions menys eficaces que les seleccionades. Però podem preguntar-nos, ¿també és possible que hi hagi mutacions amb igual eficàcia biològica? Aquestes serien mutacions neutres. L'existència de mutacions neutres és una de les qüestions més debatuda, a la genètica de poblacions, en els últims anys. Fa

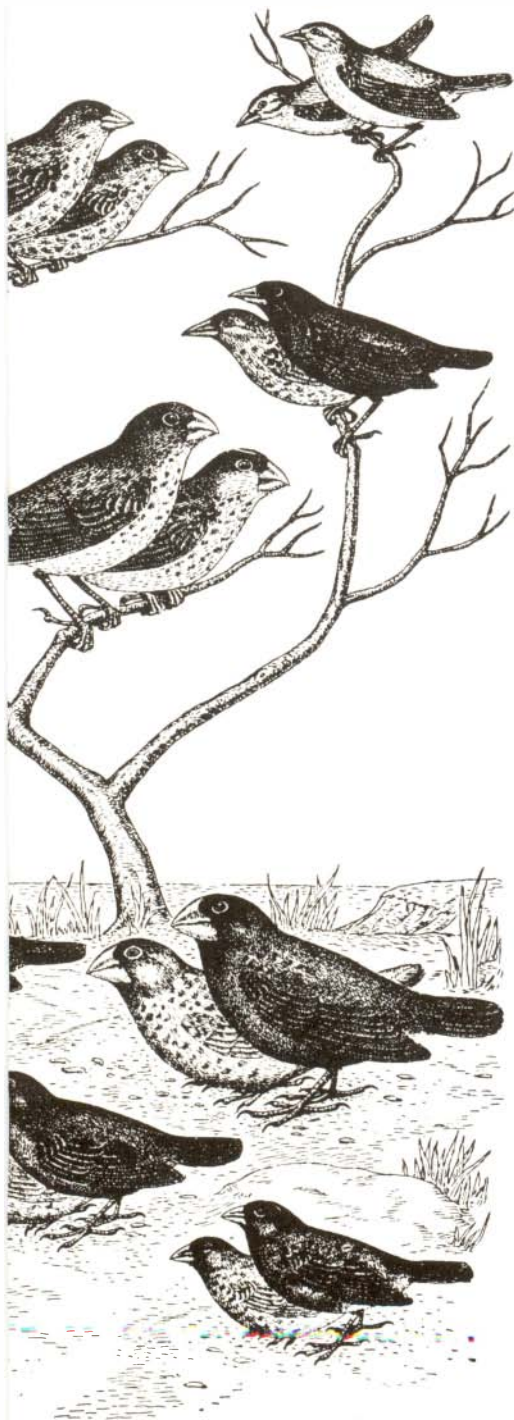
temps el problema es va presentar en relació amb els caràcters quantitius; la qüestió era si existeixen caràcters quantitius amb variabilitat neutra. Un cas típic discutit en aquest sentit és el de les quetes abdominals de *Drosophila*. ¿Tenir una queta abdominal més o menys, determina alguna diferència a l'eficàcia biològica?

No obstant això, el plantejament més general de la qüestió va sorgir a la segona meitat dels anys seixanta en descobrir-se la gran variabilitat genètica que es detecta a les proteïnes en utilitzar les tècniques electroforètiques. L'escola neutralista, de la qual Kimura és capdavanter, considera que la major part d'aquesta variabilitat és neutra o quasi neutra. Aquest "quasi-neutra" vol dir que està sotmesa a uns coeficients de selecció tan petits, que en les poblacions reals els efectes de la deriva genètica són més importants que els de la selecció. Aquí no és possible presentar i discutir les raons que els neutralistes addueixen en favor de la seva teoria, ni tampoc les rèpliques dels seleccionistes.

D'acord amb els models neutralistes, a les poblacions i a les espècies, amb el transcurs del temps, molts al·lels van essent substituïts per altres de la mateixa eficàcia biològica (és a dir, neutres). Només la mutació i la deriva determinarien aquests canvis genètics, la selecció no hi tindria cap paper; per això, en referir-s'hi, parlen d'evolució no darwiniana. Les substitucions d'al·lels tenen per conseqüència substitucions d'aminoàcids en certs llocs de les proteïnes. En principi no hi ha raons per pensar que no sigui possible que en algunes posicions de les cadenes proteiques pugui haver-hi aminoàcids diferents sense canviar la funció de la molècula. Però aquí la qüestió crucial no és si això és cert o no; el que realment té importància és si és correcte dir que aquests canvis determinen una evolució no darwiniana. Els éssers vius són sistemes que tenen un component portador d'informació i l'origen d'aquesta informació és l'evolució biològica, que és un procés de recopilació d'informació. Li-



La història de cada espècie ha condicionat el tipus d'informació que porta el seu genotip. Aquesta informació determina el grup taxonòmic al qual pertany i els tipus d'adaptacions que presenta en relació amb l'ambient exterior. Aquesta il·lustració de l'obra Darwin's Finches de David Lack suggereix l'arbre geneològic de l'evolució d'aquests ocells



mitat d'aquesta manera el concepte d'evolució biològica, dintre d'ell no caben els canvis neutres, que no es tradueixen en canvis funcionals i, per tant, en la informació del sistema.

