

SOCIETAT CATALANA DE BIOLOGIA

FILIAL DE L'INSTITUT D'ESTUDIS CATALANS

COL·LOQUIS - VII

EVOLUCIÓ

BARCELONA

1974

**COL·LOQUIS
DE LA
SOCIETAT CATALANA DE BIOLOGIA**

**VII
EVOLUCIÓ**

SOCIETAT CATALANA DE BIOLOGIA
FILIAL DE L'INSTITUT D'ESTUDIS CATALANS

COL·LOQUIS - VII

EVOLUCIÓ

BARCELONA

1974

AQUEST VOLUM HA ESTAT IMPRÈS
AMB LA COOPERACIÓ ECONÒMICA DE
LABORATORI FIDES
LABORATORIS DEL DR. ESTEVE, S. A.
COMERCIAL LETI-UQUIFA, S. A.
LABORATORI P.E.V. Y A.
LABORATORIS ROBERT, S. A.
ESPECIALITATS FARMACÈUTIQUES BIOHORM (J. URIACH I CIA., S. A.)

ISBN 84-7283-099-3

Dipòsit legal: B. 25.939 - 1974

Tallers Gràfics A. Núñez - París, 208 - Barcelona

Els dies 19, 20 i 21 de gener de 1972 tingué lloc el setè dels colloquis de la SOCIETAT CATALANA DE BIOLOGIA, el qual fou dedicat a l'estudi de l'Evolució. Les sessions foren celebrades en el Palau Dalmases, a Barcelona, sota la presidència del DR. JOSEP TRUETA.

This One



KJL9-7SX-9029

L'EVOLUCIÓ DE L'UNIVERS

per JOAN MARTORELL

És aquesta una qüestió que ha preocupat l'home des de sempre i que transcendeix realment el punt de vista estrictament físic des del qual la vull enfocar. He de començar, doncs, demanant disculpa per la manera forçadament parcial de presentar-la i també per la poca precisió de la informació que en tan breus moments hom pot donar.

Per a saber com pot evolucionar qualsevol sistema físic, el primer que ens ha de preocupar ha d'ésser la seva composició. Cal, doncs, que d'entrada, puguem posseir el major nombre de dades sobre el seu estat present, i llavors, aplicant les lleis fonamentals de la física, podrem intentar de deduir quin ha estat el seu passat i quin serà el seu futur. Quan el sistema que volem estudiar és l'Univers, ens trobem amb algunes dificultats, principalment que el nostre camp d'observació és certament reduït, és a dir, que no el podem contemplar totalment, sinó tan sols el nostre entorn. Els nostres límits d'observació se situen a uns 5.000.000.000 anys de llum, xifra que ens pot semblar gran referida a les nostres distàncies humanes, però que certament és insuficient quan hom pretén de descriure un espai que se suposa infinit. Dit altrament: només tenim un coneixement local de l'Univers i, per tant, les prediccions sobre el seu comportament global són necessàriament pobres. D'altra banda, els nostres coneixements històrics són una mica millors, puix que ens permeten de fixar una antiguitat mínima d'uns 10^{10} anys; diguem que aquesta seria la data en què comença la història, bé que, del que va passar abans, tampoc no en sabem massa. Aquesta manca de coneixença fa que hi hagi diverses teories, més o menys acceptables segons els gustos de cadascú, que intenten d'explicar aquesta evolució: des de teories tipus *big bang* (Gamow) amb universos en expansió, passant per teories amb universos pulsants, i fins i tot amb universos amb creació contínua de matèria.

Les teories tipus *big bang* suposen que l'Univers va tenir un principi, és a dir, que hi va haver un procés de creació, i que en aquest inici la matèria-energia que ara omple tot l'espai era condensada quasi en un sol

punt en una forma extremament compacta. En aquestes condicions, l'equilibri és impossible, el sistema evoluciona, s'expandeix i de resultes del refredament aconseguït, el gas inicial pot condensarse, formar galàxies, i més endavant, dins aquestes, estels. Ha estat comprovat experimentalment que aquesta expansió és real i encara continua en els nostres dies. El que no se sap és si prosseguirà indefinidament (univers en expansió) o si, com si vingués sincronitzada amb un pèndol, arribarà fins a un màxim i després el moviment s'invertirà i la fi serà igual que el principi: un punt extremament dens i calent. Els optimistes diuen que després es reinicia l'expansió i així indefinidament, de manera que un univers d'aquest tipus (pulsant) és etern.

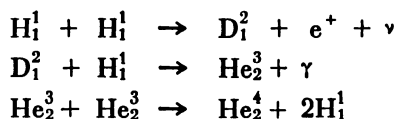
Hi ha també altres teories, dites «estacionàries», sobre el comportament de l'Univers. Són les de Bondi-Gold i Hoyle. En aquest cas se suposa un univers sempre igual en qualsevol punt i temps (i, per tant, també etern), en el qual, per a explicar l'expansió observada dels seus components, cal admetre que la creació de matèria és un procés continu que té lloc també en qualsevol punt de l'espai i en qualsevol instant (1 protó per m³ i milió d'anys). Aquesta teoria sorprenent i en aparença tan en contradicció amb la nostra manera de pensar, es pot defensar molt bé i, encara que avui dia s'ha demostrat falsa en la seva versió original, Hoyle l'ha modernitzada i sembla que no solament permet d'explicar les dades usuals conegudes, sinó també fenòmens relativament nous i intrigants com els *quasars* i l'existència de fonts d'ones radioelèctriques molt intenses en el centre d'algunes galàxies. Els *quasars* són objectes molt brillants, als quals hom suposa una massa de més d'un milió de vegades la del Sol, molt bons emissors radioelèctrics, i també, possiblement, uns dels principals productors de radiació còsmica.

Quan reduïm les dimensions de l'objecte del nostre estudi, i de l'univers passem a les galàxies, la quantitat dels nostres coneixements millora bastant, car d'aquestes hom coneix bé la forma i dimensions, i bastant bé la composició. De la Via Làctia, la nostra galàxia, hom sap que la forma és de disc lleugerament més gruixut a la part central, de manera que el seu diàmetre és d'uns 30 kpc = 100.000 anys de llum i la seva part més ampla fa uns 5 o 6 kpc = 15.000 a 20.000 anys de llum. Han estat descobertes una gran quantitat de galàxies, llurs formes i mides es coneixen molt bé i existeixen ja classificacions i teories bastant acceptables de llur evolució en el temps. El fet que sembla dominar aquesta evolució és llur moviment de rotació, responsable de les formes tan característiques, que se solen reproduir com a fotografia de text, de les anomenades galàxies espirals, amb una part central bastant densa (el nucli) i, a més, unes prolongacions radials anomenades braços i que a causa de la rotació adopten una forma espiral al voltant del nucli.

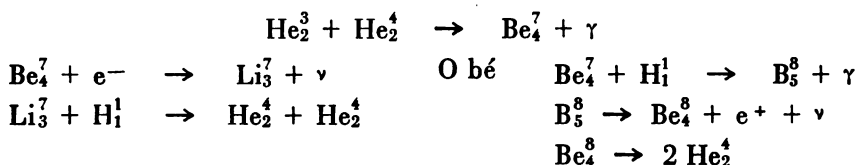
Aquests fenòmens, però, encara tenen una escala massa gran i llur evolució és també suficientment lenta perquè llur influència sobre nosaltres sigui ben escassa. Per tant, cal que baixem un altre esglaó en la nostra escala i ens ocupem dels estels, pròpiament les cèl·lules que componen el gran cos d'una galàxia qualsevol. Aquí sí que els nostres coneixements són ja força bons i ens permeten d'explicar bastant de les característiques del nostre món. Anem a veure, doncs, com és la vida d'un estel. Hi ha dos fets que la dominen: la gravitació i la lluminositat; de llur interacció podem deduir com és el comportament de l'estel. És important també la seva composició, en la qual intervenen quasi exclusivament hidrogen i heli, els dos gasos més lleugers, dels quals se suposa que es componia la matèria primitiva de l'univers.

Pensem avui que l'origen d'un estel és una massa de pols i de gas interstel·lar que per algun procés, potser només per casualitat, arriba a estar suficientment condensada i freda perquè l'atracció que es fan les partícules entre elles, deguda a la gravetat, sigui prou forta per a dominar el moviment desordenat del gas. Si això es compleix, llavors les forces gravitatòries tendeixen a conduir totes les partícules cap a un mateix punt; arriba, però, un moment en què els xocs entre elles, a mesura que es van concentrant, produeixen una pressió suficient per a compensar l'atracció gravitatòria, i així s'obté un quasiequilibri i es forma el que hom anomena un protoestel. De resultes de la contracció, el gas de l'estel s'ha escalfat i per tant tendeix a emetre la seva energia; de les parts més internes del protoestel arriba la calor a la superfície per convecció, i d'aquesta és emès a l'espai exterior com a radiació, de manera que el protoestel es fa lluminós. Aquesta pèrdua d'energia fa que la temperatura del gas baixi i per tant també la pressió, que ja no pot equilibrar l'atracció gravitatòria i per tant l'estel es va encongint al ritme marcat per la dissipació d'energia. Quan el procés és calculat detalladament, hom observa que l'estel radia la meitat de l'energia que s'obté de la contracció gravitatòria, i l'altra meitat la inverteix a augmentar la seva temperatura, o sigui que, al mateix temps que es contreu, l'estel s'escalfa (teorema del virial).

Aquest procés dura uns 10^7 anys, fins que en el centre de l'estel la temperatura és prou elevada perquè es produeixin les reaccions nuclears de fusió de l'hidrogen en heli:



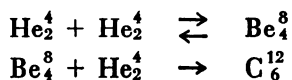
i si hi ha heli:



totes aquestes reaccions «cadena protó-protó» = *pp chain*, donen de resultat la transformació de quatre nuclis de H en un de He amb el corresponent alliberament d'energia. La nova font de calor fa que l'estel s'estabilitzi i passi uns 10^9 anys en aquestes condicions (sèrie principal), que són les del nostre Sol ara.

Més endavant l'hidrogen s'esgota i les reaccions nuclears es debiliten, l'estel deixa d'ésser estable i inicia una altra contracció. En aquesta fase es produeix una nova paradoxa, i és que, mentre la part central de l'estel realment es contreu, les seves capes exteriors es dilaten per a mantenir un gradient de temperatura baix. Això vol dir que l'estel augmenta el seu diàmetre (gegant vermell); per al Sol, hom pensa que arribaria a cobrir el nostre planeta.

A causa d'aquesta contracció, la part central augmenta de temperatura i arriba un moment que es desapareixen noves reaccions:



que produeixen energia i comencen la síntesi dels elements lleugers. L'efecte d'aquestes reaccions és semblant al de les de fusió de l'hidrogen, i l'estel atura la seva contracció. Després, quan l'heli s'esgota, altre cop es repeteix el cicle, i en processos successius es van formant O, Ne, Mg, Na, S i altres elements de pes atòmic baix.

Un cop vist com se sintetitzen aquests nuclis tan importants de cara al món orgànic, cal pensar quin mecanisme els permet de sortir de l'estel on s'han format i passar al mitjà interstel·lar i després, en una segona generació d'estels, aparèixer en els planetes que els volten i que sabem que es formen a partir del mateix material. Hi ha diverses maneres possibles d'explicar aquesta emigració, des de les de tipus suau, com el vent solar, fins a les de tipus catastròfic: explosió de *supernovae*, amb possibilitats intermèdies com és ara l'emissió de les parts més superficials de l'estel per pulsacions o inestabilitats. La veritat segurament correspondrà a una contribució de tots els processos, tot i que la seva importància relativa encara no està prou ben establerta.

Per a acabar, caldria potser parlar de les últimes etapes de l'evolució de l'estel, de les nanes blanques, dels estels de neutrons (pulsars) i dels hipotètics «forats negres». Totes aquestes són formes altament condensades de matèria, corresponents als estadis finals de contracció gravitatòria, en elles ja no tenen lloc reaccions nuclears i lentament es van refredant fins que acaben com cossos negres i morts.

BIBLIOGRAFIA

1. CHANDRASEKHAR, S. — *An Introduction to the Study of Stellar Structure*. Dover Publications, Inc. New York (1958).
2. CLAYTON, D. D. — *Principles of Stellar Evolution and Nucleosynthesis*. McGraw-Hill Book Company. New York (1968).
3. SCHWARZSCHILD, M. — *Structure and Evolution of the Stars*. Dover Publications, Inc. New York (1965).

MOLÈCULES ORGÀNIQUES A L'ESPAI INTERSTEL·LAR

per JOAN ORÓ

1. INTRODUCCIÓ

Primerament he de donar les gràcies als doctors Josep Trueta i Pere Babot, president i secretari general, respectivament, de la Societat Catalana de Biologia, i al doctor Antoni Prevosti, pel fet d'haver-me invitat a participar en aquest col·loqui sobre l'evolució i oferir-me l'oportunitat de parlar-vos, encara que sigui breument, de les troballes recents de l'astro-nomia molecular que han causat una revolució en els nostres coneixements de la composició de l'espai interstelar.

En segon lloc us he de confessar que aquesta és la primera vegada que em dirigeixo a una audiència d'amics i col·legues científics de la nostra terra en la pròpia llengua materna, sens dubte rovellada pels vint anys de la meua estada a l'Amèrica del Nord. Espero, per tant, que em perdonareu per la meua deficiència idiomàtica, que bé sé que restarà sobradament compensada per la vostra comprensió i generositat.

Finalment desitjo de felicitar els organitzadors d'aquest col·loqui per l'encert que han tingut en escollir i programar el tema de l'evolució en el sentit modern i més ampli de la paraula, és a dir, incloent d'una forma integrada no sols l'evolució biològica sinó també l'evolució físico-química que probablement va precedir-la, i la humana que indubtablement l'ha succeïda. I encara que hi hagi elements hipotètics més o menys especulatiu en la teoria de l'evolució global de la natura, considero que aquest és l'únic enfocament del procés cognoscitiu que intenta d'oferir una unificació dels diversos coneixements humans i presentar una síntesi històrica dels fenòmens naturals en l'espai i en el temps.

La meua contribució dins l'aspecte físico-químic del procés evolutiu restarà limitada majorment a la presentació dels descobriments que han estat fets principalment per la radioastronomia, de molècules orgàniques, inorgàniques i d'altres espècies químiques que existeixen entremig dels estels de la nostra galàxia; i a la possible significació que aquests descobri-

ments puguin tenir per a la teoria de l'evolució química orgànica que hom suposa que va precedir la biològica ací a la Terra.

2. HI HA UNA COSMOQUÍMICA ORGÀNICA?

L'anàlisi de les mostres de la Lluna, obtinguda pel projecte nord-americà «Apollo» i pel soviètic «Lluna», ha demostrat que la composició química del nostre satèl·lit és essencialment inorgànica i bastant semblant a la composició de la crosta de la Terra. És a dir, els sis elements predominants són O, Si, Al, Fe, Ca, Mg, normalment combinats en la forma de silicats, i amb un percentatge de carboni que rarament excedeix les 300 ppm o el 0,03 per cent.

Ara bé, si hom mira més enllà envers els estels i n'analitza espectroscòpicament la llum, hom s'adona que la composició elemental química de l'univers observable és molt diferent. De fet les compilacions d'abundàncies d'elements químics demostren que, amb l'excepció de dos gasos nobles (He, Ne), els elements més abundants a l'univers són l'hidrogen, el carboni, l'oxigen i el nitrogen, que són precisament els quatre majors elements constitutius de la matèria orgànica.

Ens trobem, doncs, davant una aparent paradoxa que pot ésser expressada de la forma següent: la matèria viva és una mostra més representativa de l'univers que la matèria inerta de la Terra, la Lluna i probablement els altres planetes petits del sistema solar.

Com es pot explicar aquesta paradoxa? En part considerant el sistema com un cromatograma circular gegantí (gas-sòlid) i reconeixent que la part central d'aquest sistema, que és ocupada pels planetes terrestres i els asteroïdes, fou probablement minvada dels elements químics lleugers per la calor radiant i per l'hidrogen i l'heli actuant com a gasos de transport dimanant contínuament del sol primitiu. Així els elements lleugers foren desplaçats cap a la regió externa del sistema solar on es troben els grans planetes jovians (i els cometes). Per tant, com que la massa dels planetes jovians és més del 99,5 % de la massa planetària total del sistema solar, i com que aquests planetes són fets d'heli i d'elements reactius lleugers (H, C, N, O, etc.), podem concloure que la química d'aquests elements, que és en part química orgànica, és la química predominant del sistema planetari solar. Això vol dir, doncs, que els planetes terrestres que formen part de la petita zona interna del sistema solar són en realitat l'anomalia que confirma la regla. A més, és possible que aquest no sigui un cas únic, i que aquesta composició elemental anòmala sigui observada, en general, a les zones circumdants dels estels on la temperatura sigui relativament alta i la força gravitatòria dels cossos existents en aquestes zones sigui rela-

tivament baixa; condicions que donen lloc automàticament a la difusió i pèrdua dels elements químics lleugers.

D'altra banda, i com a conseqüència lògica de l'abundància dels elements lleugers en els estels, hom podria concloure que la química predominant de l'univers més enllà del sistema solar ha d'ésser també la química orgànica. Aquest punt de vista el vaig expressar ara fa uns deu anys quan tingué lloc a Nova York, amb el patrocini de l'Acadèmia de Ciències d'aquella ciutat, una reunió científica semblant a la que avui se celebra ací, a Barcelona. En aquell treball (ORÓ, 1963)¹³ hom parlava per primera vegada de la cosmoquímica orgànica i hom presentava el concepte, basat en part en la recerca feta al nostre laboratori, que la química més prevalent a l'univers havia d'ésser forçosament la química dels elements lleugers, especialment aquells que jo havia anomenat organogènics (H, C, O, N, S, P). També deia que les combinacions més importants que s'haurien de formar a partir d'aquests elements serien molècules orgàniques relativament senzilles, precursors en el laboratori de molècules biològiques més complexes. De fet, en aquells temps encara continuava existint la paradoxa entre la gran abundància còsmica dels elements lleugers (H, C, O, N, etc.) i la manca d'observacions de molècules orgàniques a l'espai interstellar.

Sortosament, en aquests darrers tres anys ha estat resolta aquesta paradoxa gràcies al desenvolupament de l'espectroscòpia de microones i la seva aplicació a la radioastronomia fent possible el descobriment de radicals i de molècules, la major part d'elles orgàniques, en les vastes regions de la nostra galàxia. Aquestes observacions han estat confirmades i generalitzades, amb la qual cosa ha restat demostrada la hipòtesi de l'existència, i de la universalitat, de la cosmoquímica orgànica.

Estem ara, per tant, en millors condicions per a poder comprendre la distribució còsmica i la formació de les molècules dels elements organogènics (H, C, O, N, S, P) que són els elements essencials o més importants per a l'existència de la vida a la Terra. Els problemes fonamentals de la cosmoquímica orgànica són: 1) quines molècules orgàniques i organogèniques existeixen en la nostra galàxia i en el nostre sistema solar; 2) quina és llur distribució en les distintes parts d'aquests dos sistemes; 3) com foren sintetitzades o com es produeixen avui dia aquestes molècules, i, finalment, 4) quina relació poden tenir amb l'evolució química pre-biològica i amb l'existència de la vida terrestre i extraterrestre.

És obvi que amb el poc temps de què hom disposa no podem fer un tractament just de tots aquests problemes, i per tant només intentaré de presentar un breu resum dels aspectes més interessants, deixant de banda el tractament de les molècules orgàniques en el sistema solar. Hom pot trobar discussions més àmplies d'aquestes qüestions fonamentals en un article

recent de l'autor i en altres articles allí esmentats (ORÓ, 1972)¹⁷; i discussions tècniques de les troballes fetes per la radioastronomia poden ésser trobades en altres articles (per exemple: BUHL, 1971²; BUHL i SNYDER, 1971³; RANK *et al.*, 1971¹⁸).

3. L'ESPAI I LA MATÈRIA INTERSTEL·LAR

La matèria interstel·lar ha estat definida en el passat com «el fantasma que persegüia els astrònoms». Això fou causat en part per la falta de coneixements quant a la seva composició química, malgrat el fet que hom havia calculat que la massa total d'aquesta matèria era comparable a la massa conjunta de tots els estels.

Bé que no hi hagi definicions precises de tot el que hom comprèn sota el nom de matèria interstel·lar, hom hi ha d'incloure almenys, a part dels raigs còsmics, a) les nebuloses, b) les bromes interstel·lars, i c) les bromes circumstel·lars. Cada una d'aquestes formacions pot tenir, en quantitat més o menys variable, components gasosos o sòlids. Més endavant, quan parlarem de les troballes recents de molècules orgàniques, ens referirem principalment a les bromes gasoses interstel·lars.

4. ASTRONOMIA ÒPTICA: ÀTOMS I COMBINACIONS DIATÒMIQUES

L'aplicació de l'espectroscòpia òptica a la determinació dels elements que es troben a l'espai interstel·lar comença amb el descobriment de la línia espectral d'absorció del calci ($\lambda 3934 \text{ \AA}$) feta per HARTMANN l'any 1904. Des d'aleshores els elements que han estat identificats a l'espai interstel·lar són principalment els següents: hidrogen, heli, carboni, oxigen, nitrogen, fluor, neó, sofre, clor, argó, sodi, potassi, manganès, ferro i titani, que com podem veure inclouen cinc dels sis elements organogènics. Les intensitats espectrals d'aquests elements són semblants a les intensitats dels elements que es troben pròpiament en els estels (MERRILL, 1963)⁸, la qual cosa indica que els estels són probablement les fonts d'origen dels elements interstel·lars.

Les primeres combinacions diatòmiques, d'interès per al químic orgànic, detectades a l'espai interstel·lar per l'espectroscòpia òptica, foren el radical cianogen (CN), el radical metilidè (CH), i l'ió radical metilidè (CH^+). Les línies d'absorció d'aquests radicals (de 3745 a 4300 \AA), que corresponen a nivells electrònics amb zero o un *quantum* d'energia rotacional, foren descobertes per DUNHAM i ADAMS des del 1937 fins al 1941 (ADAMS, 1943)⁷. L'any 1934, MERRILL descobrí una sèrie de bandes difuses

d'absorció (entre 4310 i 6700 Å) que encara no han pogut ésser identificades, bé que no hi manquen suggeriments més o menys especulatius. Per exemple, una hipòtesi considera que algunes d'aquestes bandes, particularment la de 4430 Å, són produïdes per complexos de metalls i hidrocarburs aromàtics, mentre que una hipòtesi molt més aventurada considera que la major part d'aquestes bandes són generades per una porfirina especial (la bispiridil-magnesi-tetrabenzoporfina, $MgC_{46}H_{30}N_8$) que és estable a temperatures de 500 a 600 °C, que té una energia de ressonància de 400 kcal/mol i una energia de dissociació de 17 e.v. Altres autors més conservadors hi han involucrat les petites partícules sòlides, més o menys complexes, que constitueixen els grans interstellars i que no puc discutir ací per la limitació d'aquest treball. A part aquestes observacions, de radicals d'un costat i de bandes d'absorció d'un altre, l'única molècula pròpiament dita que ha estat identificada inequívocament a l'espai interstellar per l'espectroscòpia òptica ha estat la d'hidrogen (H_2), descobriment fet recentment mitjançant una màquina fotogràfica sensitiva a l'ultraviolat acoblada a un coet estratosfèric (CARRUTHERS, 1970) ⁴. Amb l'excepció d'aquesta darrera troballa, les limitacions de l'astronomia òptica han estat tan grans que durant els últims trenta anys no ha pogut afegir res de nou, definitiu, al coneixement de la composició química de la matèria interstellar.

5. RADIOASTRONOMIA: ÀTOMS I MOLÈCULES

Després de les troballes inicials de les ones de ràdio provinents de la Via Làctia per JANSKY i REBER, des de l'any 1928 al 1942, i del perfeccionament de la tecnologia del radar durant la segona guerra mundial, l'astronomia adquirí dos mètodes d'observació nous: un actiu, l'astronomia de radar, i l'altre més o menys passiu, la radioastronomia. Tots dos fan ús de la regió electromagnètica de l'espectre ocupada per les ones de ràdio aproximadament d'1 mm a 30 m; però, mentre que pel primer mètode hom mesura les distàncies i l'estructura superficial de la Lluna i dels planetes més pròxims a la terra, enviant i rebent de rebot les ones de ràdio, pel segon mètode hom recull totes aquelles ones de ràdio que són produïdes pels cossos celests, tant si es troben relativament a prop (planeta Júpiter) com lluny (pulsars, nebuloses, etc.).

El primer descobriment important de la radioastronomia fou el de la línia d'emissió de 21 cm de l'hidrogen atòmic de l'espai interstellar fet per EWEN i PURCELL l'any 1951 (EWEN, 1955) ⁷. Això permeté de fer un mapa de les bromes gegantines d'hidrogen atòmic que formen els braços espirals de la Via Làctia i determinen la major part, fins aleshores desconeguda, de l'estructura de la nostra galàxia. Als pocs anys d'aquest des-

cobriment, l'astrofísic rus SHKLOVSKY i el físic nord-americà TOWNES suggeriren la recerca a l'espai interstel·lar de molècules pròpiament dites i presentaren els principis fonamentals de l'espectroscòpia de microones (TOWNES i SCHAWLOW, 1955)²².

Ara bé, els problemes pràctics de construcció d'antenes receptores foren tan grans, que els descobriments realment importants no s'esdevingueren fins bastants anys més tard. Així, l'any 1963, WEINREB *et al.* (1963)²⁵ observaren les línies de 18 cm d'emissió del radical hidroxil, en una regió prop del centre de la galàxia, amb el radiotelescopi del laboratori Lincoln del M. I. T. A la tardor del 1968 i a la primavera del 1969, les dues primeres molècules, l'amoníac i l'aigua, foren descobertes a l'espai interstel·lar pel grup dirigit per TOWNES (CHEUNG *et al.*, 1968, 1969)^{5, 8}, amb el petit radiotelescopi, a Hat Creek, de la Universitat de Califòrnia (Berkeley). Les línies d'emissió d'aquestes dues molècules són 1,26 cm i 1,35 cm, respectivament.

Pel març de 1969 la línia de 6,2 cm d'absorció del formaldehid fou observada per SNYDER *et al.* (1969)²⁰ amb l'ara famós radiotelescopi de l'Observatori Nacional de Radioastronomia dels Estats Units (NRAO), situat a Green Bank, West Virginia (figura 1). Aquest fou el primer descobriment d'una molècula orgànica (és a dir, no d'un radical o d'un ió radical) a l'espai interstel·lar. Les troballes d'aquestes tres molècules, l'amoníac, l'aigua i el formaldehid, representen el començament del desenvolupament vertiginós que tingué la radioastronomia molecular durant els anys 1969-1971.

El formaldehid fou trobat primer en un lloc no molt llunyà del centre galàctic, i des d'aleshores ha estat trobat en moltes altres regions de la galàxia. Hom creu que és un constituent comú, juntament amb l'hidrogen i l'hidroxil, de moltes de les bromes de la Via Làctia.

L'abril de 1970, WILSON, JEFFERTS i PENZIAS (1970)²⁶ trobaren les línies d'emissió (2,6 cm) del monòxid de carboni a la nebulosa Orió i en unes altres vuit regions de la galàxia, indicant que també és una molècula de distribució molt general. Normalment aquesta molècula ocupa la part central de les bromes de formaldehid, la qual cosa podria indicar una relació genètica entre aquestes dues molècules, és a dir, que el formaldehid —probablement— es forma per hidrogenació del monòxid de carboni. Els mateixos autors detectaren en la mencionada nebulosa el radical cianogen, l'existència del qual ja era coneguda per l'espectroscòpia òptica.

Pel juny de l'any 1970, SNYDER i BUHL (1971)¹⁹ trobaren línies d'emissió corresponents al cianur d'hidrogen amb carboni 12 i al cianur d'hidrogen amb carboni 13, també a la nebulosa Orió. La figura 3 mostra els espectres d'emissió d'aquestes dues molècules juntament amb una altra

molècula isoelectrònica de l'HCN, que hom creu que és el radical formil (HCO) i que ha estat anomenat provisionalment X-ogen. Les observacions de les espècies químiques CO, CN i HCN foren fetes amb el petit radiotelescopi que el NRAO té a Kitt Peak, Arizona.

La nebulosa Orió (figura 2) és una de les regions de l'espai interstèllar més interessants. És aproximadament a 1.500 anys de llum de la Terra i té un diàmetre d'uns 10 anys de llum: és una nebulosa de pols i gas que, a més del cianur d'hidrogen i del monòxid de carboni, té bromes de formaldehid, radical cianogen, aigua, radical hidroxil, monosulfur de carboni i alcohol metílic.

Pel juliol del mateix any, TURNER (1970)²³ observà amb el telescopi gran del NRAO l'espectre d'emissió corresponent al cianacetilè (HC₂N). Aquesta és una de les molècules orgàniques més complicades descobertes per la radioastronomia a l'espai interstèllar. Fou trobada en una regió prop del centre de la galàxia, on han estat observats també OH, CO, NH₃, H₂O, HCHO, tioformaldehid, formamida i àcid fòrmic.

Les observacions de molècules interstèllars s'han succeït amb tanta celeritat que en uns tres anys han estat descobertes més d'una vintena de molècules noves (taula 1). Com podem veure en la taula 1, amb l'excepció de l'amoniac, l'aigua, l'hidrogen i l'òxid de silici, totes les altres molècules són orgàniques. També hom veu que la major part dels descobriments han estat fets amb els radiotelescopis petit (36 peus) i gran (140 peus) de l'Observatori Nacional de Radioastronomia (NRAO) dels Estats Units, per investigadors pertanyents a universitats i laboratoris nord-americans.

6. CARACTERÍSTIQUES DE LA MATÈRIA INTERSTÈLLAR

A causa del gran buit de l'espai còsmic, la matèria interstèllar ocorre solament en dos estats, el sòlid i el gasós, que es presenten respectivament en la forma de bromes de pols i de bromes de gas, entre les quals hom observa unes certes correlacions. Les bromes de pols són constituïdes per grans interstèllars d'un diàmetre mitjà de 0,1 micròmetres, d'una densitat mitjana de 10^{-12} respecte a l'hidrogen i que tenen una temperatura aproximada de 10 °K. Hi ha diverses hipòtesis quant a llur composició. Una de les més acceptades considera que els grans són fets principalment de partícules de silicats i de grafit amb certes impureses inorgàniques (metalls) i orgàniques (polímers).

Les bromes de gas són constituïdes per les molècules que acabem de descriure en la secció anterior. Aquestes bromes ocupen aproximadament el 10 % del volum de la nostra galàxia, i com podíem esperar, les diferències individuals entre elles són molt grans. Així els diàmetres d'aques-

tes bromes varien aproximadament des de 10^{-2} fins a 10^2 anys de llum, la densitat total del gas des de 10 fins a 10^6 partícules gasoses/cm³, i l'hidrogen neutre (H, H₂) n'és el major constituent. La densitat de les molècules orgàniques és normalment una fracció petita de la de l'hidrogen, i la densitat total de l'espai entre les bromes interstellars és de l'ordre de 0,1 partícules/cm³. Les velocitats de desplaçament d'aquestes bromes varien entre zero i unes desenes de quilòmetres per segon. Aquestes velocitats són mesurades mitjançant el desplaçament de les freqüències d'absorció o d'emissió d'acord amb l'efecte Doppler Fizeau. Les temperatures normals oscil·len entre 10° i 200° K, bé que hi ha bromes com les de formaldehid que han estat observades amb línies d'absorció a temperatures de l'ordre de 3° K, que corresponen a la temperatura de la radiació de fons de l'univers. Aquesta observació és d'interès, puix que indica que les transicions rotacionals del formaldehid poden absorbir la radiació més feble de l'univers.

Una altra observació excepcional d'un fenomen totalment distint és el de certes línies d'emissió del radical hidroxil i de l'aigua. Hom ha calculat que l'energia emesa per algunes d'aquestes bromes interstellars és equivalent a una desena part de l'energia emesa pel sol, és a dir 10^{32} ergs/segon. Hom creu que això és degut a l'existència d'un mecanisme d'amplificació del procés d'emissió de radiació semblant al mecanisme *Maser* (*Microwave Amplification by Stimulated Emission of Radiation*) descobert per TOWNES. L'emissió contínua d'unes quantitats tan grans d'energia ha de donar lloc automàticament al refredament ràpid de l'hidrogen (atòmic i molecular) i altres components moleculars de la broma o nebulosa, causant a poc a poc llur condensació total. Hom creu que aquesta pot ésser la fase inicial de formació dels sistemes estel·lars (i planetaris), els quals eventualment es materialitzen gràcies al col·lapse gravitacional que ocorre quan la massa del sistema esdevé crítica i és suficient per a iniciar les reaccions termonuclears.

7. ORIGEN DE LES MOLÈCULES INTERSTEL·LARS

Poc se sap de ciència certa de l'origen i la formació d'aquestes molècules. En general, la concentració d'aquestes molècules augmenta a mesura que ens atensem al centre de la galàxia, la qual cosa indica que aquesta zona de gran activitat còsmica (incloent-hi la termonuclear) és una de les fonts principals de matèria interstellar. Altres llocs importants són les nebuloses fosques —com la nebulosa Orió, que conté un gran nombre de grans interstellars—, que actuen com a protectors de les molècules en contra dels efectes destructius de les radiacions ionitzants i ultraviolades. Hi ha també regions prop de les *novae*, de les *supernovae* i de les nebuloses,

on han estat trobades concentracions importants de línies espectrals corresponents a molècules o radicals (CO, CN, etc.). Aquestes observacions, juntament amb el fet que hi ha una correlació entre les proporcions relatives dels elements interstellars i els elements estel·lars, donen una indicació forta que les fonts últimes dels elements i les molècules interstellars són els estels i aquelles regions còsmiques actives com és ara el centre de la galàxia.

La formació còsmica de les molècules interstellars pot explicar-se de la manera següent: un cop els elements s'han format en el nucli dels estels per reaccions termonuclears, es difonen normalment vers les atmosferes estel·lars, on reaccionen mútuament i formen radicals i combinacions senzilles, diatòmiques (H_2 , CO, CN, C_2 , CH, OH, NH, etc.) i triatòmiques (H_2O , C_3), que estan en equilibri amb els àtoms respectius. Ara bé, aquests àtoms i aquestes combinacions senzilles són llançades a l'espai interstellar per fenòmens més o menys violents que s'esdevenen de tant en tant en els estels. Aquests fenòmens varien en intensitat des de les explosions de les *supernovae* i les *novae* a les pulsacions periòdiques dels estels variables, i als processos relativament suaus d'ejecció de matèria estel·lar, com són les flamarades solars i els vents corpusculars. Un cop a l'espai interstellar, la supervivència o vida mitjana d'aquestes combinacions dependrà de llur estabilitat tèrmica, del flux radiant existent, de la densitat de partícules sòlides que les protegeixen i de la interacció amb altres espècies químiques.

A causa de la predominança de l'hidrogen, particularment en la forma activa, la major part d'aquestes combinacions simples seran hidrogenades bastant de pressa, i produiran, a més de l'aigua i de l'amoníac, les molècules orgàniques més abundants que ja hem descrit (HCN, HCO, HCOH, HC_3N , etc.). La interacció subsegüent amb diferents radicals, particularment l'hidroxil, pot explicar la formació de totes les altres molècules orgàniques que han estat descobertes fins ara. Mesures còsmiques de les combinacions orgàniques més importants i de l'abundància relativa de certs isòtops (e. g. carboni 13 i carboni 14) són consistents amb aquesta hipòtesi de formació de molècules orgàniques interstellars que presento amb més detall en un altre article (ORÓ, 1972)¹⁷. No hi ha dubte que els grans interstellars podran actuar com a catalitzadors i modificadors de la síntesi d'aquestes molècules, augmentant llur varietat i donant lloc a la formació de compostos encara més complexos.

8. IMPORTÀNCIA D'AQUESTES TROBALLE ENVERS LA SÍNTESI PRE-BIOLÒGICA ORGÀNICA

El nostre coneixement de la formació de molècules interstellars i de l'evolució de les bromes gasoses interstellars és tan imperfecte que seria prematur de fer ulteriors generalitzacions sobre la importància d'aquestes troballes envers la síntesi pre-biològica orgànica. Les condicions de les bromes interstellars i dels planetes (i també dels laboratoris de què disposem ací a la terra), són tan diferents que és impossible de fer una comparació directa entre elles. Deixant a part les diferències dràstiques de les condicions de temperatura i flux de radiació, es requiriria encara una extrapolació, quant a la concentració, de 20 ordres de magnitud com a mínim.

Si hom suposa que la nostra nebulosa solar fou originada per la condensació de bromes moleculars i de pols, semblants a les interstellars, és obvi que la sobrevivència de molècules orgàniques hauria depès de les condicions de condensació i de la subseqüent acreció de la nebulosa. Si la transició de les bromes interstellars a la matèria de la nebulosa solar i del sistema planetari primitiu ocorregué a temperatures relativament baixes, és lògic de pensar que algunes de les molècules interstellars s'haurien conservat tal qual, mentre que d'altres d'aquestes haurien donat lloc, per reacció mútua, a la síntesi de molècules orgàniques d'una major complexitat. És possible que aquest hagi estat el cas de la matèria dels cometes i d'alguns dels meteorits condrítics carbonacis. Per tant és concebible que els hidrocarburs i els aminoàcids que han estat trobats en aquests meteorits (que tenen uns 4.500 milions d'anys) hagin estat formats d'aquesta manera. El doctor GIBERT us parlarà amb més detall d'aquestes troballes.

Si, d'altra banda, les transicions esmentades ocorregueren a temperatures altes, poques molècules s'haurien conservat intactes. Aquest fou possiblement el cas de l'organosfera terrestre durant la formació del nostre planeta.

Hom creu que l'energia (gravitacional, radioactiva, etc.) disponible o generada durant el procés d'acreció i formació d'un planeta de les dimensions i la posició de la Terra és suficient per a volatilitzar, pirolitzar i transformar la major part de les molècules orgàniques primàries que hi hagin estat presents. No obstant això, com que les molècules heteroatòmiques produïdes per piròlisi són generalment molt reactives, no hi ha dubte que es devia repetir de nou el cicle de síntesi orgànica en l'organosfera terrestre, és a dir, en la atmosfera secundària, la hidrosfera i la

superfície de la Terra en acabar de formar-se el nostre planeta. En refredar-se la superfície de la Terra a temperatures més baixes ($< 100\text{ }^{\circ}\text{C}$) hom creu que aquesta organosfera, mitjançant processos d'evolució química bastant complicats, es convertí a poc a poc, ara fa uns 3.500 a 4.000 milions d'anys, en la biosfera primitiva de la Terra.

Ara bé, ¿quins són aquests processos d'evolució química i quines són les molècules que hi són involucrades? Els resultats dels treballs experimentals de síntesi abiòtica orgànica fets durant els darrers vint anys pels investigadors que estudien el problema de l'origen de la vida permeten d'endevinar-ho. És a dir, es dona la coincidència, probablement no fortuïta, que la major part de les molècules trobades a l'espai són les que hom havia trobat o usat en el laboratori en experiments de síntesi orgànica. De fet les deu molècules interstellars, possiblement més importants (H_2 , H_2O , NH_3 , HCHO , HCN , CO , CS , HCONH_2 , HC_2CN , CH_3CHO) són també les molècules precursors més importants per a la formació abiòtica d'aminoàcids, purines, pirimidines, monosacàrids i altres compostos bioquímics.

Amb l'addició del fosfat que encara no ha estat detectat a l'espai interstelar, la llista de precursors dels blocs de formació dels àcids nucleics, proteïnes, sacàrids i lípids restaria essencialment completa.

Tres de les deu molècules esmentades abans (l'hidrogen, l'aigua i l'amoniac) donen una indicació de la natura reductora, aquosa i bàsica del medi ambient que predominaria en els cossos còsmics provinents de la condensació d'aquestes molècules interstellars. Aquestes condicions del medi ambient, reductor (o no oxidant), aquós i bàsic, han estat postulades per OPARIN (1938)¹⁰ i UREY (1952)²⁴ com a necessàries per a la síntesi pre-biològica de compostos bioquímics a la Terra primitiva, tal com demostraren MILLER (1955)⁹ en la síntesi d'aminoàcids, i ORÓ (1960)¹¹ en la síntesi de purines.

La taula 2 dona un breu resum de les reaccions de síntesi abiòtica orgànica més importants, estudiades fins ara (ORÓ^{11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 1960-1972}; STEPHEN-SHERWOOD i ORÓ, 1972²¹). Hom hi pot veure la participació de molècules idèntiques a les trobades a l'espai interstelar.

En conclusió, del descobriment de les noves molècules (orgàniques i inorgàniques) a l'espai interstelar, hom pot dir que:

- 1) Ofereix una de les primeres solucions al problema de la condensació de la matèria mitjançant un mecanisme tipus *Maser* (bromes de H_2O i OH) necessari per a entendre la formació de nous estels i de nous sistemes planetaris.
- 2) Ha eliminat la paradoxa existent entre la composició elemental i la composició molecular de l'univers.
- 3) Ha resultat la troballa de l'anella perduda en la cadena de l'evolució.

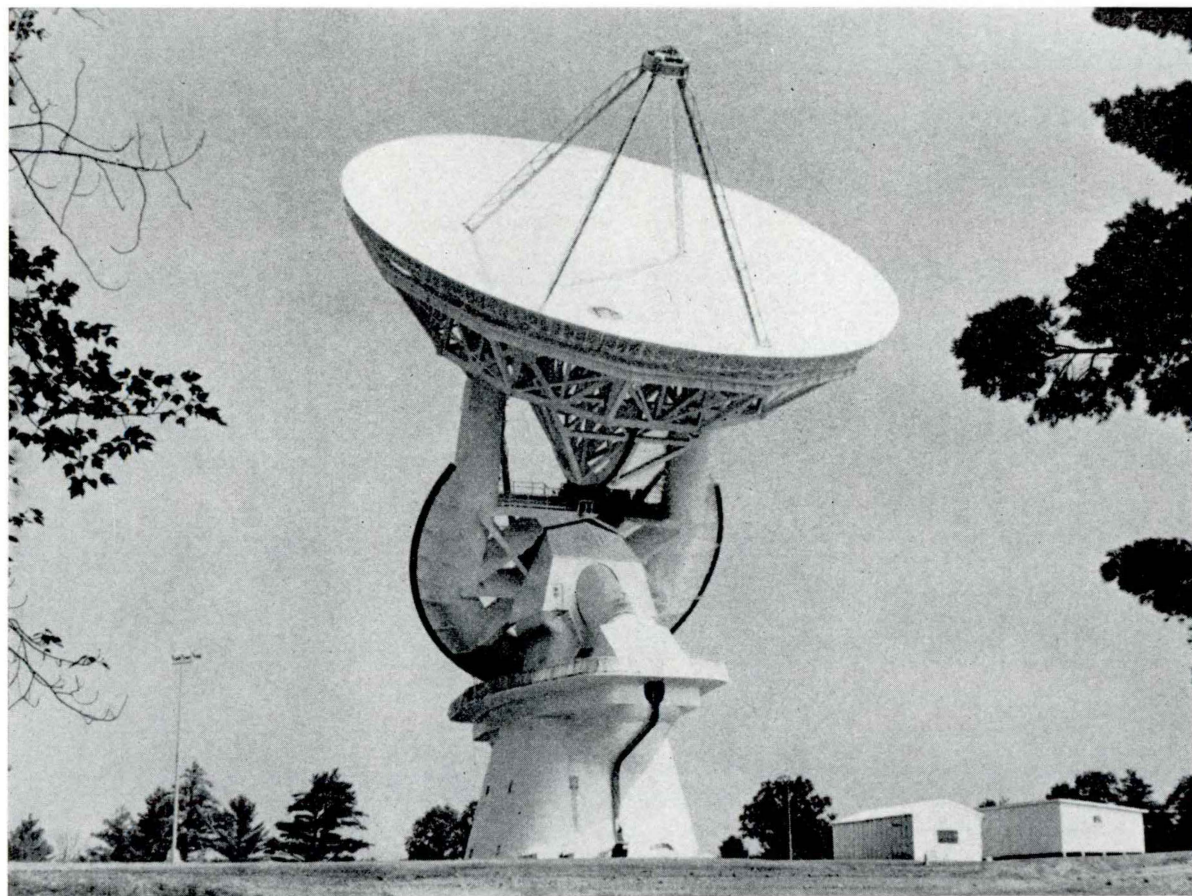
lució de la matèria, és a dir, que és el pas que lliga l'evolució termo-nuclear dels elements, que ocorre en els nuclis dels estels, amb l'evolució química de les molècules que ocorre en els cossos condensats com és ara els planetes, meteorits i cometes del nostre sistema solar.

4) Ha demostrat l'existència d'una cosmoquímica orgànica a la nostra galàxia, interessant no solament per la seva universalitat sinó també per la diversitat de les condicions físiques a què es troba sotmesa. Alhora, indica quines són les molècules capaces d'ésser sintetitzades en altres sistemes còsmics, més enllà de la nostra galàxia.

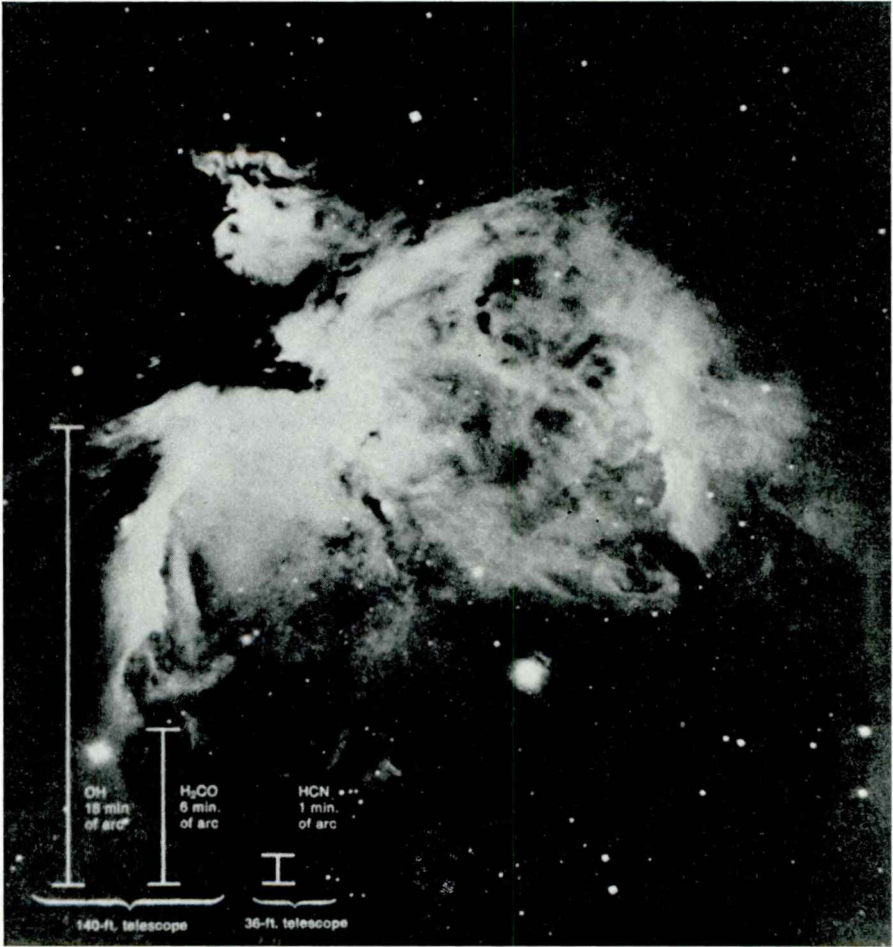
5) Finalment ofereix un model, o patró, de síntesi pre-biòtica orgànica general de gran realisme, que dona una base científica seriosa als treballs experimentals duts a terme pels investigadors que estudien el problema de l'origen de la vida.

