

Antoni Prevosti: un savi de la genètica evolutiva

PREÀMBUL

En aquest treball es descriu la meva visió personal de l'evolucionista Antoni Prevosti. La primera part retrata els moments inicials de la seva carrera, l'escenari històric de l'Espanya científica, particularment referent a la genètica, que Prevosti va trobar, la seva formació en els laboratoris estrangers on va fer estades, els primers treballs que li van donar renom internacional i l'assoliment de la càtedra que li va permetre fundar i consolidar un grup de recerca en genètica evolutiva. Tot això emmarcat en els primers contactes amb mi i en la relació posterior com a doctorand seu. En la segona part he tractat d'explicar el seu pensament científic relacionant-lo amb els seus treballs més coneguts i com aquest pensament va evolucionar cap al final de la seva carrera, sobretot pel que fa al paper de la selecció natural i del genoma en la teoria de l'evolució. Al llarg de tot aquest treball he ressaltat les qualitats, tan científiques com humanes, que, al meu entendre, Prevosti tenia i com aquestes van influir en la meua carrera i, possiblement, en la de molts evolucionistes espanyols.

ELS LLUNYANS PRINCIPIS

Fill meu, veus aquesta casa?, doncs aquí treballen els homes més savis, els que en saben més de tot [...].

Aquestes paraules del meu pare han ressonat fins avui dintre meu d'ençà aquell dia en què ens passejàvem per la plaça de la Universitat de Barcelona. Eren temps difícils. La guerra havia deixat una Barcelona de postguerra trista i fosca, amb carrers bruts i edificis ennegrits, com el de la universitat, el sutge del qual no podia amagar la seva noblesa. Eren els anys quaranta del segle passat. Tot seguit de

sentir les paraules del meu pare vaig decidir que jo de gran volia ser un d'aquests homes. Santa innocència! Ara, al final de la meua carrera, quan hi penso, veig que estava molt lluny de saber quant agosarat vaig ser. Però també penso que el meu pare va dir les paraules justes en el moment més apropiat. El que ni el meu pare ni jo podíem sospitar aleshores era que un d'aquells homes savis estava posant les primeres pedres d'un altre edifici científic, el de la genètica evolutiva, que havia de marcar per sempre el meu destí.

Antoni Prevosti era aleshores un jove doctor en biologia antropològica que començava a estar interessat en esdevenir un «savi» genètic evolutiu. La Guerra Civil havia estroncat les institucions científiques espanyoles que havien aconseguit desenvolupar quelcom la genètica. Durant la primera meitat del segle vint, la Junta de Ampliación de Estudios (JAE) havia instituït un sistema de pensions per enviar joves científics a formar-se als centres estrangers d'excel·lència científica. La introducció de la genètica moderna a Espanya es deu a un d'aquests becaris, José Fernández Novédez, el qual, després de fer una estada (1918-1920) amb el grup de Morgan a la famosa *fly room* de la Universitat de Columbia de Nova York, va començar a impartir cursos i publicar llibres importants com *La herencia mendeliana* (1922) i *Variación y herencia* (1923). Però l'empenta fonamental de la genètica experimental a Espanya va ser obra d'un barcelonès, Antonio de Zulueta y Escalano, el qual va desenvolupar, al Museo de Ciencias Naturales de Madrid, un important programa didàctic i experimental que va evolucionar cap a la genètica. El seu reconeixement internacional com a investigador genètic va culminar amb una estada (1930) al California Institute of Technology (Caltech) patrocinada per l'americana Fundación del Amo, on va interactuar amb Morgan, Dunn i altres, els quals van reconèixer la seva vàlua. Tant és així que la Rockefeller Foundation estava disposada a finançar-li un laboratori quan va esclatar la Guerra Civil l'any 1936. El forçat exili polític, interior i exterior, de molts científics va desmantellar la incipient ciència espanyola. Zulueta va ser castigat per la seva filiació política i per ser parent de polítics republicans, i encara que posteriorment va poder continuar ensenyant, la seva carrera d'investigador es va estroncar.

Era evident que la situació de la genètica espanyola de després de la guerra necessitava una regeneració i així ho va entendre Antoni Prevosti. Utilitzant la mateixa tàctica de la JAE, però aquesta vegada per lliure, el jove Prevosti va fer estades en centres d'investigació de l'estranger per aconseguir la seva formació. Primer va fer una estada per ampliar els seus coneixements d'estadística (1948) amb el professor Gini a Roma, després una altra (1949) amb el professor Buzzati-Traverso a Pallanza, on va aprendre les tècniques de cria, manipulació i preparació de cromosomes politènics de *Drosophila*, i finalment una llarga estada d'un any (1953-1954) a l'Institute of Animal Genetics de la Universitat d'Edimburg. Aquesta estada va ser cabdal, ja que aquest centre era la seu, i encara ho és, d'alguns dels més famosos genètics

evolutius de l'època. Només cal esmentar-ne alguns com C. Waddington, el seu director, A. Robertson, D. S. Falconer, C. Auerbach, F. W. Robertson i E. Reeve. Aquests dos últims van ser amb els que aquell jove Prevosti va col·laborar més, però el contacte amb tots ells va esdevenir sens dubte crucial per adquirir els coneixements científics i el *modus operandi* d'un investigador. La genètica quantitativa era l'especialitat que Prevosti va arribar a dominar arran d'aquesta estada, una especialitat que a Espanya havia estat practicada bàsicament pels enginyers agrònoms. Però per desenvolupar el seu programa de recerca, Prevosti va adoptar l'organisme *Drosophila*, les tècniques del qual va adquirir a Itàlia.

ELS FONAMENTS D'UNA ESCOLA

L'any de la seva tornada, el 1955, va ser un any clau per a la genètica a Espanya. Després de dècades d'endarreriment, la genètica va estar declarada com a disciplina oficial als plans d'estudi de la universitat espanyola, la qual cosa va dinamitzar la creació de les primeres càtedres, primer a l'Escuela de Ingenieros Agrónomos de Madrid, després a la facultat de veterinària, anomenada Cátedra de Zootecnia (Genética y Fomento Pecuário) i, finalment, el 1963, a les facultats de ciències (licenciatura de biologia). Des de l'any 1955 fins al 1959 Prevosti va ser el professor encarregat del curs de genètica i des del 1959 fins al 1963, l'encarregat de la càtedra de genètica, ja creada, a la Universitat de Barcelona. Aquesta càtedra, juntament amb la de la Universitat Complutense de Madrid i la de la Universitat de Granada, va sortir a oposició l'any 1963. Prevosti va obtenir el número 1 i va escollir, naturalment, la plaça de Barcelona. Cal assenyalar aquí que un dels contrincants d'aquesta oposició va ser Enrique Sánchez-Monge, un enginyer agrònom que ja era catedràtic per oposició, des del 1960, de la càtedra de genètica i millora de plantes a l'Escuela de Ingenieros Agrónomos de Madrid. Sánchez-Monge, aleshores ja un investigador de prestigi en la millora genètica vegetal, va obtenir el número 2 i va escollir la càtedra de la Universitat Complutense, la seva segona càtedra.

