



**ANTONI PREVOSTI
I PELEGRÍN
SESSIÓ EN MEMÒRIA**

**INSTITUT D'ESTUDIS CATALANS
SECCIÓ DE CIÈNCIES BIOLÒGIQUES
BARCELONA, 2013**

Antoni Prevosti i Pelegrín

Sessió en memòria

INSTITUT D'ESTUDIS CATALANS
SEMBLANCES BIOGRÀFIQUES, LVIII

REIAL ACADÈMIA DE CIÈNCIES I ARTS DE BARCELONA

Antoni Prevosti i Pelegrín
Sessió en memòria

Sala Prat de la Riba
9 d'abril de 2013

BARCELONA
2013

Biblioteca de Catalunya. Dades CIP

Antoni Prevosti i Pelegrín: sessió en memòria, Sala Prat de la Riba, 9 d'abril de 2013. — (Semblances Biogràfiques ; 58)
A la coberta: Institut d'Estudis Catalans, Secció de Ciències Biològiques. — Bibliografia ISBN 9788499651606
I. Durfort i Coll, Mercè, ed. II. Institut d'Estudis Catalans. Secció de Ciències Biològiques III. Reial Acadèmia de Ciències i Arts de Barcelona IV. Col·lecció: Semblances Biogràfiques ; 58
1. Prevosti, Antoni, 1919-2011 2. Genetistes — Catalunya — Biografia
929Prevosti, Antoni

L'edició d'aquesta obra
ha estat a cura de Mercè Durfort i Coll,
membre de l'Institut d'Estudis Catalans

© dels autors dels textos
© 2013, Institut d'Estudis Catalans i Reial Acadèmia de Ciències i Arts de Barcelona,
per a aquesta edició

Primera edició: abril del 2013
Tiratge: 650 exemplars

Text revisat lingüísticament per la Unitat de Correcció del Servei Editorial de l'IEC

Compost per Víctor Igual, SL
Imprès a Limpergraf, SL

ISBN: 978-84-9965-160-6
Dipòsit Legal: B-8205-2013

Són rigorosament prohibides, sense l'autorització escrita dels titulars del *copyright*, la reproducció total o parcial d'aquesta obra per qualsevol procediment i suport, incloent-hi la reprografia i el tractament informàtic, la distribució d'exemplars mitjançant lloguer o préstec comercial, la inclusió total o parcial en bases de dades i la consulta a través de xarxa telemàtica o d'Internet. Les infraccions d'aquests drets estan sotmeses a les sancions establertes per les lleis.

Taula

Presentació, <i>per Mercè Durfort i Coll</i>	7
Doctor Antoni Prevosti, <i>in memoriam</i> , <i>per Ramon Parés i Farràs</i>	9
Tot recordant Antoni Prevosti: buscant empremtes de la selecció natural a les seqüències de DNA, <i>per Montserrat Agudé i Porres</i>	13
Més enllà de la genètica i l'evolució: Antoni Prevosti i el Grup de Biologia del Desenvolupament del Departament de Genètica, <i>per Jaume Baguñà i Monjo</i>	25
Antoni Prevosti: un savi de la genètica evolutiva, <i>per Antonio Fontdevila i Vivanco</i>	43
Antoni Prevosti: exemple de vocació científica, dedicació i excel·lència <i>per Roser González i Duarte</i>	63
El doctor Antoni Prevosti i Pelegrín en els inicis de la biologia molecular a Catalunya, <i>per Pere Puigdomènech i Rosell</i>	67
Antoni Prevosti i Maria Monclús: dos naturalistes vocacionals, <i>per Lluís Serra i Camó</i>	73
Intervenció del president de la Reial Acadèmia de Ciències i Arts de Barcelona, <i>per Ramon Pascual de Sans</i>	101
Paraules de cloenda del president de l'Institut d'Estudis Catalans, <i>per Salvador Giner de San Julián</i>	103



Antoni Prevosti i Maria Monclús capturant *Drosophila subobscura* a prop de San Carlos de Bariloche, a l'Argentina, el mes d'octubre de l'any 1981. Feia només tres anys que havia començat un gran experiment natural en genètica evolutiva: la colonització d'Amèrica per *Drosophila subobscura*.

Presentació

El dia 1 de setembre de 2011 ens va deixar físicament el senyor Antoni Prevosti i Pelegrín, membre numerari de la Reial Acadèmia de Ciències i Arts de Barcelona (secció cinquena: Biologia) i membre numerari de l'Institut d'Estudis Catalans (IEC), adscrit a la Secció de Ciències Biològiques.

En les sessions plenàries d'ambdues institucions científiques es van llegir notes necrològiques, a càrrec del doctor Lluís Serra i Camó en la sessió plenària de la Reial Acadèmia de Ciències i Arts de Barcelona el 19 de novembre de 2011, i el doctor Ramon Parés i Farràs en el ple de l'Institut d'Estudis Catalans el 26 de setembre.

Les dues institucions varen acordar fer un acte d'homenatge que es desenvoluparia a la sala Prat de la Riba de la Casa de Convalescència, seu de l'IEC, i seria presidit per Salvador Giner de San Julián, president de l'Institut d'Estudis Catalans, i per Ramon Pascual de Sans, president de la Reial Acadèmia de Ciències i Arts de Barcelona. Es varen invitar a intervenir antics deixebles del doctor Antoni Prevosti, actualment catedràtics de genètica de la Facultat de Biologia de la Universitat de Barcelona, alguns d'ells col·laboradors directes i seguidors de la seva línia de recerca: la genètica de poblacions i genètica evolutiva, com la doctora Montserrat Agudé i el doctor Lluís Serra; la doctora Roser González i Duarte, qui inicià i continua dirigint la línia de recerca de genètica molecular, i el doctor Jaume Baguñà, que creà i dirigeix la línia de recerca de biologia del desenvolupament. De la Universitat Autònoma de Barcelona s'ha invitat el catedràtic de genètica doctor Antonio Fontdevila, un dels primers doctors d'Antoni Prevosti, i hem volgut tenir la col·laboració d'un professor de recerca del Consell Superior d'Investigacions Científiques (CSIC), el doctor Pere Puigdomènech, membre de les dues institucions convocants de l'acte d'homenatge al primer catedràtic de genètica de la llicenciatura de biologia de la universitat espanyola.

Les seves intervencions són recollides en el present opuscle junt amb la nota necrològica que va presentar el doctor Ramon Parés al seu dia al ple de l'Institut d'Estudis Catalans.

MERCÈ DURFORT I COLL
Catedràtica de biologia cel·lular de la Universitat de Barcelona
Membre de l'Institut d'Estudis Catalans
Membre de la Reial Acadèmia de Ciències i Arts de Barcelona

Doctor Antoni Prevosti, *in memoriam*

El doctor Antoni Prevosti i Pelegrín va morir cristianament a Barcelona el dia 1 del mes de setembre de 2011, a l'edat de 92 anys, recolzat amb l'exemplar afecte de la seva família i després de l'assistència possible. D'entrada vull remarcar que ens va unir una ferma amistat al llarg de molts anys. Ambdós formem part del conjunt de professors universitaris a Barcelona de la primera generació de després de la Guerra Civil i, com és natural, de la qual ja en queden ben pocs. Restringint-me a l'àrea de biologia i als que formaren part de la nostra institució, hi trobem figures tan rellevants com Oriol de Bolòs i Ramon Margalef, i ara hi podem afegir la d'Antoni Prevosti, el qual, sens dubte, quedarà com l'introduïdor a Catalunya i a tot Espanya de la genètica moderna, la subseqüent al moviment neodarwinista liderat per Morgan, Fisher i Haldane que ha portat a una gran unificació de la biologia.

Vaig conèixer Prevosti i al mateix temps Maria Monclús, la seva gentil esposa i col·laboradora de tota la vida, l'un i l'altra com a ajudants de classes pràctiques de biologia al curs 1944-1945. S'havien llicenciat en ciències naturals el curs 1944 i ell obtingué el doctorat, encara a Madrid, el 1948, sota la direcció i mestratge de Santiago Alcobé, catedràtic d'antropologia a la Universitat de Barcelona, una personalitat de la que podríem dir-ne la vella escola. La tesi té per títol *Estudio del crecimiento infantil en escolares barceloneses* i fou publicada el 1949. És encara una referència obligada. En aquest període va passar a professor auxiliar de biologia general i d'antropologia, i després a professor adjunt fins a l'any 1951.

El 1948 Prevosti va fer una estada a Roma amb el professor Corrado Gini, que va ser important per ampliar els seus coneixements d'estadística matemàtica. Com a conseqüència d'això, en el curs 49-50, jo mateix, entre d'altres, vam poder aprofitar un curs complementari que va fer de l'assignatura d'antropologia. Em va marcar molt i encara conservo la cèlebre introducció a l'estadística de Yule i Kendall (*Introduction to the Theory of Statistics*, 1976), un tractat d'unes vuit-centes

pàgines que Prevosti ens va recomanar i que he consultat tantes vegades. Més tard, Prevosti i jo mateix seríem els principals responsables de la introducció i de la dotació d'aquesta disciplina en el pla d'estudis de la nova llicenciatura en biologia quan es desglossà de la de ciències naturals i es va adoptar a tot Espanya.

L'estiu de 1949 Prevosti feu una altra important estada a Itàlia, a Pallanza, amb el professor Adriano Buzzati-Traverso, que seria decisiva per al seu pas de l'antropologia a la genètica. És on va aprendre el cultiu i manipulació de la mosca *Drosophila*, la taxonomia del gènere, les tècniques d'extracció i tenyida dels cromosomes politènics de les glàndules salivals de les larves, decisius per a la seva carrera posterior. Sempre més, anar a veure Prevosti estaria lligat a ensumar la ferum característica de la granja de mosquetes. Recordo aquesta època perquè jo ja tenia certa experiència sobre cromosomes adquirida amb el pare Pujiula i amb Lluís Vallmitjana, i vaig obtenir una beca de l'Instituto Bernardino de Sahagún, on Prevosti mateix pogué iniciar-me en la tecnologia de *Drosophila*. D'això en sortiria una publicació a *Nature*, que fora de l'entorn de Prevosti no s'hauria fet mai. En aquella època treballar en el camp de la *Drosophila* era un gran encert, d'actualitat arreu del món i del que se n'esperava molt, però a més a més era molt barat en relació amb qualsevol altre. Cal tenir en compte que els recursos que teníem a la universitat eren miserables, fins arribar a disputar-nos els cobreobjectes.

Des de 1951 fins a 1956, Prevosti fou col·laborador científic del CSIC per oposició al Centre de Genètica Animal i Humana de Barcelona. Després, també per oposició passaria a investigador científic, fins a l'any 1963. Més tard seria professor d'investigació supernumerari del CSIC. En aquest període, a cavall de 1953 i 1954, féu una estada d'un any a l'Institute of Animal Genetics de la Universitat d'Edimburg amb el professor C. Waddington, on també col·laborà amb altres investigadors distingits. Això és el que el portaria a una inflexió en les seves activitats cap als camps de la genètica quantitativa i de la genètica de poblacions, constituint el fonament dels seus principals treballs posteriors d'investigació.

De 1955 a 1959 Prevosti es féu càrrec del nou curs de genètica que s'establí a la Universitat de Barcelona, la primera vegada que s'impartia genètica com a assignatura a una universitat espanyola. Fou en aquest període quan va anar als EUA a Cold Spring Harbor com a científic reconegut internacionalment. És on va presentar un dels seus treballs més rellevants sobre la base genètica de les variacions geogràfiques d'alguns caràcters quantitius a *Drosophila subobscura* i, d'altra part, és també on configurà el programa de la nova assignatura de genètica. Els textos recomanats foren el de Srb i Owen de 1952 i el de Sinot, Dunn i Dobzhansky de 1961, aquest darrer traduït per Prevosti i editat per Omega el mateix any.

Dotada a Barcelona la càtedra de genètica de la nova llicenciatura en biologia el 1959, Prevosti en fou encarregat, i el 1963 és quan guanyà per oposició la plaça, que ocuparia fins a la jubilació el 1989, passant a catedràtic emèrit. Es dona el cas

que paral·lelament jo obtingués per oposició la nova càtedra de microbiologia el 1964. Precisament per aquesta circumstància vàrem fer junts com a convidats el viatge de final de carrera a Canàries de la promoció de 1964. Un viatge amb vaixell de cabotatge i, per tant, molt llarg, que ens donaria una oportunitat irrepètible per poder parlar tots dos, tant com volguéssim, de tot allò que ens vingués de gust. Constituï realment la reblada d'una amistat privilegiada que traspuaria contínuament al llarg de més de quaranta anys. En un petit llibre que vaig publicar l'any 1977 recordava aquestes converses.

A més a més de la genètica, Prevosti va impartir des de 1963 l'assignatura d'evolució i la de biologia general de 1963 a 1969. Tres cursos de doctorat entre 1985 i 1992. Dos cursos de genètica a la Universitat de La Laguna (1970 i 1971) en comissió de serveis. Contractat per la Universitat de Califòrnia, donà un curs a Davis el 1984 i un altre a Irvine el 1988.

Prevosti ha dirigit vint-i-tres tesis doctorals i entre els seus deixebles hom pot comptar nou catedràtics de genètica a diferents universitats espanyoles. Ha dirigit setze projectes d'investigació com a investigador principal. Ha publicat quatre llibres i cent cinquanta-tres articles d'investigació, cinquanta-quatre a revistes d'àmbit internacional.

No és el moment de detallar la important obra científica d'Antoni Prevosti. A part d'allò a què ja m'he referit, hauríem de parlar de la diferenciació genètica de les poblacions de *Drosophila subobscura*, de la relació entre el polimorfisme cromosòmic i la grandària de l'organisme, de la variabilitat aloenzimàtica en poblacions naturals, de la colonització americana per *D. subobscura* i de les seves conseqüències genètiques i evolutives, entre d'altres. Espero que siguin els seus deixebles els que ho facin algun dia, molt millor que no pas jo, perquè no sóc prou entès en aquest camp.

Prevosti fou membre numerari de la Reial Acadèmia de Ciències i Arts de Barcelona des de 1968, membre numerari de l'Institut des de 1976 i membre honorari de la Societat Catalana de Biologia des de 1987, i des de 1980, acadèmic supernumerari de la Reial Acadèmia de Medicina de Barcelona. Va ser president de la Sociedad Española de Genética de 1973 a 1978 i director de la revista *Genética Ibérica* de 1967 a 1989. El 1987 se li concedí la Medalla Narcís Monturiol al mèrit científic de la Generalitat i el 1994 la Medalla d'Or al mèrit científic de l'Ajuntament de Barcelona. De ben segur que ha tingut altres càrrecs i distincions que no recordo i que ara no he sabut recollir.

Voldria acabar amb una reflexió: si comparem les conferències que vam donar Margalef, Prevosti i jo mateix el 19 d'abril de 1982 al paranimf de la Universitat de Barcelona, ple de gom a gom, amb motiu del centenari de la mort de Darwin, amb les conferències de Prevosti i meva al Seminari sobre la Catàstrofe i el Catastrofisme a l'Aula Magna de la mateixa universitat l'octubre de 1993, i amb la d'en Mar-

galef del mateix any a les Jornades de Dinàmica de les Extincions a la Biosfera a CosmoCaixa, organitzades per l'Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, hom s'adona que les coses han canviat.

D'altra part, en el seu ingrés a la Reial Acadèmia de Ciències el 1968, Prevosti va llegir el preceptiu discurs que porta per títol *La selección natural* (157 pàgines), que fou contestat per Santiago Alcobé. Va tenir un èxit extraordinari i ha estat consultat i citat per molts. No en queden exemplars disponibles. Ara bé, resulta xocant que el 1998 li toqués el treball de torn preceptiu i que justament portés per títol *La selección natural. Treinta años después*, rebut amb molta expectació. El gradualisme darwinià clàssic i el seu abast al llarg dels temps geològics es posa en quarantena, i la dinàmica dels sistemes complexos seria una esperança per comprendre la discontinuïtat en l'evolució. N'havíem parlat molt abans, però des d'aleshores vaig començar a tenir seriosos dubtes sobre el paper del gradualisme darwinià en l'evolució biològica i ara, per exemple, no crec pas que la selecció natural pugui arribar a explicar mai el que s'anomena l'explosió càmbrica.

M'he permès cloure el meu discurs amb aquesta reflexió perquè l'he començat afirmant que es deu a Antoni Prevosti la introducció del neodarwinisme a Catalunya i Espanya. L'evolució del seu pensament m'ha fet encara valorar-lo molt més i ha contribuït a fer que el record del món comú que ens va tocar viure em resulti cada dia més entranyable.

RAMON PARÉS I FARRÀS
Catedràtic de microbiologia de la Universitat de Barcelona
Membre de l'Institut d'Estudis Catalans
Membre de la Reial Acadèmia de Ciències i Arts de Barcelona

Tot recordant Antoni Prevosti: buscant empremtes de la selecció natural a les seqüències de DNA

Els mestres deixen empremtes en els seus deixebles que perduren al llarg de la seva trajectòria individual i que a vegades els depassen en ser transmeses de manera conscient o inconscient a la següent generació de deixebles. Les empremtes que ha deixat Antoni Prevosti com a referent docent i investigador en l'àmbit de la genètica i de l'evolució ultrapassen amb escreix els seus alumnes i deixebles directes. Hi ha, a més, actituds dels mestres que perduren en la nostra memòria, com ho són en el meu cas la gran curiositat científica que sempre manifestà Antoni Prevosti i la seva avidesa per conèixer els darrers avenços en el seu camp. En aquest escrit en record seu, em centraré en la selecció natural, mecanisme evolutiu proposat per en Darwin que interessà especialment a Antoni Prevosti, com fa palès que hi reflexionés extensament en la seva memòria d'entrada a la Reial Acadèmia de Ciències i Arts de Barcelona (Prevosti, 1969). No faré però una mirada retrospectiva de com aquest interès es reflectí a la seva trajectòria científica ni tampoc revisaré els avenços i noves descobertes que suposaren punts d'inflexió en els estudis evolutius que Antoni Prevosti visqué en primera persona i als quals contribuí amb el seu treball (entre d'altres, Prevosti, 1955 i 1967; Prevosti *et al.*, 1983 i 1988). Recordant les característiques abans esmentades, així com algunes de les preguntes i comentaris que feia en les nostres darreres converses, he optat per escriure sobre la selecció natural a l'inici del segle XXI, període en el qual el desenvolupament de les noves tecnologies òmiques ha propiciat el que podríem considerar un nou punt d'inflexió en els estudis evolutius que pot apropar-nos a entendre la base genètica de l'adaptació.

Des de la perspectiva biològica, i més concretament des de la perspectiva genètica i evolutiva, la disponibilitat de les primeres seqüències genòmiques completes ha marcat l'inici del segle XXI. El desenvolupament posterior de tècniques d'alt rendiment de genotipat i seqüenciació a nivell genòmic ha permès la seva aplicació

a l'estudi de la variació present al DNA en poblacions naturals tant d'espècies model inicialment com d'espècies no model més recentment. Aquest estudi de la variació a nivells sense precedents ha conduït a una nova aproximació per resoldre una multitud de preguntes *velles* encaminades a destriar les característiques adaptatives dels organismes d'aquelles característiques no adaptatives, alhora que les noves dades generades han donat lloc a preguntes *noves*. En aquest context tan ampli, comentaré alguns avenços concrets en la cursa per identificar canvis adaptatius, i també algunes de les preguntes que han sorgit quant a les limitacions de les noves aproximacions.

VARIACIÓ A LES SEQÜÈNCIES DE DNA I SELECCIÓ NATURAL

La variació a les seqüències de DNA present a les poblacions naturals d'una espècie determinada reflecteix el seu passat evolutiu, que pot incloure canvis adaptatius així com canvis no adaptatius, com ho són per exemple els resultants de canvis demogràfics. L'anàlisi d'aquesta variació nucleotídica permet identificar l'empremta diferencial i localitzada que hi deixa l'acció recent de la selecció natural positiva (revisat a Aguadé, 2009 i a Aguadé *et al.*, 2012) i destriar-la de la que deixen al conjunt del genoma els canvis demogràfics. Aquesta aproximació s'inicià utilitzant gens la funció dels quals els feia candidats d'haver pogut contribuir a un canvi adaptatiu. La disponibilitat de la seqüència genòmica d'una espècie ha permès estendre l'estudi de la variació a diverses regions anònimes del genoma o a tot el genoma (rastreig genòmic) per tal de detectar noves dianes de la selecció natural. Aquesta aproximació inversa per detectar caràcters adaptatius (del DNA al gen i al caràcter) ha estat extensament emprada a l'espècie humana així com a diverses espècies de *Drosophila*, on ha permès identificar una multitud de gens, o regions genòmiques, com a possibles dianes recents de la selecció natural.

En el transcurs de la darrera dècada s'han anat desvetllant les limitacions que presenta aquesta aproximació inversa quant a quin tipus de mutacions avantatjoses pot detectar. Aquestes limitacions es basen en el fet que el senyal deixat per l'acció recent de la selecció natural abasta una regió tant més gran com major és l'avantatge selectiu de la mutació subjacent i com menor és la taxa de recombinació a la zona on es produeix aquesta mutació (revisat a Aguadé, 2009). Això fa que a les regions amb nivells no reduïts de recombinació, aquesta aproximació únicament pugui detectar canvis adaptatius recents deguts a mutacions que en el moment de produir-se conferiren un fort avantatge selectiu als seus portadors. Aquest seria, per exemple, el cas d'una mutació al gen que codifica per l'enzim lactasa l'espècie humana, que en possibilitar l'expressió del gen més enllà del període de lactància possiblement conferí cert avantatge als adults portadors d'aquesta variant en les societats agropastorals, ja que els permeté degradar la lactosa de la llet

animal i, per tant, disposar d'un nou recurs alimentari (Tishkoff *et al.*, 2007). Altrament, l'empremta deixada és comparativament més feble si la diana de la selecció positiva no ha estat una mutació que ha sorgit *de novo* sinó que ho ha estat una variant al·lèlica ja present a la població que ha passat a ser avantatjosa en un moment determinat o bé que ha sorgit diverses vegades per mutació (Teshima *et al.*, 2006; Hermisson i Pennings, 2005, i Pennings i Hermisson, 2006). Aquestes consideracions ens indiquen que les dianes de la selecció que es poden detectar en estudiar la variació nucleotídica amb aquesta aproximació «agnòstica» (Hancock *et al.*, 2010) constitueixen una petita fracció de totes les mutacions que han estat conduïdes a la fixació o a freqüències intermèdies per l'acció recent de la selecció positiva.

En la fracció de mutacions avantatjoses reeixides detectades mitjançant l'estudi de la variació a les seqüències de DNA, ja sigui amb l'aproximació de gens candidats o bé mitjançant el rastreig genòmic, estarien sobrerrepresentades les mutacions que conferiren als seus portadors un fort avantatge selectiu. En els darrers anys, s'ha complementat l'anàlisi de la variació nucleotídica a diverses poblacions amb informació sobre les característiques ambientals a les quals estan sotmeses aquestes poblacions (Hancock *et al.*, 2010), la qual cosa ha permès detectar canvis subtils en les freqüències gèniques de diversos gens possiblement implicats en un mateix caràcter adaptatiu. Amb aquesta ampliació de l'aproximació inversa —que ens condueix de la variació al DNA al gen diana de la selecció—, s'ha incrementat el seu potencial, ja que s'ha passat de poder identificar gens implicats en caràcters monogènics o gens majors implicats en caràcters poligènics (o quantitativus) a poder identificar també gens amb un efecte menor sobre un caràcter determinat.

INVERSIONS CROMOSÒMIQUES, RECOMBINACIÓ I SELECCIÓ NATURAL

A més a més de la variació nucleotídica de la qual hem parlat fins ara, el genoma d'una espècie pot presentar variació estructural —sorgida entre d'altres per duplicació i per inversió de fragments més o menys grans del genoma. En el cas de les inversions, l'estudi a escala poblacional té una llarga tradició al gènere *Drosophila* i al d'altres dípters (per exemple, a *Anopheles* i *Chironomus*), que en presentar cromosomes politènics en alguns dels seus òrgans en possibiliten la detecció citològica (revisat a Krimbas i Powell, 1992). Entre les descobertes importants que permeten relacionar el polimorfisme cromosòmic per inversions a *Drosophila* amb la selecció natural es poden destacar la detecció de variació estacional en les freqüències de diverses ordenacions cromosòmiques a *Drosophila pseudoobscura* (Dobzhansky, 1947) i la de variació latitudinal a *Drosophila subobscura* (Krimbas i Loukas, 1980; Prevosti, 1964, i Prevosti *et al.*, 1988) i a *Drosophila melanogaster* (Mettler *et al.*, 1977). Aquesta relació amb la variació en característiques ambien-

tals, ja sigui en el temps o en l'espai, suggerí el caràcter adaptatiu del polimorfisme cromosòmic. La detecció de clines latitudinals paral·leles a diversos continents, tant a *D. subobscura* (Prevosti *et al.*, 1988) com a *D. melanogaster* (Mettler *et al.*, 1977, i Knibb *et al.*, 1981), corroborà el seu caràcter adaptatiu en permetre excloure que les clines fossin degudes a processos demogràfics.

Els diversos models que s'han proposat per explicar l'increment de freqüència d'una inversió i el manteniment posterior d'ambdues ordenacions es basen en l'efecte genètic de les inversions, és a dir, en la reducció de la recombinació que es dona a la regió invertida entre cromosomes amb la inversió i sense. Aquest efecte comporta un aïllament genètic entre les dues ordenacions alternatives, la qual cosa permet mantenir possibles combinacions al·lèliques de diversos gens que presentin coadaptació (supergen), alhora que permet acumular independentment noves mutacions que poden ser adaptatives o no. Una inversió pot resultar avantatjosa en originar-se si la regió invertida inclou un supergen (o conjunt coadaptat de gens) preexistent. Alternativament es pot pensar que el mateix canvi estructural que originà una inversió li conferís el seu caràcter adaptatiu, si per exemple la inversió provoqués una alteració en l'expressió de gens propers als punts de trencament que comportés un avantatge selectiu. L'efecte reductor de la recombinació de la nova inversió li permetria acumular posteriorment noves mutacions, entre les quals es podrien trobar mutacions avantatjoses relacionades, per exemple, amb factors ambientals variables en el temps i en l'espai. Independentment de si fos un supergen preexistent o el mateix canvi estructural qui conferís l'avantatge selectiu a la nova inversió, a la zona invertida hi hauria en passar el temps diversos gens que serien dianes directes de la selecció natural i presentarien combinacions al·lèliques diferents a les dues ordenacions alternatives.

En el primer apartat hem comentat que l'extensió de l'empremta deixada per l'acció de la selecció natural a les seqüències de DNA és directament proporcional a l'avantatge selectiu de la nova mutació i inversament proporcional a la taxa de recombinació. Això comporta que a les regions genòmiques amb baixa recombinació sigui més fàcil detectar l'empremta de l'acció de la selecció positiva, però que alhora sigui més difícil identificar el gen o la regió genòmica més restringida en la qual es troba la diana de la selecció. En el cas del polimorfisme per inversions, i més concretament en inversions amb freqüències que varien de manera concordant amb un o diversos factors ambientals, sabem que alguns dels gens de la zona invertida han estat i són dianes de la selecció. Sabem també que, malgrat la reducció de la recombinació, es pot donar un cert intercanvi genètic a la zona invertida entre les dues ordenacions alternatives tant per conversió gènica com per entrecreuaments dobles. L'intercanvi no és però homogeni al llarg de la zona invertida, sinó que és tant menor com menor és la longitud del fragment invertit i, d'altra banda, és menor com més a prop s'és dels punts de trencament de la inversió (Navarro *et al.*, 1997).

En les inversions petites, per tant, seria molt difícil identificar les regions o gens diana de la selecció natural a través de la variació a les seqüències de DNA, atès que l'empremta diferencial podria abastar tota la inversió. Altrament, en les inversions grans aquesta dificultat en identificar dianes de la selecció es concentraria possiblement a les zones més properes als punts de trencament de les inversions.

OPORTUNISME DE LA SELECCIÓ NATURAL: RESPOSTES DIVERSES A REPTES SIMILARS

Canvi de dieta als humans

En el llinatge humà s'han produït diverses transicions en la seva dieta com a resposta a disposar de qualsevol nova font d'alimentació i la pressió selectiva que això suposà. Comentarem dos treballs que han desvetllat dos tipus diferents de canvis adaptatius que s'han donat en la història recent de poblacions la dieta de les quals té com a component principal el midó —com ho és, per exemple, una dieta basada fonamentalment en bulbs i tubercles, o en cereals.