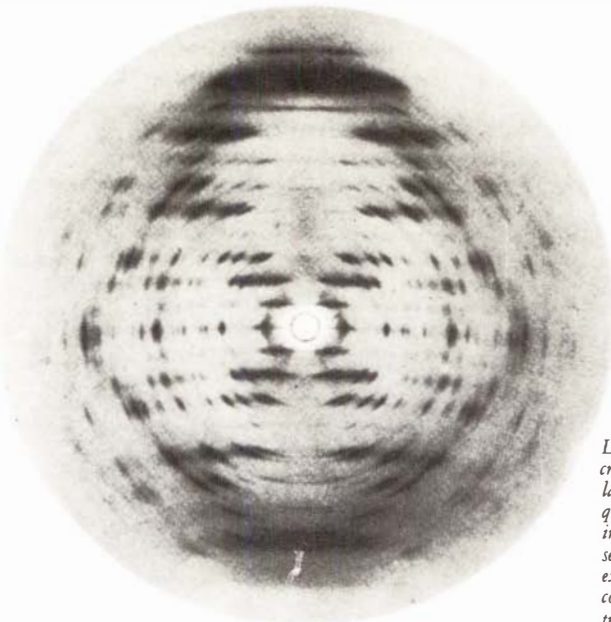
L'ADN pot presentar canvis que no semblen repercutir a la informació genètica. Entre ells hi ha: els canvis a la tercera base dels triplets, que originen triplets sinònims, si aquests no tenen altra funció que ser traduïts en un aminoàcid; els canvis de posició dels gens si no formen part de blocs d'informació d'ordre superior; les variacions quantitatives i qualitatives a les regions que no porten informació. És evident que a nivells superiors al de l'ADN (des de canvis d'aminoàcids a les proteïnes, fins a diferències en el fenotip més extern, com presència d'una queta més o menys) també semblen possibles els canvis neutres. Ara bé, que aquests canvis no siguin evolutius, no vol dir que no puguin tenir importància o significat per a l'evolució. Almenys alguns d'ells, quan es produeix un altre canvi en el context de la informació genètica, poden passar a tenir un significat que sols no tenien. És a dir, la variabilitat neutra pot constituir una matèria primera que, en el curs de l'evolució, per combinació amb altres mutacions, pugui servir per "elaborar" nova informació. Així pot contribuir a la diferenciació entre línies evolutives.

QUINS SÓN ELS RESULTATS DE LA SELECCIÓ NATURAL?

Sovint s'ha dit que la selecció natural és oportunista, perquè selecciona variants genètiques originades casualment. En aquest sentit la selecció dirigiria l'evolució en el sentit més favorable possible, segons les variants genètiques de què disposa a cada moment. També s'ha dit que utilitzant aquesta variació produïda a l'atzar, la selecció natural és creadora. Aquest aspecte ja l'he analitzat en altres llocs. En un treball (Prevosti, 1969) es

diu: "Els sistemes biològics han de presentar un cert grau d'eficàcia i aquesta eficàcia pot requerir certes propietats estructurals, que han de complir per ser viables. Si el nombre de camins que poden conduir a aquest resultat eficaç és múltiple, és possible que el nombre de proves que són experimentades en el procés de l'evolució sigui prou gran perquè un d'ells es trobi sempre. En aquest cas, aquests requeriments bàsics perquè un sistema vivent sigui eficaç, junt amb la selecció natural podrien ser suficients per reduir, potser notablement, l'indeterminisme del resultat de l'evolució." El significat d'aquest text s'aclareix en el que es diu en un treball posterior (Prevosti, 1979): "Hi ha una sèrie de característiques dels éssers vius, com la cefalització o la simetria bilateral en els que tenen vida lliure o la simetria radial en els de vida fixa, que semblen la solució més eficaç, entre les possibles, als problemes que els planteja la necessitat d'explorar l'ambient. En tots els tipus d'organització animal, aquest problema s'ha resolt de la mateixa manera. Sembla que en aquest aspecte la recopilació d'informació eficaç només pot seguir una via.

"En altres casos hi ha més d'una alternativa possible, encara que el seu nombre sigui limitat. Aquest sembla el cas dels aparells respiratoris dels animals de vida aèria. Una alternativa és un aparell que reparteix directament l'oxigen als òrgans i els teixits del cos, com el traqueal dels insectes. Un altre, l'existència d'òrgans localitzats (pulmons), en els quals l'oxigen passa a un líquid circulatori que el reparteix per les diferents parts del cos, com en els vertebrats aeris. Cada una d'aquestes solucions comporta necessàriament unes característiques determinades en altres sistemes i òrgans del cos. El sistema respiratori traqueal no pot ser eficaç en un cos massa gran, no fa necessari un sistema circulatori molt desenvolupat, permet una eficàcia més gran en la contracció de les cèl·lules musculars perquè els condueix directament l'oxigen. Totes aquestes característiques es presenten en els insectes."



