

**ASPECTES FONAMENTALS I PROBLEMÀTICS
DE LA ZOOFILOGÈNIA**

Comunicació presentada el dia 19 de febrer de 1970 pel doctor

ENRIC GADEA i BUISAN

Professor de Zoologia a la Facultat de Ciències de Barcelona

INTRODUCCIÓ

En les Ciències de la Natura vivent la Filogènia adquireix, cada vegada amb una evidència més gran, el lloc preponderant i fonamental que li correspon. El recentment celebrat I Symposium Internacional de Zoofilogènia tingut a Salamanca l'octubre de 1969 ho ha demostrat plenament.

D'una manera particular per a la Botànica i la Zoologia, la Filogènia és l'instrument mestre necessari per a poder comprendre en llur sentit universal, i àdhuc en l'aspecte concret, els grups animals i vegetals en llurs sistemàtiques i interrelacions. Cap sistema que no recolzi sobre una base filogenètica no pot ésser mai acceptat com a definitiu. Pel que fa a la Zoologia, hom pot afirmar actualment que si prescindia de la base filogenètica mancaria de sentit. La classificació natural dels éssers vivents ha d'ésser necessàriament filogenètica. D'aquesta justa preponderància i constant desenvolupament que la Filogènia va adquirint, hem de sentir-nos satisfets tots els biòlegs naturalistes i d'una manera molt particular els zòlegs, ja que és en el camp del regne animal on presenta la màxima complexitat i el seu més alt valor i significat.

La Filogènia té per objecte fonamental d'establir les relacions d'afinitat i, fins on sigui possible, la genealogia dels organismes. Per a tal cosa requereix el coneixement previ d'aquests, en llurs diversos aspectes, a més d'una base de dades no tan sols actuals, sinó també històriques, i no solament estàtiques, sinó també dinàmiques.

L'abast de la Filogènia és extraordinari, però no és il·limitat, i molt sovint els seus objectius entren en transgressió en el camp d'altres disciplines biològiques. Quan això s'esdevé, hom no les ha de confondre, ans al contrari, ha de complementar-les dins llurs justos límits. Potser una de les disciplines més sovint i fàcilment confusibles amb la Filogènia és l'Evolució. Passa entre l'una i l'altra quelcom de semblant, bé que no ben bé equivalent, a allò que s'esdevé entre la Taxonomia i la Sistemàtica. L'Evolució, tot i ésser una ciència eminentment doctrinal que recerca les causes i l'explicació del perquè de l'aparició o la desaparició de formes o de grups d'organismes, des de tots els camps de la Biologia, no ha

d'ésser confosa amb la Filogènia. Aquesta altra no cerca l'explicació causal, sinó únicament les afinitats entre organismes o grups d'ells. La seva pretensió no és sinó l'establiment de les relacions que tenen entre ells, això sí, però, d'una manera sempre provada o raonada. Per a complir aquests fins la Filogènia ha d'utilitzar fonts diverses i recolzar, per damunt de tot, en els mateixos pilars que la Sistemàtica.

LES FONTS I ELS MÈTODES

Essencialment, tres són les columnes mestres de la Filogènia: a) l'Anatomia comparada i la Morfologia; b) l'Embriologia; i c) la Paleontologia. Naturalment que hi ha d'altres fonts, molt importants tanmateix, però que no tenen pas el caràcter decisiu i gairebé universal de les tres primeres esmentades i en certa manera hi estan sempre supeditades. Aquest és el cas de la Bioquímica, de la Fisiologia, de la Genètica, de l'Ecologia, de l'Etologia i àdhuc de la Biogeografia. El risc de l'analogia és massa gran en aquestes disciplines per tal de poder acceptar com a prova decisiva llur sol testimoniatge; només l'homologia ens porta pel bon camí dins el camp de la Filogènia.

La font fonamental màxima en aquests sentits, hom ha de considerar que és la Morfologia, entesa en el seu sentit més ampli. Les seves dades són incontestables i definitives. Des d'aquest punt de vista, l'Embriologia ha d'entendre's com una morfologia dinàmica, i la Paleontologia, com una morfologia pretèrita. Per tot això la Morfologia mereix la màxima atenció per a la Filogènia; és el seu braç dret. La seva base és l'anatomia degudament interpretada. Sense un bon coneixement anatòmic dels animals i un madur criteri d'interpretació, no hi pot haver base sòlida per a l'especulació filogenètica. Sortosament, els estudis anatòmics, deixats una mica de banda durant molts d'anys per aquells qui es deien biòlegs, tornen novament a prendre empena, sobretot al vell continent europeu.