En el primer estudi (Perry *et al.*, 2007), s'ha utilitzat l'aproximació de gens candidats basant-se en el gen que codifica per l'enzim amilasa salival. Aquest enzim, també anomenat ptialina, es troba a la cavitat bucal, on hidrolitza els enllaços glucosídics de les molècules grans i insolubles de midó convertint-les en molècules de midó més petites i solubles, i finalment en maltosa. El gen que codifica aquest enzim presenta dues còpies al ximpanzé en tant que el nombre de còpies varia de 2 a més de 10 a l'espècie humana. S'ha vist que la concentració de ptialina a la cavitat bucal és proporcional al nombre de còpies del gen *Amy1*. Atesa aquesta relació funcional, s'ha estudiat el patró de variació en el nombre de còpies d'aquest gen en poblacions que difereixen en la seva dieta (pobra en midó enfront de rica en midó). S'ha vist que la mitjana del nombre de còpies és més gran a les poblacions amb una dieta rica en midó que en les que tenen una dieta pobra en midó. La distribució geogràfica de les poblacions estudiades permet descartar que l'associació detectada entre nombre de còpies i tipus de dieta reflecteixi fonamentalment el grau de parentiu entre les poblacions, ja que hi ha poblacions properes geogràficament que tenen tipus de dieta diferents. Altrament, l'estudi genòmic de la variació en el nombre de còpies (CNV, *copy number variation*) en dues d'aquestes poblacions del nord-est asiàtic ha posat de manifest que la diferència entre poblacions en el nombre de còpies és molt superior al gen *Amy1* que a la resta de gens amb aquest tipus de variació. Aquests resultats suggereixen que la diferència detectada en la distribució del nombre de còpies del gen *Amy1* entre poblacions segons la seva dieta rica o pobra en midó reflecteix l'acció de la selecció positiva afavorint els haplotips amb major nombre de còpies en les poblacions amb dieta rica en midó.

En el segon estudi (Hancock *et al.*, 2010), s'ha analitzat la variació nucleotídica detectada per rastreig genòmic de polimorfismes d'un sol nucleòtid (SNP, *single nucleotide polymorphisms*) a diverses poblacions en relació amb diferents variables ambientals, entre les quals es troben els dos tipus de dieta abans esmentats en relació amb el seu contingut en midó. En ambdós casos s'han detectat diversos SNP les freqüències al·lèliques dels quals estan correlacionades amb el tipus de dieta. En el cas de la dieta basada en arrels i tubercles —que és una dieta rica en midó i pobra en folats—, destaca pel seu senyal un SNP no sinònim situat al gen que codifica per un enzim (reductasa de la metionina-sintasa, MTRR) que en reduir la metionina-sintasa activaria el metabolisme anabòlic dels folats. Pel que fa a les vies metabòliques, les del metabolisme del midó i la sacarosa i de la biosíntesi de folats són les que presenten un senyal més fort en relació amb una dieta basada en arrels i tubercles. L'aproximació metodològica i analítica emprada en aquest estudi ha permès identificar polimorfismes que presenten canvis subtils i concordants en les freqüències gèniques en poblacions amb el mateix tipus de dieta però que viuen en àrees geogràfiques diferents. El caràcter subtil dels canvis detectats en les freqüències gèniques i el fet que els polimorfismes tinguin una distribució global fan pensar que es tracta de caràcters adaptatius amb una base genètica poligènica —i per tant, amb una contribució menor dels diversos gens implicats— deguts a mutacions que han esdevingut avantatjoses en certes poblacions en les quals han augmentat de freqüència.

Del mar al riu nombroses vegades: mutacions velles i mutacions noves

L'espínol (*Gasterosteus aculeatus*) és un peix que després del darrer període glacial ha colonitzat nombrosos rius i llacs. En ocupar repetidament el nou hàbitat d'aigua dolça, les noves pressions selectives han donat lloc a adaptacions morfològiques i fisiològiques com, per exemple, la pèrdua d'espines i de plaques que recobreixen el cos (*armadura*), i una tolerància diferent a la salinitat. Els estudis previs de clonatge posicional han permès identificar alguns dels gens implicats en les noves adaptacions, com seria el cas del gen *EDA* en la pèrdua de l'*armadura* (Colosimo *et al.*, 2005). Recentment, la seqüenciació del genoma de l'espínol en una mostra global d'individus procedents d'hàbitats marins i d'aigua dolça (Jones *et al.*, 2012) ha permès identificar diverses regions genòmiques molt diferenciades entre les formes marines i les d'aigua dolça, però similars entre les diferents poblacions de les quals s'ha fet una mostra a cada hàbitat. El patró similar de variació en aquestes regions suggereix l'evolució paral·lela als diferents rius estudiats de les adaptacions que comparteixen les formes d'aigua dolça. En comparar les seqüències d'individus d'ambdós extrems de la zona híbrida present a la desembocadura d'un riu concret (hàbitat d'aigua dolça i marí, respectivament), s'ha trobat que un

percentatge relativament elevat de les regions genòmiques que els diferencien es correspon amb les regions prèviament identificades a escala global. Aquest resultat demostraria que una fracció important de les noves adaptacions que s'han donat repetidament als diferents rius tindria com a substrat mutacions antigues presents a les poblacions marines. Això no exclou, però, que algunes de les característiques compartides per les formes d'aigua dolça hagin evolucionat a partir de mutacions noves que s'han donat independentment a diferents localitats. Altrament, s'han detectat tres inversions cromosòmiques que inclouen diverses de les regions altament diferenciades entre les formes marines i d'aigua dolça, i que es troben també diferenciades globalment entre les dues formes. Aquestes inversions s'haurien produït abans del Plistocè i haurien pogut tenir un paper important en l'origen i el manteniment d'algunes de les adaptacions, en capturar i mantenir haplotips amb diverses variants adaptatives i evitar el seu possible trencament per recombinació a les zones híbrides.

Mosques, mosquits i papallones: gens atrapats en inversions cromosòmiques

El canvi que ha suposat d'una banda la disponibilitat del genoma d'una espècie i de l'altra la possibilitat d'analitzar la variació genòmica present a les seqüències de DNA ha conduït a un nou interès per resoldre preguntes encara obertes sobre l'origen, establiment i manteniment de les inversions cromosòmiques, així com per identificar els gens subjacents al seu caràcter adaptatiu. Altrament, ha conduït de manera indirecta i insospitada a la identificació de nous polimorfismes cromosòmics, en estudiar caràcters clarament adaptatius en espècies no model (com és el cas de l'espínol abans comentat). Podríem dir que el col·lectiu interessat en el polimorfisme cromosòmic per inversions ha incrementat i canviat el seu àmbit d'estudi.

En el context del polimorfisme cromosòmic, estudiat extensament al segle passat a diferents espècies de *Drosophila* i d'*Anopheles*, comentarem breument els treballs realitzats fa poc sobre *D. melanogaster* (Kolaczowski *et al.*, 2011) i sobre *A. gambiae* (Cheng *et al.*, 2012), en els quals s'ha fet un rastreig per seqüenciació genòmica de conjunts d'individus (*pools*) de diferents parts d'una clina latitudinal. En ambdues espècies, l'anàlisi s'ha centrat fonamentalment en les inversions cromosòmiques que presenten variació clinal. A *Drosophila* s'utilitzaren mostres aleatòries de poblacions d'ambdós extrems de la clina latitudinal, mentre que a *Anopheles* es preseleccionaren les línies de cada localitat pel seu cariotip en relació amb la inversió 2La. El patró de variació a les zones invertides és més clar en el cas del mosquit en comparar mostres de cariotip conegut. Tot i així, les regions afectades tant per la inversió 2La del mosquit (de ~22 Mb) i la inversió In(3R)P de la mosca (de ~13 Mb) presenten una diferenciació més gran entre les poblacions dels extrems

de la clina que les regions colinears. A més a més, en el cas de la inversió 2La s'ha observat que el grau de diferenciació decau en allunyar-se dels punts de trencament, essent menor a les regions centrals de la zona invertida, com s'esperaria si es donés un cert grau d'intercanvi genètic entre les ordenacions alternatives. Aquest intercanvi permet identificar possibles dianes de la selecció natural dins de la inversió, atès que trencaria l'associació de les diferents variants nucleotídiques amb les dues ordenacions només a les regions no afectades per la selecció. Dels 1.281 gens inclosos a la inversió 2La, n'hi ha 52 que es troben dins de l'1% dels més diferenciats entre ordenacions, per la qual cosa serien bons candidats a estar subjectes a selecció local, contribuint per tant al caràcter adaptatiu d'aquesta inversió.

En el segon context, parlarem del mimetisme müllerian —és a dir, del fenomen pel qual dues o més espècies que comparteixen un o més depredadors, així com la propietat per eludir-los, mimetitzen els respectius senyals pels quals són identificades pel depredador. Entre les papallones neotropicals del gènere *Heliconius* que presenten aquest tipus de mimetisme, hi ha tres espècies molt relacionades, dues de les quals (*H. melpomene* i *H. erato*) són comimètiques entre si, i una tercera (*H. numata*) és comimètica de diverses espècies del gènere proper *Melinaea*. En el cas de les espècies comimètiques *H. melpomene* i *H. erato*, les poblacions locals són monomòrfiques per un dels diversos patrons de coloració de les ales que presenten ambdues espècies. En canvi, les poblacions locals de *H. numata* són polimòrfiques per diverses formes, essent cada una d'aquestes mimètica d'una de les espècies del gènere *Melinaea*. Altrament, la base genètica de les diverses formes és similar a *H. melpomene* i *H. erato*, on s'han identificat diversos factors mendelians situats a quatre grups de lligament diferents (Mallet, 1989). A *H. numata*, el patró alar tindria una base genètica més simple, ja que únicament s'han detectat factors mendelians a la zona homòloga d'un dels grups de lligament prèviament identificada en les altres dues espècies (Joron *et al.*, 2006 i 2011). La comparació de seqüències d'aquesta regió genòmica entre *H. numata* i *H. melpomene* ha posat de manifest que a *H. numata* aquesta regió d'aproximadament 600 kb ha estat afectada per dues inversions no superposades. L'anàlisi poblacional posterior ha posat de manifest que les tres ordenacions resultants en segreguen, i a més a més que estan completament associades amb els diferents patrons alars. Les tres ordenacions presentarien diferents combinacions al·lèliques dels gens implicats en el fenotip mimètic, combinacions que, malgrat la seva possible coexistència en una mateixa població, es mantindrien inalterades per l'efecte genètic que tenen les inversions com a reductores de la recombinació. En aquest cas, sembla plausible que les inversions «capturessin» combinacions al·lèliques preexistents mantingudes per selecció local. Com els autors destaquen en el seu treball, el pas següent a fer seria identificar els gens implicats en el fenotip mimètic, pas que es veurà dificultat per les inversions, atesa l'associació detectada entre les tres ordenacions identificades i

els diferents patrons alars. Altrament, en tractar-se d'una inversió petita, les petjades de la selecció en les seqüències de DNA poden estendre's a tota la zona invertida i no seran, per tant, informatives en la cerca dels gens diana de la selecció.

LES PETXINES DE SAN MARCO AL SEGLE XXI

Al llarg d'aquest escrit hem parlat de com a partir de la variació present a les seqüències de DNA, a vegades combinada amb altra informació sobre variants ambientals, podem inferir l'acció recent de la selecció natural positiva —que és l'únic mecanisme evolutiu que pot donar lloc a noves adaptacions— en regions genòmiques concretes. També hem comentat les limitacions que presenten les aproximacions genòmiques en el sentit que l'empremta deixada per una fracció important de mutacions avantatjoses reeixides és difícil de detectar i ens pot doncs passar desapercebuda. Hi ha, però, un aspecte que no hem comentat i és el que fa referència a com, en els casos en què s'identifiquen gens de funció coneguda, sovint s'estableix una relació amb la possible característica adaptativa. En aquest sentit, han sorgit veus que, recordant el perill del qual ens alertaren Gould i Lewontin en el seu article sobre l'adaptacionisme (1979) —identificar funció amb adaptació—, ens parlen de possibles *petxines* moleculars al segle XXI (Nielsen, 2009, i Barrett i Hoekstra, 2011). Per als gens (o regions genòmiques que inclouen diversos gens) identificats com a dianes recents de la selecció natural positiva, sovint s'inicien estudis funcionals del gen i de les seves variants. Aquests estudis aporten informació valuosa per establir una connexió amb el fenotip, si bé aquesta informació s'ha de veure complementada en el futur per estudis amb altres aproximacions que ens permetin, d'una banda, estudiar les possibles diferències funcionals en el context del sistema complex que és un organisme i, de l'altra, establir la connexió d'aquesta variació amb l'eficàcia biològica de l'organisme al seu entorn.

MONTSERRAT AGUADÉ I PORRES
Catedràtica de genètica de la Universitat de Barcelona
Presidenta de la Sociedad Española de Genética
maguade@ub.edu

BIBLIOGRAFIA

- AGUADÉ, M. (2009). «Polimorfisme nucleotídic i canvis adaptatius recents». *Treb. Soc. Cat. Biol.*, vol. 60: *Cent cinquanta anys després de 'L'origen de les espècies' de Darwin*, p. 93-102. [Edició a cura d'A. Navarro i C. Segarra]
- AGUADÉ, M.; BERTRANPETIT, J.; PERETÓ, J. (2012). «Genomes i evolució: impacte en la biologia actual». A: PIFERRER, F. (ed.). *Treb. Soc. Cat. Biol.*, vol. 63: *La biologia d'ahir i d'avui. Reflexions amb motiu del centenari de la Societat Catalana de Biologia*, p. 101-122.

- BARRETT, R. D.; HOEKSTRA H. E. (2011). «Molecular spandrels: tests of adaptation at the genetic level». *Nat. Rev. Genet.*, vol. 12, p. 767-780.
- CHENG, C.; WHITE, B. J.; KAMDEM, C.; MOCKAITIS, K.; COSTANTINI, C.; HAHN, M. W.; BESANSKY, N. J. (2012). «Ecological genomics of *Anopheles gambiae* along a latitudinal cline: a population-resequencing approach». *Genetics*, vol. 190, p. 1417-1432.
- COLOSIMO, P. F.; HOSEMANN, K. E.; BALABHADRA, S.; VILLARREAL, G. Jr.; DICKSON, M.; GRIMWOOD, J.; SCHMUTZ, J.; MYERS, R. M.; SCHLUTER, D.; KINGSLEY, D. M. (2005). «Widespread parallel evolution in sticklebacks by repeated fixation of Ectodysplasin alleles». *Science*, vol. 307, p. 1928-1933.
- DOBZHANSKY, T. H. (1947). «A response of certain gene arrangements in the third chromosome of *Drosophila pseudoobscura* to natural selection». *Genetics*, vol. 32, p. 142-160.
- GOULD, S. J.; LEWONTIN, R. C. (1979). «The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme». *Proc. R. Soc. London, Ser. B*, vol. 205, p. 581-598.
- HANCOCK, A. M.; WITONSKY, D. B.; EHLER, E.; ALKORTA-ARANBURU, G.; BEALL, C.; GEBREMEDHIN, A.; SUKERNIK, R.; UTERMANN, G.; PRITCHARD, J.; COOP, G.; DI RIENZO, A. (2010). «Human adaptations to diet, subsistence, and ecoregion are due to subtle shifts in allele frequency». *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, vol. 107, suppl. 2, p. 8924-8930.
- HERMISSON, J.; PENNINGS, P. S. (2005). «Soft sweeps: molecular population genetics of adaptation from standing genetic variation». *Genetics*, vol. 169, p. 2335-2352.
- JONES, F. C.; GRABHERR, M. G.; CHAN, Y. F.; RUSSELL, P.; MAUCELI, E.; JOHNSON, J.; SWOFFORD, R.; PIRUN, M.; ZODY, M. C.; WHITE, S.; BIRNEY, E.; SEARLE, S.; SCHMUTZ, J.; GRIMWOOD, J.; DICKSON, M. C.; MYERS, R. M.; MILLER, C. T.; SUMMERS, B. R.; KNECHT, A. K.; BRADY, S. D.; ZHANG, H.; POLLEN, A. A.; HOWES, T.; AMEMIYA, C.; BROAD INSTITUTE GENOME SEQUENCING PLATFORM & WHOLE GENOME ASSEMBLY TEAM; BALDWIN, J.; BLOOM, T.; JAFFE, D. B.; NICOL, R.; WILKINSON, J.; LANDER, E. S.; DI PALMA, F.; LINDBLAD-TOH, K.; KINGSLEY, D. M. (2012). «A genome-wide SNP genotyping array reveals patterns of global and repeated species-pair divergence in sticklebacks». *Nature*, vol. 484, p. 55-61.
- JORON, M.; PAPA, R.; BELTRÁN, M.; CHAMBERLAIN, N.; MAVÁREZ, J.; BAXTER, S.; ABANTO, M.; BERMINGHAM, E.; HUMPHRAY, S. J.; ROGERS, J.; BEASLEY, H.; BARLOW, K.; FFRENCH-CONSTANT, R. H.; MALLETT, J.; McMILLAN, W. O.; JIGGINS, C. D. (2006). «A conserved supergene locus controls colour pattern diversity in *Heliconius* butterflies». *PLoS Biol.*, vol. 4, p. e303.
- JORON, M.; FREZAL, L.; JONES, R. T.; CHAMBERLAIN, N. L.; LEE, S. F.; HAAG, C. R.; WHIBLEY, A.; BECUWE, M.; BAXTER, S. W.; FERGUSON, L.; WILKINSON, P. A.; SALAZAR, C.; DAVIDSON, C.; CLARK, R.; QUAIL, M. A.; BEASLEY, H.; GLITHERO, R.; LLOYD, C.; SIMS, S.; JONES, M. C.; ROGERS, J.; JIGGINS, C. D.; FFRENCH-CONSTANT, R. H. (2011). «Chromosomal rearrangements maintain a polymorphic supergene controlling butterfly mimicry». *Nature*, vol. 477, p. 203-206.
- KNIBB, W. R.; OAKESHOTT, J. G.; GIBSON, J. B. (1981). «Chromosome inversion polymorphisms in *Drosophila melanogaster*. I. Latitudinal clines and associations between inversions in Australasian populations». *Genetics*, vol. 98, p. 833-847.
- KOLACZKOWSKI, B.; KERN, A. D.; HOLLOWAY, A. K.; BEGUN, D. J. (2011). «Genomic differentiation between temperate and tropical Australian populations of *Drosophila melanogaster*». *Genetics*, vol. 187, p. 245-260.

- KRIMBAS, C. B.; LOUKAS, M. (1980). «The inversion polymorphism of *Drosophila subobscura*». *Evol. Biol.*, vol. 12, p. 163-224.
- KRIMBAS, C. B.; POWELL, J. R. (1992). *Drosophila inversion polymorphism*. Boca Raton: CRC Press.
- MALLET, J. (1989). «The genetics of warning colour in Peruvian hybrid zones of *Heliconius erato* and *H. melpomene*». *Proc. R. Soc. London, Ser. B*, vol. 236, p. 163-185.
- METTLER, L. E.; VOELKER, R. A.; MUKAI, T. (1977). «Inversion clines in populations of *D. melanogaster*». *Genetics*, vol. 87, p. 169-176.
- NAVARRO, A.; BETRÁN, E.; BARBADILLA, A.; RUIZ, A. (1997). «Recombination and gene flux caused by gene conversion and crossing over in inversion heterokaryotypes». *Genetics*, vol. 146, p. 695-709.
- NIELSEN, R. (2009). «Adaptationism - 30 years after Gould and Lewontin». *Evolution*, vol. 63, p. 2487-2490.
- PENNINGS, P. S.; HERMISSON, J. (2006). «Soft sweeps II - molecular population genetics of adaptation from recurrent mutation or migration». *Mol. Biol. Evol.*, vol. 23, p. 1076-1084.
- PERRY, G. H.; DOMINY, N. J.; CLAW, K. G.; LEE, A. S.; FIEGLER, H.; REDON, R.; WERNER, J.; VILLANEVA, F. A.; MOUNTAIN, J. L.; MISRA, R.; CARTER, N. P.; LEE, C.; STONE, A. C. (2007). «Diet and the evolution of human amylase gene copy number variation». *Nat. Genet.*, vol. 39, p. 1256-1260.
- PREVOSTI, A. (1955). «Geographical variability in quantitative traits in populations of *Drosophila subobscura*». *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, núm. 20, p. 294-299.
- (1964). «Chromosomal polymorphism in *Drosophila subobscura* populations from Barcelona (Spain)». *Genet. Res.*, vol. 5, p. 27-38.
- (1967). «Inversion heterozygosity and selection for wing length in *Drosophila subobscura*». *Genet. Res.*, vol. 10, p. 81-93.
- (1969). «La selección natural». *Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona*. 3a época, vol. 39, p. 341-443.
- PREVOSTI, A.; GARCÍA, M. P.; SERRA, L.; AGUADÉ, M.; RIBÓ, G.; SAGARRA, E. (1983). «Association between allelic isozyme alleles and chromosomal arrangements in European populations and Chilean colonizers of *Drosophila subobscura*». *Isozymes: Curr. Top. Biol. Med. Res.*, vol. 10, p. 171-191.
- PREVOSTI, A.; RIBÓ, G.; SERRA, L.; AGUADÉ, M.; BALAÑÀ, 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.*, vol. 85, p. 5597-5600.
- TESHIMA, K. M.; COOP, G.; PRZEWORSKI, M. (2006). «How reliable are empirical genomic scans for selective sweeps?». *Genome Res.*, vol. 16, p. 702-712.
- TISHKOFF, S. A.; REED, F. A.; RANCIARO, A.; VOIGHT, B. F.; BABBITT, C. C.; SILVERMAN, J. S.; POWELL, K.; MORTENSEN, H. M.; HIRBO, J. B.; OSMAN, M.; IBRAHIM, M.; OMAR, S. A.; LEMA, G.; NYAMBO, T. B.; GHORI, J.; BUMPSTEAD, S.; PRITCHARD, J. K.; WRAY, G. A.; DELOUKAS, P. (2007). «Convergent adaptation of human lactase persistence in Africa and Europe». *Nat. Genet.*, vol. 39, p. 31-40.

Més enllà de la genètica i l'evolució: Antoni Prevosti i el Grup de Biologia del Desenvolupament del Departament de Genètica

PREÀMBUL I RESUM

És estrany i alhora difícil escriure sobre una persona amb qui vaig parlar molt poc de la meua feina, amb qui no vaig publicar mai cap treball i a qui no puc considerar ni el meu mestre ni el meu tutor. La raó de fer-ho és retre-li homenatge per la confiança que mostrà deixant-me fer el treball de tesi, per donar suport a la meua carrera científica i per permetre que un grup de recerca en un tema aliè en aquells moments a la genètica, la biologia del desenvolupament, es formés i expandís al Departament de Genètica de la Universitat de Barcelona. M'explico.

Als anys seixanta, la genètica i la biologia del desenvolupament (coneguda aleshores com embriologia) estaven d'esquena. Tot i això, el meu interès pel desenvolupament embrionari, l'aleshores incipient connexió entre embriologia i genètica, i la bonhomia d'Antoni Prevosti em permeteren fer una tesi sobre desenvolupament (regeneració, de fet) al Departament de Genètica de la Universitat de Barcelona (UB). D'ací nasqué el Grup de Biologia i Genètica del Desenvolupament, altrament dit Epi (per epigenètica) del Departament. Sense Antoni Prevosti res d'això hagués estat possible. En homenatge a la seva persona recordo els meus anys de tesi, el procés d'unió entre Genètica i Desenvolupament, i la unió final entre Genètica, Desenvolupament i Evolució. Però per damunt de tot dono la meua visió de l'Antoni Prevosti científic i docent, cloent l'article amb una visió, a estones desenfadada, de l'Antoni Prevosti persona.

ANTONI PREVOSTI I LA GÈNESI DEL GRUP DE BIOLOGIA I GENÈTICA DEL DESENVOLUPAMENT DEL DEPARTAMENT DE GENÈTICA DE LA UB

Antoni Prevosti, introductor de la genètica i, més en concret, de la genètica de poblacions i de *Drosophila* a l'Estat espanyol, va ser el meu director de tesi. El que

resulta estrany d'això és que, tot i ser un genètic, el doctor Prevosti acceptés que es fes al Departament de Genètica una tesi sobre un tema que, en aquell moment, de genètica no en tenia res: la regeneració corporal d'uns cucs d'aigües dolces anomenats planàries. Aquestes criatures inconspícues es troben sota les pedres i les fulles en llacs, fonts i rius arreu del món. D'ençà més de dos segles se sabia de la seva capacitat excepcional de regenerar: tallats en desenes de bocins, cadascun d'ells regenera un nou cuc en miniatura. El problema i l'interès era saber com ho feien. És irònic i instructiu recordar que un dels investigadors que més va treballar en planàries, l'americà Thomas H. Morgan, premi Nobel de Medicina el 1933, embrióleg primer, i introductor de la genètica de *Drosophila* al món i formulador de la teoria cromosòmica de l'herència després, va deixar de treballar en planàries en intuir encertadament que ni que visqués cent anys podria entendre com aquests animals fan el que fan. Cert i profètic. Nascut el 1866, si Morgan (mort el 1945) hagués viscut el 1966 s'hauria trobat encara a les fosques.

El setembre de 1967 vaig anar a veure el doctor Prevosti al Departament de Genètica, aleshores a l'edifici, ara anomenat *històric*, de la plaça de la Universitat. Els que no ho visqueren o no ho recorden, Genètica estava a la «torre» de Lletres ocupant un espai deixat pels físics. En paraules d'un amic meu, el Departament semblava un garatge: parets i sostres molt alts, envans pocs i baixets, i molt rònc. A més, els diners eren escassos. En aquell moment el Departament eren quatre gats: el doctor Prevosti i la seva senyora, la Maria Monclús, la seva neboda Griselda Ribó i una petita colla d'estudiants (ara tots catedràtics jubilats o quasi): José Luis Ménsua, Antonio Fontdevila i Eduard Petitpierre, a més d'algun (cosa molt insòlita a la universitat) membre de personal tècnic. Poc més tard s'hi afegiren Roser González i Duarte, Elisabeth Sagarra, Jo Majoral, M. Lluïsa Rivera, Rosa de Frutos, Ramon M. Nogués i altres que no recordo. A l'entrevista, vaig atansar al doctor Prevosti un full de ruta (que encara guardo) de tot el que volia fer. Se'l va mirar ràpidament i va dir: «Molt bé, molt bé; però recordi que jo, de tot això, no en sé res. S'haurà d'espavilar vostè mateix.»

Per què vaig demanar al doctor Prevosti fer la tesi amb ell ho tinc molt clar. En primer lloc, i a part del doctor Margalef, era sens dubte el millor de la Facultat, molt per sobre dels seus homòlegs a departaments que haguessin casat més amb el que jo volia fer. Amb el doctor Margalef havia passat un estiu de pràctiques a l'Institut d'Investigacions Pesqueres el 1963. I tot i la seva fascinant personalitat, el tema que vaig fer (allometries comparades entre dues espècies de l'amfípode *Gammarus*) no em va emocionar. Jo més aviat pensava en viatges transoceànics en vaixells de recerca que, a part de la fauna, m'haguessin permès conèixer països i, sobretot, noies exòtiques. La segona raó de demanar fer la tesi amb el doctor Prevosti era el meu interès en el desenvolupament embrionari i, en especial, en els mecanismes de la diferenciació cel·lular. En aquells moments, es començava a intuir que l'expressió

diferencial dels gens en seria la clau (Monod i Jacob, 1961). Res millor, doncs, que anar a Genètica I en tercer lloc, el doctor Prevosti era una persona amb una ment molt oberta en temes científics i filosòfics. Dit d'una altra manera, tenia interessos diversos i, en particular, tenia un interès genuí a saber «què passava» durant el desenvolupament embrionari.

El perquè el doctor Prevosti va acceptar que hi fes la tesi, tot i advertir-me que m'hauria d'espavilar solet, té a veure, en primer lloc, amb el darrer aspecte esmentat de la seva amplitud de mires i el seu interès en nous temes com el desenvolupament. En segon lloc, amb el fet que em coneixia, i —crec— em valorava, com a estudiant de les seves classes de genètica i d'evolució. I en tercer lloc, i de lluny el més important, amb un tret de la seva personalitat que em va ajudar molt: la seva dificultat a dir que no. Per a segons què, hi ha trets de la personalitat que sovint són més importants que mil raons.