TAULA 1. — ESPÈCIES QUÍMIQUES INTERSTEL·LARS

Any	Espècie	Símbol	Longitud d'ona	Telescopi
1934	Bandes difuses	?	4310-6700 Å	Mt. Wilson 100 polzades
1937	Radical metilidè	CH	4300 Å	Mt. Wilson 100 polzades
1940	Radical cianogen	CN	3875 Å	Mt. Wilson 100 polzades
1941	Ió radical metilidè	CH ⁺	3745-4233 Å	Mt. Wilson 100 polzades
1970	Hidrogen molecular	H ₂	1100 Å	Rocket Camera
<i>Radiotelescopi</i>				
1951	Hidrogen atòmic	H	21 cm	Harvard Horn
1963	Radical hidroxil	OH	18 cm	Lincoln 84 peus
1964	Ió hidrogen	H ⁺	3,4 cm	Lebedev 22 m
1966	Heli	He	18 cm	Harvard 60 peus
1967	Carboni	C	6 cm	NRAO 140 peus
1968	Amoníac	NH ₃	1,3 cm	Hat Creek 20 peus
1968	Aigua	H ₂ O	1,3 cm	Hat Creek 20 peus
1969	Formaldehid	HCHO	6,2 cm	NRAO 140 peus
1970	Monòxid de carboni	CO	2,6 mm	NRAO 36 peus
1970	Radical cianogen	CN	2,6 mm	NRAO 36 peus
1970	Cianur d'hidrogen	HCN	3,4 mm	NRAO 36 peus
1970	X-ogen	HCO ⁺	3,4 mm	NRAO 36 peus
1970	Cianacetilè	HC ₂ CN	3,3 cm	NRAO 140 peus
1970	Alcohol metílic	CH ₃ OH	36 cm	NRAO 140 peus
1970	Àcid fòrmic	HCOOH	18 cm	NRAO 140 peus
1971	Monosulfur de carboni	CS	2,0 mm	NRAO 36 peus
1971	Formamida	HCONH ₂	6,5 cm	NRAO 140 peus
1971	Òxid de silici	SiO	2,3 mm	NRAO 36 peus
1971	Sulfur de carbonil	OCS	2,5 mm	NRAO 36 peus
1971	Acetonitril	CH ₃ CN	2,7 mm	NRAO 36 peus
1971	Àcid isociànic	HNCO	3,4 mm	NRAO 36 peus
1971	Isocianur d'hidrogen	HNC	3,3 mm	NRAO 36 peus
1971	Metilacetilè	CH ₃ C ₂ H	3,5 mm	NRAO 36 peus
1971	Acetaldehid	CH ₃ CHO	28 cm	NRAO 140 peus
1971	Tioformaldehid	HCHS	9,5 cm	Parkes 210 peus



RADIOTELESCOPI



NEBULOSA ORIÓ

TAULA 2. — ESQUEMA SIMPLIFICAT DE SINTESI ABIOTICA ORGANICA

<i>Molècules precursorses</i>	<i>Productes bioquímics</i>
H ₂ + CO (Ni-Fe)	Acids grassos, hidrocarburs, etc.
HCHO + CH ₃ CHO (OH ⁻)	Ribosa, Desoxiribosa
RCHO + HCN + NH ₃	Aminoàcids
HCN + NH ₃	Purines, Pteridines
HC ₂ CN + (NH ₃) ₂ CO	Pirimidines
Aminoàcids (NH ₂ CN)	Pèptids
PO ₄ ³⁻ + Bases + Sucres	Nucleòtids
Nucleòtids (NH ₂ CN)	Oligonucleòtids

BIBLIOGRAFIA

- ADAMS, W. S. — *Identification of interstellar lines and bands*, «Publ. Astron. Soc. Pacific», 55, 217 (1943).
- BUHL, D. — *Chemical constituents of interstellar clouds*, «Nature», 234, 332 (1971).
- BUHL, D. i SNYDER, L. E. — *From radioastronomy towards astrochemistry*, «Technology Review», 73, 54 (1971).
- CARRUTHERS, G. R. — *Rocket observation of interstellar molecular hydrogen*, «Astrophys. J. (Letters)», 161, L81 (1970).
- CHEUNG, A. C., RANK, D. M., TOWNES, C. H., THORNTON, D. D. i WELCH, W. J. — *Detection of NH₃ molecules in the interstellar medium by their microwave emission*, «Phys. Rev. Lett.», 21, 1701 (1968).
- CHEUNG, A. C., RANK, D. M., TOWNES, C. H., THORNTON, D. D. i WELCH, W. J. — *Detection of water in interstellar regions by its microwave radiation*, «Nature», 221, 626 (1969).
- EWEN, H. I. — *Radio waves from interstellar space*, «The New Astronomy» (Scientific American, ed.), 235, Simon and Schuster, New York, 1955.
- MERRILL, P. W. — *Lines of the chemical elements in astronomical spectra*, «Carnegie Institution of Washington, Publ.», 610, Washington, D.C. (1958).
- MILLER, S. L. — *Production of some organic compounds under possible primitive Earth conditions*, «J. Amer. Chem. Soc.», 77, 2351 (1955).
- OPARIN, A. I. — *Origin of Life* (Transl. by S. Morgulis). Macmillan, New York (1938).
- ORÓ, J. — *Synthesis of adenine from ammonium cyanide*, «Biochem. Biophys. Res. Comm.», 2, 407 (1960).
- *Comets and the formation of biochemical compounds on the primitive earth*, «Nature», 190, 389 (1961).
- *Studies in experimental organic cosmochemistry*, «Ann. N.Y. Acad. Sci.», 108, 464 (1963).
- *Investigation of organo-chemical evolution*, «Current Aspects of Exobiology» (Mamikunian and Briggs, eds.), Pergamon Press, New York, 13 (1965).
- *Stages and mechanisms of prebiological organic synthesis*, dins «The Origins of Prebiological Systems and of Their Molecular Matrices» (ed. S. W. Fox). Academic Press, New York, 167-171.
- *Synthesis of organic molecules by physical agencies*, «J. Brit. Interplanetary Soc.», 21, 12 (1968).
- *Extraterrestrial organic analysis*, «Space Life Sci.», 3, 507 (1972).
- RANK, D. M., TOWNES, C. H. i WELCH, W. J. — *Interstellar molecules and dust clouds*, «Science», 174, 1083 (1971).

19. SNYDER, L. E. i BUHL, D. — *Observations of radio emission from interstellar hydrogen cyanide*, «Astrophys. J. (Letters)», 163, L47 (1971).
20. SNYDER, L. E., BUHL, D., ZUCKERMAN, B. i PALMER, P. — *Microwave detection of interstellar formaldehyde*, «Phys. Rev. Let.», 22, 679 (1969).
21. STEPHEN-SHERWOOD, E. i ORÓ, J. — *Chemical evolution. Recent syntheses of bioorganic molecules*, «Space Life Sciences» (1972).
22. TOWNES, C. H. i SCHAWLOW, A. L. — *Microwave Spectroscopy*, McGraw-Hill Book Company (1955).
23. TURNER, B. E. — *Detection of interstellar cyanoacetylene*, «Astrophys. J. (Letters)», 163, L35 (1971).
24. UREY, H. C.: *The Planets — Their Origin and Development*, Yale University Press, New Haven (1952).
25. WEINREB, S., BARRETT, A. H., MEEKS, M. L. i HENRY, J. C. — *Radio observations of OH in the interstellar medium*, «Nature», 200, 829 (1963).
26. WILSON, R. W., JEFFERTS, K. B. i PENZIAS, A. A. — *Carbon monoxide in the Orion nebula*, «Astrophys. J. (Letters)», 161, L43 (1970).

COMPOSTOS ORGÀNICS I ORGANOGÈNICS DE LA LLUNA I METEORITS

per JOSEP M. GIBERT

INTRODUCCIÓ

El dia 24 de juliol de 1969 arribaren a la Terra les primeres mostres del nostre satèl·lit natural, transportades per la tripulació de l'«Apol·lo-11». Aquells 22 primers quilograms de materials de la superfície del Mar de la Tranquil·litat, lloc de l'aterratge a la Lluna del mòdul lunar, permetren de començar una nova etapa d'investigacions científiques adreçades a desvetllar les incògnites del nostre veí interplanetari i, per extensió, les del sistema solar i les de l'espai interstel·lar ²⁵.

El contingut de la matèria orgànica de les mostres d'origen extraterrestre és d'interès perquè els compostos orgànics són considerats ja sia com a precursors, ja sia com a residus de processos vitals.

Abans de l'«Apol·lo-11», els nostres coneixements de l'univers extraterrestre eren fonamentats bàsicament en l'estudi dels raigs còsmics, les radiacions electromagnètiques, les observacions telescòpiques i radiotelescòpiques de les nebuloses i l'anàlisi de meteorits. Aquests meteorits constituïen, abans d'aquella data històrica, els únics objectes decididament extraterrestres que hom havia pogut tenir a les mans i examinar en el laboratori ¹⁸.

La natura ens forní, aquell mateix any 1969, dos meteorits particularment interessants, l'anomenat Allende, caigut a la vall d'Allende (nord de Mèxic) el dia 28 de febrer, i l'anomenat Murchison, que fou recollit prop de la localitat de Murchison (nord d' Austràlia) el dia 27 de setembre. Durant aquells mesos els laboratoris subvencionats per la NASA per a portar a terme les anàlisis orgàniques en les mostres de la Lluna, treballaven febrilment per posar al dia nous mètodes analítics especialment dissenyats per a la caracterització de compostos orgànics. Aquest fet conjuntural i el que espècimens d'aquests meteorits arribessin a les mans de científics competents poques hores després de llur caiguda, minimitzant així els efectes

de la contaminació amb els productes orgànics de la biosfera terrestre, permeten d'obtenir d'aquests dos meteorits una informació extraordinàriament valuosa que complementa l'obtinguda de la superfície de la Lluna i la de l'espai interstel·lar de la qual ens ha parlat el professor Oró.

Els mètodes utilitzats per a l'estudi i caracterització de la matèria orgànica en aquestes mostres d'origen extraterrestre són el fruit d'una llarga etapa de desenvolupament de tècniques analítiques instrumentals, les quals

REACTOR-CROMATÒGRAF DE GASOS-ESPECTRÒMETRE DE MASSES

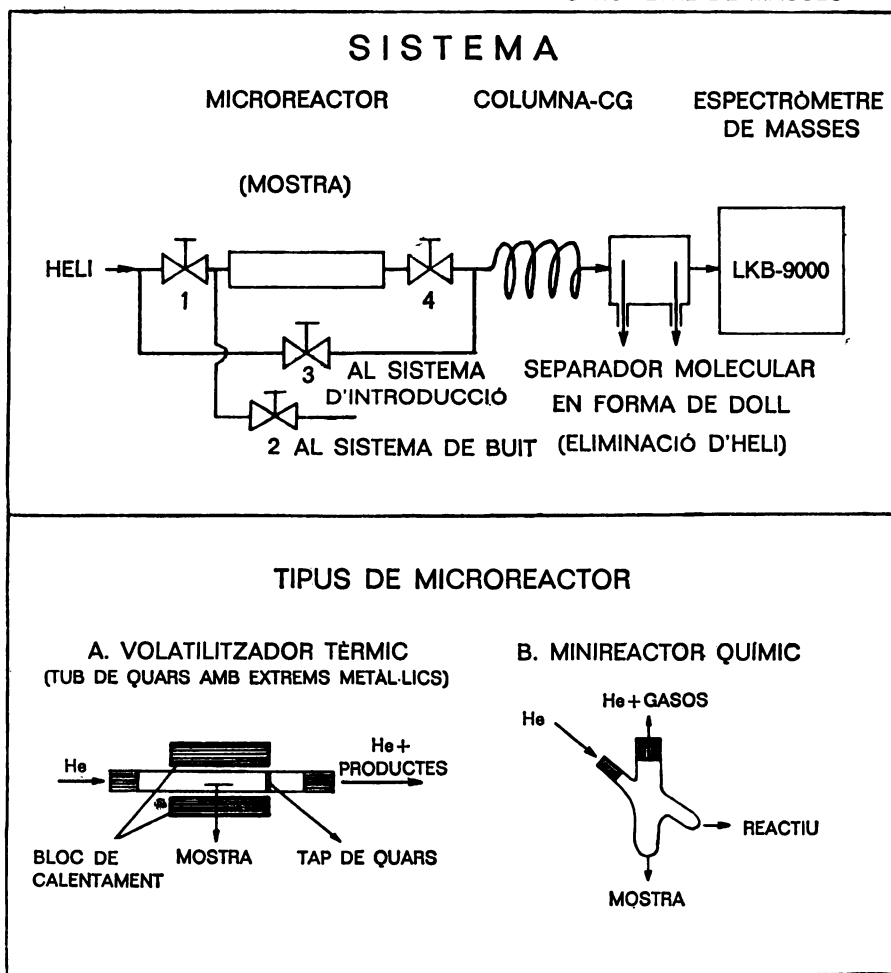


FIG. 1

han arribat als nostres dies a un grau elevat de perfeccionament. Entre aquestes tècniques, la combinació de la cromatografia de gasos amb l'espectrometria de masses és utilitzada avui dia en la majoria de laboratoris on són dutes a terme anàlisis orgàniques de productes volatilitzables ^{2, 10, 12, 15, 24, 28}. D'una banda, hi ha la cromatografia de gasos, que per la gran capacitat de separació permet d'investigar detalladament el nombre de components de barreges complexes de productes orgànics, difícil o impossible d'obtenir per altres mètodes cromatogràfics. D'altra banda, l'extraordinària sensibilitat i capacitat d'identificació de l'espectrometria de masses proporciona, quan es combina amb la cromatografia de gasos (figura 1), més informació estructural de cadascun dels components per unitat de massa, que la que seria possible d'obtenir aplicant qualsevol dels altres mètodes analítics.

No crec d'ésser desmentit si afirmo que, dins el marc d'estudis d'evolució prebiòtica, els compostos orgànics i organogènics que han estat identificats en els meteorits de referència, en les mostres de la Lluna durant aquesta olimpíada científica que comença l'any 1969, i en l'espai interstel·lar, són d'una transcendència extraordinària, i contribueixen a obrir noves perspectives, no tan sols per als científics dedicats a l'estudi de la cosmoquímica, sinó, també, per a tothom preocupat per l'origen i natura de les coses. A títol personal voldria afegir que crec que la conquesta científica de l'univers extraterrestre marca una pauta dins l'evolució de l'home, que ha descobert nous matisos a la dimensibilitat de l'espai i del temps.

COMPOSTOS ORGÀNICS I ORGANOGÈNICS DE LA LLUNA

Les anàlisis orgàniques de les mostres de la Lluna complementen els estudis microbiològics i micropaleontològics encaminats a la determinació de «vida» present o passada a la superfície del nostre satèl·lit. Amb una terminologia més estricta i amb un rigor més científic, allò que hom busca, a la superfície de la Lluna, són compostos orgànics com és ara hidrocarburs, àcids grassos, aminoàcids, sucres, purines, pirimidines i porfirines, entre altres. Tots aquests grups de compostos que estan íntimament relacionats amb els processos bioquímics terrestres, i que, en aquest sentit, són considerats precursors o residuals de «vida», són els que, investigats a la Lluna, poden proporcionar informació si en el nostre satèl·lit hi ha, hi ha hagut o hi podria haver processos d'evolució pre-biòtica relacionats amb el fenomen de la vida tal com l'home el coneix. Hi ha d'altres molècules dels elements denominats organogènics (carboni, nitrogen, hidrogen, oxigen, sofre i fòsfor) que sense ésser classificats dins els grups

de compostos esmentats abans, poden aportar informació valuosa a l'estudi de mecanismes de síntesi pre-biòtica. Aquests compostos que denominarem organogènics, també són cercats a la superfície del planeta veí i en altres punts de l'univers extraterrestre.

Les preguntes fonamentals que hom tracta de contestar mitjançant aquestes anàlisis són les següents:

1. Quines són, i en quina quantitat relativa es troben en les diferents roques i mostres de pols de la superfície lunar, les molècules que contenen elements organogènics i, més específicament, l'àtom de carboni.

2. Quin és l'estat físic i químic en què són trobades les molècules, originalment, en cadascuna de les mostres.

3. Quines són les fonts d'origen que justifiquen l'existència d'aquestes molècules a la superfície de la Lluna.

4. Quin és el paper que fan aquestes molècules dins el context de l'evolució química del nostre satèl·lit.

Per tal de trobar una resposta a les preguntes anteriors, hom ha aplicat procediments analítics adequats per a l'extracció i la caracterització de quantitats absolutes de compostos orgànics i organogènics inferiors al nanogram, puix que la quantitat de carboni total determinada en els diferents tipus de mostres (ex.: roques cristal·lines, bretxes, pols...) oscil·la entre els 25 i els 300 micrograms per gram, i la d'altres elements organogènics (com el sofre) és gairebé deu vegades aquelles quantitats ^{27, 28, 29}.

Per a la determinació de les molècules d'interès, en el context que estem tractant, hom ha fet ús de diversos procediments físics i químics d'extracció, particularment de trituració de mostres al buit, calentaments a diverses temperatures i condicions, extracció amb aigua i solvents orgànics, i destrucció de la matriu mineral de les mostres amb àcids, cosa que també fa aparèixer productes volàtils d'origen hidrolític.

La majoria de les anàlisis han estat fetes a les mostres de la pols fina obtinguda dels primers centímetres de la superfície de la Lluna, però també han estat estudiades comparativament les roques en llurs diferents tipus (cristal·lines, bretxes, etc.).

Els resultats obtinguts indiquen que el contingut de matèria orgànica de la superfície de la Lluna és mínim, puix que ni hidrocarburs, ni sucres, ni purines, ni pirimidines, ni els àcids grassos han pogut ésser detectats en aplicar les tècniques esmentades en els extrems orgànics de quantitats de mostra de l'ordre del gram ^{2, 19, 23, 24, 25, 26, 35, 37}. Per contra, alguns aminoàcids han estat identificats al nivell del nanogram després de la hidròlisi d'extrems aquosos però no han estat trobats en els extrems sense hidrolitzar. Això sembla indicar que els extrems aquosos contenen substàncies que hom denomina «precursors» ^{17, 30}, convertibles en aminoàcids per l'acció d'àcids.

Petites quantitats d'altres productes orgànics han estat obtingudes per

piròlisi, però no hi ha cap evidència que les molècules identificades (ex.: benzè, toluè...) siguin indígenes, més aviat sembla que es tracta de productes de reaccions catalítiques dels gasos despresos de les mostres a les temperatures de piròlisi ^{30, 31, 32}, tal com veurem a continuació. Hi ha hagut evidència accidental d'algun contaminant orgànic ^{8, 13, 40}, però,

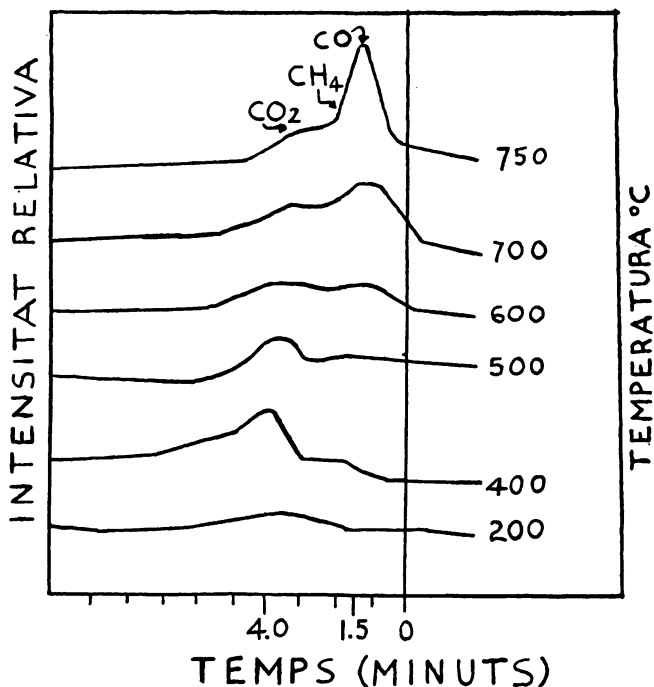


FIGURA 2. — Cromatogrames de l'evolució de gasos per escalfament a diversos intervals. Observeu que mentre el diòxid de carboni és el gas més abundant dels identificats a temperatures baixes, a les més altes predomina el monòxid de carboni

en general, podem dir que la major part de les mostres han estat molt ben preservades de contaminació originada pels materials orgànics de la biosfera terrestre, malgrat el perill inherent als procediments de transport i distribució de les mostres ^{8, 12, 40}.

Bé que quantitats significatives de molècules orgàniques complexes manquin a la superfície del nostre satèl·lit, estructures de profunda transcendència en l'evolució química d'aquest cos interplanetari han estat identificades utilitzant les tècniques d'extracció esmentades abans. Aquestes

molècules senzilles inclouen hidrogen i nitrogen, monòxid i diòxid de carboni, aigua i àcid sulfhídric, i els hidrocarburs lleugers: metà, età, etilè i acetilè, entre d'altres.

Discussions detallades de cada procediment d'extracció, i els resultats obtinguts en cada cas, han estat repetidament descrits a la literatura. Per això em limitaré a descriure breument només les dades pertinents a la discussió de l'origen de cadascuna de les molècules identificades.

Així, en les extraccions per escalfament, la temperatura de les mostres ha estat elevada tot seguit o a intervals des de la temperatura ambient a la de fusió dels materials, i els productes despresos, analitzats per cromatografia de gasos o espectrometria de masses en gairebé tots els casos ^{1, 2, 5, 10, 14, 15, 19, 30, 31, 34}. Les espècies més abundants identificades a baixes temperatures són: el diòxid de carboni, el metà i l'aigua; mentre que a altes temperatures ho és el monòxid de carboni (fig. 2). Durant els processos de calefacció ha estat observada, discontinuament, l'evolució de quantitats significatives de nitrogen. Les corbes d'evolució tèrmica de tots aquests gasos són extraordinàriament interessants, però llur interpretació és, encara, un xic fosca ⁹.

Els experiments d'extracció per trituració han produït, majorment, gasos nobles, hidrogen i petites quantitats de diòxid de carboni, metà i nitrogen ¹⁰.

Els experiments d'hidròlisi produeixen: H₂S, N₂, CO, CO₂ i espècies hidrogenades d'un, de dos i de tres àtoms de carboni (fig. 3) i que, en part, són indígenes a les mostres tal com ha estat demostrat emprant àcids fluorhídric i clorhídric deuterats, i en part són els productes de la hidròlisi de materials que hom creu que són carburs metàl·lics ^{1, 3, 4, 5, 37}.

De totes aquestes experiències hom ha pogut deduir que de la mitjana de 150 µg/g de carboni present a les mostres, de 5 a 35 µg/g corresponen a carburs o substàncies hidrolitzables a hidrocarburs; el metà indígena hi és present amb quantitats de l'ordre de 0,1 a 10 µg/g; el CO₂ varia de 2 a 50 µg/g, i l'aigua de 30 a 90 µg/g. Dins aquests límits hi ha acord entre gairebé tots els laboratoris que han estudiat mostres lunars, però dificultats inherents a les tècniques analítiques utilitzades i als processos de contaminació terrestre (per exemple: del CO₂ i l'aigua), no permeten de donar un balanç gaire precís ²⁹.

Amb això hem contestat a les dues primeres preguntes.

Quant a l'origen dels compostos carbonosos detectats, hom creu que són massa les fonts que han aportat les diverses molècules trobades en les mostres analitzades. Una font és primària i la constitueixen els gasos atrapats dins les vesícules formades quan la crosta de la superfície lunar se solidificà. En aquestes vesícules hom creu que hi ha principalment N₂ i CO ^{10, 35, 37}. Les altres fonts, secundàries, són les constituïdes per les

extralunars, com és ara meteorits, cometes i el vent solar. Hom creu que les petites quantitats de metà absorbides superficialment, són originades en part pel vent solar ^{1, 3, 15}. La contaminació terrestre també hi té la seva contribució, la qual, de fet, en algunes ocasions és important tal com ha estat demostrat en el cas del diòxid de carboni ^{8, 37}. En les anà-

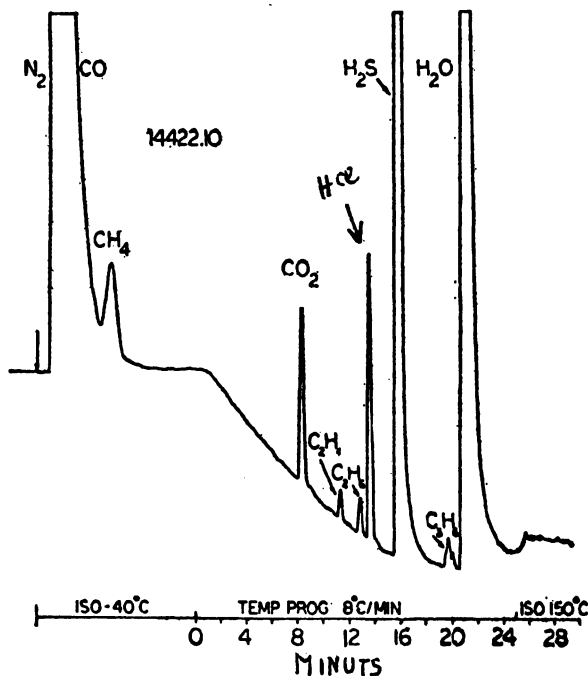


FIGURA 3. — Cromatograma típic de gasos dels productes despresos pel tractament amb àcids d'una mostra de la missió Apollo 14 (14422,10). En aquesta anàlisi fou utilitzada una columna empacada amb Porapak Q de 2 m de longitud i de 2,5 mm de diàmetre interior

lisis també hom observa petites quantitats d'aigua que, possiblement, són d'origen atmosfèric, i una petita fracció potser és indígena i produïda per la implantació de protons del vent solar ⁹.

Quant a la contribució relativa de les fonts extralunars, hom creu que meteorits i cometes contribueixen amb un 3-5 % del carboni total, tal com indiquen les relacions isotòpiques del carboni analitzat ³⁹, mentre que el vent solar té probablement una contribució que pot arribar fins al 30 %, tal com s'infereix d'estudis de la desgasificació de gasos

nobles¹⁰. Les petites quantitats presents d'un element volàtil com el carboni estan d'acord amb la hipòtesi que la superfície de la Lluna estigué fosa. Aquest fet, ajudat per l'efecte de les radiacions còsmiques i l'energia alliberada per l'impacte dels meteorits en les condicions d'un buit extremadament alt, han estat responsables de l'eliminació de la major part d'espècies volàtils de la superfície de la Lluna. El buit és originat per la massa relativament petita de la Lluna, que dóna un camp gravitacional molt dèbil i que és incapaç de retenir una atmosfera semblant a la de la Terra o d'altres planetes.

Malgrat aquestes condicions, hem vist que una sèrie de molècules lleugeres i les precursors d'altres més complexes són presents a la superfície de la Lluna. Cal pensar, doncs, que, donades unes condicions més apropiades, aquestes estructures organogèniques en podrien haver originat d'altres més complexes tal i com, probablement, succeí a la Terra. És per això que les molècules investigades són importants en l'estudi de l'evolució química que hom creu que precedeix i engendra les estructures bàsiques del fenòmens vitals, arreu.

METEORITS

Abans de la caiguda de l'Allende i del Murchison, la fracció orgànica dels meteorits havia estat caracteritzada pobrament a causa, principalment, de l'extensa contaminació terrestre que la majoria d'espècimens de meteorits disponibles havien sofert per l'anàlisi^{18, 23}.

Tanmateix, hom creia que la major part del carboni dels condrits carbonosos de tipus I, II i III era orgànic i que d'un 5 a un 30 % d'aquest carboni era extraïble amb solvents, mentre que la resta era de natura polimèrica. El carboni total en els tipus de meteorits esmentats oscil·la entre el 0,1 % i el 5 %.

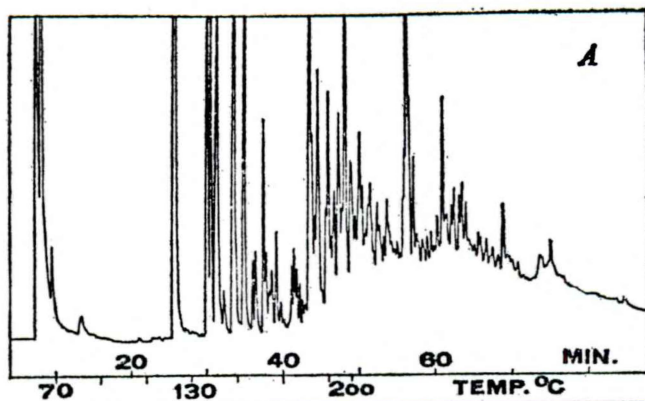
Quant a la composició elemental de la fracció extraïble, els valors obtinguts són els següents: 25-48 % de carboni, 5-10 % d'hidrogen, 2-5 % de nitrogen, 2-10 % de sofre, 1-6 % d'halògens (principalment de clor), i el restant és del 34 al 50 % d'oxigen^{18, 41}.

L'Allende és un tipus III contenint un 0,27 % de carboni i un 0,007 % de nitrogen^{18, 42}, i fou demostrat que, si bé contenia només traces de compostos orgànics extraïbles amb solvents, tenia una fracció piro-litzable de molt d'interès²². Una peculiaritat molt interessant d'aquest meteorit és la seva heterogeneïtat, puix que dins la seva matriu inorgànica han estat descrits uns tres tipus diferents d'inclusions^{6, 20}.

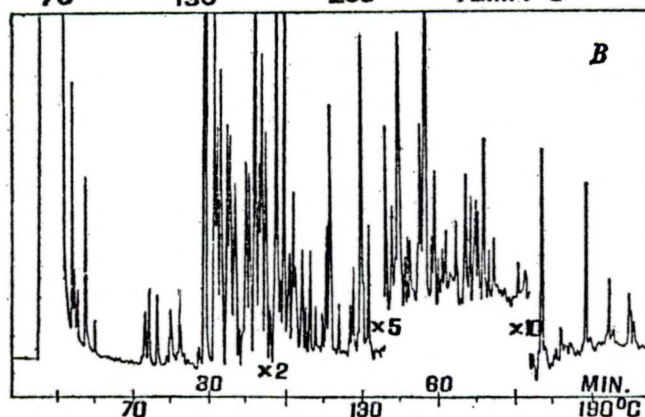
El Murchison, d'altra part, és un tipus II, i conté un 2 % de carboni i un 0,16 % de nitrogen. Aquest meteorit conté quantitats substancials

A. — Aminoàcids

A. N-TFA-derivats isopropilics dels aminoàcids extrets amb aigua. Tots els pics del cromatograma tenen espectres de massa corresponents a compostos de natura amínica o àcida

**B. — Hidrocarburs alifàtics (alcans)**

B. Alcans de la fracció pentànica d'un extret de benzè i metanol. Els pics cromatogràfics corresponen a hidrocarburs ramificats (metilats) de nou a setze àtoms de carboni

**C. — Hidrocarburs aromàtics**

C. Fracció benzènica del mateix extret que B. Els hidrocarburs aromàtics corresponents tenen estructures de dos anells amb grups metil a diverses posicions

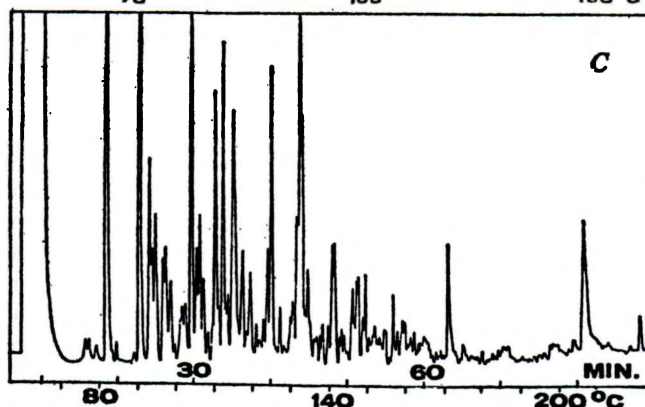


FIGURA 4. — Cromatogrames de gasos d'alta resolució, de les fraccions orgàniques del meteorit Murchison, utilitzant una columna capil·lar de 150 m x 0,5 mm d'acer untada amb sf-96 (oli de silicona) i operada a 1,41 kg/cm² d'heli

d'hidrocarburs alifàtics i aromàtics, aminoàcids (fig. 4) i pirimidines, observació que concorda amb el contingut elevat de carboni i de nitrogen¹⁶. (Vegeu la taula I.)

La fracció més ben estudiada ha estat la dels aminoàcids, dels quals conté un nombre elevat dels comuns a proteïnes, així com, també, d'un gran nombre d'isòmers no comuns a proteïnes, tots ells amb proporcions racèmiques dels isòmers D i L^{7, 11, 21, 36}. Els hidrocarburs alifàtics

TAULA I. — DADES COMPARATIVES DE CARBONI I NITROGEN TOTALS I DE LA FRACCIÓ ORGANICA EXTRETA DELS METEORITS MURCHISON, MURRAY I ALLENDE

	<i>Murchison</i>	<i>Murray</i>	<i>Allende</i>
Total carboni	2,04	2,12	0,24
%	2,01	2,26	0,24
			0,36
Total nitrogen	1560	2000	70,55
µg/g	1540	1840	
Total aminoàcids	22,00	21,4	no detectat
µg/g	>15,00	37,2	
	>10,00		
Total alifàtics	175-350	30	(5)
C ₁₃ — C ₂₅	>200		
µg/g			

són, predominantment, ramificats i cíclics, mentre que els aromàtics són d'estructures bi- i tricíclics metilades i ramificades a diferents posicions. Les pirimidines tenen una distribució més senzilla.

Són diverses les possibilitats que cal considerar per a justificar la presència i l'origen d'aquesta fracció orgànica en aquest meteorit. És clar que a la llum de les relacions enantiomèriques racèmiques dels aminoàcids no ens resta gairebé cap altra alternativa a considerar sinó que almenys els aminoàcids són producte de síntesi o bé el resultat d'una extensa diagènesi, puix que els aminoàcids propis de la biologia terrestre són de la configuració L. Assumint que la fracció d'aminoàcids és indígena a les mostres i que per extensió també ho són els hidrocarburs

i les pirimidines, sembla que tractem amb productes orgànics d'origen extraterrestre que foren incorporats al meteorit, abans, durant o després de la seva formació.

Ja hem dit que la biosfera terrestre ofereix riscos il·limitats per a la contaminació de mostres d'origen extraterrestre. Els meteorits no han estat pas l'excepció, sinó gairebé la lent d'augment d'aquest fenomen. Malgrat aquest fet, finalment dos meteorits ben preservats han proporcionat dades que clarifiquen el problema de la contaminació. Trossos de Murray, també un tipus II, ben preservats, han donat resultats molt semblants als del Murchison, resultats que podem comparar a la taula I.

En resum, podem dir que l'existència d'aminoàcids, hidrocarburs i pirimidines en aquests meteorits de tipus II presta suport més fermament a la hipòtesi que fenòmens d'evolució química s'esdevenen fora de la biosfera terrestre i arreu de l'univers. Això té una importància molt gran. No fóra res d'estrany que d'ací a poc temps fossin evidenciats radioastronòmicament alguns d'aquests compostos orgànics complexos, com els aminoàcids, a l'espai interstel·lar.

AGRAÏMENTS

Agraïco als organitzadors d'aquest col·loqui el fet d'haver-me invitat a participar-hi, i al professor ORÓ l'oportunitat que em donà de formar-me en el seu laboratori, al Departament de Ciències Biofísiques de la Universitat de Houston, on poguí prendre part activament, durant gairebé quatre anys, en l'obtenció de la majoria dels resultats experimentals ací descrits.

BIBLIOGRAFIA

1. ABELL, P. H., EGLINTON, G., MAXWELL, J. R. i PILLINGER, C. T. — *Survey of lunar carbon compounds. I. The presence of indigenous gases and hydrolysable carbon compounds in Apollo 11 and Apollo 12 samples*, «Proc. Second Lunar Sci. Conf. Geochim. Cosmochim. Acta», 2 (2), 1843-1863 (1971).
2. BURLINGAME, A. L., HAUSER, J. S., SIMONEIT, B. R., SMITH, D. H., BIEMANN, K., MANCUSO, N., MURPHY, R., FLORY, D. A. i REYNOLDS, M. A. — *Preliminary organic analysis of the Apollo 12 cores*, «Proc. Second Lunar Sci. Conf., Geochim. Cosmochim. Acta», 2 (2), 1891-1899 (1971).
3. CADOGAN, P. H., EGLINTON, G., MAXWELL, J. R. i PILLINGER, C. T. — *Carbon chemistry of the lunar surface*, «Nature», 281, 29-31 (1971).
4. CADOGAN, P. H., EGLINTON, G., FIRTH, J. N. M., MAXWELL, J. R., MAYS, B. J. i PILLINGER, C. T. — *Survey of lunar carbon compounds. II. The carbon chemistry of Apollo 11, 12, 14 and 15 samples* (abstract), «Lunar Science» (III) (editor C. Watkins), 113-115, Lunar Science Institute Contr., 88 (1972).

5. CHANG, S., KVENVOLDEN, K., LAWLESS, J., PONNAMPERUMA, C. i KAPLAN, I. R. — *Carbon carbides and methane in an Apollo 12 sample*, «Science», 171, 474-477 (1971).
6. CLARKE, R. S., JR., JHROSEWICH, E., MASON, B., NELEN, J., GÓMEZ, J. i HYDE, J. R. *The Allende, Mexico, Meteorite Shower*, «Smithsonian Contributions to the Earth Sciences», 5 (1970).
7. CRONIN, J. R. i MOORE, C. B. — *Amino-Acid Analyses of the Murchison, Murray and Allende Carbonaceous Chondrites*, «Science», 172, 1327 (1971).
8. FLORY, D. A. i SIMONET, B. — *Terrestrial contamination in Apollo samples*, «Space Life Sci.» (en premsa, 1971).
9. FLORY, D. A., WIKSTROM, S., GUPTA, S., GIBERT, J. M. i ORÓ, J. — *Analysis of organogenic compounds in Apollo 11, 12 and 14 lunar samples*, «Proc. Third Lunar Sci. Conf.», vol. 2 (1972).
10. FUNKHOUSER, J., JESSBERGER, E., MULLER, O. i ZHRINGER, J. — *Active and inert gases in Apollo 12 and 11 samples released by crushing at room temperature and by heating at low temperatures*, «Proc. Second Lunar Sci. Conf. Geochim. Cosmochim. Acta», 2 (2), 1381-1396 (1971).
11. GIBERT, J. M. WIKSTROM, S. i ORÓ, J. — *Gas Chromatographic-Mass Spectrometric Identification of Indigenous Organic Matter in the Murchison Meteorite*, «Proc. Nineteenth Annual Conf. Mass Spectrometry and Allied Topics», 334-340 (1971).
12. GIBERT, J. i ORÓ, J. — *Gas chromatographic-mass spectrometric determination of potential contaminant hydrocarbons of moon samples*, «Chromatogr. Sci.», 8, 295-296 (1970).
13. GIBERT, J., FLORY, D. i ORÓ, J. — *Identity of a common contaminant of Apollo 11 lunar fines and Apollo 12 York meshes*, «Nature», 229, 33-34 (1971).
14. GIBSON, E. K., JR. i MOORE, C. B. — *Compounds of the organogenic elements in Apollo 11 and 12 lunar samples*, «Space and Life Sci.», 3, 404 (1972).
15. GIBSON, E. K. i MOORE, C. B. — *Inorganic gas release and thermal analysis study of Apollo 14 and 15 studies*, «Proc. Third Lunar Sci. Conf.», vol. 2 (1972).
16. GIBSON, E. K., MOORE, C. B. i LEWIS, C. F. — *Total Nitrogen and Carbon Abundances in Carbonaceous Chondrites*, «Geochim. Cosmochim. Acta» (1971).
17. HARE, P. E., HARADA, K. i FOX, J. W. — *Analysis for amino-acids in lunar fines*, «Proc. of the Apollo 11 Lunar Sci. Conf.», 2, 1799-1803 (1970).
18. HAYES, J. M. — *Organic Constituents of Meteorites*, «Geochim. Cosmochim. Acta», 31, 1395-1400 (1967).
19. HENDERSON, W., KRAY, W. C., NEUMAN, W. A., REED, W. E., SIMONEIT, B. R. i CALVIN, M. — *Study of carbon compounds in Apollo 11 and 12 returned lunar samples*, «Proc. Second Lunar Sci. Conf., Geochim. Cosmochim. Acta», 0 (2), 1901-1913 (1971).
20. KING, E. A., JR., SCHONFELD, E., RICHARDSON, K. A. i ELDRIDGE, J. S. — *Meteorite Fall at Pueblito de Allende, Chihuahua, Mexico*, «Science», 163, 928-929 (1969).
21. KVENVOLDEN, K., LAWLESS, J., PERING, K., PETTERSON, E., FLORES, J., PONNAMPERUMA, C., KAPLAN, I. R. i MOORE, C. B. — *Evidence for Extraterrestrial Amino-Acids and Hydrocarbons in the Murchison Meteorite*, «Nature», 228, 923 (1970).
22. LEVY, R. L., WOLF, C. J., GRAYSON, M. A., GIBERT, J., GELPI, E., UPDEGROVE, W. S., ZLATKIS, A. i ORÓ, J. — *Organic Analysis on the Pueblito de Allende Meteorite*, «Nature», 227, 148-150 (1970).
23. LIPSKY, S. R., CUSHLEY, R. J., HORVATH, C. G. i McMURRAY, W. J. — *Analysis of Lunar Material for Organic Compounds*, «Science», 167, 778-779 (1970).
24. LSPET (Lunar Sample Preliminary Examination Team) — *Preliminary examination of lunar samples from Apollo 14*, «Science», 173, 681-693 (1971).
25. *Lunar sample analysis planning team, Summary of Apollo 11 (Lunar Science Conference)*, «Science», 167, 449-451 (1970).
26. MEINSCHEN, W. G., CORDES, E. i SHINER, V. J. — *Search for Alkanes of 15 to 30 Carbon Atom Weight*, «Science», 167, 753 (1970).

27. MOORE, C. B., GIBSON, E. K., LARIMER, J. W., LEWIS, C. F. i NICHIPORUK, W. — *Total carbon and nitrogen abundances in Apollo 11 lunar samples and selected acondrites and basalts*, «Proc. Apollo 11 Lunar Sci. Conf., Geochim. Cosmochim. Acta», 0 (0), 1375-1382. Pergamon (1970).
28. MOORE, C. B., LEWIS, C. F., LARIMER, J. W., DELLES, F., GOOLEY, R. C. i NICHIPORUK, W. — *Total carbon and nitrogen abundances in Apollo 12 lunar samples*, «Proc. Second Lunar Sci. Conf., Geochim. Cosmochim. Acta», 0 (0), 1343-1350 (1971).
29. MOORE, C. B., LEWIS, C. F., CRIFE, J., KELLY, W. R. i DELLES, F. — *Total carbon, nitrogen, and sulfur abundances in Apollo 14 lunar samples* (abstract). «Lunar Science» (III) (editor C. Watkins), 550-551, Lunar Science Institute Contr., 88 (1972).
30. MURPHY, M. E., MODZELESKI, V. E., NAGY, B., SCOTT, W. M., YOUNG, M., DREW, C. M., HAMILTON, P. B. i DREY, H. C. — *Analysis of Apollo 11 lunar samples by chromatography and mass spectrometry: Pyrolysis products, hydrocarbons, sulfur, amino-acids*, «Proc. Apollo 11 Lunar Science Conf.», 2, 1879-1890 (1970).
31. MURPHY, R. C., PRETT, G., NAFISSI-V, M. M. i BIEMANN, K. — *Search for organic material in lunar fines by mass spectrometry*, «Science», 167, 755-757 (1970).
32. NAGY, B., MODZELESKI, J. E., MODZELESKI, V. E., JABBAR MOHAMMED, M. A., NAGY, L. H., SCOTT, W. M., DREW, C. M., THOMAS, J. E., WARD, R., HAMILTON, P. B. i UREY, H. C. — *Carbon compounds in Apollo 12 samples*, «Nature», 232, 94-98 (1971).
33. ORÓ, J. i TORNABENE, T. — *Bacterial continuation of some carbonaceous chondrites*, «Science», 150, 1046-1048 (1965).
34. ORÓ, J., GIBERT, J., UPDEGROVE, W. S., MCREYNOLDS, J., IBÁÑEZ, J., GIL-AV, E., FLORY, D. i ZLATKIS, A. — *Gas chromatographic and mass spectrometric methods applied to the analysis of lunar samples from the sea of Tranquillity*, «J. Chromatog. Sci.», 8, 297-308 (1970).
35. ORÓ, J., UPDEGROVE, W. S., GIBERT, J., MCREYNOLDS, J., GIL-AV, E., IBÁÑEZ, J., ZLATKIS, A., FLORY, D. A., LEVY, R. L. i WOLF, C. — *Organogenic elements and compounds type C and D lunar samples from Apollo 11*, «Proc. Apollo 11 Lunar Sci. Conf., Geochim. Cosmochim. Acta», 2 (1), 1901-1920. Pergamon (1970).
36. ORÓ, J., GIBERT, J., LICHTENSTEIN, H., WIKSTROM, S. i FLORY, D. A. — *Amino-acids, aliphatic and aromatic hydrocarbons in the Murchison meteorite*, «Nature», 230, 105-106 (1971).
37. ORÓ, J., FLORY, D. A., GIBERT, J. M., MCREYNOLDS, J., LICHTENSTEIN, H. i WIKSTROM, S. — *Abundances and distribution of organogenic elements and compounds in Apollo 12 lunar samples*, «Proc. Second Lunar Sci. Conf., Geochim. Cosmochim. Acta», 2 (2), 1913-1925 (1971).
38. PRETT, G., MURPHY, R. C. i BIEMANN, K. — *The search for organic compounds in various Apollo 12 samples by mass spectrometry*, «Proc. Second Lunar Sci. Conf., Geochim. Cosmochim. Acta», 2 (2), 1879-1889 (1971).
39. SAKI, H., PETROWSKI, C., GOLDHABER, M. B. i KAPLAN, I. R. — *Distribution of carbon, sulfur, and nitrogen in Apollo 14 and 15 material* (abstract), «Lunar Science» (III) (editor C. Watkins), 672-673, Lunar Science Contr., 88 (1972).
40. SIMONEIT, B. R., BURLINGAME, A. L., FLORY, D. A. i SMITH, I. D. — *Apollo lunar module engine exhaust products*, «Science», 166, 733-738 (1969).
41. VINOGRADOV, A. P. i VDOVKIN, G. P. — *Multimolecular organic matter of carbonaceous chondrites*, «Geochemistry International», 1, 831-836 (1964).
42. WAKITA, H. i SCHMITT, R. A. — *Rare earth and other elemental abundances in the Allende meteorite*, «Nature», 227, 478-479 (1970).

GEOQUÍMICA ORGÀNICA I EVOLUCIÓ

per EMILI GELPI

INTRODUCCIÓ

La química orgànica del medi ambient actual és d'una importància fonamental per a l'home, a causa de la seva directa interacció, no solament amb la seva forma de vida sinó, fins i tot, amb la seva preservació. És, per tant, natural que cada dia s'inverteixi un major esforç en l'estudi i comprensió dels processos químics que regeixen la biosfera terrestre. Això, però, no ha pas fet que l'home perdés consciència d'un altre tema fonamental: el del seu origen i, per extensió, el de l'origen de tots els altres éssers vivents. Per la qual cosa no ens ha de sorprendre que, malgrat els múltiples problemes per solucionar en relació amb la qualitat del nostre medi ambient, hom dediqui també un gran esforç a l'estudi del medi ambient ancestral, la química orgànica del qual sembla capaç d'aportar dades significatives sobre el problema de l'origen i aparició dels primers organismes terrestres.

Les primeres proves de l'existència d'éssers vivents a través dels diferents períodes geològics foren obtingudes a partir de la troballa de llurs restes fossilitzades, les quals, tot i havent-se ja observat des del temps dels grecs, no foren estudiades d'una manera sistemàtica fins a l'establiment de la Paleontologia, pels volts de l'any 1800. A partir d'aleshores i mitjançant la recerca sistemàtica de restes fossilitzades, els paleontòlegs pogueren establir d'una manera indisputable l'existència d'entitats de morfologia recognoscible¹⁴ dins el període geològic que comprèn les eres cenozoica, mesozoica i paleozoica, és a dir, fins fa 600 milions d'anys, data que marca el principi del període pre-cambrià. Com a extensió d'aquestes troballes, els micropaleontòlegs han pogut documentar amb força detall la presència, ja dins el període pre-cambrià, de restes microscòpiques d'entitats de morfologia molt simple^{1, 2}, pròpia d'organismes procariotes com és ara els bacteris i les algues cianofícies, les quals hom creu que representen les primeres formes de vida sobre la Terra.