Menciono aquesta conjunció entre ambdós genètics no solament perquè l'any 1963 eren potser dos dels joves investigadors més importants en genètica a Espanya, sinó també pel protagonisme que tots dos varen tenir en la meua carrera. Aquell nen que passejava amb el seu pare davant de la casa dels savis era ja aleshores un estudiant d'enginyer agrònom a Madrid i tenia com a professor de genètica Sánchez-Monge. L'oposició a les primeres càtedres de genètica de les facultats de ciències es va viure amb gran intensitat entre nosaltres, els estudiants d'agrònoms (i suposo que també entre els estudiants de biologia, almenys a Madrid). Recordo com assistíem fascinats a les sessions, que varen ser molt disputades, i comentàvem les possibilitats de cadascun dels opositors. Per a nosaltres, estudiants d'agronomia, el motiu principal era veure com el nostre professor ho feia, però també

resultava una oportunitat conèixer altres professionals de la genètica. Per a mi va ser el primer contacte amb Prevosti, un genètic que m'aparegué com un d'aquells homes savis del meu pare, malgrat que encara estava ben lluny de sospitar el seu paper futur en la meua carrera.

Ja establitzat com a catedràtic de genètica a Barcelona, Prevosti es va dedicar a continuar la seva carrera posant els fonaments d'una escola. Des de la seva estada a Edimburg, la seva dèria per estudiar com la diferenciació genètica de les poblacions naturals de *Drosophila subobscura* en caràcters quantitius influïa en la seva adaptació, no va parar. Els marcadors genètics escollits eren les inversions cromosòmiques, les mateixes que havien estat l'objecte d'estudi d'investigadors tan cèlebres com Theodosius Dobzhansky. Els primers resultats es van publicar a *Genética Ibérica*, una revista que patrocinava el Consell Superior d'Investigacions Científiques (CSIC) i de la qual Prevosti va arribar a ser el director. Aviat els seus treballs van començar a tenir ressò internacional i la participació per invitació al Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology de l'any 1955 penso que va ser la seva consagració inicial com un investigador de talla internacional (Prevosti, 1955). Recordo la fascinació amb què vaig llegir anys després el volum d'aquest simposi, en el qual col·laboraven personalitats de la genètica evolutiva com Buzzati-Traverso, Carson, Dobzhansky, Dunn, Falconer, Ford, Kimura, Lerner, Lewontin, Lush, McClintock, Mather, Mayr, Prout, A. Robertson, F. Robertson, Sobels, Sokal, Spiess, Stone, Thoday, Wallace i Wright, entre molts altres, i com m'enlluernaven les fotos d'aquestes celebritats. Crec que allà Prevosti va reafirmar els seus contactes amb els líders de l'evolució que ja s'havien iniciat abans. En definitiva, aquest moment d'inflexió en la carrera de Prevosti ha estat fonamental per a la fundació d'una escola orientada cap a la comprensió de com la variabilitat geogràfica clinal es pot explicar per l'efecte dels paràmetres evolutius fonamentals, bàsicament la selecció natural i la deriva.

EL PODER D'ATRACCIÓ DE LA SAVIESA

Hi ha moments crucials a la vida. El dia del meu 20è aniversari en va ser un. Els meus amics i companys van copsar la meua incipient vocació per l'evolució fent-me un dels regals més entranyables, una edició espanyola del llibre més famós de Theodosius Dobzhansky (1937), *Genetics and the origin of species*. Aleshores estudiant d'enginyer agrònom, vaig entendre que la genètica era per a mi no un fi, sinó un mitjà per endinsar-me en la comprensió de la ciència evolutiva. De fet, jo era a l'escola d'agrònoms de Madrid perquè vaig voler adquirir una formació genètica àmplia. Els agrònoms eren els que més havien desenvolupat aquesta ciència al nostre país, la qual cosa es feia palesa per als molts genètics pioners d'arrel agronòmica, entre els quals destaca Cruz Gallástegui, un becari de la JAE que havia treballat en el

blat de moro híbrid amb personalitats com Donald Jones i Edward East als EUA els anys 1917-1921. L'abundància d'assignatures de genètica als plans d'estudis de les carreres d'agronomia era també un reflex de l'interès dels agrònoms per la genètica. Ja l'any 1924 la genètica era oficialment una assignatura independent en els plans d'estudi d'enginyers agrònoms a l'Escuela Superior de Agricultura de Madrid i també estava inclosa en els estudis d'enginyer agrícola a l'Escola Superior d'Agricultura de Barcelona l'any 1932. Quan jo era estudiant hi havia tres assignatures de genètica (genètica general, citogenètica i millora genètica) al pla d'estudis d'enginyers agrònoms, i aquest va ser un dels atractius per escollir aquesta carrera.

No resulta estrany, doncs, que els meus primers contactes amb la recerca genètica fossin amb els agrònoms. Encara estudiant, en Sánchez-Monge em va permetre treballar al seu laboratori de millora del blat de moro a l'Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias (INIA) i allà vaig començar a copsar la tasca de l'investigador experimental. Però l'hora de la veritat va ser quan, acabada la carrera, vaig haver de decidir el meu futur professional. Després de treballar a la indústria privada i d'adonar-me que el creixement científic era molt difícil en una iniciativa privada espanyola poc abocada a invertir en R+D, vaig iniciar una tria de savis com a possibles directors d'un treball de tesi doctoral. El meu periple ja iniciat amb Sánchez-Monge va passar per molts deixebles d'alguns genètics mencionats abans, com Miguel Odriozola, antic deixeble de Gallástegui i un dels grans genètics espanyols de millora animal. L'octubre de 1965 vaig entrar en contacte directe amb Antoni Prevosti, un dels savis a entrevistar. Mentre jo encara treballava a la indústria alimentària, Prevosti em va proposar compaginar la meua feina amb un projecte de tesi. I vaig acceptar.

En aquell moment, el recent catedràtic Prevosti estava construint una escola de genètica evolutiva. Parlant amb ell, es podia copsar el moment d'empenta i noves idees que brollaven en aquell modest despatx-laboratori, on no hi faltava un magnífic microscopi per observar els cromosomes politènics. Els mitjans materials no eren abundants: els anys seixanta del segle passat encara eren molt deficitaris malgrat el desenvolupament econòmic del país, però la saviesa és molt seductora i Prevosti en tenia en abundància, si se'l sabia escoltar. Em va seduir. Sentint-lo parlar vaig intuir que aquell home modest i amable tenia el talent i la formació bàsica adients i les idees innovadores necessàries per poder formar el tipus de científic que jo volia ser. Era, en definitiva, un membre d'aquells savis dels que em va parlar el meu pare i que jo vaig decidir, tan agosaradament, emular.