Dit i fet. L'octubre de 1967 vaig iniciar la tesi. El meu lloc de treball era un rectangle definit per dos envans baixets, un armari i una paret mestra de cinc o sis metres d'alt on hi havia abans una gran finestra, ara cegada. Recolzada a la paret hi tenia una taula de quatre metres de llarg i un i mig d'ample, sense calaixos, procedent de pràctiques de geologia. La taula ho era tot: taula d'estudi i lectura, taula de treball i petit magatzem de llibres i separates. Quasi tota la tesi la vaig fer, doncs, de cara a la paret amb llum artificial. Per compensar, la vaig decorar amb un seguit de pòsters allusius de la gent del Departament. Hi havia, a més, una nevera atrotinada però funcional procedent de casa d'un amic meu on hi guardava tot el que es podia fer malbé. I en unes peixeres hi tenia les planàries.

El perquè de la regeneració i les planàries té la seva petita història. En el meu full de ruta de tesi pensava estudiar el desenvolupament embrionari. Però a Espanya, país aleshores molt endarrerit en tot, ningú feia res en desenvolupament llevat d'algun despistat en alguna facultat de medicina. Afortunadament, la regeneració té prou paral·lelismes amb el desenvolupament embrionari i és un succedani més barat: és més fàcil mantenir animals adults (petits, si és possible) que regeneren bé que produir, cultivar i observar embrions. Decidida la regeneració, tenia una petita llista d'organismes que regeneren: hidres, planàries, cucs anèl·lids, estrelles de mar i amfibis (tritons i gripaus). Per atzar vaig trobar-me un dia amb el doctor Margalef, un pou de ciència i coneixements, que em va comunicar rialler: «El pantà de la Foixarda (a Montjuïc) és ple de planàries». Ben cert: n'hi havia a vessar, eren a Barcelona ciutat a un cop de metro, i eren molt fàcils de collir i mantenir al laboratori. Un altre i venturós atzar.

De l'octubre de 1967 a l'agost de 1972 vaig fer amb les planàries tot el que vaig poder, inclosos diversos viatges a França, Itàlia i Anglaterra per parlar amb diferents especialistes i, com que era jove, divertir-me. El setembre de 1972, casat ja amb la Roser González i Duarte, vàrem anar a Edimburg (Escòcia); en el meu cas

com a fals *postdoc* a l'Institute of Animal Genetics, on es podien fer coses molt difícils de fer a Barcelona: cultius de cèl·lules *in vitro*, autoradiografia, electroenfocaments de proteïnes, etc. L'agost de 1973 vaig acabar de picar a màquina (elèctrica, afortunadament) la tesi: 516 pàgines que, amb cert orgull, vaig entregar al doctor Prevosti perquè se les llegís (o mirés). No va fer ni una cosa ni l'altra. Amb aquella cara que traspuava bonhomia va dir: «No cal, no cal, segur que està molt bé». Ho vaig entendre; no era oportú insistir a fer-li empassar un totxo sobre una cosa que, tot i el seu interès, passava a segon pla enfront de les moltes coses en què estava més interessat. El desembre de 1973 vaig presentar i defensar la tesi. I després d'un altre any, ara ja de veritable postdoctorat, al mateix lloc, a Edimburg, vàrem tornar a Barcelona. La tesi va obtenir el 1974 el Premi Extraordinari del Bienni 1972-1973 de la Facultat de Biologia. Fantàstic.

Vingueren després temps difícils si bé excitants. Es va expandir el Departament, s'hi incorporaren els primers estudiants, Emili Saló i Rafael Romero, amb qui vàrem ocupar nous espais de nou deixats pels físics, i el país va començar a canviar, tant políticament com pel nou interès a finançar més adequadament la ciència en general. Durant aquest període, he de dir que, tot i la llunyania temàtica, el doctor Prevosti em va ajudar a consolidar el grupet de Desenvolupament amb alguna nova plaça (ajudants, etc.), i amb diners per a infraestructures i equipaments modestos. Cap al 1982 el grup el formàvem ja cinc persones. Amb ells vaig obtenir el primer ajut del Ministeri (les «famoses» assessores), que ens dotà d'un finançament independent.

Després de l'esperat trasllat l'octubre de 1982 a la nova Facultat de Biologia del Campus de Pedralbes, el grup es consolidà encara més tant en l'àmbit de recerca com de docència, fins a esdevenir un dels tres grups «funcionals» del Departament: el d'Evolució, que comandava el mateix Antoni Prevosti, i més tard Montserrat Aguadé i Lluís Serra; el de Genètica Molecular, dirigit per la Roser González i Duarte, i el meu (el de Biologia del Desenvolupament, altrament dit d'Epi, per epigenètica). Tota la resta és ja història, incloent-hi el segon trasllat el setembre de 2004 al nou Departament (situat a l'edifici annex de la Facultat, ara anomenat edifici Prevosti), des d'on escric aquestes ratlles. L'abast del canvi en aquests trenta-cinc anys passats d'ençà la «fundació» del Grup de Biologia del Desenvolupament el 1976 són els dotze professors i els més de trenta doctorands i postdoctorats que el configuren actualment. Tot plegat no hagués estat possible sense la generositat i l'amplitud de mires d'Antoni Prevosti.

LA GENÈTICA I LA BIOLOGIA DEL DESENVOLUPAMENT:

DE LA MÚTUA IGNORÀNCIA A LA UNIÓ. LA GENÈTICA DEL DESENVOLUPAMENT

Quan al final de 1967 vaig entrar al Departament, la genètica i el desenvolupament eren camps o disciplines sense connexions. La genètica prevalent era, d'una

banda, la genètica clàssica (o mendeliana) ampliada amb les fascinants troballes de la biologia molecular (DNA, RNA, proteïnes, codi genètic, regulació gènica a bacteris, etc.) i, d'altra banda, la genètica de poblacions amb l'anomenada síntesi moderna (o neodarwinisme), que era la teoria estàndard per explicar la variabilitat a les poblacions, l'adaptació i l'evolució de les espècies (Fisher, 1930). I tot i que el desenvolupament (embrionari i postembrionari) és el procés imprescindible per produir una nova generació a partir de l'anterior, res se sabia de com els gens (si es que ho feien) controlaven aquest procés i si els canvis (per mutació o recombinació) en l'expressió d'aquests gens generaven, o no, canvis en el fenotip final dels individus base de la variació morfològica on podia actuar la selecció natural. Durant la gènesi de la síntesi moderna entre 1930 i 1950, el desenvolupament es va deixar de banda. S'ha dit que això era fruit de la ignorància o de les picabaralles entre genètics i embriòlegs. La realitat era una altra: el desenvolupament era bàsicament descriptiu, i la interpretació de les dades experimentals no podia anar més enllà de la cèl·lula. A més, l'embriologia era plena de conceptes «borrosos»: camps morfogenètics, polaritat, inducció, determinació, evocació, competència o gradients; conceptes que a un genètic li sonaven a metafísica. D'altra banda, atès que fins al 1953 no es va saber l'estructura dels gens i només a final dels seixanta es va albirar com el genotip i el fenotip podien connectar-se, els embriòlegs «desconfiaven» dels gens. No en va es deien: com podem estudiar i analitzar quelcom que no es veu i que no sabem què fa? A més, per als embriòlegs l'evolució era un procés bàsicament macroevolutiu. El seu interès eren els grans canvis: les innovacions evolutives i l'origen dels grans grups. I en això, els mecanismes microevolutius de la síntesi moderna tenien molt poc, o res, a dir. En contrapartida, les explicacions macroevolutives dels embriòlegs i zoòlegs eren, als ulls dels genetistes i evolucionistes, contes de fades, explicacions *ad hoc*.

La desconexió era, doncs, profunda. Calia demostrar el que semblava evident però encara no s'havia abordat: com, quan i fins a quin punt els gens controlen el desenvolupament, produint els fenotips i les seves variants. La clau fou introduir organismes fàcils d'obtenir mutants, amb molt bona genètica, un cicle vital senzill (moltes generacions anyals) i fàcils de mantenir al laboratori. Ras i curt, la mosca del vinagre *Drosophila melanogaster*, el cuc nematode *Caenorhabditis elegans* i la planta *Arabidopsis thaliana*. I malgrat que Antoni Prevosti va ser l'introduïdor de *Drosophila* a l'Estat espanyol i que el Departament de Genètica de la UB era curull de drosòfiles, tota la recerca se centrava, com no podia ser d'altra manera en aquells moments i en aquest país, en genètica de poblacions. Llevat d'alguns pioners dispersos arreu del món (principalment Conrad Waddington al Regne Unit, Ernest Hadorn a Suïssa i Edward Lewis als Estats Units; vegeu Hadorn, 1961), ningú emprava *Drosophila* a final dels seixanta per estudiar mutacions que afectaven el desenvolupament. I *C. elegans* no es va posar de moda fins a meitat dels setanta i *A. thaliana* a inici dels vuitanta.

Els anys 1973, 1978 i 1980 són tres fites clau en genètica del desenvolupament. Antonio García-Bellido i els seus col·laboradors, del Centro de Biología Molecular de Madrid, demostren el 1973 que hi ha determinats gens que en estat mutant canvien regions o àrees (compartiments) senceres del cos de *Drosophila* en còpies exactes d'altres àrees ja existents (és l'anomenat fenomen d'homeosi dels embriòlegs), donant-ne una explicació genètica (García-Bellido *et al.*, 1973). El 1978, Edward Lewis, després d'un treball exhaustiu en solitari al llarg de més de vint anys, descriu en detall un complex de gens (els després famosos gens del clúster Hox) que controla la regionalització anteroposterior del cos a l'embrió de *Drosophila* (Lewis, 1978). I per damunt de tots, el 1980, Christiane Nüsslein-Volhard i Eric Wieschaus publiquen el primer treball on es descriu una munió de gens que actuen en concert al llarg del temps i l'espai, responsables de la segmentació corporal a *Drosophila* (Nüsslein-Volhard i Wieschaus, 1980). La genètica i el desenvolupament estaven ja definitivament units en la genètica del desenvolupament: els gens controlaven el procés de desenvolupament. Alhora, era evident que les mutacions, alterant el procés de desenvolupament, produïen noves morfologies a l'embrió i l'adult, font principal de la variació fenotípica. A principi dels noranta, genètica, desenvolupament i evolució es van unir definitivament i van donar lloc a una nova disciplina: l'*evo-devo* (evolució i desenvolupament; per a una revisió extensa, vegeu Baguñà i García Fernández, 2003).

El canvi em va agafar tard. El 1973 havia fet ja la tesi i el 1976 havia incorporat estudiants en la recerca de nous aspectes de la regeneració en planàries. Tot i això, el 1978 vaig fer una estada de tres mesos al laboratori d'Antonio García-Bellido a Madrid per aprendre tècniques de genètica i anàlisi de clons cel·lulars a *Drosophila*. En comunicar-ho al doctor Prevosti recordo que li varen brillar els ulls; sempre havia tingut la (suposo secreta) esperança que al final treballés en *Drosophila*. No va ser així. L'estada va ser massa curta i em va faltar coratge per fer «el salt». A vegades m'he penedit de no haver-ho fet. Si més no, però, la recerca en planàries va anar prou bé i el Departament de Genètica de Barcelona va esdevenir el primer departament universitari de l'Estat a fer biologia del desenvolupament seriosa, tant en l'àmbit de la recerca com de la docència. El nostre grup va ser durant els anys vuitanta i noranta el grup de referència al món en regeneració de planàries i un dels millors en l'estudi de la genètica del desenvolupament d'un protocordat, l'amfiox. A més, quan les tècniques de biologia i genètica molecular es varen generalitzar a organismes de genètica difícil o impossible com les planàries, vàrem ser els primers, gràcies principalment a Emili Saló i Jordi García Fernández (després passat a l'amfiox), a introduir-les amb èxit.

Sempre he cregut que al doctor Prevosti li va saber greu que no m'hagués decidit a fer desenvolupament en *Drosophila*; en especial, genètica del desenvolupament. Mai me'n va dir res, però; no era persona de retrets. El 1993, quan el doctor

Prevosti feia anys que era jubilat, vaig iniciar, gràcies a l'imprescindible ajut i entusiasme de Florenci Serras i Montserrat Corominas, una línia de recerca sobre genètica de desenvolupament a *Drosophila*, en particular sobre el control genètic de la regeneració dels discs imaginals. Aquesta recerca va plaure molt el doctor Prevosti. Avui és reeixidament continuada pels meus dos col·legues i el seu grup. En resum: tot i que tard i a batzegades, la genètica del desenvolupament a *Drosophila* es va establir per fi al Departament de Genètica de la UB.

ANTONI PREVOSTI CIENTÍFIC. CERTESES I DUBTES

De l'extens i brillant currículum científic d'Antoni Prevosti, no en parlo, ja que altres persones, més qualificades que jo, ho fan a bastament en aquest volum. Parlaré més aviat de la seva actitud, les seves respostes i els seus dubtes davant les noves troballes en genètica, evolució, desenvolupament i sobre la biologia en general.

Com calia esperar, el mètode científic era per a Antoni Prevosti la millor eina per assolir el coneixement i entendre millor la natura. Alhora, la seva ja esmentada obertura mental el feia molt receptiu a noves troballes en genètica, evolució i altres disciplines, sense menysprear en absolut les derivacions tant de caire «filosòfic», ètic i, fins i tot, religiós. D'una banda, era orgullosament conscient del rigor i la precisió de la genètica, que permetia analitzar en detall i quantitativament el resultat de nombrosos encreuaments, establir generalitzacions i inferir mecanismes sobre diversos processos biològics. En això, la genètica diferia notablement d'altres disciplines de la biologia, més descriptives, més centrades en les diferències, en allò que fa diferent una espècie de l'altra. D'altra banda, va ser alhora un ferm defensor de la genètica de poblacions com la millor eina per descriure els canvis poblacionals, i per tant, l'adaptació i l'evolució, segons els canvis en les freqüències dels al·lels de determinats gens. En contraposició, era també conscient dels interrogants que planaven sobre no pocs aspectes de la genètica i, sobretot, sobre els mecanismes evolutius.

L'interrogant més gran de la genètica d'aleshores era, com ho és encara avui, la connexió genotip-fenotip. El dogma central de la biologia molecular havia establert la direccionalitat DNA-RNA-proteïna. Tot i que alguns han intentat treure-li importància o dir fins i tot que és fals, Antoni Prevosti en copsà el que és essencial: el DNA (i l'RNA, si es vol) és una molècula alhora física i informacional capaç d'autoreplicar-se, mentre que les proteïnes no porten informació ni s'autoreliquen. En altres paraules, la informació va dels àcids nucleics a les proteïnes, i no al revés. Però a les proteïnes s'acabava la cadena. D'algunes proteïnes, especialment dels enzims, se'n sabia la funció, i en termes generals se sabia que les proteïnes són el principal constituent de les cèl·lules i la base de les formes i funcions cel·lulars. Ara bé, de la majoria es desconeixia l'existència, què feien i els gens que les codificaven.

I encara més important: res o molt poc se sabia de com els gens eren regulats diferencialment en l'espai i el temps durant el desenvolupament per donar lloc als diferents conjunts de proteïnes en què s'havia de basar la polaritat i els patrons de l'embrió, l'establiment de teixits i òrgans, i la diferenciació cel·lular. Però com que el desenvolupament era un procés integrat, també calia esperar, com entreveïen els genetistes més espavilats (Mayr, Waddington, Maynard Smith i altres), tot i que calia demostrar-ho, que la miríada d'interaccions cel·lulars i tissulars influenciarien d'alguna manera la mateixa activitat gènica. Aquest enfocament el compartí Antoni Prevosti, a qui preocupava una deficiència que detectava en la genètica i en l'evolució clàssiques: no considerar els organismes com a sistemes integrats, amb condicionaments propis, tant pel que fa a les possibilitats com a les limitacions.

Aquests interrogants constituïen a final dels seixanta la caixa negra entre genotip i fenotip, que a les dècades de 1970-1990 il·luminarien, almenys parcialment, la genètica molecular i la genètica del desenvolupament. Entretant, i per suplir aquest buit, diferents grups arreu del món, heterogèniament formats per genètics, embriòlegs, físics, matemàtics, enginyers, evolucionistes i biòlegs moleculars, intentaren descobrir i formular conceptes generals i relacions lògiques pròpies del món biològic enfront del món físic, i sobre com els éssers vius funcionen, s'adapten i evolucionen. Aquests intents d'integració, certament prematurs, no reeixiren i no en sortí cap teoria general. Foren, però, l'embrió d'un corrent que ha anat impregnant el desenvolupament i l'evolució al llarg dels darrers trenta o quaranta anys: la necessitat d'esbrinar, tot i admetent el paper clau dels gens, el paper de les propietats i interaccions cel·lulars en la construcció i en la gènesi, en interacció amb l'ambient, de la variació fenotípica. Inquiet com era, Antoni Prevosti seguí amb interès aquests intents i adquirí en conseqüència tota mena de llibres de genètica i evolució, tant clàssica com molecular, d'estadística, biologia teòrica, informàtica i modelització, així com els que tractaven les implicacions ètiques, filosòfiques i morals de les noves troballes. Un dels millors exemples fou la sèrie de quatre volums *Towards a Theoretical Biology* dels aplecs fets des de 1966 fins a 1969 a Villa Serbelloni, a Bellagio, tocant al llac Como, sota la direcció de Conrad Waddington i amb el patrocini de la Rockefeller Foundation (Waddington, 1968).

Pel que fa a mi, no tenia aleshores (el 1973-1974) ni criteri ni coneixements suficients per judicar aquestes aproximacions genèriques o estructuralistes sobre la gènesi de la variació i l'evolució. Al principi m'atragueren, en part perquè, com a molts biòlegs novells, la teoria de l'evolució per selecció natural ens semblava massa senzilla, massa simple. Més endavant, me'n vaig desencisar, ja que les teoritzacions i modelitzacions dels biòlegs «genèrics», a més de no dur a res, es varen demostrar en prou casos errònies. La raó era que els sistemes biològics són massa complexos per teoritzar-los sobre la base de quatre dades i massa suposicions; abans cal conèixer-los bé. Des de 1980, els enlluernadors resultats que forní la ge-

nètica molecular i la genètica del desenvolupament refermaren la idea que abans de teoritzar o modelar cal descriure i conèixer a fons els sistemes, en especial les seves unitats elementals funcionals: els gens. I des del 2000 o així, malgrat tot el que falta per conèixer i malgrat que els sistemes biològics són extremadament complexos, ja en sabem prou d'alguns d'ells per modelar i teoritzar. I més encara: és necessari i productiu fer-ho. El repte ara és unir els dos corrents: descriure, experimentar i alterar per generar models i, a partir d'aquests models, dissenyar nous experiments per validar-los, i així successivament.

Però l'interès genuí d'Antoni Prevosti, i el camp on excel·lí, fou la genètica de poblacions i l'evolució, emprant *Drosophila* com a model. De les seves contribucions cal destacar les correlacions entre la freqüència de les ordenacions cromosòmiques (bàsicament inversions) i determinats caràcters quantitius (Prevosti, 1955) i, amb posterioritat i de més abast, les distribucions clínals latitudinals de determinades inversions en poblacions europees i americanes de *D. subobscura* paral·leles a clines de mida corporal (o mida de l'ala), ambdues relacionades amb la temperatura (Prevosti *et al.*, 1985). Però tot i ser un ferm defensor de la genètica de poblacions, la seva percepció anà canviant amb el temps, fent-se més crítica. D'una banda, tal com comenta en un article autobiogràfic (Prevosti, 2000), trobava la genètica de poblacions, i fins i tot el darwinisme en general, excessivament centrats en l'adaptació al medi, oblidant que els organismes són un tot integrat on diverses funcions (respiració, nutrició, excreció, circulació, coordinades pels sistemes nerviosos i hormonal) s'han d'integrar durant el desenvolupament, per generar un organisme funcional capaç d'interactuar amb l'ambient. Aquesta crítica era paral·lela a un altre inconvenient que trobava a la vessant més clàssica de la genètica de poblacions: reduir l'evolució a l'observació exclusiva de les freqüències gèniques, deixant de nou de banda l'organisme. I finalment, criticà el fet que els models habituals en genètica de poblacions consideressin les poblacions en equilibri, a prop de l'òptim. En realitat, les poblacions canvien molt ràpidament, seguint els canvis ambientals, la qual cosa implica que són portadores d'una variabilitat genètica important, fàcilment i immediatament explotable per la selecció. Aquest és el concepte de variació críptica; és a dir, variació, neutra o no (més aviat no), que en condicions ambientals canviants o sobtades es pot manifestar ràpidament, com queda palès en els nombrosos experiments de selecció artificial.

Les mancances que Antoni Prevosti detectà en la genètica de poblacions i l'exclusivitat que aquesta s'autoatorgava per explicar l'adaptació i l'evolució van fer, segons ell, que no pocs biòlegs s'allunyessin d'ella i del darwinisme en general, buscant explicacions de l'evolució fora del neodarwinisme. D'ací els rebrots intermitents neolamarckistes i, molt especialment, les explicacions genèriques i estructuralistes sobre l'evolució de la forma i la morfologia, on els gens tenien un paper secundari (Gould i Lewontin, 1979, i Alberch, 1982), i la visió macroevolutiva, de

grans canvis sobtats, que tenien molts paleontòlegs quan encaraven les grans radiacions evolutives (Gould i Eldredge, 1977). Salvant les distàncies de temps i coneixements, després de cursar l'assignatura d'evolució a final del curs 1964-1965 (vegeu «Antoni Prevosti docent. Brillant i obert»), em trobava en un estat mental semblant. M'era difícil entreveure com canvis en les freqüències de determinats gens (molts d'ells relacionats amb canvis morfològics, fisiològics menors o quantitativament subtils) podien explicar canvis morfològics majors com l'evolució del vol, l'adaptació a medis marins, l'adopció de la simetria bilateral, l'aparició dels celomes, els segments, els apèndixs, etc. Dit d'altra manera: si bé la variació genètica podia explicar els canvis adaptatius de caire microevolutiu, semblava necessari «quelcom» més per explicar la gènesi de nous caràcters, de les noves morfologies a la base de les grans radiacions evolutives. Com he esmentat abans, aquest era també l'argument dels biòlegs «genèrics» o estructuralistes.

En aquest context temporal, l'ortodòxia neodarwinista rebé dels anys setanta als noranta dues crítiques importants. En primer lloc, la teoria neutralista de l'evolució molecular proposà que la major part de la variació genètica era neutra i que l'evolució adaptativa es deuria bàsicament a mutació i deriva genètica en poblacions de mida efectiva petites i no a selecció natural (Kimura, 1968 i 1983). Aquesta teoria va ser el marc predominant en recerca en genètica de poblacions i evolució molecular els darrers trenta anys, i va subministrar una hipòtesi comprovable (hipòtesi nul·la) per distingir entre selecció natural i deriva genètica. La incorporació recent d'estudis genòmics exhaustius intraespecífics ha demostrat clarament que la idea bàsica de la teoria neutralista no és correcta i que la majoria del polimorfisme existent és degut a selecció, mentre que les substitucions neutres són precisament les minoritàries (Kreitman, 1996). Malgrat tot, aquesta teoria ha estat positiva, atès que ha obligat a repensar i redefinir no pocs aspectes de la genètica de poblacions (Kreitman, 2000, i Aguadé, 2009).

El segon embat vingué de la genètica del desenvolupament i de la genòmica. El seu impacte fou de més abast. En primer lloc, la major part de mutants dels gens del desenvolupament generaven canvis fenotípics majors i en alguns casos (en particular els que afectaven els anomenats gens homeòtics) produïen substitucions de regions corporals senceres per altres ja existents, donant lloc a fenotips atàvics més o menys viables (almenys al laboratori). El raonament immediat fou que aquests gens serien la causa de l'aparició, relativament sobtada, d'aquestes estructures. D'ací derivà el convenciment que l'evolució morfològica seria sobtada (a salts o macroevolutiva) i generada «internament» per canvis en els programes de desenvolupament, deixant a la selecció un paper «extern» però menor, modelant les adaptacions. En segon lloc, la genètica del desenvolupament i la genòmica comparada demostraren que el nombre de gens i la seves funcions a tots els animals, de l'esponja a l'home, són semblants i que és a les regions reguladores dels gens i no a

les codificants (on se centrava la genètica de poblacions) on calia mirar per determinar la base genètica del canvi morfològic (per a un breu resum, vegeu Baguñà, 2011). Finalment, un nombre substancial de biòlegs del desenvolupament i paleontòlegs insistiren en l'existència de constriccions en la gènesi de variacions, des de les degudes a la mateixa estructura del genoma (inèrcia molecular i estructura de les xarxes de gens; Davidson, 2006), al mateix procés de desenvolupament (constriccions del desenvolupament; Alberch, 1982), i fins a constriccions de caire filètic. Com a resultat, l'espai fenotípic possible (és a dir, l'abast de formes possibles diferents, o morfoespai) seria molt més limitat i dirigit que el postulat pel neodarwinisme (en principi infinit i a l'atzar). Aquestes constriccions limitarien el ventall de «propostes» (internalisme) sobre les quals podria actuar la selecció natural generant adaptacions (externalisme). Dut a l'extrem, la manca de vertebrats amb sis extremitats o d'insectes amb quatre, deu o setze extremitats és resultat de la selecció natural, que eliminaria (per no ser tan «adaptatives») aquestes formes, o de la «in-capacitat» dels sistemes genètics i de desenvolupament de produir-les?

Les respostes a l'embat de la genètica del desenvolupament foren ràpides, però el resultat final resta encara obert. En primer lloc, els canvis fenotípics sobtats produïts per mutacions del desenvolupament mai no es consideraren com a motors de l'evolució morfològica, per ser inviàbles a la natura (tots són mutants de laboratori). Amb posterioritat es demostrà que per generar variació viable són necessaris canvis més o menys subtils en les zones reguladores d'aquests gens. Aquests canvis solen ser sovint dominants (per recombinació desigual o per guany d'un domini d'unió a un factor en trans), i s'expandeixen molt més ràpidament dins les poblacions que les mutacions, generalment recessives, a les regions codificants. Per contra, la resposta a si els programes genètics i del desenvolupament estan d'alguna manera esbiaixats (canalització) a produir determinades formes, limitant la variació, és encara incerta. Alhora, la ben coneguda plasticitat fenotípica (el fet que un genotip doni lloc a diferents fenotips depenent de les condicions ambientals) dugué a postular un seguit d'interaccions complexes entre factors ambientals, gens i cèl·lules al llarg del desenvolupament, produint múltiples fenotips a partir d'un genotip. La interacció d'aquests dos fenòmens, contraposats però coexistents (canalització/robustesa i plasticitat), fa difícil correlacionar el genotip amb el fenotip, deixant obert el seu paper, junt amb l'evident variació genètica (mutació, recombinació i deriva), en la gènesi de la diversitat fenotípica i l'especiació.

La reacció d'Antoni Prevosti als dos reptes fou amatent i positiva. De la teoria neutralista valorà que servís per a emprar la variació neutra com a rellotge evolutiu, que subministrés una hipòtesi nul·la per detectar els efectes d'altres factors evolutius com la selecció, i per produir una variabilitat de fons que incrementava la probabilitat que es produïssin interaccions, causants de canvis no neutres, funcionals (Prevosti, 2000). Essent, però, com era un seleccionista convençut, la de-

mostració que el neutralisme no era predominant sinó minoritari en l'evolució refermà les seves conviccions. Alhora, però, i de la mateixa manera que per a la genètica de poblacions clàssica, considerà que la teoria neutralista no contribuïa a explicar la presència de caràcters funcionals; en breu, no tractava els organismes com a sistemes integrats.

Respecte al paper clau dels gens i les xarxes de gens del desenvolupament en el control de la forma i la variació, al rol postulat (i discutible) de les constriccions del desenvolupament i filètiques sobre la gènesi de variació, i a l'efecte combinat d'ambdós en limitar i «dirigir» la variació reduint el paper de la selecció natural, ni l'agafà per sorpresa ni el sobresaltà. Va coincidir amb un període, d'ençà la seva jubilació el 1986, on adoptà una aproximació més global, més holística, a la genètica evolutiva i al darwinisme, tractant-los de lligar o unir més a la biologia en general. Mentre que les dades de la genètica i la genòmica del desenvolupament les acceptà plenament, la seva actitud respecte a les constriccions fou dual. En primera instància, s'interessà per la dinàmica dels sistemes complexos (autoorganitzatius) aplicada a la biologia per Prigogine, Thom, Goodwin, Webster i Kaufmann, entre altres, convençuts internalistes contraris al paper predominant de la selecció. Al cap d'un temps se'n desenganyà, en apreciar que les suposades propietats dels sistemes complexos, almenys en aquell moment, no explicaven ni la funcionalitat ni l'origen de les estructures biològiques, des de gens fins a cèl·lules i caràcters.

