

# EL RITME DE L'EVOLUCIÓ

per Ramon Margalef i López

20 (372/Volum 2/juny 1982

ciència 17)

Macroevolució *versus* microevolució? Per l'autor d'aquest article, cal anar més enllà de la complexa polèmica, bastant retòrica entre les escoles dels anomenats cladistes i dels seus contrincants. La seva conclusió provisional és que el control de la velocitat d'evolució es troba més en l'entorn que en els organismes. Els organismes segueixen el canvi extern, a poc a poc si aquest és lent, més ràpidament si és més veloç; i si és molt ràpid, no poden seguir i abandonen la cursa...

Ramon Margalef i López (Barcelona, 1919) és catedràtic d'ecologia de la Universitat de Barcelona i membre de moltes societats científiques. Es troba entre els primers especialistes mundials en el camp de l'ecologia. Les seves concepcions dels problemes de la biologia, resultat de les seves investigacions, han estat reflectides a la nostra revista, en els números 1 i 13 i va ser entrevistat al número 5/6.



El problema ha estat present des del començament i ens podem demanar si hem anat molt més enllà que Darwin. Com és que certes línies, nissagues o soques canvien a poc a poc, i, quan les seves restes fòssils queden disperses en un paquet gruixut de sediments, semblen la il·lustració, gairebé perfecta, d'un model ideal d'evolució, mentre que altres tipus orgànics apareixen de sobte, sense una derivació gradual semblant de tipus ja existents i donen la impressió d'una cosa nova, i que l'evolució va a salts? Darwin en parla i potser no és el primer a atribuir-ho a una raó que després serà invocada sovint: la "imperfecció del registre geològic". Si no volem abusar d'aquesta explicació, i sembla que no podem abusar-ne, podríem convenir que el procés evolutiu disposa de diverses marxes, unes més ràpides, altres més lentes.

La mateixa preocupació va passar al camp de la genètica i no van ser pocs els

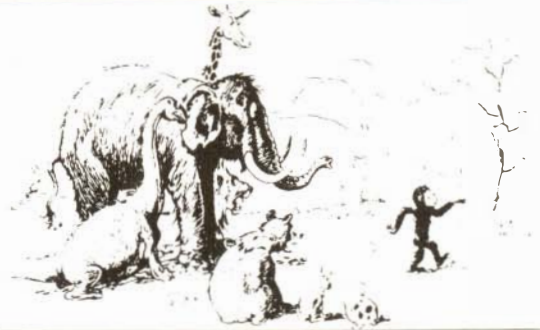
que van creure que la genètica clàssica podia explicar l'evolució lenta o microevolució, mentre que l'evolució ràpida o macroevolució comportaria algun mecanisme especial que encara estava per descobrir o, almenys, que no s'havia pogut analitzar a fons. Goldschmidt (1940) és potser, entre els autors d'un passat recent, el que més hi insisteix, i el seu nom és també més conegut entre nosaltres, perquè el seu llibre principal va circular en una edició castellana. Avui ha canviat l'entorn de la ciència, però el problema curiosament persisteix. Solament se li ha trobat un nom nou; ara en lloc de macroevolució o de discontinuïtats en l'evolució es parla d'una evolució puntuada, i això, és a dir, la comparació i fins i tot la confrontació entre evolució gradual "progressiva" (micro-) i puntuada (macro-) ha donat lloc a polèmiques particularment caldejades, perquè algu ha cregut que els dos punts de vista tenien certes implicacions ideològiques. L'únic que voldria dir aquí, però, és que no hem de veure la macroevolució com si necessitessin posar una mena d'afegit teòric suplementari, sinó postular que la teoria general de l'evolució per selecció natural de genotips dintre les poblacions és més poderosa del que pensem.