Morfologia, Filogènia i Sistemàtica formen una trilogia inseparable. Aquesta trilogia dona la tònica de la Zoologia actual, entesa en el seu sentit clàssic. Tot allò que hom aportí en el camp de la Zoofilogènia és, doncs, d'interès considerable per als zoòlegs. Les dades dels embriólegs i dels paleontòlegs són precioses, i en molts casos en resulten indispensables. Mai no hauríem arribat a comprendre els Equinoderms sense l'estudi embriològic i paleontològic.

Si hom ha insistit i continua insistint en l'íntima relació entre l'Anatomia i la Fisiologia, cal tenir en compte que això és cert en el camp funcional, però no en el filogenètic. La funció ve regida per la llei de

l'analogia, bé que de vegades vingui condicionada per factors morfològics, i això no solament manca de valor decisiu en filogenia, sinó que pot fins i tot induir-nos a especulacions errònies. L'error d'analogia ve a ésser com el pecat capital de la Filogenia.

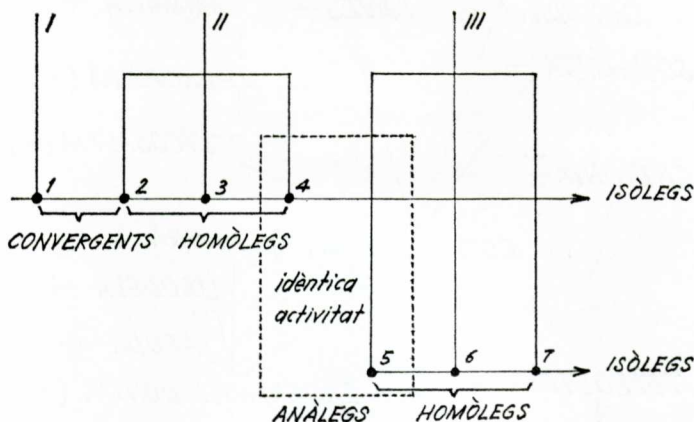


FIG. 1 — Relació entre elements isòlegs, homòlegs, anàlegs i convergents, a nivell molecular, que palesa llur valor filogenètic. En l'esquema (simplificat de FLORKIN, 1966) les xifres romanes indiquen prototipus inicials amb seqüències no isòlogues de bases púriques i pirimidiques, i les xifres aràbigues designen seqüències isòlogues d'aminoàcids.

La Bioquímica, que tant d'apogeu i tan espectaculars avenços ha aconseguit en aquests últims temps, ha entusiasmat talment els seus cultivadors, que aquests han cregut poder arribar a establir bioquímicament les afinitats filètiques entre els grups d'organismes. Evidentment, aquestes afinitats existeixen, però, i constitueixen dades precioses; pretendre, però, d'establir relacions filètiques només amb les dades bioquímiques, és molt exposat, i no pas únicament per raons de mera analogia. A nivell de l'anomenada Biologia molecular —com ja ens adverteix M. FORKIN quan considera els caràcters bioquímics de les categories supra-específiques de la Sistemàtica animal— cal tenir molt en compte de discernir entre molècules homòlogues, anàlogues, isòlogues i convergents, abans de concloure cap especulació filogenètica. Només les homòlogues i algunes d'isòlogues tenen valor filètic. Així s'esdevé, ultra en d'altres exemples, en els fosfàgens musculars, en les molècules hemoproteiques, en la quitina, etc. Únicament un biòleg naturalista (un zoòleg en el nostre cas) podria arribar a conclusions filètiques amb suficient coneixement

de causa sobre dades bioquímiques; no fóra fàcil, per contra, que poguessin ésser formulades amb encert per qui només fos químic.