Tanmateix, els estudis paleontològics d'evolució de sistemes es troben seriosament limitats per la fragilitat i fàcil descomposició dels teixits vegetals o animals, la qual cosa dificulta enormement els processos naturals de preservació a través de la fossilització.

FÒSSILS QUÍMICS

D'altra part, hom sap que les formacions geològiques de natura sedimentària, tant les d'origen més recent com les més antigues, contenen restes carbonàcies constituïdes per una àmplia gamma de substàncies orgàniques en diverses proporcions, la detecció i estudi de les quals és de la competència de la geoquímica orgànica. Els estudis geoquímics duts a terme fins al present han posat en evidència que un percentatge relativament elevat de la matèria orgànica que hom pot extreure de mostres geològiques sedimentàries es troba present en forma de «fòssils químics»⁸, o sia compostos orgànics que han retingut llurs característiques estructurals més significatives des de llur deposició com a part d'organismes primitius i subseqüent incorporació a la geosfera mitjançant els coneguts processos de formació i compactació de sediments.

La presència d'aquests fòssils químics por ésser considerada en certs casos com un «marcador biològic»¹⁰ específic, en el sentit que llurs estructures químiques o bé són idèntiques a les corresponents a compostos essencials en els diversos processos del metabolisme de sistemes vivents, o bé se'n deriven directament.

L'estudi del procés d'evolució a nivell molecular compensa les limitacions esmentades anteriorment, pròpies dels estudis paleontològics, puix que, en disgregar-se les macrostructures constituents de qualsevol organisme atrapat en un sediment, perd la seva morfologia característica, però no els seus elements moleculars, per exemple, els lípids, els quals resten incorporats a la massa bioorgànica del sediment. En conseqüència, i com que la recerca d'aquests fòssils químics no requereix la detecció de restes físiques de morfologia definida, l'enfocament geoquímic de la detecció en el camp molecular de l'evidència de vida constitueix possiblement l'única possibilitat de penetrar a les primeres èpoques geològiques per tal d'obtenir una idea sobre el moment d'aparició, a l'escala evolutiva, de les primeres entitats capaces de reproducció i mutació, i sobre els processos bioquímics característics d'aquelles èpoques¹¹.

Aquest tipus d'estudis geoquímics data només del 1935, puix que les fundacions experimentals de la geoquímica orgànica són degudes a TREIBS, que en aquell any²⁰ descobrí diferents porfirines i pigments en olis minerals, de característiques moleculars que podien relacionar-se amb les de

les porfirines i els pigments propis de plantes i animals d'aquesta època. Aquest descobriment dels primers fòssils químics tingué una influència notable sobre les teories prevalents aleshores quant a l'origen del petroli. En pocs anys i principalment gràcies al desenvolupament de les modernes tècniques d'anàlisi instrumental, com és ara la cromatografia de gasos, l'es-

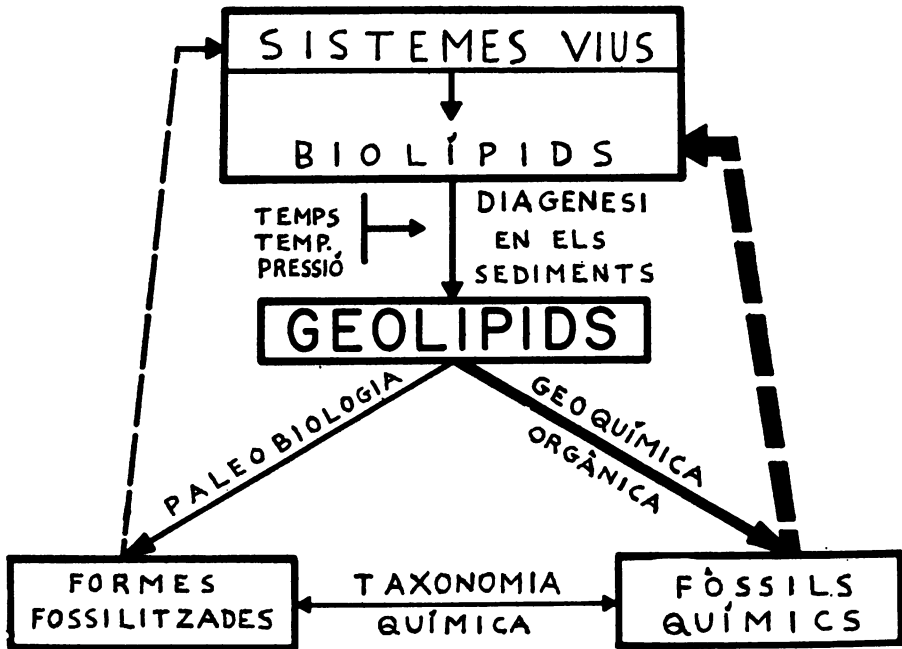


FIG. 1

pectrometria de masses i, sobretot, la combinació d'ambdues, la geoquímica orgànica ha experimentat un notable avenç⁹. Això ha permès d'estendre l'abast d'aquesta ciència des de l'estudi exclusiu del problema de l'origen del petroli fins als estudis de la natura i distribució de la matèria orgànica en sediments pertanyents a diverses èpoques geològiques, i així ha estat guanyat un cúmul d'evidència química sobre les etapes evolutives de l'ecosistema primitiu.

DIAGÈNESI

És raonable de suposar que les substàncies orgàniques dipositades durant el període de formació dels sediments són susceptibles de sofrir, amb el temps, canvis estructurals, l'extensió dels quals dependrà de l'estabilitat inicial de llurs estructures químiques, de l'activitat biològica anaeròbica, de la pressió, de la temperatura i fins i tot del possible efecte catalític de la matriu rocosa on han estat dipositades. Els dits canvis s'anomenen «canvis diagenètics», i el procés general «diagènesi»⁸. Com a exemple hom pot citar la decarboxilació dels àcids grassos dipositats per organismes primitius, que dona lloc als corresponents hidrocarburs. De fet, aquest és el mecanisme proposat com el responsable de la presència d'hidrocarburs (preferentment de cadenes amb un nombre imparell d'àtoms de carboni) en sediments¹⁵. Han estat detectades distribucions d'àcids grassos amb predominança dels àcids parells en diversos sediments, les edats dels quals oscil·len entre recents i pre-cambrianes¹⁶. La reducció, les polimeritzacions i les degradacions tèrmiques són altres possibles processos de transformació.

Entre els compostos més estables durant llargs períodes de temps i sota les condicions característiques de sistemes geològics podem citar els hidrocarburs alifàtics i alicíclics i els àcids grassos. D'altres compostos amb suficient estabilitat tèrmica per a permetre almenys la subsistència de part del material original són, per exemple, les porfirines i els aminoàcids.

MARCADORS BIOLÒGICS

Els éssers vivents i llurs productes orgànics constitueixen sistemes d'extrema complexitat funcional, però alhora de gran ordre a nivell molecular i cel·lular. Malgrat aquesta complexitat, hi ha innumbrables semblances taxonòmiques entre les diverses classes d'organismes, la qual cosa és indicatiu que aquests organismes possiblement han evolucionat en moltes direccions a partir d'un precursor o precursors comuns. D'entre les estructures orgàniques aïllades de sediments (fòssils químics), només les suficientment estables per a resistir la diagènesi retindran l'ordre característic que distingeix els éssers animats dels inanimats; i com que els sistemes biològics empenen matrius moleculars per a sintetitzar llurs compostos orgànics vitals, l'especificitat resultant és una de les propietats més significatives en la llista de característiques biogenètiques.

En general les característiques que ha de reunir qualsevol fòssil químic per a poder ésser considerat un veritable «marcador biològic» són les

següents: a) estructura característica, b) estabilitat davant els processos diagenètics, c) especificitat estructural derivada de processos biològics, i d) poca probabilitat de formació abiòtica. De tots els compostos orgànics constituents dels éssers vius, els lípids semblen reunir les màximes condicions, tot i que llur estabilitat és molt variable. BREGER, en la seva revisió de la geoquímica dels lípids⁵, indica que «la majoria dels lípids, bé que subjectes a alguns canvis després de llur eliminació dels sistemes biològics, es preserven intactes o es converteixen en productes que són estables i tendeixen a ésser preservats». D'entre els constituents dels lípids, els hidrocarburs semblen proporcionar el millor mitjà per a estudiar l'evolució bioquímica, tot i que dins aquesta classe de compostos només els isoprenoides i els hidrocarburs policíclics compleixen els quatre requisits esmentats⁶.

TAXONOMIA QUÍMICA

La utilització de criteris químics per a la classificació d'organismes segons les substàncies fabricades per ells, no tan sols complementa els criteris de classificació morfològica, sinó que en alguns casos pot resultar molt més útil i menys subjectiva. Passant de nou a l'escala de temps geològic, la identificació de marcadors biològics entre la matèria orgànica atrapada en formacions de natura sedimentària, i també de restes d'entitats microscòpiques, ens permet d'aplicar criteris de taxonomia química per a establir correlacions de significança evolutiva.

En aquest sentit la interdependència entre paleobiologia, geoquímica orgànica, bioquímica i quimiotaxonomia apareix a la figura 1. La distribució inicial de la massa de biolípids es converteix, en el medi geològic i sota els processos diagenètics citats, en el que podríem denominar massa de geolípids. D'entre aquests geolípids la geoquímica orgànica identifica els apropiats marcadors biològics a través de l'especificitat dels quals podem arribar a conèixer el compost precursor. Per la seva part, la paleobiologia identifica les restes morfològiques associades amb els esmentats geolípids, i partint d'ambdues dades és possible de formar-se una idea de la bioquímica i taxonomia característiques d'una determinada època geològica.

Ambdós aspectes, geoquímic i paleobiològic, es relacionen en la taula I, que presenta una descripció dels tipus de microorganismes fossilitzats i de la classe de fòssils químics trobats en algunes formacions geològiques que comprenen un període que va des del període terciari (50×10^6 anys) fins al pre-cambrià ($3,4 \times 10^9$ anys).

Tal com indiquem a la taula I, han estat identificades restes de microstructures molt semblants a algues blaves-verdes (cianofícies) i bacteris en

dipòsits pre-cambrians. Aquests organismes de natura procariota constitueixen probablement una de les formes més primitives de vida. Al contrari, els sediments de l'època terciària reflecteixen un pas més avançat en la progressió evolutiva amb llur contingut de fòssils d'organismes eucariotes i de major abundància d'hidrocarburs policíclics de natura terpenoide.

MARCADORS BIOLÒGICS EN MICROORGANISMES PROCARIOTES

Si les transicions evolutives han de restar reflectides a nivell molecular, l'estudi i classificació taxonòmica dels processos bioquímics i entitats moleculars característics de les formes contemporànies d'organismes ancestrals (procariotes) ens pot proporcionar una indicació sobre la bioquímica de les primeres etapes de l'evolució i, ensem, explicar la presència de certes classes de compostos orgànics en els antics sediments terrestres¹².

Per exemple, els estudis taxonòmics realitzats en diverses espècies d'algues han demostrat que l'heptadecà normal és en general el compost predominant entre els hidrocarburs dels microorganismes fotosintètics (algues clorofícies i cianofícies i bacteris fotosintètics). Aquesta predominança, però, no és detectada en els bacteris no fotosintètics. En aquest sentit, per exemple, la bimodalitat característica de la distribució dels hidrocarburs

TAULA I

<i>Fòssils (Micro)</i>	<i>Formació</i>	<i>Temps</i>	<i>Química dels fòssils</i>
Formes semblants a algues	Onverwacht series	$3,4 \times 10^9$	n-alcans, isoprenoides
Bastó semblant a bacteri	Fig tree	$3,1 \times 10^9$	n-alcans, isoprenoides
—	Soudan shale	$2,7 \times 10^9$	n-alcans, isoprenoides esterans
Blau verdós	Gunfint chert	$1,9 \times 10^9$	n-alcans, isoprenoides
Cossos orgànics esferoïdals	Nonesuch shale	$1,0 \times 10^9$	n-alcans, isoprenoides
—	Antrim shale	350×10^6	n-alcans, isoprenoides
Verd, blau verdós	Green River shale	50×10^6	n-alcans, isoprenoides esterans, triterpens

en la formació del Green River (50×10^6 anys), amb un màxim en el C_{17} i un altre en el C_{20} i el C_{31} , assenyalava la contribució combinada de microorganismes fotosintètics d'una banda i de flora superior d'una altra, puix que la taxonomia química típica de les plantes superiors mostra una predominança dels hidrocarburs imparells d'alt pes molecular.

Diverses algues cianofícies contemporànies han estat relacionades paleobiològicament amb sediments pre-cambrians, i, com ja hem indicat, ha estat estudiada força a fons llur possible contribució a les complexes distribucions dels hidrocarburs normals i isomèrics identificats en aquells se-

diments. D'altra part, si ens basem en les idees exposades en relació amb els marcadors biològics, el proposat origen biològic d'aquests hidrocarburs queda reforçat per la presència entre ells dels isoprenoides, els quals per llur elevada especificitat són ideals com a marcadors biològics. Aquestes substàncies, bé que absents en estat lliure de les algues clorofícies i cianofícies, es troben àmpliament distribuïdes tant en els bacteris fotosintètics com en els no fotosintètics anaeròbics i, a més, poden haver-se derivat diagenèticament dels pigments i clorofil·les de les algues; tot això pot explicar llur detecció en mostres de l'era pre-cambriana (taula I).

HIDROCARBURS POLICÍCLICS

Fins fa pocs anys hom acceptava l'absència d'esteroides en organismes procariotes⁴; no obstant això, l'any 1968 aparegueren dos treballs que reportaven la presència de colesterol i B-sitosterol¹⁸ i diversos etilcolesterols¹⁹ en algues blaves-verdes. Així mateix, BIRD *et al.*⁸ han identificat recentment una barreja de desmetilesterols en un bacteri. Si a això afegim la identificació¹¹ d'esqualè en dues espècies d'algues blaves-verdes, arribem a la conclusió que les algues contemporànies són capaces de biosintetitzar esteroides i triterpenoides pentacíclics a través de la coneguda ciclització de l'epòxid d'esqualè, procés que requereix la participació de l'oxigen molecular per a la formació d'aquest epòxid. L'extensió d'aquesta capacitat biosintètica a les corresponents formes primitives d'aquests microorganismes apunta la possibilitat que aquesta via de síntesi hagués estat en actiu molt abans que la concentració d'oxigen a l'atmosfera hagués arribat a nivells de l'ordre de l'1 % de l'actual, com a resultat de l'evolució de la fotosíntesi durant el període mitjà pre-cambrià¹⁷. És difícil, però, de concebre que un tal procés pugui haver estat operatiu durant les primeres etapes de l'era pre-cambriana, en les quals predominava essencialment una atmosfera anoxigènica. Hom podria suposar, per tant, que la capacitat de síntesi per organismes procariotes de triterpenoides tetra- i pentacíclics a partir de l'epòxid d'esqualè aparegué durant l'últim període de l'era pre-cambriana o fins i tot més tard, per exemple durant el paleozoic.

No obstant això, aquesta suposició, bé que lògica quant a la seva consideració del paral·lisme aparentment necessari entre l'evolució del procés de fotosíntesi i l'evolució de la síntesi de triterpenoides policíclics, no explica la presència, per exemple, d'esterans al Soudan Shale (taula I), l'edat del qual precedeix la de l'aparició dels primers processos fotosintètics d'evolució d'oxigen molecular a partir d'aigua¹⁷.

Hom accepta comunament que la presència d'esterans o d'altres hidro-

carburs policíclics saturats en sediments, tant antics com recents, implica un procés de reducció diagenètica dels precursors corresponents (esteroides i triterpenoides pentacíclics), puix que la deposició directa en forma reduïda de qualsevol producte de la síntesi de triterpenoides policíclics via epòxid d'esqualè exigiria la participació d'un sistema enzimàtic reductor,

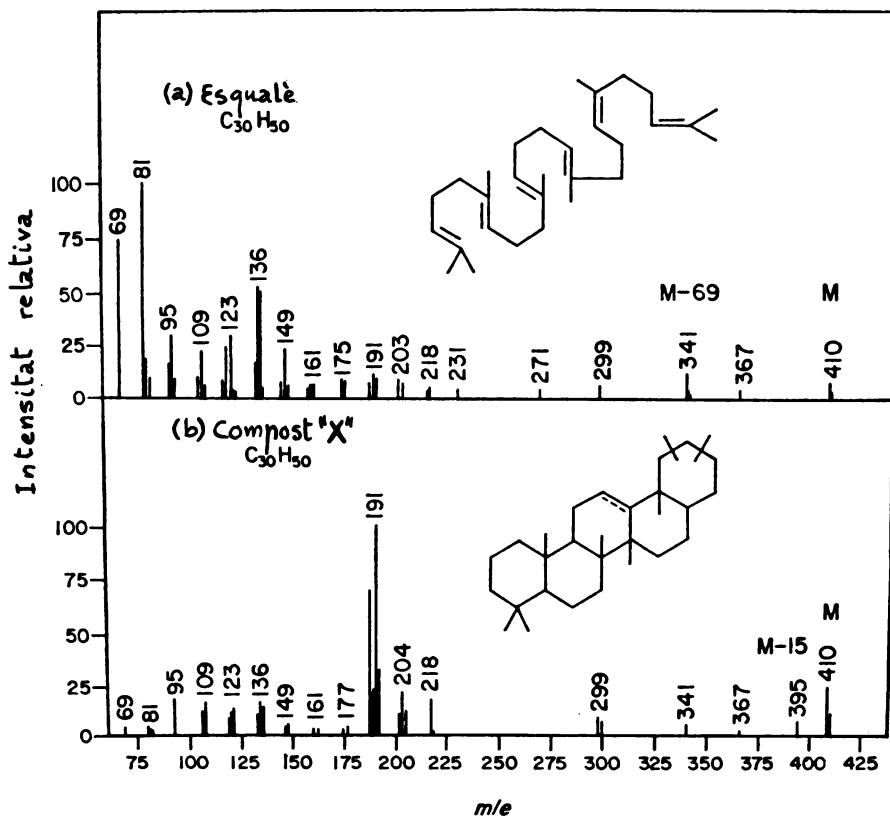


FIG. 2

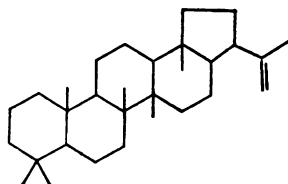
cosa que generalment és descartada com a improbable per manca d'evidència.

No obstant això, la recent identificació¹¹ en algues blaves-verdes d'un metabolit de natura triterpenoidal entre la fracció dels hidrocarburs saturats d'aquestes algues obre noves possibilitats en aquest camp. Per exemple, la biosíntesi del citat metabolit indica que l'esmentat sistema enzimàtic reductor pot ésser una realitat o bé que existeix una ruta de síntesi

directa dels cicloalcans saturats a partir de la ciclització de l'esqualè, la qual no exigeix la mediació de l'epòxid. La segona possibilitat podria explicar l'aparició primerenca dels cicloalcans (hidrocarburs cíclics saturats) a l'escala evolutiva.

L'estructura hipotètica proposada inicialment per al dit metabolit ¹¹ i el seu corresponent espectre de masses, juntament amb l'espectre i estructura de l'esqualè, apareixen amb finalitat comparativa a la figura 2.

Malgrat que aquesta identificació és hipotètica, dues publicacions recents han demostrat l'existència d'un triterpè d'anàlogues característiques espectromètriques en el bacteri *Methylococcus capsulatus* ³ i en un bacteri termofílic ⁷. Mitjançant la utilització de les substàncies de referència corresponents ha resultat possible d'establir la següent estructura:



Diversos compostos d'igual natura han estat identificats en sediments com els de la regió de Green River ¹³, bé que no en els sediments precambrians. Seria interessant de concentrar la recerca de compostos d'aquest tipus en els sediments antics per arribar a confirmar inequívocament allò que les dades acumulades fins ara per la geoquímica orgànica ens indiquen; dit d'una altra manera, que els primers indicis de vida terrestre daten aproximadament de 3.400 milions d'anys.

BIBLIOGRAFIA

1. BARGHOORN, E. S., MEINSCHIN, W. G. i SCHOPF, J. W. — «Science», 148, 461 (1965).
2. BARGHOORN, E. S. i SCHOPF, J. W. — «Science», 152, 758 (1966).
3. BIRD, C. W., LYNCH, J. M., PIRT, S. J. i REID, W. W. — «Tetrahedron Letters», 34, 3189 (1971).
4. BLOCH, K. — *Evolving Genes and Proteins*, Ed. V. Bryson i H. J. Vogel. Academic Press, New York, 1965.
5. BREGER, I. — «J. American Oil Chem. Soc.», 43, 196 (1966).
6. CALVIN, M. — *Chemical Evolution*, Oxford University Press, 23, New York, 1969.
7. DE ROSA, M., GAMBACORTA, A., MINALE, L. i BU'LOCK, J. D. — «Chem. Comm.», 619, 1971.
8. DEGENS, E. T. — *Geochemistry of Sediments*. Prentice Hall, 1965.
9. E EGLINTON, G. — *Advances in Organic Geochemistry* (P. A. Schenk i I. Havernar, eds.), Pergamon Press, 1968.

10. GELPI, E. — Ph. D. Thesis, University of Houston, 490-523, Houston, 1968.
11. GELPI, E. SCHNEIDER, H., MANN, J. i ORÓ, J. — «Phytochemistry», 9, 603 (1970).
12. GELPI, E., ORÓ, J., SCHNEIDER, H. J. i BENNETT, E. O. — «Science», 161, 700 (1968).
13. GELPI, E., WSZOLEK, P. C., YANG, E. i BURLINGAME, A. L. — «Anal. Chem.», 43, 864 (1971).
14. GLAESSNER, M. F. i DAILY, B. — «South Austral. Rec.», 13, 369 (1959).
15. KVENVOLDEN, K. A. — «Nature», 209, 573 (1966).
16. — «J. Am. Oil Chemist Soc.», 44, 629 (1967).
17. OLSON, J. M. — «Science», 168, 438 (1970).
18. REITZ, R. C. i HAMILTON, J. G. — «Comp. Biochem. Physiol.», 25, 401 (1968).
19. SOUZA, N. J. DE, i NES, W. R. — «Science», 162, 363 (1968).
20. TREIBS, A. — «Angew. Chem.», 49, 682 (1936).

DISCUSSIÓ

ORÓ

¿Creieu que aplicant mètodes d'estudi d'indicadors biomoleculars hom podria identificar el període geològic de pas de la no-vida a la vida?

GELPI

Una de les característiques més acusades d'un indicador biomolecular o marcador biològic és la de la seva especificitat, com acabem de veure. En aquest sentit, encara que els hidrocarburs alicíclics poden, la majoria, ésser sintetitzats abiòticament, les estructures pentacíclics del tipus ací descrit són necessàriament de procedència biològica.

Malgrat que, en teoria i a partir dels criteris exposats en relació amb la natura dels referits indicadors, podria donar-se una resposta afirmativa a aquesta pregunta, a la pràctica la presència d'aquest tipus de substàncies en sediments d'una era geològica determinada ens indicaria solament, com a mínim, quant hem de retrocedir per a acostar-nos cronològicament a la frontera del pas de la no-vida a la vida. Crec que seria interessant que els geoquímics orgànics concentrassin esforços en la recerca d'estructures d'aquest tipus.

PREVOSTI

¿No serien aquest compostos molt complexos, per a ésser compostos de frontera?

GELPI

Hem parlat dels primers i més simples microorganismes unicel·lulars, alguns dels quals sembla que no han evolucionat significativament, segons l'opinió d'experts paleobiòlegs. Aquests microorganismes, d'una manera sorprenent, semblen capaços de sintetitzar aquests tipus de substàncies, o almenys llurs formes contemporànies. Tanmateix no crec que aquests compostos puguin ésser considerats més complexos que una proteïna, per exemple, en relació amb les premisses necessàries per a llur factura per entitats biològiques.

L'EVOLUCIÓ VISTA A TRAVÉS DE L'ESTUDI DE LA COMPOSICIÓ DE LES PROTEÏNES. HIPÒTESIS EVOLUTIVES DE PROTAMINES I D'HISTONES

per J. PALAU

INTRODUCCIÓ

Actualment, hom coneix força bé determinades característiques estructurals de les proteïnes bàsiques que acompanyen l'àcid desoxiribonucleic dins el complex cromosomàtic dels mamífers i d'altres espècies animals i vegetals. Així, hom ha aïllat cinc components d'histones ben caracteritzades per l'anàlisi electroforètica i d'aminoàcids. Similarment, les protamines típiques presents en l'esperma d'alguns peixos també han estat fraccionades i caracteritzades com a components polipeptídics individuals. Al llarg dels darrers dos o tres anys, diversos laboratoris han fet un esforç considerable per a determinar l'estructura primària de les histones i de les protamines, esforç que ha permès d'obrir les portes a l'estudi estructural, funcional i evolutiu d'aquestes proteïnes. La present comunicació representa un intent d'aprofundir en el significat evolutiu dels coneixements actuals sobre seqüència d'aminoàcids de les protamines i de les histones, tenint en compte les limitacions i ambigüitats que, encara actualment, presenta l'estudi de l'evolució de les proteïnes en general.

Nota. — El codi d'una sola lletra emprat en aquesta comunicació es: A, Alanina; B, Acid Aspàrtic o Asparagina (sense decidir); C, Cisteïna; D, Acid Aspàrtic; E, Acid Glutàmic; F, Fenilalanina; G, Glicina; H, Histidina; I, Isoleucina; K, Lisina; L, Leucina; M, Metionina; N, Asparagina; O, Tirosina; P, Prolina; Q, Glutamina; R, Arginina; S, Serina; T, Treonina; V, Valina; W, Triptòfan; Z, Acid glutàmic o glutamina (sense decidir).

L'EVOLUCIÓ DE LES PROTEÏNES I EL SEU SIGNIFICAT DINS EL CONTEXT
GENERAL DE L'EVOLUCIÓ BIOLÒGICA

Bé que des de fa molt de temps han estat estudiades determinades variacions genètiques a nivell molecular, com és ara les dels pigments de certes plantes, només des de fa uns 20 anys hom ha començat a obtenir dades importants sobre el desenvolupament de l'evolució molecular. En el sistema biomolecular ADN→ARN→Proteïna hi ha, evidentment, un emmagatzematge i una transferència d'informació bioquímica. Qualsevol canvi, al llarg de l'evolució, del contingut d'informació en l'ADN transcripible, serà reflectit en un canvi de contingut d'informació en l'ARN i en les proteïnes del sistema. És a dir, una variació en el fenotip proteïna reflecteix una variació en el genotip ADN. Tenim clarament, doncs, una correspondència a escala molecular anàloga a la clàssica de fenotip-genotip postulada per a les espècies biològiques.

D'altra banda, el conjunt de fenotips moleculars i llurs variacions han de correspondre naturalment al conjunt de fenotips morfològics i funcionals observables en les espècies vivents, així com a llurs variacions. Per tant, un estudi de l'evolució dels fenotips moleculars, en principi ha de donar informació tan representativa de la història dels éssers vivents com pugui donar-la l'estudi de l'evolució d'altres fenotips més clàssics.

La impossibilitat actual d'avaluació global de variacions de fenotips moleculars és òbvia, i la raó més senzilla d'això és perquè hom desconeix moltes dades particulars, estructurals i funcionals de la major part de proteïnes. Per tant, tota especulació evolutiva muntada sobre el coneixement de variacions estructurals i funcionals d'una proteïna cal limitar-la, en principi, a una especulació únicament per a aquella proteïna. L'extrapolació al fet evolutiu general pot ésser greument perillosa, en especial si els resultats obtinguts no es corresponen amb els acumulats fins al present sobre conjunts fenotípics més amplis.

Fent ja una limitació a l'estudi de l'evolució de les proteïnes com a tals, podríem dur a terme una simplificació important si consideràvem que és vàlid el postulat que la seqüència d'aminoàcids d'una proteïna dicta les seves estructures secundària, terciària i quaternària, és a dir dicta la seva conformació. La simplificació seria de considerar la seqüència d'aminoàcids, per ella mateixa, l'única peça important per a l'estudi de l'evolució de les proteïnes. Malauradament aquesta simplificació seria errònia.

Seguint el procés evolutiu general, l'evolució d'una proteïna és el resultat del doble mecanisme mutació-selecció natural. La selecció natural resulta d'un enfrontament entre conformació funcional i medi ambient.

Ara bé, conformacions proteiques no funcionals en certs medis de pH, de força iònica, natura d'ions, etc. poden resultar funcionals en altres medis. També cal considerar com a modificadors de la conformació, i per tant de la funció, tota mena d'interaccions allostèriques i de cofactors necessaris per a l'expressió de la dita funció.

Finalment, una proteïna, per canvi d'un aminoàcid, pot passar a inactiva, i per canvi posterior d'un altre aminoàcid, de posició i natura diferents de les del primer, pot revertir a activa. Això pot donar lloc a variacions de seqüència ambigüament interpretades com a producte de mutacions tolerades, quan són mutacions prohibides. Com a confirmació del que hem expressat anteriorment, podem esmentar el fet que es troben proteïnes de seqüència molt diferent que tenen funcions i propietats molt semblants i, viceversa, proteïnes de seqüència molt semblant que tenen funcions i propietats molt diferents.

Per tant, per a conèixer inequívocament relacions evolutives de les proteïnes, cal combinar les dades de seqüència, d'estudis de difracció de raigs X i de representació dels centres actius, químicament i enzimàticament. En aquest nivell podem dir que en l'actualitat hom té alguna informació d'unes poques proteïnes: hemoglobina, mioglobina, ribonucleasa, quimotripsina (i quimotripsinogen), citocrom C i lisozim. El panorama, de moment, és poc encoratjador. No obstant això, aprofundint en l'estudi del conjunt de seqüències d'aminoàcids de diverses proteïnes extretes d'espècies pertanyents a diferents tipus d'animals i de vegetals, hom pot trobar certes relacions de significat evolutiu que val la pena d'assenyalar:

A. Per a una mateixa proteïna

1. Homologies internes de seqüència. Són interpretades com un resultat de la duplicació de gens ancestrals que inicialment codificaven oligopèptids. Per duplicacions successives, parcials o totals, i fusió dels duplicats es produí un gen que codificava un prototipus de proteïna ancestral de la qual provenen les actuals.

2. Constància de residus d'aminoàcids dins la seqüència. Això és altament indicatiu que la funció biològica és determinada almenys per alguns d'aquests residus.

3. Substitució direccional, al llarg de l'escala evolutiva, d'uns aminoàcids per uns altres. És indicatiu de millora funcional de la proteïna i, per tant, indicatiu de mutacions afavorides.

4. Substitució indiferent, al llarg de l'escala evolutiva, d'uns aminoàcids per uns altres. Pot indicar invariabilitat funcional i, per tant, assenyalar la presència de mutacions neutres.

B. *Per a grups de proteïnes*

Podem considerar les següents possibilitats:

1. Diverses proteïnes tenen una seqüència i una funció biològica similars i hom sospita que els gens que les codifiquen provenen, probablement per duplicació i posterior evolució, d'un gen ancestral comú. El procés evolutiu és conegut com a procés de divergència i les proteïnes són considerades proteïnes homòlogues. Hom diu que presenten isologia de seqüència.

2. Dues proteïnes o més tenen una seqüència i una funció similars i hom sospita que els gens que les codifiquen provenen de gens ancestrals diferents. El procés evolutiu és conegut com a procés de convergència, i les proteïnes són considerades anàlogues amb isologia de seqüència.

3. Dues proteïnes o més tenen una seqüència diferent i una funció similar. Hi ha una gran probabilitat que els gens que les codifiquen provinquin per convergència de gens ancestrals diferents. Les proteïnes són considerades anàlogues sense isologia de seqüència.

Realment és un problema difícil de distingir a la pràctica entre convergència i divergència. Normalment seran considerades proteïnes homòlogues quan tindran propietats funcionals similars i moltes propietats químico-físiques comunes, i quan semblarà probable un origen genètic comú. La demostració rigorosa d'homologia o d'analogia requereix un coneixement profund de seqüència d'aminoàcids, de funció, fonts del material i altres informacions de tipus biològic.

L'EVOLUCIÓ DE LES PROTAMINES

En general les protamines es caracteritzen pel fet de tenir al voltant d'uns trenta residus, dels quals les dues terceres parts aproximadament són arginina. Hom coneix actualment l'estructura primària de set protamines, i, de la comparació entre aquestes estructures, hom pot treure informació valuosa, que pot ésser resumida de la manera següent:

1. Les espècies biològiques les protamines de les quals han estat estudiades, contenen 3 o 4 components d'aquestes proteïnes.

2. La seqüència de totes les protamines estudiades és molt similar.

3. Hom troba l'arginina dins la protamina en forma d'agrupaments de 4 a 6 residus de distribució irregular.

4. Els residus altres que l'arginina són pocs (A, G, V, I, T, P i S) i hom els troba també agrupats.

Fa uns pocs anys, BLACK i DIXON³ establiren una hipòtesi sobre l'evo-

lució de la protamina clupeïna Z, estudi que pot ésser estès a les altres protamines de seqüència coneguda, fent-hi algunes adaptacions: Inicialment hauria existit el pèptid ancestral AR₄, probablement codificat per un ADN ancestral. Per duplicacions successives amb fusió dels duplicats s'hauria transformat en AR₄AR₄AR₄AR₄. A continuació, per duplicacions parcials (insercions) haurien arribat a una forma de protamina ancestral comuna AR₄A₂RAAR₄ARAAR₄AR₄. Més tard, per duplicacions redundants del gen ancestral, seguides de duplicacions parcials (insercions) específiques, de delecció (en un sol cas), i de mutacions (normalment d'una base única, i en un cas de dues bases), haurien arribat a les formes actuals de les protamines (fig. 1). En la figura 2 hem col·locat les seqüències conegudes de les protamines de la forma més adient per a descriure l'evolució probable d'aquestes proteïnes, d'acord amb la hipòtesi establerta ⁷.

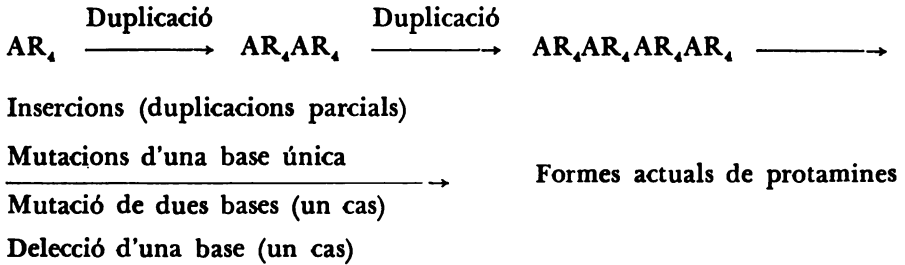


FIG. 1. — Evolució probable de protamines, generalització de la hipòtesi de Black i Dixon (1967)

Clupeïna Y-I	ARRRR	S.....	S.....	SR.....	P.....	IRRRR
Clupeïna Y-II	PRRR.	TRR..	A.....	SR.....	P.....	VRRRR
Clupeïna Z	ARRRR	SRR..	A.....	SR.....	P.....	VRRRR
Salmina A-I	PRRRR	S.....	S.....	SR.....	P.....	VRRRR
Iridina Ia	PRRRR	S.....	S.....	SR.....	P.....	VRRRR
Iridina Ib	PRRRR	..RR	S.....	S.....	SR.....	P.....	IRRRR
Iridina II	PRRRR	S.....	S.....	SR.....	P.....	VRRRR
	PRRR.	T.....	TRRRR	A.....	GRRR	GRRR
	PRR.	V.....	SRRRR	ARRR	ARRR
	PRR.	V.....	SRRRR	ARRR	ARRR
	.R	V.....	SRRRR	..RR	G.....	GRRR	GRRR
	.R	V.....	SRRRR	..RR	G.....	GRRR	GRRR
	PRR.	V.....	SRRRR	..R	G.....	GRRR	GRRR
	ARR.	V.....	SRRRR	..RR	G.....	GRRR	GRRR

FIG. 2. — Estructura primària d'algunes protamines, adaptació de l'esquema de Phillips (1971)

La figura 3 mostra les mutacions probables dels aminoàcids de les protamines, que corroboren la hipòtesi.

Finalment, presentem en la figura 4 l'evolució probable dels gens ancestrals de les protamines.

Cal destacar la relació d'aquest gen ancestral amb l'ADN repetitiu de tipus G-C. Potser tenim una pista per a atribuir en general a aquest tipus

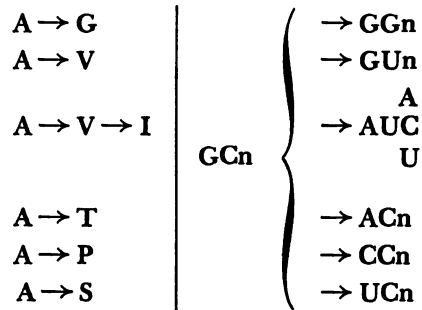


FIG. 3. — Mutacions probables per a les protamines

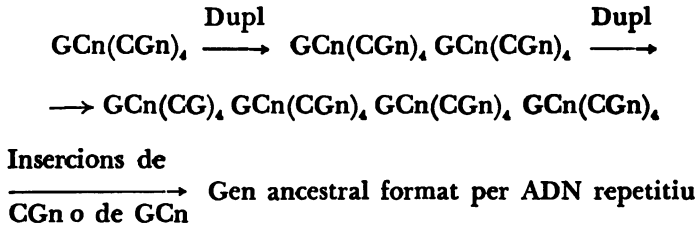


FIG. 4. — Evolució probable dels gens ancestrals de les protamines

d'ADN, conegut també per ADN satèl·lit, una procedència directa del material genètic ancestral. Si fos així, la permissibilitat evolutiva hauria estat mínima, i el cromosoma necessitaria regions de superprotecció on les possibilitats de mutació del material genètic fossin mínimes. Com que l'ADN repetitiu sembla estar localitzat en el centròmer, aquesta podria ésser una regió de superprotecció. La hipòtesi, a primera vista, pot semblar heterodoxa. Hem de tenir en compte, però, que els cromosomes sexuals X també semblen tenir superprotecció del material genètic. D'altra banda, el fet particular que una quantitat mínima de material genètic no seguis necessàriament les lleis de l'atzar i de la necessitat, no invalidaria el fet general

del procés de selecció natural, i, per contra, el complementaria donant-li les seves dimensions correctes. Més endavant, per a les histones, tornarem a insistir sobre la hipòtesi de superprotecció.

ESPECULACIONS EVOLUTIVES SOBRE LA HISTONA F_{2a1} O HISTONA IV

Dins l'àrea de recerca sobre evolució de proteïnes causà un gran impacte el resultat obtingut pel prof. SMITH i col·laboradors l'any 1969 en establir les seqüències de la histona F_{2a1} (IV) de dues espècies vivents tan diferents com són el vedell i el pèsol^{4,5}. De 102 residus d'aminoàcids només trobem dos canvis. El residu 60 és valina per al timus de vedell, i isoleucina per a l'embrió de pèsol; i el residu 77 és lisina per al primer, i arginina per al segon. Aquestes variacions es refereixen a aminoàcids molt similars i, per tant, no poden fer variar greument l'estructura de la proteïna. D'altra banda, les mutacions que els corresponen són de tipus conservatiu, és a dir, impliquen el canvi d'una sola base de l'ADN.

El fet de la invariabilitat quasi perfecta és espectacular i no es dona en cap altre tipus de proteïna de seqüència estudiada. Així, per exemple, el nombre de residus invariables establerts l'any 1967 per al citocrom C tipus mamífer, aïllat de diferents espècies, era de 35 sobre 104⁶.

Els processos de convergència i de divergència assenyalen una característica de funcionalitat plàstica per a les proteïnes al llarg de l'evolució. Llavors ens hem de preguntar: ¿quines són les raons biològiques que fan que la histona F_{2a1} (IV) no hagi pogut canviar al llarg de mil o dos mil milions d'anys? ¿És que aquesta proteïna té una funció tan precisa que no admet el canvi de quasi cap aminoàcid? ¿Havia evolucionat abans d'adquirir l'estructura primària actual? Tractarem de trobar respostes especulatives a aquestes qüestions.

Dins la concepció actual, la histona F_{2a1} (IV) hauria de tenir una funció extraordinàriament precisa que impossibilités qualsevol mutació al gen que la codifica. La seva conformació, per ella mateixa o per estar associada a altres proteïnes o a l'ADN, ha de restar perfectament definida de manera que tota la molècula participi en la funció biològica. Pràcticament qualsevol substitució d'un aminoàcid per un altre ha d'ésser letal per als individus de les espècies vivents.

Una funció atribuïble a les histones és la d'ésser reguladores de l'activitat de transcripció de l'ADN. Particularitzant per a la histona F_{2a1} (IV), aquesta regulació podria venir establerta, segons la hipòtesi d'ALLFREY i col·laboradors, per l'acetilació i metilació d'uns determinats residus de la molècula¹. Fa poc, a Barcelona, el doctor GERSHEY, del grup de la Universitat Rockefeller, ens explicava que aquesta histona podia actuar com

un enzim del tipus acetiltransferasa, per a acetilar-se ella mateixa. Aquesta proteïna seria al mateix temps enzim i substrat! Les acetilacions de residus bàsics farien disminuir la interacció d'aquesta histona amb l'ADN, la qual cosa ajudaria a iniciar el procés de transcripció.

Si la hipòtesi abans esmentada podia ésser demostrada inequívocament, hauríem donat un pas gegantí dins l'estudi de la regulació gènica dels organismes eucariotes. Sembla convenient, doncs, d'estudiar altres possibilitats, i establir altres hipòtesis alternatives que puguin explicar també el fet d'invariabilitat evolutiva. Si aquestes hipòtesis podien ésser rebutjades d'una manera raonable, sortiria enfortida la concepció de funcionalitat precisa de la histona F_{2a1} (IV).

Resultats obtinguts conjuntament amb els doctors SUBIRANA i RUIZ-CARRILLO indiquen que probablement les histones de l'esperma d'equinoderms són codificades per uns altres gens diferents dels que codifiquen les histones somàtiques⁶. La possibilitat que això sigui veritat ens ha emmenat a estudiar junt amb el doctor PARELLÓ la seqüència de la histona F_{2a1} (IV) de l'esperma d'eriç de mar per tal de veure si trobàvem més abundor de variacions. Els resultats actuals ens demostren que la regió C-terminal de 19 aminoàcids és idèntica, si no tenim en compte un eventual canvi d'àcid glutàmic per glutamina. Serà molt interessant d'intentar de localitzar la posició de l'aminoàcid cisteïna en aquesta fracció, detectat pel doctor SUBIRANA⁶, puix que una variació com aquesta pot ésser d'una importància evolutiva extraordinària. Els treballs es troben encara en una fase experimental i no en podem treure altres conclusions sinó que hi ha una gran similitud de composició i de seqüència (parcial) en comparar la histona F_{2a1} (IV) de l'esperma d'eriç de mar amb la fracció somàtica.

D'un altra punt de vista, si observem la seqüència de la histona

Posició	Seqüència A	Seqüència B
1-9	SGRGKGG - K - - -	
10-19	- GLGKGGAKRHR	
20-27		K - V - LRDN - IQ -
28-36	- GITKP - AIR - R	
37-45	- - LARGGVKR - R	
47-49	SGL	
54-48	- - - TRGVL - - - -	
59-68		K - VFL - ENVIRD
69-76		- AVTYTE - - - HA
77-78	- - - - - KR - -	
79-90		KTVTAMDVVYAL
99-102	- - - GFGG	

FIG. 5. — Homologies internes de la histona F_{2a1} (IV), segons K. Bauer (1971)

F_{2a1} (IV) podem veure-hi homologies internes (fig. 5). Aquestes homologies semblen indicar l'existència ancestral d'un oligonucleòtid o més que codificaven oligopeptids precursors de l'actual histona ². Per duplicacions totals i parcials, per deleccions i per mutacions haurien arribat a un gen ancestral, que és pràcticament el gen actual. Immediatament apareix una situació interessant: durant el temps més ancestral, l'evolució ha construït una molècula seguint un procés de selecció natural. En un moment donat, l'evolució ha restat congelada i la molècula ja no ha evolucionat més. Voldriem aquí introduir una altra vegada la hipòtesi de superprotecció de l'ADN, ja esmentada per al cas de l'ADN repetitiu. El gen codificador de la histona F_{2a1} (IV) hauria passat a una àrea de superprotecció de l'ADN en un moment donat de la història del material genètic, i des de llavors aquest gen s'hauria mantingut invariable.

La funció actual de la histona F_{2a1} (IV) seria la que tenia la histona en el moment de congelar-se l'evolució, però la dita funció no seria necessàriament d'una precisió extraordinària, bé que podria ésser mantinguda com a funció essencial per al funcionament normal de la cèl·lula.

CONSIDERACIONS FINALS

Creiem que controvèrsies com les expressades en aquest treball són estimulants sobretot en uns moments d'extraordinària expectació pels descobriments fets dins el camp de recerca de les histones i de les protamines. Per això, hem cregut adient de portar a la discussió d'aquesta taula rodona algunes de les noves troballes, així com les diverses especulacions que hi poden ésser fetes.

BIBLIOGRAFIA

1. ALLFREY, V. G. — «Histones and Nucleohistones», Phillips, D. M. P. (Ed.), Plenum Press, 260 i 264, Londres (1971).
2. BAUER, K. — «Internat. J. Prot. Res.», 3, 165 (1971).
3. BLACK, J. A. i DIXON, G. H. — «Nature», 216, 152 (1967).
4. DELANGE, R. J., FAMBROUGH, D. M., SMITH, E. L. i BONNER, J. — «J. Biol. Chem.», 244, 319 (1969).
5. — «J. Biol. Chem.», 244, 5669 (1969).
6. PALAU, J., RUIZ-CARRILLO, A. i SUBIRANA, J. A. — «Eur. J. Biochem.», 7, 209 (1969).
7. PHILLIPS, D. M. P. — «Histones and Nucleohistones», Phillips, D. M. P. (Ed.), Plenum Press, 65, Londres (1971).
8. STEVENS, F. G., GLAZER, A. N. i SMITH, E. L. — «J. Biol. Chem.», 242, 2764 (1967).
9. SUBIRANA, J. A. — «FEBS Lett.», 16, 133 (1971).

DISCUSSIÓ

GADEA

¿Quin paper representen per a la filogènia —tan íntimament relacionada amb l'evolució— l'homologia, l'analogia, la isologia i la convergència de les proteïnes? Evidentment, l'homologia és sempre, en aquest aspecte, una dada positiva, mentre que no ho són ni l'analogia ni la convergència; la qüestió és més difícil en el cas de la isologia, puix que aquesta pot ésser d'origen homòleg o anàleg. ¿Hi ha possibilitat de conèixer quan hom tracta d'un tipus o de l'altre?

PALAU

Al meu entendre, caldria parlar d'homologia i d'analogia, no únicament de seqüència sinó també de funcionalitat, que és un terme de significat més ampli. Sense considerar els aspectes d'estructura terciària, és difícil de saber inequívocament quan una proteïna ha d'ésser considerada homòloga o bé anàloga.

PREVOSTI

Crec que el factor determinant de l'homologia és la seqüència i que poden existir molècules homòlogues amb funció diferent. Avui en dia hi ha algunes dades sobre homologia o analogia de les proteïnes. Hi ha una base forta per a considerar que són homòlogues si l'estructura primària és semblant.

PALAU

En casos clars tenim com a pista la seqüència d'aminoàcids. Això és ben cert, però a la pràctica és difícil de discutir per a moltes proteïnes si es tracta de convergència o de divergència.

Rigorosament, perquè dues proteïnes siguin considerades homòlogues cal que hi hagi: 1) Seqüència similar. 2) Propietats funcionals similars. 3) Propietats físico-químiques comunes. 4) Probable origen genètic comú.

PARELLÓ

Segons DICKERSON pot existir un gran canvi de seqüència però amb conservació de l'estructura terciària. La selecció podria actuar en el camp de la funcionalitat.

PREVOSTI

La selecció natural pot seleccionar la mateixa forma o funció amb punts de partida diferents. Com més ens allunyem del nivell primari, més possibilitats hi ha d'analogia.

PARELLÓ

Realment ens falta informació sobre les seqüències de l'ADN.

PREVOSTI

Però hom coneix el codi dels nucleòtids, la qual cosa permet de traslladar el coneixement de la seqüència al camp de l'ADN.

PARELLÓ

Hem de tenir en compte, no obstant això, la degeneració del codi.