És molt possible que l'aplicació de tècniques quantitatives a la mesura de la proximitat entre espècies i nissagues, que ha donat lloc a una mena de filosofia, molt complexa i bastant retòrica, a l'entorn de les escoles dels anomenats cladistes i dels seus contrincants, hagi contribuït a aquest desvetllament de l'interès per pos-

sibles modalitats diverses de l'evolució. No obstant això, Simpson, en el seu llibre de 1944 exposava clarament alguns dels aspectes del problema. Aquest problema apareix en tots els contextos i sempre té una forma semblant. Es reconeixen, més o menys bé, llargues línies de descendència, realitat respecte a la qual no sembla haver-hi dubtes considerables. Però la descendència d'unes línies a les altres, en la seva base, és sempre indeterminable, i fa que en els esquemes, les connexions entre segments filètics, més o menys paral·lels, comportin, gairebé sempre, sengles interrogants. És obvi que tant el major coneixement dels organismes i de les seves restes fòssils, com l'aplicació de mètodes quantitius per mesurar-ne les afinitats, han introduït punts de vista que podem considerar molt positius, per exemple, en la classificació i reconeixement de les mútues afinitats dels vertebrats inferiors, que ha laminat i esmicolat el grup dels peixos el nom dels quals, avui dia, ja no té més que el sentit vulgar i pre-científic. El lector interessat en aquestes qüestions pot llegir el llibre de Hennig i fullejar les pàgines de *Systematic Zoology*, que a vegades arriben a assolir un cert ressò de l'escolàstica medieval.

De totes maneres, no és or tot el que brilla en l'aproximació quantitativa esdevinguda clàssica. La impressió de linearietat i de gradualisme en una línia d'evolució ve del fet que diversos canvis estan correlacionats i que, per tant, afecten caràcters que permeten extraure un component comú de variabilitat. Així, si el pes,

# EN EL MARC CANVIANT DE LA BIOSFERA



dimensions linears, certs índexs obtinguts dividint la mida d'una part del cos per la d'una altra, i altres caràcters, canvien paral·lelament, fan la impressió que tot és governat per correlacions internes, tal vegada sota el control d'uns pocs gens. Al contrari, qualsevol desviació de la pauta general, que en l'estudi biomètric sortirà com exigint altres components, es podrà veure com una desviació forçada per causes especials. Es tendeix a veure la variació "harmònica" i progressiva representant l'expressió de correlacions orgàniques que van passar el filtre de la selecció i que són adaptatives. Com diu Gould (1977), la forma de les regressions acaba veient-se com un caràcter primari, i la línia de regressió apareix com a tal. I tot canvi filètic es veu com una interrupció o fractura d'aquesta correlació primària. El mateix Gould cita una frase de Mosimann que fa: "Crec seriosament que en molts casos l'ús de relacions funcionals d'expressió alométrica ha representat un renaixement dels conceptes de "tipus" en taxonomia". Portar una mica més enllà aquesta crítica equivaldria a expressar i desvetllar dubtes seriosos sobre la propietat del cladisme.

La qüestió ara no és tant important si no és per fer-nos veure que una evolució gradual i sostinguda no necessàriament ha de tenir una "entitat" major, menor o diferent. No obstant això, és cert que diverses sèries, en formamínifers, braquiòpodes, ammonítids, mol·luscs, cavalls, elefants, etc., han impressionat sempre fonamentalment l'esperit del naturalista i aquelles seqüències han servit de propagandistes molt efectius de la realitat de l'evolució. Un treball recent de Williamson presenta bonics exemples de gasteròpodes lacustres del pliocè i pleistocè en la regió dels llacs de la fossa africana. Però, realment, aquest treball no afegeix res de nou a una visió que ja va quedar clara en els treballs de Neumayr i Paul, de finals del segle passat, sobre mol·luscs del mateix grup (paludines) en els sediments d'edat semblant de la regió de Viena. La closca es va modificant progressivament quan passa d'un

estrat al següent, i, en les discontinuïtats, apareixen sempre noves línies que reproduïxen les mateixes tendències amb un paral·lelisme sorprenent, però la seva connexió basal se'ns mostra en tot cas discontinua i, per tant, dubtosa, si solament podem jutjar amb criteris de morfologia externa, com és aquest cas tractant-se de fòssils.

En la projecció de l'evolució sobre el temps i l'espai, l'alternativa es veu sovint, encara que no sempre, com la diferència que hi ha quan noves formes se separen de formes antigues, sovint en un procés de canvi i de migració que porta a colonitzar espais ara buits, de manera que els avantpassats normalment sobreviuen en el lloc primer, o bé desplaçats, tot això segons un model d'especiació al·lopàtrica més divulgat per Mayr i altres autors, o bé si cal acceptar una transformació a l'engròs i sovint de caràcter localment divergent de tots els avantpassats en descendents (teories vicaristes de Rose, Croizat i d'altres). Aquestes diverses possibilitats s'han dogmatitzat excessivament. No s'explicaria d'altra manera una virulència innecessària que es troba sovint en els escrits d'unes i altres escoles. Tot plegat, l'oposició entre el vicarisme i la creença en el model de migració i diferenciació al·lopàtrica, així com les diferents interpretacions d'una expressió cladística de les afinitats, contenen sempre una valoració subjectiva molt desigual de les diferents formes que poden prendre les seqüències filètiques.