Amb el pas del temps retornà i es refermà en una idea bàsica, recurrent en ell: els éssers vius són sistemes que processen la informació present en els àcids nucleics (bàsicament el DNA). Aquesta informació l'han generat els processos evolutius per mitjà de canvis en el material genètic, seguit de la selecció natural dels genotips reeixits. I punt. El problema és que no sabem interpretar la seqüència del DNA de cada espècie per descobrir com s'integren les funcions de les seqüències reguladores i codificants dels gens al llarg del desenvolupament per generar, amb interacció amb l'ambient, la seva complexa morfologia i fisiologia. En resum: és en la dificultat d'entendre la descodificació d'aquesta informació codificada al DNA, sancionada per experiències passades i la selecció natural, on rau la causa del conflicte encara vigent en evolució entre externalisme i internalisme.

CODA CIENTÍFICA

En una època donada als panegírics, vides de sants i adjectius fàcils, cal dir (perquè ho crec) que Antoni Prevosti ni fou un geni ni un científic excepcional. Fou un bon científic, que és molt, i un investigador honest, treballador, seriós i rigorós, que encara és més. I tot això en una època, especialment a la seva joventut i primera maduresa, gens propícia per investigar. I en un país endarrerit, tronat i tancat, on fer recerca era molt difícil (els diners eren molt escassos) i molt poc

considerat. I a més a més, en una universitat que feia vergonya per poc que sortissis a l'estranger (França ja valia; fins i tot Itàlia) per comparar.

A la seva maduresa (dels seus 50 anys ençà; el dictador morí quan ell en tenia ja 56), les coses varen començar a canviar. Hi va haver força més diners (de 1982 a 1990 els recursos dedicats a la recerca van passar d'un 0,4 a un 0,9 % del PIB), i les universitats, en especial la UB, varen fer un salt molt gran tant en docència com molt especialment en recerca. El canvi li va agafar un pèl tard, tot i que, curiosament, o no, el millor de la seva recerca ho va fer aleshores. Sempre queda, però, el regust amarg de preguntar-se què hagués pogut fer, on hagués pogut arribar, de ser en un país normal amb unes possibilitats normals o altes. Però la història és contingent. A Catalunya i a tot l'Estat, aquests comentaris tenen avui dia molt més sentit davant l'esbiaixada, i al meu parer equivocada, política de menysprear la recerca bàsica (la que ell feia) per prioritzar una pretesa recerca orientada o aplicada on es bolquen morterades de diners en sovint molt costoses, i poc productives, institucions de recerca de pretesa modernitat agombolades pel màrqueting i la premsa. És ara i ací oportú recordar que Ramón y Cajal té el dubtós rècord de ser el primer, darrer i, per tant, únic premi Nobel de Fisiologia o Medicina espanyol, ara fa ni més ni menys que 106 anys. I per cert, feia ciència bàsica; això sí, amb quatre duros.

ANTONI PREVOSTI DOCENT. BRILLANT I OBERT

El meu primer contacte amb Antoni Prevosti va ser, com a delegat de segon curs de biologia, en demanar-li que participés en un cicle de conferències de divulgació dels avenços més recents en biologia. Això passava el 1963 en plena efervescència del DNA, del codi genètic i de l'inici de la biologia molecular. En aquell moment, el Departament de Genètica, o més aviat el seu embrió, era en un entre-solat diminut al Departament d'Antropologia, a la «torre» de Ciències de l'edifici històric de la plaça de la Universitat. A mi em va semblar l'*oficina siniestra* del desaparegut setmanari *La Codorniz*, ja que a part de xafogós, fosc i polsós, era tan baix de sostre que quasi hi tocava amb el cap. Dins d'aquella mena de «cova», el doctor Prevosti, la seva senyora, la seva neboda Griselda Ribó i el seu primer estudiant, José Luis Ménsua, semblaven certament sortits de l'esmentada revista. No cal dir que, amable com era, el doctor Prevosti va acceptar la invitació i la conferència va ser brillant i reeixida.

A quart curs de biologia (1964-1965) vaig cursar la genètica que ell impartia. L'experiència fou molt bona, especialment venint de segon i tercer, on els professors foren en general avorrits, dogmàtics i, en un cas concret, un barrut. Antoni Prevosti era diferent: molt bon docent, informat i al dia, seriós però cordial, i molt amable amb els alumnes. A més, explicava una matèria que en aquell període esta-

va canviant per sempre més la biologia, ja que a la clàssica genètica mendeliana s'afegia la vessant molecular amb el DNA, el codi genètic i les proteïnes. Una meravella. A tall d'exemple, recordo un dia d'abril o maig de 1965, cap a final de curs, quan va explicar el model de l'operó bacterià de regulació gènica. Em vaig quedar amb la boca oberta, tant per l'innegable interès del tema (els seus autors, Jacob i Monod, serien Premis Nobel just l'any 1965) com per la claredat amb què anava explicant experiment a experiment, amb totes les alternatives possibles fins a assolir la síntesi final. Si en acabar els exercicis espirituals que els jesuïtes feien al meu col·legi la meitat dels alumnes es volien fer capellans, al final d'aquesta classe sobre l'operó bacterià un percentatge semblant es volien fer genetistes de bactèries, jo entre ells. No menys memorable fou quan va explicar el codi genètic. Mare meva! Acostumat a una biologia d'avorrits cicles bioquímics, gametòfits, herbaris, mitocondris fugissers i bestioles, allò semblava física quàntica.

Al mateix quart curs vaig cursar com a assignatura optativa l'evolució. Com que era la seva àrea de recerca, hi excel·lia. L'evolució tenia, a més, un valor afegit. A l'Espanya d'aleshores, endarrerida i casposa, i a la universitat d'aleshores, on encara «cursàvem» *religió, deportes i formació del espíritu nacional* (aprobat rascat a totes), parlar d'evolució i darwinisme era una novetat i una lleugera temeritat. No en va es podia «cursar», i només com a optativa, a poquíssimes universitats. Una vergonya. L'assignatura tenia dues parts ben definides. En una es donava una introducció relativament profunda de les bases de la teoria darwiniana de l'evolució per selecció natural, entrant en el formalisme matemàtic de la teoria sintètica, altrament coneguda com a neodarwinisme, basada en la genètica de poblacions de Fisher, Haldane i Wright. En altres paraules, l'equilibri Hardy-Weinberg, mutació, selecció, deriva genètica i flux genètic, recombinació, equilibri selecció-mutació, fins a arribar als exemples clars d'adaptació i a l'especiació amb tots els seus mecanismes possibles, on la referència era Dobzhansky. Tot i que la teoria neutralista no havia aparegut encara, com tampoc els atacs a l'excés d'adaptacionisme del neodarwinisme, Antoni Prevosti feia esment d'algunes controvèrsies, com la que hi havia entre Fisher i Wright sobre el paper relatiu en l'evolució de la selecció natural enfront de la deriva genètica. L'altra part tractava de les proves de l'evolució des de les proves embriològiques (algunes conegudes ja per Darwin) fins a les paleontològiques, on hi excellien les sèries filètiques dels cavalls, elefants, tetràpodes, cetacis, etc. Globalment, i tal com he comentat anteriorment, la segona part em va interessar més que la primera. A banda de les meves dificultats amb els formalismes matemàtics, no vaig copsar com un camp (la genètica de poblacions, de caire microevolutiu) connectava amb l'altre (les grans sèries filètiques, les innovacions evolutives, molt més macroevolutiu). Avui dia no hi ha encara una bona connexió, ja que les bases genètiques, moleculars i cel·lulars de les innovacions evolutives no s'han definit clarament.

Com a docent, Antoni Prevosti va ser, al meu entendre, el millor professor de la carrera. Mentre que Ramon Margalef, l'estrella de la Facultat, era una meravella per la seva capacitat d'anàlisi i, sobretot, quan relacionava temes i conceptes, fins i tot els seus fans més declarats (una munió, per cert) admetien, fora d'algun esnob, que com a docent no era cap prodigi. En dono fe. En canvi, Antoni Prevosti, lluny de ser un d'aquells docents llepadets, endreçadets, de lletra clara i esquemes perfectes i, tot s'ha de dir, un pèl avorrits, explicava amb gran claredat la lògica dels experiments, tant de genètica com de genètica de poblacions. A l'època actual del Power Point, els vídeos i els ordinadors a classe, és gratificant recordar com n'era, d'extraordinari, veure una persona, amb limitacions físiques per escriure, omplir ordenadament la pissarra amb un seguit de fórmules, experiments i esquemes, i assolir conclusions de notable bellesa formal. I de nou vull recalcar que Antoni Prevosti era una persona oberta i assequible als alumnes. En una època trufada d'autoritarisme, era balsàmic veure i estar amb una persona amb qui, com a mínim, podies parlar, dialogar i discutir i no només escoltar, assentir i obeir.

LA PERSONA

Quan el vaig conèixer, Antoni Prevosti tenia uns quaranta-cinc anys. Físicament era una persona agradable; molt agradable, tanmateix (vegeu la figura de la pàgina següent). Les noies i les senyores el trobaven «guapo». Tenia un perfil de patrici romà però amb cabells, espessos, grisos primer i blancs després, pentinats enrere; vermellet de cara, tenia tendència a suar, sobretot a l'estiu. Ni molt alt ni baix, ni gras ni prim. Tenia un somriure bonic i una mirada plàcida, agradable, de bonhomia. No fumava ni semblava tenir altres «vicis». Li agradava la bona taula i, com qualsevol home, es mirava (de reüll) les noies quan passaven pel davant.

Tot i no parlar massa, era un bon conversador, culte i bon polemista. I era tímid, molt (potser massa) tímid. Això, i el seu bon caràcter, li impedien dir no quan potser calia i a voltes deia sí, per desdir-se'n després davant la sorpresa dels interessats. Rarament s'enfadava, però ho feia quan al seu parer la gent havia abusat i traspassat el llindar de la seva paciència. No va ser actiu en «coses» de facultat i universitat; és a dir, no va fer política. No era el seu fort i segurament ni en tenia ganes ni potser tenia les «qualitats adequades». A l'hora de triar col·laboradors, no crec que s'hi mirés massa; tampoc n'hi havia tants, i com ja he comentat a bastament, li costava molt dir no quan algú li demanava «entrar». Pel que he vist de la «història» dels departaments de la Facultat, aquesta era la tònica general, no excessivament bona, tot s'ha de dir. I si bé deixava que la gent «fes», tampoc no s'hi bolcava massa; deixava fer mentre a ell li deixessin fer la seva recerca agombolat per la seva muller, la Maria Monclús.

Tot i ser d'esperit liberal, era relativament conservador tant en política com en moral o costums. Així, als laboratoris estrangers d'aquella època era costum folrar les parets amb fotos de noies (i algun noi) amb més o menys roba; ell s'hauria horroritzat de veure quelcom semblant al seu departament. Recordo que em va fer despenjar un rètol (mig fluorescent) amb una frase de John Lennon que deia «Happiness is a thing called sex». No m'ho va dir enfadat, però sí amb una cara que venia a dir: «Com se li acut posar això, Baguñà?».



Antoni Prevesti (assegut al mig, agafant el pòster) al sopar de celebració del seu cinquantè aniversari, el juny de 1969. A la seva esquerra, la seva senyora, Maria Monclús; a la seva dreta i per ordre: Jo Majoral (mig tapada), Antonio Fontdevila i la figura parcial de Betty Sagarra. Dret, entregant-li el pòster, l'autor de l'article i del pòster.

Pel que fa a la política, i tenint en compte els temps que corrien (del 1967 quan vaig entrar fins al 1975 quan va morir el dictador, i algun any després), no recordo cap pronunciament seu sobre els esdeveniments (vagues, detencions, multes, etc.) que van fistonejar aquell període. El moment adient de fer-ho, on la gent interactuava més, era l'hora del te, costum introduït per ell d'ençà la seva estada l'any 1955 a l'Institute of Animal Genetics d'Edimburg. L'hora del te era el moment de comentar coses i afers, riure i fer bromes, tirar-se els plats pel cap i lligar (o creure-s'ho). I aleshores, aprofitant que el doctor Prevesti i la seva senyora no hi eren o ja havien marxat, és quan comentàvem els darrers esdeveniments polí-

tics, policials o la conveniència o no de fer vagues. Tot i el seu conservadorisme polític, crec sincerament que Antoni Prevosti era un demòcrata autèntic, si bé, com molta gent ja gran, la Guerra Civil i la postguerra els havia desenganyat de quasi tot i els havia tornat excessivament prudents.

Però per damunt de tot era una persona generosa amb els altres. A banda d'un servidor, va acollir un seguit heterogeni de grups i personatges que tampoc tenien massa a veure amb el que ell feia, als quals brindà espais de laboratori i estada per períodes més o menys llargs de temps. En certa manera, el Departament semblava a estones una casa de dispesers. Recordo breument, i per ordre cronològic, Jaume Palau i Joan Antoni Subirana (especialistes en histones i cromatina, passats després a l'Escola d'Enginyers), Jordi Ocaña i Guillem Alonso («cofundadors» després amb Carles Cuadras del Departament d'Estadística de la UB), el doctor Blanco del CSIC, expert en conreu de blat de moro, i un conjunt heterogeni de postdoctorats i professors, generalment americans, alguns rebotats en circumstàncies anòmales de les universitats d'origen. Com he repetit a bastament en aquest recull, mai no deia que no, almenys de manera clara perquè fos ràpidament entès.

PER CLOURE

Mirant enrere, tot i que m'hagués pogut anar millor, no em puc queixar; ans al contrari. Antoni Prevosti em va deixar entrar al Departament, on vaig fer el que vaig voler o, millor, el que vaig poder. Va donar suport a la meua carrera i, per damunt de tot, em va deixar impulsar tant la docència com la recerca en biologia i en genètica del desenvolupament, fent-ne en aquest àmbit un departament pioner a Catalunya i a l'Estat, del qual estic orgullós i agraït. Ignoro si Antoni Prevosti tenia un lema propi. Si així no fos, i des de la meua experiència amb ell, un de prou escaient seria: «Fes i deixa fer», perquè ell va fer i a mi em va deixar fer.

I és per això, molt o poc depèn de qui o com s'ho miri, que li reto un sincer homenatge.

JAUME BAGUÑA I MONJO
Catedràtic de genètica de la Universitat de Barcelona
Membre de la Societat Catalana de Biologia
jbaguna@ub.edu

BIBLIOGRAFIA

AGUADÉ, M. (2009). «Polimorfisme nucleotídic i canvis adaptatius recents». *Treb. Soc. Cat. Biol.*, vol. 60: *Cent cinquanta anys després de 'L'origen de les espècies' de Darwin*, p. 93-102. [Edició a cura d'A. Navarro i C. Segarra]

- ALBERCH, P. (1982). «Developmental constraints in evolutionary processes». A: BONNER, John T. *Evolution and Development. Dahlem Konferenzen 1982*. Berlín: Springer-Verlag, p. 313-332.
- BAGUÑÀ, J. (2011). «Genes muy similares para formas muy diversas. Genes y desarrollo en la evolución darwiniana». *Cuadernos de Sostenibilidad y Patrimonio Natural* [Madrid], vol. 20, p. 9-23. También disponible en línea a: <www.fundacionbancosantander.com>.
- BAGUÑÀ, J.; GARCIA FERNÁNDEZ, J. (ed.) (2003). *Evolution & Development. Int. J. Dev. Biol. (Special Issue)*, vol. 47, p. 465-713.
- DAVIDSON, Eric H. (2006). *The Regulatory Genome. Gene Regulatory Networks in Development and Evolution*. Amsterdam: Academic Press.
- FISHER, Ronald A. (1930). *The General Theory of Natural Selection*. Oxford: Clarendon.
- GARCÍA-BELLIDO, A.; RIPOLL, P.; MORATA, G. (1973). «Developmental compartmentalization of the wing disk of *Drosophila*». *Nature New Biol.*, vol. 245, p. 251-253.
- GOULD, S. J.; ELDREDGE, N. (1977). «Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered». *Paleobiology*, vol. 3, p. 115-151.
- GOULD, S. J.; LEWONTIN, R. C. (1979). «The spandrels of San Marco and the panglossian paradigm: a critique of the adaptationism programme». *Proc. R. Soc. London, Ser. B*, vol. 205, p. 581-598.
- HADORN, E. (1961). *Developmental Genetics and Lethal Factors*. Londres: Methuen; Nova York: John Wiley & Sons.
- KIMURA, M. (1968). «Evolutionary rate at the molecular level». *Nature*, vol. 217, p. 624-626.
- (1983). *The Neutral Theory of Molecular Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- KREITMAN, M. (1996). «The neutral theory is dead. Long live the neutral theory». *Bioessays*, vol. 18, p. 678-683.
- (2000). «Methods to detect selection in populations with applications to the human». *Annu. Rev. Genom. Hum. Genet.*, vol. 1, p. 539-559.
- LEWIS, E. D. (1978). «A gene complex controlling segmentation in *Drosophila*». *Nature*, vol. 276, p. 565-570.
- MONOD, J.; JACOB, F. (1961). «General conclusions - teleonomic mechanisms in cellular metabolism, growth and differentiation». *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, vol. 26, p. 389-401.
- NÜSSELEIN-VOLHARD, C.; WIESCHAUS, E. (1980). «Mutations affecting segment number and polarity in *Drosophila*». *Nature*, vol. 287, p. 795-801.
- PREVOSTI, A. (1955). «Geographic variability in quantitative traits in populations of *Drosophila subobscura*». *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, vol. 20, p. 294-298.
- (2000). «Reflexions sobre la genètica, la teoria de l'evolució i la genètica de poblacions». *Treballs de la Societat Catalana de Biologia*, vol. 50, p. 35-45.
- PREVOSTI, A.; SERRA, L.; RIBÓ, G.; AGUADÉ, M.; SAGARRA, M.; MONCLÚS, M.; GARCÍA, M. P. (1985). «The colonization of *Drosophila subobscura* in Chile. II. Clines in the chromosomal arrangements». *Evolution*, vol. 39, p. 838-844.
- WADDINGTON, Conrad H. (ed.) (1968). *Towards a Theoretical Biology*. Vol. 1: *Prolegomena*. Edimburg: Edinburgh University Press.

Antoni Prevosti: un savi de la genètica evolutiva

PREÀMBUL

En aquest treball es descriu la meua 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 Nonidez, 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 Escolano, 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 Fundació 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 Pecuario) i, finalment, el 1963, a les facultats de ciències (Llicenciatura 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 quantitativs 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 politàtics. 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 del 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 al·lels isoenzimàtics o al·loenzims (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 al·loenzims, però, encara que en pot ser un indicatiu, 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 gènic. 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 conviure, 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 gènics 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 meva 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 apreciatiu 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.

Antoni Prevosti: exemple de vocació científica, dedicació i excel·lència

INICIS

Una primera entrevista amb el professor Prevosti era suficient per posar de manifest les seves grans qualitats intel·lectuals, la seva capacitat de comunicar conceptes científics i el seu interès contagiós pels darrers descobriments en el camp de la genètica i l'evolució. Per aquesta raó, l'any 1968, en demanar-li un tema de recerca per fer la tesi doctoral sota la seva direcció, em va proposar l'estudi de les variants genètiques d'una família d'alloenzims a *Drosophila subobscura* per avaluar la freqüència i els efectes dels canvis adaptatius en les poblacions naturals. Aquest tema era de la màxima actualitat, atès que s'emmarcava en un gran debat científic plantejat a escala internacional entre els partidaris del neutralisme i el seleccionisme com a motors de l'evolució. El seu interès per participar en aquest debat demostrava l'actualitat dels seus coneixements, i deia molt a favor de la seva inquietud científica. Calia entrar a estudiar variants genètiques a escala molecular i posar a punt les tècniques d'electroforesi en gel de midó i acrilamida partint d'un laboratori poc o gens equipat i amb recursos molt limitats. El doctor Prevosti era autèntic en els seus objectius i es posà sempre a primera fila per tal d'aconseguir el finançament i impulsar aquesta recerca.

En aquests moments, crec que és important remarcar el nostre punt de partida perquè seria molt difícil d'explicar sota els estàndards actuals. Al tercer pis del pati de lletres de la Universitat de Barcelona, cara nord, anteriorment seu de l'ensenyament d'arquitectura, es va instal·lar el nou Departament de Genètica poc després que Antoni Prevosti guanyés la càtedra.

En un espai d'uns cent metres quadrats mal comptats, sota una claraboia que recordava l'infern a l'estiu, varen adaptar un petit despatx, i uns espais de laboratori perquè el recent catedràtic disposés d'uns espais de docència i recerca. A l'entrada del departament hi varen posar dues taules dobles allargades de fòrmica per

a les pràctiques dels alumnes. Hi cabien de setze a vint alumnes. A l'altre extrem de l'espai hi havia el seu despatx, flanquejat a la dreta per una petita entrada on s'installà la «cuina» per fer el «menjar de les mosques», i a l'esquerra, al costat del seu lloc de treball, la cambra de cultius de 17 °C per a les mosques, lloc molt preuat per fer curtes estades a l'estiu quan les temperatures sobrepassaven els 36 °C. El laboratori d'electroforesi es trobava a la dreta, després de flanquejar el laboratori de pràctiques, aïllat per uns envans que no arribaven al sostre. Quan jo vaig arribar hi havia una pica i un taulell de laboratori amb rajoles de cuina, algunes trencades, i una centrifugadora.

L'exemple d'austeritat i l'entusiasme vocacional d'Antoni Prevosti ens van fer superar dificultats que avui semblarien «de pel·lícula». Per aconseguir aigua destil·lada disposàvem de garrafes de cinquanta litres i un carretó de transport. La font d'aquest líquid preuat es trobava dins uns modestos hivernacles instal·lats a prop del pàrquing actual de la universitat. I per aconseguir-lo calia baixar tres pisos, canviar de pati, demanar la clau als bidells, emplenar la garrafa i fer el camí invers. Tampoc hi havia màquines de gel ni equipaments refrigerats per fer les electroforesis. Però compràvem gel en barra i el fragmentàvem amb malls de fusta dins de sacs d'arpillera. Crec que és important destacar la duresa de l'inici d'aquesta línia de treball, i remarcar que sense l'exemple, l'interès directe i el suport científic del doctor Prevosti (anomenat «el Doctor» pels membres del Departament) no s'hauria dut a terme. Aquest ambient advers en molts casos hauria dut a la deserció. Altres catedràtics en situacions comparables s'havien instal·lat en el confort del seu estatus i havien optat per altres objectius menys costosos i més «gratificants». No fou aquest el cas del doctor Prevosti.

BALANÇ PROFESSIONAL

Començaré per la docència. Els anys cinquanta havien estat molt prolífics en genètica. Després d'esforços intensos i moltes polèmiques científiques s'havia descobert la naturalesa química del material hereditari: Watson i Crick havien proposat l'estructura del DNA i s'havia descrit el mecanisme de replicació dels cromosomes.

Aquests primers descobriments obrien les portes de molts altres estudis que permeteren fer avenços importantíssims sobre l'expressió i regulació dels gens tant als procariotes com als eucariotes. Al laboratori els vam viure amb intensitat, gràcies a les contínues explicacions i discussions que es mantenien als tes dels matins, on el doctor n'era el protagonista. Sovint comentava entusiasmat: «He estat afortunat de viure una època científica tan interessant».

Prevosti va transmetre aquest interès i aquests coneixements de forma magistral, pel rigor i la claredat d'exposicions, als alumnes de la llicenciatura de biologia, durant moltes generacions. Era dur substituir-lo quan era de viatge. Havia posat el

l·listó massa alt i la nostra modesta experiència ens feia sentir en condicions d'inferioritat. Durant molts anys va impartir nou hores de classe teòrica a la setmana i classes de problemes al llarg de tot el curs. Molt pocs investigadors de prestigi acceptarien avui aquesta càrrega docent, quelcom que ell sempre va assumir amb generositat i de bon grat.

Les seves aportacions a la recerca són molt importants en la genètica de poblacions. No entraré a descriure-les per evitar repeticions, ja que em consta que altres autors d'aquest volum les discuteixen en profunditat. La qualitat del seu treball és la suma de dos factors: excel·lents qualitats intel·lectuals i moltes hores de preparació. Entre les seves estades a l'estranger destaquen els següents laboratoris de referència internacional: Istituto di Scienze Statistiche e Demografiche de la Universitat de Roma (1948), per aprofundir en les metodologies estadístiques aplicades a l'estudi de poblacions; Istituto Italiano di Idrobiologia, Consiglio Nazionale delle Ricerche (CNR-III), Pallanza (Itàlia, 1949), per aprendre les tècniques de manipulació de *Drosophila*; Institute of Animal Genetics, Edimburg (Gran Bretanya, 1953-1954), meca dels *drosophilistes* dedicats a la genètica de poblacions; Cold Spring Harbor (EUA, 1958), per estudiar la dinàmica de poblacions irradiades, i Universitat de Càller (Itàlia, 1972), per estudiar els polimorfismes cromosòmics en poblacions de *Drosophila subobscura*. Sobre la base d'aquestes estades, molt infreqüents en aquells temps, i no exemptes de molts sacrificis personals, va adquirir la maduresa i la qualitat científica que caracteritzen els seus treballs.

HOMENATGE SINCER

Les qualitats científiques d'Antoni Prevosti el fan mereixedor d'estar en el quadre d'honor del nostre país, i per descomptat de la Universitat de Barcelona, institució a la qual va dedicar tota la seva vida amb honestedat, modèstia, passió i rigor intel·lectual. És un dels pocs líders científics que en situacions difícils ha sabut estar a l'altura no només de la ciència sòlida, sinó també de la docència de qualitat. Injustament forma part dels científics que no han estat prou escoltats i reconeguts en vida com es mereixien. De ben segur que la situació actual fóra radicalment millor si en el seu moment els haguessin tingut en compte en molts àmbits.

Doctor Prevosti: gràcies pel seu exemple i la seva aportació a la ciència.

ROSER GONZÁLEZ I DUARTE
Catedràtica de genètica de la Universitat de Barcelona
Expresidenta de la Sociedad Española de Genética
rgonzalez@ub.edu

El doctor Antoni Prevosti i Pelegrín en els inicis de la biologia molecular a Catalunya

INTRODUCCIÓ

El doctor Antoni Prevosti ha estat capdavanter en l'ensenyament i la recerca en genètica a casa nostra. En els difícils anys de la postguerra, en el seu entorn van cristallitzar grups de recerca que van iniciar la recerca en biologia molecular a Catalunya específicament entre 1965 i 1975, quan al món s'estaven elaborant els conceptes fonamentals del que ha estat una de les disciplines essencials del segle xx. En aquell moment, en els laboratoris de la Facultat de Ciències de l'edifici històric de la Universitat de Barcelona, s'hi va concentrar un grup d'investigadors que treballaven en els aspectes més estructurals de la biologia molecular i de la genètica aplicada a les plantes, molts d'ells de l'entorn del Consell Superior d'Investigacions Científiques (CSIC). Podem trobar en aquest nucli inicial acollit pel doctor Prevosti un dels inicis de la biologia molecular a casa nostra.

Quan tractem d'entendre la situació actual de la ciència a Catalunya acostumem sovint a començar per l'impuls inicial que es va donar a principi del segle xx i que va consolidar l'acció de la Mancomunitat de Prat de la Riba. En aquell temps trobem el desenvolupament d'institucions importants com el Laboratori Bacteriològic Municipal (1886) o el Laboratori de Fisiologia de Barcelona (1920). Són els temps de la creació de l'Institut d'Estudis Catalans (1907) i de la Societat Catalana de Biologia (1912).

Aquests són temps també en els quals la genètica apareix amb força arreu del món. Les idees de Mendel són redescobertes i la mateixa paraula *genètica* comença a ser utilitzada per Bateson. Els sistemes estudiats són models animals com *Drosophila melanogaster*, en la qual el treball de Morgan permet establir les idees fundacionals de la genètica. Però ben aviat els conceptes de la nova disciplina tenen una dimensió aplicada en agricultura i ramaderia, amb el blat de moro com una

eina important de treball. També es descobreix que els conceptes de la genètica són aplicables a l'espècie humana i apareixen polèmiques com la que es desencadena al voltant de l'eugenesia, que queda desterrada, com a mínim de manera provisional i de la forma com s'expressava en aquell temps, després que el nazisme l'adoptés amb els resultats que sabem.

A Catalunya tenim inicialment notícies de la genètica en la seva vessant aplicada, per exemple en els treballs sobre animals i plantes que es duïen a terme a l'Escola d'Agricultura i en els estudis d'antropologia que es desenvolupaven a la Universitat de Barcelona. Cal dir que la Junta de Ampliación de Estudios (JAE) de l'Estat espanyol també va dur a terme accions de formació en temes de genètica, de les quals van sortir escoles a Madrid com la de *Drosophila* i de plantes i animals, exemplificades per la creació el 1921 de la Misión Biológica de Galicia.