UN MESTRE VISIONARI D'UN GRUP POLIVALENT DE RECERCA

Els anys seixanta del segle passat van ser els de la consolidació del grup Prevosti. Durant aquesta dècada van entrar molts doctorands a fer la tesi, molts dels quals vàrem ocupar després càtedres de genètica arreu d'Espanya. Si hagués d'assenyalar

només una característica de Prevosti, escolliria la seva generositat en personalitzar projectes de recerca per als seus deixebles. És clar que molts doctorands del grup treballaven en temes de genètica evolutiva de *D. subobscura*, la seva mosca *vedette*, però d'altres, com jo, ho fèiem en drosòfiles distintes o en espècies tan diverses com escarabats o planàries. Allò important era l'interès i la viabilitat del projecte, i no l'organisme. Aquest tarannà liberal envers l'investigador novell que el desvincula de la tutela immediata del cap i li dóna ales per imaginar en el seu projecte no sempre és ben acceptat i requereix un alt grau de valentia de l'investigador sènior. En el nostre grup dels seixanta, hi havia una àmplia gamma de temes de recerca, des dels estudis de la canalització en macroquetes de *Drosophila*, passant per la filogènia cromosòmica de coleòpters fins als problemes de regeneració en planàries. Aquesta polivalència, que podia aixecar de vegades certes crítiques pel perill de dispersió inherent, va estar, almenys per a mi, una oportunitat d'obrir la meua ment a camps de recerca diferents del meu. Recordo amb gran plaer els freqüents intercanvis de coneixements entre nosaltres, els doctorands, sobre temes dels altres que ens eren bastant desconeguts però no menys interessants. El futur m'ha ensenyat que aquests contactes interdisciplinaris són tot sovint la llavor de noves idees i, en tot cas, un dels ingredients necessaris en la formació d'un científic. L'amplitud de mires i la generositat d'un científic director en personalitzar la tasca de cada membre del seu grup és essencial per aconseguir aquesta formació. Vista en perspectiva, la labor de Prevosti va ser molt productiva.

A mi em va proposar l'estudi de la interacció genotip-ambient. Era un tema controvertit però important per entendre el paper de l'expressió gènica en l'adaptació i com la selecció natural actua en determinar els genotips més adaptats. Els gens no solament interactuen entre si, sinó que la seva interacció amb l'ambient fa que no es pugui atribuir un valor adaptatiu únic a un genotip, el qual s'expressa de manera diferent segons l'ambient. La resposta d'un genotip a la variabilitat ambiental, la seva norma de reacció, és molt important i, per tant, l'acció de la selecció natural a llarg termini podria ser responsable de les normes de reacció. Aquestes idees, molt alienes a mi en aquells moments, estaven en la ment de Prevosti. Més endavant, l'any 1969, les va expressar magistralment dient:

Una característica del pla contingut en el genotip és que la seva realització no és rígida [...]. Allò que s'hereta [...] és una norma de reacció enfront de l'ambient. En l'actualització del pla contingut en el genotip [...] es confirma plenament la idea de norma de reacció. Les propietats dels gens es manifesten solament en certes condicions ambientals, els gens funcionen com a resposta a estímuls de l'ambient (de l'ambient intern i de l'ambient extern). És la distinta norma de reacció de cada gen la que determina que aquest funcioni en el moment i lloc pertinents. (Prevosti, 1969, p. 356)

Aquestes idees conformen encara una de les parts més discutides en l'adaptació a llarg termini, en concret com la plasticitat fenotípica té un paper important en aquesta adaptació, i demostren la visió de Prevosti en enfocar temes evolutius fonamentals. Ja Haldane (1946), un dels pares de la síntesi moderna, havia tipificat sis situacions possibles d'interacció genotip-ambient quan es consideren dues poblacions (o genotips) i dos ambients diferents, i considerava de gran importància el seu estudi per decidir quins genotips hauria de seleccionar el millorador genètic (agrònom o veterinari) i en quin ambient hauria de fer-ho per obtenir els millors rendiments futurs. La importància aplicada d'aquest concepte teòric va ser el que possiblement va induir Prevosti a proposar-me aquest tema de tesi doctoral. Jo encara treballava d'agrònom a la indústria alimentària i la idea original era utilitzar dades genètiques de races ponedores de gallines per estudiar la interacció amb els ambients de cria. D'aquesta manera, la magnanimitat de Prevosti es manifestava un cop més, permetent-me compaginar el meu treball amb la realització d'una tesi. El secret que els milloradors americans guardaven sobre la composició genètica de les races ponedores, les quals eren només comercialitzades pels socis industrials espanyols, va fer impossible el progrés d'aquest projecte inicial i em vaig veure obligat a integrar-me a temps complet al laboratori de Prevosti si volia avançar amb èxit en la carrera d'investigador. Així és com vaig passar de les gallines a *D. melanogaster*.

LA DÈCADA DELS SEIXANTA: UN TEMPS DE CANVI

Moltes coses van canviar durant la dècada del 1960. Era quan el moviment *hippy* estava revolucionant els nostres joves i, lògicament, els campus universitaris bullien de protestes, sobretot als EUA. A Espanya molts joves també es feien *hippies*, però les darreres fases del franquisme eren també un motiu per revoltar els nostres estudiants i les ocupacions policials de les universitats eren el pa de cada dia. Quantes vegades com a professor de biometria i estadística vaig haver d'amagar els estudiants que entraven a la meua aula perseguits pels «grisos» (com eren coneguts popularment els guàrdies franquistes)! Nosaltres, els deixebles de Prevosti, seguíem mentrestant treballant dur i el grup s'estava cohesionant al voltant del seu mestre.

Fou el 1966 quan un fet puntual va trasbalsar la manera de mesurar la variabilitat genètica. La variabilitat genètica, un paràmetre fonamental de la teoria de la selecció natural, havia estat objecte feia més d'un segle de l'atenció dels evolucionistes, però les tècniques per avaluar-la eren sempre indirectes, a partir dels fenotips, normalment molt allunyats de l'expressió dels gens. Ara, però, utilitzant la tècnica de l'electroforesi, Lewontin i Hubby (1966), dos investigadors de la Universitat de Chicago, eren capaços de calcular l'heterozigosi real mitjançant l'observació individual del genotip dels caràcters enzimàtics. Això permetia tenir una visió mai abans aconseguida de l'estructura del genotip, i decidir entre si era

bàsicament homozigot o heterozigot, una controvèrsia important per esbrinar com era l'adaptació en les poblacions naturals. Els laboratoris més avançats es van abocar a incorporar aquesta tècnica i el de Prevosti va ser un dels primers. En un país com el nostre, que en aquell moment encara estava submergit en una manca de mitjans materials i tot just començava a aflorar d'un endarreriment secular d'aïllament de la cultura científica, l'actitud de Prevosti era tan exemplar com minoritària. No era aquest l'únic cas en el qual una tècnica innovadora era adoptada immediatament pel nostre grup. «Estar al dia» de les noves tecnologies va ser una de les lliçons que vàrem aprendre aleshores en el grup de Prevosti i que sempre m'ha acompanyat en els moments de canvi quan he tingut el meu grup propi.