En aquest punt, proposo que examinem de més a prop les potencialitats de la variabilitat gènica i de la selecció natural. El meu suggeriment serà que la variació aconseguida al llarg de les sèries gradualístiques de la microevolució és molt més lenta que la variació possible. I aquí també tornem a Darwin, el qual fa un ús molt extens de la variació de plantes i animals sota la domesticació que n'ha fet l'home, com a exemples d'evolució particularment ràpida. El gos ha canviat molt més que el llop. I, per favor, no em retragueu l'argument que tots els gossos pertanyen a una mateixa "espècie". En

general els animals i les plantes associats a l'home han evolucionat més de pressa que poblacions naturals. Crec que val la pena recordar també la persistència de la morfologia de moltes espècies encara que existeixin canvis genètics neutres, no manifestats, dintre d'una línia d'estudi suscitada fa poc més d'una dècada per Kimura i d'altres. Es pot resumir dient que la substitució de gens pot anar més de pressa que la substitució de caràcters, que demana la supervivència de la població. És a dir, l'evolució ordinàriament va més a poc a poc del que seria possible, i sembla com si les condicions ofertes dintre del marc on té lloc l'evolució dissuadissin de l'aventura de saltar fora i adoptar un nou règim de vida menys convencional. Fixeu-vos bé que vull dir que potser no hem de preguntar-nos si existeix algun mecanisme que acceleri l'evolució en els pretesos exemples de macroevolució, sinó al contrari, hem de preguntar-nos si existeix algun factor que retardi la velocitat de què l'evolució és capaç. Jo crec que l'evolució real és molt més lenta que la possible, en general. Si fos així, podríem dir que, de la mateixa manera que el sexe més aviat entorpeix la velocitat de reproducció i n'estabilitza els resultats, (i que la burocràcia entorpeix i estabilitza el comerç social), l'entorn atura o fa més lenta l'evolució possible. L'estudi de l'ecologia de les poblacions s'hauria d'interpretar, doncs, no des d'uns punts de vista absolutament nous, però sí d'una manera una mica diferent de com s'acostuma fer.