EL CSIC I EL CENTRE DE GENÈTICA

Com va passar en tants altres aspectes de la vida intel·lectual i científica del nostre país, la Guerra Civil va produir un trencament violent en la societat catalana i un gran retrocés en el desenvolupament de l'activitat científica. Segurament només aquests darrers anys de principi del segle XXI ens havíem començat a acostumar a una situació aparentment normalitzada. En el fràgil període que representa la postguerra, figures com la del doctor Antoni Prevosti hi tenen un paper rellevant. En els seus inicis trobem una figura que dóna un cert lligam entre els dos períodes. Es tracta de Santiago Alcobé i Noguer, catedràtic d'antropologia i rector de la Universitat de Barcelona en els difícils anys seixanta. De la seva activitat surt el Centre de Genètica Animal i Humana, que es crea sota el paraigua del CSIC. La relació del doctor Prevosti amb el CSIC continua des d'aquells temps fins a mitjan anys vuitanta.

El CSIC es funda el setembre de 1939 amb uns propòsits explícits d'armar ideològicament el règim de Franco i implícits de crear un contrapès a la Universitat. El seu secretari general va ser José M. Albareda, edafòleg, membre prominent de l'Opus Dei, que va dirigir el CSIC fins a la seva mort el 1966. A Catalunya s'estableix una delegació l'any 1942 i es construeix un edifici al carrer de les Egipcíaques que s'inaugura l'any 1954. De manera emblemàtica s'edifica davant mateix del que era la seu de l'Institut d'Estudis Catalans. A Madrid el CSIC absorbeix els edificis de la JAE, com la famosa Residencia de Estudiantes, que tanta influència va tenir en intel·lectuals i artistes durant la República. Aquells són anys obscurs en els quals la dominació ideològica del règim intenta estendre's a totes les esferes del pensament. Si algú tenia la vocació de treballar en ciència i intentava començar a fer recerca, tenia molt poques alternatives fora del CSIC. En aquestes circumstàncies, el Centre de Genètica o l'Institut de Ciències del Mar, que es construeix al fi-

nal del passeig de la Barceloneta, van ser uns dels pocs llocs que podien acollir persones amb vocació científica. Entre elles ocupen llocs rellevants en la biologia d'aquesta època Antoni Prevosti i Ramon Margalef.

Mentre a casa nostra el desenvolupament científic i intel·lectual s'atura o retrocedeix en els primers temps de la dictadura, la ciència continua el seu progrés. Cal dir que per a la biologia molecular, els anys de la postguerra són els del seu naixement i creixement explosiu. Els anys posteriors a la Segona Guerra Mundial veuen l'aplicació de mètodes físics a l'estudi de les grans molècules biològiques, entre elles les proteïnes i el DNA. L'any 1953 es produeix la famosa publicació de l'estructura en doble hèlix del DNA, que obre la nova època. Hem de tenir en compte que la doble hèlix no deixa de ser un model en el qual durant anys molts investigadors no tenien una confiança excessiva. Els anys seixanta produeixen una allau de resultats, com la descoberta del codi genètic, de l'RNA de transferència o els mecanismes de replicació del DNA, que creen un nou paradigma en la ciència que en molts aspectes encara estem vivint. Cal dir que al mateix temps la genètica s'aplicava de manera sistemàtica a les plantes i als animals que són la base de l'agricultura. Neix una nova disciplina, la millora genètica, que és a la base dels creixements importants que es donen en els mateixos anys en els rendiments dels conreus, sobretot de cereals, i en el desenvolupament de races d'animals com el pollastre, el porc o la vaca, que posen la carn i la llet a l'abast d'un gran nombre de persones arreu del món.

ELS INICIS DE LA BIOLOGIA MOLECULAR

Mentrestant, a casa nostra és amb un gran esforç de voluntat que uns quants pioners entreobren escletxes que deixen passar els vents de la nova ciència. Les estades del doctor Prevosti a Itàlia i Escòcia li permeten d'entrar en contacte amb les noves idees, com la genètica de poblacions, la citogenètica o l'ús de *Drosophila* com a model. En les seves classes comentava articles recents de la literatura científica internacional, un fet excepcional en aquella època. I els seus alumnes recorden que escollia sovint articles de biologia molecular. És a l'entorn del Centre de Genètica on Antoni Prevosti esdevé la figura prominent al voltant de la qual s'agrupen un nombre de científics que tindran una influència significativa per a la recerca en biologia molecular a Catalunya.

Destaquem en primer lloc el doctor Joan Antoni Subirana, químic i enginyer industrial, que va ser probablement la primera persona que va treballar amb el DNA i la seva estructura a Espanya. Una de les seves estades postdoctorals la va fer a la Universitat de Harvard, en el grup de Paul Doty, desaparegut el desembre de 2011, i una de les personalitats clau en els inicis de l'estudi de la dinàmica del DNA. Subirana s'interessava pels aspectes estructurals del DNA i dels complexos

que forma amb proteïnes. La influència del doctor Alcobé va aconseguir que el doctor Subirana tingués una plaça de col·laborador del CSIC al Centre de Genètica Animal i Humana el 1965. Al cap de poc temps es va incorporar també com a col·laborador del CSIC el doctor Jaume Palau. Els dos havien estat acollits al voltant del 1964 pel doctor Prevosti al Centre de Genètica, que estava situat a la Facultat de Ciències. Es trobava en uns locals reduïts, i cal destacar el comportament inusual del doctor Prevosti en compartir un espai molt valuós amb grups que feien una feina diferent de la seva. Joan Antoni Subirana va guanyar una càtedra a l'Escola d'Enginyers Industrials de Barcelona el 1966 i Jaume Palau una plaça al CSIC. Això va fer que deixessin els locals de l'edifici històric de la plaça de la Universitat. Subirana va aconseguir del CSIC la creació d'una Secció de Biopolímers que depenia del Centre de Genètica. Més tard es va transformar en un centre coordinat del CSIC, el Departament de Química Macromolecular, en el qual es van iniciar en la recerca un grup rellevant d'investigadors que treballaven en biologia estructural. Jaume Palau va participar en els primers temps de l'Institut de Biologia Fonamental (IBF), dins de la naixent Universitat Autònoma de Barcelona, en el qual es van iniciar en la recerca molts investigadors en biologia molecular que treballen ara a la UAB i el CSIC. L'IBF va començar les seves activitats als locals de la Casa de Convalescència de l'Hospital de Sant Pau. Es va traslladar a un edifici propi del Campus de Bellaterra i actualment s'ha transformat en l'Institut de Biotecnologia i Biomedicina (IBB) de la UAB.

El Centre de Genètica dirigit pel doctor Antoni Prevosti va acollir també un altre grup que estava format pels germans Mariano i José Luis Blanco, que treballaven en genètica de blat de moro. Ja hem dit que aquesta espècie va ser important en els inicis de la genètica aplicada a plantes, i el desenvolupament de les varietats híbrides en va confirmar l'interès agrícola i industrial. Procedien de la Misión Biológica de Galicia, la institució fundada en els temps de la Junta de Ampliación de Estudios i que havia estat incorporada al CSIC. Els germans Blanco es van integrar al Centre de Genètica i van ocupar uns espais annexos a la Facultat de Biològiques quan aquesta es va traslladar a la Diagonal. Allà van formar un grup de recerca dirigida a la millora genètica del blat de moro.

Després de la mort de Franco, la ciència a casa nostra va sofrir una transformació radical. En els anys de la transició es comencen a desenvolupar polítiques de recerca, com la transformació de la Comisión Asesora de Investigación Científica y Técnica, que de manera efímera va dependre del Ministeri d'Universitats i Recerca el 1978. Però va ser la Llei de la ciència de 1986 la que va donar l'impuls per a la creació d'un sistema de recerca científica amb trets homologables al que es feia en altres llocs del planeta. Durant el període de la transició, la sort dels organismes públics de recerca dependents de l'Estat va ser discutida. L'any 1982, amb el pas de les competències del Ministeri d'Agricultura a les comunitats autònomes, es

traspasa la recerca agrícola que està centrada a l'Institut Nacional de Investigacions Agràries (INIA). A Catalunya la presència d'aquesta institució de recerca era molt exigua, però va ser la base per a la construcció de l'Institut de Recerca i Tecnologia Agroalimentàries (IRTA), que va tenir des d'aquell moment un desenvolupament notable.

ELS ANYS POSTERIORS

La sort del CSIC durant la transició sembla que va penjar d'un fil diverses vegades i sembla que també el possible traspàs a la Generalitat, però finalment la política de l'Estat va ser la de mantenir la seva existència com a organisme autònom de l'Estat. A partir d'aquest moment, els nous responsables van posar en pràctica una política de creació de centres propis o mantenint la col·laboració amb les universitats mitjançant la formació de centres mixtos amb aquestes. A Catalunya, la Biologia del CSIC que era a l'IBF de l'Autònoma o al Departament de Genètica de la Universitat de Barcelona es va agrupar, junt amb un grup d'edafoologia, dirigit per Josep Cardús (antic jugador de futbol de l'Espanyol), que era a la Facultat de Farmàcia, en un Institut de Biologia de Barcelona que va ocupar l'any 1981 uns locals a la quarta planta del Centre d'Investigació i Desenvolupament (CID) del carrer Jordi Girona. D'aquesta manera, la relació del CSIC amb el Departament de Genètica del doctor Prevosti s'acabava. Més tard aquest institut es va fusionar amb els altres quatre instituts que hi havia al mateix edifici per constituir un centre únic, el CID. Aquest centre va incorporar també el personal del CSIC que hi havia a l'Escola d'Enginyers, al departament de Joan Antoni Subirana. Els grups de biologia molecular van formar l'Institut de Biologia Molecular de Barcelona (IBMB), que es troba actualment a l'entorn del parc científic de la Universitat de Barcelona. Del mateix IBMB van sortir investigadors que han format el Centre de Recerca en Agrigenòmica (CRAG), on encara hi ha grups que fan recerca en blat de moro. El CRAG és un consorci format pel CSIC, l'IRTA, la UAB i la UB i s'ha allotjat en un nou edifici al campus de Bellaterra. Hi ha altres grups que, junt amb professors de la Universitat Pompeu Fabra, han format l'Institut de Biologia Evolutiva.

A manera de conclusió, es pot dir que tots hem pogut reconèixer que el doctor Antoni Prevosti ha estat una figura indiscutible en el desenvolupament de la genètica a Catalunya i a Espanya. Molts departaments de genètica de les universitats catalanes i espanyoles han estat formats per professors que de manera directa o indirecta han gaudit de la seva direcció o influència. Però al mateix temps hem de recordar que la seva figura va servir de punt de cristallització de la recerca en biologia molecular i en genètica aplicada per investigadors que havien decidit treballar en ciència en els difícils anys seixanta i setanta. Aquell va ser un dels nuclis

fundacionals d'una branca de la nostra recerca que continua sent ben viva a l'inici del segle XXI.

AGRAÏMENTS

L'autor vol agrair les aportacions bibliogràfiques del doctor Lluís Calvo i els suggeriments i correccions de la doctora Mercè Durfort i del doctor Joan Antoni Subirana.

PERE PUIGDOMÈNECH I ROSELL
Professor d'investigació del CSIC
Membre de l'Institut d'Estudis Catalans
Membre de la Reial Acadèmia de Ciències i Arts de Barcelona
pere.puigdomenech@gragenomica.es

BIBLIOGRAFIA

- El CSIC a Catalunya: Seixanta anys al servei de la ciència (1942-2002)*. Barcelona: Delegació del CSIC a Catalunya, 2002.
- MALET, Antoni (2009). «La Guerra Civil i les institucions científiques catalanes: el cas de la recerca matemàtica (1907-1967)». A: VERNET, Joan; PARÉS, Ramon. *La ciència en la història dels Països Catalans*. València: Universitat de València; Barcelona: Institut d'Estudis Catalans, p. 721.

Antoni Prevosti i Maria Monclús: dos naturalistes vocacionals

*Forse perché della fatal quiete
tu sei l'imgo a me si cara vieni, o sera!*

UGO FOSCOLO

*Dolç àngel de la Mort, si has de venir, més val
que vinguis ara.
Ara no temo gens el teu bes glacial,
i hi ha una veu que em crida en la tenebra clara
de més enllà del gual.*

MÀRIUS TORRES

En aquest article he pretès resumir la vocació naturalista d'Antoni Prevosti i Maria Monclús, comentant alguns dels seus treballs més rellevants en els camps de la genètica de poblacions naturals i de la sistemàtica de drosòfílids, abastant tot un ventall que va des de la gran influència que van tenir els treballs de Theodosius Gregorovich Dobzhansky en les línies de recerca d'Antoni Prevosti, fins a la descripció de noves espècies del grup de l'*obscura* per Maria Monclús.

Un dels principis bàsics del darwinisme és l'existència d'una enorme variabilitat genètica en les poblacions naturals; l'altre és el mecanisme de la selecció natural. La vocació naturalista del professor Antoni Prevosti i Pelegrín va fer que s'entusiasmés de seguida amb els treballs de genètica que Theodosius G. Dobzhansky (1900-1975) duia a terme aleshores en poblacions naturals de *Drosophila* de Sierra Nevada (Califòrnia). Dobzhansky, un naturalista ucraïnès interessat en els polimorfismes naturals dels èlitres de les marietes (*Coccinellidae*), va esdevenir un genetista de *Drosophila* al laboratori de Yuri Philipchenko (1882-1930), un entomòleg rus que havia instal·lat un laboratori de genètica a Leningrad (Sant Petersburg). Dobzhansky va treballar amb Philipchenko des del 1924, però el 1927 va deixar Rússia per anar al laboratori de Thomas Hunt Morgan (1866-1945) a la Universitat de Columbia (Nova York), com a becari (*Rockefeller fellow*). Poc després, tot l'equip es traslladà al California Institute of Technology a Pasadena, i és allà on

Dobzhansky va dur a terme els treballs que van entusiasmar Prevosti. Aquests treballs se centraren en l'estudi del polimorfisme cromosòmic per inversions (observades en els cromosomes politènics) de poblacions naturals de *Drosophila*.

Els cromosomes politènics són marcadors genètics molt útils i, juntament amb els mutants morfològics que s'anaven descobrint en les soques de *Drosophila melanogaster*, han constituït un dels motius de l'èxit d'aquestes mosques com a animals d'experimentació en genètica i evolució durant la primera meitat del segle xx. A mesura que la larva va creixent, les glàndules salivals mantenen el mateix nombre de cèl·lules però és necessari que es produeixi més producte genètic; a causa d'això, les cèl·lules es fan molt més grans i els cromosomes es divideixen moltes vegades, però les cromàtides no se separen i queden unides longitudinalment les unes amb les altres. Com a resultat s'obtenen uns cromosomes gegants, anomenats politènics ('amb moltes fibres'), els quals es poden visualitzar fàcilment al microscopi òptic. Aquests cromosomes presenten un model de bandes fosques i clares, semblant a un codi de barres, el qual és únic per a cada cromosoma (figura 1). Això vol dir que, si s'observa un fragment de cromosoma politènic, es pot

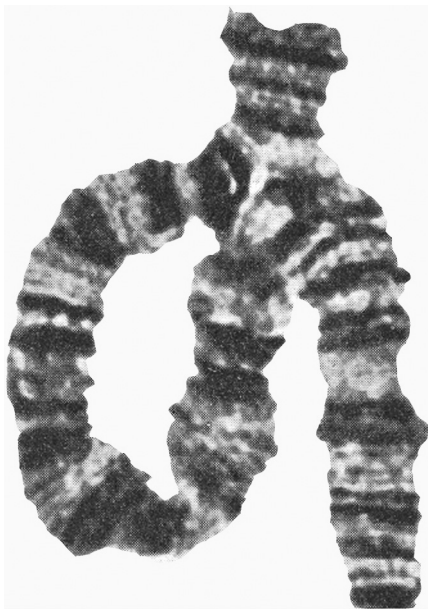


FIGURA 1. Els cromosomes gegants (politènics) de les glàndules salivals de les larves de *Drosophila* es poden observar fàcilment al microscopi òptic. Presenten un model de bandes fosques i clares, semblant a un codi de barres, el qual és únic per a cada cromosoma. En la figura es pot observar clarament la inversió anomenada O_{23} , ja que el nucli politènic correspon al d'una larva de cariotip $O_{3+4+23+6}/O_{3+4+6}$.

esbrinar de quina part i de quin cromosoma es tracta. També es poden identificar grans delecions i altres anomalies estructurals dels cromosomes, com les inversions. Actualment, mitjançant les tècniques d'hibridació *in situ* es pot localitzar la posició d'un gen concret en aquests cromosomes politènics.

Dobzhansky inicià un projecte d'estudi a llarg termini del polimorfisme cromosòmic per inversions (variabilitat i freqüència de les diferents inversions) de l'espècie *Drosophila pseudoobscura*, un representant nord-americà de les espècies del grup de l'*obscura*. Aquesta espècie nord-americana només presenta polimorfisme per inversions en el tercer cromosoma, i totes són paracèntriques (no inclouen el centròmer). Dobzhansky va demostrar que les variacions estacionals i geogràfiques que s'observaven en les freqüències de les esmentades inversions eren degudes a la selecció natural, la qual cosa va confirmar també en experiments de laboratori. En el cas de les poblacions naturals, cal destacar les seves publicacions dels anys 1943 i 1948. Per dur a terme els experiments de laboratori, va emprar unes «caixes de poblacions» dissenyades per L'Héritier i Teissier (1933) (figura 2) i va publicar un dels resultats més importants sobre aquest tema l'any 1948.

L'any 1823 Fallén va descriure una espècie de *Drosophila* de Suècia que va anomenar *Drosophila obscura* Fallén i, més tard, l'any 1921, Sturtevant va detectar l'existència d'una espècie de *Drosophila* a la costa del Pacífic dels Estats Units que va considerar idèntica a l'espècie europea *Drosophila obscura*. L'any 1929, Lancefield va publicar un article en el qual demostrava que els representants nord-americans de la suposada espècie *D. obscura* es podien agrupar en dues «races o espècies fisiològiques», que va anomenar «raça A» i «raça B». Els encreuaments entre aquestes dues races produïen descendents constituïts per femelles híbrides fèrtils i mascles híbrids estèrils. A més a més, les dues races es podien distingir per les configuracions dels cromosomes dels mascles: el cromosoma Y de la raça A tenia forma de J i el de la raça B, forma de V. Malgrat això, la morfologia externa de les dues races era idèntica.

El mateix any 1929, Frolova i Astaurov (1929) observaren que unes soques de *Drosophila obscura* procedents de femelles capturades a les rodalies de Moscou eren clarament diferents d'una soca nord-americana pretesament considerada de la mateixa espècie, tal com ho demostrava el complement cromosòmic, els *genitalia* dels mascles, el color i la grandària del cos i el comportament en els cultius. A més a més, els encreuaments entre els representants de la soca europea i de la soca nord-americana no produïen descendents. Era evident, doncs, que les races nord-americanes eren una espècie diferent de l'europea; aquesta espècie es va anomenar *Drosophila pseudoobscura* Frolova, la qual corresponia a la «raça A» descrita per Lancefield. La «raça B» s'anomenà *Drosophila persimilis* Dobzhansky and Epling.

En aquells moments, la sistemàtica de les espècies europees del grup de l'*obscura* era un desgavell. Les soques que Frolova i Astaurov tenien al seu laboratori de

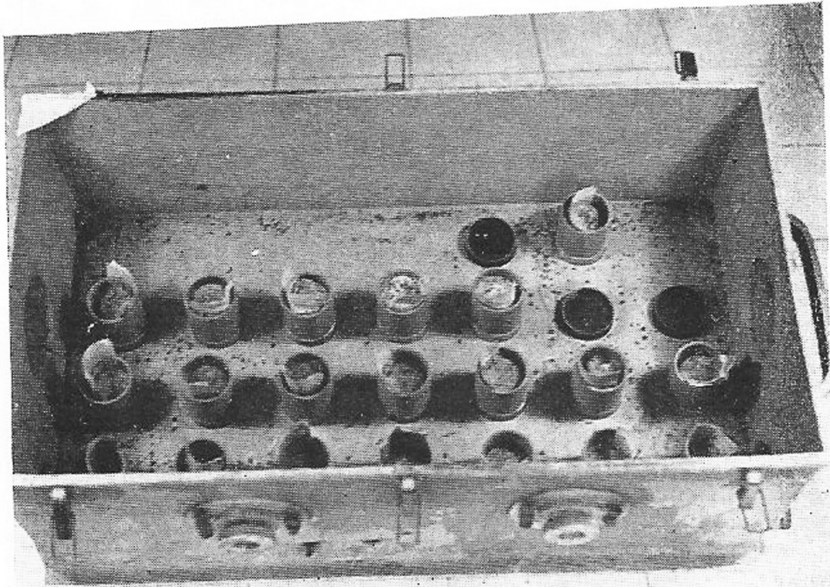
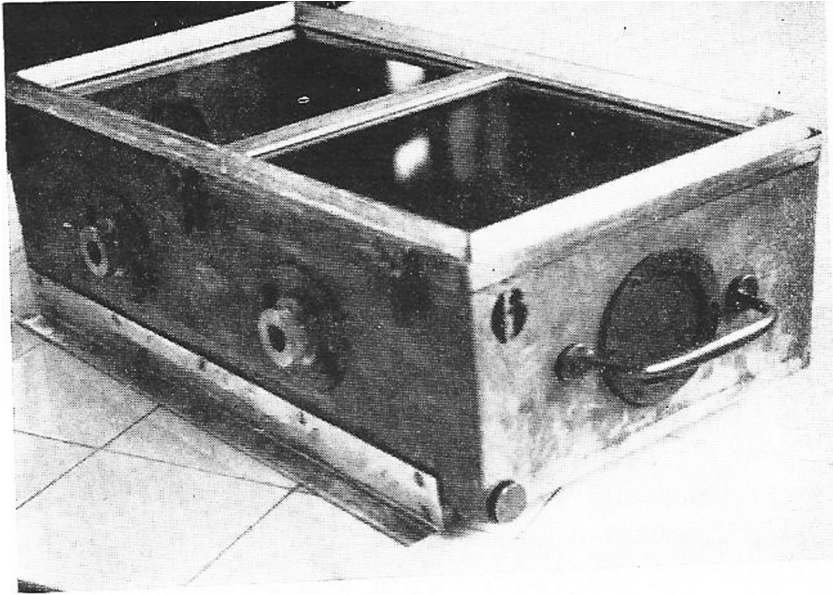


FIGURA 2. Caixes de poblacions per a *Drosophila*. Mitjançant unes obertures laterals (vegeu la imatge superior) es poden extreure mostres de la caixa periòdicament. A la base (vegeu la imatge inferior, en la qual es mostra una caixa oberta), hi ha unes obertures per on es poden col·locar nous flascons de medi de cultiu i extreure'n els vells i exhaurits (de L'Héretier i G. Teissier, 1933).

Moscou inclouien com a mínim dues espècies diferents entre si —*D. obscura* i alguna altra— i també diferents de l'espècie nord-americana (*D. pseudoobscura*); J. E. Collin va descriure l'espècie *D. subobscura* Collin a partir de soques angleses, la qual diferia clarament de l'espècie *D. obscura* Fallén per la morfologia de les pintes tarsals dels mascles (les de *D. subobscura* eren més grans i paral·leles a l'eix longitudinal del tars) i per tenir un color marró fosc uniforme, sense bandes, al tòrax d'ambdós sexes.

És dintre d'aquest estat de la qüestió respecte a la problemàtica de les espècies europees del grup de l'*obscura* i dels resultats espectaculars obtinguts per Dobzhansky amb les espècies nord-americanes on hem de situar el començament de l'activitat investigadora de Prevosti pel que fa referència a l'estudi dels polimorfismes cromosòmics per inversions. En aquesta època, a Europa hi ha un gran interès per dur a terme estudis de genètica de poblacions naturals en relació amb el polimorfisme cromosòmic per inversions en les espècies europees del grup de l'*obscura*; es pretén comprovar si els resultats obtinguts per Dobzhansky i col·laboradors amb les espècies nord-americanes d'aquest grup es poden generalitzar i ampliar. A més a més, a Europa, hi ha una espècie del grup que té un polimorfisme cromosòmic per inversions molt més ric que el de *D. pseudoobscura*; es tracta, evidentment, de *Drosophila subobscura*, que, a més a més, és una de les espècies més freqüents del grup a les poblacions naturals d'aquesta zona de la regió paleàrtica. Els objectius principals d'aquestes investigacions se centraven en: 1) obtenir un mapa, el més acurat possible, per situar els punts de trencament de les inversions en els cromosomes politènics de *Drosophila subobscura* i d'altres espècies paleàrtiques del mateix grup; 2) estudis *qualitatius* referents a la variabilitat d'inversions existents en isolínies (descendències de femelles fecundades capturades a la natura i col·locades en flascons individuals) procedents de diferents localitats geogràfiques d'arreu d'Europa; 3) estudis *quantitatius* referents a les freqüències d'inversions de *Drosophila subobscura* en diferents localitats arreu de la regió paleàrtica i, en els casos en què això fos possible, l'aïllament en homozigosi de diferents inversions mitjançant la tècnica dels encreuaments consanguinis; 4) experiments de competència entre soques amb diferents ordenaments cromosòmics (diferents conjunts d'inversions), fets en caixes de poblacions de *Drosophila*; a més a més, comparar els resultats obtinguts quan les soques que competeixen contenen inversions naturals i quan contenen inversions induïdes per les radiacions; 5) estudis d'hibridació entre diferents espècies del grup, i 6) cartografia de diferents marcadors genètics, determinant la seva localització en els cromosomes politènics. A la figura 3 es mostren els cromosomes politènics de *Drosophila subobscura*.

Poc després de doctorar-se (l'any 1948), Prevosti feu una estada de tres mesos a Roma, amb el professor Corrado Gini (1884-1965), per ampliar els seus coneixements d'estadística, i durant l'estiu de 1949 feu una altra estada a l'Istituto Italiano

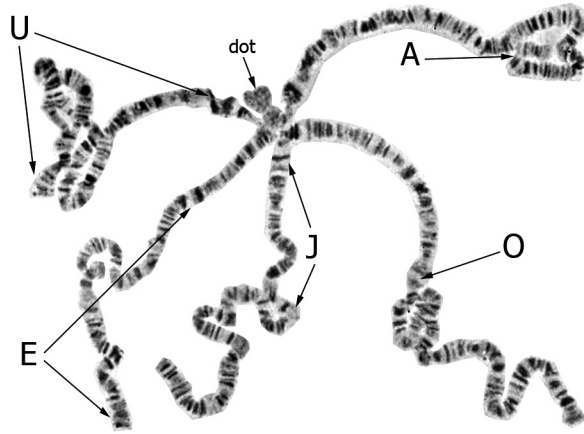


FIGURA 3. *Drosophila subobscura* té sis parells de cromosomes mitòtics, cinc parells en forma de bastó i un parell de cromosomes puntiformes molt petits (*dot*). Fèlix Mainx va identificar els cinc cromosomes grans en forma de bastó segons les vocals germàniques A, E, J, O i U. El cromosoma A és el cromosoma sexual. A la figura s'assenyalen amb fletxes algunes característiques morfològiques bàsiques dels cromosomes grans que permeten de reconèixer-los quan s'observen al microscopi.

di Idrobiologia de Pallanza (Itàlia), en el qual, sota la direcció del professor Adriano Buzzati-Traverso, va aprendre les tècniques de cultiu de *Drosophila*, alguns aspectes bàsics de la taxonomia del gènere i, sobretot, les tècniques d'extracció i tinció dels cromosomes politènics de les glàndules salivals de les larves, les quals resultaren decisives en els estudis de genètica evolutiva que duria a terme posteriorment.

En aquest Istituto Italiano di Idrobiologia de Pallanza, Prevosti inicià un estudi dels cromosomes politènics de les glàndules salivals de quatre espècies paleàrtiques de *Drosophila* pertanyents al grup de l'*obscura* (Prevosti, 1950). El material necessari l'hi va facilitar el director de la secció de genètica de l'esmentat institut —Adriano Buzzati-Traverso—, qui el 1941 havia descrit el cariotip de cinc espècies del mateix grup (Buzzati-Traverso, 1941), la sistemàtica de les quals havia completat el 1940 Francesco Pio Pomini basant-se en la morfologia externa: *D. obscura* (Fallén, 1949), *D. ambigua* (Pomini, 1940), *D. tristis* (Fallén, 1823), *D. bifasciata* (Pomini, 1940) i *D. subobscura* (Collin, 1936). En aquella època ja es coneixien també els cromosomes politènics de *D. subobscura* i G. Frizzi ja havia dibuixat un mapa molt provisional i encara inèdit d'aquests cromosomes gegants (Frizzi, 1950).