El valor filogenètic de les dades ecològiques i etològiques és igualment preciós, sempre que estiguin sancionades per la corroboració de

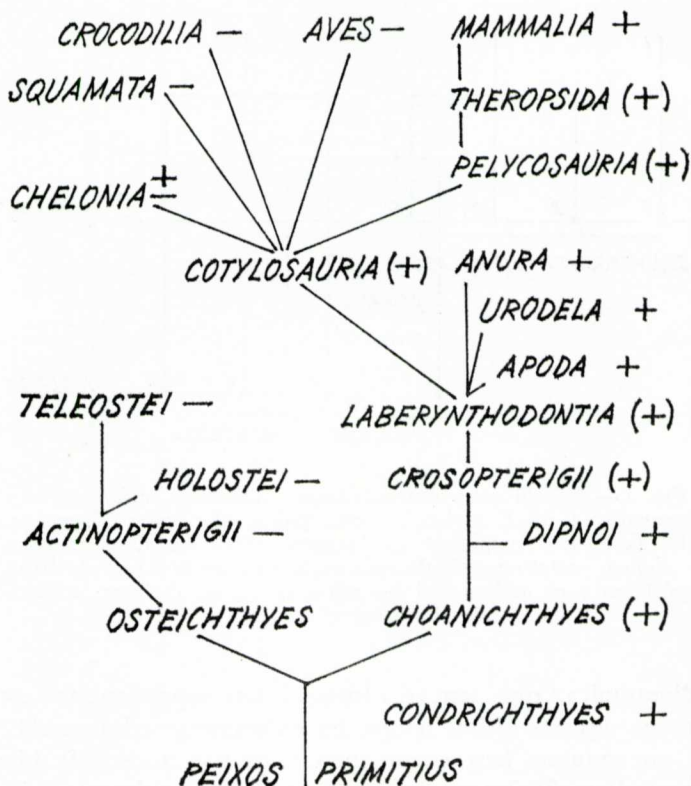


FIG. 2 — Ureogènesi i filogènia dels vertebrats. En l'esquema (segons les dades de COHEN i BROWN, 1960) els grups ureotètics són indicats amb una creu (+), i els uricotètics amb una ratlla (—). Hom hi pot apreciar que la uricotèlia apareix amb independència filogenètica als peixos ossis, als rèptils i als ocells.

les fonts morfològiques. El caràcter de dada històrica que aquestes poden aportar és molt estimable, com passa amb les dades biogeogràfiques.

Tanmateix, el paper de la Genètica és importantíssim en el camp de la Filogènia al nivell infraspècific i espècific, però, per contra, és molt limitat al nivell supraspècific. La Genètica de caràcters de grup és la que

ha d'adquirir més arguments d'interès filogenètic. La Zoofilogènia espera molt, en aquest sentit, de les dades que li pugui oferir.

Vistos a cop d'ull l'abast i els límits de la Zoofilogènia, s'escau ara de considerar els seus problemes, entre els quals n'hi ha d'una gran transcendència i constitueixen el que podríem dir-ne grans qüestions de la Filogènia animal.

LES GRANS QÜESTIONS

Deixant de banda l'origen dels organismes, que fuig ja de l'objecte concret del tema, el primer gran problema que apareix és el de la diferenciació entre animals i vegetals, amb totes les implicacions secundàries

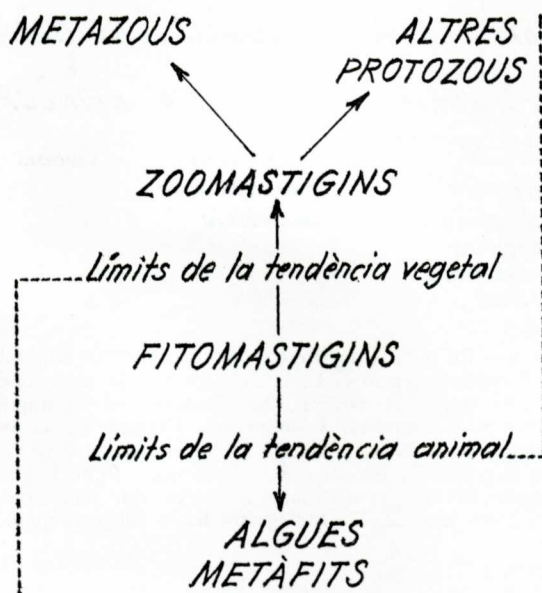


FIG. 3 — Esquema indicant el punt clau dels flagel·lats vegetals (Fitomastigins) en la filogènia de tots els organismes vegetals i animals, de manera que constitueixen una zona frontera entre els camps botànic i zoològic, de difícil delimitació.

que porta en ell mateix, com són el mono o polifiletisme i la delimitació d'ambdós regnes. Traduït en llenguatge taxonòmic, diríem que aquesta qüestió és la dels límits entre la Botànica i la Zoologia.