La fotografia mostra la difracció dels raigs X provocada en un cristall d'ADN. Els gens, que són les unitats fonamentals de la informació genètica, són segments dels filaments d'ADN que, donada la seqüència de nucleòtids específics, porten una informació concreta per a la cel·lula. L'origen d'aquestes seqüències de nucleòtids està en els canvis a l'atzar que pot experimentar l'ADN i en el procés de selecció natural que conserva els canvis amb sentit dins del sistema vivent on es troba

Les consideracions fetes en els paràgrafs anteriors contradiuen la idea que la selecció natural és creadora. La selecció natural recull informació sobre quines són les característiques eficaces dels sistemes vivents, tant en relació amb condicionaments intrínsecs com extrínsecs.

Els condicionaments intrínsecs poden correspondre al nivell d'organització dels sistemes biològics com a tals o a les propietats i a les lleis purament físico-químiques que regeixen en els elements constituents d'aquests sistemes. Els condicionaments pel que fa a l'organització biològica poden ser d'ordre lògic o formal. Alguns d'aquests són de tipus molt general, com la cefalització o la simetria bilateral en els animals de vida lliure, abans esmentades. Són d'indole més particular quan hi ha més d'una alternativa possible en algun dels components del sistema, que determina correlacions necessàries amb els altres components perquè el conjunt sigui funcional. L'exemple del sistema respiratori traqueal abans esmentat correspon a aquest cas. Un segon grup de condicionaments biològics depèn dels processos de desenvolupament. En el desenvolupament dels organismes superiors se succeeixen una sèrie de processos que porten a l'organisme adult funcional i capaç de reproduir-se. Aquests processos estan encadenats en una seqüència determinada, cada un d'ells condiciona el següent. El determinisme d'aquesta seqüència és en part formal i en part històric. En aquest últim sentit podria ser diferent del que és. Així, en el desenvolupament de cada espècie s'estableixen relacions entre els processos que l'integren, que no són formalment necessàries, però que una vegada establertes es converteixen en condicionaments, perquè no poden variar-se sense que el sistema es desintegri. Les relacions alomètriques o, en general, de creixement diferencial que s'estableixen entre parts o òrgans dels cos en són un exemple. També és idoni citar aquí els fenòmens d'inducció en què certs òrgans o teixits indueixen el desenvolupament d'altres.

En relació amb el que hem dit en el

paràgraf anterior és interessant citar el que diu Darwin: "En segon lloc, s'ha de tenir sempre present que quan es modifica una part, també ho fan les altres parts, mitjançant causes poc aparents com un augment o disminució del flux de nutrients a una part, pressió mútua, una part desenvolupada precoçment que n'afecti una altra desenvolupada després, etc., així com mitjançant altres causes que condueixen a molts casos misteriosos de correlació que no entenem de cap manera. Aquests agents poden agrupar-se tots, per ser breus, sota l'expressió de lleis del creixement."

Un altre condicionament, potser dintre del qual s'inclou l'anterior com un cas particular, és la classe d'informació genètica continguda en el sistema biològic que evoluciona. La història de cada espècie ha condicionat el tipus d'informació que porta el seu genotip. Aquesta informació determina el grup taxonòmic al qual pertany i els tipus d'adaptacions que presenta en relació amb l'ambient extern. La nova informació que es va recollint ha de ser congruent amb la que ja es porta. Això limita els camins on la selecció natural pot conduir.

Entre els condicionaments físico-químics hi ha els que depenen de les propietats dels materials (àtoms i molècules) de què poden disposar els processos evolutius per construir els sistemes vivents. Sobre aquest aspecte tornarem, des d'un punt de vista diferent, en un altre apartat.

Finalment, els sistemes vivents, en la seva estructura, en el seu funcionament intern i en les relacions amb l'ambient han de complir les lleis de la física i la química. Els ossos han de funcionar com palanques eficaces, a l'ull s'han de formar imatges adequades sobre la retina d'acord amb les lleis de l'òptica, a la retina s'han de produir reaccions fotoquímiques pertinents. Les interaccions entre les molècules cel·lulars depenen de les seves càrregues elèctriques, de les forces de Van der Waals, ponts d'hidrogen, de la seva hidrofília o hidrofòbia, de les seves capacitats de formar enllaços electrostàtics, covalents, etc.

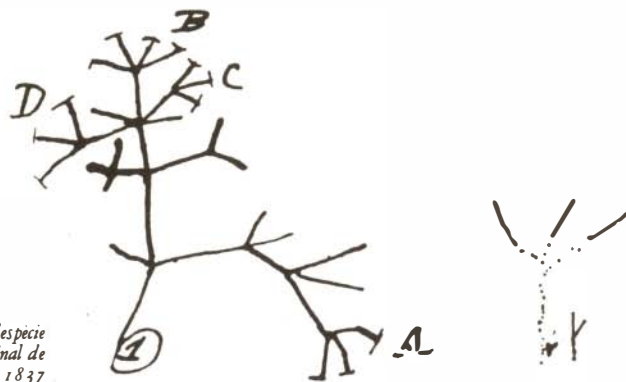
De tot el que hem dit, conclouem que la selecció natural no sembla creadora. Més aviat, combinada amb la mutació aleatòria, forma un mecanisme basat en el tempteig que va descobrint les propietats que poden tenir els sistemes vivents, les possibilitats que hi ha en aquests sistemes. Així, la selecció només és descobridora del possible i les alternatives possibles són limitades, encara que no sabem quin és aquest límit i, per tant, si la selecció les descobreix totes.