Una de les característiques interessants observades per Prevosti en els nuclis politènics de *D. subobscura* és l'absència d'un cromocentre ben diferenciat. Una altra característica de *D. subobscura*, la qual va resultar clau per als treballs posteriors que va dur a terme en aquesta espècie, és la gran freqüència d'inversions que

presenta, la qual cosa induïa a pensar en un estat d'heterozigosi permanent i general en els espècimens de *Drosophila subobscura*. En el treball del 1950, el qual he esmentat anteriorment, Prevosti fa un estudi comparatiu dels cromosomes politànics de les glàndules salivals de les espècies *D. obscura*, *D. tristis*, *D. bifasciata* i *D. ambigua*, comprovant que tenen un cromocentre gran i ben desenvolupat; només *D. obscura* es distingeix per tenir tres cromosomes metacèntrics (en forma de V) i dos amb un únic braç, en lloc de quatre metacèntrics en forma de V, com succeeix en les altres tres espècies. En aquestes quatre espècies pràcticament no va detectar cap inversió cromosòmica, per la qual cosa es pot descartar la possibilitat d'una heterozigosi permanent com en el cas de *D. subobscura*.

Després del seu treball publicat el 1950, Prevosti es dedicà a ampliar els coneixements de la base genètica d'alguns caràcters morfològics de *Drosophila subobscura* (Prevosti, 1951). Concretament, analitzà la freqüència dels caràcters *vti* i *vli* d'una població de Barcelona; *vti* fa referència a venes transversals incompletes i *vli* a venes longitudinals interrompudes (vegeu la figura 4). L'expressivitat del caràcter *vti* és molt variable. Quan és màxima, consisteix en l'absència completa de les dues venes transversals en ambdues ales. Però la situació més freqüent en les soques analitzades era que només manqués, o fos incompleta, la vena transversal posterior. El caràcter *vli* té també una expressivitat molt variable. Consisteix en interrupcions de les venes longitudinals. El més freqüent és que la segona vena longitudinal no arribi fins a la costal.

Les femelles de *Drosophila subobscura* que es capturen a la natura solen estar fecundades, per la qual cosa aïllant-les individualment en flascons de cultiu es pot obtenir la descendència corresponent (F_1). Prevosti analitzà tant les femelles capturades a la natura com els individus de la F_1 , buscant possibles mutants; després va

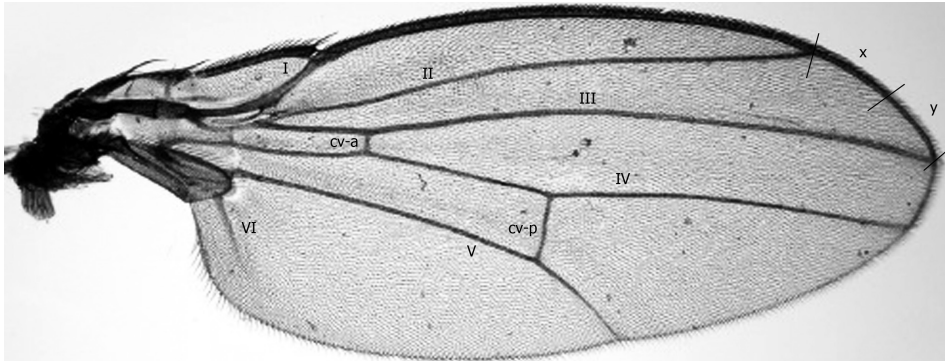


FIGURA 4. Ala d'un mascle de *Drosophila subobscura*. I-VI: venes longitudinals; *cv-a*: vena transversal anterior; *cv-p*: vena transversal posterior. L'índex de les quetes costals es determina mitjançant l'expressió $\frac{x}{x+y}$.

aïllar parelles de germans de la F_1 (cada parella en un flascó individual) per poder expressar fenotípicament les mutacions recessives a la F_2 . Va analitzar 21 parelles de la descendència de cada femella de la natura; d'aquesta manera, la probabilitat d'observar a la F_2 possibles mutacions recessives existents a la soca era superior al 99,73 %. Els mutants detectats a la F_2 els encreuà entre si per confirmar l'origen genètic de l'anomalia. La freqüència elevada dels caràcters *vti* i *vli* observada per Prevosti en aquesta població de Barcelona era deguda, en part, a l'elevada temperatura a la qual es van mantenir els cultius de la F_2 (de fet, l'expressió d'aquests caràcters depèn de la temperatura). No va poder decidir si ambdós caràcters estaven determinats per un gen principal amb factors modificadors que afecten la seva penetrància i expressivitat, o bé per un genotip polímer constituït per un conjunt de gens més o menys equivalents.

L'any següent (Prevosti, 1952) publicà un altre treball en el qual analitzà la descendència de 67 femelles de *Drosophila subobscura* capturades també a Barcelona. Va detectar més anomalies genètiques a la F_2 , agrupant-les en: *a*) caràcters monòmers recessius amb penetrància completa, com per exemple el caràcter *oo* (*ojos oscuros*), *pp* (*ojos poppy*: color escarlata brillant), *ma* (*maroon*), *ae* (*alas extendidas*) o també *ve* (*veinlet*: cap vena longitudinal arriba al contorn de l'ala); *b*) recessius amb penetrància inferior al 100 %, com per exemple *ey* (*eyeless*, sense ulls), que té una expressivitat molt variable; *c*) recessius semiletals o que condicionen formes estèrils, i *d*) caràcters polímers, molts dels quals els trobava amb una freqüència força elevada i presentaven una gradació de genotips amb una manifestació que depenia de l'ambient.

L'any 1951, Antoni Prevosti i Maria Monclús publiquen encara un article relacionat amb l'especialitat en la qual els dos van començar —l'antropologia física— titulat «Restos humanos procedentes de una necrópolis judaica de Montjuich (Barcelona)», el qual formava part d'una col·lecció d'articles publicats en els treballs de l'Instituto Bernardino de Sahagún de Antropología y Etnología, el volum XII de l'any 1951. És curiós que, en el cas de l'article d'Antoni Prevosti i Maria Monclús, els autors consten com Prevosti («María y Antonio»). És un article extens de 86 pàgines amb cinc figures i sis làmines. En el mateix volum hi ha també un article del doctor Josep Pons («Cráneos de época romana procedentes de la necrópolis de Son Taxequet (Mallorca)»), un article dels doctors Santiago Alcobé i Antoni Prevosti («Análisis alométrico de algunas relaciones bidimensionales del crecimiento diferencial en el hombre») i un article del doctor Miquel Fusté («Modificaciones del color del iris y del cabello con la edad en españolas»).

Però dos anys més tard, Maria Monclús —la qual s'havia llicenciat en ciències l'any 1944 i en aquells moments era ajudant d'investigació de l'Instituto Bernardino de Sahagún, del CSIC— ja publica sola un article a la revista *Genética Ibérica* (Monclús, 1953) dedicat exclusivament a una espècie de *Drosophila*, *Drosophila sub-*

obscura. Podríem afirmar que en aquests moments ja tenim el punt d'inflexió del canvi d'especialitat en Maria Monclús, que la portarà a ser una de les millors especialistes europees en la sistemàtica de drosòfílids. En la introducció d'aquest article, esmenta l'existència de dos subgrups ben diferenciats dintre de l'anomenat grup de l'*obscura*, els quals ja van ser establerts per Sturtevant, i un dels caràcters emprats per fer aquesta distinció és la presència d'una pinta tarsal *distal* (vegeu la figura 5) amb moltes dents (formes del subgrup de l'*obscura*) o amb una sola dent (formes del subgrup de l'*affinis*). A més a més, el nombre de dents de cadascuna de les pintes tarsals pot ser útil, en alguns casos, per caracteritzar les espècies; per exemple, *Drosophila helvetica* es distingeix de totes les altres espècies europees del grup de l'*obscura* pel reduït nombre de dents que té a cadascuna de les dues pintes tarsals, i Collin, en la descripció que fa de *Drosophila subobscura*, la caracteritza per les seves

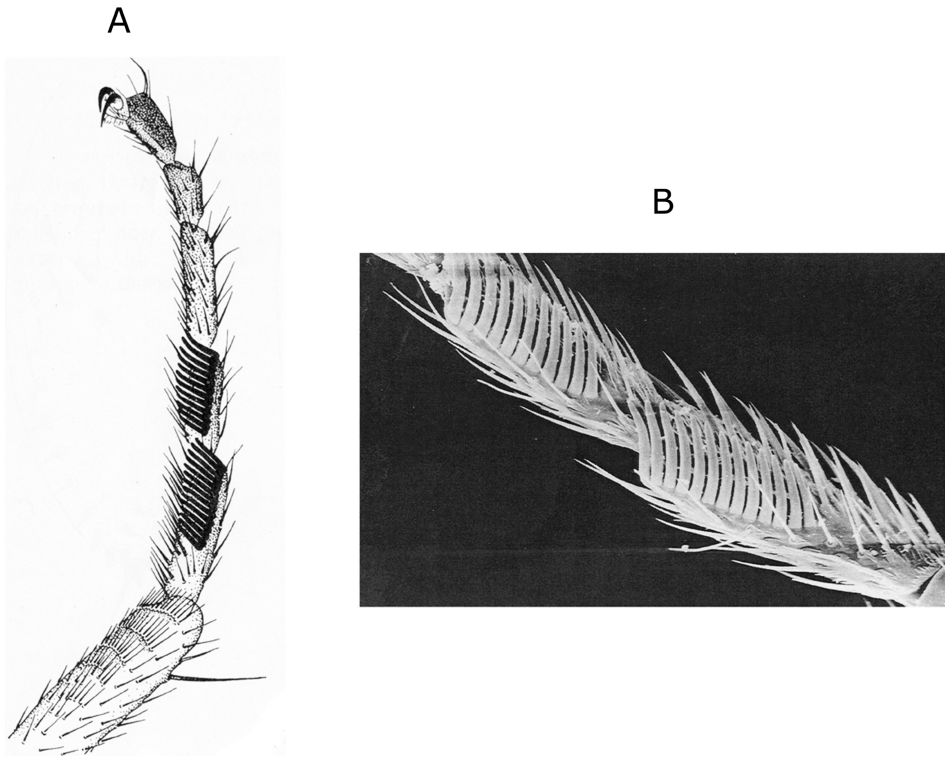


FIGURA 5. Pintes tarsals de *Drosophila subobscura*: una característica dels mascles de les espècies del grup de l'*obscura* és posseir una pinta sexual en cadascun dels dos primers artells tarsals de les potes anteriors (A). Aquest caràcter té importància sistemàtica dintre del grup. A B, la pinta del primer artell tarsal (proximal) té 13 dents i la del segon (distal) en té 11.

llargues pintes tarsals. En els casos de les espècies sinmòrfiques (o espècies bessones), com és el cas de les espècies nord-americanes *Drosophila pseudoobscura* i *Drosophila persimilis*, malgrat que no hi solen haver caràcters morfològics que permetin fer un diagnòstic individual, incloses les pintes tarsals, és possible una distinció estadística de les poblacions d'ambdues espècies utilitzant, entre altres característiques, les pintes tarsals dels mascles i comparant les mitjanes del caràcter (Mather i Dobzhansky, 1939). Dintre del grup de l'*obscura*, doncs, es detecten diferències quant a la morfologia de les pintes tarsals dels mascles a diferents nivells d'especiació. En aquest treball, Maria Monclús es planteja conèixer què succeeix a un nivell encara més baix, és a dir, al nivell de la diferenciació intraespecífica, i ho fa analitzant la variabilitat geogràfica d'aquest caràcter en diferents poblacions naturals de *Drosophila subobscura*. Dels resultats obtinguts, dedueix que existeix una clara diferenciació entre les poblacions estudiades respecte al nombre de dents de les pintes sexuals dels mascles, sobretot pel que fa referència a la pinta del primer artell. És difícil admetre una influència selectiva directa de l'ambient geogràfic sobre el nombre de dents de les pintes tarsals, però pot haver-hi una acció indirecta mitjançant algun factor fisiològic que actua en el seu desenvolupament, diu Maria Monclús.

Aquest mateix any, Prevosti (1953) detecta la introducció de dues espècies de *Drosophila* a Europa, la qual cosa demostra el seu interès per la sistemàtica, distribució i ecologia dels drosòfílids, a part dels seus treballs centrats en els polimorfismes cromosòmics per inversions i en l'estudi dels caràcters quantitius. En aquesta publicació, Prevosti descriu la detecció de dues espècies —*Drosophila ananassae* Doleschall i *Drosophila mercatorum* Patt. and Wheel.— en hàbitats domèstics de Barcelona. L'espècie cosmopolita *Drosophila ananassae* ja havia estat detectada a l'est de la regió paleàrtica, però no hi havia constància de la seva presència a Europa. *Drosophila mercatorum* semblava que era una espècie que estava esdevenint cosmopolita, ja que havia estat detectada a les regions neàrtica, neotropical i australiana. A Barcelona era força freqüent en els hàbitats domèstics. El seu cariotip corresponia al de *Drosophila mercatorum mercatorum* i no hi havia cap mena d'aïllament reproductor entre *D. m. mercatorum* i *D. m. pararepleta*.

Prevosti també s'interessà per l'anàlisi de la vessant genètica i evolutiva d'altres caràcters quantitius, com per exemple la variació geogràfica d'algunes mides de l'ala de *Drosophila subobscura* (Prevosti, 1954). Les diferències entre poblacions d'una mateixa espècie procedents de diferents àrees geogràfiques poden donar lloc a una variabilitat discontinua i atzarosa, relacionada amb l'aïllament geogràfic; en altres casos s'observa una gradació contínua d'un o diversos caràcters en una determinada direcció, però sense que això depengui d'un fenomen adaptatiu, sinó com a conseqüència de la dinàmica de les poblacions, que en el cas més senzill s'explica per l'expansió d'una forma des d'un centre d'origen determinat. Tanmateix, són força freqüents el casos, especialment en caràcters quantitius morfolò-

gics i fisiològics, en els quals es troba una estreta correlació entre la variabilitat geogràfica i la gradació climàtica, per ser aquella una conseqüència de l'adaptació a les diferents condicions ambientals. En aquest estudi publicat l'any 1954, Prevosti estudia, entre altres caràcters, la variació geogràfica de la longitud, de l'amplada i de l'índex ($\frac{\text{amplada} \times 100}{\text{longitud}}$) de l'ala a *Drosophila subobscura*. El nombre de dents de les pintes tarsals, del *clasper* i de les quetes en el contorn de la placa vaginal els estudia pel seu interès sistemàtic, ja que són uns dels caràcters més importants que permeten diferenciar les espècies del grup de l'*obscura*. En el cas de les mides de l'ala, sembla que la temperatura pot ser el factor ambiental que les determina, ja que la grandària de les mosques és major com més baixa és l'isoterma d'agost de la localitat a la qual pertany la població analitzada. Són molts els animals que presenten un gradient nord-sud de la disminució de la grandària del cos; en els homeoterms sembla constituir la regla general, però en els poiquiloterms no es pot generalitzar i la seva interpretació adaptativa és més problemàtica.

Durant el curs 1953-1954, Prevosti va fer una estada a l'Institute of Animal Genetics de la Universitat d'Edimburg. El seu objectiu era conèixer els sistemes genètics que controlen alguns caràcters quantitius —caràcters d'herència complexa, molt influïts per l'ambient—, com la grandària del cos, l'alçada o el pes. En aquest institut va col·laborar amb F. W. Robertson i E. Reeve, els quals investigaven els efectes de la selecció artificial en la longitud del tòrax i de l'ala de *Drosophila melanogaster*. Els resultats obtinguts per Prevosti en alguns d'aquests caràcters a *Drosophila subobscura*, com ja he esmentat abans, suggerien que aquests caràcters tenien possiblement un significat ecològic i evolutiu. Ja com a investigador reconegut internacionalment, va ser convidat per la Long Island Biological Association i presentà un dels seus treballs més rellevants d'aquesta línia de recerca en genètica quantitativa en els Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology (Prevosti, 1955a). D'aquest treball es dedueix que la variació geogràfica d'alguns caràcters quantitius a *Drosophila subobscura* tenia una base genètica, que aquesta variació era gradual i que podia estar relacionada amb les condicions ambientals.

Stalker i Carson (1949) observaren l'existència d'una variació estacional de les dimensions de l'ala de l'espècie *Drosophila robusta*, que semblava ser adaptativa, però no van detectar una variació equivalent de les freqüències dels ordenaments cromosòmics al llarg del cicle anual. Prevosti (1955b) analitzà la variació estacional de les dimensions de l'ala en una població natural de Dalkeith (Escòcia): des d'octubre de 1953 fins a setembre de 1954 va capturar vuit mostres de *Drosophila subobscura* al mateix lloc; totes les mostres contenien almenys deu femelles fecundades a la natura. Va recollir els ous postsos per aquestes femelles, col·locant-ne setanta en cada flascó i va mantenir deu flascons per població, mesurant deu mascles i deu femelles de cada flascó. Va observar l'existència d'una clara variació esta-

cional: durant l'hivern, des d'octubre fins a març, aproximadament, no es detectaven canvis i la grandària de les mosques era la màxima de tot el cicle estacional; a final d'abril, o en algun moment entre març i abril, començava una clara disminució de la grandària que durava fins a juliol; l'agost i el setembre, la grandària tornava a augmentar. D'aquest cicle cal destacar que la variació estacional és paral·lela a la variació geogràfica, ja que en ambdós casos hi ha una correlació negativa entre la grandària de les mosques i la temperatura.

L'any 1957 Prevosti publica un treball en el qual investiga la viabilitat dels descendents dels encreuaments entre poblacions de *Drosophila subobscura* de procedència geogràfica diferent (Prevosti, 1957). En aquella època alguns treballs d'altres autors suggerien que en les poblacions naturals de les espècies amb reproducció sexual s'establia un complex genotípic equilibrat, susceptible de desintegració per encreuament i recombinació a la segona generació filial dels encreuaments entre individus de diferent procedència geogràfica. *Drosophila subobscura* constituïa un bon material per entendre el mecanisme genètic que determina la diferenciació geogràfica entre poblacions: s'havia comprovat que les poblacions d'aquesta espècie estaven clarament diferenciades genèticament, com ho demostraven, per exemple, els resultats obtinguts per Prevosti que he esmentat abans referents a les clines de les dimensions de l'ala, caràcter que és una expressió de la grandària general del cos. Prevosti va utilitzar quatre soques de *D. subobscura* obtingudes a quatre localitats diferents (Barcelona, Dalkeith [Escòcia], Küsnacht [Suïssa] i la Pobra de Lillet [província de Barcelona]). La soca de Küsnacht era la coneguda soca de laboratori homozigòtica pels ordenaments estàndard de cada cromosoma, obtinguda d'una població natural capturada en aquesta localitat suïssa. Amb aquestes quatre soques va realitzar els sis encreuaments possibles entre si, i en cada cas també va fer els encreuaments recíprocs; en total, doncs, dotze tipus d'encreuaments. En general, els híbrids de la F_1 entre poblacions no presentaven heterosi. Això demostrava que les noves combinacions heterocariotípiques formades en els descendents dels dotze encreuaments no eren millors que les combinacions heterocariotípiques paternes. Això sí, a la F_2 es manifestava clarament la integració (coadaptació, emprant el terme utilitzat per Dobzhansky) dels factors del mateix genoma. Les interaccions entre els gens no allelomorfs que resulten si existeix l'esmentada integració es trenquen a la F_2 dels encreuaments entre poblacions diferenciades.

Mentrestant, Maria Monclús continua el seu treball referent a la sistemàtica, distribució i ecologia dels drosòfílids, que combina amb la col·laboració en alguns treballs de Prevosti i col·laboradors (sempre en l'aspecte de les captures de camp i la classificació dels espècimens recollits). L'objectiu té, també, un rerefons genètic i evolutiu: els drosòfílids són dípters estesos per tot el planeta, amb algunes espècies cosmopolites i d'altres pròpies d'indrets molt concrets. La facilitat amb la qual po-

den ser capturats i mantinguts en cultiu, la velocitat amb la qual es multipliquen (de deu a trenta dies, un cicle complet, segons les espècies i la temperatura), la manipulació senzilla, etc., els converteix en el material ideal per treballar al laboratori. A més a més, tenen pocs cromosomes, els quals a les glàndules salivals de les larves, tal com ja he esmentat, esdevenen gegants (politènics), fàcils d'observar. Totes aquestes característiques els feien, aleshores, un material idoni per dur a terme estudis genètics i evolutius. L'any 1964 publica un treball molt exhaustiu referent a la distribució i ecologia dels drosofilids a Catalunya (Monclús, 1964): hi dóna unes orientacions per a la recollecció i cultiu de *Drosophila* i les dades de les captures distribuïdes en zones: costera, interior, prepirinenca, pirinenca, boscos, jardins i hàbitats humanitzats. Les espècies detectades van ser: *D. busckii* Cocq., *D. camera-ria* Hal., *D. melanogaster* Meig., *D. simulans* Sturt., *D. ananassae* Doleschall, *D. subobscura* Coll., *D. obscura* Fall., *D. ambigua* Pom., *D. tristis* Fall., *D. bifasciata* Pom., *D. helvetica* Burla, *D. transversa* Fall., *D. phalerata* Meig., *D. kuntzei* Duda, *D. testacea* v. Ros., *D. histrio* Meig., *D. funebris* Fabr., *D. repleta* Woll., *D. hydei* Sturt., *D. buz-zatii* Patt. and Wheel., *D. mercatorum* Patt. and Wheel., *D. immigrans* Sturt., *D. guyenoti* Burla, *D. nitens* Buzz. i *D. confusa* Staeg.; en total, vint-i-cinc espècies. Una característica important del treball és que Maria Monclús dóna una clau per classificar aquestes espècies que ha estat molt útil per als genetistes que en aquella època ens dedicàvem a l'anàlisi evolutiva de poblacions naturals de *Drosophila*.

Sense la selecció natural no es podria entendre l'evolució biològica. L'evolució per selecció natural es pot comparar amb un procés d'adquisició de característiques adaptatives, de complexitat i de diversificació biològica mitjançant provatures (Serra i Prevosti, 2000). Malgrat que l'exposició teòrica de l'evolució per selecció natural és clara i força senzilla, l'estudi d'aquest mecanisme a la natura presenta dificultats considerables. Un primer exemple d'aquest fet el tenim en el treball publicat per Prevosti on compara el polimorfisme cromosòmic per inversions de set poblacions mediterrànies amb el d'una població de referència d'Edimburg (Prevosti, 1966). Les set poblacions mediterrànies estan distribuïdes en un gradient nord-sud i situades en el mateix meridià que la població escocesa de referència; en aquestes poblacions mediterrànies alguns ordenaments cromosòmics presentaven clines latitudinals (alguns ordenaments eren més freqüents al nord i la seva freqüència anava disminuint cap al sud, i amb altres ordenaments succeïa al revés). Els Pirineus actuaven com una barrera ecològica molt important: la diversitat d'ordenaments cromosòmics variava molt a un costat i a l'altre d'aquesta serralada. Aquest resultat i l'existència de les clines latitudinals suggerien un possible valor adaptatiu del polimorfisme cromosòmic per inversions de *Drosophila subobscura*.

Un segon exemple el trobem al treball dut a terme per Prevosti i Monclús que formava part d'un estudi més ampli de la relació entre la longitud de l'ala i els components principals de l'aptitud a *Drosophila subobscura*. Estudiaren la relació

entre la velocitat d'aparellament i la longitud de l'ala, descobrint que els individus d'ales més llargues s'aparellaven més ràpidament que els altres, malgrat que tenien un coeficient de variabilitat menor per aquest caràcter. L'edat dels individus no tenia un efecte significatiu en la relació entre la longitud de l'ala i la velocitat d'aparellament (Monclús i Prevosti, 1971).

Aquest mateix any 1971, Prevosti publica dades referents al polimorfisme cromosòmic per inversions de poblacions naturals de *Drosophila subobscura* de les illes Canàries i Madeira (Prevosti, 1971*a* i 1971*b*). A les illes Canàries analitza el polimorfisme cromosòmic de vuit poblacions: els cromosomes A, J i O eren monomòrfics (no tenien inversions diferents) en la majoria de les poblacions analitzades (les seves ordenacions eren A₂, J₁ i O₃₊₄, respectivament). El cromosoma U presentava dues ordenacions en totes les poblacions (U₁₊₂ i U₁₊₂₊₈). El cromosoma E era l'únic que tenia diversos ordenaments diferents. Les dues poblacions de Madeira analitzades tenien un polimorfisme molt semblant al de les illes Canàries. Això exclouia que les peculiaritats d'aquest polimorfisme es poguessin explicar per l'acció d'un efecte fundador, el qual, en cas que s'hagués produït, hauria determinat una diferenciació més gran entre els polimorfismes de Canàries i Madeira.

Amb l'acumulació progressiva de dades referents al polimorfisme cromosòmic de *Drosophila subobscura*, i utilitzant també les dades obtingudes per altres investigadors, Prevosti, juntament amb dos col·laboradors de l'actual Departament d'Estadística de la Universitat de Barcelona (Prevosti *et al.*, 1975), decideix mesurar les distàncies genètiques entre poblacions basades en les diferències de les freqüències dels ordenaments cromosòmics; per dur a terme aquest estudi, utilitzen les dades de seixanta-cinc poblacions. Les distàncies genètiques les calculaven mitjançant la fórmula:

$$D = \frac{1}{2r} \sum_{j=1}^r \sum_{k=1}^{S_j} |p_{1jk} - p_{2jk}|$$

on r és el nombre de cromosomes (en el cas de *Drosophila subobscura*, 5), p_{1jk} és la freqüència de l'ordenament k en el cromosoma j a la primera població i p_{2jk} el valor corresponent a la segona població. La conclusió principal que es podia extreure d'aquest treball era que la distribució geogràfica dels ordenaments cromosòmics de *Drosophila subobscura* es podia explicar per factors històrics i també per fenòmens d'adaptació a l'ambient. Es detectà també un efecte important de les barreres geogràfiques en la distribució d'aquest polimorfisme.

Després de publicar l'estudi dels drosofilids de Catalunya, Maria Monclús va publicar les dades de les captures que ella mateixa i Antoni Prevosti van realitzar a les illes Canàries (Monclús, 1976). En aquest cas, el treball té una informació addicional que el fa molt valuós per als estudis del procés d'especiació dintre del grup

de l'*obscura*: la descripció d'una nova espècie del grup, *Drosophila guanche* Monclús. En aquest treball, Monclús dona les dades d'una sèrie de captures en àrees urbanes, àrees de conreu, de vegetació xeròfila, boscos de laurisilva, de pins i mixtos de laurisilva amb pins. Monclús i Prevosti hi troben divuit espècies, entre les quals, com ja he comentat, hi ha una espècie nova (*D. guanche* Monclús), sis espècies citades per primera vegada a les illes Canàries (*D. lebanonensis* Wheel., *D. simulans* Sturt., *D. virilis* Sturt., *D. buzzatii* Patt. and Wheel., *D. mercatorum* Patt. and Wheel. i *Zaprionus vittiger* Coq.) i altres onze espècies que ja havien estat citades en algunes de les illes.

L'espècie nova, *Drosophila guanche*, es pot considerar com un endemisme relacionat amb la laurisilva canària. Monclús i Prevosti la situen en el grup de l'*obscura*, dintre del subgènere *Sophophora*, malgrat que les espècies d'aquest grup solen tenir un color més fosc. Tanmateix, les potes groguenques són les que li donen un aspecte més clar a tot el cos, tal com succeeix amb una altra espècie del mateix grup, *Drosophila alpina*. Les pintes tarsals de *D. guanche* també tenen moltes dents (de 24 a 29 a l'artell proximal i de 18 a 26 a l'artell distal). L'espècie va ser capturada a l'illa de Tenerife: San Andrés (6 espècimens), Las Mercedes (30) i La Laguneta (5), i a l'illa de Gran Canària: Guía (5 espècimens). El paratip es troba dipositat a la col·lecció de la càtedra d'artròpodes de la Facultat de Ciències de la Universitat de Madrid. Prevosti (1976) publicà el cariotip d'aquesta espècie, juntament amb el de *Dettopsomya nigrovittata* Malloch; quan es comparen els cromosomes politènics de *Drosophila guanche* i *Drosophila subobscura*, s'observa que el model de bandes de les dues espècies presenta un grau molt elevat d'homologia, exceptuant el segment I del cromosoma sexual (cromosoma A). El model de bandes d'aquest segment a *Drosophila guanche* es podria haver originat a partir del model de *D. subobscura* mitjançant un grup d'inversions encavalcades que inclouria la inversió A₁ (Moltó *et al.*, 1987).