PREVOSTI

Sí, bé que la degeneració afecta fonamentalment una base del triplet.

PARELLÓ

Sembla important l'estudi d'espècies intermèdies. Pot donar pistes sobre un origen comú o no.

PARÉS

En els bacteris no hi ha protamines ni histones. En relació amb la hipòtesi de superprotecció de l'ADN, ¿hi ha algun comentari a fer des del punt de vista comparatiu?

PALAU

Realment, per als eucariotes estem en el camp de la hipòtesi. Crec adient de llegir un paràgraf d'un article aparegut a «Science» el 17 de desembre de 1971, sobre *Heterocromatina, ADN satèl·lit i funció cel·lular* (YUNIS, J. J. i YASMINEH, W. G., «Science», 174, 1200 [1971]). Tradueixo de l'anglès: «L'heterocromatina constitutiva pot ésser considerada un tipus especial de cromatina que conté la major part de l'ADN satèl·lit, o sigui que conté les seqüències d'ADN altament repetitiu del genoma que no són transcrites a ARN per la síntesi de proteïna. Blocs d'aquestes seqüències estan generalment localitzats a les regions dels organitzadors nucleolars, centròmers i telòmers, o s'intercalen algunes vegades dins altres regions dels cromosomes. Una avaluació del coneixement sobre heterocromatina constitutiva i ADN satèl·lit suggereix que els papers de l'heterocromatina constitutiva són de natura estructural: 1) Pot protegir àrees vitals del genoma de forces externes disruptives i de canvis evolutius. 2) Pot atraure cromosomes homòlegs per una alineació inicial durant la miosi, i atraure cromosomes no homòlegs per establir proximitat entre cromosomes o regions de cromosomes que funcionalment estiguin relacionats. 3) Pot establir *barreres de fertilització* que proporcionin mitjans per a la diversitat evolutiva i per a l'especiació.»

SOBRE ELS MECANISMES D'EVOLUCIÓ DE LES PROTEÏNES

per JOAN A. SUBIRANA

En l'evolució de les macromolècules i en particular en l'evolució de les proteïnes cal distingir dues etapes. En una primera etapa la proteïna evoluciona vers un òptim de funció, mentre que en una segona etapa conserva aquesta funció que ha trobat. La seva evolució aleshores es dirigeix vers conservar (o, potser, millorar) aquesta funció ja assolida. Actualment sembla més acceptada la hipòtesi que en aquesta segona etapa l'evolució té lloc fonamentalment a l'atzar. Així, per exemple, DICKERSON¹ ha posat de manifest que diferents proteïnes evolucionen o canvien els seus aminoàcids en el transcurs del temps a velocitats diferents. DICKERSON ha tractat de relacionar aquesta velocitat diferent en proteïnes, com és ara l'hemoglobina o els fibrinopèptids, amb l'estabilitat estructural requerida per la funció d'aquestes proteïnes.

Tanmateix és potser més important, des d'un punt de vista evolutiu, d'estudiar la primera fase d'evolució de les proteïnes en la qual aquestes cerquen d'optimitzar llur funció. Aquest és el punt que pensem discutir amb detall en aquesta comunicació. Hom es pot preguntar si aquesta funció sorgí de repent o durant un cert temps la proteïna tingué una funció més restringida. Un exemple tret del treball del nostre laboratori pot aclarir com pot tenir lloc aquesta evolució de les proteïnes. En el cas de les proteïnes de l'esperma, hom troba que hi ha canvis dràstics en llur composició d'aminoàcids en espècies bastant pròximes. Alhora es manifesten unes tendències que poden indicar-nos els mecanismes que foren seguits quan aquestes proteïnes cercaven llur òptim de funció. En la taula I podem veure com canvia el contingut de diversos aminoàcids en el transcurs de l'evolució. Hom troba una tònica general d'augment d'arginina, per exemple, a mesura que avança l'evolució dels organismes. En organismes més evolucionats, com pot ésser el cas de l'*Eledone*, apareixen altres aminoàcids com la cisteïna. En els mamífers apareix també aquest component. En els cefalòpodes en general, i en particular en el

TAULA I

COMPOSICIÓ EN AMINOACIDS DEL COMPONENT PRINCIPAL EN L'ESPERMA D'ALGUNES ESPÈCIES

	Arg	Lis	Tir	Cis	Ser	Altres
<i>Histones somàtiques</i>						
F ₁	1,8	26,8	0,9	0,0	5,6	64,9
F _{2b}	8,0	14,2	3,4	0,0	7,3	67,1
<i>Equinoderms (Arbacia lixula)</i>						
Ø ₁	10,8	25,9	1,1	0,0	6,9	55,3
Ø _{2b}	15,2	11,9	3,3	0,0	10,9	58,7
<i>Molluscs</i>						
<i>Mytilus edulis</i> (Ø ₁)	28,4	25,1	0,0	0,0	16,7	29,8
<i>Gibbula divaricata</i>	58,1	6,7	0,0	0,0	15,7	19,5
<i>Loligo pealeii</i>	76,1	0,9	7,7	0,0	8,9	6,4
<i>Eledone cirrosa</i>	17,7	18,6	1,3	12,3	5,9	44,2
<i>Mamífers</i>						
Toro	50,6	0,4	4,2	11,9	4,5	28,4
Rata	49,0	6,1	0,9	11,7	6,9	25,4

cas del calamars, hom troba també un cert contingut de tirosina. En resum, sembla que la tònica general és l'augment d'arginina, i en etapes posteriors hi ha també un augment de tirosina, de cisteïna o de tots dos aminoàcids. Aquestes tendències quant a la composició tenen un paral·lel en les dimensions de la proteïna. Aquestes es redueixen a mesura que ens trobem amb espècies més evolucionades. Tots aquests canvis podrien ésser justificats amb la hipòtesi que aquestes proteïnes en el curs de l'evolució han estat cercant una funció òptima, possiblement de protecció de l'ADN en el transcurs del viatge de l'espermatozoide en l'òvul que ha de fecundar, i al mateix temps aquesta recerca de funció ha estat matisada i influïda pels diversos mecanismes de fertilització que hi ha en diferents espècies. Cal també tenir en compte que això són només tendències i que hi ha excepcions en aquesta tònica general, excepcions que potser podrien ésser justificades per casos particulars de les espècies que les presenten. Tanmateix, les dades obtingudes fins ara permeten d'establir un diagrama com el que presentem a la figura 1 com a possible tònica general d'evolució de les proteïnes de l'esperma. En aquest diagrama hom veu que la base de tot el mecanisme és la duplicació gènica, molt

patent en el cas dels equinoderms. En aquests animals, i en particular en l'eriçó de mar, hom troba que en l'esperma són conservats la major part dels components de les histones, però d'altres són substituïts i hi són representats per components molt semblants als somàtics però que són evidentment diferents, i amb una basicitat més elevada en el cas de l'esperma. Això fa suposar que en els equinoderms aquestes proteïnes han sofert una evolució a partir d'una duplicació dels gens que codificaven les histones somàtiques. Els passos posteriors que apareixen en el diagrama poden ésser justificats per una tendència estructural de la proteïna de l'esperma, que veuria millorades les seves propietats en augmentar el seu

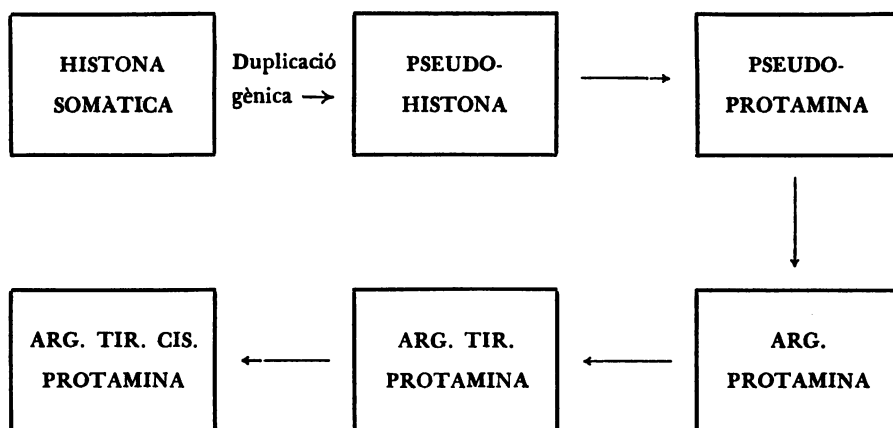


FIG. 1. — Esquema de l'evolució probable de les proteïnes bàsiques associades amb l'ADN en el nucli de l'espermatozoide, d'acord amb les dades de la taula I

contingut en arginina i en una etapa posterior en augmentar els seus continguts en tirosina i cisteïna. A fi de confirmar aquest esquema, caldria conèixer en detall la seqüència d'aminoàcids de les proteïnes de l'esperma en diferents organismes; i és fins aquesta etapa on han arribat els treballs del nostre laboratori.

Si hom accepta com a general aquesta hipòtesi que hem enunciat per al cas de les protamines, podem pensar en els diferents mecanismes que poden estar implicats en l'evolució de les proteïnes. En la primera etapa que consideràvem al començament d'aquesta discussió, és a dir, en aquella fase en la qual la proteïna cerca una estructura òptima per a la seva funció, aquests mecanismes serien els següents:

1. *Duplicació de gens.* Sembla que aquesta seria la fase prèvia, en la qual la informació continguda en un gen és duplicada. Aquest gen du-

plicat estarà aleshores disponible per a una evolució independent de la del gen primitiu, de manera que aquest gen primitiu podria mantenir la funció que ja tenia. El nou gen podria aleshores evolucionar independentment del gen que li havia donat origen, cercant així una nova funció.

2. *Ruptura de gens.* Com hem vist en el cas de les protamines, aquestes sembla que han aparegut com a resultat d'una llarga història a partir de les histones. D'aquestes ha estat seleccionat un fragment, el qual ha donat lloc a les protamines, com a resultat d'una evolució que ha tingut com a caràcter distintiu l'eliminació de la lisina i l'augment de l'arginina. Aquests canvis han permès d'arribar a una proteïna més petita amb un gran contingut d'arginina.

3. *Fusió de gens.* Aquest cas seria l'oposat del segon, en el qual gens diferents es podrien fusionar per tal de constituir una proteïna amb una nova funció. Aquest no sembla el cas normal en les proteïnes de l'esperma, bé que en algun cas com el de *Spisula solidissima* podria ésser que ens trobéssim amb aquest procés. Tanmateix hi ha altres casos en què sembla clar que hi ha hagut una fusió de gens que ha donat lloc a una proteïna amb una funció nova. És conegut per exemple el cas de la lactoglobina i de la lisozima que tenen un fragment molt gran de seqüència que és pràcticament idèntic.

A aquests mecanismes fonamentals, en podríem afegir d'altres. Per exemple, hom podria pensar que hi haguessin processos de mutació dirigida en el sentit que fossin afavorides mutacions d'uns aminoàcids cap a d'altres per raons desconegudes, és a dir, per tendències determinades dels factors que influeixen en les mutacions. Tanmateix, això no sembla probable. La tendència que trobem en el cas de les protamines, de transformar les lisines en arginines, sembla més aviat justificable per una causa estructural, puix que l'arginina podria acomplir una funció de protecció de l'ADN amb molta més eficàcia que la lisina. Un altre factor a tenir en compte és l'existència d'ADN repetitiu. Aquest ADN pot furnir seqüències addicionals per l'allargament de proteïnes donades a través dels mecanismes que hem vist abans, i pot així contribuir a aquesta fase de l'evolució de les proteïnes.

Finalment, voldria fer un petit comentari sobre la intervenció del doctor PALAU, que m'ha precedit. El doctor PALAU ha presentat evidència que suggereix fortament que les protamines puguin haver resultat com a duplicació d'un gen primitiu format per un pentapèptid. Encara que hom trobi aquestes duplicacions, cal pensar que poden ésser degudes a un requisit estructural afavorit en el cas de les protamines. És a dir, que l'aparent repetitivitat que tenen les seqüències de les protamines potser no sigui deguda a la repetició d'un petit gen ancestral, sinó més aviat a una repetitivitat que ha estat trobada per l'atzar de l'evolució en

descobrir que aquesta repetitivitat afavoria precisament la funció que tenen aquestes protamines de protegir l'ADN. En altres paraules, aquesta repetitivitat pot afavorir l'embolcallament de l'ADN en el cap de l'esperma.

BIBLIOGRAFIA

1. DICKERSON, R. E. — «J. Mol. Evol.», 1, 26 (1971).

DISCUSSIÓ

PARÉS

¿Quina és la vostra opinió sobre la possibilitat d'incorporació de fragments grossos d'ADN d'una forma similar a la transducció bacteriana? Aquest mecanisme permetria la transmissió de fragments de seqüència entre diferents organismes. Encara que només tingués èxit en casos excepcionals, a la llarga podria ésser significatiu per a l'evolució.

SUBIRANA

Penso que pot ésser acceptada aquesta possibilitat, que seria semblant a una fusió.

PARÉS

Això podria produir canvis molt dràstics.

GADEA

En el cas dels fosfàgens musculars, la major part dels vertebrats té creatina (excepte els tunicats). En els mol·luscs predomina la fosfoargina; en els equinoderms hi ha grups amb fosfocreatina, amb fosfoarginina i amb tots dos. ¿Hom hi pot veure un paral·lisme amb el repartiment protamines-histones?

SUBIRANA

La tendència a augmentar el contingut d'arginina pot ésser una convergència evolutiva. Calamarsos i peixos, per exemple, semblen haver trobat independentment avantatges en un augment del contingut d'arginina. La reserva d'ADN repetitiu pot haver donat lloc, en els peixos i en els calamarsos, a proteïnes que, en aquest cas, serien més aviat homòlogues. Falten dades d'altres espècies.

PARELLÓ

¿Hi ha dades concretes que permetin la comparació de seqüències de protamines i d'histones?

SUBIRANA

Només coneixem la seqüència de protamines de peixos. Actualment hom estudia, en laboratoris diferents, protamines d'altres grups biològics que proporcionaran dades més concretes per a fonamentar els punts de vista exposats.

PARELLÓ

En presència de proteïnes amb un elevat percentatge d'un aminoàcid, hi haurà sempre homologia entre aquestes proteïnes?

SUBIRANA

Evidentment, però la comparació decisiva en aquest esquema evolutiu té lloc entre les protamines i les histones, que no tenen en comú gaires aminoàcids.

PREVOSTI

¿Les proteïnes de l'esperma del músculo serien, llavors, histones que durant l'evolució donarien lloc a protamines en altres molluscs?

SUBIRANA

Són semblants de dimensions a les protamines, però hi ha diferències en la composició d'aminoàcids. Els organismes primitius conserven una alta quantitat de lisina. En organismes més avançats sembla que hi ha més arginina, però hi trobem excepcions. El *Chiton*, per exemple, és més primitiu i té més arginina que el *Mytilus*.

PREVOSTI

En el cas de musclos i de calamarsos, per tal com corresponen a branques divergents, hom pot pensar que les diferències són degudes sobretot al fet que unes espècies han evolucionat en un sentit i altres han evolucionat en una altra direcció.

SUBIRANA

Aquest és probablement un factor important, com podem veure en el cas dels bivalves. Aquests animals sembla que tenen una evolució radial; llur filogènia és difícil. En el cas de *Spisula*, una cloïssa americana, i de l'ostra, les proteïnes de l'esperma semblen de dimensions més grans que les histones, però també amb una gran quantitat d'arginina. Aquest és un exemple d'un cas insòlit, no trobat fins ara en altres grups.

PALAU

En relació amb la intervenció del doctor Prevosti, seria interessant de veure si en els equinoderms les histones s'assemblen o no a les somàtiques d'organismes superiors i de l'esperma. Sembla com si hagués existit una espècie primitiva en la qual hi hagué una duplicació i es diferenciaren una línia germinal que donà lloc a les protamines i una línia somàtica que donà lloc a las histones.

SUBIRANA

Hi ha branques que poden haver evolucionat molt i unes altres poc. En la granota, per exemple, les proteïnes de l'esperma pràcticament no han evolucionat, semblen histones molt semblants a les somàtiques. En els celenterats, la morfologia del nucli dels espermatozoides indica que hi ha protamines. Sembla haver estat descobert això abans que en els equinoderms.

GADEA

Des del punt de vista de l'homologia és més adient de comparar espermàtides que espermatozoides. Aquests ja estan diferenciats per a viure fora.

SUBIRANA

En l'espermàtida només hi ha histones somàtiques, no les de l'esperma; però seria molt interessant un estudi bioquímic de les espermàtides, perquè la síntesi d'ARN ja està aturada en aquest estadi de diferenciació.

TAXONOMIA I EVOLUCIÓ EN ELS BACTERIS

per J. SANCHO i VALLS

1. LA CRISI DE LA TAXONOMIA BACTERIANA

La taxonomia en les ciències naturals és sempre únicament una forma més o menys elaborada de l'activitat espontània derivada de l'observació de les coses. Comença per distingir entre coses iguals i diferents, continua donant un nom a cada grup de coses iguals i finalment pretén d'incloure ràpidament dins un dels grups una cosa o objecte observat per primera vegada. És a dir que classificació, nomenclatura i identificació són les tres parts de la taxonomia.

És possible que els fonaments i mètodes de la taxonomia com a disciplina lògica només hagin estat considerats fins avui pels matemàtics. Mentrestant, d'altres la practiquen d'una forma professional, sobre diferents tipus d'objectes i ho fan d'acord amb regles més o menys admeses per tothom o quasi tothom de l'ofici, però d'una manera que recorda més la forma de fer dels artistes que no pas la dels científics. Tal com és practicada pels microbiòlegs, la taxonomia és un art basat fonamentalment en les idees d'un aspecte particular del món —els bacteris— després de tenir-ne una experiència prolongada. L'acostumat a classificar enterobacteris sovint identifica soques amb seguretat com a *E. coli*, *Pr. morgani*, etc., sense que sigui necessari que tinguin les característiques que serveixen per a descriure aquests tipus d'organismes en els llibres.

Per a classificar, el microbiòleg no ha aconseguit de trobar prou característiques de les anomenades per botànics i zòlegs com a taxonòmicament distintives: ha d'emprar un conjunt de moltes característiques per a fer cada grup, i, en tot cas, la incidència de cadascuna de les característiques no és mai absoluta. Els grups formats resulten fluctuants i altament dependents del nombre i del tipus particular de soques utilitzades per a formar-los. D'ací que la classificació i identificació resultin molt sovint dificultoses.

La nomenclatura emprada en microbiologia és una translació de la

utilitzada en botànica, per bé que hom hi afegeixi normes de la terminologia zoològica, i no sabem exactament què vol dir el gènere *Escherichia* ni l'espècie *coli*, però no restem tranquils fins que aquests termes o d'altres semblants poden ésser aplicats a una soca determinada. La nomenclatura binomial és sotmesa a unes regles i normes per les quals vetlla un Comitè Internacional de Nomenclatura i Taxonomia que actualment és considerat totalment inútil per la majoria de bacteriòlegs d'arreu del món.

Aquesta és la situació de l'art que molts microbiòlegs estan obligats a aplicar dia a dia com a objectiu principal de llur professió. Com a conseqüència d'això, ha aparegut un complex d'inseguretat que els manté vivament inquiets, i només calen uns exemples per a transferir aquesta inquietud als més sortosos que es dediquen a altres branques de la bacteriologia confiant innocentment en els taxonomistes. Potser el cas extrem es dona en els bioquímics, que no solament creuen en els taxonomistes quan suposen que és molt clar el que vol dir *Escherichia coli*, sinó que mai no han tingut interès per saber què és això tan clar i obvi. A aquests potser els exemples que exposarem immediatament tampoc no els serviran de res.

KAUFFMANN ⁶, un insigne especialista en enterobacteris, responsable de la inclusió de certs grups d'espècies a la darrera edició del *Bergey's Manual* de l'any 1957, publicà un llibre que ja és clàssic, sobre la bacteriologia de les espècies de *Salmonella*, el 1961. Des d'aquesta època, aproximadament, és membre del Comitè Judicial Internacional per a la Nomenclatura i Sistemàtica de les *Enterobacteriaceae*. Ara, el 1971, després de deu anys de judicis i modificacions dins aquesta família de bacteris, ha publicat una obra sobre la taxonomia general i la de *Salmonella* en particular, que ell anomena *Die neue Realitätstheorie*, en la qual, entre altres, arriba a les conclusions següents:

a) A la natura no hi ha sinó espècies i, per tant, qualsevol altra categoria és totalment artificial i no cal fer-ne cas.

b) Fins ara les espècies han estat mal definides, per no dir que ni tan sols no han estat definides. Llavors, tot allò que fins ara era denominat així, àdhuc al *Bergey's Manual* ³ —on ell mateix ho definia— cal que sigui desconsiderat i, naturalment, cal tornar a començar d'una altra forma.

c) La classificació no la pot determinar cap comitè o subcomitè, nacional o internacional, puix que, com en qualsevol altre problema científic, no hi val decidir per majoria ni tan sols per unanimitat de cap comissió. Vist així, aquests comitès són totalment inoperants.

COWAN ^{4, 5}, després de vint anys de taxonomia, arribà a una sèrie de conclusions que ell mateix anomena com de «Taxonomia herètica», i que es poden resumir de la manera següent:

d) No sembla possible d'establir jerarquies entre els bacteris, per tal

com llurs interrelacions són prou complicades perquè qualsevol assaig de fer-les (les jerarquies) ens allunyi de la realitat.

e) L'actual taxonomia bacteriana és confusa per molts motius, entre els quals sobresurten les diferències de tècniques, les descripcions ambigües, noms no adequats perquè segueixen regles que no són escaients i, sobretot, per una extraordinària manca de criteri sobre el que cal definir o descriure, és a dir, la unitat taxonòmica, es digui soca, espècie, gènere o taxó innominat.

El taxonomista experimentat sap que coneix una realitat, com l'artista capta una manifestació estètica, però, com passa sovint en aquest darrer, cau rendit davant la impotència de manifestar-la adequadament.

L'evolució fou presentada inicialment com una teoria per a explicar l'origen de les espècies, i per tant pressuposa que aquestes estiguin normalment establertes segons el principi avui encara vàlid de conjunt d'individus morfològicament semblants que es reproduïxen habitualment entre ells dins poblacions naturals, i que només deixen de fer-ho quan estan isolats per barreres geogràfiques. Cal tenir en compte les diferències que hi ha entre els éssers superiors i els bacteris, o, si hom vol, entre els eucariotes i els procariotes, però el concepte d'espècies no és aplicable als bacteris.

Volem assenyalar que un dels problemes més destacats del pensament actual en microbiologia és la crisi total dels sistemes de classificació, incloent-hi la validesa de les categories taxonòmiques. És quasi segur que en un estat de coneixements com el que tenim avui, si tots els éssers vius es comportaven com els bacteris no hi hauria espècies, ni la menor necessitat d'inventar-les, i llavors, òbviament, hom no hauria escrit mai cap llibre que digués l'origen de les espècies, i, si s'hagués arribat a fer, és evident que no hauria tingut cap transcendència sobre el pensament biològic ulterior.

2. GRUPS POLITÈTICS

Per la manca de característiques taxonòmicament distintives, els microbiòlegs han d'estudiar en els bacteris un gran nombre de trets fisiològics, ecològics i culturals per tal de fer-se càrrec dels tipus i després identificar els bacteris com hom identifica el seu amic o el seu gos i no com identifica un capità d'artilleria, un vigilant o un guàrdia civil. I d'aquí les dificultats de la taxonomia bacteriana.

El bacteriòleg treballa amb soques (és a dir, amb cultius purs o poblacions clonals aïllades), i sobre elles ha d'edificar el concepte d'espècies. Fins ara, en gairebé tots els sistemes de classificació de bacteris, l'espècie restava entesa com un conjunt de soques prou semblants entre elles ma-

teixes com per a diferenciar-les d'altres grups. Llavors només cal establir la semblança de les soques: comparar totes i cadascuna de les característiques i veure fins a quin punt una soca s'assembla a les altres o en difereix.

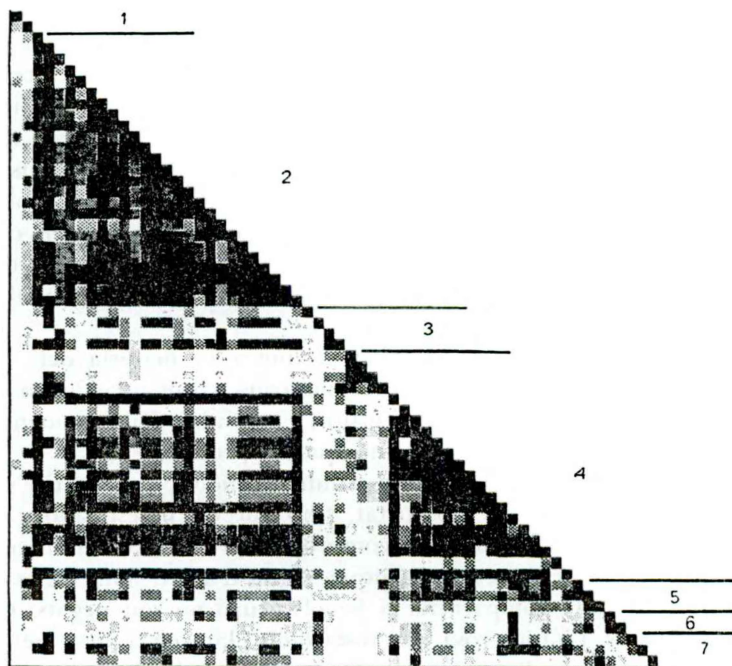
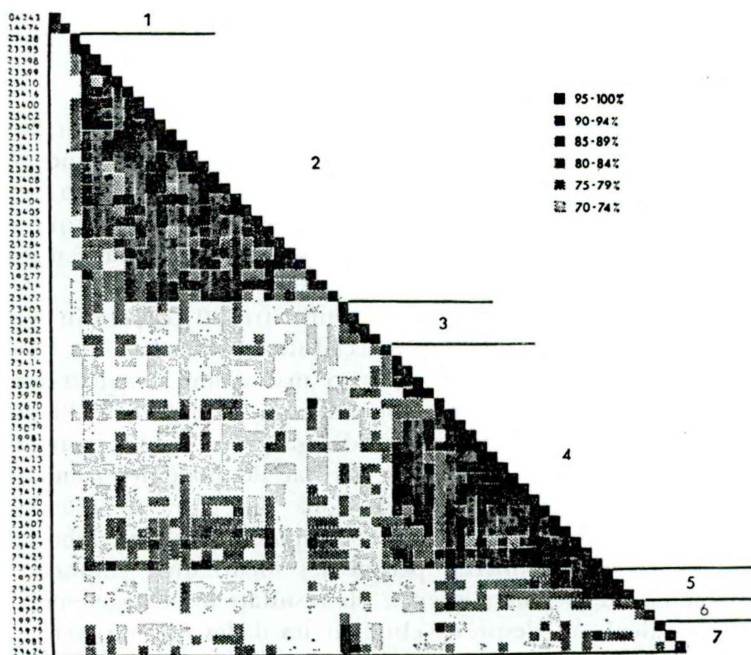
Aquest tipus d'arranjament ja fou establert el 1757 per MICHEL ADANSON, naturalista francès que preconitzava aquest sistema de moltes característiques simultànies com a independent de la seva significació taxonòmica. L'únic inconvenient és que el mètode és extraordinàriament llarg i enutjós per la quantitat de dades amb què cal treballar. En part per això, però sobretot pel l'èxit del sistema linneà, aquesta taxonomia adansoniana no tingué difusió i restà oblidada gairebé fins a la meitat del nostre segle.

A partir dels anys 50, ajudada per la difusió dels ordenadors electrònics, que facilitaven la seva aplicació, i també per la inquietud dels taxonomistes, fou ressuscitat aquest sistema de classificació, el qual, pel fet que tractava totes les dades en forma de xifres, fou rebatejat amb el nom de «Taxonomia numèrica».

Arribats en aquest punt, la majoria dels taxonomistes bacterians veïren el cel obert. Semblava que el sistema numèric fos pensat per als bacteris, puix que emprava un gran nombre de dades i, el que era més important, permetia o semblava permetre l'establiment d'un sistema de grups politàtics molt més correctes que els monotètics que fins llavors hom pretenia de fer servir. Sembla una mica absurd que si per a poder definir una soca cal descriure'n una gran quantitat de característiques, per a agrupar aquestes soques hom n'empri només unes quantes i de mica en mica introduïdes progressivament per un sistema de categories. Hom ha arribat a incloure a la darrera edició del *Bergey's* una clau gairebé dicotòmica de gèneres. D'aquesta forma, cada taxonomista podria fer la seva classificació pròpia amb una combinació predeterminada de característiques-clau. Només caldria provar estadísticament que la combinació de característiques-clau es manté amb una alta probabilitat dins unes soques, que naturalment poden ésser seleccionades prèviament. La referida clau de gèneres només és vàlida per a classificar les espècies del *Bergey's*, no les que hom pot trobar a la natura.

A mesura que va passant el temps són més els taxonomistes convençuts que la numèrica és l'única taxonomia que, dins la sistemàtica de bacteris, ens pot acostar a la realitat, bé que en els moments actuals encara en som bastant lluny.

Potser perquè la base matemàtica no està prou desenvolupada (o potser sí que ho està; el que passa és que no ha estat ben entesa pels seus practicants), la veritat és que els estudis de taxonomia numèrica que han estat fets fins ara amb els bacteris no semblen aportar sinó una miqueta més de confusió a la ja existent. Probablement això és perquè la influèn-



FIGURES 1 i 2. — *Matrius de similitats*. En la primera matriu les 60 soques estan ordenades per la similitat de les 140 proves recopilades entre tots el laboratoris, i sembla que hi ha dos grups clars i cinc de no tan clars. A la figura 2 (Matriu E) la matriu segueix el mateix ordre, però amb similitats calculades d'acord amb les dades trameses pel laboratoris (17 proves)

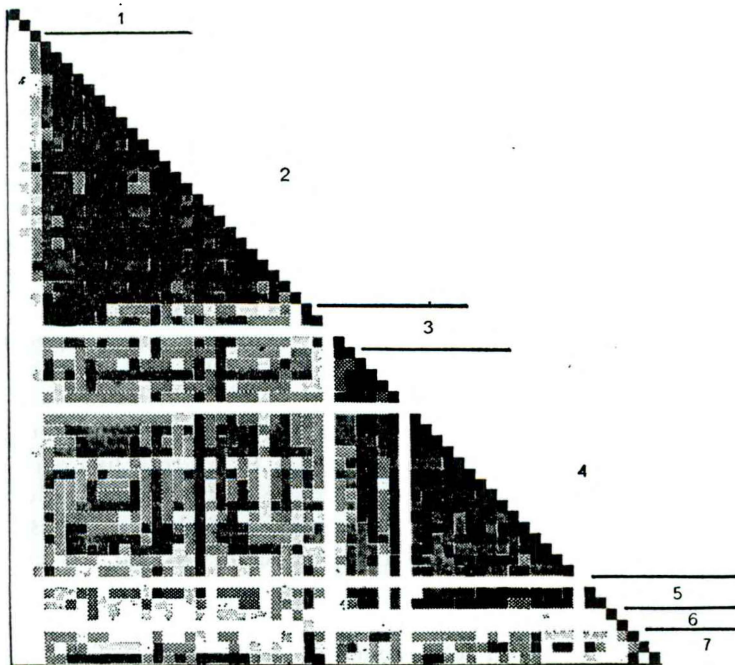
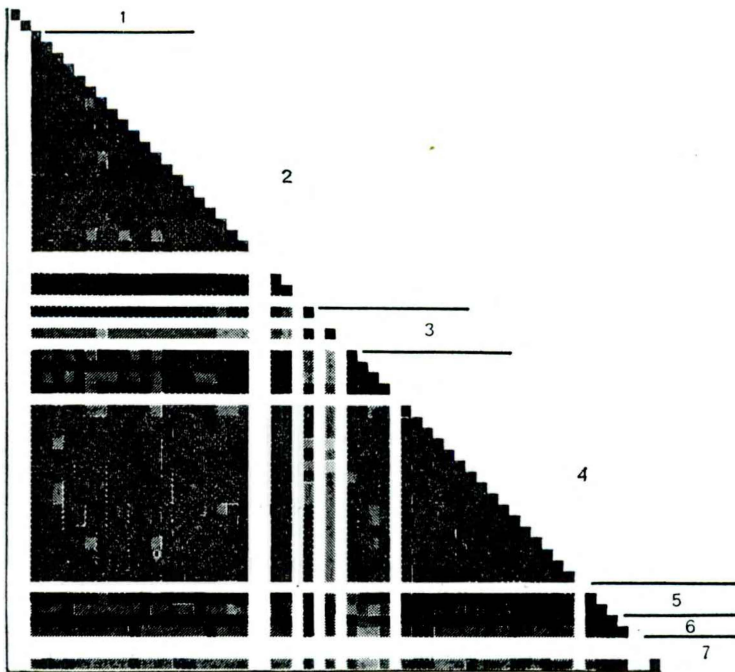
cia del sistema linneà i del Codi Botànic ens han deixat un llast tan pesant que sempre ens afanyem a interpretar els resultats que ens ofereix l'ordenador amb el prisma linneà. I això encara quan hom porta el sistema matemàtic fins al final, que no és gaire freqüent, perquè el normal és d'interrompre'l a mig treballar per tal d'acabar amb mètodes molt més subjectius.

Com a exemple pot servir un magnífic treball cooperatiu publicat pel juny de 1971 ¹³, en el qual deu especialistes en micobacteris, volent millorar la posició taxonòmica d'un grup mal definit d'aquests organismes, decidiren de fer una anàlisi taxonòmica un xic informal. El material de partida foren 60 soques, la majoria del grup mal definit, però també n'hi foren incloses d'altres conegudes per tal de poder-les comparar. Totes elles foren liofilitzades, i hom els donà una xifra de referència. Cada investigador en rebé una col·lecció completa en el seu laboratori i fou deixat en completa llibertat perquè les identifiqués emprant les tècniques que ell cregués més adients. Els resultats foren tramesos a un laboratori de càlcul, on, després d'eliminar les dades que no eren apropiades, hom féu una anàlisi numèrica amb les 140 característiques que pogueren ésser recollides. Però, a més, hom féu també les anàlisis corresponents a les dades que havia tramès cada laboratori. De totes les característiques foren eliminades les serològiques que hom emprà per a confirmar l'agrupament numèric; i, naturalment, per a l'anàlisi total ho foren aquelles que eren redundants o reiteratives. Una vegada calculada la similaritat i reordenades les matrius, els resultats foren els de les figures 1, 2, 3 i 4.

A la vista d'aquests resultats és evident que apareixen uns grups en l'anàlisi principal i que certs laboratoris coincideixen en moltes menys proves. Però també és evident que en altres no coincideixen o bé no hi ha grups, i fins i tot hi ha un laboratori, el que dona més dades, que només té un sol grup. D'altra part, la semblança intergrup al és massa gran i en altres massa diferent.

La conclusió que hom en treu és que a la majoria dels laboratoris foren escollides les característiques que, conscientment o inconscientment, se sabia que donaven uns certs grups, i per això l'agrupament no és el resultat de l'anàlisi numèrica sinó que és preestablert.

Naturalment, aquest magnífic estudi taxonòmic cooperatiu no es limita a un arranjament de similaritat, sinó que els investigadors, conscients de la imperfecció del mètode, comproven (o almenys intenten de comprovar) que les tècniques serològiques estan d'acord amb els grups numèrics. Amb aquesta comparació, si bé els grups no són negats, tampoc no són confirmats. L'única cosa que resta molt clara en aquest treball és que per a aquest tipus d'agrupament hom aconsegueix de definir 16 característiques que són suficients per a definir els grups.



FIGURES 3 i 4. — Matrius de similaritats fetes pel mateix sistema que la de la figura 1. El codi de representació és el mateix que per a la primera matriu, i les ratlles blanques representen soques que per causes diverses no han pogut ésser comparades

El grup polític⁷, per definició, és l'obtingut sobre unes característiques que hom considera equivalents, però el que aquí hom ha fet és trobar les característiques que per l'anàlisi numèrica permetien d'arribar a uns determinats grups. Es tractaria de treure a la llum allò que l'expert ha considerat en el seu subconscient com a caracterització d'uns tipus biològics.

3. MÈTODES D'AGRUPAMENT

Moltes de les dificultats de la taxonomia numèrica en els bacteris són degudes al fet que els mètodes que normalment són aplicats són rudimentaris. Donant un repàs a la bibliografia dels bacteris és molt fàcil de comprovar que quasi totes les anàlisis numèriques consisteixen en càlculs de les matrius de similitat i un rearranjament posterior d'acord amb aquestes similitats, bé sobre la mateixa matriu, o bé en forma de dendrograma o histograma. És a dir, gairebé no res més que un aparellament senzill on, per a incloure un bacteri dins un grup de similitat, no cal sinó que s'assembli a algun dels que ja hi són. Aquest sistema, que d'altra part és el més difós, com ho prova el fet que llibres amb tant de prestigi com la «Guia d'Identificació» de SKERMAN¹⁰ o el mateix tractat de «Taxonomia Numèrica» de SOKAL i SNEATH¹¹ recomanen d'aplicar-lo als bacteris, porten a una sèrie de resultats confusionistes: hom arriba a tenir un sol grup a nivells relativament alts. Si fan servir poques soques, surten molts grups, i si són moltes, apareix una gradació que no permet de distingir cap grup concret. I aquesta observació és vàlida també per al nombre de característiques amb què cal treballar: si són poques no hi ha definició, i si són moltes hi ha confusió. Per aquest sistema sembla que l'agrupament no depèn tant dels objectes o de llurs característiques com de llur nombre.

Sembla que la tècnica més lògica i versemblant per a poder agrupar els bacteris és la d'aparellament complet, en la qual, per tal de poder incloure un bacteri dins un grup ja fet, cal que la nova soca s'assembli a totes les del grup. Tanmateix, això suposa una sèrie de problemes de càlcul extraordinaris i per a marginar-los hi ha tota una sèrie de variacions i termes mitjans d'agrupament que són anomenats de forma general d'agrupament mitjà. Probablement amb algun d'aquests hom pugui fer una bona aproximació i segons sembla ara ja són els que hom comença a emprar, com podem veure en aquests tres dendrograms de LAPAGE i col·laboradors¹, on són comparats dos sistemes d'agrupament mitjà amb el clàssic de l'aparellament senzill. Aquest treball, que ja dona molta més confiança al mètode matemàtic, acaba fent una estima total-

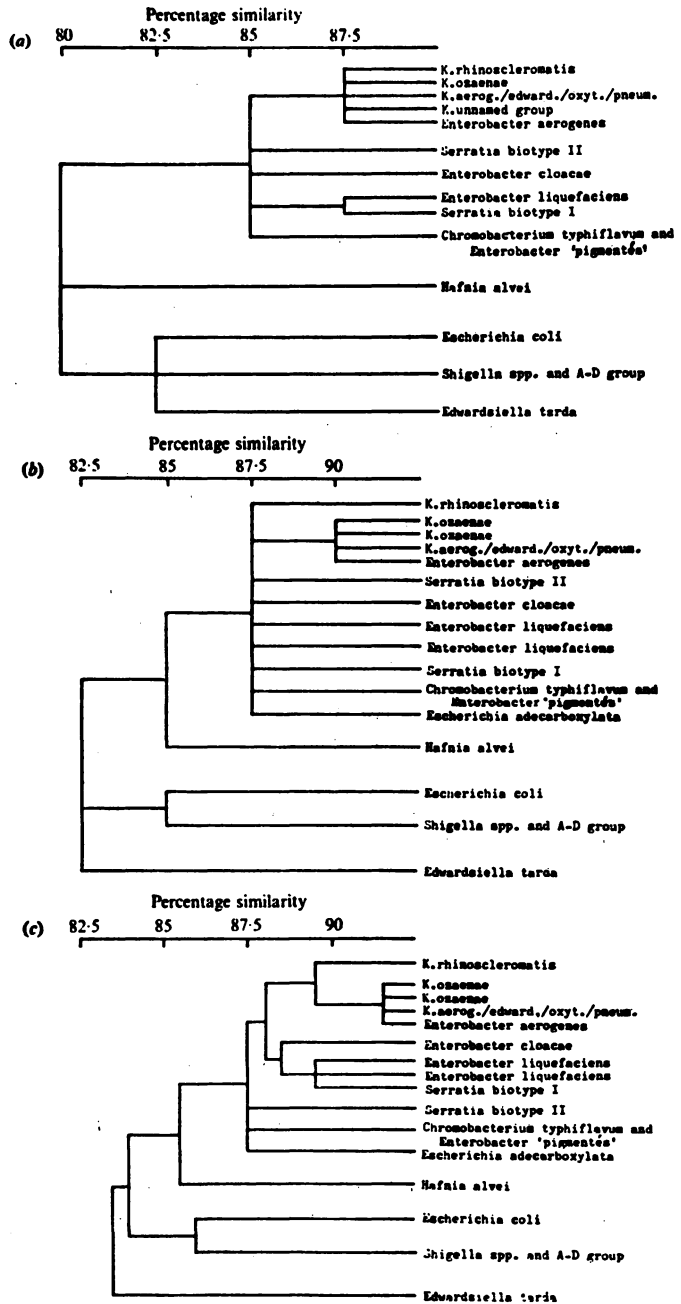


FIGURA 5. — Dendrogrames de comparació. Fets sobre el mateix conjunt de dades i soques (a) per agrupament mitjà; (b) per aparellament senzill, i (c) pel sistema de «l'arbre estès» (un mètode d'agrupament mitjà)

ment subjectiva de quin és el millor agrupament, basant-se en aquest sisè sentit que tenen els microbiòlegs pràctics.

Dins l'anàlisi factorial hi ha totes les tècniques que GOODHALL denominà d'ordinació i que serveixen per a millorar els agrupaments, puix que són molt més elaborades matemàticament. Aquestes tècniques poden ésser emprades per a establir grups, o bé (i aquí potser és on hi ha la millor aplicació) per a discriminar quina de les tècniques bàsiques és la que agrupa millor.

Nosaltres no volem ésser doctrinals en aquesta matèria, perquè creiem que encara no estem prou preparats per a fer-ho; però l'opinió que tenim al respecte és que els mètodes de l'anàlisi factorial encara no han estat prou explotats, i en realitat no sabem si per a nosaltres són millors les tècniques del factor principal o si, potser, el que aniria més bé seria una reordenació per la xarxa de connexió mínima. Però estem convençuts que no cal aportar cap factor subjectiu fins a exhaurir totes les possibilitats que ofereix aquest model d'anàlisi matemàtica.

Amb l'aplicació d'aquestes tècniques hom pot arribar amb una facilitat relativa (i un bon ordenador) a construir models multidimensionals, que un cop reduïts a tres dimensions arribin a expressar d'una forma adequada la distribució que tenen en les n on són elaborats i restin amb un aspecte com aquest de la figura 6, en el qual, a més de la tendència a l'agrupament, hom pot reconèixer perfectament una certa estructura taxonòmica.

Bé que tota la teoria taxonòmica⁸ diu que quan hi ha estructura d'agrupament és molt fàcil de posar-la en evidència, i siguin els que siguin els mètodes que hom empri, s'assemblaran molt, quasi tothom està d'acord que en certs casos resulta més interessant o més clar de fer servir una o altra tècnica per a manifestar-la. En el nostre cas, amb els bacteris sembla que, pel fet que no podem cercar-hi una distribució jeràrquica, els mètodes d'ordinació en un espai multidimensional són els més escaients, puix que ens permeten de fer una estima real de les distàncies taxonòmiques.

Fixant-nos en aquest tipus de model tridimensional podem veure que no apareix cap mena de distribució jeràrquica, sinó que sembla haver-hi una ordinació espectral tant en el sentit d'espectre continu com en el de discontinu.

Hom pot argüir que la distribució espectral cal considerar-la com un artefacte dels mètodes poc desenvolupats; però sempre hi haurà la contrapartida que tot el pensament en taxonomia bacteriana apunta cap aquest tipus d'agrupament, almenys com a la forma que s'apropa més a la realitat. La distribució que donen les anàlisis fetes amb aparellament complet insinuen una estructura taxonòmica, bé que els grups no acaben

de restar definits. Per contra, si hom els aplica les tècniques d'ordenació, poden ésser definits millor per les distàncies i per la freqüència de soques, de manera que un grup pot restar perfectament definit tant per l'aparició de moltes soques separades com per unes poques que restin molt juntes. A més en aquests casos sembla que la xarxa de connexió mínima entre les soques és gairebé la mateixa que entre els grups.

En aquests sistemes no hi ha indicis de quina pugui ésser la categoria taxonòmica dels grups així establerts, ni tan sols si té veritable sentit de parlar de categories, però tanmateix expressa una certa mena de diversitat. A més tota aquesta metodologia ens condueix fins a la possibilitat d'analitzar les característiques de màxima profunditat o de major informació, que seran les que ens permetran d'identificar i catalogar d'una manera convencionalment unívoca les noves soques.

4. SOCA I GRUPS NATURALS

El bacteriòleg només pot treballar amb soques, és a dir, amb poblacions clonals. Aquest és un punt bàsic que cal tenir en compte, perquè és la causa de molta part de la confusió actual, dins les discutides descripcions que serveixen de models de comparació. És una qüestió tan fonamental que tota la importància que hom li doni sempre serà poca.

No podem fer taxonomia si no tenim les característiques ben clares sobre les quals hem d'edificar-la, i aquestes característiques només poden ésser obtingudes d'un cultiu pur. En l'actualitat les tècniques de treball estan molt avançades, però tot i així encara són descrites «espècies» que mai no han pogut ésser mantingudes en cultius purs, i això fins i tot és donat com una característica pròpia. El mateix *Bergey's Manual* n'és ple, i no cal dir que molts dels bacteris avui encara poc coneguts ho són per aquest motiu: no haver trobat la manera de mantenir un cultiu pur. De fet, de les descripcions del *Bergey's* d'autotròfics i anaerobis, no n'hi ha cap que tingui garanties d'haver estat feta sobre un cultiu pur; i, a part d'aquestes, hi ha aquelles de les quals hom diu que no poden ésser mantingudes en aquestes condicions de laboratori. En els moments actuals, és a la ment de tots els bacteriòlegs que la majoria de les descripcions fetes abans del 1920 no eren fetes sobre cultius que mereixessin el nom de purs, per la senzilla raó que les tècniques no ho permetien en la majoria dels casos.

De fet tota la problemàtica en aquest respecte és derivada de la incapacitat material de poder definir l'espècie en el sentit clàssic dins els bacteris, puix que, en mancar el criteri genètic, hom no pot establir els límits del concepte. La manca de reproducció sexual ha estat considerada

una limitació de la variabilitat. La mutació, unida al petit temps de generació i al gran nombre d'individus de les poblacions de bacteris, fou considerada un mecanisme de variabilitat prou potent per a explicar la capacitat adaptativa del microbi. No obstant això, posteriorment han estat descoberts mecanismes de recombinació genètica que han mostrat, en alguns casos de forma rotunda, que les característiques de la descendència d'un sol bacteri depenen del fet que es desenvolupi aïlladament o de forma conjunta amb altres bacteris. En alguns casos, les característiques que poden ésser intercanviades amb facilitat poden ésser una part considerable del genoma. Aquest fet ha convertit l'element fonamental de la taxonomia bacteriana, la soca, en un artefacte, per tal com la seva capacitat evolutiva en els cultius purs serà no solament més restringida que en les condicions naturals, en contra del que calia esperar dels models dels organismes superiors, sinó, a més, totalment artificial.

D'altra part, les possibilitats d'intercanvi genètic entre altres soques són diferents i no hi ha uns límits ben definits entre el conjunt de soques que no poden intercanviar característiques entre elles. Fins i tot, aquests límits poden canviar contínuament. En aquestes circumstàncies, l'agrupament de soques que pot ésser establert basant-se en l'estudi de llurs característiques representarà, principalment, la tendència a uns tipus en algun sentit òptims per a unes determinades condicions del medi ambient. Quan aquest medi sigui molt definit i constant, i, sobretot, si representa unes condicions de desenvolupament axènic, aquest tipus serà molt ben definit, i així s'esdevé en certs grups de soques patògenes. En altres casos serà molt poc definit i es passarà gradualment d'unes soques a altres ben diferents.