La segona qüestió que s'ofereix és la de la diversificació filètica al nivell unicel·lular i que afecta tot l'àmbit dels Protozous. Fa ací un importantíssim paper l'aspecte citològic, tant pel que fa referència a la morfologia, com pel que toca al cicle biològic. La individualitat de primer ordre (o grau primer) que es presenta als Protozous, els confereix, d'una banda, una gran potencialitat polifilètica, però, de l'altra, en limita les possibilitats evolutives en ordre a la complexitat, a les quals possibilitats només s'arriba quan és aconseguit l'estat pluricel·lular.

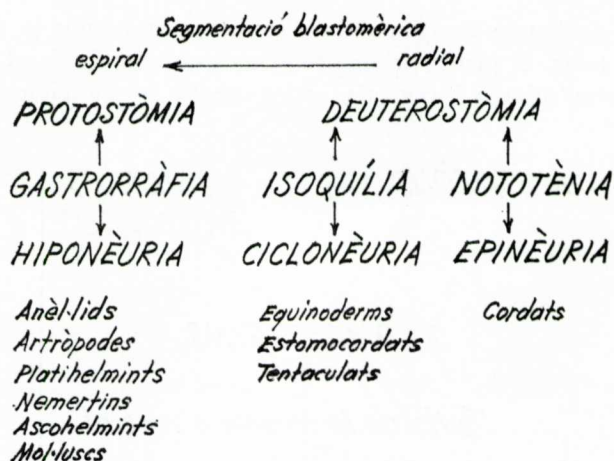


FIG. 4 — Relacions que hi ha en els metazous triploblàstics o celomats entre el tipus de segmentació blastomèrica de l'ou (radial i espiral), la clausura del blastoporus (gastrorràfia, isoquília, i nototènia), l'origen de la boca (protostòmia i deuterostòmia) i el tipus de sistema nerviós (hiponèuria, ciclonèuria i epinèuria). Hom indica a continuació els grans troncals zoològics que corresponen a cada una de les tres grans línies filogenètiques.

El pas dels Protozous als Metazous és la tercera gran qüestió que es planteja i que constitueix encara un dels problemes més durs per a resoldre. La transició de la individualitat de primer grau a la de segon és debatuda encara en el camp de les hipòtesis. La transcendència d'aquesta qüestió per a la Filogènia és extraordinària. Hom no ha pogut demostrar encara l'origen dels Metazous d'una manera conspícua.

Dins ja de l'organització animal policítica, apareix com a quart punt important per dilucidar, el pas de l'estat diblàstic o celenterat a l'estat triblàstic o celomat; o bé, dit d'una altra manera, el pas de l'estat radial

al bilateral. Implicat de ple en aquesta qüestió es troba el cas de les Esponges, que comporten una organització extraordinàriament peculiar en llur estructura i llur nivell de diferenciació, amb relació a tots els altres Metazous.

La diversificació en els triblàstics o celomats és, per últim, l'altra gran qüestió de la Zoofilogènia. En realitat és un complex de qüestions, i la solució dels seus problemes ofereix un gran nombre de serioses dificultats. Es troben ací involucrats alguns dels problemes més importants que afecten d'una manera molt directa la base pròpiament parlant de la Zoosistemàtica. Per aquest motiu són presentats ací alguns dels més discutits camps de debat.

La diversificació en protostomats, i deuterostomats amb tot allò que aquesta qüestió porta anex, són problemes d'aquest caire. Resta implicada, en aquest cas, la diferenciació dels tres grans troncs fonamentals dels hiponeures, cicloneures i epineures, juntament amb tots els fenòmens de complicació i de simplificació, així com de pedomorfosi i gerontomorfosi, de cladogènesi i anagènesi, i al mateix temps s'inclouen les múltiples modificacions secundàries, progressives o regressives, d'atròfia o d'hipertrofia, àdhuc d'hipertèlia, totes les quals han originat els grans grups zoològics, caracteritzats per llur tipus d'organització, que alhora que els defineix els diferencia. El paper dels processos neotènics en aquestes qüestions és extraordinari, i llur adequada interpretació és de la màxima importància en les especulacions filogenètiques.