La revolució electroforètica va posar de manifest que la variabilitat genètica era enorme, validant en aparença la «teoria equilibradora» afavorida per Dobzhansky, que postulava l'aptitud superior dels heterozigots. Però aquesta abundància plantejava problemes per al manteniment dels heterozigots, perquè la selecció tan generalitzada generava una gran eliminació d'individus, un enorme «llast genètic» en termes tècnics, impossible de mantenir a les poblacions. La solució la va proposar Kimura (1968), un genètic teòric japonès, amb la seva teoria neutra de l'evolució molecular, la qual postula que la majoria dels canvis moleculars, com els que detecta l'electroforesi, escapen a la selecció natural perquè generen genotips de la mateixa aptitud, és a dir, són neutres i no donen llast. No és el lloc aquí per entrar a discutir els detalls d'aquesta teoria, però sí que cal dir que ha estat un dels avenços més importants de la teoria evolutiva en el segle passat. Ho menciono aquí perquè la controvèrsia que va desencadenar la «teoria neutra» va agitar els laboratoris avançats de genètica evolutiva de tot el món. Un d'aquests laboratoris va ser el de Prevosti, on no només estàvem al dia de les innovacions tecnològiques, sinó, i sobretot, de tots els avenços científics, teòrics i experimentals. Entre tots els ensenyaments que el nostre mestre ens va transmetre, és potser el de mantenir-se connectat amb la comunitat internacional de la ciència el que sempre he valorat més. Recordo com Prevosti no escatimava gens ni mica a mantenir subscripcions a revistes especialitzades i a comprar llibres científics, i com mantenia una extensa col·lecció de separates actualitzada, i tot això en una època en què, sense pressupostos ni Internet, era molt difícil aquesta tasca. Aquest fet d'«estar al dia» era una dèria al nostre laboratori i generava una gran dosi de comunicació i controvèrsia entre nosaltres, els futurs «savis» de la mà d'aquell «savi» de la genètica evolutiva.

TEMPS PER A LA DIÀSPORA CIENTÍFICA

A la dècada dels setanta el grup va començar a generar doctors en genètica, alguns dels quals van ocupar per oposició llocs de lideratge en diferents càtedres. Com és natural i recomanable, alguns de nosaltres vàrem trametre arreu d'Espa-

nya la llavor investigadora, colonitzant noves càtedres. D'altres es van quedar al grup de la Universitat de Barcelona, per continuar i diversificar el grup que ara segueix sent un dels més actius en genètica evolutiva a tot l'Estat. En el meu cas, la formació adquirida durant la meva tesi em va impulsar a buscar nous horitzons en l'estudi del valor evolutiu de la variabilitat genètica. La meva fascinació per la figura de Dobzhansky m'impulsava a buscar un lloc en el seu grup de recerca i així li vaig fer saber a Prevosti.

En aquell moment, Dobzhansky era professor emèrit i estava associat amb un jove investigador espanyol, Francisco Ayala, el qual estava en un moment molt actiu amb moltes idees i recursos. El 1960, Zulueta havia escrit a Dobzhansky, aleshores a la Universitat de Columbia, recomanant-li que acceptés Ayala per fer el doctorat. Zulueta havia conegut Dobzhansky durant la seva visita al laboratori de Morgan a Caltech (1930) i l'admiració de Dobzhansky pels treballs de Zulueta va iniciar una amistat que es va reactivar en la visita de Dobzhansky a Zulueta i Galán, un deixeble de Zulueta, el 1959 a Madrid i Salamanca. Ayala fou acceptat i va fer la tesi amb Dobzhansky, amb el qual va continuar associat, aleshores com a jove professor de grans expectatives. La recomanació de Prevosti va ser de contactar Ayala perquè m'acceptés per fer una estada postdoctoral en el seu grup. Aquesta recomanació va ser molt profitosa: vaig estar acceptat i durant els dos anys (1971-1973) a la Universitat de Califòrnia (Davis), on s'havien traslladat Ayala i Dobzhansky, vaig desenvolupar un treball de recerca innovador i uns contactes amb figures capdavanteres de l'evolució que marcaren la meva carrera futura. Aquesta fase del meu creixement com a investigador deu molt a Prevosti. La formació adquirida al seu costat, on vaig conèixer el valor de estar sempre al dia en tècniques i bibliografia, la importància de l'intercanvi de coneixements dintre i fora del grup de treball, i l'obertura que un cap de grup ha de tenir sempre envers els problemes científics dels seus deixebles, em va servir per practicar-la i ampliar-la en el ric entorn del meu nou grup a Califòrnia. Sortosament el laboratori de Prevosti va ser durant els anys seixanta un lloc de pas de molts investigadors de talla internacional que coneixien la vàlua del nostre mestre, alguns dels quals van escollir el nostre laboratori per passar-hi un any sabàtic. Prevosti no solament va conèixer molts pares de la síntesi moderna, com ara Mayr, Fisher, Wright, Haldane i Stebbins, sinó que també va tractar amb moltes figures de la genètica evolutiva, com Lerner, Sturtevant, Lewis, Godschmidt i Wallace, amb alguns dels quals, com aquest últim, va tenir molt contacte, la qual cosa ens va permetre a nosaltres conèixer-los. Prevosti va conèixer també Dobzhansky al simposi de Cold Spring Harbor, i després Ayala, amb el qual va desenvolupar una excel·lent relació científica.

De tornada dels EUA vaig guanyar la primera càtedra de genètica de Santiago de Compostella i vaig començar a formar el meu grup allà. Durant aquests set anys (1973-1980), els meus contactes amb Prevosti eren molt freqüents. Jo havia passat

a treballar amb *D. subobscura* i els seus consells foren de gran vàlua. Tots dos estàvem interessats en els mateixos temes. En particular, un era el desequilibri de lligament entre les inversions i els allels isoenzimàtics o alloenzims (electromorfs), el qual podia aclarir-nos si aquestes associacions eren neutres o el resultat de la selecció natural adaptativa. No era fàcil distingir si el desequilibri era degut a la manca de recombinació entre les inversions i els electromorfs o si la selecció natural afavoria blocs de gens coadaptats protegits per les reordenacions cromosòmiques, com havia proposat Dobzhansky. Jo vaig decidir estudiar els canvis temporals del desequilibri de lligament i els resultats van afavorir la selecció com a responsable del desequilibri. L'estratègia de Prevosti es va veure condicionada per l'oportunitat d'estudiar un fenomen inesperat i de gran transcendència: la colonització d'Amèrica per *D. subobscura*.

UNA COLONITZACIÓ MOLT PROFITOSA

El 1978, Danko Brncic, un genètic evolutiu xilè, antic deixeble de Dobzhansky, va escriure a Prevosti per comunicar-li que li semblava haver trobat una *Drosophila* que potser era *D. subobscura*. Prevosti va confirmar que la mostra enviada per Brncic era efectivament d'aquesta espècie. Trobada per primera vegada a Puerto Montt, en tres anys *D. subobscura* es va estendre al llarg de tres mil quilòmetres del sud al nord de Xile, va travessar els Andes i va passar a l'Argentina (vegeu l'article de Serra en aquest volum per a una descripció detallada d'aquesta colonització). Immediatament Prevosti va copsar l'interès d'aquest fenomen «serendipitós» per posar a prova el caràcter adaptatiu de les clines de *D. subobscura*. Durant molts anys Prevosti havia estudiat les clines geogràfiques de la regió paleàrtica tant per caràcters morfològics (per exemple, la grandària corporal) o cromosòmics (les inversions), com per alloenzims, però, encara que en pot ser un índex, la correlació entre gradients tèrmics (latitudinals) i freqüències fenotípiques o genètiques no indica causalitat necessàriament, i molts successos històrics poden haver-hi estat implicats, afavorint o impeding el flux genètic. Ara hi havia la possibilitat d'observar en temps real la formació d'una clina que, en cas d'estar causada per adaptació a un factor latitudinal com la temperatura, hauria de ser convergent amb les observades al final d'un llarg procés històric a la regió paleàrtica. Des dels primers treballs (Prevosti *et al.*, 1985), es van trobar ja clines pel polimorfisme cromosòmic a les poblacions xilenes que eren molt semblants a les que existien a Europa, la qual cosa corroborava la tesi que les clines eren el resultat de la selecció natural. El 1990 es van analitzar la majoria de les mateixes poblacions i es va observar que les clines s'havien reforçat.