D'aquesta manera és relativament fàcil d'adonar-nos que el cultiu pur no és una població natural, però és l'únic camí que ens és ofert per a apropar-nos al que és real i natural, de la mateixa manera que els grups de la taxonomia numèrica és la distribució de soques que s'acosta més al que és natural, tenint en compte sempre les limitacions temporals.

Cal considerar que, en parlar de cultius purs, sembla que hom presuposi que són constituïts per individus equivalents i constantment iguals a ells mateixos, almenys mentre no variï el medi de cultiu. En realitat això no és així en molts casos, encara que hom deixi a part l'aparició de diferents mutants que la selecció periòdica farà que siguin una fracció reduïda de la població.

PARÉS i GUINEA⁹ estudiaren un fenomen d'heterogeneïtat colonial en relació amb la segregació de glutamat, que posa de manifest els sorprenents fets següents: *a*) Un bacteri dona lloc a una població heterogènia, i *b*) dos bacteris diferents donen lloc a una mateixa població.

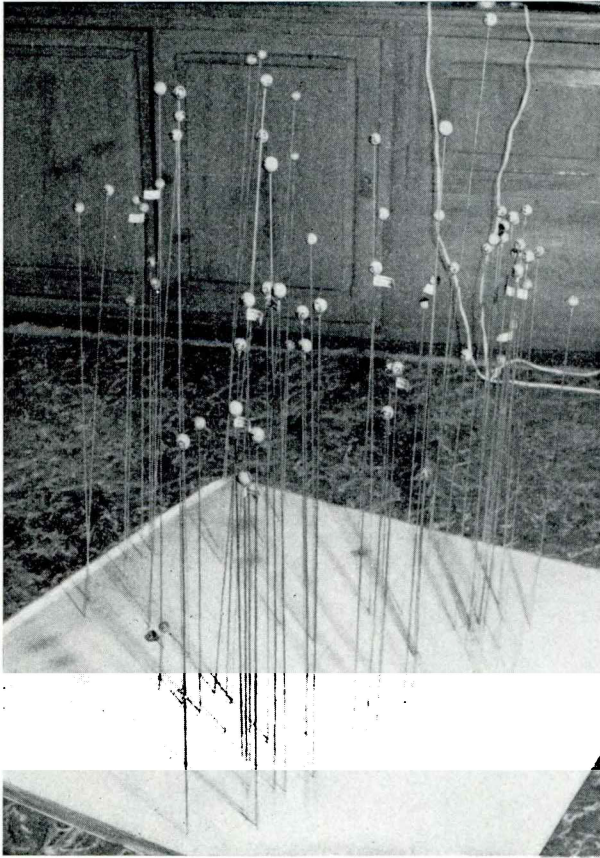


FIGURA 6. — Model tridimensional de la distribució de 66 soques d'enterobacteris en un espai de 60 dimensions. Cada bola representa una soca

A més, sembla perfectament previsible que fenòmens com aquest es donin molt més sovint que hom no creu.

D'altra part, és un fet que ha estat comprovat de forma repetida que hi ha moltes propietats que es perden amb el temps i el subcultiu continuat, com és ara la virulència, la producció de càpsules, etc., sense que per això el cultiu deixi d'ésser pur.

Del que hem dit inferim que les característiques derivades de l'estudi dels cultius purs poden diferir de les corresponents a una població natural definida. Una soca pot ésser un tipus de població que mai més no torni a ocórrer en la natura. L'existència d'un grup natural sembla que només pugui derivar del continuat aïllament i recuperació d'unes soques estretament semblants, si no idèntiques, bé que les característiques dels biotips que es defineixen sobre aquests grups poden diferir de les corresponents del grup natural.

5. L'EVOLUCIÓ EN ELS BACTERIS

Fou a partir que KLUYVER i DONKER anunciaren llur principi de la bioquímica unitària quan tàcitament foren inclosos els bacteris dins l'evolució neodarwiniana establerta per als éssers superiors. A partir del 1943, amb la genètica microbiana i la dels virus, sembla que no hi ha dubte que el mateix mecanisme que ha permès l'evolució a nivells superiors ha donat lloc a la dels bacteris.

Hom considera el conjunt de la diversitat de la vida el resultat d'una sèrie d'estats anteriors diferents i cada cop més simples, bé que en alguns grups particulars, com és ara en els foraminífers, haguessin pogut ésser més complexos en temps passats. El testimoni fòssil constitueix una prova indiscutible d'aquest canvi, però és totalment inaplicable als bacteris. Les restes fòssils són totalment inexpressives, i les de llur activitat, com és ara els dipòsits de ferro i de sofre d'origen bacterià, només indiquen que els tipus més complexos de bacteris són antiquíssims. Cal preguntar-se, doncs, si des de fa molt de temps l'evolució bacteriana no ha representat sinó l'explotació de nous ambients per tipus ja existents prèviament o per adaptacions secundàries que no són gaire més que un cul-de-sac, com és ara el cas de molts bacteris paràsits.

Cal considerar que la hipòtesi més versemblant per a l'origen dels eucariotes és de considerar-los derivats dels procariotes primitius, bé que algú hagi dit que són el resultat de biogènesis diferents sobre la terra. També és versemblant que l'evolució bioquímica tingués lloc fonamentalment en el camp dels procariotes. Hi ha alguns exemples bastant clars d'irreversibilitat de l'evolució en els bacteris, com és ara la regulació

metabòlica dels quimiolitotròfico-nitrificants que els incapacita per a utilitzar la matèria orgànica com a font de carboni i energia si falla algun punt del mecanisme quimiolitotròfic; però, en general, podem suposar que el sentit reversible de l'evolució només està provat en els éssers supe-

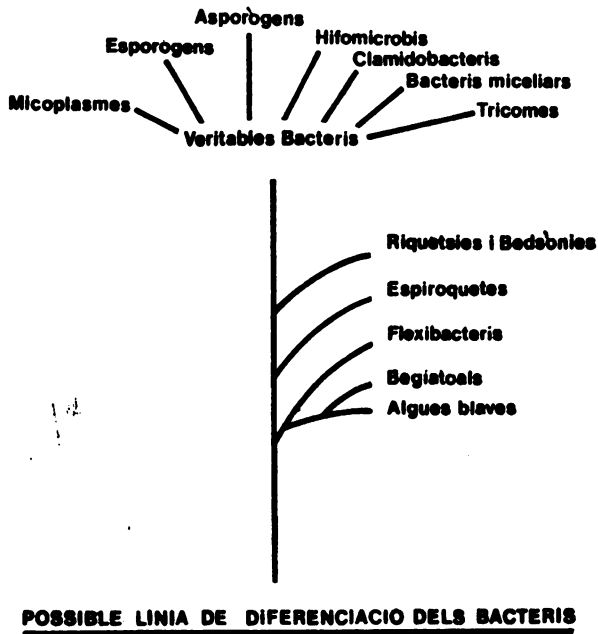


FIGURA 7. — Possible línia de diferenciació dels grans grups de bacteris

riors, bé que entre els inferiors hi hagi uns models d'organització en organismes que no poden ésser transvasats.

El fet que hi hagi un nivell de protistes amb una sèrie de característiques d'organització comunes a procariotes i eucariotes, també és suggestiu de cara a establir llur parentiu i l'existència d'una evolució dins els procariotes.

D'un altre costat, l'evidència cada vegada més abundant que hi ha una uniformitat total en el mecanisme genètic, tant per a eucariotes com per a procariotes, és un punt més que ajuda a convèncer-nos que hi ha una evolució bacteriana, però no en sabem la connexió ni podem fer-ne un arbre filogenètic. Al més que podem arribar és a establir uns models d'organització, sense que tinguin cap sentit temporal, com els de la figu-

ra 7, on podem veure quatre grans grups i dins ells unes certes tirades, i no hi ha cap dubte que són la base dels grans grups de bacteris.

6. SISTEMÀTICA I TAXONOMIA

Ja hem dit abans que la taxonomia és en realitat un art. Bé, doncs: si la taxonomia és un art, la sistemàtica no pot ésser sinó una filosofia, i, en el cas que ara ens ocupa, té el fonament en l'evolució biològica en el sentit que l'entendem avui dia, és a dir, dins la més pura línia neodarwiniana.

Per a entendre això només cal tenir en compte tota la sèrie de punts extraordinàriament peculiars que presenta l'evolució bacteriana, almenys en els nivells de coneixement actual.

En primer lloc hi ha una ignorància total de la pauta que representen els registres fòssils, puix que els pocs que tenim són totalment inexpressius. D'altra part tenim l'evidència que en els bacteris hi ha una reversibilitat d'evolució, que es pot inferir amb una relativa facilitat de totes les dificultats taxonòmiques que hem exposat fins ara, bé que no puguem donar-se cap exemple prou gràfic.

A més hom pot fer la suposició que les dificultats per a establir una taxonomia escaient o tan sols uns grups amb tendències filogenètiques, és gravada pel mateix primitivisme dels bacteris, puix que, si aquests organismes van lligats a tota l'evolució, cal esperar que siguin molt més a prop del punt de partida evolutiu que qualsevol altre dels éssers vius dels quals coneixem la filogènia. I, si és així, és molt possible que les lleis que governen llur esdevenir siguin bastant diferents de les que ara sabem o, almenys, molt mal conegudes encara.

També cal tenir en compte que no hi ha cap motiu per a creure que el medi ambient que permeté la diferenciació existeixi actualment, sinó que cal suposar que era fonamentalment diferent de l'actual, i fins i tot hem d'imaginar que no era totalment estrany al que corresponia a la línia més alta d'evolució de la matèria inorgànica.

BIBLIOGRAFIA

1. BASCOMB, S., LAPAGE, S. P., WILCOX, W. R. i CURTIS, M. A. — *Numerical Classification of the tribe Klebsiellae*, «J. gen. Microbiol.», 66, 279-295 (1970).
2. BERGEY'S, *Manual of determinative Bacteriology* (William Wilkins Co., Baltimore, 1957).

3. COWAN, S. T. — *A dictionary of taxonomical Usage* (Oliver & Boyd, Edimburg, 1967).
4. — *Heretical Taxonomy for Bacteriologists*, «J. gen. Microbiol.», 61, 145-154 (1970).
5. — *Sense and no-sense in Bacterial Taxonomy*, «J. gen. Microbiol.», 67, 1-8 (1971).
6. KAUFFMANN, F. — *Die Moderne Klassifikation und Nomenklatur der Bakterien*, «Current Topics in Microbiology and Immunology», 56 (Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, 1971).
7. LOCKHART, W. R. i HARTMAN, P. A. — *Formation of monothetic groups in quantitative bacterial Taxonomy*, «J. Bacteriol.», 85, 1061 (1963).
8. LOCKHART, W. R. i LISTON, J. — *Methods for Numerical Taxonomy*, «American Society for Microbiology» (Bethesda, Md., 1970).
9. PARÉS-FARRÀS, R. i GUINEA, J. — *Simposi sobre genètica bacteriana*. «III Congreso Nacional de Microbiología» (Barcelona, 1971).
10. SKERMAN, V. B. D. — *A guide to identification of the genera of bacteria*, William Wilkins Co., Baltimore (1967).
11. SOKAL, R. R. i SNEATH, P. H. A. — *Numerical Taxonomy*, «Prepublicating draft». (The Freeman Co., San Francisco, 1971).
12. STANIER, R. Y., DOUDEROFF, M. i ADELBERG, E. A. — *General Microbiology*, «Prentice Hall», Londres (1971).
13. WAYNE, L. G., DIETZ, T. M., GERNEZ-RIEUX, C., JENKINS, P. A., KÄPPLER, W., KUBICA, G. P., KWAPINSKI, J. B. G., MEISSNER, G., PATTYN, S. R., RUNYON, E. H., SCHRÖDER, K. H., SILCOX, V. A., TACQUET, A., WOLINSKI, E. i TSUKAMURA, M. — *A cooperative numerical analysis of scotochromogenic slowly growing mycobacteria*, «J. gen. Microbiol.», 66, 255-271 (1970).

DISCUSSIÓ

GELPÍ

La taxonomia numèrica pot anar bé aplicada a la química. ¿Pot ésser eficaç en el camp bacteriològic?

SANCHO

Crec que sí. Espero el progrés de la taxonomia bacteriana.

AIGUADER

Si els caràcters considerats no fossin correlacionats, podria ésser que grups acceptats actualment esdevinguessin falsos.

SANCHO

Cal fer una selecció dels caràcters amb una anàlisi de correlació. Fent l'anàlisi en un nombre gran de soques, hom pot arribar a conclusions útils respecte a l'existència de relacions bioquímiques.

PARÉS

Cada nova tècnica taxonòmica impulsa el progrés en el camp dels bacteris. Hom pensa, potser, de cercar en el buit, i potser foren inventades, les categories taxonòmiques a partir d'un cert nivell en l'evolució.

PREVOSTI

¿Quina informació poden donar sobre filogènia els resultats de la taxonomia numèrica?

SANCHO

Hi ha tècniques dedicades a filogènia, però cal que siguin donades dades adients. Hom no pot, de tota manera, decidir la direcció de les línies de pas.

PREVOSTI

Algunes de les tècniques de taxonomia numèrica, ¿no tenen, potser, el problema que, en establir noves relacions, canviï totalment el panorama de la taxonomia? Potser el resultat no és objectiu amb validesa general.

SANCHO

Naturalment, un resultat és vàlid per a un determinat grup de dades. És funció de la informació fornida prèviament.

MARGALEF

No crec que la taxonomia pugui resoldre problemes de filogènia. És un problema semblant a la projecció en el temps de les afinitats de comunitats naturals. El fet de definir grups canalitza, freqüentment, la classificació posterior. Calculem les probabilitats que els nous elements per-

tanyin a un dels grups. El mateix passa en la classificació de comunitats quan hom emprava grups preparats per a d'altres zones.

SANCHO

No podem arribar a una classificació real sense una evidència real.

DOMINGO

Cal, doncs, no prendre massa seriosament la taxonomia.

SIGNIFICAT EVOLUTIU DELS POLIMORFISMES ENZIMÀTICS

per ROSER GONZALEZ i DUARTE

Quan parlem de polimorfismes enzimàtics ens referim a les diverses formes moleculars que depenen d'un locus i que coexisteixen en una població natural amb freqüències no massa baixes. Aquestes molècules presenten en la major part dels casos una funcionalitat qualitativament semblant i es distingeixen entre elles per la mobilitat electroforètica. Aquesta diferència de mobilitat és deguda a la diferència de càrregues elèctriques en la superfície de les proteïnes o molècules, bé pels diversos aminoàcids que ara la componen o bé per una diferent conformació també deguda principalment a la substitució d'un aminoàcid o més per d'altres.

Molts estudis recents han posat de manifest l'abundància de polimorfismes en poblacions naturals d'organismes molt diversos^{3, 11}. Si la causa de l'evolució molecular és la fixació d'alels neutres per deriva, o bé si és fruit de la selecció natural, és un problema que avui preocupa tots els qui treballen en genètica de poblacions. La gran variabilitat genètica, posada de manifest principalment emprant la tècnica d'electroforesi, presenta el problema del seu manteniment en les poblacions al llarg del temps. O bé actuen uns mecanismes selectius molt més estesos del que ara es creia, o bé la major part d'aquestes proteïnes són selectivament neutres i per tant continuen essent passivament fixades com a canvis evolutius per deriva genètica.

A causa de l'interès d'aquesta problemàtica, en el Departament de Genètica de la Universitat són duts a terme treballs sobre la variabilitat en sistemes d'isoenzims dels quals presentarem ací dades, referents a l'ADH de *D. subobscura*, obtingudes per M. CARME GONZÀLEZ, i especialment a esterases de la mateixa espècie, per l'autora.

Les dades que hom presenta il·lustren algunes de les situacions que es troben en les poblacions naturals.

FIG. 1. — FREQUÈNCIES GÈNIQUES DEL LOCUS PER A LES ALCOHOL DESHIDROGENASES

	MARROC			PENÍNSULA IBÈRICA								ESCÒCIA	
	Agadir (n=68)	Essaouira (n=52)	Asni (n=96)	Puerto de Sta. Maria (n=204)	Andratx (n=124)	Toro (n=158)	Ordesa (n=204)	Torla (n=165)	Prat de Llobregat (n=292)	Joncadella (n=56)	Llafranc (n=141)	Penicuik (n=60)	Bonnyrigg (n=168)
ad ^l	94,1	95,8	96,2	98,5	98,4	98,1	97,5	98,2	99,7	96,4	98,6	96,7	98,8
ad ^r	5,9	4,2	3,8	1,5	1,6	1,9	2,5	1,8	0,3	3,6	1,4	3,3	1,2

FIG. 2. — FREQUÈNCIES GÈNIQUES PER A L'ESTERASA LARVARIA (e⁺)

	MARROC			PENÍNSULA IBÈRICA							ESCÒCIA	
	Agadir (n=101)	Essaouira (n=77)	Asni (n=103)	Puerto de Sta. Maria (n=31)	Andratx (n=46)	Toro (n=55)	Ordesa (n=84)	Torla (n=50)	Llafranc (n=220)	Penicuik (n=48)	Bonnyrigg (n=48)	
t ₁	4,9	2,6	—	—	4,3	5,4	3,6	4	2,7	—	4,2	
t ₂	10,9	15,6	20,4	—	6,5	—	16,7	10	12,7	4,2	4,2	
t ₃	42,6	37,7	43,7	29,0	41,3	47,3	54,7	42	52,3	54,1	62,5	
t ₄	37,6	42,8	35,9	67,8	47,9	47,3	25,0	44	30,9	41,7	22,9	
t ₅	4,0	1,3	—	3,2	—	—	—	—	1,4	—	6,2	

FIG. 3. — FREQUÈNCIES GÈNIQUES DEL SISTEMA e⁻⁵

	MARROC			PENÍNSULA IBÈRICA							ESCÒCIA	
	Agadir (n=48)	Essaouira (n=42)	Asni (n=92)	Puerto de Sta. Maria (n=204)	Andratx (n=187)	Toro (n=176)	Ordesa (n=224)	Torla (n=168)	Llafranc (n=272)	Penicuik (n=58)	Bonnyrigg (n=178)	
i ⁰	12,5	9,5	5,4	—	1,6	1,1	—	2,4	0,7	—	2,3	
i ¹	47,9	69,1	43,5	35,8	25,1	13,6	25,5	21,4	13,6	6,9	10,1	
i ^{2,3}	39,6	21,4	46,7	62,2	70,1	80,7	71,4	71,4	77,6	77,6	73,0	
i ⁴	—	—	4,4	2,0	3,2	4,6	3,1	4,8	8,1	15,5	14,6	

Han estat estudiades al laboratori, mitjançant la tècnica d'electroforesi¹³, poblacions naturals de *D. subobscura* per tal d'analitzar-ne les freqüències gèniques per a les diverses formes moleculars de l'alcohol deshidrogenasa. Tant en les poblacions naturals com en d'altres mantingudes feia temps al laboratori han estat detectats 2 al·lels, dels quals el que migra menys cap a l'ànode és sempre molt més freqüent que l'altre. El gen que controla la síntesi d'aquest enzim està localitzat al cromosoma U.

Veiem que, si bé l'al·lel ràpid tendeix a ésser més freqüent en les poblacions de l'Àfrica que en les de la Península, les diferències són molt petites i hom no pot considerar que existeixi cap clina en aquest cas. Que les freqüències siguin semblants en les poblacions analitzades, és independent de les ordenacions cromosomàtiques que hom hi troba.

Han estat estudiades també les freqüències gèniques en 11 poblacions naturals per a una esterasa que apareix en les larves de *D. subobscura*. Aquest cas es diferencia de l'anterior en el fet que hom hi troba diversos al·lels, 3 dels quals presenten freqüències intermèdies en moltes poblacions. Per contra, coincideix amb el cas anterior en el fet que no hi ha una diferenciació clara i regular entre les poblacions.

No passa el mateix que en els casos anteriors amb les freqüències gèniques del sistema E-5 dels adults de *D. subobscura*. Hom hi observa clarament una clina per als al·lels 1^a i 1^b. L'al·lel 1^a presenta la freqüència més elevada a les poblacions del Marroc, decreix a la Península i presenta la freqüència més baixa a Edimburg. L'al·lel 1^b és inexistent en dues poblacions del Marroc; en l'altra població del Marroc i les de la Península, la freqüència és baixa, però ja comença a pujar a Llafranc, i troba la freqüència màxima a Penicuik i Bonnyrigg (poblacions properes a Edimburg).

L'al·lel 1^a té una freqüència semblant a les poblacions de la Península i a Edimburg, però més baixa a les poblacions del Marroc.

Per tractar d'explicar el significat evolutiu dels polimorfismes enzimàtics, considerarem primer els mecanismes selectius que podrien mantenir les diverses formes moleculars en les poblacions, i després la teoria que postula l'existència d'al·lels neutres i les limitacions d'ambdues teories. Això consistirà en un resum dels punts de vista de diferents autors, entre els quals cal esmentar KIMURA i CROW⁴, MAYNARD SMITH¹⁰, KOJIMA⁸ i LEWONTIN⁹, sobre els mecanismes de manteniment d'aquests polimorfismes.

Polimorfisme de transició. Podria donar-se el cas que el polimorfisme observat en la població natural no fos estable, pel fet d'haver estat detectat en un moment de transició d'un al·lel a l'altre. Bé que això pot donar-se en algun *locus*, és molt improbable que aquesta sigui la causa de tots els polimorfismes detectats en la població.

En estudis recents de l'home, *Drosophila*, granota, *Limulus*, ratolins, etcètera ¹², hom dedueix que aproximadament el 30 % dels *loci* són polimòrfics; sembla evident que almenys una part considerable d'aquests *loci* no pot ésser considerada en estat de transició.

Heterosi. Selecció a favor del heterozigots. El fenomen de l'heterosi pot ésser suficient per a explicar el manteniment d'una variabilitat gènica independentment de la mutació o de la migració. Això consisteix que en un *locus* l'heterozigot Aa és més viable que els homozigots respectius AA o aa. Un cas clàssic d'heterosi és el de la leucèmia falciforme descrita per ALLISON ¹. Els individus heterozigots presenten l'avantatge, respecte a la resta de la població, que són resistent a l'anèmia i a la malària. Fenòmens d'heterosi en inversions cromosomàtiques són freqüents en poblacions naturals i han estat molt estudiats per DOBZHANSKY ² en *D. pseudoobscura*. Ara bé, si considerem una població en la qual no un sinó molts *loci* són polimòrfics, i volem explicar el mecanisme de llur manteniment per l'heterosi, ens trobem que la pressió de selecció sobre aquesta població és enorme. Suposem que en una població de *Drosophila* la selecció de cada *locus* reduïx l'eficàcia de la població al 95 % del màxim; la capacitat reproductiva, suposant que 1/3 dels *loci* són polimòrfics (és a dir que aproximadament 2000 *loci* es mantenen per heterosi), es veuria reduïda al $(0,95)^{2000} = 10^{-48}$ del seu màxim. Si l'homozigot tenia el 98 % d'eficàcia respecte a l'heterozigot, la capacitat reproductiva es veuria reduïda en 10^{-2} . Tot i que en aquest segon cas la reducció és molt menor, la població hauria de suportar una càrrega genètica excessiva, i no és aquest el cas que trobem en les poblacions naturals.

Variació ambiental més migració. En alguns casos el manteniment de la variabilitat en un *locus* s'explica perquè si en un lloc de la distribució de l'espècie l'homozigot AA és més viable, en un altre el més viable és aa. Si a més s'esdevé un cert grau de migració entre l'un i l'altre, és molt probable que això doni lloc a una clina en les freqüències gèniques; i les poblacions locals seran polimòrfiques. Aquest és el cas en *Catostomus clarkii* descrit per KOEHN ⁷. Un aHel que determina la síntesi d'una esterasa és més freqüent en el naixement d'un riu on la temperatura és inferior a la de la desembocadura i on l'altre aHel és el més freqüent. Demuestra després *in vitro* que tant l'una esterasa com l'altra presenten la T òptima de reacció d'acord amb la T de l'aigua en què es troba l'aHel més freqüent.

Selecció dependent de la freqüència. Si per qualsevol causa cadascun dels homozigots AA i aa és més viable quan és menys freqüent, això dona

FIG. 4. — ESTIMACIÓ DE LA FREQUÈNCIA MITJANA DE LOCI POLIMÒRFICS PER POBLACIÓ I DE LA FREQUÈNCIA MITJANA DE LOCI HETEROZIGÒTICS PER INDIVIDU EN DIVERSES ESPÈCIES ANIMALS

ESPÈCIES	Nombre de poblacions estudiades	Nombre de proteïnes	Nombre de loci	Frequència de loci polimòrfics per població	Frequència de loci heterozigòtics per individu	REFERÈNCIES
<i>Limulus polyphemus</i>	4	24	25	0,250	0,057	Selander <i>et al.</i> (1970)
<i>Acris crepitans</i>	3 (?)	16	20	0,14-0,23	—	Dessauer i Nevo (1969)
Mus musculus:						
Dinamarca	6	36	41	0,22-0,30	0,078	Selander, Hund i Yang (1969)
Califòrnia	1	35	40	0,300	0,110	Selander i Yang (1969)
<i>Peromyscus polionotus</i>	18	30	32	0,234	0,058	Selander <i>et al.</i> (1970).
<i>Drosophila persimilis</i>	1	24	24	0,250	0,105	Prakash (1969)
<i>Drosophila pseudoobscura</i>	3	24	24	0,420	0,123	Prakash <i>et al.</i> (1969)
Homo sapiens:¹						
(Població britànica)	1	33	33	0,36	0,160	Lewontin (1967)
(Població britànica)	1	20	20	0,30	0,074	Harris (1969)

¹ Estimacions basades en una anàlisi de la seqüència en el temps del descobriment d'antígens eritrocítics.

lloc a un polimorfisme estable a una determinada freqüència intermèdia.

Diverses situacions ecològiques, com és ara la d'individus depredadors, paràsits que tendeixen a adaptar-se a les varietats més comunes i l'hoste tendeix a esdevenir resistent als paràsits més comuns, població sotmesa a diferents ambients i selecció cíclica, poden donar lloc a aquest tipus d'equilibri.

D'acord amb les dades obtingudes per KOJIMA i YARBROUGH⁸ per a l'esterasa-6 en *D. melanogaster* en caixes de poblacions, aquest és el tipus d'equilibri atès. La selecció depenent de la freqüència, segons aquests autors, amb quasi neutralitat quan s'arriba a l'equilibri, pot explicar un gran nombre de polimorfismes genètics en poblacions naturals. Però no sembla aquest el cas en molts d'altres polimorfismes.

Teoria dels al·lels neutres. Els defensors de la teoria, entre els quals sobresurten KIMURA i CROW⁵, que postulen l'existència d'al·lels neutres o molt baixos coeficients de selecció, reforcen la validesa d'aquesta pel fet que poden predir la velocitat evolutiva d'una proteïna i que aquesta és constant. Això és particularment evident en els canvis evolutius de les hemoglobines, en què el nombre de substitucions d'aminoàcids és el mateix partint d'un avantpassat comú en la línia que duu a l'home, que en la que duu a la carpa. Es troba la mateixa constància en el citocrom C, malgrat la velocitat diferent de l'hemoglobina. KING i JUKES⁶ donen dades que demostren la uniformitat de la velocitat evolutiva en d'altres proteïnes que no són l'hemoglobina. Però ells mateixos diuen que aquesta regla no es compleix en determinades proteïnes com és ara la insulina.

Podem obtenir una estima de la velocitat evolutiva d'una proteïna en termes de substitució d'aminoàcids per cadena polipeptídica per unitat de temps. Dividint pel nombre d'aminoàcids d'una cadena obtindrem la velocitat d'evolució (per aminoàcid) per unitat de temps. Si considerem la velocitat evolutiva de les hemoglobines, veurem que estimes completament independents l'una de l'altra donen resultats clarament coincidents.

FIG. 5. — TAXES MITJANES DE SUBSTITUCIÓ D'AMINOACIDS EN L'EVOLUCIÓ DE LES HEMOGLOBINES

<i>Comparació</i>	<i>Substitucions lloc/any × 10¹⁰</i>
β de l'home amb globina de llamprea	12,8
β de l'home amb α de l'home	8,9
β de l'home amb $\beta\beta$ d'altres mamífers	11,9
β del ratolí amb $\beta\beta$ d'altres mamífers	14,0
α de l'home amb $\alpha\alpha$ de la carpa	8,9
α de l'home amb $\alpha\alpha$ d'altres mamífers	8,8

Suposem que la major part de les mutacions aparegudes són neutres, i que la velocitat de mutació neutra per gen i per generació és u i que és constant per a un tipus determinat de proteïnes. Moltes mutacions seran letals i per tant eliminades; i alguna mutació serà neutra i la fracció d'aquestes dependrà de les exigències funcionals de cada tipus de proteïna. Les mutacions favorables seran tan poc freqüents que no poden influir al llarg del temps en les estimes de les velocitats de substitució d'aminoàcids.

Si en una generació el total de la població és N , apareixeran $2Nu$ nous mutants selectivament neutres en aquesta generació. Si cada gen té

una probabilitat $\frac{1}{2N}$ de sobreviure i els nous mutants contribueixen

igual que els altres a la *fitness* en la població, el nombre de gens que apareixerà i que restarà fixat per generació serà una constant u .

$$\frac{1}{2N} \times 2Nu = u$$

Si la protagonista de les substitucions de mutants és la selecció natural, la velocitat expresada com a nombre de mutants substituïts en la població per gen per any serà donada per $4N_0 S_1 u$ (N_0 , nombre eficaç de la població; S_1 , valor selectiu; u , velocitat en què es produeixen els mutants favorables per gàmeta i per unitat de temps). En aquest cas haurem de suposar que 3 paràmetres s'han ajustat de tal manera al llarg del temps que el producte es manté constant per any o generació en les diverses línies. En l'exemple esmentat carpa-home hem de suposar que $N_0 S_1 u$ s'ha mantingut constant en dues línies que han estat separades fa 400 milions d'anys i tenint en compte la gran diferència atesa a nivell fenotípic (aquesta sí que depèn de la selecció natural) entre aquests organismes.

Bé que la teoria dels aHels neutres sembla per ara que respon molt millor a aquestes dades experimentals de velocitat evolutiva constant per a determinades proteïnes, no està mancada de certes limitacions que ara tractarem d'explicar.

En una població finita els aHels seran eliminats per atzar contínuament i la mutació en farà aparèixer d'altres. Quan hom arribarà a l'equilibri entre eliminació i mutació, KIMURA i CROW demostren que s'ha de

$$\text{complir } I = \frac{1}{1 + 4N_0 u}$$

I és la probabilitat que 1 individu pres a l'atzar sigui homozigot en un *locus* determinat.

u és la velocitat de mutació neutra en 1 *locus* per generació.

N_0 és el nombre eficaç de la població, si considerem el cas de l'hemoglobina d'acord amb les variants electroforètiques detectades $u = 10^{-6}$ per cistró per generació.

I segons això, el grau de polimorfisme en una població variarà molt segons les dimensions d'aquesta.

$$\begin{array}{ll} \text{Si } N_0 = 10^6 & I = 0,20 \\ \text{i si } N_0 = 10^4 & I = 0,96 \end{array}$$

Com més petita sigui la població, menys variabilitat gènica hom hi ha de trobar. El grau d'homozigosi augmenta considerablement en reduir les dimensions de la població.

Però perquè aquesta fórmula sigui vàlida i, per tant, poder-la comprovar experimentalment han d'ésser complertes dues condicions:

a) Que existeixi un flux genètic suficient entre les subpoblacions perquè N_0 pugui ésser considerat el nombre total d'individus de la població i que alhora sigui suficientment petit per a donar un valor de I raonable.

b) Que una població d'un nombre eficaç N_0 hagi estat aïllada durant N_0 generacions, puix que només així hom pot considerar que no ha atès l'equilibri.

Si la població humana s'hagués mantingut amb el mateix nombre d'individus d'ara d'ençà del cambrià, encara ara no hauria estat atès l'equilibri per a aplicar la fórmula anterior.

La dificultat esmentada creix considerablement quan hom considera que el nombre d'individus d'una població no és constant al llarg del temps. D'acord amb això, per a les variants electroforètiques de l'hemoglobina humana, el nombre de gens apareguts fa 10^4 a 10^6 anys (es a dir $N = 50.000$ generacions) fóra el 5 % dels gens ara existents. És evident que aquestes estranyes variants de l'hemoglobina no són conegudes encara actualment. Hi ha algunes variants comunes de l'hemoglobina que són mantingudes per heterosi en les poblacions. Hi ha també una altra explicació per a justificar-ne l'absència. Hom dedueix de la mateixa equació que hi ha una probabilitat d'un 5 % que tots els gens de l'hemoglobina ara existents apareguessin en aquell període; perquè això fos, la població humana fa un milió d'anys havia d'haver estat reduïda, en un coeficient de l'ordre de $N_0 = 10.000$ durant mig milió d'anys. Sembla doncs evident que si existien mutants neutres per a l'hemoglobina no podrien ésser justificats per aquesta teoria. O també podem concloure que no existeixen mutants neutres per a l'hemoglobina.

La via que hom ha seguit fins ara per tal de resoldre el problema del manteniment dels polimorfismes ha estat principalment l'anàlisi electroforètica de poblacions naturals de moltes espècies.

Les dades obtingudes en molts casos en què no han estat observades diferències en les freqüències entre les poblacions estudiades són utilitzades pels defensors d'una teoria i de l'altra, indistintament. Ben poc coneixem sobre les propietats d'aquests enzims, aparentment semblants, a nivell molecular. I creiem que aquest camí pot ésser molt eficaç per a resoldre el problema. En la figura 6 presentem unes dades obtingudes al

FIG. 6. — ACTIVITATS ESPECÍFIQUES $\left(\frac{\text{mg. naftol}}{\text{mg. proteïna}} 30' \right)$
DE LES ESTERASES $e^{0.93}$, $e^{1.07}$ I LLUR COMBINACIÓ

SUBSTRAT	Soca 21-1-3 Fracció T 23 (1,07)	Soca 21-1-3 Fracció T 33 (0,93-1,07)	Soca S 35 Fracció T 53 (0,93)
β -naftil-acetat	0,89	0,85	0,61
α -leucina- β -naftilamida	—	0,09	0,04
β -naftil-caprilat	0,06	0,91	0,66
β -naftil-estearat	0,05	5,—	—
α -naftil-acetat	2,7	6,64	6,6

laboratori. Han estat aïllades i purificades per electroforesi preparativa de les soques 21-1-3 i S 35 de *D. subobscura* les esterases l², sistema del qual hem vist abans la distribució geogràfica en forma de clines, i una altra (1.07) de controlada per un *locus* diferent, del qual encara no hem parlat. Els substrats enfront dels quals és mesurada l'activitat específica són indicats a l'esquerra. Veiem que l'activitat específica d'1.07 de 21-1-3 i 0.93 de S 35 és semblant per a tots els substrats emprats, però quan β -naftil-estearat és el substrat i hi són presents les dues esterases 0.93 i 1.07, l'activitat específica és molt superior. Això és degut a la formació d'un enzim híbrid, observat clarament en l'electroforesi i que també explica que creixi una mica l'activitat enfront del substrat α -leucina- β -naftilamida. La formació d'aquest enzim híbrid confereix a l'individu unes propietats noves. Si les dues esterases independentment es comportaven com arilesterases hidrolitzant substrats com l' α NA i el β NA, ara poden actuar com lipases hidrolitzant compostos d'àcids grassos superiors. No sabem si això que comprovem *in vitro* s'esdevé *in vivo*. Però el que hem comprovat experimentalment és la possibilitat que els enzims híbrids formats enriqueixin l'individu amb noves propietats.

Precisament acabem d'obtenir els resultats d'unes anàlisis d'aminoàcids d'aquestes dues esterases. Les composicions centesimals d'aquests aminoàcids són molt semblants, i en molts casos coincidents. Això és una indicació molt forta que els dos gens que controlen aquests enzims han estat originats per duplicació l'un de l'altre.

HALDANE digué ja fa molt de temps que la superioritat dels heterozigots podia ésser explicada per una major flexibilitat funcional basada en l'elaboració de dues variants moleculars controlades, una per cada al·lel. Els homozigots, per contra, en tenir els dos al·lells iguals, elaboren una sola classe de molècules. L'avantatge funcional dels heterozigots suposada per HALDANE és contrarestada pel llast genètic que aquest genotip comporta, com abans ha estat dit en parlar de l'heterosi. La situació que sembla haver estat comprovada en tots dos sistemes d'esterases de què tractem, reuneix l'avantatge de la flexibilitat d'un heterozigot sense el desavantatge del llast genètic.

La molècula híbrida entre l¹ i l² pot formar-se constantment en els individus homozigots pels dos *loci* que controlen aquestes esterases, i té les propietats d'una molècula híbrida formada en un heterozigot. L'origen d'aquesta situació per duplicació gènica, demostra un aspecte de l'eficàcia d'aquest mecanisme evolutiu.

BIBLIOGRAFIA

1. ALLISON, A. C. — «Ann. Hum. Genet.», 21, 67-89 (1956).
2. DOBZHANSKY, T. — *Genetics and the origin of species*, 3rd. ed. (Columbia Univer. Press., 1951), Nova York.
3. HARRIS, H. — «British Medical Bulletin», 25, 5 (1967).
4. KIMURA, M. i ONHA, T. — «Nature», 229, 467-469 (1971).
5. KIMURA, M. i CROW, J. F. — «Genetics», 49, 725-738 (1964).
6. KING, J. L. i JUKES, T. H. — «Science», 164, 788-798 (1969).
7. KOEHN, R. K. — «Science», 163, 943 (1969).
8. KOJIMA, K. i YARBROUGH, K. M. — «Proc. Nat. Acad. Sciences», 3, 645-649 (1967).
9. LEWONTIN, R. C. i HUBBY, J. L. — «Genetics», 61, 841 (1969).
10. MAYNARD SMITH, J. — «Symp. Zool. Soc. London», 26, 371-383 (1970).
11. SELANDER, R. K., HUNT, W. G. i YANG, S. Y. — «Evolution», 23, 379 (1969).
12. SELANDER, R. K., YANG, S. Y., LEWONTIN, R. C. i JOHNSON, W. E. — «Evolution», 24, 402 (1970).

COMPETÈNCIA I EVOLUCIÓ EN ESPÈCIES VEÏNES DE GASTERÒPODES MARINS

per JOANDOMÈNEC ROS i ARAGONÈS

INTRODUCCIÓ

Quasi tots els estudiosos de grans grups taxonòmics accepten que, almenys primàriament, l'especiació ha estat alopàtrica, i que una de les principals causes d'aïllament ha estat l'existència de barreres geogràfiques. Són molts els evolucionistes que admeten només l'especiació alopàtrica o geogràfica i rebutgen la simpàtrica. MAYR ^{26, 27} sembla haver establert definitivament les bases de la teoria dels «geògrafs», mentre que RENSCH i d'altres, acceptant o no l'especiació alopàtrica, creuen que la simpàtrica s'esdevé en l'evolució dels animals i que la seva importància hi és considerable.

Les dades i els suggeriments que són presentats al llarg d'aquest treball són fonamentalment ecològics, però donen peu a àmplies especulacions evolutives; i he intentat d'aplegar tots els que poden afermar la possibilitat de l'especiació simpàtrica, almenys dins el grup de què hom tractarà especialment, el dels nudibrànquis.

ALGUNS CONCEPTES ECOLÒGICS I DOS EXEMPLES

Els partidaris de l'ahopatria asseguren que, en els animals que es reproduïxen sexualment, apareix una nova espècie quan una població que estigui geogràficament isolada de la seva espècie paterna adquireix durant aquest període d'isolament caràcters que afavoriran o garantiran l'aïllament reproductiu quan les barreres externes desapareixeran ²⁵. Els partidaris de l'especiació simpàtrica basen llur teoria en dos postulats fonamentals: l'establiment de noves poblacions d'una espècie en diferents nínxols ecològics dins l'àrea que normalment recorren individus de la població paterna, i l'aïllament reproductiu dels fundadors de les

noves poblacions procedents d'individus de la població paterna. Segons MAYR²⁶, la hipòtesi d'una especiació simpàtrica no és necessària ni és defensada per fets irrefutables, però el mateix autor no exclou totalment la possibilitat que formes amb unes exigències ecològiques *extraordinàriament especialitzades* puguin divergir genèticament sense ajuda d'isolament geogràfic.

Aquest camí que MAYR sembla deixar obert, el d'espècies amb requeriments ecològics extraordinàriament especialitzats, ens porta d'antuvi a esbossar unes poques consideracions a propòsit del concepte de nínxol ecològic. Segons HUTCHISON^{16, 17}, un nínxol és un volum en un hiperespai els eixos del qual són les variables importants per a la vida d'una espècie; cada punt d'aquest hiperespai representa una combinació de factors (que constitueixen l'ambient) que permeten que l'espècie sobrevisqui; el conjunt de tots aquests punts és el nínxol fonamental, del qual l'espècie, per raons històriques, de disponibilitat i d'existència, només utilitza una part, l'anomenat nínxol real. Però diferents combinacions de factors ambientals poden no suportar igualment bé l'espècie i, a més, el model de comportament pot resultar en un hàbitat o preferència alimentària que de fet separi les espècies, encara que coincideixin llurs àrees de supervivència potencial.

Realment, doncs, a cada punt de l'hiperespai ambiental correspon una mesura de la probabilitat de supervivència i de reproducció en aquest ambient, així com de la preferència relativa per aquest. Un nínxol ecològic és, doncs, una mesura de l'eficàcia sobre un espai ambiental²⁸. Resulta del que ha estat dit que: a) l'extensió del nínxol és una mesura inversa de l'especialització; b) la superposició de nínxols o la distància entre nínxols és una mesura directa de la competència.

«La competència té lloc quan un nombre d'animals, de la mateixa espècie o bé de diferent, utilitzen recursos comuns que es troben en quantitat reduïda; o bé, si aquests recursos no són escassos, la competència té lloc quan els animals interfereixen o es malmeten entre ells en el procés de recerca d'aquests recursos.»² Com que qualsevol avantatge en la utilització d'aquests decideix, al cap d'un temps, l'eliminació de l'espècie que es troba en inferioritat, la conclusió és que dues espècies amb els mateixos requeriments ecològics no poden coexistir indefinidament en el mateix nínxol. Aquest és l'anomenat principi d'exclusió competitiva, o principi o axioma de Gause o de Volterra-Gause⁹.

El principi de Gause ha estat considerat com un dels més fèrtils en les teories ecològica i evolutiva, però, com en el cas de l'especiació simpàtrica, té enemics declarats que assenyalen, en el millor dels casos, la seva trivialitat. En efecte, analitzant dues de les formulacions més comunes del principi, la directa, «en les comunitats en equilibri no hi ha

dues espècies que ocupin el mateix nínxol»¹⁷, i la inversa, «si dues espècies persisteixen en una determinada regió, hom pot tenir per axiomàtic que alguna distinció ecològica hi deu haver entre elles»⁴⁰, apreciem que ambdues estan implícites en la teoria de l'evolució (dues espècies, coexisteixin o no, no poden tenir exactament els mateixos requeriments ecològics) i en la definició de nínxol apuntada més amunt (si l'hipervolum d'Hutchinson inclou *totes* les relacions ecològiques de l'organisme, no sols dues espècies no poden ocupar el mateix nínxol, sinó que tampoc no poden fer-ho dos individus de la mateixa espècie; vegeu AYALA¹, per a una anàlisi més extensa). La formulació del principi d'exclusió competitiva és més informativa i fidel quan hom en restringeix l'accepció: dues espècies no poden coexistir si competeixen pel mateix recurs essencial, normalment aliment o lloc per a viure.

Quan en un mateix ecosistema coexisteixen espècies que per llur afinitat taxonòmica i biològica hom podria suposar-les competidores, cal pensar que la competència, si existeix, ha d'ésser imperfecta, és a dir, molt atenuada pel fet que difereixen parcialment en la utilització de recursos comuns, o bé que, si competeixen per recursos comuns, cada espècie ha d'obtenir-ne d'altres, de manera que no està limitada pels que comparteix. La pressió de competència, bé que atenuada, porta a la formació de poblacions més capaces de resistir-la (o de produir-la) que les progenitores, en molt poques generacions en poblacions de *Drosophila melanogaster* i *D. simulans*²⁹; la selecció natural pot portar a l'estabilitat del sistema i a la coexistència competitiva, passant per un període d'oscil·lacions de dominància de cadascuna de les espècies implicades.

Si dues espècies que coexisteixen exploten principalment el mateix recurs limitat, és probable que l'una o l'altra s'extingeixi al final; però la selecció tendent a l'evitació de la competència augmenta la probabilitat de coexistència, i porta les dues espècies cap a la diferenciació ecològica. El resultat de la competència interspecífica és, doncs, l'evitació d'aquesta competència; d'ací que, en moltes poblacions naturals, les espècies ecològicament similars coexisteixin a causa de la reducció o l'evitació de la competència. I, com que la selecció natural és el resultat de la competència entre genotips molt semblants, el procés competitiu opera com una pressió de selecció, capaç, segons sembla, de diversificació evolutiva i, per tant, d'especiació. En actuar com un mecanisme de *feedback* fa que es mantingui la coexistència; el resultat és denominat «divergència de caràcters», és a dir, una accentuació de les diferències entre les espècies simpàtriques que no apareix en les alopatríques, i que afecta principalment els caràcters més relacionats amb la utilització del recurs pel qual hom competeix. Aquesta especialització divergent porta a la

segregació ecològica quan afecta espècies diferents, i a la segregació genètica quan actua sobre poblacions polimorfes d'una mateixa espècie.

Poblacions simpàtriques de morfes diferents d'una mateixa espècie polimorfa es poden mantenir, ultra la superioritat dels heterozigots, pel fet que s'adaptin millor a l'ambient que les poblacions resultants d'una alta variabilitat fenotípica; això significa que les espècies polimorfes simpàtriques representen fonts d'especiació latent, bé que no són massa afectades per la selecció interspecífica. La selecció intraspecífica, no obstant, no afecta per igual els diferents morfes, afavorint així la diversificació.

Dos exemples que ocorren en poblacions naturals de gasteròpodes marins poden ésser assenyalats ací. *Nucella lapillus* forma poblacions aparentment contínues sobre àmplies bandes de costa; les diferències de coloració entre individus d'una mateixa població, que hom cregué degudes a diferències d'alimentació i d'exposició a l'aire, tenen de fet una base genètica⁴². A Roscoff n'hi ha dues races, de 18 i de 13 parells de cromosomes; la darrera sembla recent i es troba a les zones més exposades de la costa, mentre que la de 18 parells de cromosomes és limitada a les més abrigades. Hi ha interfertilitat i apareixen formes intermèdies en zones litorals i amb un nombre de cromosomes també intermedis. *Patina pellucida* viu sobre *Laminaria*, i l'aparença dels animals de les frondes és diferent de la dels que hi ha als rizoides, mentre que els de l'estípit presenten caràcters intermedis. No es tracta de dues espècies, com algú havia cregut; GRAHAM i FRETTER¹⁰ i FRETTER i GRAHAM⁶ han demostrat que tots els individus juvenils són iguals i es desenvolupen segons una fàcies o una altra, d'acord amb el lloc en què es fixen sobre *Laminaria*.

El cas de *Nucella lapillus* és interessant perquè il·lustra el fet que en una població de gasteròpodes de distribució contínua i, aparentment, d'identics requeriments ecològics o molt similars, hi ha, malgrat tot, suficients oportunitats d'aïllament per a permetre l'evolució de races diferents que, indubtablement, poden continuar segregant-se. El de *Patina pellucida* és un bon exemple del que THODAY⁴⁵ ha denominat «flexibilitat fenotípica de desenvolupament», fenomen pel qual un genotip pot conformar fenotips diferents en ambients diferents, cadascun d'ells més ben adaptat que els altres a l'ambient que el produeix. La selecció sembla haver actuat en aquest cas en contra de la fixació genètica de dues espècies diferents, puix que, versemblantment, *Patina* té més probabilitats de sobreviure si els juvenils poden adaptar-se indistintament a dos substrats diferents en lloc d'un de sol, com passaria en el cas de dues espècies; però aquest exemple podria ésser l'excepció en lloc de la regla, és a dir, que potser la flexibilitat fenotípica de desenvolupament és l'inici d'una ulterior diversificació genotípica i especiació.