CONCLUSIONS

Aquests són, a grans trets, els grans problemes que informen la Zoologia actual des de l'angle de la Filogènia. El desenvolupament de cada un d'ells seria, per si mateix, una extensa tasca d'exposició i de crítica. Al mateix temps, l'interès de cada una d'aquestes qüestions esdevé més particular a mesura que hom aprofundeix en els nivells problemàtics, alhora que es requereixen més coneixements de detalls, en relació, però, sempre amb les grans línies cabdals de la filogènia general.

BIBLIOGRAFIA

1. ALVARADO, R. — *La evolución morfológica del Reino animal*. «Rev. de la Univ. de Madrid», 8 (29-31): 127-163. 1959.
2. CLARK, R. B. — *Dynamics in Metazoan Evolution*. 1-313. Oxford, 1964.
3. CUÉNOT, L. — *Phylogénèse du Règne animal* (in P. P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, I (1): 1-33). París, 1952.

4. DAWYDOFF, C. — *Traité d'Embryologie des Invertébrés*. 1-930. Paris, 1928.
5. FLORKIN, M. — *Aspects moléculaires de l'adaptation et de la phylogénie*. 1-258. Masson et Cie. Paris, 1966.
6. GADEA, E. — *Evolución del mundo invertebrado* (in M. CRUSAFONT, B. MELÉNDEZ i E. AGUIRRE, *La evolución*, B.A.C., 248-272). Madrid, 1966.
7. HANSON, E. D. — *On the origin of Eumetazoa*. «Syst. Zoology», 7 (1): 16-47 (1958).
8. HENNIG, W. — *Phylogenetic Systematics*. 1-261. Chicago-Londres, 1966.
9. JÄGERSTEN, G. — *On the early phylogeny of the Metazoa*. «Zoologiska Bidrag», 30: 321-354. Uppsala, 1955.
10. KUHN, O. — *Die Stammesgeschichte der wirbellosen Tiere im Lichte der Paläontologie*. Jena, 1939.
11. LAMEERE, A. — *Précis de Zoologie*. I-II. Liège, 1931.
12. MARCUS, E. — *On the evolution of the animal phyla*. «Quart. Rev. Biol.», 33: 24-58 (1958).
13. NOVIKOFF, M. — *Fundamentos de la morfología comparada de los invertebrados*. 1-466. Buenos Aires, 1963.
14. PANTIN, C. F. — *Diploblastic animals*. «Proc. of the Linnean Soc.», 171 (1): 1-14. Londres, 1959.
15. REMANE, A. — *Die Geschichte der Tiere* (in G. HEBERER, *Die Evolution der Organismen*, 2: 340-422). Stuttgart, 1954.
16. SIEWING, R. — *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungs-geschichte der Tiere*. 1-531. Parey, Hamburg i Berlín, 1969.
17. TERMIER, H., i TERMIER, G. — *Évolution et Biocinèse*. 1-241. Masson et Cie. Paris, 1968.
18. TIEGS, O. W., i MANTON, S. M. — *The evolution of the Arthropoda*. «Biol. Rev.», 33: 255-337 (1958).
19. VANDEBROECK, G. — *La classification générale des Metazoaires supérieurs et les récentes données embryologiques*. «Ann. Soc. Royal de Belgique», 83: 131-142. Bruxelles, 1952.

DISCUSSIÓ

Dr. SUBIRANA

Comenta la importància relativa que poden tenir la Bioquímica i la Fisiologia respecte a la Morfologia i a l'Embriologia per a establir uns criteris filogenètics. Creu que el doctor Gadea té tota la raó amb la jerarquització de la importància que els dona en l'estat actual dels coneixements. És evident que els coneixements fisiològics i bioquímics actuals són en un nivell molt més rudimentari que molts dels coneixements de la Morfologia i de l'Embriologia, i també l'única cosa que hom coneix potser són els resultats finals dels processos fisiològics, la qual cosa pot conduir a errors en la seva interpretació filogenètica: el cas de l'àcid úric i de la urea és molt clar en aquest sentit. Creu, però, que quan d'aquí a un cert temps siguin coneguts millor els processos bioquímics i fisiològics, d'una manera més íntima i sobretot llurs mecanismes de control, com poden ésser els processos hormonals, aleshores els processos bioquímics i fisiològics tindran una importància cada vegada més gran

dins la Filogènia. És evident que tant la morfologia com l'embriogènesi són resultat d'un procés bioquímic, del qual hom no sap els detalls. Si hom els coneixia, possiblement serien més importants aquests detalls que no pas el resultat.