Per acabar-ho d'arrodonir, el 1982 Andrew Beckenbach va contactar amb Prevosti per comunicar-li que també havia trobat *D. subobscura* a Port Townsend,

una localitat de l'estat de Washington (EUA). L'espècie es va estendre també en poc temps: ja el 1983 Monclús i Prevosti la van detectar en localitats del centre de Califòrnia i el 1985 la invasió ja era massiva i arribava al sud de Califòrnia. A Nord-amèrica també es van establir clines latitudinals per les mateixes ordenacions cromosòmiques que a Sud-amèrica. Aquests paral·lelismes entre clines colonitzadores i clines originals (paleàrtiques) han permès no solament reafirmar el caràcter adaptatiu del polimorfisme cromosòmic respecte al gradient climàtic latitudinal, sinó també analitzar la velocitat i la predictibilitat del canvi adaptatiu. Els estudis d'aquesta colonització han estat continuats pels deixebles de Prevosti liderats per Lluís Serra i les conclusions obtingudes no solament donen suport al valor adaptatiu del polimorfisme cromosòmic, sinó que abasten aspectes relacionats amb el canvi climàtic, el qual demostren (Balanyà *et al.*, 2003). Aquí cal destacar dos aspectes interessants: un és que les clines de grandària corporal trobades a les poblacions paleàrtiques també s'han reproduït al continent americà però amb més retard, després de dues dècades; l'altre és que l'evolució de la grandària corporal s'aconsegueix mitjançant canvis anàlegs però no homòlegs, la qual cosa demostra, una vegada més, que la selecció natural modifica els fenotips d'un mode oportunista, utilitzant diferents fraccions gèniques. En resum, han estat els estudis pioners de Prevosti els que han permès obtenir aquest allau de coneixements sobre com funciona l'adaptació geogràfica, aprofitant una colonització observable en un organisme model tan ben estudiat genèticament.

EL LLEGAT CONTINUA: EL PENSAMENT TRONCAL D'ANTONI PREVOSTI

L'any 1984, als 65 anys, una llei del Govern socialista d'Espanya va obligar Prevosti a jubilar-se (i a tots els professors universitaris d'aquella edat), en plena capacitat de producció científica i docent. Aquest fet va sotragar la vida acadèmica d'alguns dels investigadors més qualificats del nostre país i va ser motiu de tanta preocupació que pocs anys després la llei es va derogar reconeixent la seva injustícia. Malgrat tot, Prevosti, que es trobava en un moment àlgid de la seva recerca, va poder continuar la seva tasca investigadora uns anys més, produint publicacions d'alt impacte (per exemple, Prevosti *et al.*, 1988). Era el moment en què estaven en ple desenvolupament els seus treballs amb les clines de les poblacions colonitzadores i la confirmació que la selecció natural era probablement la causa més important, encara que no l'única, de l'adaptació geogràfica del polimorfisme cromosòmic i també de la grandària del cos. Aquesta línia de treball va ser continuada pel seu grup liderat per Lluís Serra, ampliant l'abast d'aquest gran experiment natural i també reafirmant l'escalfament global (Balanyà *et al.*, 2003). L'any 1998, aquest grup, dirigit aleshores ja per Lluís Serra, continuador de la tasca de Prevosti a la Universitat de Barcelona, i el meu grup de biologia evolutiva a la Universitat Au-

tònoma de Barcelona vàrem decidir unir esforços en un grup de recerca coordinat que ha merescut la qualificació de grup de recerca consolidat per la Generalitat de Catalunya fins al moment present. La raó fonamental era continuar els experiments sobre colonitzacions ampliant l'estudi clinal adaptatiu amb noves eines de marcadors, com per exemple microsatèl·lits, i també estudiar en experiments de laboratori l'efecte directe de la temperatura, controlant altres factors que, com la densitat larval, podrien interactuar a la natura amb el factor temperatura (Santos *et al.*, 2005). Aquesta col·laboració ha donat ja bastants resultats interessants en aquesta línia de recerca que han estat publicats, la qual cosa demostra que el llegat de Prevosti continua, ara potenciat per una colla de nous joves investigadors.

Però quines són les bases conceptuals d'aquest llegat? En altres paraules, quines són les arrels i el desenvolupament de les idees de Prevosti? Els que vàrem conèixer, aprendre i intercanviar conceptes amb ell tenim una visió del seu pensament. En la resta d'aquest treball em proposo tractar breument aquest punt, però per no incórrer en personalismes massa esbiaixats ho faré referint-me, sempre que sigui possible, a documents que Prevosti ens va deixar. És evident que la seva formació de jove com a genètic quantitatiu va marcar el seu pensament. En el seu discurs d'ingrés a la Reial Acadèmia de Ciències i Arts de Barcelona (Prevosti, 1969) va parlar de la selecció natural: vet aquí un tema que esdevé el centre d'interès, com no hauria de ser d'una altra manera, del pensament de Prevosti. És important assenyalar que el 1969 tot just acabàvem d'esbrinar la composició molecular dels genotips a les poblacions naturals i que el genoma era encara una caixa negra. Si més no, Prevosti demostra tenir un concepte molt acurat de la dependència entre genotip i ambient quan diu que

tractar de concebre l'acció d'un genotip com quelcom absolut i independent de tot ambient és una abstracció que pot conduir a una concepció falsa de quines són les relacions entre el genotip i el fenotip i, més en general, del que és un organisme vivent.

Aquesta relació amb l'ambient és per a Prevosti fonamental a l'hora d'entendre com funciona la selecció natural, el resultat de la qual és la integració del genotip i les condicions ambientals, no com un tot rígid sinó com un conjunt de respostes enfront dels ambients; és a dir, una norma de reacció. En paraules de Prevosti,

la selecció natural no recull simplement la informació per eficàcia en general, sinó per eficàcia en unes condicions ambientals determinades.

En realitat, aquest procés iteratiu de recollir informació generació darrere generació és el que qualifica la selecció natural com un procés no a l'atzar, sinó tot al contrari, com un procés direccional.

En aquest treball, Prevosti es mostra d'acord amb el model geomètric de Fisher quan diu que

les mutacions que utilitza la selecció natural deuen ser, principalment, les mutacions d'efecte petit, que són la base de la variabilitat quantitativa.