ESTUDIS EN POBLACIONS NATURALS DE GASTERÒPODES MARINS

Aquests casos, entre d'altres, semblen provar que també es produeix la diversificació simpàtrica o que, si més no, els mecanismes descrits semblen capaços de formar la base d'una especiació incipient, bé que no és clar quines causes actuen, i com, sobre les poblacions simpàtriques, i si el resultat d'aquesta diversificació arriba a nivell d'espècie o es queda per dessota.

En els darrers anys, i en part per tractar d'esbrinar la possibilitat de l'especiació simpàtrica, diferents autors han estudiat poblacions naturals d'espècies properes de planàries, *Drosophila*, copèpodes, molluscs, peixos, amfibis, ocells i mamífers. Els processos competitiu que poden ésser observats en poblacions experimentals, són difícils d'endevinar en les naturals, on el ritme del procés pot ésser molt lent i el comportament de cada espècie per separat impossible d'individualitzar. Això no obstant, la competència interspecífica ha estat observada en la natura, i, de fet, en tots els estudis de poblacions estables que contenen dues o més espècies similars, han estat descobertes diferències més o menys subtils en els respectius nínxols, la qual cosa aferma la validesa del principi de Gause.

FRETTER i GRAHAM⁶ han revisat part de la literatura existent sobre especiació de gasteròpodes prosobranquis litorals. TEST⁴⁴ és dels primers autors a estudiar poblacions de gasteròpodes marins compostes de més de dues espècies simpàtriques ecològicament similars; en el seu treball conclou que les 17 espècies d'*Acmaea* que coexisteixen en una àmplia regió de la costa californiana poden fer-ho gràcies a la diversificació de llurs nínxols ecològics que, en part, se superposen en una o més dimensions.

KOHN^{19, 20, 21, 22} ha estudiat poblacions de *Conus* de diferents àrees geogràfiques tropicals, principalment pacífiques. En un dels seus primers treballs¹⁹, dut a terme per tal de descriure els nínxols ecològics de 19 espècies de *Conus* hawaians, determinar el grau d'aïllament entre espècies ecològicament semblants, i dilucidar els mecanismes que permeten a gran nombre d'espècies estretament emparentades de sobreviure i conservar llur identitat en un ambient restringit, l'autor troba que l'aïllament ecològic resulta del fraccionament de l'hàbitat en microhàbitats, que difereixen especialment pel que fa a la zona ocupada (zonació o model de distribució), al tipus de substrat i a la relació de les espècies amb aquest, i, principalment, a la natura de l'aliment. El resultat és que hom evita la competència interspecífica severa que portaria a l'eliminació d'algunes de les espècies de l'hàbitat, i conclou que el nombre d'espècies estretament rela-

cionades taxonòmicament i ecològicament que pot ocupar un hàbitat és proporcional a la quantitat de fraccionament en microhàbitats, que poden superposar-se en part, però que són suficientment diferents perquè la competència interspecífica severa sigui evitada. Uns quants paràmetres que no són compartits poden, doncs, ésser suficients perquè les diferents espècies coexisteixin sense interferir.

ELS NUDIBRANQUIS

Després del que ha estat dit, sembla que resten clares algunes de les idees que avui dia són acceptades o debatudes sobre la competència, el principi d'exclusió competitiva, la diversificació dels nínxols, la segregació de les espècies i l'especiació simpàtrica. Voldria ara exposar unes quantes dades i fer algunes aportacions al tema, que provenen de dos anys d'estudi dels gasteròpodes opistobranquis de les nostres aigües, dels nudibranquis especialment, i que plantegen problemes de l'ordre dels considerats.

Els opistobranquis en general i els nudibranquis en particular, malgrat presentar avantatges indubtables per a l'estudi de problemes ecològics concrets, manquen encara del coneixement taxonòmic i ecològic de què gaudeixen els prosobranquis, cosa deguda en gran part a l'handicap que representa la reducció o absència de conquilla enfront de tres-cents anys d'estudis eminentment conquiliològics, i al baix nombre d'individus que solen formar llurs poblacions; d'ací que les dades obtingudes siguin més qualitatives que no pas quantitatives.

Dels opistobranquis hom ha dit que són un museu vivent de morfologia adaptativa; presenten una sorprenent diversitat d'organització i especialitzacions sovint molt accentuades, que afecten quasi tots els caràcters considerables^{30, 31}. En els nudibranquis aquesta diversitat sembla provenir en gran part de l'absència de conquilla, veritable llast evolutiu dels molluscs testacis. Els nudibranquis típics estan molt diversificats, ocupen un nivell tròfic alt en un ecosistema molt estable i d'elevat grau d'organització, com és el bentònic, de nínxols ecològics gairebé il·limitats, i gaudeixen d'una organització avançada; a més, solen presentar-se en grups d'espècies veïnes que coexisteixen en nínxols estrets.

La descripció soma de la biologia d'una espècie ens farà comprendre millor l'àmplia gamma d'adaptacions d'aquests animals.

Peltodoris atromaculata és un doridaci; com en tots els nudibranquis, la conquilla, la cavitat paleal i la brànquia hi han desaparegut, i una gran part de les seves funcions (respiratòries, sensorials, defensives o protectores i de camuflament) les porta a terme la superfície dorsal nua, que és

granulosa i conté espícules calcàries en aquesta espècie. Els ulls són vestigials i interns; l'osfradi s'ha perdut i ha estat reemplaçat per un parell de tentacles cefàlics olfactoris, els rinòfors. L'anus s'obre en la regió posterior de la línia mitjana dorsal, i al seu voltant hi ha una corona de brànquies pinnades, secundàries. En aparença, *Peltodoris* és bilateralment simètric, però ja externament apareixen el penis i els orificis genitals al costat dret. L'adult rarament ultrapassa els 70 mm¹³.

Com els rinòfors, les brànquies són retràctils i reaccionen ràpidament als estímuls externs; si aquests, especialment els tàctils, són prou forts, *Peltodoris* pot autotomitjar flocs de la vora del mantell. Aquest presenta una mostra de color (blanc amb taques marró fosc a negres) disruptiva, que contrasta amb el substrat sobre el qual sol trobar-se l'animal, l'esponja *Petrosia ficiformis*; es tracta sens dubte d'una coloració advertidora (aposemàtica), que presenten també molts altres nudibrànquies ben protegits dels depredadors per mecanismes defensius variats; els de *Peltodoris* no són massa coneguts, però poden ésser derivats de la presència d'espícules i del tast repulsiu de certes secrecions del mantell. En els nudibrànquies els sistemes de defensa comporten, a més dels esmentats, l'alliberament de secrecions àcides i repehents, i la presència de cnidosacs proveïts de nematocists que es descarreguen per contacte. En altres nudibrànquies la coloració del cos harmonitza amb la del substrat, sigui per acumulació de pigments provinents de l'aliment (homocromia alimentària) o per veritable coloració críptica; solen estar proveïts de mecanismes de defensa igualment eficaços. En altres, finalment, la coloració és inconspícua i de vegades no hi ha protecció.

L'alimentació de *Peltodoris atromaculata* és extraordinàriament especialitzada, bé que aquest animalet ocupa un nínxol intermedi entre els dels nudibrànquies fitòfags i els dels depredadors altament modificats: brosteja exclusivament sobre l'esponja *Petrosia ficiformis*, i, a excepció de petits desplaçaments de recerca de nous exemplars d'aquesta, és extremadament sedentari, i pot passar-se mesos sobre una mateixa esponja. En general, doridaçis i eolidacis són carnívors lents, que pasturen sobre animals sèssils; els doridaçis brostegen esponges, els goniòdòrids succionen el contingut de briozous i ascídies, els tritònids s'alimenten de cnidaris sèssils, com els eolidacis, que arriben a acumular els nematocists de llurs preses, per a utilitzar-los més tard com a arma de defensa. Altres grups més especialitzats succionen el contingut d'ous de peixos i mol·luscs, de cèl·lules vegetals, o bé són caçadors actius; en tots ells sol ésser notable una marcada especificitat depredador-presa.

La ràdula de *Peltodoris* és àmplia, amb nombroses dents rasposes fal·ciformes; en l'estómac l'aliment és triturat i digerit extracel·lularment, absorbit i metabolitzat intracel·lularment després. Les espícules de *Petrosia*

i el pigment de les algues simbiotes de l'esponja són expulsats amb els excrements i no són acumulats com en altres espècies, algunes de les quals contenen també algues simbiotes. Com tots els opistobranquis, *Peltodoris* té un aparell genital complex i hermafrodita, i la fecundació és encruada. La posta, que és espiralada en els doridacis, sol ésser de colors contrastants en els nudibranquis de coloració aposemàtica, i sovint homocroma amb el color de l'adult. És blanca en *Peltodoris*, i encara que el desenvolupament dels ous no ha estat observat, és probable que, com d'altres espècies sedentàries, no hi hagi larves velígeres lliures, sinó que el desenvolupament tingui lloc dins l'ou: és corrent de trobar, sobre la mateixa esponja, juvenils (d'uns 5 mm) i adults. Això no obstant, els velígers lliures i pelàgics semblen la norma per a la gran majoria de nudibranquis.

La duració de la vida de *Peltodoris atromaculata* deu ésser d'un any a trenta mesos, i totes les dades fan pensar en una sola generació anual, estival. Aquest dòrid comparteix amb molts d'altres l'absència d'enemics naturals coneguts. És típicament mediterrani i hom sol trobar-lo a les nostres costes entre els 5 metres i els 50 metres de profunditat, en hàbitats determinats pels de l'esponja i, per tant, pels de l'alga simbiote d'aquesta: les zones del coralligen protegides de la llum i les coves. És particularment abundant en els fons de les illes Medes, al litoral gironí.

Aquest esbós de la biologia d'un nudibranqui comú a les nostres costes ens ha donat alhora una idea de la de tot el grup i una mesura del desconeixement que, encara avui dia, hom té de certs aspectes de la vida d'aquests moluscs, especialment pel que fa a reproducció, vida larvària i dinàmica de llurs poblacions naturals.

CASOS DE SEGREGACIÓ EN ESPÈCIES VEÏNES DE NUDIBRANQUIS

Els exemples concrets que vull exposar aquí comencen amb una família de doridacis, els Glossodorídids, essencialment tropicals (*Chromodoris*), però representats a les nostres costes per un nombre d'espècies del gènere *Glossodoris*, que varia entre deu i catorze, segons els autors. Es tracta d'animallets petits, normalment de 10 a 40 mm de llargada i de colors bigarrats; solen formar poblacions poc nombroses i molt disperses (algunes espècies són conegudes per un exemplar o pocs més), la qual cosa explica en part el relatiu desconeixement sistemàtics del grup. A les nostres costes jo he trobat *Glossodoris gracilis*, *G. tricolor*, *G. messinensis*, *G. fontandraui*, *G. luteorosea*, *G. valenciennesi*, *G. krohni* i *G. purpurea*^{37, 37 bis}. *G. elegantula* és assenyalat per altres autors i *G. luteopunctata*⁷ i *G. bilineata*³⁴ són espècies comunes a les costes nord-africanes, on viuen

juntament amb algunes de les esmentades. Altres espècies no han estat confirmades o cauen en sinonímia (*G. limbata*, *G. pallens*, *G. coelestis*, etc.), i no seran tingudes aquí en consideració. Totes les espècies reportades de les nostres costes viuen en la zona del coralligen, i algunes arriben a la zona litoral superficial i atenyen i ultrapassen quasi totes el nivell de —50 m de profunditat.

En uns pocs pams quadrats poden trobar-se juntes dues o més espècies, bé que això s'esdevé rarament a causa del curt nombre d'individus. La raó de la coexistència de les diferents espècies de *Glossodoris* en hàbitats similars, pot ésser explicada per mecanismes de segregació alimentària; totes elles mengen esponges, però de les dades que hom té sembla que en aigües mediterrànies cada espècie de *Glossodoris* es limita a explotar una sola espècie d'esponja: *G. tricolor* menja *Cacospongia scalaris*^{5, 27 bis}, *Ircinia fasciculata*^{27 bis}, *Ircinia sp. i*, potser, *Petrosia ficiformis*^{27 bis}. *G. luteorosea* menja *Spongionella pulchella*²⁸; jo he trobat *G. gracilis* brostejant *Ircinia fasciculata* i una altra espècie del mateix gènere; *G. fontandraui* brosteja *Cacospongia mollior*, i *G. krohni* se sol trobar sobre o a prop d'*Hymeniacidon sanguinea*^{27 bis}. *G. purpurea* menja també *Spongionella pulchella*²⁸, però és esciàfila, mentre que *G. luteorosea* és fotòfila, de manera que una espècie es troba normalment sobre fons il·luminats i l'altra dins esquerdes o petites coves, i, com que els nínxols estan separats respecte al factor llum, versemblantment ja no han de segregarse per l'aliment. No hi ha més dades sobre l'alimentació dels glossodorídids mediterranis, però indicis indirectes (substrat habitual, espècies acompanyants, nombre de dents de la ràdula, estructura del tub digestiu, etc.) confirmen l'existència d'una segregació alimentària marcada.

G. gracilis, *G. bilineata*, *G. luteopunctata*, *G. valenciennesi*, *G. krohni* i *G. purpurea*, a les costes atlàntiques del Marroc, sembla que mengen en captivitat una esponja del gènere *Ircinia*²; no resta clar si aquest és llur aliment a la natura, i si es tracta de la mateixa espècie d'*Ircinia*. Si és així, hi ha superposició de part dels nínxols i les espècies deuen estar segregades en relació amb algun altre paràmetre ecològic, o bé no coexisteixen i, per tant, no competeixen per l'aliment.

En moltes de les poblacions naturals de Dendronotacis i Eolidacis, per citar alguns grups coneguts, coexisteixen també espècies del mateix gènere, que eviten la competència explotant diferents espècies d'hidraris. De l'observació del quadre número 1, elaborat amb dades de HAEFELFINGER¹², VICENTE⁴⁷ (obtingudes, per ambdós, a les costes mediterrànies franceses), SWENNEN⁴³ (litoral holandès), MILLER²⁸ (aigües atlàntiques angleses) i SCHMEKEL²⁸ (golf de Nàpols), i en el qual són tabulades les espècies d'hidraris consumides per les diferents espècies de *Doto*, *Coryphella*, *Eubranchus* i *Trinchesia*, es desprèn que els espectres alimentaris d'algu-

NUDIBRANQUIS		HIDRARIS	
<i>Doto coronata</i>	●	●	<i>Abietinaria abietina</i>
<i>Doto cuspidata</i>	●	●	<i>Aglaophenia pluma</i>
<i>Doto fragilis</i>	●	●	<i>Bougainvillea ramosa</i>
<i>Doto parvinae</i>	●	●	<i>Campanularia verticillata</i>
<i>Doto pinnatifida</i>	●	●	<i>Clavita multicornis</i>
<i>Coryphella lineata</i>	●	●	<i>Clytia johnstoni</i>
<i>Coryphella pedata</i>	●	●	<i>Coryne sp.</i>
<i>Coryphella pellucida</i>	●	●	<i>Coryne muscooides</i>
<i>Coryphella verrucosa</i>	●	●	<i>Diphasia tamarisca</i>
<i>Eubranchus cingulatus</i>	●	●	<i>Dynamena sp.</i>
<i>Eubranchus azignus</i>	●	●	<i>Dynamena pumila</i>
<i>Eubranchus farreni</i>	●	●	<i>Eudendrium sp.</i>
<i>Eubranchus pallidus</i>	●	●	<i>Eudendrium arbuscula</i>
<i>Eubranchus tricolor</i>	●	●	<i>Eudendrium ramosum</i>
<i>Trinchesia aurantia</i>	●	●	<i>Halecium sp.</i>
<i>Trinchesia coerulea</i>	●	●	<i>Halecium beani</i>
<i>Trinchesia foliata</i>	●	●	<i>Halecium halecinum</i>
<i>Trinchesia granosa</i>	●	●	<i>Hydrallmania falcata</i>
<i>Trinchesia ocellata</i>	●	●	<i>Kirohenpauria pinnata</i>
	●	●	<i>Lafoea dumosa</i>
	●	●	<i>Laomedea flexuosa</i>
	●	●	<i>Nemertesia antennina</i>
	●	●	<i>Nemertesia ramosa</i>
	●	●	<i>Obelia sp.</i>
	●	●	<i>Obelia dichotoma</i>
	●	●	<i>Obelia geniculata</i>
	●	●	<i>Obelia longissima</i>
	●	●	<i>Plumularia oatharina</i>
	●	●	<i>Plumularia setacea</i>
	●	●	<i>Podocoryne sp.</i>
	●	●	<i>Sarsia eximia</i>
	●	●	<i>Sertularella sp.</i>
	●	●	<i>Sertularella polysonia</i>
	●	●	<i>Sertularia argentea</i>
	●	●	<i>Sertularia cupressina</i>
	●	●	<i>Tubularia indivisa</i>
	●	●	<i>Tubularia larynx</i>

QUADRE 1. — Espectres alimentaris de diferents espècies de quatre gèneres de nudibrànquis: *Doto*, *Coryphella*, *Eubranchus* i *Trinchesia*, segons dades de HAEFELFINGER (1960), SWENNEN (1961), MILLER (1961), VICENTE (1967) i SCHMEKEL (1968). No totes les espècies de nudibrànquis tabulades comparteixen el mateix hàbitat, però hom pot observar la no interferència alimentària quasi absoluta aparellant a l'atzar dues espècies qualsevols. La segregació es fa més evident si hom compara espècies del mateix gènere i espècies simpàtriques

nes d'aquestes són prou amplis com per a evitar la competència per l'aliment entre les diferents espècies d'un mateix gènere. De les moltes inferències que hom pot fer d'aquesta taula, una de les més interessants, i que és certa si es compleix que totes les espècies han estat estudiades amb la mateixa intensitat, és que nudibrànquis com *Doto coronata*, *Coryphella lineata* i *Trinchesia foliata* són relativament eurífags i poden sobreviure explotant diverses espècies d'hidraris, mentre que d'altres, com *D. cuspidata*, *Eubranchus cingulatus* i *T. ocellata*, són estenòfags i mostren una notable especificitat alimentària. Les primeres són espècies generalistes, que poden viure en qualsevol biòtop adequat que contingui, almenys, una de les espècies predades; les segones són especialistes, i s'han de restringir als hàbitats favorables al desenvolupament de l'espècie alimentària. Les primeres són versàtils, ubiqüistes; obligades les darreres. Si, en alguna ocasió, coincideixen les unes espècies i les altres en una zona restreta, la competència directa pot ésser evitada per l'adequació de cadascuna d'elles a l'aliment que les altres no exploten; si no, les especialistes tenen les de perdre.

L'especificitat alimentària pot arribar a un nivell superior si diferents animals mengen parts diferents d'una mateixa espècie d'aliment. Això passa en alguns eolidacis, que no tan sols brostegen un sol tipus de pòlip, sinó que acumulen un sol tipus de cnidoblast del mateix hidrari; no se sap si es tracta d'una preferència alimentària o si, de fet, és una preferència de sistema de defensa¹⁵. Ambdues possibilitats són plausibles, ja que mentre uns pòlips són més nutritius que d'altres o estan menys defensats, *Aeolis pilata* selecciona només un tipus de nematocist de la seva presa, *Pennaria tiarella* (els mastigòfors microbàsics), mentre que els tipus no seleccionats són digerits per les mateixes cèl·lules que mantenen els que s'acumulen¹⁶. Els mastigòfors microbàsics són els nematocists més penetrants de *P. tiarella*, i injecten toxines.

EDMUNDS⁴ divideix els eolidacis en dos grups: aquells que seleccionen només un o dos tipus de nematocists, i aquells que n'acumulen de tots els tipus que es troben en l'espècie predada. Caldria revisar a fons la biologia dels components de cadascun d'aquests grups per veure si, en efecte, hi ha selectivitat alimentària, i si aquesta està correlacionada amb d'altres aspectes de llur comportament ecològic.

Aquest tipus de segregació alimentària, tanmateix, pot no haver estat produït per pressions de competència, perquè algunes poblacions naturals són petites i diverses espècies poden coexistir i explotar conjuntament una mateixa població unispecífica d'hidraris si aquesta és suficientment gran. Quan diferents espècies d'eolidacis exploten aparentment la mateixa font d'alimentació, té lloc un altre tipus de segregació. A Blanes, sobre els blocs de l'escullera del port, viu a l'estiu una població bas-

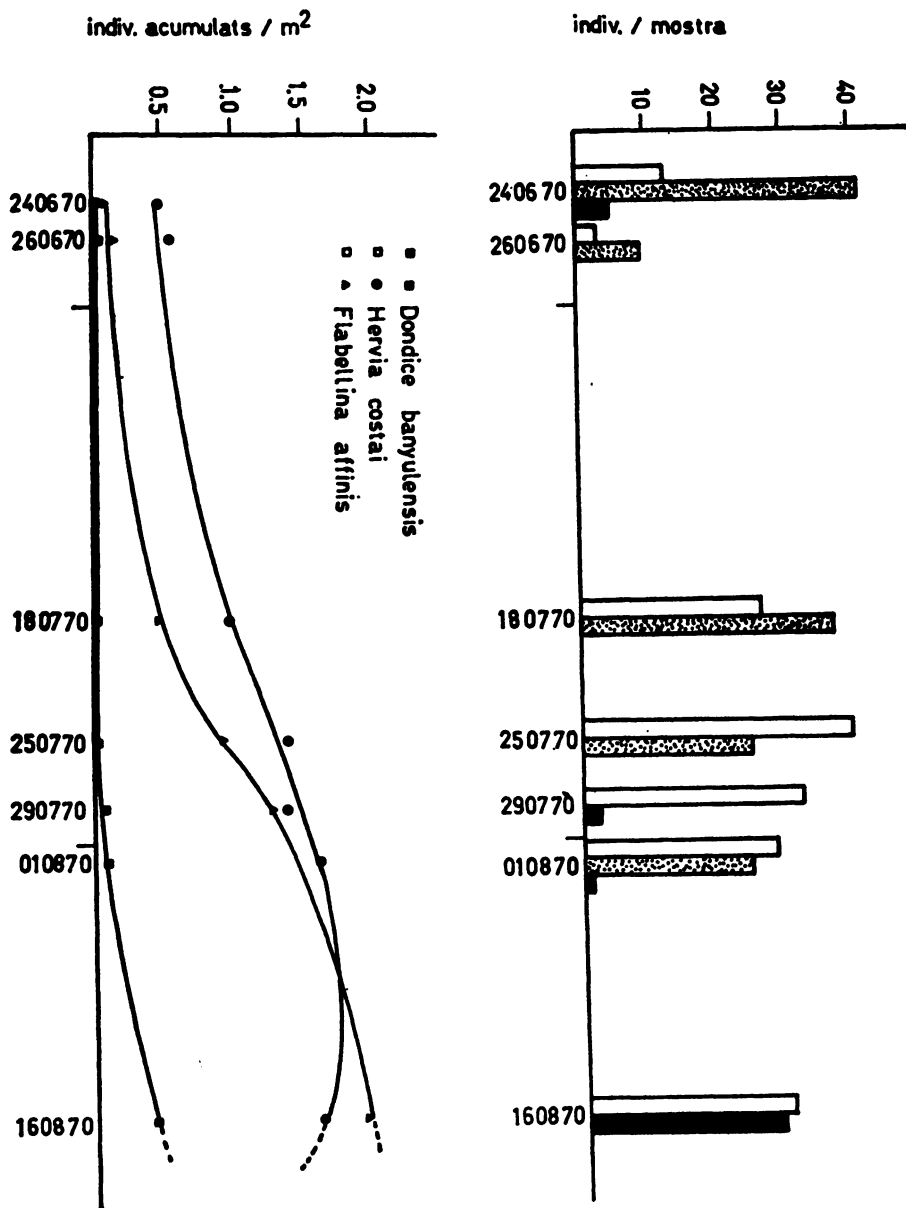


FIG. 1. — Evolució en el temps de la població d'eolidacis de l'escullera del port de Blanes al llarg de l'estiu de 1970. A la dreta, nombre d'individus per mostra; a l'esquerra, nombre d'individus (acumulats) per m². (De Ros, 1971.)

tant nombrosa de *Flabellina affinis*, *Hervia costai* i *Dondice banyulensis*, que mengen un hidrari abundant a la zona interior, d'aigües càlides i poc il·luminades, *Eudendrium ramosum*. Bé que en un moment determinat no hi ha més nudibranquis dels que aparentment la població d'hidraris pot suportar, en explotar tots la mateixa espècie sembla que haurien d'entrar en competència. Un estudi del nombre d'individus de les diferents espècies al llarg de l'estiu de 1970 donà els resultats que són indicats en la figura 1, de la qual podem treure algunes conclusions.

La població d'eolidacis considerada va augmentant lentament el seu potencial numèric, i arriba al màxim pel setembre-octubre, després del qual màxim la població desapareix quasi enterament, però el cicle de les diferents poblacions està desferrat, i els tres màxims no es donen simultàniament. Sembla haver-hi, doncs, una segregació en el temps, que permet la coexistència competitiva de les tres espècies tot evitant la simultaneïtat dels màxims demogràfics de llurs respectives poblacions.

Deuen existir uns certs mecanismes d'evitació de la competència intraspecífica en espècies les larves de les quals no són pelàgiques, sinó que es desenvolupen dins l'ou i eclosionen com a juvenils preparats per a alimentar-se sobre el mateix substrat. *Glossodoris gracilis* i *G. tricolor* tenen ous que originen juvenils directament, mentre que *G. messinensis*, *G. bilineata*, *G. luteopunctata* i *G. valenciennesi* tenen velígers lliures, que es dispersen ^{8, 14}. En tots els casos hi ha mecanismes reguladors del nombre d'individus; deixant a part el nombre d'ous que es malmeten o són predats (si ho són), en les espècies amb larves pelàgiques és clar que els corrents i la instal·lació sobre substrats inadequats són els reguladors més eficaços, mentre que en les espècies amb larves bentòniques la regulació dels nombres deu ésser posterior i fruit de la pressió de competència. Les poblacions juvenils de *G. tricolor* que jo he trobat són sempre compostes d'un nombre bastant elevat d'exemplars; aquests animals són de moviments lents, que no afavoreixen certament la dispersió, i conviuen atapeïdament sobre la mateixa esponja. Aparentment, doncs, hi deu haver algun sistema d'evitació o de disminució de la competència que, per ara, desconeixem, bé que podria tractar-se de l'eclosió escalonada dels ous, la qual cosa fa que en cada moment només una petita part dels juvenils estigui explotant el mateix recurs alimentari, que varia al llarg del desenvolupament fins arribar al de l'adult. De fet, en un mateix agrupament de *G. tricolor* solen haver-hi juvenils de mida diferent i, per tant, d'edat diferent.

No és estrany que coincideixin les èpoques de posta i d'eclosió de les espècies depredadores amb les de proliferació de llur aliment habitual; l'eclosió dels ous que donen lloc a velígers nedadors és naturalment sincronitzada amb la presència en aquell determinat moment de

quantitat suficient d'aliment (plàncton) per a les larves, i el màxim de la població de l'adult ho és amb el màxim de la població de llur aliment. Els cicles biològics són sincronitzats en eolidacis i hidraris, per exemple.

Hom pot pensar en una primera diferenciació produïda per l'exploració per part d'una mateixa espècie de recursos alimentaris de qualitat diferent: els primers eolidacis d'una població estival (els de primavera-començament d'estiu) brostegen hidraris no totalment desenvolupats o «juvenils», mentre que els «darrers vinguts» (els de final d'estiu-tardor) s'alimenten de pòlips ben desenvolupats o senils.

Si l'aliment no segueix cap cicle anual, les larves poden sorgir teòricament en qualsevol moment de l'any, sense estar lligades al factor nutricional. En l'associació doridaci-esponja, per exemple, on tal cosa pot tenir lloc, els juvenils que neixen en èpoques diferents es troben sota l'efecte de diferents condicions ambientals, i això pot ésser la causa d'un altre tipus de diferenciació incipient. Si hom suposa que el període de temps que transcorre entre l'eclosió dels primers ous i dels darrers d'una mateixa posta (eclosió escalonada) és suficientment llarg perquè certs factors ambientals afectin diferentment els primers i els darrers nascuts, tot el que ha estat dit de segregació en el temps pot ésser aplicat a aquesta població única, i la diferenciació pot no ésser cíclica i ocórrer dins la mateixa població uniparental, completament simpàtrica.

El fet que diferents espècies d'un mateix gènere de nudibrànquies s'alimentin de diferents espècies d'hidraris, o bé de la mateixa, limitant-se però cada espècie a un tipus de pòlip diferent, és, al meu entendre, no sols un exemple d'elevada segregació alimentària, sinó d'especiació simpàtrica, si admetem com a origen d'aquesta la divergència de caràcters en una població original de la mateixa espècie. Quelcom semblant pot inferir-se quan dues espècies veïnes exploten espècies diferents d'un mateix gènere d'hidraris, si admetem que el paràmetre «alimentació» que correspon al nínxol ecològic es troba a nivell de gènere, i no d'espècie. La diversificació en el temps que hem apuntat com a possible en individus d'una mateixa població (eolidacis) o d'una mateixa posta (dolidacis), pot ésser considerada, almenys primàriament, una font de segregació de caràcters que, portada a l'extrem, pot ésser la causa d'una posterior especiació simpàtrica.

El darrer cas que vull exposar fa referència a la coloració i a les mostres de colors d'aquests interessants molluscs. De primer antuvi hom podria pensar que la coloració bigarrada i contrastant es manté en aquests animallets perquè: a) és un caràcter conservatiu com la possessió de rindòfors o de cnidosacs, o bé un caràcter distintiu de família o de gènere, com el tipus de ràdula o la forma de les brànquies; b) és un caràcter

adaptatiu, fruit de pressions de selecció molt variades. La possibilitat *a*) no sembla certa, perquè hi ha coloracions molt diferents dins el mateix gènere i sovint de la mateixa espècie; la possibilitat *b*) és més versemblant, puix que en la major part dels casos es tracta d'una coloració advertidora.

«Els animals ben defensats per llurs pròpies armes evolucionen en el sentit de fer-se aparents, amb coloracions vistoses i moviments menys ràpids. Els seus depredadors habituals aprenen aviat a deixar-los en pau, i llur coloració característica fa que aquests assaigs causin menys víctimes que si haguessin d'atacar-los repetidament»²⁴. La coloració advertidora, semàtica o aposemàtica³, és un arma adequadíssima per a aquests animalets, que ja hem vist que estan tan ben defensats (espícules, cnidosacs, secrecions àcides i repel·lents, mal gust, etc.; vegeu THOMPSON⁴⁶), i és eficaç, puix que no hi ha depredadors confirmats de quasi cap espècie de nudibranqui.

Si una coloració resulta que afavoreix l'eficàcia d'una espècie, la selecció tendeix a conservar-la; si aquesta espècie es disgrega en espècies filles, de biologia divergent, la selecció tendeix a diversificar cada coloració, adaptant-la a l'ambient o a les exigències ecològiques particulars de cada espècie, o dels diferents morfs de la mateixa espècie. Si una coloració semàtica és particularment eficaç, com la de les vespes, hom comprèn que existeixi una certa pressió de selecció que aboca a l'adopció comuna de la mateixa mostra de color o de la mateixa coloració. Es formen així els anomenats cercles aposemàtics o sinaposemàtics, constituïts per espècies veïnes o no, que comparteixen un mateix motiu de color o de dibuix. Sovint es parla també de cercles mimètics, fent referència al mimetisme de Müller (diferents espècies ben defensades que comparteixen un mateix motiu semàtic) o al de Bates (conjunt d'espècies format per les defensades, amb coloració semàtica, i les indefenses, que les imiten)⁴⁶. Tant si es tracta d'un mimetisme com de l'altre (puix que el caràcter repulsiu o no agradable d'algunes espècies no està comprovat), en els glossodorídids de la Mediterrània, entre d'altres grups de nudibranquis, sembla haver-hi cercles sinaposemàtics ben establerts.

En el quadre número 2 he agrupat les espècies de *Glossodoris* que semblen compartir un mateix motiu de coloració aposemàtica. El resultat prova, al meu entendre, l'existència de diferents grups molt clars, que poden constituir cercles mimètics, en especial el grup I. Les diferents espècies d'un mateix grup han estat reunides en sentit horitzontal, i alguns grups (IV i V) han estat ampliat amb la incorporació d'altres espècies de doriadacis, afins (*Cadlina laevis*) o no, que s'assemblen pel motiu de color o la coloració general. El grup V pot ésser ampliat fins a incloure colidacis (un dels quals és representat), cap als quals convergeix evidentment *Dia-*

phorodoris papillata ³², i així intervindrien diverses espècies de protecció provada (nematocists). Els cinc grups poden ésser caracteritzats de la manera següent:

I) Coloració de fons blava amb vora del mantell i línies longitudinals blanques, grogues i groc taronja.

II) Coloració de fons roja amb taques o punts contrastants, sobretot grocs, i III), coloració de fons rosada amb taques, línies trencades o punts grocs.

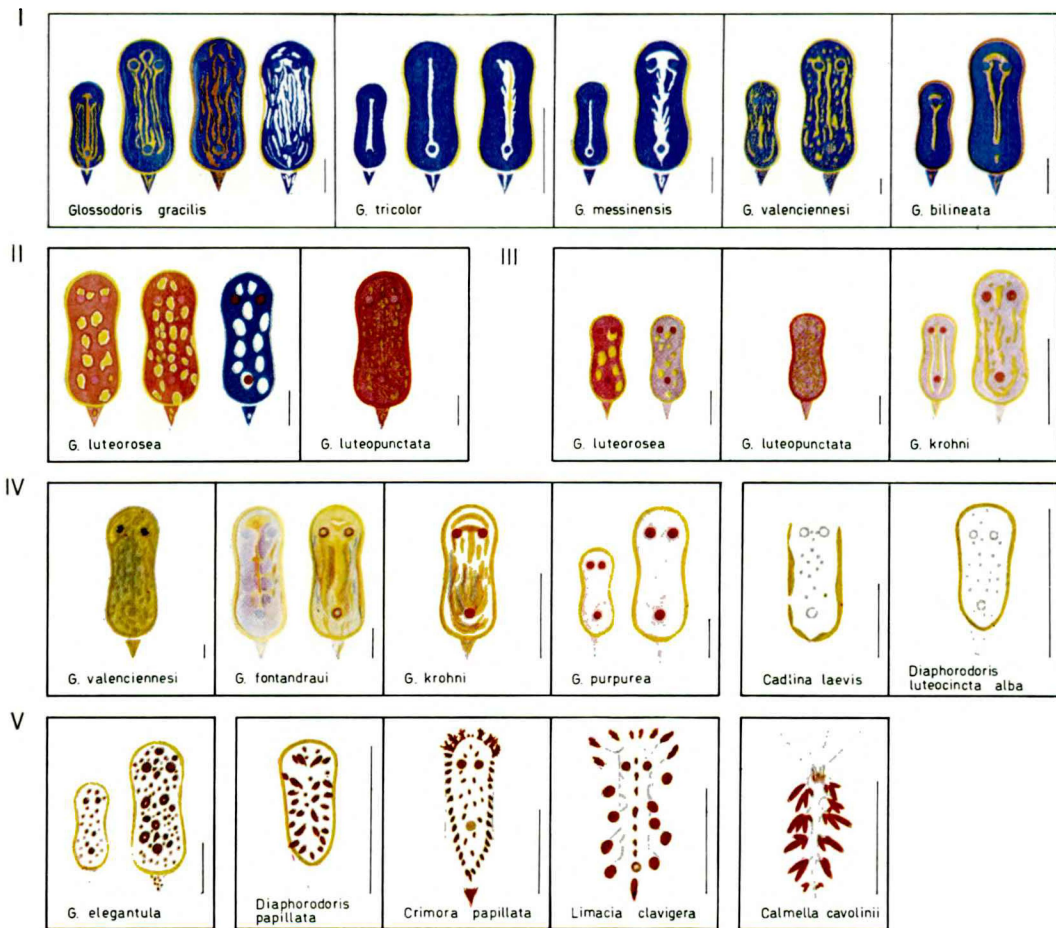
IV) Coloració de fons blanca, o blava o rosada molt pàlida, amb taques i ratlles grogues.

V) Coloració de fons blanca amb taques o papil·les contrastants roges; de vegades, vora del mantell groga.

Naturalment, aquests pretesos cercles aposemàtics deixen d'ésser-ho si les espècies que els formen no coexisteixen, si més no, en un biòtop determinat. A les nostres costes són freqüents les agrupacions de *G. tricolor*, *G. messinensis* i *G. gracilis*, *G. valenciennesi* (groc) i *G. fontandraui*, i al Cantàbric *G. valenciennesi* (blau) i *G. gracilis*, *G. luteorosea* i *G. krohni*; a Canàries *G. valenciennesi* (groc) coexisteix amb *G. punctilucens*, també groc i no representat aquí, i a l'Atlàntic marroquí hom troba *G. luteopunctata* i *G. krohni* ⁸; totes les espècies de les nostres costes, de fet, coexisteixen al corallígen (al Cap de Begur, per exemple), on també hom troba els altres doridacis dibuixats al quadre 2. Per a una exposició més extensa, vegeu Ros ^{37 bis}.

Aquestes agrupacions, que fan referència només a les espècies mediterrànies, serien més nombroses i amb més representants si hom tingués en compte les de les mars càlides, on hi ha un nombre veritablement elevat de glossodorídids (cromodorídids) «blaus», per exemple. Una crítica que pot ésser feta d'antuvi a aquesta agrupació és que potser els depredadors no veuen la coloració esclatant d'aquests animallets, sigui perquè no arriba als fons on viuen tota la llum necessària, sigui perquè els depredadors no tenen els sistemes visuals prou desenvolupats. A la primera objecció hom pot respondre que potser els depredadors potencials no responen als colors, sinó a les mostres o combinacions de contrast, que són conservades en condicions de llum difusa o filtrada com és la del fons. Quant a la segona, hom no en coneix els depredadors i no pot per tant respondre-hi, però molts peixos i crustacis superiors distingeixen colors diferents i demostren preferències per determinades mostres de color en llur aliment o en llur parella sexual.

Els motius que es repeteixen en les diferents espècies d'un cercle aposemàtic són tan semblants, que diferents autors n'han resultat enganyats, i els nudibrànquis no són una excepció. Així, durant molt de temps han estat confosos els juvenils de *Glossodoris gracilis* amb els de *G. tricolor*



QUADRE 2. — Possibles cercles sinaposemàtics formats per diferents espècies del gènere *Glossodoris* de les nostres costes i per *Cadlina laevis*, *Diaphorodoris luteocincta* var. *alba*, *D. papillata*, *Crimora papillata* i *Limacia clavigera*. Per a cada espècie han estat esquematitzats el juvenil i l'adult; quan hi ha dos o més adults, llurs models de coloració respectius representen les variacions intraspecífiques extremes, essent la coloració més comuna la de l'esquerra. Brànquies i rinòfors són indicats amb cercles; el traç a la dreta dels esquemes representa 1 cm i es refereix a les dimensions de l'adult. Original de B. Torres

i *G. messinensis*, i els adults d'aquestes dues espècies entre ells¹⁴. *G. elegantula* ha estat considerat fins fa molt poc com a sinònim de *Diaphorodoris papillata*, fins que SORDI¹¹ demostrà llur identitat. Els errors comesos en aquest aspecte poden ésser comparats només amb els que provenen de la descripció de preteses noves espècies que, de fet, no són sinó formes diferents d'una mateixa espècie (polimorfa?), o bé els juvenils. En el quadre 2 hi ha reproduïdes les mostres de color corresponents al juvenil i a l'adult; quan hi ha dos o més adults sota el mateix encapçalament es tracta de diferències intraspecífiques extremes que cauen dins la variabilitat pròpia de cada espècie.

Si hom accepta el punt de vista de molts especialistes, segons el qual els mimetismes, i especialment els cercles mimètics, tenen un origen simpàtric o bé es donen en espècies actualment simpàtriques, puix que, si no, llur efectivitat és nul·la, aquest és un altre argument que afavoreix la possibilitat d'especiació simpàtrica, sobretot tenint en compte la resta de dades que hom té per als grups considerats.

CONCLUSIONS

Els casos concrets que han estat exposats aporten nous interrogants al dilema de l'especiació simpàtrica, o bé, si ens és permès d'especular, deixen obert el camí a conclusions evolutives que tot just hem esbossat. Resumint tot el que ha estat dit, sembla cert que determinats grups de nudibrànquis compleixen el requeriment que MAYR admet com a única possibilitat per a l'especiació simpàtrica; i no solament això, sinó que plantegen situacions versemblantment originades per un procés evolutiu d'aquest tipus i que són difícils d'explicar si hom accepta l'existència de barreres geogràfiques com a única responsable de l'evolució.

AGRAÏMENT

Bona part de les idees exposades aquí han estat suggerides pel doctor R. Margalef, a qui haig d'agrair també la lectura crítica de l'original. La senyoreta Berta Torres és autora dels esquemes del quadre núm. 2; vagi també per a ella el meu agraïment, que faig extensiu a la SOCIETAT CATALANA DE BIOLOGIA per oferir-me l'ocasió de llegir aquest treball.

BIBLIOGRAFIA

1. AYALA, F. J. — *Competition, Coexistence and Evolution*, «Essays in Evolution and Genetics in Honor of Theodosius Dobzhansky», M. K. Hecht & W. C. Steere Eds. North-Holland (Amsterdam 1970).
2. BIRCH, L. C. — *The meanings of competition*, «Amer. Natural.», 91, 5-18 (1957).
3. COTT, H. B. — *Adaptive coloration in animals*, Methuen (Londres 1966).
4. EDMUNDS, M. — *Protective mechanisms in the Eolidacea (Mollusca, Nudibranchia)*, «J. Linn. Soc. (Zool.)», 47, 25-71 (1966).
5. FOURNIER, A. — *Anatomie, histologie et histochimie du tube digestif de Peltodoris atromaculata Bergh, 1880*, «Vic Milieu», 20 (1-A), 73-93 (1969).
6. FRETTER, V. i GRAHAM, A. — *The origin of species in littoral Prosobranchs*, «Speciation in the Sea», J. P. Harding & N. Tebble Eds. The Systematics Ass., 5 (Londres 1963).
7. GANTÉS, H. — *Glossodoris luteopunctata, une nouvelle espèce de mollusque nudibranche*, «Soc. Sci. Nat. Phys. Maroc», 7, 133-135 (1962).
8. — *Recherches sur quelques larves de Glossodorididae (Mollusques Opisthobranches)*, «Soc. Sci. Nat. Phys. Maroc», 42 (4), 267-277 (1963).
9. GAUSE, G. F. — *The struggle for existence*, Williams & Wilkins (Baltimore, 1934).
10. GRAHAM, A. i FRETTER, V. — *The life history of Patina pellucida (L.)*, «J. Mar. biol. Ass. U. K.», 25, 590-601 (1949).
11. HAEFELFINGER, H. R. — *Remarques sur le développement du dessin de quelques Glossodoridiens (Mollusques Opisthobranches)*, «Rev. suisse Zool.», 66, 309-315 (1959).
12. — *Catalogue des Opisthobranches de la Rade de Villefranche-sur-Mer et ses environs (Alpes Maritimes)*, «Rev. suisse Zool.», 67, 323-351 (1960).
13. — *Beiträge zur Kenntnis von Peltodoris atromaculata Bergh, 1880 (Mollusca, Opisthobranchiata)*, «Rev. suisse Zool.», 68, 331-343 (1961).
14. — *Contribution à la systématique des Glossodoridiens méditerranéens (Gastropoda, Opisthobranchia)*, «Rev. suisse Zool.», 76, 703-710 (1969).
15. HARRIS, L. G. — *Nudibranch associations as Symbioses*. Dins «Aspects of the Biology of Symbiosis», T. C. Cheng Ed. Univ. Park Press (Baltimore 1971).
16. HUTCHINSON, G. E. — *Concluding Remarks*, «Sympos. Quant. Biol.», 22, 415-427 (1957).
17. — *The Ecological Theater and the Evolutionary Play*, Yale Univ. Press (New Haven 1965).
18. KEPNER, W. A. — *The manipulation of the nematocysts of Pennaria tiarella by Aeolis pilata*, «J. Morphol.», 73, 297-311 (1943).
19. KOHN, A. J. — *The ecology of Conus in Hawaii*, «Ecol. Monogr.», 29, 47-90 (1959).
20. — *Food specialization of Conus in Hawaii and California*, «Ecology», 47, 1041-1043 (1966).
21. — *Environmental complexity and species diversity in the gastropod genus Conus on Indo-West Pacific reef platforms*, «Amer. Natural.», 101, 251-259 (1967).
22. — *Microhabitats, abundance and food of Conus on atoll reefs in the Maldives and Chagos Islands*, «Ecology», 49, 1046-1062 (1968).
23. LEVINS, R. — *Toward an evolutionary theory of the niche*, «Evolution and Environment», E. T. Drake Ed., Yale Univ. Press (New Haven 1968).
24. MARGALEF, R. — *Comunidades Naturales*, «Inst. Biol. Mar. Univ. Puerto Rico» (Mayagüez 1962).
25. MAYR, E. — *Systematics and the origin of species*, «Columbia Univ. Press» (Nova York 1942).

26. — *Animal Species and Evolution*, «Harvard Univ. Press.» (Cambridge 1963).
27. — *Especies animales y evolución*, «Ed. Univ. Chile» i «Ed. Ariel» (Barcelona 1968).
28. MILLER, M. C. — *Distribution and food of the Nudibranchiate Mollusca of the South of the Isle of Man.*, «J. Anim. Ecol.», 30, 95-116 (1961).
29. MOORE, J. A. — *Competition between Drosophila melanogaster and Drosophila simulans. II. The improvement of competitive ability through selection*, «Proc. Nat. Acad. Sci.» (USA), 38, 813-817 (1952).
30. MORTON, J. — *The molluscan pattern: evolutionary trends in a modern classification*, «Proc. Linn. Soc. London», 174 (1), 53-72 (1962).
31. MORTON, J. C. — *Molluscs*, «Harper & Brothers» (Nova York 1960).
32. PORTMANN, A. i SANDMEIER, E. — *Zur Kenntnis von Diaphorodoris (Gastr. Nudibranchiata) und ihrer mediterranen Formen*, «Verh. Nat. Ges. Basel», 71, 174-183 (1960).
33. PRUVOT-FOL, A. — *Etude des Nudibranches de la Méditerranée*, «Arch. Zool. exp. gén.», 88 (1), 1-79 (1951).
34. — *Etude de quelques Opisthobranches de la côte atlantique du Maroc et du Sénégal*, «Trav. Inst. Sci. Chérifien», 5, 1-105 (1953).
35. — *Mollusques Opisthobranches*, «Faune de France», 58, Paul Lechevalier (Paris 1954).
36. PURCHON, R. D. — *The Biology of the Mollusca*, «Pergamon Press» (Oxford 1968).
37. ROS, J.-D. — *Contribución al conocimiento de los Gasterópodos Opisthobranquios de las costas catalanas*. Memòria (Beca de Estudios en España, Fundación Juan March). (Barcelona. Inèdit. 1971).
- 37 bis. ROS, J. D. — *Opisthobranquios (Gastropoda: Euthyneura) del litoral ibérico. Estudio faunístico y ecológico*. Tesi. Universitat de Barcelona. 1973.
38. SCHMEKEL, L. — *Ascoglossa, Notaspidea und Nudibranchia im Litoral des Golfes von Neapel*, «Rev. suisse Zool.», 75, 103-155 (1968).
39. SÉGUY, E. — *Code Universel des Couleurs*, Paul Lechevalier (Paris, 1936).
40. SLOBODKIN, L. B. — *Growth and Regulation of Animal Populations*, «Holt», Rinehart & Winston (Nova York 1961).
41. SORDI, M. — *Nuovo ritrovamento di Glossodoris elegantula (PHILIPPI, 1844) (Doris) (Gastropoda, Nudibranchiata)*, «Atti Un. Malacol. Italiana», 1 (1), 20-29 (1970).
42. STAIGER, H. — *Genetical and morphological variation in Purpura lapillus with respect to local and regional differentiation of population groups*, «Année biol.», 33, 251-258 (1957).
43. SWENNEN, C. — *Data on distribution, reproduction and ecology of the nudibranchiate molluscs occurring in the Netherlands*, «Netherlands J. Sea Res.», 1 (1-2), 191-240 (1961).
44. TEST, A. R. — *Ecology of California Acmaea*, «Ecology», 26, 395-405 (1945).
45. THODAY, J. M. — *Components of fitness*, «S. E. B. Symp.», 7, 96-113 (1953).
46. THOMPSON, T. E. — *Defensive adaptations in Opisthobranchs*, «J. Mar. biol. Ass. U. K.», 39, 123-134 (1960).
47. VICENTE, N. — *Contribution à l'étude des Gastéropodes Opisthobranches du Golfe de Marseille*, «Rec. Trav. St. Mar. End.», 42 (58), 133-178 (1967).
48. WICKLER, W. — *El mimetismo en las plantas y en los animales*, «Guadarrama» (Madrid 1968).