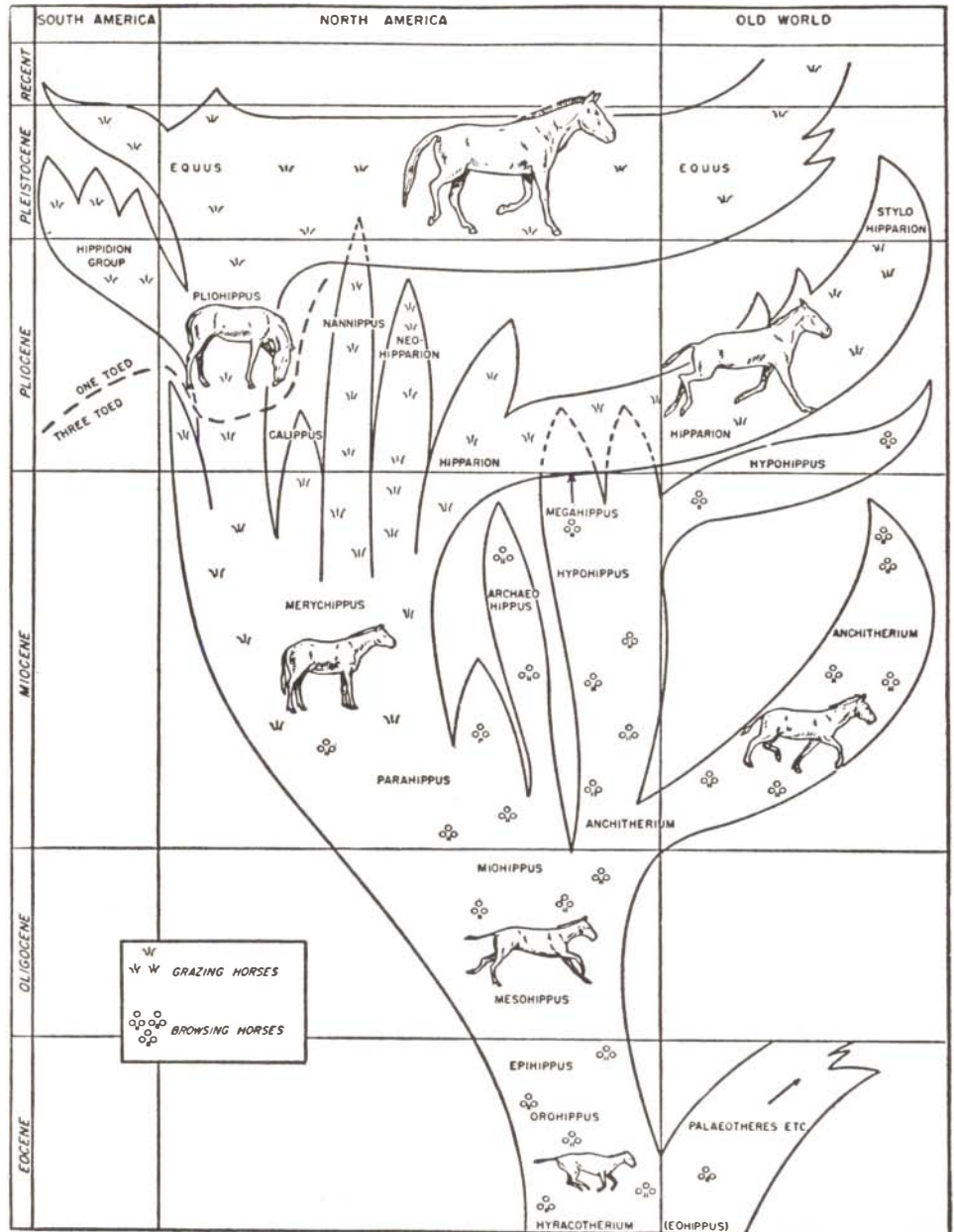
És obvi, però, que els problemes són molt complexos. Potser no està prou justificat no voler veure l'operació de cap mecanisme especial en seqüències de formes que canvien gradualment i pausadament. Podem creure que certes combinacions de gens poden quedar sota el control d'uns pocs gens clau o mestres, com passa, segons sembla, en els exemples de polimorfisme mimètic. Em refereixo al fet que certes morfogènesis al·lomètriques estiguin fonamentalment assimilades per tot un grup, com sembla que s'esdevé en diverses classes d'organismes

La impressió de linealitat i de gradualisme en una línia d'evolució ve del fet que diversos canvis estan correlacionats i que, per tant, afecten caràcters que permeten estendre un component comú de variabilitat. Il·lustració de Horses de G.C. Simpson (Nova York, 1951)

planctònics de considerable plasticitat fenogènica, i que conserven unes pautes mètriques remarcablement constants. En altres casos, certs caràcters poden tenir un valor constructiu molt important, i influeixen sobre la manifestació d'altres gens. I ara penso també en organismes planctònics, on la mida dels individus depèn de la mida de les cèl·lules, i aquesta del nombre de còpies d'ADN, o de la presència d'ADN paràsit, que, per tant, no ho seria tant, de "paràsit".

La meua conclusió provisional és que el control de la velocitat d'evolució, el que, d'una manera gràfica, dona marxa lenta, o bé marxa ràpida, es troba més en l'entorn que en els organismes. Els organismes segueixen el canvi extern, a poc a poc si aquest és lent, més ràpidament si és més veloç; i, si és tan ràpid, no poden seguir i abandonen la cursa. En certa manera hi ha sempre possibilitat d'anar més de pressa, passant a altres ecosistemes, o més a poc a poc. Sempre hi ha certa velocitat de reserva que permet un *tracking* acurat. Pensem, com en un altre model vàlid i relativament senzill, en el *tracking* que els mimetes fan dels seus models, facilitat per les diferències entre les propietats demogràfiques de les respectives poblacions.