Motivats pel descobriment de la nova espècie, *Drosophila guanche*, a les illes Canàries, Monclús i Prevosti decideixen estudiar la distribució d'aquesta nova espècie a l'illa de Madeira i a l'arxipèlag de les Açores, on també es troben zones boscoses de laurisilva. A l'illa de Madeira, la primera captura la van fer el juliol de 1970; no van detectar *Drosophila guanche*, però sí una altra espècie nova, endèmica de Madeira, a la qual van anomenar *Drosophila madeirensis* Monclús. La nova espècie la descriu Maria Monclús en un treball publicat posteriorment (Monclús, 1984). Per poder fer la descripció taxonòmica de la nova espècie, Maria Monclús va aprofitar també altres espècimens de *Drosophila madeirensis* que hi havia entre els drosofílids que li van cedir gentilment els doctors V. M. Cabrera i A. Matilla, de la Universitat de La Laguna, obtinguts en unes collectes que aquests investigadors van fer a Madeira els anys 1977 i 1978. En total, Maria Monclús va classificar 4.118 individus pertanyents a setze espècies de *Drosophila* i tres espècies de *Scaptomyza*.

Només nou d'aquestes espècies havien estat descrites abans a l'illa de Madeira; deu d'aquestes espècies eren cosmopolites o subcosmopolites. L'espècie nova, *Drosophila madeirensis*, es va trobar als boscos de laurilva: Cural das Freiras (8 espècimens), Faja da Nogueira (140 espècimens), Ribeiro Frio (30 espècimens) i Terreiro da Luta (6 espècimens). Els holotips (mascle i femella) i dos paratips de cada sexe estan dipositats al Museu de Ciències Naturals de Barcelona.

La meitat proximal del cromosoma A de *Drosophila madeirensis* té un ordenament cromosòmic molt semblant al de les inversions A_1 o A_6 de *Drosophila subobscura*. Però l'anàlisi dels cromosomes politènics de les larves femella híbrides, obtingudes dels encreuaments entre femelles *D. madeirensis* i mascles *D. subobscura* procedents de soques homozigòtiques A_1 i A_{2+6} , respectivament, va demostrar que *D. madeirensis* té un ordenament diferent dels observats a *D. subobscura*. Sembla que el cromosoma A és l'únic que ha experimentat una variació estructural significativa durant el procés d'especiació que va separar ambdues espècies (Papacit i Prevosti, 1989). De fet, dos anys més tard aquests mateixos autors (Papacit i Prevosti, 1991) publiquen un mapa fotogràfic dels cromosomes politènics de *Drosophila madeirensis*, en el qual es mostren les homologies i diferències respecte als ordenaments estàndard de *Drosophila subobscura*; només dues inversions paracèntriques del cromosoma A i algunes petites diferències d'una o dues bandes en els autosomes són els trets que diferencien ambdues espècies. Com ja he comentat anteriorment, ambdues espècies es poden encreuar al laboratori, i a la descendència s'obtenen femelles híbrides fèrtils i mascles híbrids estèrils. Malgrat la semblança en els cromosomes politènics, els híbrids de la F_1 solen presentar algunes anomalies morfològiques, per exemple, l'aparició de pintes tarsals extra als artells del segon i tercer parell de potes (Papacit *et al.*, 1991). Aquest caràcter és una transformació homeòtica de les potes mesotoràciques i metatoràciques en potes prototoràciques. L'anomalia s'observa quasi exclusivament en els mascles de la F_1 descendents de mares *D. madeirensis*. A la figura 6 es mostren les fotografies de les tres espècies del subgrup de la *subobscura*: *D. guanche* Monclús, *D. madeirensis* Monclús i *D. subobscura* Collin.

Maria Monclús i Antoni Prevosti també consideren el tema dels hàbitats dels cellers i les poblacions de *Drosophila* en un article publicat els anys 1978-1979 (Monclús i Prevosti, 1978-1979). Els cellers són ambients peculiars per a les poblacions de *Drosophila*. Els llevats existents en els processos de fermentació del vi i els productes d'aquesta fermentació constitueixen un hàbitat en el qual es desenvolupen algunes espècies de *Drosophila*. La presència de l'alcohol és la característica més rellevant d'aquest ambient i les espècies dels cellers necessiten estar adaptades a aquest component. Aquest és el cas, per exemple, de *Drosophila melanogaster*, que es troba en gran nombre en els cellers i és més tolerant a la presència de l'alcohol que cap altra de les espècies del seu grup. Tanmateix, aquest ambient no és gens adequat per als espè-

D. guanche



D. subobscura



D. madeirensis



FIGURA 6. Fotografies de *Drosophila guanche* Monclús, *Drosophila madeirensis* Monclús i *Drosophila subobscura* Collin. L'espècimen de *D. guanche* i el de *D. subobscura* han estat gentilmente cedits per la doctora Montserrat Papaceit del Departament de Genètica de la Facultat de Biologia de la Universitat de Barcelona; l'espècimen de *D. madeirensis*, pel doctor Mauro Santos i altres companys del Departament de Genètica i Microbiologia de la Universitat Autònoma de Barcelona. Les fotografies digitals han estat realitzades pel doctor Rafael Romero i el doctor Miquel Vila, amb la col·laboració de la doctora Montserrat Papaceit, del Departament de Genètica de la Facultat de Biologia de la Universitat de Barcelona.

cimens de *Drosophila simulans*, una espècie sinmòrfica (bessona) de *D. melanogaster*. Fins i tot a les àrees on aquella espècie és molt més freqüent que *D. melanogaster*, no es troba dintre dels cellers.

En aquest article, Monclús i Prevosti comparen mostres de *Drosophila* procedents de cellers amb mostres capturades a les mateixes àrees en habitatges humanitzats i exteriors. Van capturar un total de 4.170 espècimens en onze cellers, en els

quals van trobar un total de vuit espècies de *Drosophila* (*D. melanogaster*, *D. simulans*, *D. lebanonensis*, *D. virilis*, *D. funebris*, *D. repleta*, *D. hydei* i *D. immigrans*). L'espècie dominant era *Drosophila melanogaster*; també era notable l'absència de *Drosophila simulans*, exceptuant uns pocs espècimens trobats al celler de Freixenet, a pesar que aquesta era l'espècie dominant a l'exterior d'aquests hàbitats. Una altra observació digna d'esment és la quasi constant presència als cellers de l'espècie *Drosophila lebanonensis*, amb freqüències al voltant del 10%. *Drosophila funebris* la van trobar a la meitat dels cellers, però amb unes freqüències a vegades molt considerables; també és curiós que *Drosophila virilis*, una espècie molt poc freqüent a Espanya, la van trobar a dos cellers, un d'ells a Elx, on aquesta espècie era força freqüent a l'exterior. En comparar aquestes mostres de cellers amb una mostra molt gran (32.678 espècimens) d'individus capturats a la natura (en ambients exteriors) en àrees geogràfiques equivalents, Monclús i Prevosti van comprovar que les espècies indígenes com *D. subobscura*, *D. phalerata* o *D. cameraria* no es troben als cellers; totes les espècies capturades en aquest hàbitat particular són cosmopolites o almenys tenen una distribució molt àmplia.

Maria Monclús i alguns dels seus col·laboradors vam dur a terme també un estudi a llarg termini de la dinàmica ecològica i microevolutiva d'una comunitat de drosofílids a la localitat de Bordils (Girona). Les captures es van dur a terme en dos períodes, molt allunyats en el temps. Durant el primer període (setembre 1979 - agost 1981), s'efectuaren captures mensuals durant les quals es col·locaven vint trampes al lloc de captura (una plantació de *Populus nigra*, a prop del poble), i es feien captures successives al llarg del dia en intervals de trenta minuts. Durant el segon període, les captures s'efectuaren des del mes d'octubre de 1996 fins al mes de juliol de 1997.

Un dels objectius d'aquest estudi era comprovar si hi havia hagut una pèrdua de biodiversitat en el segon període, amb les corresponents implicacions microevolutives que això comportava. Com que durant el primer període es va detectar un fort component estacional de la biodiversitat mitjançant el mètode de la *rarefaction*, durant el segon període només es va efectuar una captura a cada estació de l'any. La diversitat s'analitzà fent una estimació de la riquesa d'espècies, utilitzant els índexs de diversitat de Shannon i Fisher, els índexs d'uniformitat de Pielou i Molinari i la mesura de dominància de Berger-Parker. Es va detectar una disminució significativa de la diversitat en el segon període (Argemí *et al.*, 1999). En aquest segon període també s'observà un increment de la dominància de l'espècie més freqüent en les captures, *Drosophila subobscura*. Sis espècies capturades durant el primer període no es van detectar en el segon, però cal esmentar que tres d'aquestes sis espècies eren poc freqüents i, per tant, la seva absència en el segon període pot ser deguda als efectes de mostratge. L'absència d'una de les altres tres espècies (*Drosophila picta*) es pot atribuir amb quasi tota seguretat a la seva desaparició del lloc de captura a causa de la dessecació d'unes zones d'aiguamolls.

També s'estudiaren els models d'activitat diària de sis espècies de *Drosophila* (*D. subobscura*, *D. simulans*, *D. melanogaster*, *D. immigrans*, *D. phalerata* i *D. testacea*) a la mateixa localitat de Bordils (Argemí *et al.*, 2000). Es detectà un model de distribució clarament bimodal, al llarg del dia, de totes les espècies, malgrat que aquest model variava segons l'estació: és clarament bimodal amb dos pics d'abundància molt ben separats des de l'abril fins a l'octubre, però els dos pics d'abundància tendeixen a desaparèixer durant els mesos d'hivern. Aquest model ha estat observat per altres autors en moltes altres espècies de *Drosophila*. En general, els mascles i les femelles de cada espècie presenten patrons d'activitat diària equivalents; en el cas de *Drosophila subobscura*, tanmateix, les diferències detectades entre mascles i femelles podrien ser degudes al fet que els mascles es mostren particularment actius durant algunes hores extremes del dia, en les quals presenten un màxim d'abundància. Maria Monclús també participà en un altre treball en el qual s'estudiava la dinàmica microevolutiva de l'activitat dels individus adults de diferents espècies de *Drosophila* a Bordils, analitzant la variació de la composició d'espècies segons el mètode de captura emprat i la ubicació de les trapes. També s'estudià la variació de la proporció de sexes de les espècies més abundants segons el mètode de captura emprat (Argemí *et al.*, 2002), i Prevosti participà en un últim treball en el qual es comparaven les activitats diàries i estacionals de les nou espècies més abundants capturades a la localitat de Bordils (*D. subobscura*, *D. melanogaster*, *D. simulans*, *D. immigrans*, *D. phalerata*, *D. testacea*, *D. cameraria*, *D. hydei* i *D. picta*) en dos períodes molt separats en el temps (ja esmentats anteriorment) (Argemí *et al.*, 2003).

Però la nostra estimada espècie paleàrtica *Drosophila subobscura* ens tenia reservada una sorpresa que ni Antoni Prevosti, ni Maria Monclús ni cap dels seus col·laboradors ens podíem imaginar: l'any 1978 l'espècie va colonitzar el continent americà. Concretament va ser detectada per primera vegada a la localitat de Puerto Montt, a Xile. Les dues primeres publicacions referents a aquest procés colonitzador van aparèixer l'any 1981: el primer treball va ser en forma de dues comunicacions en el V Congreso Latinoamericano de Genética organitzat per la Sociedad de Genética de Chile, en la seva xiv reunió anual celebrada del 25 al 31 d'octubre de 1981 a Viña del Mar (Brncic *et al.*, 1981a, i Prevosti *et al.*, 1981). La segona publicació va ser un article aparegut a la revista *Genetica* (Brncic *et al.*, 1981b).

En una de les comunicacions a l'esmentat congrés es donen les primeres dades del polimorfisme cromosòmic de les poblacions colonitzadores del Nou Món. En el Vell Món l'espècie és polimòrfica per més de vuitanta ordenaments cromosòmics que resulten d'inversions simples o de combinacions entre elles. Brncic, Budnik i Prevosti van considerar interessant conèixer quina part d'aquest polimorfisme havia estat transportada a Amèrica pels primers colonitzadors i quina fracció d'aquest s'havia mantingut fins a aquell moment en les poblacions xilenes. En

aquestes poblacions colonitzadores van detectar els següents ordenaments cromosòmics: A_{st} i A_2 del cromosoma A; J_{st} i J_1 del cromosoma J; E_{st} , E_{1+2} , E_{1+2+9} , $E_{1+2+9+12}$, $E_{1+2+9+3}$ i E_{16} (aquesta última inversió era una inversió nova) del cromosoma E; U_{st} , U_{1+2} i U_{1+2+8} del cromosoma U, i O_{st} , O_5 (la qual inicialment Prevosti fa confondre amb la inversió O_{22} , molt semblant a la O_5 ; l'error, que ell mateix va detectar, era comprensible, ja que ambdues inversions són molt poc freqüents a Europa), O_{3+4} , O_{3+4+8} , O_{3+4+7} , O_{3+4+2} i O_7 del cromosoma O. Aquest polimorfisme cromosòmic detectat al Nou Món recordava el de les poblacions de l'est i sud-oest d'Espanya. Conclouen que els individus colonitzadors probablement procedien d'aquestes regions del Vell Món. A la segona comunicació del primer treball, Prevosti i col·laboradors (entre ells Maria Monclús) donen les primeres dades referents al polimorfisme cromosòmic i aloenzimàtic de quatre poblacions xilenes de *Drosophila subobscura* (Valdivia, Laja, Chillán i Santiago de Xile). Tant pel que fa al polimorfisme cromosòmic com a l'enzimàtic, no es van detectar diferències entre les quatre poblacions colonitzadores estudiades; tanmateix, aquestes es diferenciaven clarament de les poblacions europees d'origen. Les associacions entre allels aloenzimàtics i alguns ordenaments cromosòmics es reforçaven notablement en les poblacions colonitzadores a causa de l'efecte fundador i apareixien noves associacions.

En el treball de Brncic i col·laboradors (Brncic *et al.*, 1981b), els autors comenten que l'expansió de l'espècie a Xile ha estat molt ràpida, i que, fins aquella data, s'havia detectat al llarg d'una distància d'uns dos mil quilòmetres nord-sud. Les noves poblacions colonitzadores s'havien establert molt bé en els nous hàbitats i tenien un polimorfisme cromosòmic força elevat. Basant-se en els ordenaments existents en les poblacions xilenes, Brncic i col·laboradors (entre ells, Antoni Prevosti i Maria Monclús) formularen i provaren una hipòtesi respecte a l'origen i les característiques del grup d'individus colonitzadors, i van deduir que, possiblement, aquests procedien de l'est o del sud-est d'Espanya, i que eren un grup constituït per deu o més individus. En aquest treball és on s'indica que *Drosophila subobscura* es va detectar per primera vegada a Amèrica, a Puerto Montt, el mes de febrer de 1978 (l'estiu austral); l'espècie es va capturar al jardí d'una casa particular dins la ciutat, on cada any a la mateixa època els membres del Departament de Biologia Cel·lular i Genètica de la Universitat de Xile recollien mostres de *Drosophila*, sense que mai abans haguessin detectat la presència de *Drosophila subobscura*.

Durant el mateix estiu immediatament després de ser capturada a Puerto Montt l'espècie no va ser detectada a la part central de Xile, però al final de 1978 (la següent primavera austral) l'espècie ja va ser detectada en quantitats apreciables en una àrea bastant extensa i, encara que amb una freqüència molt petita, l'estiu de 1979 es va trobar molt cap al nord del país, arribant fins a La Serena. Durant l'octubre de 1981, en una expedició que Antoni Prevosti, Maria Monclús i jo ma-

teix, Lluís Serra, vam fer per detectar la presència de l'espècie colonitzadora al sud de Xile, vam decidir conèixer si l'espècie havia pogut travessar la barrera dels Andes, barrera ecològica natural que separa Xile de l'Argentina. Vam triar la localitat argentina de San Carlos de Bariloche, situada a prop del llac Nahuel Huapi; en aquesta latitud hi ha un pas natural des de Xile fins a Bariloche, amb molts llacs i amb una arboreda contínua. La mostra es va capturar a les rodalies del poble, a prop del llac. Es van obtenir 998 espècimens de drosofilids, dels quals 987 pertanyien a l'espècie *Drosophila subobscura* (Prevosti *et al.*, 1983). A la taula 1 s'indiquen les proporcions de *Drosophila subobscura* detectades en les captures realitzades per Antoni Prevosti, Maria Monclús i Lluís Serra els anys 1979, 1980 i 1981 a Xile i a l'Argentina.

Però, com si no n'hi hagués prou amb això, l'any 1982 *Drosophila subobscura* es va detectar també per primera vegada a l'Amèrica del Nord. Andrew Beckenbach la va descobrir a la localitat de Port Townsend (48° N), una localitat costanera de l'estat de Washington, als Estats Units, propera a la frontera amb el Canadà. El mateix Beckenbach la va detectar poc després en altres localitats de l'estat de Washington i també a l'estat d'Oregon i al Canadà, a les rodalies de Vancouver (Beckenbach i Prevosti, 1986). Durant la tardor de l'any 1983, Monclús i Prevosti detectaren *D. subobscura* a les localitats de Davis i El Río, a Califòrnia, i la tardor de l'any següent (1984) la van tornar a capturar a Califòrnia en diferents localitats (vegeu la taula 2). En totes aquestes captures, la freqüència de *Drosophila subobscura* era molt baixa. Les màximes freqüències les trobaren a Davis i Gilroy (vegeu la taula 2), però fins i tot en aquestes dues localitats van necessitar capturar un gran nombre de drosòfiles per obtenir una mostra suficient que permetés fer una anàlisi dels polimorfismes cromosòmic i enzimàtic d'aquestes poblacions. Aquests resultats contrasten amb els obtinguts per Lluís Serra i Francesc Mestres durant la primavera de l'any 1985, els quals van dur a terme captures massives de *D. subobscura* a Davis i Eureka, i també en van capturar moltes a Gilroy; fins i tot van trobar també l'espècie al sud de Califòrnia, a Ojai, amb una freqüència molt baixa i semblant a la detectada per Monclús i Prevosti la tardor anterior (taula 2).

El conjunt de dades obtingudes a l'Amèrica del Nord demostrava, doncs, que allà també s'havia establert l'espècie colonitzadora *Drosophila subobscura*, igual que succeïa a l'Amèrica del Sud. Des de l'any 1982 l'espècie s'ha anat capturant en un àrea molt extensa, des de la Colúmbia Britànica, al Canadà, fins a prop de Los Angeles, a Califòrnia. Mentre que a l'Amèrica del Sud hi ha moltes raons que permeten afirmar que la colonització no podia haver començat molt abans de 1978, la data en què es va iniciar a l'Amèrica del Nord és menys segura. A l'àrea on la va detectar Andrew Beckenbach feia molt de temps que no s'estudiaven les poblacions de drosofilids. A més a més, mentre que a Xile no existeix cap espècie autòctona del grup de l'*obscura* (els subgrups del qual es descriuen a

TAULA 1
Captures realitzades a l'Amèrica del Sud
els anys 1979, 1980 i 1981

Localitat	Proporció de D. subobscura
La Serena 29° 55' S N = 1.447	1,3 %
Los Vilos 31° 54' S N = 414	1,2 %
La Campana 32° 58' S N = 577	20,8 %
Viña del Mar 33° 01' S N = 869	68,5 %
Santiago 33° 30' S N = 1.725	4,1 %
Melocotón 35° 39' S N = 113	17,7 %
Chillán 36° 36' S N = 729	60,5 %
Laja 37° 10' S N = 1.600	99,1 %
Temuco 38° 46' S N = 226	96,9 %
Valdivia 39° 48' S N = 1.360	87,8 %
Puerto Montt 41° 28' S N = 1.178	42,9 %
Castro (Xile) 42° 30' S N = 282	96,1 %
Coihaique 45° 35' S N = 1.284	47,5 %
San Carlos de Bariloche (Argentina) 41° 11' S N = 998	98,9 %

TAULA 2
Captures realitzades a l'Amèrica del Nord
els anys 1983, 1984 i 1985

Localitat	Proporció de D. subobscura
Davis (1983) 38° 33' N N = 4.466	1,3 %
Davis (1984) 38° 33' N N = 789	1,0 %
Gilroy (1984) 37° 00' N N = 12.302	1,1 %
Sta. Margarita (1984) 35° 22' N N = 513	1,2 %
Ojai (1984) 34° 28' N N = 821	0,2 %
Corona (1984) 33° 52' N N = 48	0,0 %
Escondido (1984) 33° 07' N N = 707	0,0 %
Placerville (1984) 38° 43' N N = 2.223	0,04 %
Friant (1984) 36° 58' N N = 6.086	0,0 %
Eureka (1985) 40° 49' N N = 1.562	69,4 %
Davis (1985) 38° 33' N N = 1.206	45,5 %
Gilroy (1985) 37° 00' N N = 909	13,8 %
Ojai (1985) 34° 28' N N = 934	0,5 %

Regne:	<i>Animalia</i>
Fílum:	<i>Arthropoda</i>
Classe:	<i>Insecta</i>
Ordre:	<i>Diptera</i>
Família:	<i>Drosophilidae</i>
Subfamília:	<i>Drosophilinae</i>
Gènere:	<i>Drosophila</i>
Subgènere:	<i>Sophophora</i>
Grup d'espècies:	<i>Obscura</i>

Subgrups d'espècies:



affinis
microlabis
obscura
pseudoobscura
sinobscura
subobscura

Subgrup *subobscura*:

D. guanche (Monclús, 1976)
D. madeirensis (Monclús, 1984)
D. subobscura (Collin, 1936)

FIGURA 7. Classificació actualitzada del grup de l'*obscura*, amb les espècies que integren el subgrup de la *subobscura*.

la figura 7), ni tan sols espècies de color molt fosc semblants a les d'aquest grup amb les quals es pugui confondre *D. subobscura*, a l'àrea colonitzada de l'oest de l'Amèrica del Nord es troben algunes espècies del grup de l'*obscura* com *Drosophila pseudoobscura*, *Drosophila persimilis*, *Drosophila miranda*, *Drosophila athabasca* o *Drosophila azteca*. Observades a simple vista, totes es poden confondre amb *Drosophila subobscura*, la qual pot passar desapercebuda si no es busca expressament o s'analitza amb molta cura la composició d'espècies del material capturat (Prevosti *et al.*, 1987). Això sí, almenys a Califòrnia, a l'àrea de Davis, es pot afirmar que l'espècie colonitzadora no s'hi trobava abans de 1975, ja que durant aquest any Dobzhansky i Ayala feren captures periòdiques de *Drosophila* en aquella zona per estudiar els polimorfismes cromosòmics i al·loenzimàtics de *Drosophila pseudoobscura*; per tant, si a les mostres capturades hi hagués hagut algun espècimen de *Drosophila subobscura*, de ben segur que l'haurien detectat,

ja que ambdues espècies es diferencien molt bé tant pel polimorfisme cromosòmic com per l'al·loenzimàtic.

Un altre aspecte interessant a tenir en compte és si la colonització de l'Amèrica del Sud i la de l'Amèrica del Nord estan relacionades. Fins i tot amb les dades que Prevosti, Monclús i els seus col·laboradors teníem en aquell moment, es podia afirmar sense cap mena de dubte que sí. La doble colonització d'Amèrica per *Drosophila subobscura* ha ofert, doncs, una oportunitat única per dur a terme estudis evolutius. Es pot comparar amb un gran experiment evolutiu a escala intercontinental, amb dues rèpliques (una a l'Amèrica del Sud i l'altra a l'Amèrica del Nord). Això ha permès al grup del professor Prevosti obtenir resultats molt importants i significatius que s'han publicat a les millors revistes internacionals de l'especialitat, però aquesta és una altra història que no puc comentar en aquest article. De ben segur que si Antoni Prevosti i Maria Monclús no haguessin tingut aquesta vocació naturalista, molts dels processos evolutius que he esmentat no s'haurien arribat a conèixer.

AGRAÏMENTS

Vull agrair en primer lloc a la doctora Mercè Durfort, del Departament de Biologia Cel·lular de la Universitat de Barcelona, la proposta que em va fer d'escriure aquest treball i les seves revisions i comentaris del manuscrit i de les figures; també al doctor Francesc Mestres, del Departament de Genètica de la Facultat de Biologia de la Universitat de Barcelona, la seva col·laboració amb la recerca bibliogràfica, la revisió del manuscrit i de les figures i els seus comentaris referents a la redacció d'alguns aspectes del treball; també a la doctora Montserrat Papaceit, del mateix departament, qui gentilmente em va cedir els exemplars de *D. guanche*, els seus comentaris referents al manuscrit i les figures, així com la seva col·laboració en l'obtenció de les fotografies digitals de les tres espècies, *D. subobscura*, *D. guanche* i *D. madeirensis*, que van ser fetes pels doctors Rafael Romero i Miquel Vila, també del Departament de Genètica, als quals agraeixo sincerament la feina realitzada. Finalment, vull donar les gràcies al doctor Mauro Santos i als altres companys del Departament de Genètica i Microbiologia de la Universitat Autònoma de Barcelona, que van cedir-me gentilmente els exemplars de *D. madeirensis*.