DISCUSSIÓ

VALLMITJANA

Comenta l'ultraestructura cel·lular a propòsit de l'evolució en els mol·luscs.

Per les relacions possibles amb el tema a desenvolupar hom suggereix unes consideracions de tipus morfològic. Els espermatozoides presenten una organització aparentment simple i força homogènia en totes les espècies; no obstant això, en alguns grups són més complexos i amb característiques o modificacions especials: això sol succeir en grups molt evolucionats.

Bé que és difícil d'aplicar conclusions exactes i definitives en la morfologia i en l'estructura (i encara millor, ultraestructura) dels espermatozoides, això pot contribuir a fixar el nivell filogenètic d'un determinat grup taxonòmic (TUZET, etc.).

En el cas present, si no hem escoltat o interpretat erròniament certs punts de l'exposició, les característiques citològiques que exposen, recolzen o coincideixen amb els principals punts del procés evolutiu que han estat mantinguts per als opistobranquis i altres.

Els senyals possibles d'evolució i ultraadaptació en els espermatozoides, són: aglomeració dels condriosomes en un nombre d'elements reduït (fins a una sola mitocondria o condriosfera); tendència del centríol a endinsar-se en el nucli; també, l'aparició de components especials (fibres, etc.) Potser derivats d'un segon centríol, o veritable flagel dins el nucli. També, l'emigració del corpuscle basal pot arribar a situar-se a la part anterior del cap, al mateix nivell de l'acrosoma o fins i tot anterior a aquest. Pèrdua del flagel. Formacions especials en l'organització flagellar.

Resumint, els espermatozoides poden contribuir amb la seva morfologia a una determinada posició i al desenvolupament filogenètic d'un grup, generalment en concordança amb altres criteris.

ROS

Poden ajudar molt les observacions al microscopi electrònic, i el camí que el doctor VALLMITJANA assenyalava ha estat encetat recentment per BEEMAN, HOLMAN, THOMPSON i altres autors. Una altra possibilitat de la microgra-

fia electrònica és, al meu entendre, l'estudi de les espícules que molts opistobranquis nus presenten al mantell; un tal estudi podria aclarir definitivament si aquestes formacions són reminiscències de la conquilla ancestral (amb valor, doncs, filogenètic i evolutiu), o són mers acúmulos o increts procedents de l'aliment (sobretot, esponges). L'estudi pels mateixos procediments de ràdules i altres formacions dures relacionades amb l'alimentació, bé que interessant en altres aspectes, entre els quals hi ha la filogènia de grans grups, creiem que pot aportar molt poc a l'esbrinament dels processos de microevolució de què principalment hem parlat, puix que aquestes estructures anatòmiques es troben molt adaptades a la textura particular del substrat del qual s'alimenta l'animal, i es donen molt sovint processos de convergència que condueixen a analogies desconcertants (Risso-Domínguez, C. J., «Ann. Mus. Civ. Storia Nat. Genova», 73, 141-171 (1962)).

GADEA

L'estudi presentat en aquesta ponència sembla que es refereixi més a la selecció natural que no pas a l'evolució *sensu stricto*, entesa no en el sentit històric, ans en el sentit causal i fenomenològic.

ROS

L'evolució *sensu stricto* no pot prescindir de la selecció, natural o induïda artificialment. De fet, només els lamarckistes *sensu lato* han oblidat o ignorat d'antuvi el paper de la selecció natural en l'evolució dels éssers vivents, paper reconegut des de Darwin fins a l'actual teoria sintètica. Potser la seva objecció apunta cap a la manera com ha estat exposat el tema, és a dir, d'una forma més aviat ecològica, en lloc de fer-ho seguint un camí «ortodox». Estic d'acord amb el doctor GADEA si vol dir que aquest no és un tema per a ésser exposat basant-se exclusivament en dades ecològiques, però són aquestes les que teníem a mà, i qualsevol aportació que pugui contribuir al coneixement de la història d'un tàxon ha de tenir cabuda dins una teoria evolutiva general.

LA PALEONTOLOGIA EN L'EVOLUCIÓ

per MIQUEL CRUSAFONT i PAIRÓ

Hom diria que, d'uns anys ençà, un gran nombre de biòlegs, sobretot d'aquells que practiquen la genètica i la mal anomenada bioquímica submolecular, s'empenyen progressivament a ignorar aquesta altra branca de les ciències naturals que és la paleontologia, un aspecte de la qual és anomenat, precisament, paleobiologia. Prenent com a base la institució que ha organitzat aquesta taula rodona, s'escau de presentar una altíssima excepció: la del meu estimat amic i col·lega el professor GADEA, el qual parla, amb sorna, d'una «biologia *in vitro*», la qual sembla ignorar també que el medi típic dels éssers vivents és la natura.

Aquesta actitud s'aparella amb aquella altra, no menys estranya, d'anar bandejant també progressivament la paleontologia i consegüentment la paleobiologia dels plans d'estudi de les ciències biològiques, on aquella disciplina resta marginada com una assignatura electiva i, encara més, arraconada dins una de les tres branques fonamentals del nou pla aprovat no fa gaire: la branca zoològica; mentre que, paradoxalment, és exclosa, fins i tot com a electiva, de la branca de la biologia general. El que presenta aquesta ponència creu amb tota la humilitat possible que aquest fer és anar contracorrent de la via futura del coneixement. Agraeixo profundament al professor GADEA que, en un article molt interessant, aparegut darrerament en els Treballs d'aquesta Societat, considerés que la paleontologia constituïa un dels tres pilars o «columnes mestres», com ell diu, de la filogènia i crec que diria igualment de l'evolució, per més que aquesta darrera sigui una manera d'interpretar la primera.

L'actitud d'aquells biòlegs que he citat al començament i entre els quals es troben també estimadíssim col·legues meus, em resulta, honradament, incompreensible. El que dic ara davant aquest cenacle constituït essencialment per biòlegs —entre els quals em compto amb orgull, puix que el meu títol universitari és el de doctor en Ciències Naturals, d'abans de la distinció entre les dues seccions de Geologia i de Biologia— no és

el fruit d'una passió arrauxada a favor de la meva ciència; al contrari, hi he reflexionat profundament i em sembla que sospeso correctament els motius d'aquella conducta que he qualificat d'estranya.

És, en efecte, estrany que la paleontologia no sigui una base *indispensable* a tot coneixement biològic i sobretot a tot coneixement evolutiu orgànic, el qual neix del caràcter d'historicitat de la vida. Si és ben cert, tal com ho demostrà genialment CUVIER, que la paleontologia no seria intel·ligible sense el coneixement profund dels éssers vivents actuals, el contrari també ho és. I si ho mirem a fons, potser encara més. Podríem donar milers d'exemples del que diem. Però ens acontentarem tot recordant que, gràcies a la paleontologia, l'evolució, des dels grans mestres, pogué ésser demostrada, i avui no trobem cap altra explicació plausible de la successió de les espècies i de tots els tàxons de l'arbre genealògic de la vida, que aquesta transformació gradual a través dels tres mil crons (o milions d'anys) de la seva existència. ¿Qui hauria gosat afirmar, ara fa uns anys, que la llamprea i la mixina no eren parents pròxims? La paleontologia ha demostrat, gràcies als treballs d'un gran paleontòleg com STENSIÖ, que els agnats actuals eren difilètics i que corresponien a dues branques d'un origen comú molt remot que remunta al silurià o sigui a 450 milions d'anys de l'actualitat: cefalaspídomorfs i teraspídomorfs, respectivament. La transformació dels rèptils teròpsids amb crani típicament sinàpsid, en mamífers, ha estat provada a l'extrem dels més fins detalls de l'organització d'aquestes dues classes, que ja no tenen ni tan solament un diagnòstic diferencial. L'origen reptilià de les aus ha pogut ésser deduït de l'estudi de l'*Archaeopteryx*, àdhuc en els caràcters revelats per l'estudi del motlle endocranià. Dels setze que han pogut ésser detectats, dotze són reptilians encara, i només quatre són ja aviaris. Ningú no dubta avui que els primers amfibis, els estegocèfals ictiostegàlids, derivin dels pisciformes crossopterigis rífidístids porolepiformes...

Potser aquests exemples o solament per aquests exemples no conveniria els qui es mostren hostils o bé indiferents a la importància de la paleontologia. Però no es tracta d'especificar aquí una llista exhaustiva d'exemples, ni crec que calgui convèncer del que representa la paleontologia en els estudis de neobiologia. Quan hom fa filogènia i intenta de presentar les relacions entre animals o vegetals veïns, moltes vegades utilitza un mètode diguem-ne horitzontal amb tota la immensa gamma de perills que això comporta. Quan aquesta filogènia pot ésser establerta d'una manera vertical, en el sentit històric, esdevé molt menys conjectural i veiem més clar l'establiment progressiu de les estructures a través del temps. Això sembla incontrovertible. És d'aquesta manera com hem vist que, a través dels més primitius rèptils, els cotilosauris, s'establí un difiletisme d'acord amb l'estructura canviant de l'orella mitjana; mentre

en el grup dels amniotes més inferiors de la línia sauròpsida es manté la columela fins a les aus que se'n deriven, per la banda dels teròpsids (que nosaltres hem proposat d'anomenar ambulàtils, neologisme creat en oposició semàntica a rèptils estrictes) s'enriqueix progressivament la cadeneta d'ossets de l'orella mitjana a base de l'emigració d'alguns ossos cranians i mandibulars i paral·lelament l'articulació entre la mandíbula i el crani es fa entre el dentari i l'escamós, mentre que en els primers s'estableix entre l'articular i el quadrat.

Hauríem encara de considerar els progressos que ha fet la paleontologia de la mà de noves tècniques. Així, amb les microanàlisis de cromatografia hom ha arribat a detectar, en fòssils de molts milions d'anys enrera, substàncies orgàniques que encara conserven i que ens ajuden a establir les relacions filètiques mitjançant homologies que sustenta la paleoquímica. També, per diversos càlculs biomètrics aplicats als fòssils, ha pogut ésser fundada una branca d'aquesta ciència que s'anomena paleogenètica. No és poca cosa que hom pugui caracteritzar mutacions passades i de les quals l'home de ciència no ha pogut ésser-ne testimoni, com és ara l'aparició d'un gen nou (taló curt) en els *Meles* del quaternari d'Escandinàvia, o l'eliminació de determinats individus d'ós de les cavernes que havien desenvolupat un caràcter en els molars superiors que provocava una mala oclusió. També, per càlculs matemàtics aplicats a la paleontologia, ha estat possible de determinar, mitjançant fórmules especials, l'amplitud de variació d'algun caràcter sobre mil individus amb el càlcul d'error corresponent, malgrat de disposar d'un nombre relativament reduït d'exemplars. Encara, les fórmules de semblança faunística han permès de comparar, des del punt de vista sociològic, dues poblacions fòssils sincròniques i un xic allunyades en l'espai i, en fer una estadística per individus de cada població, la semblança que existeix entre elles dues des del punt de vista ecològic. Gràcies també a l'estudi d'uns mòduls determinats, hom ha pogut demostrar que tots els carnívors existents en la història geològica o evolutiva deriven d'un mateix tipus plenipotent —tal com ja ho enuncitava empíricament HUXLEY— que per lisi ha provocat la diferenciació de les diverses famílies. Demostrada matemàticament l'evolució en paleontologia, encara que només fos en un sol grup, de cop s'establí un criteri perfectament objectiu del fet mateix de l'evolució total orgànica.

Tot aquest corpus de dades, tal com l'acabem d'enumerar, és suficient per a adonar-se de la importància que la paleontologia té en els estudis biològics i de com és indispensable el seu coneixement en l'ensenyament universitari. Tot el que sigui estudiar els éssers vivents actuals sense aprofundir en els fonaments de la vida, és com contemplar una casa per la teulada, la qual cosa no ens donarà pas la idea de l'edifici sencer. La vida ha estat una marea ascendent de les estructures i poc podríem tractar amb solidesa

d'aquestes estructures sense saber de quina manera s'han anat instal·lant en els diversos grups.

Per totes aquestes raons exposades fins aquí, considero un fet estrany que hom pretengui d'explicar l'evolució orgànica amb la sola ajuda de la genètica, encara que no ho sigui solament amb la clàssica sinó amb la de poblacions fonamentada en mètodes estadístics. Sempre he sostingut que això era contemplar una sola cara de la moneda. I hem de reconèixer que aquesta és la tendència actual. Vagi per endavant que estic d'acord, com a neodarwinista que sóc —o el que en diríem sinteticista en el sentit de la teoria sintètica de l'evolució fundada, entre altres, per SIMPSON, HALDANE i MAYR—, amb aquesta frase del meu dilecte amic i col·lega, professor Antoni PREVOSTI: «...els factors indeterminístics, mutació a l'atzar i deriva genètica, són la base perquè la selecció pugui explotar noves vies evolutives i ésser creadora.»

Des del punt de vista del geneticista no hi ha res a dir. Però cal afegir immediatament que l'enfocament genètic i el dels bioquímics de l'herència té una marcada tendència a voler elucidar els mecanismes interns de l'evolució, és a dir, més llur «com» que no pas llur «què». La paleontologia es gira vers l'altra cara de la moneda, és a dir, ens parla del que realment ha restat després de l'actuació dels mecanismes, bé que cal considerar *tots* els mecanismes que, d'altra banda, queden ja enunciats per la mateixa genètica, la qual, en no tenir en compte moltes de les dades paleontològiques, oblida o deixa en l'oblit qüestions que nosaltres, els paleontòlegs, considerem fonamentals. I una primera pregunta que hom es posa a l'esperit és la següent: Cert que les mutacions es produeixen a l'atzar, són el que podríem dir-ne *random-mutations*; però ¿estem ja totalment segurs de tots els factors que provoquen les mutacions? I encara una altra: ¿podem objectivament i en l'estat actual dels nostres coneixements, eliminar del camp de les realitats planetàries o còsmiques la possible existència, tal com diu HÜRZELER, de mutacions de tendència o de *trend-mutations* que restarien invisibles en un teló de fons, esfumades en la durada i que podrien explicar l'acció de factors determinístics?

El fet mateix que el paleontòleg vegi sempre els organismes ben adaptats al medi, el fa resistir a no creure en una influència més o menys important d'aquest medi, no pas en el sentit lamarckià que està superat definitivament. De tota manera sabem d'agents externs que són capaços de provocar unes determinades mutacions. Les radiacions atòmiques produïdes per l'explosió de la bomba d'aquest nom, sabem que n'han provocades. Altres experiències existeixen en aquest sentit. ¿Podem, doncs, saber d'una manera certa i objectiva que no hi ha hagut factors que podem desconèixer i que siguin, almenys en part, la causa d'aquestes mutacions? Si això fos així, l'atzar d'aquestes mutacions restaria mediatitzat i existi-

rien causes explícites per a tals efectes. Per a nosaltres aquestes causes per ara resten implícites, i el paleontòleg no pot deixar de la mà la suposició, més o menys fundada, que això representa. Més endavant insistirem sobre aquest punt que, possiblement, seria motiu de controvèrsia per part dels geneticistes i dels bioquímics de l'herència.

En diverses ocasions he tractat d'ésser conciliador entre aquestes dues posicions. Com he dit abans, nosaltres ens considerem, pel que fa als mecanismes de l'evolució, com a sinteticistes o neodarwinians, bé que precisant el fet que el signant sigui, dins aquest domini, immanentista. Hi ha, doncs, una branca de la ciència biològica que es dedica a analitzar el «com» de l'evolució, és a dir, la interioritat des de la qual l'evolució és un fet des que es va «inventar» la reproducció. La paleontologia, per contra, en veu l'exteriorització, és a dir, veu l'evolució tal com la Natura «ens la restitueix», i empro una frase d'un eximi paleontòleg dels nostres temps, el professor J. P. LEHMAN, director de l'Institut de Paléontologie de París. Nosaltres veiem l'«espectacle» de l'evolució i cal saber mesurar bé la distància que hi ha entre l'interior i l'exterior i encara les significacions d'aquesta distància. La conciliació entre la manera de veure el fet de l'evolució en l'òptica d'un geneticista o d'un bioquímic de l'herència i en la d'un paleontòleg, l'he cercada fent una imatge extreta d'un aspecte determinat de la cultura humana. M'ha semblat que aquesta imatge serviria bé per a diferenciar l'actitud d'aquestes dues classes d'investigadors. Aquesta imatge l'he feta analitzant el que s'esdevé en la realització d'un film. Els primers veurien tot el que resulta previ a la realització total d'aquest film. Veurien precisament el que hom anomena la filmació: la presa de vista de les diverses escenes, els moviments de la càmera, àdhuc el *découpage*, l'eliminació de les preses inservibles per a l'objectiu que hom persegueix; veuria fins i tot el maquillatge dels actors, els diversos plans de més a prop o de més lluny, etc. En una paraula, seria espectador i analista del que vulgarment podríem anomenar la «cuina» del film o de la filmació. El paleontòleg veu ja el film projectat a la pantalla, un cop tot ha quedat muntat i construït definitivament. Podríem dir que aquest film és la pel·lícula de l'evolució. No voldria que aquesta comparació que acabo de fer fos considerada *naïve* en ares de la simplificació. En el fons, el primer grup d'investigadors és més analista i el segon més sinteticista (aquí no ens referim ara a la teoria sintètica de l'evolució, sinó que el mot vindria de síntesi).

Encara podríem establir una altra imatge equivalent a l'anterior que potser ajudaria a comprendre millor la comparació que hem fet abans i la conciliació que se'n deriva. El primer grup d'investigadors, en l'execució d'una pintura, es dedicarà, diguem, a analitzar els tipus de colors emprats, llur qualitat, la manera d'aplicar-los sobre la tela, si hom fa servir

una espàtula o uns pinzells, la mescla dels diversos tons, l'obtenció de tal matís o de tal altre, la propietat o la impropietat del marc; és a dir, tot el que fa referència a l'elaboració del quadre. El paleontòleg, per contra, veu la pintura enllestida i es dedica a analitzar-ne la significació d'acord amb la síntesi del conjunt, a estudiar les intencions del pintor, a verificar la validesa de la plasmació, etc. Amb aquesta idea m'he atrevit a crear dos neologismes: criptoevolució i fenoevolució, els quals troben el punt just en llur complementació. Aquestes dues imatges potser no són prou exactes, però no pretenen sinó establir la diferència d'òptica entre una recerca, la geneticista, i una altra, la paleontològica.

* * *

La cosa en ella mateixa em ve com l'anell al dit i és possible —bé que potser no probable— que els comentaris que segueixen puguin fer comprendre millor quina és la nostra posició. Tanmateix, no pretenc pas d'enganyar-vos. Tots sabeu que sóc un admirador de TEILHARD i, per tant, la meua reacció davant aquell fet al qual em referia en parlar de la seva oportunitat haurà d'ésser rodonament negativa. Consti, però, que no sóc el que hom en diu un teilhardianòfil. De tota manera, em declaro un terrible enemic de les fòbies. I per a mi és una fòbia antiteilhariana l'obra recent de Jacques MONOD titulada *Le hasard et la nécessité. Essai sur la philosophie naturelle de la biologie moderne*. Ja veurem que aquesta filosofia natural, en el cas de MONOD, és purament i simplement el nihilisme a l'estil de ROSTAND. Recordem aquella frase d'aquest darrer biòleg en parlar de l'home, i no pas de l'home singular sinó de l'home genèric: «Atom irrisori perdut en la immensitat dels Cosmos...». No cal dir que, per a mi, el nihilisme és fàcil i còmode, la qual cosa no prejutja que pugui ésser vàlid o no. Naturalment que jo personalment no hi combrego. Un assaig que es tituli «L'atzar i la necessitat» i que acabi amb aquestes frases ja indica immediatament la seva filiació filosòfica: «l'homme sait enfin qu'il est seul dans l'immensité indifférente de l'Univers d'où il a émergé par hasard. Non plus que son destin, son devoir n'est écrit nulle part. A lui de choisir entre le Royaume et les ténèbres». El fet d'escriure «el Reialme» en majúscules no ens enganya, però, gens ni mica.

He dit abans que aquesta obra (que em consta que ha promogut una extraordinària sotragada moral entre els lectors —siguin o no coneixedors profunds de la biologia—, sobretot pel fet d'ésser signada per un Premi Nobel) era l'expressió d'una fòbia contra TEILHARD. Més que pel contingut total de l'obra hom la pot jutjar així per la manera desdenyosa amb què despatxa, en la seva anàlisi de l'obra d'alguns filòsofs, l'ihustre jesuï-

ta compatriota seu, el qual (mort l'any 1955) no pot defensar-se. Tot basant-se en aquella dita que resa que la millor defensa és l'atac (i jo no comprenc que un científic de prestigi tingui necessitat de recrear-se en la humiliació i en el menyspreu), comença dient de TEILHARD, a l'obra del qual dedica una pàgina i mitja: «La philosophie biologique de TEILHARD DE CHARDIN ne mériterait pas qu'on s'y arrête, n'était le surprenant succès qu'elle a rencontré jusque dans les milieux scientifiques». Fixem-nos-hi bé: no valdria la pena (sic!) de deturar-s'hi, malgrat haver arrelat profundament en la mentalitat de molts homes de ciència, naturalistes, i d'haver promogut la publicació de més de dos mil llibres que parlen d'aquesta obra —en pro o en contra—. L'èxit sorprenent al qual es refereix MONOD, ha recaigut en científics de la categoria de PIVETEAU, de LEHMAN, de HÜRZELER, de Joël de ROSNAY, de LAVOCAT, del general IDATTE, per a no citar-ne sinó uns quants exemples, i en filòsofs i teòlegs seglars de la importància de HAAG, de Münster, i de SCHMITZ-MOORMANN, de Bochum. No vull, expressament, citar cap autor religiós perquè tot seguit diria MONOD que es tracta d'«animistes» i això per a ell és gairebé una ofensa a la Ciència. PIVETEAU, membre de l'Institut de França, per exemple, diu en el seu pròleg a l'obra científica de TEILHARD, recentment editada i recopilada: «Les pages qui vont suivre... montreront également que les généralisations philosophiques de TEILHARD reposent sur un sérieux fondement scientifique». Naturalment que aquesta és només una opinió, però en penso que altament qualificada pel nom mateix de l'autor.

Si seguim ara l'escoli que MONOD fa de l'obra de TEILHARD en uns mots mínims, veurem com diu que per a aquest darrer «il n'y a pas de matière inerte, et donc aucune distinction d'essence entre matière et vie». Nosaltres ara tenim el dret de preguntar-nos si MONOD coneix el principi de l'eminent matemàtic italià FANTAPPIÉ derivat de les equacions d'ona segons el qual, en efecte, matèria inerta i vida són la mateixa cosa, bé que obeint ambdues els dos únics models possibles: la matèria inerta enduta per una ona divergent, i la vida, per una ona convergent. En una de les dues solucions adoptades per la matèria, en la inerta, tota reunió de corpuscles tendeix a desintegrar-se, a homogeneïtzar-se, a ésser entròpica, mentre que en la vida els corpuscles tenen una tendència inevitable a reunir-se i aglutinar-se més i més, tot integrant-se i heterogeneïtzant-se, i a seguir un corrent negentròpic o ectròpic. MONOD tendeix a no considerar que l'evolució orgànica sigui la prolongació d'una evolució de les partícules elementals fins al primer ésser vivent, el que hom podria dir-ne eobiont. Aleshores, és que nega una evolució pre-biòtica? Alguns autors dedicats a l'estudi de la Química pre-vital parlen fins i tot d'una selecció natural durant les síntesis de les megamolècules i dels coacervats,

per a dir-ho amb el mateix mot d'OPARIN. Sembla evident que abans d'arribar a la síntesi vital hi hagi hagut tota una colla d'assaigs fins a trobar-ne la fórmula definitiva. I, en efecte, ¿no trobem entre els productes de la matèria inerta que els més negentròpics, després dels més primitius éssers vivents, són els silicats, que escolliren el silici, veí del carboni en la taula de MENDELEJEV?

Quan parla de la «nova definició de l'energia» que fa TEILHARD, diu que segons aquest autor aquesta energia estaria «en quelque sorte» distribuïda segons dos vectors, dels quals l'un correspondria a l'energia «ordinària» mentre que l'altre respondria a una «força d'ascendència evolutiva». MONOD, afanyem-nos a dir-ho, diu entre parèntesis que tot això *ho suposa*. La seva suposició no és pas exacta. TEILHARD parla de dues energies, l'una, «tangencial», reuniria, aplegaria els corpuscles, mentre que l'altra, «radial», els aglutinaria, els solidaritzaria tot fent que cadascun d'aquests corpuscles acomplís una determinada missió dins l'activitat general del conjunt.

Com en altres autors que es pronuncien negativament envers TEILHARD, MONOD parla d'una certa grandesa poètica (sense deixar endevinar si ell la hi veu o no) malgrat que «la logique de TEILHARD soit incertaine et son style laborieux». Hom ja veu que aquest qualificatiu de «poètic» tendeix, en aquest cas i en altres, a menysprear el contingut científic (talment, segons diu un autor, «com si la veritat estigués renyida amb la bellesa!»). També qualifica de poeta BERGSON i tots sabem que el gran geòleg TERMIER fou considerat un «geopoeta». Això, segons la nostra manera de veure, no fa sinó realçar la intuïció genial de l'il·lustre jesuïta.

La frase més despectiva és la que fa de cloenda al seu comentari sobre TEILHARD. Diu així: «Peut-être, après tout, TEILHARD n'était-il pas pour rien membre de cet ordre dont, trois siècles plus tôt [fixem-nos-hi bé: tres segles abans!] PASCAL attaquait le laxisme théologique.» La laxitud, precisament en TEILHARD que hagué de sofrir la incomprensió dels seus superiors gràcies a l'«atreuiment» de les seves idees, malgrat la publicació d'una obra tan fervorosa com «El medi diví»! Jo em pregunto si aquesta frase malaurada i despectiva de MONOD obeeix allò que aquest autor anomena tantes vegades «el postulat de l'objectivitat» (sic!).

Si no fos que tinc una certa sospita que MONOD o no ha llegit TEILHARD o no sap comprendre'n les intuïcions globals (MONOD es declara pobre en aquest sentit, i d'aquí ve la meua sospita), diria que en algunes ocasions imita tan bé la manera d'enfocar els problemes en l'estil de TEILHARD, que arribaria a semblar-ne un plagi. Vet aquí dos exemples; l'un d'ells resa així: «La simple inspection d'un schéma resumant les connaissances actuelles sur le métabolisme cellulaire suffirait à nous faire deviner que si même, à chaque étape, l'enzyme qui en a la charge, accom-

plit sa tâche à la perfection, la somme totale de ces activités ne pourrait conduire qu'au chaos si elles n'étaient pas, en quelque manière, asservies les unes aux autres pour former un système cohérent.» L'autre exemple és el que segueix: «Dans l'homme, elle (l'étiqúe de la connaissance) sait voir l'animal, non pas absurde mais étrange, précieux par son étrangeté même, l'être qui, appartenant simultanément à deux regnes: la biosphère et le royaume des idées, est, à la fois, torturé et enrichi par ce dualisme qui s'exprime dans l'art et la poésie comme dans l'amour humain.»

Cal que diguem immediatament —i això es veu massa clar— que l'oposició entre MONOD i TEILHARD, no prové del fet que el primer sigui un biòleg de la bioquímica submolecular i TEILHARD un paleontòleg, sinó que l'un sigui «no animista» i l'altre «animista». Interessa, però, aquí, de palesar que les disciplines conreades per ambdós investigadors poden haver generat, en part almenys, moltes de les dissensions existents entre llurs maneres de pensar l'essència mateixa de l'evolució. Cal remarcar que, mentre que l'obra científica (paleontològica) de TEILHARD ocupa deu volums amb una mitjana de cent cinquanta pàgines, MONOD parla, en l'obra que comentem, una sola vegada de paleontologia a la pàgina 117 i també una sola vegada de fòssils. És clar que és difícil de trobar actualment un investigador versat àmpliament en totes dues disciplines, però per això existeixen també les intuïcions, una altra via, a més de la racional, d'accedir a la Realitat. D'altra banda, TEILHARD a la seva mort coneixia suficientment la genètica i la biologia inframolecular com per a fer-ne entrar els coneixements en la seva cosmovisió. MONOD parla de fenòmens d'origen enzimàtic que TEILHARD no podia conèixer puix que han estat descoberts posteriorment a l'any 1955; però, ¿és que aquest sol fet pot invalidar el gran edifici científic muntat per TEILHARD? Aquesta és una pregunta-clau que entre tots hauríem de contestar. I, de retop, ¿podem afirmar que MONOD estigui al corrent de les descobertes més recents de la paleontologia, descobertes que ajuden a considerar l'«espectacle» de l'evolució tal com es presenta avui i que, per elles mateixes, no han mutilat res de l'obra teilhardiana?

Deixem ja TEILHARD, puix que MONOD ja no en parla més. És segur que un veritable escoliògraf de TEILHARD —i jo no ho soc pas— trobaria molt a dir pel que fa a la raquítica i gairebé rancuniosa crítica de l'il·lustre científic francès que ens ocupa.

Tornem ara a les qüestions que són bàsiques en l'obra de MONOD que comentem: l'atzar i la necessitat. Naturalment que no és pas ell sol qui parla d'atzar, i, quant al mot necessitat, diversos autors n'han emprat d'altres de semblants, com és ara «oportunisme» en SIMPSON. Pel nostre compte, diem que si cal parlar d'atzar, ja en primer lloc cal que definim el que és aquest atzar, puix que n'existeixen diverses categories. Vegem

com defineix el mot el nostre Diccionari FABRA: «Atzar. Causa assignada als fets de què ens escapa la causa real.» També diu, però: «cas fortuït». És a aquesta fortuïtat a la qual deu fer referència l'autor de qui parlem, en donar-nos l'exemple de «M. DUPONT». Nosaltres acceptem, sense reticències, l'atzar de les mutacions o millor dit que les mutacions es produeixin a l'atzar. Aquí, però, cal que aclarim davant el nostre auditori algunes idees que tenim respecte a aquest atzar. En primer lloc, i tal com dèiem anteriorment, ¿quins són els factors que produeixen aquest atzar? Això equival a preguntar-se el perquè de la seva aparició a l'atzar. Si som darwinistes en el sentit general del mot i parlem de selecció natural, hem d'adonar-nos que aquesta selecció significa ja una elecció de determinats mutants, la qual cosa disminueix ja els efectes d'atzar. Si sostraiem d'un joc de cartes un nombre determinat d'aquestes, és evident que mediatitzem ja, de bones a primeres, els possibles resultats d'un atzar cec. Malgrat, doncs, l'atzar, ja no tot és possible. Si considerem un ésser pluricel·lular que produeix uns mutants, és evident que les estructures preexistents influiran, per la rigidesa que representen, en un cert determinisme (o condicionament).

Tot el que no sigui favorable a augmentar o a millorar o àdhuc a especialitzar més les estructures precedents en un o altre sentit en l'exploració dels nínxols ecològics, ja no tindrà probabilitats de produir-se, tal com hem dit altres vegades. En aquest punt, potser sense ni adonar-nos-en, seguim la «lògica de l'heterogeni» o de l'«antagònic» de LUPASCO, segons la qual no hi ha mai un punt sense un contrapunt. Hi ha la vida i la mort, l'entropia i l'ectropia, l'aigua i el foc. Hi ha d'haver també l'atzar i l'antiatzar tal com deia el gran biòleg Lucien CUÉNOT. Hi ha determinats factors que s'oposen a l'atzar, que actuen com a contrapunt. No sé si tinc raó en afirmar que la isomeria o la convergència serien com una demostració que no totes les solucions són possibles: ¿per què els marsupials d'Àustràlia o els protungulats i notungulats d'Amèrica del Sud imiten d'una manera tan curiosa els placentaris o determinats placentaris i alguns artiodàctils i perisodàctils, respectivament? ¿Per què aquesta manifestació de provada isomeria entre animals tan allunyats els uns dels altres dins l'escala jeràrquica dels éssers vivents? Ens sembla que quan les estructures estan ja molt enrigidides i es produeixen mutacions en ambients anàlegs, hi ha una tendència ben clara a resoldre determinats problemes de morfologia d'una manera anàloga.

Afanyem-nos a dir que l'obra de MONOD que comentem conté també un cúmul d'idees suggestives i apassionants. Ens diu coses absolutament noves i ens situa en disposició de conèixer allò més substancial de les descobertes recents en el camp que ell conrea. No per això ens sembla que hagi de pensar que ha exhaurit el tema ferotgement complicat de

l'evolució i menys encara que ho pretengui sense prendre en compte els fets aportats per la paleontologia moderna. Hi ha un paràgraf força confús de l'obra en el qual no sabem si ALTHUSSER, en el comentari que féu de la lliçó inaugural del Col·legi de França professada pel mateix MONOD, es refereix a aquest autor o a LYSSENKO en qualificar la seva doctrina d'«objectivisme idealista». Per la nostra part, al contrari, si és que parlava de MONOD més aviat la considerariem un «subjectivisme materialista». Subjectiu malgrat la seva reiterada al·lusió al «postulat d'objectivitat». Fixem-nos bé que ell mateix ens parla d'un «determinisme autònom, precís, rigorós, que implica una "llibertat" quasi total en relació amb els agents o condicions exteriors capaços de *difícultat* (el subratllat és meu) aquest desenvolupament (del programa de les estructures) però no pas de dirigir-lo o d'imposar a l'objecte vivent la seva organització». Aquesta, però, és una afirmació subjectiva. Que nosaltres sapiem, res no demostra que aquest sigui un postulat objectiu.

Per contra, creiem que es fa difícil, a partir d'un atzar com el que proclama MONOD, de comprendre la rigorosa seqüència d'ascensió estructural, de jerarquització progressiva en un procés històric de superació constant, a través de successives anagènesis o de constàncies internes que, segons el gran Claude BERNARD, van augmentant a través de l'evolució la llibertat biològica dels sistemes vitals en relació amb el medi extern. Contràriament, doncs, el producte de l'atzar cec seria un veritable caos. I l'evolució presenta una il·lació magnífica, un argument de progressiva complexitat, l'objectiu final del qual és l'home. MONOD, per contra, creu que l'home és també producte d'un atzar. Dir que les coses haurien pogut esdevenir-se d'una altra manera, no canvia per res el fet que s'hagin produït tal com ho han fet. Tot això és tenyit de subjectivisme i infirma extraordinàriament el seu «postulat d'objectivitat». En un lloc ell ens diu que «toutes les religions, presque toutes les philosophies, une partie même de la science, témoignent de l'inlassable, héroïque effort de l'humanité niant désespérément sa propre contingence». Tal com hem vist pel paràgraf que clou el llibre, ell creu en aquesta contingència, i a mi em sembla que, en aquest cas, com en el contrari, existeix un delictes flagrant contra el seu «postulat de l'objectivitat». Per a arribar a l'home es produeixen progressos biològics per nombrosos camins que convergeixen a fer-lo superior a tots els altres éssers.

També estan en contra d'aquest postulat, encara que els mots siguin posats algunes vegades entre parèntesis, algunes expressions ben poc afortunades; per exemple, quan parla que les proteïnes o «dimonis» (en el sentit de MAXWELL) són «cognitius», o que el canvi d'estat de dos protòmers és «concertada», o de les propietats «integradores» dels enzims al·lostèrics, o del caràcter de gratuïtat del sistema lactosa; i més encara quan

afirma que aquests sistemes gratuïts produeixen unes realitzacions que semblen no solament transcendir les lleis de la Física, sinó ja d'escapar-hi. ¿És que MONOD, doncs, creu en una hiperfísica, per a dir-ho en els mots assuaujats de TEILHARD, en una ultrafísica o en una metafísica?

Malgrat les seves afirmacions taxatives, MONOD, tot escrivint, deixa caure de tant en tant algun «pecat» contra l'objectivitat (o millor dit, el seu postulat), i declara més o menys clarament la seva ignorància sobre determinats processos o mecanismes tal com és lògic que ho faci un savi conscient del fet que la seva ciència serà superada en l'esdevenidor. ¿Què en restarà, de tot el que diem ara, d'aquí a dos-cents anys solament? Potser l'esquelet d'algunes idees, i res més. Altra vegada apareix Claude BERNARD i ens recorda que la gran piràmide dels coneixements humans i de llur veritat s'eleva només amb el gruix dels cadàvers dels investigadors. Així, MONOD parla que la seqüència «a l'atzar» de cada proteïna és, de fet, reproduïda, milers o milions de vegades, en cada organisme, en cada cèl·lula i en cada generació per un *mecanisme d'alta fidelitat* que assegura la invariança de les estructures. Si encara hem de reconèixer la manca de dades sobre els mecanismes de l'evolució, més l'hem de veure en aquesta mena de mecanisme d'alta fidelitat mitjançant el qual cada espècie lluita per la seva integritat com si realment es resistís ferotgement a evolucionar.

Més endavant, encara, l'autor que comentem parla del missatge *misteriós* (torno a subratllar), el que constitueix la seqüència dels radicals en una fibra polipèptica, missatge que —afegeix— *sembla* haver estat escrit a l'atzar. Bé que ho sembli; però, això sí, aquesta frase no conté un postulat de cap mena.

Torno encara, amb perdó, a l'atzar, caríssim a MONOD. En la seva obra ens diu que l'atzar, captat, conservat, reproduït per la maquinària de la invariança, és convertit en ordre, regla, necessitat. No creiem que l'atzar es pugui convertir en ordre. L'autor deu voler dir els resultats del seu pretès atzar, resultats que, segons nosaltres, queden reduïts per les raons que hem dit més amunt i que ells, en efecte, poden convertir-se en ordre i regla. Quant a la necessitat, cal saber de quina mena de necessitat hom parla.

D'altra banda, diu encara: «Nous disons que ces altérations sont accidentelles (que són accidentals en el sentit de la immanència, hi estaríem d'acord), qu'elles ont lieu au hasard (però repetiré incansablement, ¿qui o què provoca aquest atzar?). Et puisqu'elles constituent *la seule* (subratllat per l'autor) source possible de modifications du texte génétique, *seul* (un altre subratllat de MONOD) dépositaire, à son tour, des structures héréditaires de l'organisme, il s'ensuit nécessairement que le hasard *seul* (nou subratllat) est à la source de toute nouveauté, de toute création dans la

biosphère.» Si diguéssim, però, que aquest atzar és la forma immanent de tota creació se'ns diria, com ho va fer un autor cèlebre, què «Déu no pot jugar sempre als daus». De tota manera el filòsof i naturalista P. HAAS, de Püllach, demostra amb una saborosa imatge que els tempteigs continus que veiem en l'evolució (i els veiem sobretot gràcies als fòssils), no contradiuen la idea de finalitat i, per tant, no van contra l'«animisme». El paràgraf que hem comentat acaba així: «Et rien ne permet de supposer (ou d'espérer) que nos conceptions sur ce point devront ou même pourront être revisées.» Cal creure que aquesta frase serà considerada pedant per a un home de ciència. És una mena de negació dels resultats que pot donar-nos i ens donarà la prospectiva.

Si, més endavant, l'autor que comentem afirma que la mutació és en ella mateixa un esdeveniment microscòpic, quàntic, al qual per consegüent hom aplica el principi d'incertesa, ¿com explicar aleshores que pugui ésser aplicat a un fet incert un «postulat d'objectivitat»? De l'estructura replicativa de l'ADN, en diu el *conservatori* de l'atzar (subratllo el mot «conservatori»). No; en tot cas, aquella estructura és la reserva d'on ha sortit tot el que resta després que la selecció natural i altres factors han actuat, en despullar aquell atzar. Per a mi és perfectament inútil que es digui que la selecció opera a l'escala macroscòpica. Això no canvia res del que hem dit de la mediatització de l'atzar o dels resultats d'aquest pretès atzar tal com el vol MONOD, i tampoc no canvia res de la nostra pregunta sobre què o qui és el responsable d'aquest atzar, encara que sigui un accident. Vet aquí, ara, contestada una de les nostres preguntes respecte als resultats de l'atzar de les mutacions: «Les seules mutations acceptables sont, donc, celles qui, à tout le moins, ne réduissent pas la cohérence de l'appareil téléonomique, mais plutôt le renforcent encore dans l'orientation déjà adoptée, ou, et sans doute bien plus rarement, l'enrichissent de possibilités nouvelles». Estem d'acord, doncs! Però d'aquesta manera hom veu massa clar que el que dirigeix l'evolució no és l'atzar sinó la selecció, i justament aquesta anulla els efectes d'atzar, que qualifica també de «ruleta de la Natura».

En una ocasió que excepcionalment parla d'una qüestió de paleontologia, no adopta la precisió requerida a un home de ciència. Diu el que segueix: «C'est parce que les ancêtres du cheval avaient choisi de vivre dans la plaine et de fuir à l'approche d'un prédateur (plutôt que de tenter de se défendre ou de se cacher) que l'espèce moderne, à la suite d'une longue evolution comprenant de multiples stades de réduction, marche aujourd'hui sur le bout d'un seul doigt.» De fet hauria de dir: «C'est parce que les plus proches ancêtres du cheval, avaient choisi, etc.». No es pot pas dir que l'*Hyracotherium* o el *Propachynolophus* fossin animals que haguessin escollit la vida en la planura!

Una altra prova de la inactualitat de MONOD en relació amb fets paleontològics. Diu que el *Zinjanthropus* era ja un *Homo faber*. L'edició de l'obra que aquí comentem és de l'any 1970 i aleshores hom ja sabia que l'autor de la indústria trobada al nivell d'Olduvai no era pas el *Zinjanthropus* sinó l'*Homo habilis*. El *Zinjanthropus* ha estat demostrat que era un australopitècid i encara no pas de la línia que mena directament al gènere *Homo*, sinó una branca lateral i sense sortida.

Tot escrivint no m'adono si em faig —i em doldria— massa llarg. Amb una tenacitat implacable, MONOD, cap al final de la seva obra, diu el següent: «L'Univers n'était pas gros de la vie, ni la biosphère de l'homme. Notre numéro est sorti au jeu de Montecarlo.» I per tal que no ens enganyem, respecte a la seva filiació «no animista», acabarà dient-nos: «Renoncer à l'illusion qui voit dans l'âme une "substance" (entre cometes) immatérielle, ce n'est pas nier son existence.» Finalment vull remarcar una frase que posa en evidència l'autor davant TEILHARD. Diu el que segueix: «Les systèmes animistes ... ont tous, peu ou prou, voulu ignorer, avilir ou contraindre l'homme biologique, lui faire prendre en horreur, ou en terreur, certains traits inhérents à sa condition animale.» En consciència, podem acusar d'això TEILHARD?

* * *

Permeteu que us confessi, dins aquest cercle d'amics que és la nostra Societat i que, per tant, espero que em sabran comprendre, un fet del qual deu fer ara un parell d'anys. En una Junta de la Facultat de Ciències vaig demanar que constés en acta el meu vot en contra en relació amb el pla d'estudis de la secció de Biològiques. Ho vaig fer en consciència i, sobretot, vull dir aquí públicament que això no implicava, de cap manera, qualsevulla animadversió personal, sinó la meva hostilitat al fet que hom no volgués considerar la paleontologia una disciplina obligatòria en els estudis biològics, i, encara, que a part d'ésser considerada com a electiva per als futurs zòlegs, fos absolutament esborrada del mapa en les branques de biologia fonamental i de botànica. Si ho confesso aquí és perquè crec honradament que un dia els fets em donaran la raó. Tothom sap que, essent paleontòleg per vocació, sempre m'he produït com a bíbleg, perquè hom no pot mai ignorar que la paleontologia és una part de la biologia, vull dir d'aquella ciència que estudia la vida, no ja solament en el sentit horitzontal, sinó també en el vertical, en el seu desplegament a través dels milions i milions d'anys.

BIBLIOGRAFIA

- CRUSAFONT PAIRÓ, M. — *Neo-darwinismo y ortogeneticismo: un intento de conciliación*, «Atlántida», 16. Madrid, 1965.
- CUÉNOT, L. — *Paléontologie et transformisme*. Albin Michel, París, 1950.
- FANTAPPÍE, L. — *Principi di una teoria unitaria del mondo fisico e biologico*, «Humanitas Nova», Roma, 1944.
- JACOB, F. — *La logique du vivant. Une histoire de l'hérédité*, Éditions Galimard, París, 1970.
- MONOD, J. — *Le hasard et la nécessité (Essai sur la philosophie naturelle de la biologie moderne)*, Éditions du Seuil, París, 1970.
- STENSIÖ, E. A. — *Les Agnathes*, en PIVETEAU, J.: *Traité de Paléontologie*, 4, 1. Masson et Cie., París, 1964.
- TEILHARD DE CHARDIN, P. — *El fenomen humà*, Edicions 62, Barcelona. 1965.
- TEILHARD DE CHARDIN, P. — *El medi diví*, Editorial Nova Terra, S. A., Barcelona, 1964.

DISCUSSIÓ

PREVOSTI

Els genetistes pensen en les dades de la paleontologia com a fets en l'evolució. MONOD té en compte la teoria de l'evolució. Segons molts biòlegs, l'evolució depèn de la mutació i de l'atzar i també d'una selecció sobre l'atzar.

CRUSAFONT

Sí; però MONOD diu que l'home és «un nombre que sortí a la ruleta de Montecarlo», això és, que parla de l'atzar cec. I d'altra banda, l'evolució no és una teoria sinó un fet.

MARGALEF

En primer lloc, les obres i les concepcions de MONOD i de TEILHARD tenen una bona dosi d'humanisme més que no pas de científicisme. Segon: estan immersits en una cultura francesa que ha entès l'evolució i la genètica d'una manera diversa a «l'anglo-saxona». Tercer: l'obra de TEILHARD és molt literària, una barreja entre científica i filosòfica, i presenta punts febles en diversos aspectes. Es tracta de desentranyar un fenomen,

i ell passa a la utopia; extrapol·la, però el punt Omega és poc satisfactori. Quart: les idees de FANTAPIÉ em semblen pura literatura, puix que l'organització no solament ocorre en la vida, i no es pot parlar d'una tendència al caos. Dir que augmenta el caos, és també literari.

CRUSAFONT

Aquesta tendència al punt Omega que el Pare TEILHARD assenyala com una atracció a un pol, és una extrapol·lació filosòfica, més ben dit, metafísica. Trobo que la construcció teilhardiana és sòlida, ja que no tan sols parla d'una complexitat, sinó també d'un progrés biològic; l'evolució dels éssers vivents comporta complexitat, però també progrés en la interacció entre ells i l'ambient. En l'evolució de l'escorça terrestre hi ha complexitat, però no progrés. ¿Com pot ésser explicat el progrés si no és per un *télos*? Segons TEILHARD, cal considerar, no sols el fenomen, sinó «tot el fenomen». Defenso aquesta posició de TEILHARD, puix que l'extrapol·lació, la intuïció i la prospectiva són admeses en la Ciència. TEILHARD DE CHARDIN, com a creient que era, posa al final un Omega, el qual, en realitat, significa una finalitat. Tot aquest problema és definit per un augment de consciència i de llibertat. Llibertat, naturalment de cara al medi, per independització progressiva dels éssers en relació amb aquell.

PREVOSTI

Respecte al progrés, si és que pot ésser anomenat així, penso que s'explica bé per l'atzar i la necessitat. Mutació i selecció donen una acumulació d'informació, i hom conserva el que és adient. De l'atzar, en dona proves l'herència.

CRUSAFONT

Però és que MONOD diu que l'atzar *crea* necessitat i ordre, i, amb això, no hi estic d'acord.

GARDENES

Sobre aquest darrer punt haig de dir que l'atzar crea l'ordre, puix que, si no fos així, la teoria de la probabilitat no tindria raó d'existir.

Un altre punt: ¿és que una estructura més complexa crea més lli-

bèrtat? Em sembla que això és el resultat d'aplicar una forma de raonament probabilística equivocada. És a dir, si en una estructura estratificada identifiquem i prenem, com un estrat homogeni, individus que de fet estan associats a punts estructuralment diversos d'aquesta estructura, aleshores ens semblarà que hi ha una gran llibertat de l'acció, que tan aviat és en un lloc com en un altre; però això, en realitat, només és degut al fet de veure com homogènia una estructura que no ho és. Per si de debò considerem un punt-element amb tota la seva relació estructural que el defineix, la llibertat és més petita del que ens pensàvem.