Dr. PREVOSTI

Indica, com el doctor Subirana, que està d'acord amb el doctor Gadea sobre la importància de la Morfologia i l'Embriologia, i creu equivoca- des algunes tendències que per moda, o pel que sigui, tracten de donar-hi poca importància.

A part això, li sembla que precisament en el nivell morfològic algunes de les possibilitats d'error es donen igualment que en els altres nivells, o sigui que les analogies també apareixen en el nivell morfològic. A més, així com moltes vegades per a arribar a una conclusió respecte a l'homologia en el nivell morfològic cal recórrer a l'Embriologia, és a dir, anar a un nivell immediatament inferior, igualment és interessant per a arribar amb seguretat a l'homologia de baixar a d'altres nivells, al bioquímic, per exemple, a les classes de molècules que controlen el desenvolupament a un altre nivell més bàsic, que és el genètic, on hom pot tenir la màxima seguretat per a l'establiment d'homologia.

En relació amb l'interès de la Genètica en la Filogènia està d'acord amb allò que el doctor Gadea ha dit respecte a la Genètica de poblacions. La Genètica de poblacions té poc interès per a la Filogènia, perquè el que estudia és el mecanisme de l'evolució i no la Filogènia. Altrament, hi ha aspectes genètics, com la citogenètica, que al nivell d'espècies del mateix gènere, és a dir, de formes pròximes, poden donar bases molt sòlides per a establir una filognia. A més, hi ha actualment algunes possibilitats, que creu que són extraordinàries, per a arribar al concepte d'homologia, ofertes que la Genètica combinada amb la Bioquímica: per exemple, les hibridacions d'àcids nucleics d'espècies diferents, les quals donen una estima del percentatge de seqüències homòlogues de base que hi ha en l'ADN de dues espècies pròximes o allunyades; en aquest sentit hi ha treballs recents que aporten molta llum.

Diu que l'estudi de la seqüència d'aminoàcids de moltes molècules proteiques serveix també per a demostrar homologies. A més, en treballs recents, com els de Kimura, sembla comprovar-se que les substitucions d'aminoàcids, almenys en algunes proteïnes, com, per exemple, les globines de les hemoglobines, es produeixen a un ritme constant en el curs de l'evolució. Si això es confirma, aquestes substitucions d'aminoàcids poden servir com de rellotge per a mesurar el temps evolutiu i, per tant,

la distància evolutiva entre dues espècies. Així, la diferència en aminoàcids que hi ha entre les cadenes de l'hemoglobina de la carpa i de l'home, és molt semblant a la que hom troba entre la d'aquest mateix peix i, per exemple, la del conill. De fet, aquestes diferències s'han produït des que se separaren les línies evolutives que condueixen a la carpa i als mamífers. Per tant, sembla que aquest nivell bàsic, sense menysprear el morfològic i tots els altres aspectes, adquireix cada dia més importància.

Dr. NADAL

Creu que són nivells d'integració diferents, la matèria d'estudi en el camp morfològic i la del camp genètic i totes dues van encaminades a resoldre el problema de tipus sistemàtic.

Sr. FONTDEVILA

Assenyala que la Genètica no dona en molts casos mitjans potents per a establir relacions filogenètiques a nivell supraspecífic, bé que els treballs actuals sobre l'estudi de les hibridacions d'àcids nucleics i de les substitucions d'aminoàcids en molècules d'àmplia presència a diferents nivells taxonòmics fan pensar que en el futur el paper de la Genètica passarà a ésser de primera classe per a esbrinar aquelles relacions. A nivell específic, però, la informació que dona la Genètica és bàsica i diu que voldria remarcar que sovint hom no fa un ús suficient de les tècniques genètiques per a establir diferències específiques. Tots sabem que contínuament apareixen en els treballs d'investigació noves espècies; això porta a una proliferació, creu, excessiva d'espècies, quan en realitat potser les espècies assenyalades com a diferents, no ho són. Hom va fent treballs utilitzant tècniques de tipus genètic i àdhuc de tipus bioquímic que demostren moltes vegades que el fet de citar una espècie nova tot diferenciant-la d'una altra forma tenint en compte només aspectes morfològics és un fet incomprensible en una mentalitat científica actual. Diu que és important de tenir això en compte perquè l'interès radica a utilitzar al màxim tots els instruments que tenim al nostre abast, vinguin d'on vinguin.