¿L'EVOLUCIÓ POT SER NOMÉS UN PROCÉS FÍSICO-QUÍMIC?

Pensar que l'evolució és un procés físico-químic que no necessita la selecció natural és la posició extrema del reduccionisme. D'acord amb aquesta posició, la selecció natural no seria descobridora, només seria "purificadora". Eliminarà les mutacions, que s'haurien d'interpretar com un accident inevitable en els sistemes vivents, en els quals determinarien perturbacions. La selecció natural netejarà aquest llast.

Vegem les conseqüències d'aquesta posició. Si la selecció natural no és un mecanisme positiu, que, combinat amb la mutació té per funció recollir informació, lògicament són possibles dues alternatives. Primera, la informació que porten i transmeten els sistemes vivents té un altre origen. Segona, els sistemes vivents no porten informació.

Comencem per analitzar la segona alternativa. Si no porten informació, què hi representa l'ADN? Quin significat tenen els gens i els genotips? Què és l'herència? ¿Què signifiquen, com s'interpreten i quin origen tenen les diferències genètiques entre les races, les espècies i les categories taxonòmiques d'ordre superior? Potser l'única resposta congruent a totes aquestes qüestions seria dir que no tenen sentit, i que ni l'ADN, ni l'herència, ni els gens, etc. no tenen cap signifi-



Primer diagrama de Darwin d'un arbre evolutiu. (L'especie original més antiga s'indica amb el número 1). Original de The First Notebook of Transmutation of Species, 1837

ció.

La resposta a la primera alternativa hauria de ser que desconexem el mecanisme de recopilació d'informació. Aquest reduccionisme extrem s'assembla molt a les interpretacions vitalistes. L'entelèquia d'Aristòtil, que per altra banda probablement no era ni vitalista, ni materialista, sinó que simplement volia expressar una diferència que observava entre els éssers vius i els no vius, seguiria essent adequada per explicar les característiques dels éssers vius, com ho era a l'època d'aquest filòsof. Les teories ortogenètiques que suposaven una força interna que dirigia l'evolució, també coincidirien amb aquesta posició reduccionista extrema. De moment, la selecció natural és l'única explicació científica de les propietats funcionals dels éssers vius.

L'EVOLUCIÓ
BIOLÒGICA FA
POSSIBLE LA
CONTINUACIÓ DE
L'EVOLUCIÓ
FÍSICO-QUÍMICA

Els ribosomes són orgànuls cel·lulars complexos formats per tres classes de molècules d'ARN diferents i unes quaranta proteïnes. Si aquests components se separen, preparant un sistema *in vitro* que reproduïxi les condicions cel·lulars i col·locant-hi aquests components, per autoencaix es reconstitueixen ribosomes funcionals. Una cosa semblant es produeix amb les molècules de les histones i l'ADN i així es formen els nucleosomes. De fet, el procés d'autoencaix és bastant general en la formació de les estructures cel·lulars. En aquest procés, molècules diferents s'ordenen d'una forma definida, dirigides per les seves propietats termodinàmiques, i es forma l'estructura més estable, en la qual les molècules tendeixen a tenir un potencial químic mínim.

Fets d'aquest tipus podrien ser proves que fonamenten el punt de vista reduccionista, extrem discutit en l'apartat anterior. No obstant això, una anàlisi de la qüestió demostra que l'autoencaix de molècules per condicionaments termodinàmics, com els altres processos fisico-químics que es desenvolupen en els éssers vius, no són els que dirigeixen l'evolució. L'evolució és dirigida per la facultat de recollir informació, i aquesta facultat s'expressa en el procés de recopilació d'informació, en el qual té un paper fonamental la selecció natural.

La informació dels sistemes vivents està continguda en les seqüències de nucleòtids de l'ADN i aquestes seqüències no depenen de les propietats termodinàmiques de l'ADN. Des del punt de vista termodinàmic, qualsevol seqüència és igualment estable. Entre les nombrosíssimes seqüències igualment probables, en els gens n'hi trobem unes de determinades que tenen un sentit, porten informació, només integrades en el sistema vivent al qual pertanyen. L'origen d'aquestes seqüències de nucleòtids està en els canvis a l'atzar que pot experimentar l'ADN i en el procés de selecció natural que conserva els canvis amb sentit dins del sistema vivent on es troba.

Les molècules que s'autoencaixen per formar els orgànuls cel·lulars s'han format directament o indirectament amb la informació continguda a l'ADN. Si s'autoencaixen és perquè en el sistema vivent es troben les condicions que ho fan possible. Aquestes condicions estan determinades per la informació que porten els gens. Recopilant informació els sistemes vivents descobreixen les vies que fan possible la continuació de l'evolució físico-química més enllà d'on arriba en els sistemes purament físico-químics. Per les dades que ens subministra l'exploració de l'univers, amb l'anàlisi espectrogràfica de les radiacions procedents de l'espai que arriben a la Terra, l'anàlisi química dels meteorits del nostre sistema solar, l'exploració de l'espai amb coets i els experiments de laboratori que tracten de repro-