La hipòtesi més elemental d'entrada seria acceptar que l'entorn no canvia i que la resposta més senzilla és el fixisme, no evolucionar. Cal dir que aquesta és la hipòtesi latent en tots els models genètics, que estudien una *fitness* en relació amb un tipus d'entorn de característiques definibles i constants. Però és dubtós si tal situació s'arriba a produir mai. L'equilibri ecològic no existeix pas, ni tan sols es pot parlar d'un estat estacionari persistent. Una màquina no pot donar dos tombs essent la mateixa, molt menys un ecosistema. Quan un cerca algun model genètic poblacional apropiat a una situació definida, un hom pot mirar l'obra ingent de Sewall Wright, o fullejar l'*American Naturalist*. Però no he sigut afortunat en la meua recerca i trobo a faltar algun model de selecció que comporti una alteració contínua de les carac-



terístiques de l'entorn, definidores del "nínxol ecològic", en el qual es tenen els processos de competència i respecte a les quals té significat una noció de *fitness*. Perquè no existeix un "nínxol" fix, comparable a un seient quiet, sinó més aviat a un sistema de cadires que contínuament trontollen, i les poblacions es veuen forçades a passar d'unes situacions a les altres, al so de la música que sona en l'entorn.

El meu punt de vista és molt senzill i l'he exposat recentment en un altre lloc. Els canvis naturals són de dues menes; canvis sobtats, produïts ordinàriament per un impacte energètic que ve de fora; i canvis lents i graduals, durant els quals l'energia externa lliure va disminuint i els elements reactants de l'ecosistema es van segregant de manera pausada. Els models més usats d'ecosistemes en aquesta segona fase estaven concebuts com màquines deterministes, que poden anar avant i enrera, i que ignoren la segona llei de la termodinàmica. Els models que proposo impliquen que tota activitat modifica una

mica l'estructura de la màquina, que ja no fa el cicle següent d'una manera idèntica a l'anterior.

El desenvolupament d'un bosc a partir d'un camp abandonat, els aspectes successius d'una tova de boví en un prat de muntanya, la successió del fitoplancton en un llac després d'un cop de vent, s'inicien sempre sota l'acció d'energia externa —l'incendi d'artigada o altra forma de destrucció del bosc primitiu, la caiguda, en un lloc a l'atzar, del contingut rectal de la vaca, la barreja vertical de l'aigua que contribueix a posar en contacte els factors de producció: llum, nodriment i cèl·lules d'algues— i segueixen amb la conversió gradual de part de l'energia en organització, és a dir, en una diversificació de les parts.

El model que s'acostuma a dir Clementsia de la successió ecològica és, doncs, la meitat de la història; en els canvis que contínuament ocorren a la biosfera, hi entren també els de signe "negatiu", les regressions, el retorn enrera, del bosc al camp, la iniciació de l'episodi de la tova,



L'entorn atura o fa més lenta l'evolució possible. En la il·lustració, les tortugues gegants de les Illes Galapagos, veritables "fossils vivents" presoners del seu aïllament geogràfic

la desestratificació d'una aigua amb un plancton que estava exquisidament estratificat. Però, com que uns canvis són ràpids i els altres lents, la imatge que copsem és la d'un conjunt que sembla anar majestuosament en una direcció, vers la mítica clímax, però que, aquí i allà, com pampallugues, presenta episodis rapidíssims de retorn a condicions que en podem dir "primitives", amb la sorpresa del canvi. Fins a cert punt, podríem parlar d'una mutació successional per referir-nos al canvi imprevist, i de successió progressiva per referir-nos al que, en el fons, no és més que la manifestació d'un procés complex de selecció, guiat en part per canvis introduïts per l'acció complexa dels propis organismes de diverses espècies que hi prenen part. És evident que aquesta asimetria de canvi no és exclusiva del sistema biòtic a què em refereixo de manera principal. La mateixa asimetria s'observa en sistemes físics, per exemple en la deposició de sediments. Normalment els cicles de sedimentació comencen amb materials grollers i passen gradualment a materials fins; el pròxim cicle s'inicia de manera sobtada, amb materials de bell nou grollers; és un episodi típic d'entrada d'energia de fora i degradació escalonada; aquesta.