DR. GADEA

Respon als doctors Prevosti, Subirana, Nadal i al senyor Fontdevila dient que les observacions que han fet són un complement de les coses que més o menys ell ha vingut a dir.

Tocant al que ha dit el doctor Subirana respecte a les dades bioquímiques i fisiològiques, diu que ell es referia, en la seva exposició, més que res, no pas al valor intrínsec de les dades, sinó a la improvisació molts cops precipitada de conclusions, sense tenir prou coneixements de base morfològica, la qual cosa sovint condueix a confusions de tipus filogenètic. És a dir, sempre que les dades bioquímiques vinguin realment corroborades —i es corroborin un cert nombre de vegades— perquè es pugui induir un principi general, llavors tenen valor filogenètic. Però sempre que hom no tingui prou referències morfològiques concomitants, és realment aventurat de treure'n conclusions d'aquest tipus.

Quant a les observacions del doctor Prevosti sobre les analogies morfològiques, diu que, evidentment, moltes vegades han estat interpretades erròniament. D'errors d'aquesta mena, n'hi ha de molt grans en la història de la Zoologia. Així, per exemple, Cuvier, que fou el creador de l'anatomia comparada, per error d'analogia considerà molluscs altres invertebrats, com els braquiòpodes (que han conservat d'aleshores encà llur nom de caire molluscoide), que són tentaculats, així com els «percebes» o cirròpodes, que són crustacis, i els ascidis, que són tunicats. Diu que d'errors d'analogia, històricament parlant, n'hi ha hagut molts i que seguirà havent-n'hi per falta de referències morfològiques o per inadequada interpretació dels fets. Quan la morfologia és ben interpretada, amb l'auxili de l'Anatomia comparada, de l'Embriologia i de la Paleontologia, és quan hi ha seguretat. Si, a més, la Genètica hi pot ajudar, millor encara, sobretot en el sentit apuntat pel doctor Prevosti. La Genètica de tipus clàssic a nivell supraspecífic ja és molt difícil que ajudi. Diu que no és impossible, però que resta molt limitada. Adhuc a nivell específic, molt sovint no es pot fer gairebé res, com passa en organismes difícils de trobar i d'obtenir i conservar vius en condicions adequades, com s'esdevé amb els Pterobranquis, per exemple, que viuen a grans profunditats marines. Treballar en Genètica amb aquests animals és terriblement difícil; pràcticament no hi ha possibilitat humana de poder-ho fer. De manera que la Genètica, baldament no ho vulguem, sempre anirà a segon terme respecte a la Morfologia. I si hom considera els fòssils, en aquest cas fins i tot la bioquímica no sap què dir ja, perquè fins la composició ha variat per mineralització de les estructures.

Quant al que ha dit el doctor Nadal respecte als nivells d'integració, no hi ha cap dubte que està completament conforme amb el seu punt de vista, tractant-se com es tracta d'un principi general que tothom ha acceptat.

Pensa, com el senyor Fontdevila, que les dades genètiques als nivells específics i infraspecífics són fonamentals. És a nivell supraspecífic quan les coses comencen a no ésser tan clares a causa de les limitacions anteriorment esmentades. En segon lloc diu que cal recordar que els problemes grans de la Zoofilogènia són sempre d'ordre supraspecífic; els problemes a nivell d'espècie o per sota d'aquesta són sempre problemes de quantia més petita. Els grans problemes que realment preocupen, perquè són els que donen la interpretació de l'estructuració de tot el Regne animal, són, pràcticament parlant, els que afecten el nivell supraspecífic. Diu que això, és clar, ja se'ns escapa bastant, almenys en l'estat actual de les possibilitats de la Genètica: la Genètica de grups és la que podria donar bastant de llum en aquests casos.