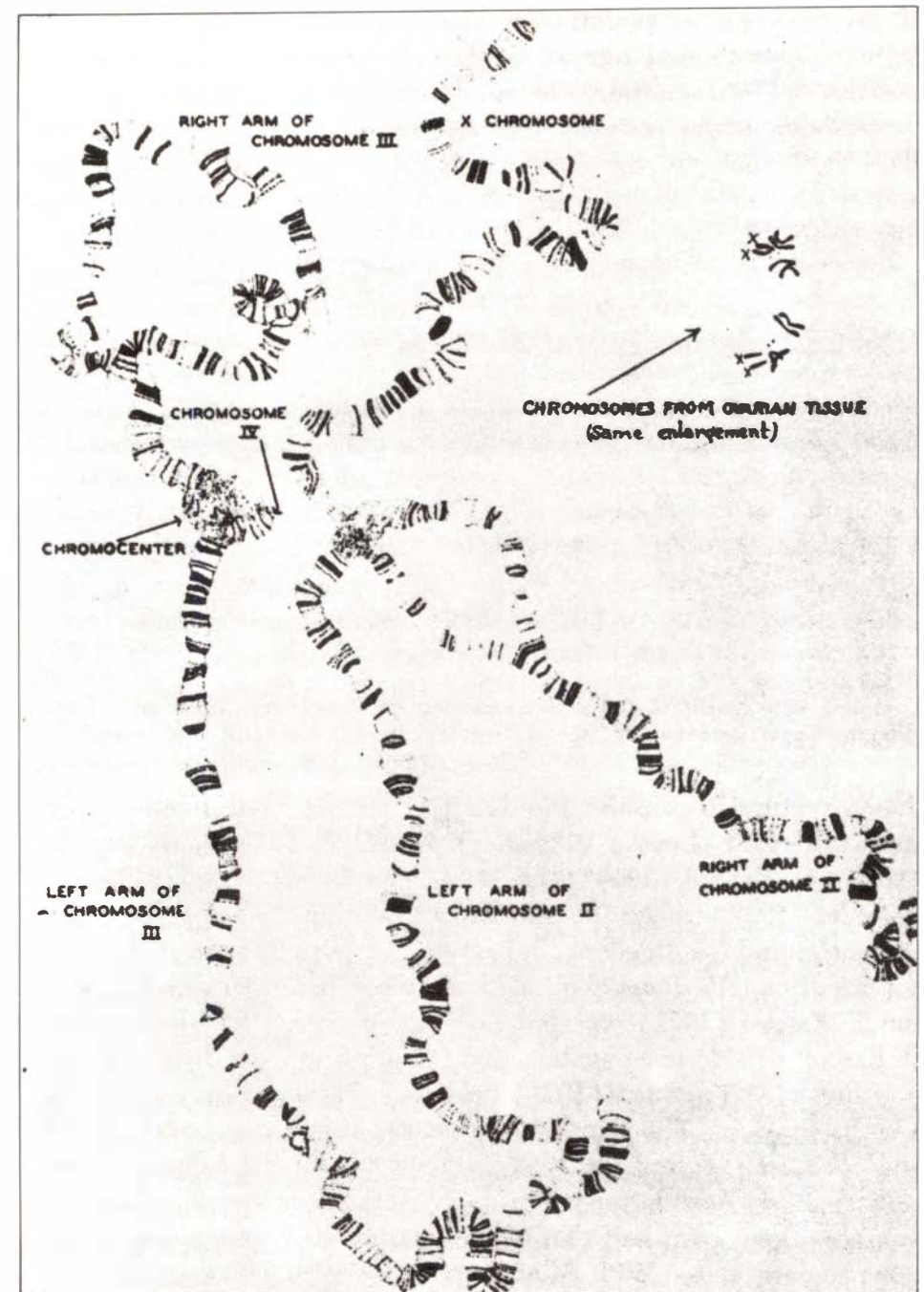
duir les condicions de la Terra primitiva, sabem que l'evolució purament físico-química arriba a formar molècules inorgàniques senzilles, com aminoàcids, sucres, etc. i fins polímers senzills d'aquestes. Només en sistemes portadors d'informació, és a dir, en els sistemes biològics, es produeixen les condicions adequades perquè es formen les grans macromolècules i els complexos d'aquestes macromolècules que integren els sistemes vivents. De fet, l'evolució biològica fa possible que l'evolució físico-química continuï, d'acord amb les lleis físico-químiques, però seguint les vies que li fixa la condició que els seus productes siguin eficaços integrats en els sistemes vivents. En aquest sentit l'evolució biològica fa possible la continuació de l'evolució físico-química, però mitjançant la selecció natural la dirigeix i controla.

Les relacions explicades en el paràgraf anterior entre les evolucions físico-química i biològica s'assemblen a les que hi ha entre l'evolució cultural per una banda i les físico-química i biològica per l'altra. Així com l'evolució biològica fa possible la continuació de l'evolució físico-química, l'evolució cultural fa possible la continuació de l'evolució biològica, també, de la físico-química. L'home, amb l'evolució de la cultura, està desenvolupant nous productes físico-químics, com els plàstics i els computadors.

També està dirigint l'evolució d'algunes espècies, els animals domèstics i les plantes cultivades i aconsegueix formes que manté per selecció artificial, però que la selecció natural no hauria produït mai. No obstant això, tot fa pensar que això només és un començament molt senzill del que l'impacte de l'evolució cultural sobre la biològica pot produir. Amb el desenvolupament de l'enginyeria genètica, podem albirar l'obertura d'immenses possibilitats en aquest sentit i, segurament, l'enginyeria genètica no serà l'últim pas que la cultura humana farà vers el descobriment de sistemes biològics fins ara inèdits.