Aquí es nota la filiació quantitativa de Prevosti, que dona una preponderància a les mutacions d'efecte petit dels caràcters poligènics, la qual cosa no impedeix que doni el seu valor als canvis cromosòmics estructurals i numèrics. La valoració de la variabilitat quantitativa en l'acció de la selecció natural ha travessat èpoques diverses, que van des d'una acceptació universal en els caràcters sotmesos a selecció natural fins a un rebuig enfront dels gens d'efecte gran. Penso que els genètics que, com Prevosti, s'han enfrontat amb respostes a la selecció per caràcters mètrics s'han negat a admetre la viabilitat de canvis genètics d'efecte gran. Actualment, l'evidència que els caràcters de malalties genètiques estan associats a gens els efectes dels quals no expliquen la majoria de l'heretabilitat, ha tornat a suggerir que la variabilitat genètica subjacent a aquests caràcters és de tipus poligènic. Aquesta estructura poligènica planteja el problema de la persistència de mutacions de gens d'efecte petit en aptitud (eficàcia o *fitness*), incloent-hi les no adaptatives, per derivar genètica, la qual cosa introdueix un factor d'indeterminació en l'evolució. Aquest aspecte és captat per Prevosti quan diu que

la selecció natural sola no explica l'evolució, és necessària una certa indeterminació en els sistemes biològics, perquè aquests puguin seguir millorant la qualitat de la seva informació.

Segons Prevosti, aquest paper de l'atzar queda sovint emmascarat per la importància que se li atorga a la selecció natural, que és el factor constructiu dels sistemes biològics. Encara que ja ho explicita el mateix Darwin i després també Fisher en la sentència inicial del seu llibre de 1930, quan diuen que l'evolució no és solament selecció natural, la forma explícita en què Prevosti parla de la indeterminació dels sistemes biològics és digna d'un gran coneixedor de l'evolució. Més endavant tornarem sobre aquest aspecte.

El pensament troncal de Prevosti queda reflectit en la seva memòria de 1969. Allà dedica una gran dissertació sobre la variabilitat existent a les poblacions, tant la variabilitat amagada com la que s'expressa. La primera és molt abundant, com es manifesta en realitzar experiments de selecció artificial en caràcters canalitzats com són la morfologia de les ales, estudiat per Waddington, o de les pintes del tars o les quetes del tòrax, estudiats pel mateix Prevosti (1952) i els seus estudiants, en *Drosophila*. La selecció en condicions artificials destapa la variabilitat potencial i es demostra que

depèn, en part, de gens «majors» que poden actuar en diversos modes d'interacció, entre si i amb factors polímers de l'ambient genotípic amb efectes més petits,

segons ens diu Prevosti. Si més no, Prevosti s'inclina perquè la variabilitat amagada té una base essencialment poligènica en molts casos. Sigui com sigui, la idea bàsica és que aquestes mutacions amagades s'haurien acumulat, malgrat que es conservaria el fenotip normal (canalitzat) mitjançant la selecció natural a favor d'una estabilitat morfogenètica, però que un canvi ambiental podria descanalitzar cap a nous pics adaptatius. Aquesta estructura genètica de variabilitat amagada compagina la flexibilitat a llarg termini del genoma amb una adaptació immediata a curt termini. Resulta interessant que els estudis recents amb gens importants en el desenvolupament, com els que codifiquen les proteïnes de xoc tèrmic (*Hsp*) o els gens homeòtics com *Ubx*, amaguen una gran quantitat de variabilitat amagada que es destapa amb tractaments d'estrès ambiental. El segon tipus de variabilitat, la que s'expressa, és tractada també per Prevosti. Aquí incideix en tots els mecanismes de manteniment d'aquesta variabilitat que es debatien en aquell moment, des dels mecanismes clàssics de l'efecte pliotròpic sobre el fenotip que confereix un avantatge a l'heterozigot, passant per la variació dels coeficients de selecció en diferents ambients, i també considerant la dependència d'aquests de les freqüències gèniques. Tanmateix, el debat sobre la solució de Kimura a l'abundància de llast genètic deguda a la gran variabilitat a les poblacions, argüint que la majoria d'aquesta variabilitat era neutra i es podia mantenir així, no es menciona explícitament.

Una vegada analitzada l'abundància de variabilitat genètica a les poblacions i la flexibilitat que aquesta variabilitat ofereix a les poblacions per adaptar-se als canvis ambientals, Prevosti es planteja com actua la selecció natural. És evident que la quantitat de variabilitat possible és enorme i apareix d'una manera atzarosa, però

la selecció limita aquestes possibilitats i ho fa d'una manera que converteix un procés que ens sembla com de variació a l'atzar, en un procés direccional,

en paraules de Prevosti. Per a Prevosti, la vida es pot concebre com un procés de recopilació d'informació, però igual que per a altres evolucionistes, la selecció natural augmenta la qualitat de la informació però no la quantitat; de fet, la selecció natural tendiria per si sola a la fixació de la variabilitat en canalitzar la informació. Altres mecanismes com la mutació i també els mecanismes d'aïllament són per a Prevosti factors que augmenten la informació. Per tant, la selecció és un mecanisme direccional que modula la informació, però que està sotmès als mecanismes de manteniment de la variabilitat, possibilitant que no solament hi hagi una adaptació a l'ambient, sinó també una estabilització del fenotip mitjançant la coadaptació

ció genotípica. Tot això no fa oblidar a Prevosti el concepte històric de l'evolució, exemplificat en la deriva genètica, que limita les possibilitats de tria selectiva futura a causa de l'atzar que acompanya la grandària de la descendència a les poblacions i ofereix a la selecció una mostra petita de totes les variants genotípiques. Per aquest i altres factors històrics

l'estructura de la població no depèn solament de la distribució de probabilitats dels ambients que actuen sobre ella mateixa, sinó també de la seqüència històrica amb què han actuat aquests ambients,

segons ens diu Prevosti.

LA VISIÓ DE LA MADURESA: QUÈ ÉS L'EVOLUCIÓ PER A PREVOSTI?

L'any 1998, trenta anys després del seu ingrés a l'Acadèmia de Ciències i Arts, Prevosti va llegir un discurs a la mateixa Acadèmia que resumeix molt bé el seu pensament evolutiu posat al dia. En aquesta dissertació, Prevosti (2000) insisteix que la selecció natural és un procés d'adquisició d'informació per tempteig. Però aquí introdueix el concepte que aquesta informació, continguda en els àcids nucleics, és al genoma, un concepte que ha deixat de ser una caixa negra. Concebre els éssers vius com a sistemes informacionals funcionals és fonamental per entendre la causa de la seva funcionalitat no com una propietat teleològica, sinó com un procés fruit de la selecció natural. Prevosti ens recorda que

el principal propòsit de Darwin en formular la teoria de l'evolució per selecció natural fou explicar l'origen de les propietats funcionals dels éssers vius sense necessitat de recórrer a l'acció de causes finals.

No oblidem que la selecció natural explica la funcionalitat perquè porta els organismes a establir relacions de supervivència a l'ambient on es troben, mitjançant l'establiment d'una organització interna eficaç en què les funcions de les seves parts estan coordinades. És interessant com Prevosti diu:

[...] aquest segon aspecte (l'organització interna) em sembla important, malgrat que en el darwinisme s'ha tendit a tenir en compte només el primer (és a dir, les relacions amb l'ambient).