Aquestes idees faciliten la comprensió de la successió. El lligam entre les diverses etapes A, B, C, D es pot representar per un graf o per una matriu

		$t_1$			
		A	B	C	D
A	B	0,60	0,05	0,05	0,02
B	C	0,40	0,70	0,05	0,03
C	D	0,00	0,25	0,80	0,05
D	A	0,00	0,00	0,10	0,90
		1,00	1,00	1,00	1,00

Si aquest és l'escenari que la biosfera ofereix a l'evolució, sembla que cal comptar amb un component de l'evolució que ve de la seva necessària adherència a la successió. El mecanisme ha d'operar amb les característiques de *vis a tergo* en l'evolució. Les espècies evolucionen colonitzant un ambient darrera l'altre, i en tots i cada un d'ells la proporció més gran dels representants d'una espècie està sotmesa a pressions selectives que són paral·leles i es relacionen íntimament amb el fenomen direccional de la successió. Hi ha una probabilitat constant d'anar de A a B, de B a C i de C a D. Però la persistència en ambients invariables o accedir a noves condicions de vida que apareixen espontàniament de manera generalitzada en tots els llocs on viu l'espècie no són les úniques possibilitats. Altres poblacions poden manifestar-se més oportunistes i possibles colonitzadors d'ambients més generalitzats i salten continuament entre punts de la biosfera on hi ha més energia a disposició i on els canvis són menys guiats des de dintre del sistema viu. En tals ambients, rics en energia que ha permès el canvi, l'evolució pot anar a una velocitat que s'apropa més a la màxima, però aquesta evolució

serà escadussera en testimonis, tant per raons estadístiques de freqüència d'ambients, com per altres raons que tenen a veure més amb les condicions de conservació. Tornem, simplement, a una altra formulació de l'argument clàssic de la poca qualitat o insuficiència de l'arxiu geològic, però la meua opinió és que, tot fent camí, hem il·luminat potser un paisatge més ampli, copsant a la vegada la presència de problemes semblants i comuns als nivells genètic i ecològic i desvetllant la curiositat de si, en lloc de preguntar-nos per què l'evolució va de vegades molt ràpida, val la pena que ens preguntem per què normalment va tan lenta. Parlar del conservatisme de la naturalesa no és una resposta prou satisfactòria, però probablement es pot posar en termes d'un cost més baix de la selecció, i aquí retornem a la genètica clàssica.

L'entrada sobtada de molta energia determina una discontinuïtat i posa els organismes en condicions de *fer* història; un règim d'energia progressivament degradada a través d'una organització permet a la vida d'*escriure* història. L'arxiu fòssil no ens diu més que la meitat del conte i ens sembla com si l'evolució tingués direcció, com si fos feta de segments paral·lels o que entronquen els uns amb els altres. Però això no és més que una conseqüència de l'asimetria fonamental en els canvis dels ecosistemes.

( Ramon Margalef )

#### Material de Lectura

Clements, F. E. 1916. *Plant Succession: An analysis of the development of vegetation*. Carnegie Inst. Washington, Publ. n° 242.  
 Croizat, L. 1958. *Panbiogeography*. Autor, Caracas, 3 vols.  
 Darwin, Ch. 1897 (reimpr. de 6 ena ed.) *The origin of species by means of natural selection*. J. Murray, London.  
 Eldredge, N. i J. Cracraft 1980. *Phylogenetic patterns and the evolutionary process*. Columbia Univ. Press, New York.  
 Deperet, Ch. 1919. *Les transformations du monde animal*. Flammarion, Paris.

Goldschmidt, R. B. 1940. *The material basis of evolution*. Yale, New Haven.  
 Gould, S.J. 1977. *Ontogeny and phylogeny*. Belknap Press of Harvard Univ., Cambridge, Mass.  
 Hennig, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. Univ. Illinois Press, Urbana.  
 Kimura, M. 1968. Evolutionary rate at the molecular level. *Nature*, 217:624.  
 Margalef, R. 1981. Asimetrias introducidas por la operación de la energía externa en secuencias de sedimentos y de poblaciones. *Acta Geol. Hisp.*, 16, 35.

Mayr, E. 1942. *Systematics and the origin of species*. Columbia Univ. Press, New York.  
 Rosa, D. 1918. *Ologenesi*. Bemporad, Firenze.  
 Simpson, G.G. 1944. *Tempo and mode in evolution*. Columbia Univ. Press, New York.  
 Williamson, P.G. 1981. Paleontological documentation of speciation in Cenozoic molluscs from Turkana Basin. *Nature*, 293: 437.  
 Wright, S. 1968-1978. *Evolution and the genetics of populations*. 4 vols. Univ. Chicago Press, Chicago & London.