LA SELECCIÓ
NATURAL ÉS
NECESSÀRIA PER A
L'EVOLUCIÓ
BIOLÒGICA, PERÒ NO
SUFICIENT

Hem vist que amb els coneixements actuals, en termes científics, l'evolució biològica només es pot entendre admetent la selecció natural. Només aquest mecanisme ens explica la recopilació d'informació. Ara bé, recordem que Darwin, en explicar el concepte de selecció natural, diu que és la conservació de les diferències individuals favorables i la destrucció de les perjudicials. Per tant, perquè hi hagi recopilació d'informació, els sistemes vivents han de presentar un mecanisme de canvi. Aquest mecanisme són les mutacions, en el seu sentit més ampli. Sense les mutacions, la selecció natural no tindria matèria primera sobre què actuar. No obstant això, l'afirmació que serveix de títol a aquest apartat té un altre aspecte que no hem tractat fins ara i que, potser, també és molt important. El procés de recopilació d'informació de l'evolució biològica no sempre és lineal. Les línies evolutives es van dividint i subdividint, en línies independents de recopilació d'informació. Així s'originen sistemes biològics diferents, que denominem i agrupem en diverses categories d'unitats taxonòmiques, la fonamental de les quals és l'espècie. És possible que a la diversificació d'informació que es produeix amb l'evolució no se li hagi donat la importància que realment té. Si considerem l'evolució globalment, veiem que és un procés en què el conjunt de la vida forma un sistema integrat que presenta diferenciació i especialització dels seus components, les espècies, en la recopilació d'un cert tipus d'informació. Fins un cert punt, el principi de l'especialització i divisió del treball que s'observa en els components dels



sistemes biològics, els teixits i els òrgans, s'observa també en el resultat de l'evolució de la vida considerada com un tot. L'evolució amb especialització, a més de constituir un mètode eficaç i possiblement necessari de recollir informació, té un altre caire important. Darwin a *L'origen de les espècies* diu: "Tinguem present com són d'infiniment complexes i estretes les relacions mútues dels éssers vius entre si i amb les condicions físiques de la seva vida, i per consegüent que infinitament variades són les diferències d'estructura que poden ser útils a cada ésser en les variants condicions de la vida." Aquí expressa Darwin que els éssers vius no sols s'han d'adaptar a l'ambient físic, sinó també al biològic. Cada espècie, a més de recollir informació sobre l'ambient físic, també ha de fer-ho sobre les relacions que estableix amb altres espècies. A més, entre els sistemes vivents i

l'ambient es produeix igualment una interacció mútua; l'ambient és un dels principals condicionaments de la informació que recullen els sistemes vivents, però també els organismes produeixen canvis en l'ambient en què viuen. Aquestes interaccions de les espècies entre si i amb l'ambient poden constituir un factor important en l'evolució, com s'exposarà més endavant.

Abans de continuar és convenient precisar i discutir quin és el concepte d'espècie que estem utilitzant. Ens referim al concepte biològic d'espècie vàlid en la major part dels animals i en molts vegetals actuals. D'acord amb aquest concepte, dos grups d'organismes són dues espècies diferents si presenten aïllament reproductor i, per tant, no poden intercanviar informació. Ara bé, "les espècies biològiques" només existeixen en organismes

Les famílies de gens poden estar concentrades en una regió d'un cromosoma i estructurades de manera coherent, mentre els gens funcionen de manera coordinada. Il·lustració de Salivary Chromosomes and the Attach on the Gene, de T.S. Painter ("Jour. Heredity", 1934)

amb reproducció sexual encreuada. De fet, constitueixen unes unitats evolutives, de recopilació d'informació, més eficaces que els seus equivalents en els organismes sense reproducció sexual encreuada. Podem considerar-les un resultat de l'evolució en el sistema de reproducció condicionat per l'augment de l'eficàcia en la recopilació d'informació. Aquest sistema té l'avantatge de combinar un bon aïllament entre les línies evolutives diferents i, per tant, independència en la recopilació d'informació, amb la possibilitat de recombinació genètica entre els components de la línia evolutiva.

Una condició decisiva per a l'origen d'una nova espècie biològica és que es produeixi un mecanisme d'aïllament entre el grup que la formarà i aquell al qual abans pertanyia. La producció dels mecanismes d'aïllament constitueix un procés evolutiu de la màxima importància. Per tant, és interessant considerar el paper que hi té la selecció natural. Perquè comenci el procés amb què s'origina el mecanisme d'aïllament, no sembla necessària la intervenció de la selecció natural i hi ha casos en què fins i tot la producció d'aïllament total tampoc no la requereix. Un mecanisme d'aïllament és la inviabilitat dels híbrids. Aquest mecanisme pot començar per l'acumulació d'informació genètica diferent a poblacions que són geogràficament separades. En els híbrids entre individus d'aquestes poblacions, les informacions diferents aportades pels progenitors poden resultar incongruents, de manera que disminueix la seva viabilitat. L'inici d'aquest aïllament no és determinat per la recopilació d'informació diferent a les dues poblacions. Pot ser que aquestes poblacions segueixin sense tenir contacte fins que acumulin prou informació diferent perquè els híbrids siguin totalment inviàbles. En aquest cas s'hauria produït l'aïllament total sense intervenir la selecció natural. En canvi, si abans d'arribar a l'aïllament total les dues poblacions entren en contacte, els individus que es reproduïxen amb altres de la seva mateixa població deixaran més descendents que els que es creuin amb els