A aquest aspecte intern de la funcionalitat li dóna molta importància i dedica molt espai a explicar la funcionalitat a nivell molecular, tractant, entre d'altres, els aspectes de la duplicació del DNA, les taxes de mutació i l'estabilitat de la conformació tridimensional proteica.

El problema de les taxes d'evolució preocupa també a Prevosti i afavoreix el gradualisme darwinista, la qual cosa no significa per a ell que l'acumulació dels canvis sigui lenta o ràpida, ni contínua o discontinua amb períodes d'estasi, sinó que els canvis evolutius siguin d'efecte petit. Per il·lustrar el canvi gradual utilitza els seus treballs amb *D. subobscura*, on el canvi pot ser molt ràpid, com en el cas citat de la colonització d'Amèrica i també en poblacions del nostre continent, completats pel treball dels Grant (Grant i Grant, 2008) amb pinsans de Darwin i altres exemples en plantes. Resulten interessants els exemples d'experiments de *Drosophila* al laboratori, on la selecció ràpida de modificadors pot fer canviar l'expressió fenotípica de gens mutants (com el mutant *eyeless* o també el gen *Hsp* i el gen *Hox Ubx*) o produir canvis adaptatius morfològics, fisiològics o de comportament. Prevosti afavoreix novament aquesta visió dinàmica del contingut genètic de les poblacions enfront de condicions canviants, i critica els models clàssics de la genètica de poblacions que s'inclinen a considerar les poblacions en equilibri o amb tendència a l'equilibri. Com ja ho va fer trenta anys abans, Prevosti segueix donant gran importància a la gran variabilitat (críptica o no) existent i ràpidament utilitzada per la selecció natural com a base de la flexibilitat fenotípica.

Els canvis evolutius graduals podrien representar una mostra que no inclouria els grans canvis morfològics amb els quals tracten els paleontòlegs. Prevosti planteja un escenari en el qual, per obtenir aquests canvis i tenint en compte l'escala enorme de temps en què es produeixen, la genètica de poblacions ens ensenya que els coeficients de selecció haurien de ser molt petits si la selecció és direccional i contínua. En aquest cas, Prevosti pensa que la deriva podria superar la selecció com a factor de fixació. Ell s'inclina més perquè els canvis ràpids i graduals alternin amb períodes d'estabilitat o

millor potser en els quals es produeixin oscil·lacions microevolutives irregulars que no arribin a produir canvis evolutius consolidats.

Aquest escenari concorda, segons Prevosti, amb els nombrosos casos d'estasis proposats pel model de l'equilibri puntuat de Gould i Eldredge (1977). Veiem, doncs, com Prevosti qüestiona aquest model.

Finalment, Prevosti dedica quasi la meitat de la seva exposició a l'Acadèmia a l'augment de la complexitat en l'evolució. Aquest és un tema de gran actualitat i evidència com, malgrat la seva condició d'evolucionista retirat, Prevosti seguia sent un home savi preocupat per les actuals controvèrsies evolutives. Per a ell,

l'aparició d'organismes successivament més complexos s'explica perquè és el principal camí que té obert la selecció per incorporar novetats. L'increment de complexitat no obeeix a una tendència interna dels organismes que impulsi l'evolució en aquest sentit.

Aquí es manifesta ja en contra de les idees internalistes del tipus Gould, però també rebutja una idea clàssica de la genètica de poblacions quan diu que

la genètica de poblacions clàssica ha hagut de reconsiderar la idea que l'evolució consisteix, fonamentalment, en canvis en les freqüències gèniques. Aquests canvis [...] no expliquen quelcom tan fonamental com l'aparició de caràcters i funcions noves i, per tant, l'augment de complexitat.

En aquest manifest s'allunya d'allò que trenta anys abans havia subscrit sobre el pensament neodarwinista de l'evolució com a canvis en les freqüències gèniques. A continuació passa a discutir alguns dels mecanismes genètics fonamentals de l'origen de la complexitat, com la duplicació gènica, la fusió de gens o la combinació de parts de gens (el denominat *exon shuffling*), la dinàmica dels elements mòbils i també la fusió de genomes. Tot això el porta a considerar un aspecte fonamental del genoma, el seu dinamisme, quan diu:

[...] la concepció del genoma com un sistema essencialment estable sembla no respondre a la realitat. Cada vegada més, veiem que la inestabilitat és una propietat essencial de la vida, que està situada a la base dels processos evolutius i de la capacitat d'adquirir informació nova.

No cal dir que aquesta visió dinàmica del genoma és acceptada actualment per una gran majoria d'evolucionistes, entre els quals m'hi incloc (Fontdevila, 2011).

Un dels aspectes més controvertits de l'evolució de la complexitat és quin paper hi té la selecció natural. És la selecció natural la inductora de la complexitat o és la complexitat el resultat d'una dinàmica inherent als éssers vius? Ja hem vist que Prevosti analitza els mecanismes moleculars del genoma, els quals són completament congruents amb el fet que

l'augment de complexitat és un resultat de l'acció de la selecció natural, que actua com a mecanisme d'acumulació de coneixement per tempteig, aprofitant successos aleatoris,

com ell ens recorda. Però immediatament passa a discutir, sense cap recança, el punt de vista dels que estudien els sistemes complexos des d'un enfocament «holista». Aquesta és una línia de recerca basada en l'estudi dels sistemes complexos termodinàmicament oberts, allunyats de l'equilibri, amb propietats d'autoorganització, els quals inclouen els éssers vius. Prevosti creu que aquest enfocament pot contribuir a entendre algunes propietats d'aquests, però immediatament adverteix que

els éssers vius no són simplement sistemes fisicoquímics més complexos que els sistemes inorgànics, són també sistemes informacionals. No obstant això, la

major part dels estudiosos dels sistemes complexos no estan d'acord amb aquesta conclusió, o simplement no es plantegen la possibilitat d'aquesta distinció.

El problema fonamental és per a Prevosti que, malgrat que

la tendència a formar sistemes successivament més complexos i ordenats és una propietat de la matèria [...], en els sistemes vivents el procés d'increment d'informació, i per tant, de complexitat i ordre, fa un pas més qualitativament diferent. Apareix un component fins aleshores inèdit, el genoma, que acumula informació codificada, utilitzable pel sistema, mitjançant el procés de selecció natural.

A mi em sembla que aquesta consideració del genoma com a acumulador d'informació utilitzable per la selecció és un element distintiu de l'evolució que introdueix la genètica, la qual cosa és moltes vegades ignorada pels estudiosos dels sistemes complexos. En alguns casos no es així (Kauffman, 1993), malgrat que sempre la dinàmica autoorganitzativa dels sistemes complexos és, per a aquests estudiosos, la força principal que impulsa l'evolució.

Prevosti creu que l'autoorganització de la dinàmica dels sistemes complexos podria haver tingut un paper important en l'origen dels sistemes biològics, és a dir, en els passos cap a l'origen de la vida, però ens diu que

si els organismes no tingueren genoma i, per tant, reproducció amb herència, la qual fa possible l'evolució per selecció natural, no crec que la complexitat hauria pogut avançar molt més enllà de l'assolida en els sistemes que es van formar en el trànsit dels sistemes inorgànics als orgànics.