LLUÍS SERRA I CAMÓ
Catedràtic de genètica de la Universitat de Barcelona
Professor emèrit de la Universitat de Barcelona
Membre de la Reial Acadèmia de Ciències i Arts de Barcelona
lserra@ub.edu

BIBLIOGRAFIA

- ARGEMÍ, M.; BÄCHLI, G.; MESTRES, F.; SERRA, L. (2000). «Analysis of the diurnal activity patterns of six species of *Drosophila* (Diptera; Drosophilidae) at Bordils (North East of Spain)». *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, vol. 73, p. 337-348.
- ARGEMÍ, M.; MESTRES, F.; PREVOSTI, A.; SERRA, L. (2003). «Microevolutionary dynamics of a community of Drosophilids». *J. Zool. Sys. Evol. Res.*, núm. 41, p. 57-63.
- ARGEMÍ, M.; MONCLÚS, M.; MESTRES, F.; SERRA, L. (1999). «Comparative analysis of a community of Drosophilids (*Drosophilidae*; *Diptera*) sampled in two periods widely separated in time». *J. Zool. Sys. Evol. Res.*, núm. 37, p. 203-210.
- (2002). «Estudi d'una comunitat de drosofilids (*Drosophilidae*: *Diptera*) a la localitat de Bordils (Girona)». *Butll. Inst. Cat. Hist. Nat.*, núm. 70, p. 79-89.
- BECKENBACH, A.; PREVOSTI, A. (1986). «Colonization of North America by the European species *Drosophila subobscura* and *Drosophila ambigua*». *Am. Mid. Nat.*, núm. 115, p. 10-18.
- BRNCIC, D.; BUDNIK, M.; PREVOSTI, A. (1981a). «Polimorfismo cromosómico en poblaciones chilenas de *Drosophila subobscura* (Chromosomal polymorphism in Chilean populations of *Drosophila subobscura*)». *Archivos de Biología y Medicina Experimentales*, núm. 14, p. 46.
- BRNCIC, D.; PREVOSTI, A.; BUDNIK, M.; MONCLÚS, M.; OCAÑA, J. (1981b). «Colonization of *Drosophila subobscura* in Chile. I. First population and cytogenetic studies». *Genetica*, núm. 56, p. 3-9.
- BUZZATI-TRAVERSO, A. (1941). «Genetica di popolazioni in *Drosophila*. II. I cromosomi di 5 specie del "gruppo obscura" e la incrociabilità di varie razze geografiche». *Scientia Genetica*, núm. 2 (XIX), fasc. 2, p. 1-18.
- DOBZHANSKY, Th. (1943). «Genetics of Natural Populations. IX. Temporal changes in the composition of populations of *Drosophila pseudoobscura*». *Genetics*, núm. 28, p. 162-186.
- (1948). «Genetics of Natural Populations. XVIII. Experiments on chromosomes of *Drosophila pseudoobscura* from different geographical regions». *Genetics*, núm. 33, p. 588-602.
- DOBZHANSKY, Th.; LEVENE, H. (1948). «Genetics of Natural Populations. XVII. Proof of operation of natural selection in wild populations of *Drosophila pseudoobscura*». *Genetics*, núm. 33, p. 537-547.
- FRIZZI, G. (1950). «I cromosomi delle ghiandole salivari di *Drosophila subobscura* Collin». *Scientia Genetica*, núm. 3, p. 205-214.
- FROLOVA, S. L.; ASTAUROV, B. L. (1929). «Die chromosomengarnitur als systematisches Merkmal (eine vergleichende Untersuchung der russischen und amerikanischen *Drosophila obscura* Fall.)». *Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.*, núm. 10, p. 201-213.
- L'HÉRITIER, Ph.; TEISSIER, G. (1933). «Étude d'une population de Drosophiles en équilibre». *C. R. Acad. Sci.*, núm. 197, p. 1765-1767.
- MATHER, K.; DOBZHANSKY, Th. (1939). «Morphological differences between the «races» of *D. pseudoobscura*». *Amer. Nat.*, núm. 73, p. 5-25.
- MOLTÓ, M. D.; FRUTOS, R. DE; MARTÍNEZ SEBASTIÁN, M. J. (1987). «The banding pattern

- of polytene chromosomes of *Drosophila guanche* compared with that of *Drosophila subobscura*». *Genetica*, núm. 75, p. 55-70.
- MONCLÚS, M. (1953). «Variación geográfica de los peines tarsales de los machos de *Drosophila subobscura*». *Genét. Ibér.*, núm. 5, p. 101-114.
- (1964). «Distribución y ecología de drosófilidos en España. I. Especies de *Drosophila* de la región catalana». *Genét. Ibér.*, núm. 16, p. 143-165.
- (1976). «Distribución y ecología de drosófilidos en España. II. Especies de *Drosophila* de las islas Canarias, con la descripción de una nueva especie». *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. Sec. Biol.*, núm. 74, p. 197-213.
- (1984). «Drosophilidae of Madeira, with the description of *Drosophila madeirensis*, n. sp.». *Sonderdruck aus Z. f. zool. Systematik u. Evolutionsforschung*, núm. 22, quadern 2, p. 94-103.
- MONCLÚS, M.; PREVOSTI, A. (1971). «The relationship between mating speed and wing length in *Drosophila subobscura*». *Evolution*, núm. 25 (1), p. 214-217.
- (1978-1979). «Cellars habitat and *Drosophila* populations». *Genét. Ibér.*, núm. 30-31, p. 189-201.
- PAPACEIT, M.; PREVOSTI, A. (1989). «Differences in chromosome A arrangement between *Drosophila madeirensis* and *Drosophila subobscura*». *Experientia*, núm. 45, p. 310-312.
- (1991). «A photographic map of *Drosophila madeirensis* polytene chromosomes». *J. Hered.*, núm. 82, p. 471-478.
- PAPACEIT, M.; SAN ANTONIO, J.; PREVOSTI, A. (1991). «Genetic analysis of extra sex combs in the hybrids between *Drosophila subobscura* and *D. madeirensis*». *Genetica*, núm. 84, p. 107-114.
- PREVOSTI, A. (1950). «Cromosomas gigantes de las glándulas salivales de cuatro especies europeas de *Drosophila* pertenecientes al grupo de la *obscura*». *Genét. Ibér.*, núm. 2, p. 185-192.
- (1951). «Datos de los caracteres *vti* y *vli* en una población natural de *Drosophila subobscura* Collin». *Genét. Ibér.*, núm. 3, p. 37-46.
- (1952). «Variabilidad genética en una población natural de *Drosophila subobscura*». *Genét. Ibér.*, núm. 4, p. 95-128.
- (1953). «Two newly introduced species of *Drosophila* found in Europe». *Dros. Inform. Serv.*, núm. 27, p. 110.
- (1954). «Variación geográfica de varios caracteres cuantitativos en poblaciones catalanas de *Drosophila subobscura*». *Genét. Ibér.*, núm. 6, p. 33-68.
- (1955a). «Geographical variability in quantitative traits in populations of *Drosophila subobscura*». *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, núm. 20, p. 294-299.
- (1955b). «Variación estacional en las dimensiones del ala de *Drosophila subobscura*». *Genét. Ibér.*, núm. 7, p. 45-54.
- (1957). «Viabilidad en cruces entre poblaciones de *Drosophila subobscura* de distinta procedencia geográfica». *Publicaciones del Instituto de Biología Aplicada*, núm. 26, p. 53-60.
- (1966). «Chromosomal polymorphism in Western Mediterranean populations of *Drosophila subobscura*». *Genet. Res.*, núm. 7, p. 149-158.
- (1971a). «Chromosomal polymorphism in *Drosophila subobscura* Coll. populations from the Canary Islands». *Genét. Ibér.*, núm. 23, p. 69-84.
- (1971b). «Chromosomal polymorphism in *Drosophila subobscura* populations from the Island of Madeira». *Genet. Res.*, núm. 2, p. 27-38.

- PREVOSTI, A. (1976). «Cariotipo de *Drosophila guancho* Monclús y *Dettopsomya nigrovittata* Malloch». *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. Sec. Biol.*, núm. 74, p. 215-217.
- PREVOSTI, A.; OCAÑA, J.; ALONSO, G. (1975). «Distances between populations of *Drosophila subobscura* based on chromosome arrangement frequencies». *Theor. Appl. Genet.*, núm. 45, p. 231-241.
- PREVOSTI, A.; RIBÓ, G.; GARCÍA, M. P.; SAGARRA, E.; AGUADÉ, M.; SERRA, L.; MONCLÚS, M. (1981). «Los polimorfismos cromosómico y aloenzimático en las poblaciones de *Drosophila subobscura* colonizadoras de Chile». *Archivos de Biología y Medicina Experimentales*, núm. 14, p. 20.
- PREVOSTI, A.; SERRA, L.; MONCLÚS, M. (1983). «*Drosophila subobscura* has been found in Argentina». *Dros. Infor. Serv.*, núm. 59, p. 103.
- PREVOSTI, A.; SERRA, L.; MONCLÚS, M.; MESTRES, F.; LATORRE, A.; RIBÓ, G.; AGUADÉ, M. (1987). «Colonización de América por *Drosophila subobscura*». *Evolución Biológica*, núm. 1, p. 1-24.
- SERRA, L.; PREVOSTI, A. (2000). «La evolución biológica, su ritmo y predicción». *Investigación y Ciencia*, núm. 291, p. 4-12.
- STALKER, H. D.; CARSON, H. L. (1949). «Seasonal variation in the morphology of *Drosophila robusta* Sturtevant». *Evolution*, núm. 3, p. 330-343.

Intervenció del president de la Reial Acadèmia de Ciències i Arts de Barcelona

La carrera científica i investigadora del professor Antoni Prevosti, començada després de la seva llicenciatura en ciències naturals a la Universitat de Barcelona i acabada el 1942 amb premi extraordinari, continuada a Roma, Edimburg i els Estats Units d'Amèrica i acabada a la seva universitat, ja està exposada amb més autoritat que la meua pels altres participants en aquesta publicació. També han estat exposats els seus mèrits com a introductor de l'anàlisi de la diferenciació genètica de les poblacions de *Drosophila subobscura* i els reconeixements que ha rebut, com ara la Medalla Narcís Monturiol al mèrit científic i tecnològic de la Generalitat de Catalunya (1989) i la Medalla d'Or de la Ciutat de Barcelona (1994).

En la meua contribució, en què exposaré les seves activitats al si de la Reial Acadèmia de Ciències i Arts de Barcelona, no puc més que afegir que en la meua època d'estudiant a la Universitat de Barcelona (de 1958 a 1963) jo ja sabia que el referent d'una prometedora branca de la biologia anomenada *genètica* a la universitat era el doctor Prevosti. No el vaig conèixer fins que vaig esdevenir membre de l'Acadèmia el 1989, ja que el meu professor de biologia a la meua carrera va ser el professor Josep Pons, també acadèmic i, segons he descobert preparant aquestes notes, company del doctor Prevosti en la seva estada a Roma. També he descobert que, quan el 1963 el doctor Prevosti va guanyar les oposicions a les primeres càtedres de genètica, va optar per triar la càtedra de Barcelona en comptes de l'anomenada *Universidad Central*, cosa poc freqüent i que jo faria uns quants anys més tard, després d'uns quants tombs per la geografia, amb la incomprensió dels meus col·legues madrilenys.

Quan el doctor Prevosti va entrar a l'Acadèmia ja havia fet la seva transició de la seva antropologia inicial a la genètica, tal com queda clar al seu discurs d'ingrés pronunciat el 29 de maig de 1969 i que porta per títol *La selección natural*. És una memòria extensa, d'un centenar de pàgines i que jo m'abstindré de valorar. El que sí que puc dir és que sembla una excel·lent introducció al tema, acompanyada de les referències de l'actualitat del moment. Aquesta exposició de la selecció natural de

l'any 1969 va ser completada en una lliçó posterior del doctor Prevosti a l'Acadèmia, pronunciada el 22 de gener de 1998, i que porta el títol *La selección natural. Treinta años después*. A la seva introducció, el doctor Prevosti escriu: «En el presente trabajo trato de situar, desde mi punto de vista, el significado de la selección natural en el contexto de los conocimientos actuales». Entre aquestes dues publicacions, el doctor Prevosti, a més de la seva activitat normal com a membre numerari, només va publicar un altre treball a les memòries de l'Acadèmia. Es tracta del discurs de la inauguració del curs 1990-1991, llegit el 18 d'octubre, i que porta el títol *Reflexions entorn de la posició de l'home a la natura. Una alternativa*. Aquest discurs, de caire més filosòfic, té un contingut que s'ajusta al seu títol. Comença amb una citació de Julian Huxley, que considera oscil·lant l'opinió sobre la posició de l'home respecte als altres animals. S'hi analitzen les tres fases del procés general de l'evolució: «l'evolució físicoquímica, la biològica i la cultural», i l'autor conclou opinant que «aquesta diferència —les superiors facultats cognitives de l'home respecte als altres éssers vius— no situa l'home fora de la natura, només és una manifestació d'una potencialitat d'aquesta, ja existent en el nivell biològic, encara que molt menys desenvolupada».

El doctor Prevosti, al llarg dels anys de la seva activitat com a acadèmic, ha donat la benvinguda, en nom de l'Acadèmia, a un bon nombre de nous membres. Així, trobem a les memòries de l'Acadèmia els discursos de resposta a les lliçons d'ingrés del doctor Ramon Parés i Farràs el 27 d'octubre de 1988, del doctor Josep Pons i Rosell, el 6 de juny de 1991, del doctor Josep Egozcue i Cuixart, el 25 de febrer de 1999 i del doctor Lluís Serra i Camó, el 28 de novembre de 2002.

Només em referiré breument al discurs de benvinguda al doctor Josep Egozcue, que es va titular *La celada genètica de l'espermatozoide humà*; no pel fet que el doctor Egozcue ja no sigui entre nosaltres, sinó perquè és la persona amb qui més vegades havíem parlat del mestratge del doctor Prevosti, ateses les meves especials relacions amb ell, primer a la Facultat de Ciències de la Universitat Autònoma de Barcelona i al seu deganat, on compartirem dos anys de treball comú, i després durant els més de quatre anys que col·laborarem al rectorat de la mateixa universitat. En les paraules d'introducció del seu discurs, el doctor Egozcue va manifestar el seu agraïment al doctor Prevosti, «mestre i amic, primer a acollir les meves inquietuds i els meus deficiències...». Atesa la brillant carrera científica i humana de Josep Egozcue, crec que aquest «acolliment» que ell va rebre és una bona mostra de les bones aptituds professionals que van caracteritzar el doctor Antoni Prevosti.

RAMON PASCUAL DE SANS

Catedràtic de física teòrica de la Universitat Autònoma de Barcelona
Exrector de la Universitat Autònoma de Barcelona
President de la Reial Acadèmia de Ciències i Arts de Barcelona

Paraules de cloenda del president de l'Institut d'Estudis Catalans

Quan la genètica ni tan sols tenia una assignatura a la universitat, Antoni Prevosti volia dedicar-s'hi. Amb la perseverança que sempre va defensar per ser un bon científic, Prevosti va aconseguir el seu objectiu i es convertí en un investigador i docent actiu fins al final de la seva vida, fent honor al càrrec de catedràtic emèrit de genètica a la Facultat de Biologia de la Universitat de Barcelona.

La seva llarga carrera com a investigador i professor queda palesa amb l'escola d'investigadors en genètica que ell va formar. Va ser pioner en la genètica de poblacions naturals a l'Estat espanyol, així com un estudiós notable de l'evolució.

Cap d'aquestes fites no va ser fàcil. Nascut a Barcelona el 15 de febrer del 1919, es llicencià en ciències, secció Naturals, per la Universitat de Barcelona, amb premi extraordinari el 1942. Es va doctorar a la Universitat de Madrid el 1948. Però com ell mateix va explicar, «El meu director de tesi va ser el doctor Alcobé. Ell promovia la genètica i en donava un curs a Madrid. Jo li vaig dir que m'interessava dedicar-m'hi, però, molt amablement, em va dir que ell no era genetista i que no creia que es pogués fer responsable correctament de la direcció d'una tesi sobre aquest tema». Així va ser com, acceptant una de les propostes del citat doctor Santiago Alcobé Noguer, catedràtic d'antropologia de la Universitat de Barcelona, va posar-se a estudiar l'alçada dels nens i nenes en edat escolar comparant dues classes socials. «Vaig anar a escoles municipals a prendre dades i després a escoles privades», havia explicat. En aquests centres va estudiar una mostra de 723 nenes i 726 nens de classe de renda baixa i 751 nens de classe benestant. La tesi es va titular «Estudio del crecimiento en escolares barceloneses» i va ser publicada el 1949 a *Trabajos del Instituto Bernardino de Sahagún* (VIII, Antropología) del Consell Superior d'Investigacions Científiques (CSIC).

La negativa sincera d'Alcobé davant la possible tesi sobre genètica no el va desencoratjar. Ja a Barcelona, mentre feia la tesi, havia pogut assistir a un curs amb el

professor Corrado Gini, sobre nous enfocaments de l'estadística. Això va fer que, poc després de doctorar-se, fes una estada de tres mesos a l'Istituto di Scienze Statistiche e Demografiche de Roma amb el professor Corrado Gini per ampliar els seus coneixements en aquest camp. L'estada a Roma el va portar fins a Ramon Margalef i aquest el va posar en contacte amb investigadors de l'Istituto Italiano di Idrobiologia, de Pallanza, on durant l'estiu del 1949 va fer una estada sota la direcció del professor Adriano Buzzati-Traverso. Amb ell va aprendre les tècniques de cultiu de *Drosophila*, alguns aspectes bàsics de la taxonomia del gènere i, sobretot, les tècniques d'extracció i tinció dels cromosomes politènics de les glàndules salivals de les larves, les quals van resultar decisives en els estudis de genètica evolutiva que duria a terme posteriorment.

Tot aquest bagatge el va poder posar en pràctica a l'Institute of Animal Genetics de la Universitat d'Edimburg, on va passar dos anys —gràcies a una beca del CSIC (1953)— estudiant els efectes genètics de la selecció artificial en la longitud del tòrax i de l'ala de *Drosophila melanogaster*, estudis que li van permetre aprofundir els seus coneixements de genètica quantitativa.

La seva activitat al CSIC havia començat molt abans, el 1942. Primer va treballar-hi com a becari a l'Instituto Bernardino de Sahagún de Antropología y Etnología (1942-1945); després va ser col·laborador interí del mateix institut (1945-1951), i més tard, col·laborador científic per oposició del Centre de Genètica Animal i Humana de Barcelona (1951-1956). Des del 1956 i fins al 1963 fou investigador científic per oposició d'aquest centre, i en el període 1963-1968 fou investigador científic supernumerari i després professor d'investigació.

La seva tasca docent a la Universitat de Barcelona va ser molt intensa. Immediatament després de llicenciar-se ja va impartir classes pràctiques de biologia general i d'antropologia des del curs 1943-1944 fins a l'any 1951; el 1955 fou nomenat professor encarregat del curs de genètica. Aquest curs va tenir un significat molt especial, ja que era la primera vegada que s'impartia la genètica com a assignatura en tot l'Estat. Va exercir en aquesta posició fins al 1959, quan va ser nomenat encarregat de la càtedra de genètica. El 1963 va guanyar per oposició la plaça de catedràtic de genètica. Va impartir l'assignatura de biologia general (1963-1969), la de genètica (1955-1986), la d'evolució (1962-1986) i tres cursos de doctorat entre el 1986 i el 1992 (Citogenètica i evolució, Teories de l'evolució i sexualitat, i Recombinació genètica i evolució).

Un científic tan distingit havia de tenir un lloc a l'acadèmia nacional. Fou així que l'Institut d'Estudis Catalans, en sessió plenària tinguda el dia 17 de febrer de 1978, acordà, a proposta de la Secció de Ciències, després Secció de Ciències Biològiques, designar Antoni Prevosti i Pelegrín membre de genètica de la dita secció. Prengué part de la nòmina de membres numeraris de l'Institut fins al moment del seu traspàs.

Va dirigir vint-i-tres tesis doctorals i divuit tesines de llicenciatura. En la seva recerca destaquen el estudis sobre la base genètica dels caràcters quantitius i les anàlisis del polimorfisme cromosòmic per inversions a l'espècie *Drosophila subobscura*, les quals han permès demostrar el caràcter adaptatiu d'aquest polimorfisme i analitzar la velocitat i el caràcter a vegades predictable dels canvis microevolutius. El 1989 la Generalitat de Catalunya li concedí la Medalla Narcís Monturiol al mèrit científic i tecnològic, i el 1994 l'Ajuntament de Barcelona li concedí la medalla al mèrit científic de la ciutat, en la categoria d'or.

El professor Prevosti fou també president de la Sociedad Española de Genética, i va dirigir la revista *Genética Ibérica*, publicació clau en la difusió dels coneixements genètics al nostre país entre les dècades dels cinquanta i els setanta.

Com a professor d'investigació supernumerari al CSIC, treballà en antropologia física, especialment en el desenvolupament infantil. Fou membre de la Reial Acadèmia de Ciències i Arts de Barcelona i membre supernumerari de la Reial Acadèmia de Medicina de Catalunya. Publicà prop de tres-cents articles sobre temes de la seva especialitat i prengué part del consell de redacció de diverses revistes nacionals i internacionals.

Antoni Prevosti i Pelegrín morí a Barcelona, la ciutat que el va veure néixer, l'1 de setembre de 2011, deixant enrere una tasca científica molt honorable que l'Institut d'Estudis Catalans agrairà i reconeixerà sempre.

SALVADOR GINER DE SAN JULIÁN
President de l'Institut d'Estudis Catalans

LLISTA DE MEMBRES DE L'INSTITUT D'ESTUDIS CATALANS AMB UNA BIOGRAFIA PUBLICADA
A LA COL·LECCIÓ «SEMBLANCES BIOGRÀFIQUES»

ALCOVER I SUREDA, Antoni M.	(1862-1932)
ALÒS-MONER I DE DOU, Ramon d'	(1885-1939)
ALSINA I BOFILL, Josep	(1904-1993)
ANGLADA I D'ABADAL, M. Àngels	(1930-1999)
ARAMON I SERRA, Ramon	(1907-2000)
BASTARDAS I PARERA, Joan	(1919-2009)
BATALLER I CALATAYUD, Josep Ramon	(1890-1962)
BOFILL I PICHOT, Josep M.	(1860-1938)
BOLÒS I CAPDEVILA, Oriol de	(1924-2007)
BROCÀ I DE MONTAGUT, Guillem M. de	(1850-1918)
CARIA, Rafael	(1941-2008)
CARNER I PUIG-ORIOI, Josep	(1884-1970)
CARRERAS I ARTAU, Joaquim	(1894-1968)
CASACUBERTA I ROGER, Josep M. de	(1897-1985)
CASASSAS I SIMÓ, Enric	(1920-2000)
CERVERA I ASTOR, Leandre	(1891-1964)
CLASCAR I SANOU, Frederic	(1873-1919)
COLOMER I POUS, Eusebi	(1923-1997)
COROMINES I MONTANYA, Pere	(1870-1939)
DOMINGO I SANJUÁN, Pere	(1896-1979)
DURAN I SANPERE, Agustí	(1887-1975)
ESTEVE I SUBIRANA, Antoni	(1902-1979)
FABRA I POCH, Pompeu	(1868-1948)
FARGAS I ROCA, Miquel A.	(1858-1916)
FOLCH I TORRES, Joaquim	(1886-1963)
FONT I QUER, Pius	(1888-1964)
FONTSERÈ I RIBA, Eduard	(1870-1970)
GUIMERÀ I JORGE, Àngel	(1845-1924)
MARAGALL I GORINA, Joan	(1860-1911)
MARGALEF I LÓPEZ, Ramon	(1919-2004)
MARTORELL I TRABAL, Francesc	(1887-1935)
MIRET I SANS, Joaquim	(1858-1919)
MOLL I CASASNOVAS, Francesc de Borja	(1903-1991)
NICOLAU D'OLWER, Lluís	(1888-1961)
OLIVER I TOLRÀ, Miquel dels Sants	(1864-1920)
PI I SUNYER, August	(1879-1965)
PIJOAN I SOTERAS, Josep	(1881-1963)
PRAT DE LA RIBA I SARRÀ, Enric	(1870-1917)
PREVOSTI I PELEGRÍN, Antoni	(1919-2011)
PUIG I CADAVALCH, Josep	(1867-1956)

ROCA-PONS, Josep	(1914-2000)
RUBIÓ I BALAGUER, Jordi	(1887-1982)
RUBIÓ I LLUCH, Antoni	(1856-1937)
RUYRA I OMS, Joaquim	(1858-1939)
SAGARRA I DE SISCAR, Ferran de	(1853-1939)
SARDÀ I DEXEUS, Joan	(1910-1995)
SARSANEDAS I VIVES, Jordi	(1924-2006)
SEGALÀ I ESTALELLA, Lluís	(1873-1938)
SERRA I HÚNTER, Jaume	(1878-1943)
SOLÉ I SABARÍS, Lluís	(1908-1985)
TEIXIDOR I BATLLE, Josep	(1920-1989)
TERRADAS I ILLA, Esteve	(1883-1950)
TRIAS I FARGAS, Ramon	(1922-1989)
TRUETA I RASPALL, Josep	(1897-1977)
TURRÓ I DARDER, Ramon	(1854-1926)
VALLS I TABERNER, Ferran	(1888-1942)
VILA I DINARÈS, Pau	(1881-1980)
VILLANGÓMEZ I LLOBET, Marià	(1913-2002)

SEMBLANCES BIOGRÀFIQUES

Títols publicats

- [1] Manuel RIBAS I PIERA, *Josep Puig i Cadafalch, cofundador i membre il·lustre de l'IEC* (1996)
- [2] Josep M. CAMARASA, *Ramon Turró, un modernista al laboratori* (1997)
- [3] Josep CARRERAS, *August Pi i Sunyer. Semblança biogràfica* (1998)
- [4] Manuel SUBIRÀ, *Pere Domingo. Semblança biogràfica* (1998)
- [5] Albert BALCELLS, *Enric Prat de la Riba i l'Institut d'Estudis Catalans* (1998)
- [6] Oriol CASASSAS, *Miquel A. Fargas i Roca i els nous horitzons* (1999)
- [7] Xavier BARRAL, *Josep Pijoan. Del salvament del patrimoni artístic català a la història general de l'art* (1999)
- [8] M. Àngels Anglada i d'Abadal. *Sessió en memòria* (1999)
- [9] Eulàlia DURAN, *Agustí Duran i Sanpere. Semblança biogràfica* (2000)
- [10] Francesc FONTBONA, *Joaquim Folch i Torres. Semblança biogràfica* (2000)
- [11] Jordi SALES, *Jaume Serra i Hünter. Semblança biogràfica* (2000)
- [12] Carles MIRALLES i Anscari M. MUNDÓ, *Lluís Nicolau d'Olwer. Semblança biogràfica* (2000)
- [13] Josep M. FONT, *Guillem M. de Brocà. Semblança biogràfica* (2000)
- [14] Oriol de BOLÒS, *Pius Font i Quer. Semblança biogràfica* (2000)
- [15] Antoni ROCA, *Esteve Terradas i Illa. Semblança biogràfica* (2000)
- [16] Joan VENY, *Antoni M. Alcover i Sureda. Semblança biogràfica* (2000)
- [17] Pere LLUÍS FONT, *Joaquim Carreras i Artau. Semblança biogràfica* (2000)
- [18] *Enric Casassas i Simó. Sessió en memòria* (2000)
- [19] David SERRAT, *Lluís Solé i Sabarís. Semblança biogràfica* (2000)
- [20] *Ramon Aramon i Serra. Sessió en memòria* (2001)
- [21] Antoni SERRA i RAMONEDA, *Joan Sardà i Dexeus. Semblança biogràfica* (2001)
- [22] Aina MOLL, *Francesc de Borja Moll. Semblança biogràfica* (2001)
- [23] *Josep Roca-Pons. Sessió en memòria* (2001)
- [24] Josep Enric LLEBOT, *Eduard Fontserè i Riba. Semblança biogràfica* (2002)
- [25] Carles MIRALLES, *Lluís Segalà i Estalella. Semblança biogràfica* (2002)
- [26] Albert BALCELLS, *Ramon d'Alòs-Moner i de Dou. Semblança biogràfica* (2003)
- [27] Jaume CABRÉ, *L'ocellot sinistre. Semblança biogràfica d'Àngel Guimerà* (2003)
- [28] Pere LLUÍS FONT, *Eusebi Colomer i Pous. Semblança biogràfica* (2003)
- [29] Ricard GUERRERO, *Josep Alsina i Bofill, amor a la professió, amor a la llengua, amor al país. Semblança biogràfica de Josep Alsina i Bofill* (2003)
- [30] M. Teresa FERRER, *Joaquim Miret i Sans. Semblança biogràfica* (2003)
- [31] Josep M. MAS i SOLENCH, *Ferran Valls i Taberner. Semblança biogràfica* (2004)
- [32] Oriol CASASSAS, *Josep Trueta i Raspall, el símbol. Semblança biogràfica de Josep Trueta i Raspall* (2004)
- [33] Salvador REGUANT, *Josep Ramon Bataller i Calatayud. Semblança biogràfica* (2004)
- [34] *Marià Villangómez. Sessió en memòria* (2004)
- [35] Carles A. GASÒLIBA, *Ramon Trias i Fargas. Semblança biogràfica* (2004)
- [36] *Homenatge a Joaquim Ruyra en el centenari de 'Marines i boscatges' (1903-2003)* (2005)
- [37] Manuel CASTELLET, *Josep Teixidor i Batlle. Semblança biogràfica* (2005)

- [38] Carles MIRALLES, «Un xic exòtic i desorientat». *Semblança de Joan Maragall l'últim any de la seva vida* (2005; 1a reimpr., 2011)
- [39] Ramon Margalef. *Sessió en memòria* (2005)
- [40] Eva SERRA, *Ferran de Sagarra i de Siscar. Semblança biogràfica* (2005)
- [41] Josep MASSOT, *Jordi Rubió i Balaguer. Semblança biogràfica* (2005)
- [42] Joan VILÀ-VALENTÍ, *Pau Vila i Dinarès. Semblança biogràfica* (2006)
- [43] Joan SOLÀ, *Pompeu Fabra i Poch. Semblança biogràfica* (2006; 1a reimpr., 2011)
- [44] Albert BALCELLS, *Francesc Martorell i Trabal. Semblança biogràfica* (2006)
- [45] Jacint CORBELLA, *Antoni Esteve i Subirana. Semblança biogràfica* (2006)
- [46] Oriol CASASSAS, *Leandre Cervera i Astor. Semblança biogràfica* (2007)
- [47] Josep VALLVERDÚ, *Josep Carner i Puig-Oriol. Semblança biogràfica* (2008; 1a reimpr., 2011)
- 48 Albert BALCELLS, *Antoni Rubió i Lluch, historiador i primer president de l'Institut d'Estudis Catalans* (2008)
- 49 *Oriol de Bolòs i Capdevila. Sessió en memòria* (2009)
- 50 Joaquim MOLAS, *Miquel dels Sants Oliver i Tolrà. Semblança biogràfica* (2009)
- 51 Josep M. CAMARASA, *Josep M. Bofill i Pichot. Semblança biogràfica* (2009)
- 52 *Jordi Sarsanedas. Sessió en memòria* (2010)
- 53 *Rafael Caria. Sessió en memòria* (2010)
- 54 *Joan Bastardas. Sessió en memòria* (2011)
- 55 *Josep M. de Casacuberta i Roger. Sessió en memòria* (2012)
- 56 JOSEP MASSOT I MUNTANER, *Frederic Clascar i Sanou. Semblança biogràfica* (2012)
- 57 ALBERT BALCELLS, *Pere Coromines i Montanya. Semblança biogràfica* (2013)
- 58 *Antoni Prevosti i Pelegrín. Sessió en memòria* (2013)



9 788499 651606