individus de l'altra població, perquè els descendents d'aquests últims són menys viables. Si les tendències a encreuar-se amb individus de la població pròpia o de l'altra tenen base genètica, la reproducció diferencial, per tant la selecció natural, reforçarà l'aïllament i acabarà per determinar que sigui total. En aquest cas la selecció natural haurà contribuït a produir l'aïllament. Les clàssiques anàlisis de Dobzhansky sobre l'aïllament sexual entre *Drosophila pseudoobscura* i *Drosophila miranda* són un exemple d'aquest tipus. El model d'especiació estaspàtric de White, basat en la producció de canvis estructurals dels cromosomes, ens indica una altra possibilitat de processos no selectius determinants d'aïllament.

El fet que la selecció que actua sobre molts caràcters a les poblacions naturals sigui selecció estabilitzadora ens porta a pensar en altres processos no selectius que actuen sobre l'evolució. La selecció estabilitzadora manté les característiques de les poblacions, per tant conserva les espècies adaptades a les condicions de l'ambient en què viuen. Només si es produeix una desadaptació actuarà la selecció direccional, per conduir-la a una nova situació d'adaptació. El símil de Wright del paisatge adaptatiu expressa molt bé aquesta idea. Les espècies són situades en els pics adaptatius i s'hi mantenen per selecció estabilitzadora, fins que algun factor fa que caiguin en una vall, és a dir, que deixin d'estar adaptades. Aleshores, si no es produeix l'extinció, les poblacions entren en un nou procés d'adaptació que, per mitjà de selecció direccional, les porta a un nou pic adaptatiu i, potser, a una nova espècie. Els factors que poden produir aquesta pèrdua d'adaptació poden ser diversos, però evidentment no la selecció natural. Poden ser canvis en l'ambient, deriva genètica, pèrdua de canalització, encreuament entre dues poblacions amb producció de disgenesi híbrida, etc.

Des de fa temps, s'han elaborat models d'especiació basats en la desadaptació prèvia. L'especiació per efecte fundador de Mayr és un model clàssic d'aquest

tipus. Carson, per explicar l'especiació a les drosòfiles de les illes Hawaii també suggereix models semblants. En relació amb aquesta qüestió, les dades paleontològiques mereixen una consideració a part. Per començar convé precisar que a vegades quan els paleontòlegs i els neontòlegs parlen de formació d'espècies no parlen exactament del mateix. En tot el que hem dit fins ara hem estat tractant de l'origen de les espècies com a neontòlegs. Tenim davant nostre un conjunt d'espècies, totes vivents en el moment actual, i considerem el seu origen i quins mecanismes les mantenen diferents. Ens plantejarem, per tant, el problema de l'origen i la conservació de la diversitat dels éssers vius. Utilitzant una altra terminologia, ens posem el problema de quins són els mecanismes que determinen la cladogènesi. De fet la mateixa definició biològica d'espècie implica la cladogènesi, ja que es basa en l'aïllament reproductor i aquest no té sentit si no és referit a dos grups separats. Els paleontòlegs, en canvi, quan parlen de l'origen de les espècies, a més de considerar la cladogènesi han de considerar la successió d'espècies dins de l'evolució filètica. Tracten del procés en què unes espècies substitueixen unes altres, a les quals pertanyien els seus avantpassats. En aquest cas no té sentit parlar d'aïllament reproductor com a criteri diagnòstic, i no sols per la impossibilitat pràctica d'utilitzar-lo experimentalment, sinó per una raó més fonamental. Les espècies que se succeeixen en el temps, dins d'una línia filètica, estan connectades per descendència i, en un cert sentit, formen conjunts dins dels quals hi ha una situació lògicament semblant a la que els neontòlegs troben en els cercles de races. Entre dues formes d'una mateixa línia filètica, separades en el temps, i que es considerin espècies diferents, hi ha un continu de formes intermèdies que, en un procés més o menys ràpid, han servit per passar de l'una a l'altra. Fins i tot si fos possible estudiar experimentalment el seu aïllament reproductor, sempre es presentaria el problema d'on situar el límit entre aquestes espè-

cies. Per exemple, si tenim una successió de formes a-b-c-d-e-f-g-h, seria possible que *b* presentés aïllament reproductor amb *e*, mentre que *g* no. Això amb el criteri biològic ens permetria dir que *e* i *b* són espècies diferents; però *g* és possible que no presentés aïllament reproductor amb *e*, ni amb *b*, de manera que hauríem d'incloure-la a la mateixa espècie que *e* i *b*. També seria possible que *a* estigués aïllada de *e*, i aleshores serien espècies diferents, però les dues podrien no presentar aïllament amb *c*, etc. Veiem com en aquesta situació el criteri biològic és lògicament inaplicable. Tot el problema ve del fet que estariem aplicant un criteri sorgit en l'estudi dels processos cladogenètics, a l'evolució filètica. Si tenim en compte aquestes consideracions, no és estrany que les idees dels paleontòlegs moltes vegades no coincideixin amb les dels neontòlegs. Per tant, en relació amb el significat de la selecció natural en els processos d'especiació, després d'haver analitzat l'origen de les espècies per cladogènesi convé fer-ho de l'origen de les espècies dins de les línies filètiques.