Prevosti discuteix a bastament les implicacions de la dinàmica dels sistemes complexos en referència a l'autoorganització, la morfologia, la taxonomia i la genètica del desenvolupament. D'aquest últim, el desenvolupament, fa una crítica molt dura de la visió estructuralista. No ens podem estendre aquí en tota la riquesa dels raonaments de Prevosti en aquesta memòria (Prevosti, 2000), però recomanem efusivament la seva lectura. Resumint, la seva posició de maduresa és una exaltació del genoma com la novetat evolutiva fonamental dels organismes que els distingeix dels sistemes inorgànics, i sense el seu estudi analític que ens proporciona la genètica molecular creu que no es pot entendre la dinàmica de la complexitat orgànica i la visió «holística» es pot convertir en simplificada i superficial.

CODA: UN SENYOR DE LES MOSQUES ENS HA DEIXAT UN LLEGAT

He intentat recopilar en aquest escrit la transcendència de l'obra de Prevosti en un marc general, temporal i ideològic, fent referència a la vegada al seu influx en la meua carrera científica. Era important situar l'impuls pioner de Prevosti en una

societat científica, l'espanyola, que havia intentat, amb lloables episodis durant la primera meitat del segle xx, introduir la genètica en els corrents acadèmics, però que, salvant honroses excepcions individuals, no ho havia aconseguit. Prevosti fou, juntament amb alguns altres joves científics, un dels pilars de la nova renaixença genètica al nostre país, en un moment encara de precarietat. La meua més propera convivència científica amb Prevosti fou justament en aquest moment de fonamentació i em va donar les eines exactes que un científic jove necessita per emprendre una carrera profitosa: un marc científic global materialitzat en el fet d'estar connectat amb persones i bibliografia, una discussió permanent (en el sentit anglosaxó) de les idees evolutives i una preocupació per la planificació metòdica dels experiments, pel seu desenvolupament experimental rigorós i per l'anàlisi final dels resultats emprant el mètode estadístic més precís. Aquestes pautes han guiat tota la meua vida científica posterior.

La carrera de Prevosti està marcada per moments de gran impacte que he intentat destacar aquí, però no he volgut fer una ressenya detallada de tota la seva extensa producció perquè això ja ho han fet alguns dels seus deixebles en altres capítols d'aquest mateix volum o en altres ressenyes amb motiu del seu traspàs. Sí que he volgut, en la part final d'aquest capítol, explicar les seves idees sobre l'evolució, com aquestes han estat ben fonamentades en el neodarwinisme i com han evolucionat algunes. També haureu vist com Prevosti s'enfronta als grans moviments crítics que la teoria de la selecció natural ha anat encaixant i com, amb raonaments educats però fermes, conclou que la selecció natural segueix sent la força directora de l'evolució, sense excloure la participació d'altres forces, com l'atzar. La meua opinió, resultat de converses i lectures dels seus escrits, és que Prevosti ha estat un gran darwinista modern apreciativ de les noves idees, entre les quals destaca la seva visió totalment actual del paper del genoma com una estructura dinàmica que proporciona a la selecció natural una contínua font de variabilitat genètica on actuar.

Acabo recordant les paraules inicials, tan assenyades, que el meu pare em va dir tot passejant per davant de la universitat, la casa dels savis, i estic segur que li hagués agradat conèixer aquest home savi. El que no podia aleshores sospitar el meu pare és que aquells senyors savis podien tenir tant interès per una mosca aparentment insignificant, l'estudi de la qual ha proporcionat tants avenços a la ciència. Aquests «senyors de les mosques», com han estat qualificats des de l'època d'en Morgan a la Universitat de Columbia, constitueixen una comunitat científica de gran prestigi a la qual pertany el nostre estimat Prevosti, que ens ha deixat un llegat inesborrable.

ANTONIO FONTDEVILA I VIVANCO
Catedràtic de genètica de la Universitat Autònoma de Barcelona
Professor emèrit de la Universitat Autònoma de Barcelona
antonio.fontdevila@uab.es

BIBLIOGRAFIA

- BALANYÀ, J.; SERRA, L.; GILCHRIST, G. W.; HUEY, R. B.; PASCUAL, M.; MESTRES, F.; SOLÉ, E. (2003). «Evolutionary pace of chromosomal polymorphism in colonizing populations of *Drosophila subobscura*: An evolutionary time series». *Evolution*, 57, p. 1837-1845.
- DOBZHANSKY, TH. (1937). *Genetics and the origin of species*. Nova York: Columbia University Press.
- FONTDEVILA, A. (2011). *The dynamic genome: A Darwinian approach*. Oxford: Oxford University Press.
- GOULD, S. J.; ELDREDGE, N. (1977). «Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered». *Paleobiology*, 3, p. 117-151.
- GRANT, P. R.; GRANT, B. R. (2008). *How and why species multiply*. Princeton (EUA); Oxford (RU): Princeton University Press.
- HALDANE, J. B. S. (1946). «The interaction of nature and nurture». *Ann. Eugenics* [Londres], vol. 13, p. 197-205.
- KAUFFMAN, S. A. (1993). *The origins of order. Self-organization and selection in evolution*. Nova York; Oxford: Oxford University Press.
- KIMURA, M. (1968). «Evolutionary rate at the molecular level». *Nature*, 217, p. 624-626.
- LEWONTIN, R. C.; HUBBY, J. L. (1966). «A molecular approach to the study of genetics heterozygosity in natural populations. II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*». *Genetics*, 54, p. 595-609.
- PREVOSTI, A. (1952). «The variability of males tarsal sex combs in *D. subobscura*». *Drosophila Information Service*, 26, p. 117.
- (1955). «Geographical variability in quantitative traits in populations of *Drosophila subobscura*». *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 20, p. 294-299.
- (1969). «La selección natural». *Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona*, vol. xxxix, núm. 741, p. 341-453.
- (2000). «La selección natural: treinta años después». *Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona*, vol. LVIII, núm. 964, p. 349-397.
- PREVOSTI, A.; SERRA, L.; RIBÓ, G.; AGUADÉ, M.; SAGARRA, E.; MONCLÚS, M.; GARCÍA, M. P. (1985). «The colonization of *Drosophila subobscura* in Chile. II. Clines in the chromosomal arrangements». *Evolution*, 39, p. 838-844.
- PREVOSTI, A.; RIBÓ, G.; SERRA, L.; AGUADÉ, M.; BALANYÀ, J.; MONCLÚS, M.; MESTRES, F. (1988). «Colonization of America by *Drosophila subobscura*: experiment in natural populations that supports the adaptive role of chromosomal-inversion polymorphism». *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 85, p. 5597-5600.
- SANTOS, M.; CÉSPEDES, W.; BALANYÀ, J.; TROTTA, V.; CALBOLI, F. C. B.; FONTDEVILA, A.; SERRA, L. (2005). «Temperature-related genetic changes in laboratory populations of *Drosophila subobscura*: evidence against simple climatic-based explanations for latitudinal clines». *The American Naturalist*, 165, p. 258-273.