Des de sempre els paleontòlegs, quan consideren la successió en el temps de les formes vivents, han observat grans diferències a la taxa d'evolució. Una posició extrema sobre aquest fet ha estat el catastrofisme. Segons Cuvier, per exemple, a la història de la Terra s'haurien produït períodes de grans canvis a les condicions fisiogeogràfiques i ambientals que haurien conduït a l'extinció d'unes formes vivents que per noves creacions haurien estat substituïdes per unes altres. Després de l'acceptació generalitzada de l'evolució, els que podríem anomenar neocatastrofistes han formulat teories evolucionistes saltacionistes. La teoria de Goldschmidt, basada en les macromutacions, és un dels exemples formulats amb més base científica de les teories saltacionistes. Altres autors, per interpretar aquests períodes de grans canvis en el registre fòssil, en els quals a més solen presentar-se discontinuïtats, han considerat que corresponen a períodes d'evolució ràpida. Simpson, entre altres, pensa

que un dels factors importants de la manca de fòssils a la base de les línies evolutives dels grans grups és la rapidesa de l'evolució amb què les línies evolutives degueren iniciar-se en poblacions petites i, per tant, molt localitzades. Realment les dades paleontològiques, analitzades per diferents mètodes, coincideixen a indicar que d'una manera general els grans grups s'inicien amb una taxa d'evolució molt ràpida, que després va decreixent bastant regularment. Aquest aspecte de l'evolució sembla dependre de factors inherents als mateixos organismes en evolució. Quan es produeix una novetat evolutiva, aquesta s'explota i és lògic que al començament aquesta explotació pugui ser ràpida i després el seu ritme vagi decreixent.

També canvis externs als organismes poden determinar evolució ràpida. Períodes de canvis a l'ambient, com per exemple les glaciacions del quaternari, tenen un fort impacte sobre les faunes i flors, a les quals es produeixen extincions de nombroses espècies, acompanyades de l'aparició d'altres de noves.

També estan relacionades amb el que acaben de dir les dades que actualment estan obtenint alguns paleontòlegs sobre l'aparició de noves espècies. En casos en què es disposa de sediments continus durant períodes llargs, observen que durant llargs temps les espècies es mantenen estables. Altrament, els períodes de canvi són curts, en termes geològics, i afecten diferents línies filètiques simultàniament; en aquests períodes apareixen les noves espècies. La imatge de l'evolució que s'obté amb aquestes dades és que durant llargs períodes la selecció deu ser estabilitzadora i que només quan es trenca l'estabilitat es produeix el canvi evolutiu que determina noves espècies. La desestabilització, encara que pot pensar-se que s'obté deguda a diferents factors dels esmentats en aquest apartat, no és gaire clar per què es produeix. Aquestes observacions han donat origen a un model d'especiació filètica, anomenat puntualisme, en contraposició al gradualisme, que considera que les espècies s'originen gradual-

ment, per acumulació de petits canvis, a un ritme poc variable al llarg del temps. Del que hem dit en aquest apartat sembla deduir-se una conseqüència: perquè es produeixi l'evolució sembla necessari, o almenys és molt important, que tingui lloc una desadaptació, produïda per canvis intrínsecs als organismes, mutacions en sentit ampli, o en l'ambient. Si això és així és interessant considerar que la mateixa evolució va determinant la producció de desadaptacions d'aquests dos tipus. Abans s'ha dit que les espècies que conviuen estan sotmeses a influències mútues. Per tant, quan una evoluciona canvien les seves relacions amb les altres, que han de readaptar-se a la nova situació, que comporta la necessitat de noves readaptacions; d'aquesta manera el procés de canvi es pot anar realimentant. Igualment, els canvis que els organismes determinen en l'ambient originen noves relacions amb aquest nou ambient; també en aquest sentit, el procés de canvi es va realimentant. D'això es pot concloure que l'evolució, una vegada iniciada, és un procés que intrínsecament comporta la seva continuïtat. És evident, això no obstant, que aquest procés de realimentació només és un aspecte de l'evolució que actua conjuntament amb les mutacions i els canvis ambientals independents de l'acció dels organismes.

D'aquest apartat es desprèn que l'especiació, tant cladogenètica com filètica, sembla iniciar-se amb un canvi independent de la selecció natural. L'especiació cladogenètica necessita l'aparició dels mecanismes d'aïllament que fan possible la recopilació d'una informació diferent. L'especiació filètica potser necessita canvis desadaptatius que posen fi a la selecció estabilitzadora i obren la porta a una nova etapa de selecció direccional; en altres termes, aquests canvis desadaptatius fan que deixi de ser eficaç conservar la informació i passi a ser-ho recollir nova informació. Veiem, per tant, que en els processos d'especiació la selecció natural també actua, però no és suficient.

(Antoni Prevosti)