CRUSAFONT

Segons Claude BERNARD, les homeostasis o constàncies internes són la base de la llibertat biològica, i jo també ho crec.

PONS

També crec en la importància de la paleontologia aplicada a l'home, i observo que, darrerament, els paleontòlegs deixen la fase purament morfològica i atenen més al factor genètic. Estic d'acord amb el doctor PREVOSTI que hi ha un factor d'atzar en el mecanisme. L'evolució és una suma d'efectes. Estic d'acord amb el doctor CRUSAFONT en la qüestió de l'atzar. La variabilitat comporta una explosió evolutiva.

CRUSAFONT

Les convergències que es presenten en grups molt diversos en la jerarquia sistemàtica, demostren que la selecció natural no pot donar tots els resultats possibles; recordem casos d' Austràlia i d' Amèrica del Sud (semblances en la resolució dels problemes, tant en els marsupials australians com en els notungulats, en relació amb els placentaris en general, i els ungulats, respectivament). De fet hi ha una limitació, una tendència a resoldre les qüestions estructurals de la mateixa manera.

Respecte a l'atzar hom pot citar l'exemple del joc de cartes: si suprimim un determinat nombre de cartes, augmentem les possibilitats d'obtenir, per exemple, l'as de bastos. Si ens quedem només amb el «coll» de bastos, la probabilitat d'extreure l'as serà molt més elevada.

Creo en l'atzar de base de les mutacions; però, al final, no hi ha atzar perquè aquest resta mediatitzat. L'atzar, juntament amb la selecció, do-

narà sempre les mutacions favorables. Ara bé, sempre un progrés en la cerebralització i en tots els altres processos fa pensar que hi pot haver alguna cosa més.

VINAS

No sé per què hom parla del progrés per cerebralització, si les plantes no tenen cervell.

CRUSAFONT

Ja es comprèn que em referia als animals. Progrés quant al sistema nerviós, i no solament en el central, perquè també es veu en els insectes, en llurs ganglis cerebròides. En els vertebrats, cada vegada hom veu una major telencefalització, tot seguint cadascun dels *phyla*. L'home es troba entre els més telencefalitzats. Altres mamífers presenten una gran telencefalització, però són esclaus d'un medi determinat.

Pel que fa al doctor Viñas, naturalment que en els vegetals no trobem un progrés per cerebralització, però, per contra, trobem un progrés en el successiu perfeccionament, per evolució, del sistema reproductor (progrés que també es troba, d'altra banda i lògicament, en els animals).

L'ADQUISICIÓ DE LA POSICIÓ BÍPEDA

per JOSEP TRUETA

La història natural de l'home és relativament curta, si la comparem amb les xifres que ens donen els cosmòlegs del temps d'existència de la Terra. Els qui de vosaltres assistíreu a la conferència del doctor ORÓ a l'inici d'aquest col·loqui, us en podeu fer càrrec. Des que els predecessors de l'home aparegueren damunt la terra han transcorregut més de dotze milions d'anys.

Creiem permisible d'opinar que l'axioma antic «la funció crea l'òrgan» hauria d'ésser reemplaçat per un altre més d'acord amb els coneixements actuals sobre la supeditació funcional de l'organisme humà a allò que podríem anomenar cerebració o psiquisme, tant de l'espècie com de l'individu. Hom pot dir, doncs, que la primera qüestió que hauríem de resoldre és la de saber per què l'home ha deixat l'ús dels braços i mans com a extremitats de suport i alhora ha perdut la capacitat d'aprehensió amb els peus, propietat que conserven encara tots els altres primats. La teoria que suposa un precedent de vida arbòria a l'*Homo sapiens* podria explicar aquesta evolució de les extremitats superiors. No és propòsit meu ara d'endinsar-me en la metafísica, i encara menys en la teologia, matèries completament alienes als objectius d'aquesta contribució. En el passat hom ha discutit molt el paper que ha tingut el desenvolupament del sistema simpàtic vegetatiu, imprescindible per a poder aixecar d'una manera regular i controlada la sang des del cor fins a la posició més elevada que ocupa el cervell, necessari per al desenvolupament de la intel·ligència. No hi ha dubte que aquesta influència existeix, sense necessitat d'acceptar els extrems del racionalisme antropològic d'homes com Ludwig FEUERBACH que atribuï la superioritat de l'home al fet escuet de la posició elevada del cap respecte a la resta del cos. Anecdòticament, a l'època que aquests conceptes hipotètics foren emesos, hi hagué humoristes que objectaren que si això fos veritat (o sigui, que l'origen de la superioritat humana venia del fet que el cap està més alt que el cor), la girafa hauria d'haver desenvolupat una cerebració molt superior a la de

l'home. Deixant, doncs, a part la motivació possible, sembla obvi que l'adquisició progressiva de l'estació bípeda per l'home ha d'haver causat uns canvis notables en l'estructura i en la funció de la columna vertebral i de la pelvis que li serveixen de base. Per exemple, els quadrúpedes, i en grau menor els simis antropoides, tenen les ales de l'os ilíac situades més o menys accentuadament a tots dos costats, i no a la cara posterior del tronc. En l'home, al contrari, les pales de l'os ilíac s'han obert, separant-se per les seves parts anteriors, amb la qual cosa els fliums s'han situat a la cara posterior del cos. Aquest canvi ha estat imposat pel predomini progressiu dels músculs erectors de la columna vertebral, els quals, si haguessin continuat als costats, i no darrera la columna, mancarien de la força necessària per a mantenir-la erecta sense fatiga, tal com ho fa l'home. Aquest desenvolupament muscular ha estat acompanyat d'un altre desenvolupament muscular molt més delicat, que té la finalitat de mantenir els segments de la columna en equilibri constant i ha produït la rica innervació dels músculs que nosaltres anomenem intrínsecs de la columna, per imitació de la nomenclatura que emprem per als fins músculs de la mà que han permès a l'home les expressions màximes de l'art interpretatiu musical.

Des del punt de vista dels estudis antropològics, l'estudi dels fòssils és d'una importància capital. Dissortadament, ens trobem amb el fet que les restes òssies humanes, o pre-humanes, són molt escasses. Sigui pel lloc on vivia, per les èpoques molt reculades, o per la característica dels ossos, particularment de llur estructura esponjosa, els testimonis de l'esquelet fossilitzats són massa pocs perquè puguem establir un concepte realment científic sobre el procés evolutiu que, al llarg de milions d'anys d'evolució filogenètica, ha portat a l'estructura que ens caracteritza. Sabem pels experts, particularment els antropòlegs i els anatomistes, que l'estació bípeda, o sigui el poder de mantenir-se sobre les extremitats posteriors, pot ésser considerada com adquirida en tres llargues etapes successives. La primera adquisició fou, probablement, l'habilitat de poder-se aguantar sobre les cames *corrent*. Aquest primer estadi és el d'alguns lèmurs, com el malagasy, i alguns simis superiors, tant platirrins com catarrins, i els antropoides, com els dos grans africans el gorilla i el ximpanzé, incapaços d'obtenir l'extensió completa del genoll i de l'anca. El segon estadi de l'evolució és l'adquisició de l'habilitat de *caminar* sobre tots dos peus. Aquest privilegi l'han adquirit també els primats africans, però condicionat per la inhabilitat de l'animal de poder estendre completament el genoll. Mentre el centre de gravetat es desplaça anteriorment al os és possible de caminar, però per contra, la posició estàtica sobre les cames els és extremament difícil. Finalment, l'adquisició de la posició bípeda *estàtica* o veritable, de la qual es beneficia

solament l'home, malgrat que alguns altres primats com el gorilla i el ximpanzé puguin imitar-la en alguns moments, i també ho fan certs simis americans joves. Solament l'home pot restar quiet amb els genolls estesos. Això s'esdevé perquè l'isquium s'ha torçat enrera i cap amunt, damunt l'os ilíac, mentre que la pelvis ha basculat endavant, creant el que en diem la lordosi lumbar. Podrem obtenir alguna informació de l'estudi de les restes fossilitzades, malgrat l'escassetat del material disponible. Des d'un punt de vista estrictament científic, les conclusions a què arriben els entesos són en general discutibles pel fet que l'evidència és massa minsa per a poder establir amb tota seguretat conceptes científics immutables. Tanmateix, per poc que sigui el material disponible, n'hi ha hagut suficient per a establir una cronologia, si no d'evolució filogenètica, o sigui com un animal segueix un altre, sí d'evolució cronològica, o sigui a quina època han estat trobades les restes fossilitzades d'aquest espècimen i com es correspon, en el temps, amb el fòssil següent. Hom suposa avui, basant-se en el que ha estat trobat (naturalment sempre subjecte a modificació quan una nova troballa tingui lloc), que l'element de l'espècie simi més antic amb alguna característica d'home, és el que ha estat anomenat *Procònsol*, que LEAKEY trobà a Kenya i batejà amb aquell nom. L'època d'aparició d'aquest individu és de vint-i-cinc a trenta milions d'anys enrera. Té molt poc en comú, encara, amb l'home. Hom n'ha trobat únicament uns cranis, l'húmer, un radi, un cúbit, un fèmur i alguns ossos dels peus. De totes les seves característiques, la que apareix per primera vegada en aquesta cronologia molt antiga, suggerint que aquest animal podia mantenir-se dret, ni que fos únicament corrent, és la configuració del calcani i de l'astràgal, que indica que podia mantenir el seu pes posant-lo més cap al taló que la resta dels animals de la mateixa època. Això fa suposar, doncs, que descarregava el seu pes amb preferència sobre les extremitats inferiors. Era de tota manera molt diferent dels antropoides actuals. Hom creu possible —STRAUS, 1962— que d'aquest animal derivés el modern antropeide, d'un costat, i de l'altre el grup dels Hominidae del qual nosaltres derivem. El segon estadi cronològic ens el dona l'*Oreopithecus bambolii*. Aquest animal visqué en en el pliocè, mentre que el *Procònsol* era del miocè. Fou trobat a Toscana i hom el creu d'una antiguitat de dotze milions d'anys. Possiblement ja pertany al grup dels Hominidae i comença amb ell l'estació bípeda. Té, cosa interessant, un tronc ample en comptes del tronc prim, contret, dels simis i del *Procònsol*. I té, més interessant encara, cinc vèrtebres lumbar, com el gibó, en lloc de les sis o set dels quadrúpedes, vèrtebres robustes i curtes. El fèmur és curt en relació amb el tronc, tal com el tenen l'home i els simis americans. Una altra característica molt interessant és el desenvolupament de l'espina ilíaca anterior inferior, on és inserit el

múscul recte i, més que res, el lligament iliofemoral anterior, que és una característica essencialment humana i que indica l'ús de la posició bípeda, encara que només fos corrent i, potser, caminant. Per contra, té les extremitats superiors molt més llargues que les inferiors, com tots els antropoides i els simis del Nou Món. Hom creu que aquest animal tenia una locomoció bimanual més que no pas bípeda o quadrúpeda. Cal considerar que vivia en regions maresmoses i plenes de boscúria. Així, doncs, era un animal que saltava d'una branca a una altra penjat per les seves extremitats superiors.

El pròxim estadi ens obliga a saltar uns deu milions d'anys, per a trobar l'home-simi de l'Àfrica del Sud, l'*Australopithecus*. Hom discuteix si era o no un avantpassat genètic del gènere *Homo* o si tan sols n'era un contemporani. El crani és més ben balançat sobre la columna vertebral, o sigui que està situat cap enrera. Han estat trobats dos fèmurs incomplets que mostren signes compatibles amb el complex de la bipedestació erecta. Té encara bastants elements en comú amb els simis del Nou Món. La pelvis no ofereix cap dubte sobre la posició erecta bípeda. N'existeixen tres bons espècimens. Els canvis observats a la part superior de la pelvis indiquen que aquest animal podia assolir ja l'estabilització bípeda.

Saltem un milió i mig d'anys i ens trobem aleshores en l'època del *Pithecanthropus* de Java, el primer veritable *Homo erectus erectus*. Aquest té cinc-cents mil anys. Hom n'ha descobert un fèmur complet i el crani. El fèmur és igual que el fèmur actual de l'home i es podia mantenir erecte corrent, caminant i parat, com l'home d'avui. A un fèmur incomplet del que ha estat anomenat el *Sinanthropus* o home de Pequín, *Homo erectus pekinensis*, hom li calcula uns tres-cents cinquanta mil anys. Després ve l'època dels neanderthaloides o l'home de Neanderthal. El que fou trobat a Rhodèsia, ja era un *Homo sapiens sapiens*, és igual que l'actual. Hi ha discussions des que BOULE publicà la informació sobre l'home de La Chapelle, que encara no havia assolit una configuració completament desenvolupada. Hom li calcula d'existència de cinquanta a setanta-cinc mil anys. BOULE cregué que tenia encara la impossibilitat d'assolir l'extensió completa de la cuixa sobre la pelvis i de la cama sobre la cuixa tal com fem nosaltres. De tota manera, el meu company d'Oxford, LE GROS CLARK, professor d'Anatomia, afirmà, i el seu concepte ha estat generalment acceptat, que l'home de La Chapelle era un vell que tenia osteoartritis generalitzada, o sigui una afecció degenerativa de la columna vertebral (de la qual existeix gairebé la seva totalitat en aquest espècimen), i que per tant no es poden treure conclusions basades en aquest sol individu. No obstant això, no està encara del tot decidit si cal considerar que realment l'home de Neanderthal no té característiques pròpies que el distingeixen de l'home d'avui. El mateix STRAUS, que és un

altre crític molt fort del concepte de BOULE, reconeix que l'home de Neanderthal no està relacionat d'una manera provada amb l'*Homo sapiens*.

Totes aquestes consideracions prèvies tretes de l'antropologia, com podeu veure, no ens menen molt lluny. El fet d'aquesta limitació, com he dit abans, és l'escassetat d'elements de judici que deixen pas més a la imaginació de l'investigador, particularment del que ha fet la troballa, que no pas a l'evidència, i que no resisteix la crítica científica. Per a voler, pel fragment d'un os, deduir la posició de l'individu a qui pertanyia, cal més aviat elucubració mental que no pas un examen acurat i precís de les dades sobre les quals basem el concepte de l'evolució de la posició erecta. Nosaltres hem preferit de fer l'estudi evolutiu valentinos de la famosa llei de Haeckel. Aquest formulà la seva hipòtesi, segons la qual l'evolució ontogenètica és una reproducció de la filogenètica, o sigui que els canvis per què passa l'individu humà des de la concepció fins a la maduresa sintetitzen els canvis que han estat soferts a través de milions d'anys en la filogènesia. Aquest concepte fou molt revolucionari quan aparegué, poc després que Charles DARWIN publicqués *L'origen de les espècies* l'any 1859; després fou un xic modificat i avui dia hom accepta que, si bé no és veritat el que HAECKEL havia dit, que l'ontogènesi reproduceix en els adults la filogènesi, per contra sí que és veritat que cada animal de les espècies superiors passa des d'ou a l'edat adulta per una sèrie d'estadis successius cadascun dels quals és similar a l'evolució d'un dels animals que el precediren en el curs del temps. Per exemple, l'embrió humà a les quatre o cinc setmanes està proveït de ganyes amb vasos del sistema circulatori entre elles. La mateixa organització és present en els peixos en els quals la sang circula entre les ganyes per tal de facilitar l'absorció de l'oxigen de l'aigua. Aquest arranjament no pot beneficiar l'embrió humà, que adquireix l'oxigen de la sang de la mare, i per això desapareix aviat. Aquesta observació preliminar ens és necessària per a orientar l'estudi de la columna vertebral de l'home, puix que permet de deixar de costat les diverses característiques de l'anatomia funcional dels animals, incloent-hi els primats, i concentrar-nos en les fases diferents per les quals passa la columna espinal humana des de l'embrió fins a l'adult.

DADES EMBRIOLÒGIQUES

Ens ocuparem, doncs, d'una manera potser excessivament succinta per a la bona comprensió, de les fases culminants de la configuració vertebral, començant per l'estudi de l'embrió de menys de 2 cm cap al final del

període embrionari, abans que l'embrió s'hagi convertit en fetus. Això, com sabeu, s'esdevé cap als 48-50 dies, quan comença la calcificació del teixit cartilaginós preossi, començant per les clavícules. Des del moment que apareix aquesta calcificació, o sigui, com he dit, cap als 48-50 dies de la concepció, tant el raquis de l'embrió humà com els dels embrions de tots els mamífers es troben corbats, amb una concavitat anterior en un sol arc, arc que en diem cifòsic, des del sacre fins al crani, amb absència completa de corbes lordòtiques, o sigui de corbes la concavitat de les quals miri enrera. Així doncs, en els començaments de l'evolució ontogenètica de l'embrió humà, la relació de cada vèrtebra amb les seves adjacents s'estableix comprimint lleugerament la part anterior dels cossos vertebrals amb els seus discs i alhora relaxant la part posterior, en particular l'ocupada per les facetes articulars, i les apòfisis espinoses, els lligaments interespinosos de les quals es troben subjectes a tensió en lloc de compressió.

Aquestes característiques persisteixen a mesura que s'ossifica la columna, com és evident en les diapositives de perfil d'un fetus de 90 mm. Hom pot observar que la columna s'ha estès lleugerament, amb què sembla que apareix, si no un inici de lordosi cervical, almenys la pèrdua de la cifosi que contrasta amb la curva suau de la resta de la columna. A 190 mm aquesta aparició de la lordosi cervical s'ha fet molt més evident, però la cifosi dorsolumbar continua i continuarà fins al terme de l'embaràs, com podem observar en radiografies d'embarassades.

Tot aquest període de la vida intrauterina reproduceix, d'acord amb la llei de Haeckel, la configuració de la columna dels vertebrats inferiors i fins dels primats. Si els conceptes de BOULE fossin certs, fins i tot apareixeria encara en l'home de Neanderthal. Perquè l'estació bípeda, ja sense l'auxili dels braços com a potes anteriors, aparegui, juntament amb una lleugera lordosi lumbar que és filla de l'extensió dels fèmurs, manca encara que pugui ésser aconseguit el bloqueig articular, per la hiperextensió de l'anca i del genoll com trobem en l'home contemporani.

En néixer, s'ofereix a l'ésser humà, per primera vegada des de la concepció, l'oportunitat de reduir primer i suprimir més tard la posició de flexió marcada de les anques. Amb l'extensió dels fèmurs, els poderosos lligaments coxofemorals anteriors (o lligaments de Bigelow) fan que la part anterior de la pelvis basculi i descendeixi, i que en resulti un moviment de rotació, l'eix transversal del qual es troba situat en la confluència lumbosacra. Aquest moviment causa la iniciació de la lordosi lumbar que la flexió extrema de les cuixes havia fet impossible dins l'úter. Des del moment que el nen comença a sostenir-se sobre els peus, al principi amb l'ajuda de les mans, la lordosi lumbar s'incrementa, i també la lordosi cervical en intentar d'allargar el camp d'observació visual amb

l'estació bípeda, aixecant el cap. La conseqüència immediata d'aquesta acció és l'establiment progressiu de les tres corbes normals del raquis humà: la lordosi cervical, la cifosi dorsal i la lordosi lumbar. Quan resten establertes aquestes corbes, l'ossificació vertebral és ja molt notable, la qual cosa força a reajustar les relacions que guarden entre ells els elements anatòmics sotmesos a les pressions i tensions que suporten tant els cossos vertebrals com llurs discs, amb les facetes articulars i els cartillags i càpsules. Amb l'aparició de la lordosi, particularment la lumbar (que ha estat adquirida ja tan tard, diversos mesos després del naixement, i molts mesos després d'haver acabat el període embrionari, quan el cos cartilaginós o precartilaginós és emmotllable), l'eix de compressió de la regió lumbar es trasllada de la cara anterior de la columna a la seva part més posterior, que és la que correspon a les làmines i facetes articulars. Aquestes, en particular, adquireixen una importància major en l'estàtica i la dinàmica vertebral en els segments en els quals la lordosi predomina sobre la cifosi, ja que és evident que les forces de compressió prevalen sobre les de distensió. En les projeccions podem veure els sistemes que constitueixen l'eix vertebral amb la columna de suport o columna anterior formada per la successió de cossos i discs i la columna dinàmica o columna posterior, on són inserits tots els músculs amb l'excepció del psoas ilíac i del diafragma.

El començament de la producció de la lordosi lumbar i l'accentuació de la cervical van acompanyats d'un augment compensador de la cifosi dorsal que amb freqüència té tendència a progressar durant la infantesa fins a arribar al màxim en el període prepuberal. El fet que a la regió toràctica les forces de compressió actuïn a la part més anterior de la columna, tendeix a inhibir el creixement de la part anterior dels cossos vertebrals que, quan traspasa els límits de la normalitat, ocasiona el que hom anomena osteocondritis juvenil (que, en homenatge a l'autor que primer la descriví, és coneguda també amb el nom de deformitat de Scheuermann). Un nombre bastant elevat de nens presenten l'anomalia de la curtedat dels músculs extensors de la cuixa sobre la pelvis, o sigui la porció llarga del bíceps femoral, semimembranós i semitendinos, que redueix els graus de rotació cap avall de la pelvis en flexionar la columna vertebral durant l'estació bípeda. Això motiva un augment compensador de la cifosi dorsal que pot ésser causa freqüent de la deformitat de Scheuermann. La disminució de l'altura de la part anterior dels cossos vertebrals i de llurs discs produeix l'increment progressiu de la cifosi toràctica alhora que provoca l'augment compensador de les dues lordosis adjacents a ella, la cervical i la lumbar, que, en la segona fase de la vida, seran una de les causes més freqüents de dolors i lesions degeneratives en les porcions de la columna que tenen concavitats posteriors que han

estat adquirides massa tard. La configuració de la cifosi dorsal romandrà més o menys estable fins que aparegui la rarefacció òssia de l'edat madura, més precoç i intensa en les dones, per raons diverses, la més important de les quals és de natura hormonal. Per al desenvolupament de l'estació bípeda en l'home, ha calgut l'increment de la sensibilitat vegetativa i particularment de l'activitat muscular específica, amb la creació, com hem dia abans, d'aquells músculs petits als quals ha estat donat el nom d'intrínsecs, és a dir, músculs de rica innervació i de supeditació constant als estímuls que guien l'equilibri muscular. En posició més o menys vertical en l'estació erecta, la columna vertebral sosté, no solament el pes feixuc del crani, sinó el de tot el tronc; cal, per a evitar deformitats durant el creixement, un control músculo-nerviós exquisit que és exercit particularment a través d'aquests petits músculs que anomenem intrínsecs. D'ells depèn l'organització metamèrica de zones transversals que fan que cada sector de la columna actui equilibrant les possibles pressions exercides en el sector immediatament superior o inferior. Pensem el que s'esdevindria si no existia aquest control exquisit d'innervació i de regulació de la columna. En els anys de creixement, és a dir fins als 18-19 anys en l'home i 16-17 en la noia, la columna vertebral, com tots els ossos, és maleable, adaptable a les forces de pressió i distensió. Si no existia, doncs, un sistema regulador que fa que quan la columna tendeix a inclinar-se d'un costat s'exerceixi immediatament una força oposada en el sector immediatament superior, gairebé ningú no arribaria a l'edat adulta amb una espinada recta, d'acord amb la plomada. El desenvolupament d'aquests músculs intrínsecs compensadors i mantenidors de l'equilibri (que està controlat a distància, particularment des dels centres del cerebel) fa possible d'evitar les gran deformitats, principalment les laterals que coneixem en patologia amb el nom d'escoliosi.

Finalment, em cal només repetir que aquestes consideracions no estan basades en un coneixement extens que jo tingui de l'antropologia, sinó en l'estudi del desenvolupament de l'individu humà que ens ha permès de poder seguir pas a pas el que, si la llei de Haeckel és veritable, ha estat en la filogènia l'adquisició progressiva de l'estació bípeda, aquest privilegi que permet que ens estiguem hores parats sense gairebé l'ús de la força muscular per a mantenir-nos erectes, i que depèn d'haver pogut establir unes posicions d'hiperextensió del genoll i de l'anca, naturalment inverses, la de l'anca oberta cap endavant i la del genoll oberta cap endarrera. Això ens ha permès d'estalviar l'energia muscular que necessiten els antropoides pesants, els grans primats africans, particularment el goriila, en intentar de mantenir-se més d'un moment sobre llurs extremitats posteriors. Què ha estat primer? ¿Ha començat amb l'elevació del cap? ¿Ha estat primer l'adquisició progressiva de l'estació erecta el que

ha produït el desenvolupament mental? Això no ho sabem. És versemblant, però, que això va lligat amb la nostra manera de sentir i pensar, amb el que podríem anomenar, amb un terme vague, la nostra mentalitat, per la raó senzilla que, essent conscients d'una manera intuïtiva de la importància que té la posició erecta del cap damunt l'eix del cos, no hi ha cap religió coneguda que estableixi el bé cap avall, en el centre de la terra, i el mal, o sigui el que ens perjudica o ens enutja, enlaire. Nosaltres, quan ens sentim humiliats o decebuts, acotem el cap; quan ens sentim vençuts, també ajupim el cap; aleshores tornem a la posició que en altres temps, probablement en el curs de milions d'anys, els nostres avantpassats havien tingut. Per contra, quan pensem en el futur, quan pensem amb *elevació* el que nosaltres mateixos som, aixequem el cap enlaire i diem: cap allà hi ha l'esdevenidor. D'aquesta manera, no hi ha gaire diferència entre nosaltres i els pobles primitius, els aborígens d'Àustràlia o els habitants de les muntanyes de Nova Guinea, tots els quals situen la llum, la força, cap al sol, cap enlaire, i la malvestat allà on emergeixen, amb fum o amb olor de sofre, els dimonis, que vénen de baix. Què ens ha impulsat a fer això, no ho sabem. Com he dit abans, entràriem en el terreny de la metafísica o de la teologia que hem d'evitar, naturalment, si volem parlar amb una relativa precisió científica.

BIBLIOGRAFIA

1. AROMBOURG, C. — *Sur l'attitude en station verticale des Néanderthaliens*, «C. R. Acad. Sci.», París, 240, 804 (1955).
2. LEAKEY, L. S. B. — *L'évolution de l'Homme*, «Abbotempo», 1, 2 (1970).
3. STRAUS, W. L., Jr. — *Fossil evidence of the evolution of the erect, bipedestal posture*, «Clinical Orthopaedics, Philadelphia», 25, 9 (Smerts, Holanda 1962).
4. TRUETA, J. — *Studies of the development and decay of the human frame*, Heine-mann (Londres 1968).

DISCUSSIÓ

CRUSAFONT

Dues dades interessants: la posició bípeda anterior a dos milions d'anys. L'*Australopithecus* ja anava dret fa uns quatre milions d'anys.

La paleoenginyeria de què parlen els nord-americans no és, com ells

creuen haver descobert, una ciència nova, puix que el doctor TRUETA ens ha parlat de la mecànica del fèmur amb la seva estructura fibrilar, i de mecànica dels ossos en altres animals.

TRUETA

En esmentar dos milions d'anys m'he referit a la posició (tercera) bípeda parada; la deambulació té probablement més de cinc milions d'anys. Hom considera que les insercions dels músculs no eren suficients per a mantenir en bloqueig i aguantar hores la posició dempeus sense deambular.

CRUSAFONT

L'*Oreopithecus* no és avui considerat homínid. És una convergència cap a l'home, que no reeixí.

TRUETA

L'antropòleg només troba signes, com l'ús del taló, la posició del forat occipital, etc. Però existeixen paradoxes, com el cas d'un simi americà que presenta signes propis de la línia de l'home, però que no hi té res a veure.

VIVES

Quin és el futur de la posició bípeda? Primer, si pot millorar en un sentit purament funcional nostre; i, segon, si aquests milloraments, des d'un punt de vista biològic, podrien donar a un home esportiu o al clàssic lector o estudiós un profit i una comoditat més grans en les seves activitats.

TRUETA

La columna vertebral s'aguanta dreta gràcies a l'acció de dos grups de músculs antagonistes. Hi ha una columna estàtica de discs units per juntures fallides però que permeten un cert moviment de balanceig i

una columna dinàmica constituïda per una sèrie d'apèndixs i apòfisis, on hi ha tota una colla de músculs enganxats molt potents; tant, que, si no existissin els antagònics abdominals, l'home agafaria una posició enre-
ra, lordosi molt accentuada. En la joventut, quan hi ha l'equilibri muscular, la lordosi és força controlable. Amb l'edat, l'augment de pes i el deixar de fer exercicis, disminueix la força dels músculs anteriors i, amb el gran predomini dels posteriors, va accentuant-se la lordosi. Les facetes articu-
lars es claven unes dins les altres i apareixen espasmes i dolor.

CATALA

He cregut deduir de l'explicació del doctor TRUETA la consideració que el motor de l'hominització és l'adopció de la posició bípeda.

Hi ha l'escola cibernètica que considera que aquest motor ha estat la combinació entre mà lliure i cervell. I pregunto: ¿quina, de les dues causes, és la millor?

TRUETA

És com allò de l'ou i la gallina. Tot està relacionat. Un filòsof ale-
many, L. FEUERBACH, digué que hi havia hagut desenvolupament del cer-
vell perquè l'home aixecà el cap (però recordeu l'anècdota de la girafa).
Si la gravetat fos l'única força actuant no ens aixecaríem de terra. La
lluita antigravitacional és essencial a la vida. EINSTEIN digué: «He per-
dut la fe, però no l'esperança». L'home té una cerebració excepcional i
és l'única espècie que camina i s'aguanta dreta.

FOLCH

L'home neix en una situació de poc desenvolupament. Moltes adap-
tacions són adquirides després de néixer. Si aquestes lordosis aparegues-
sin en l'embrió, caldria pensar que no serien tan fàcils les involucions
senils. És curiós que no s'hagi produït selecció per a incorporar-les al
fetus. ¿Existeixen raons anatòmiques que dificultin, en aquest cas, la
posició del fetus dins l'úter? ¿Existeixen raons anatòmiques que acon-
sellin de mantenir la columna corbada en el fetus? ¿Existeixen raons genè-
tiques que recolzin la teoria segons la qual és millor que les lordosis es
produïxin després?

TRUETA

El fetus es troba en una posició d'aprofitament màxim de capacitat. Possiblement, perquè és un ou que es desenvolupa, no té altre sistema de cabuda. Hi ha certs caràcters transmesos (per exemple, aparició del cap del fèmur en cultiu d'embrió de conill sense intervenció de cap força externa).

FOLCH

Un embrió d'home ha d'abocar a una posició bípeda. Si un individu fos sotmès a condicions que no afavorissin la lordosi, ¿aquesta es desenvoluparia?

TRUETA

Crec que la tindria, però no sé fins a quin grau.

En certs pobles hi ha grups en els quals la dona té una pelvis més ampla que la de la dona d'altres pobles. (Influència de l'amplada de la pelvis de la mare. Límits més amplis per al moviment de l'infant.)

Un augment de la cifosi del tòrax pot donar lloc a una compressió de vèrtebres i a una osteondritis juvenil toràcica.

CASINOS

Com que l'índex de relació entre els membres anteriors i posteriors dels primats és constant per a cadascuna de les espècies, i que l'home passa per posicions no bípedes a la infància, correlatives funcionalment de posicions quadrúpedes o, podríem dir, arborícoles, ¿és que la relació entre els membres anteriors i posteriors de la infància de l'home és diferent de la de l'edat adulta? En una paraula, ¿hi ha correlació entre funció i anatomia?

TRUETA

Si el desenvolupament de la primera fase de la vida ha estat normal, ha d'ésser una malaltia la causa ocasional de lesió. Si hi ha degeneració

poden aparèixer grans deformitats (deformitats de genoll en dones que seuen molt). Les deformitats tardanes, després de la consolidació dels cartillags de creixement, només apareixen al final de la vida.

PREVOSTI

En resposta a la pregunta d'en Folch, cal dir que encara que no es desenvolupessin les curvatures per causa de posició, això no voldria dir la negació d'un caràcter genètic. No és heretada una estructura, sinó la norma de reacció enfront de factors ambientals.

PONS

El fet que un caràcter sigui heretat no vol dir que hagi d'aparèixer en la fenogènesi des del primer moment. Les mateixes hemoglobines són heretables i van variant, en el transcurs del procés embrionari, des de l'hemoglobina fetal fins a la normal.

El que passaria si se sotmetés l'organisme a una deformació, ja surt de les condicions normals (indis i deformitats cranials).

CRUSAFONT

Circula la frase: «L'home ve del simi». El doctor TRUETA diu que no se sap. Els paleontòlegs actuals diuen que ve d'un primat molt semblant a l'home, *Homo habilis*, molt semblant als australopitècids; molt semblant a l'home però sense consciència.

TRUETA

Hi ha caràcters en fòssils que hom creu que ja són una fase prèvia de l'home. No tenim evidència de quin ha estat el nostre passat. Han estat trobats graons entre els cinc-cents mil anys i els 2, 5 i 25 milions d'anys.

CRUSAFONT

No n'existeix una evidència completa, però sembla que, dels dos grups d'australopitècids, el tipus herbívor i feble hauria donat l'home, i l'altre, d'individus robusts, paurodents, s'extingí.

ASPECTES ADAPTATIUS DE L'EVOLUCIÓ HUMANA

per JOSEP PONS

L'anàlisi del polimorfisme de l'espècie humana posa de manifest que hi ha una variabilitat deguda a l'acció de factors indeterminístics. Però també és cert que la variabilitat de moltes característiques és de natura adaptativa.

Sobre aquest particular, convé de tenir present que en la persistència o expansió d'un grup humà juguen d'una manera important les particularitats de l'ambient. Ecologia, en el seu sentit més ampli, significa precisament l'interrelació dinàmica de la població amb el seu ambient total. Les variacions necessàries perquè una població pugui sobreviure en un determinat hàbitat reben el nom d'adaptacions. L'adaptabilitat podem considerar-la per a cada individu en particular o bé per a tota la població considerada en conjunt.

En els fenòmens d'adaptació convé distingir dos aspectes: d'un cantó, els canvis en les activitats corporals i socials, necessaris per a acomodar-se a les exigències de l'ambient; d'un altre, el mateix ambient és canviat (en el seus components vius i inanimats) per acostar-lo a les necessitats de l'organisme. Convé dir, doncs, que amb la paraula «ambient» s'entén la totalitat de les circumstàncies en què es troba la comunitat, tant les naturals com les que resulten quan aquestes són més o menys substituïdes per un medi domesticat o industrialitzat.

En el seu sentit més ampli, l'adaptació biològica comprèn el conjunt de processos bioquímics, fisiològics i genètics necessaris per a acomodar-se a les particularitats del medi. Afecta naturalment els aspectes funcionals i les estructures de què depenen aquestes funcions. Els fenòmens adaptatius apareixen en els grans esdeveniments evolutius, durant el creixement de l'individu i com a conseqüència de variacions ambientals de curta durada.

L'adaptació biològica implica la seva antítesi. És a dir, que si una manera de funcionar és adaptativa, una altra ho és menys o no ho és gens en les mateixes circumstàncies. D'aquí surt la idea de la selecció adapta-

tiva, o sigui, la selecció natural dels individus millor adaptats i l'extinció dels menys aptes, per fertilitat reduïda o bé per mort prematura. Així doncs, per l'efecte sobre cada individu, l'ambient influeix sobre la direcció i magnitud de l'evolució, i per aquest motiu la selecció natural pot ésser considerada com un factor creador i oportunistic en explorar noves vies evolutives que forneixen la mutació a l'atzar, la deriva genètica i la recombinació gènica en la reproducció sexual.

Les relacions entre les característiques anatòmiques i funcionals, d'una banda, i les diferències ambientals, d'una altra, no són fàcils d'establir. Com més diferents siguin els individus o poblacions, més fàcilment podrem trobar aquestes relacions. Dissortadament, en molts aspectes, els pobles d'avui dia són tan similars que és difícil de relacionar les diferències estructurals amb les diferents característiques ambientals. No obstant això, són coneguts molts aspectes adaptatius que expliquen algunes de les particularitats morfològiques i fisiològiques de l'home.

De fet els fenòmens adaptatius es presenten en tres nivells. El primer correspon a la selecció natural, durant generacions successives, dels genotips d'una població que mostren una millor adequació biològica respecte al medi en què els toca viure. El segon fa referència a les adaptacions que tenen lloc durant el creixement; es tracta de variacions fenotípiques generalment permanents després del creixement, i hom usa el nom de plasticitat per a distingir-les de les primeres. El tercer nivell és constituït per la capacitat d'aclimatació als petits canvis de curta durada, i és de natura reversible.

Adaptació, plasticitat i aclimatació actuen conjuntament o, més ben dit, d'una manera transgressiva. Com més gran sigui la plasticitat i la capacitat d'aclimatació adquirides, menys necessària serà la modificació genètica de la població per selecció natural. Naturalment que la capacitat d'aclimatació i la plasticitat han estat presumiblement seleccionades.

Convé afegir que, si bé es cert que en molts casos es presenta l'adaptació a un determinat ambient, en altres és l'home el que, per mitjà d'una migració selectiva, va en cerca d'un hàbitat que considera més convenient o més atractiu.

Com que aquí no podem fer una exposició exhaustiva de tot el fenomen adaptatiu, considerarem solament la influència d'una característica climàtica, l'adaptació al fred i a la calor i, en segon lloc, la migració del camp a la ciutat.

ADAPTACIÓ AL FRED I A LA CALOR

Es tracta d'un fenomen molt complex, puix que, juntament amb l'acció de l'ambient climàtic natural, hi actuen factors culturals que interfereixen amb el primer. En efecte, l'obtenció de vestits, foc i habitatges són aspectes culturals que permeten de disminuir les inclemències de l'ambient natural.

Com és ben sabut, l'home és un animal homeoterm que manté una temperatura del cos al voltant dels 37°. Una resposta homeotèrmica és que, quan fa fred, disminueix la circulació perifèrica. Si bé és cert que també es perd calor en la respiració, la pèrdua més important és a través de la pell. Per tant, la superfície de la pell és important en tractar de la pèrdua de calor (se sobreentén la superfície corporal relativa a la massa total del cos).

En els animals homeotermes han estat establertes lleis que relacionen la pèrdua de calor amb la massa i forma del cos. Aquestes lleis es basen en el fet que en variar la grandària del cos, la superfície varia segons els quadrats, i el volum segons els cubs, de les dimensions lineals. D'acord amb això, la regla de Bergmann diu que, dels cossos de la mateixa forma, els més grans tenen menys superfície relativa; per consegüent, els animals que s'adaptin al fred tendiran a ésser més grans, puix que en ells la relació de superfície (agent que difundeix calor) a massa del cos (agent que produeix calor) és més petita.

Al mateix temps, la regla d'Allen diu que les extremitats curtes disminueixen la relació de superfície a massa, i per aquest motiu les formes adaptades al fred tenen les extremitats més curtes.

NEWMAN (1961)⁵ aplica aquestes lleis a l'home i assenyala que la grandària general del cos, mesurada pel pes i també per l'estatura, es troba en correlació positiva amb el clima (especialment amb la temperatura del mes més fred). Considerant grans àrees de l'hemisferi Nord, com Xina, Europa i Estats Units, hom comprova un gradient que va, en general, de formes més grans en el nord a formes més petites en el sud.

Cal esmentar que hi ha excepcions a la regla de Bergmann; per exemple, els esquimals són petits, però rodanxons i d'extremitats curtes. Alguns pobles de l'Àfrica oriental han d'ésser també considerats aquí. Són alts però prims, i d'extremitats extraordinàriament llargues. La gran estatura dels watusi, per exemple, és una notable excepció a la llei de Bergmann; BAKER (1960)¹ pensa que pot haver-hi influït el fet que, essent una casta dominant, estaven menys subjectes a la tensió del treball i de la calor. Aquestes excepcions no ens han d'estranyar si tenim en compte

la complexitat de les interaccions entre els diferents factors ecològics i altres elements que intervenen en la fenogènesi. D'altra banda convé tenir present que no sempre una població es troba en el lloc on es diferencià, sinó que les migracions poden haver-la desplaçada a una àrea molt distant.

Deixant a part aquestes particularitats, ROBERTS (1953) ⁶ ha demostrat que la relació entre el pes i el clima es compleix a escala mundial; així comprova que en la regressió del pes sobre la temperatura mitjana anual, el pes disminueix en augmentar la temperatura. Igualment demostra ROBERTS que la regressió de l'altura relativa del tronc (altura del tronc/estatura) disminueix quan augmenta la temperatura mitjana, és a dir, que es troben cames relativament més llargues en els climes càlids. SCHREIDER (1950, 1951) ⁷ de manera semblant indica que la relació de pes a superfície del cos disminueix en augmentar la temperatura. NEWMAN (1961) ⁸ conclou finalment que la temperatura ambiental explica pràcticament el 80 % de la variança de la massa mitjana del cos de diferents poblacions de tot el món combinada adequadament amb l'estatura.

La forma del nas sembla també adaptada a les condicions climàtiques. A un clima càlid i humit, correspon el nas ample, potser per a facilitar el pas d l'aire als pulmons. Inversament, el clima fred és acompanyat d'una contracció de les formes nasals per tal d'impedir l'entrada excessiva d'aire fred. És ben cert que el prognatisme i la forma de l'arc dentari compliquen la interpretació del fenomen, però els coeficients de correlació calculats entre l'índex nasal i el clima són fora de dubte, tant si hom considera la temperatura ambiental com la pressió de vapor de l'aire, però els valors més alts dels coeficients de correlació són obtinguts respecte a la pressió de vapor. Això explicaria per què la forma estreta del nas es troba en deserts calents i freds però ambdós d'aire molt sec. És sabut que la vitalitat i activitat de l'epiteli ciliar del tracte respiratori es redueix més per la sequedat de l'aire que per les temperatures altes o baixes. Convé d'assenyalar que, com és lògic, hi ha excepcions degudes tant a les raons de morfologia facial abans indicades, com a migracions més o menys recents, ja que cal suposar que la pressió selectiva determinada per la morfologia nasal ha d'ésser força baixa. Dels diferents pobles mongoloides, els esquimals són els de nas més estret.

Quan passem a l'extrem oposat de l'escala tèrmica, es presenten els fenòmens adaptatius a la calor excessiva. Convé de distingir dos tipus de calor: la calor humida i la calor seca.

En un lloc calorós, d'humitat alta amb il·luminació solar no excessiva i on hom treballi durament, es posa en tensió el sistema de regulació tèrmica de l'individu. Després d'una setmana d'aclimatació en aquest ambient millora la tolerància per mitjà d'un augment de la sudació i una disminució de la tensió cardiovascular (WEINER, 1964) ⁹.

La majoria dels primats viuen en aquests ambients de selva tropical. En opinió de molts, avantpassats de l'home visqueren durant un cert període en una zona calenta i humida amb poc moviment de l'aire i reduïda acció solar directa. En aquestes circumstàncies la calor és ben tolerada durant el descans, però el treball intens produeix la tensió funcional ja esmentada.

A les regions més seques i obertes, de latitud baixa, on és possible que en un període posterior els progenitors de l'home desenvolupessin la posició erecta i l'economia de caçadors i recollectors, la suor s'evapora més fàcilment, però la llum solar que actua sobre l'home i sobre els objectes que l'envolten constitueix una severa càrrega de calor radiant en la problemàtica de l'adaptació a la calor.

En aquestes circumstàncies la sudació és molt important i la postura erecta redueix la superfície directament exposada a la llum solar, en comparació amb els quadrúpedes. Si el cabell, almenys el llarg i rígid, pot haver estat una protecció contra la calor, és naturalment qüestionable. En tot cas, la nuesa del cos, més que una avantatge com alguns antropòlegs han assenyalat equivocadament, degué ésser més aviat una dificultat per a adaptar-se a la vida desèrtica, fins que l'home trobà un accés més fàcil a l'aigua per mitjà de recipients o es cobrí amb algun tipus de vestimenta. Convé tenir present que l'home no pot beure molta aigua d'un cop, però en una hora pot suar més que qualsevol altre mamífer dels que han pogut ésser estudiats en aquest sentit. Abans que l'home aprengué a transportar aigua amb ell, l'ocupació humana dels espais oberts i de la sabana féu necessari de trobar la manera de poder beure aigua amb freqüència.

D'una manera general hem de recalcar que l'absorció i pèrdua de calor en l'espècie humana és un fenomen de superfície. Però la investigació de possibles diferències entre les poblacions cal centrar-la no solament en la superfície de la pell sinó també en la natura de les seves estructures: pigments, pèl, glàndules sudorípares, etc.

La qüestió del pigment no és senzilla. Els habitants de les zones equatorials són de pell fosca. Així s'esdevé a Melanèsia, sud de l'Índia i Àfrica, tot i que pels altres caràcters biològics les gents d'aquestes zones són molt diferents. El color semblant de la pell és conseqüència d'una acció adaptativa comuna, més que no pas d'un origen comú.

No està pas totalment aclarit per què la pell fosca és adaptativa en els climes calorosos. Si bé és cert que la pell clara reflecteix millor la calor radiant, la pell fosca protegeix millor el cos. Entre altres aspectes assenyalarem que la pell fosca inhibeix les cremades pel sol i aquestes interfeixen la resposta de sudació. La pell fosca protegeix contra una excessiva radiació ultraviolada. En les zones geogràfiques amb molt de sol a

l'estiu i poc a l'hivern, la capacitat de variar de pigmentació segons el grau d'acció solar és més adaptativa que no pas tenir una quantitat constant de pigment. Ha estat comprovat que aquesta capacitat varia considerablement d'unes persones a unes altres.

El principal pigment de la pell és la melanina, i el control de la seva producció és evidentment poligenètic. LIVINGSTONE (1969)⁴, mitjançant l'ús de computadors i admetent un cert avantatge selectiu, calcula la distribució teòrica de la pigmentació en anar de nord a sud a Europa, Orient Pròxim i Africa. Els seus resultats són concordants amb la realitat, és a dir, amb la pigmentació general i amb els fenòmens migratoris més recents. La baixa taxa selectiva suposada explica que, després d'uns centenars d'anys, els europeus dels tròpics siguin encara de pell clara, i foscos els negres dels Estats Units. Però després d'alguns mil·lenis els amerindis dels tròpics són lleugerament més foscos que els d'Amèrica del Nord.

El paper del pèl en la tolerància de la calor és difícil d'establir. Com ja hem indicat, potser la retenció del cabell estigui relacionada amb el fet que el cap és la part del cos més exposada al sol del migdia, però resta sense aclarir la influència dels diferents colors i formes dels cabells. Essencialment res no se sap referent a l'època que els progenitors de l'home comencen a tenir el cos sense pèl i si això s'anticipa a l'ús de vestits i capells.

Respecte a les glàndules sudorípares, hem de dir que hom creia que els negres en tenien més que els blancs o bé que eren més eficients. Re-comptes acurats demostren que no és pas així. L'única diferència coneguda és que els individus obesos tenen menys glàndules per unitat de superfície de pell que els prims. Les persones de diferent tipus constitucional semblen tenir el mateix nombre total de glàndules (KNIP, 1969)².

CIUTAT I CAMP

La humanitat no es troba uniformement repartida sobre la superfície de la terra. Els factors geogràfics són, en molts casos, responsables d'aquesta manca d'uniformitat. Però, a part d'ells, altres factors determinen una diferenciació dins la col·lectivitat humana. Ens referim a la diferenciació en ciutat i camp. Al camp li correspon essencialment la producció dels mitjans de subsistència, i a la ciutat la producció industrial.

Moltes ciutats es caracteritzen, avui dia, per un creixement intens, produït no tan sols per llur propi excedent de natalitat, sinó principalment per una immigració procedent del camp. Les causes que determinen la migració del camp a la ciutat són diverses. Més aviat hauríem de parlar d'un complex de causes, que aquí no ens correspon de discu-

tir; podem indicar entre les més importants les circumstàncies econòmiques, la major possibilitat de treball en una ciutat, un treball menys dur i més regular, i també les facilitats que ofereix la ciutat per a les activitats intel·lectuals.

Des del punt de vista biològic ens interessa d'assenyalar que, d'una manera general (hi ha naturalment moltes excepcions), es tracta de migracions selectives. Dit d'una altra manera, que les persones que emigren a la ciutat no són una mostra a l'atzar extreta de la població camperola.

Assenyalem, en primer lloc, una certa selecció segons l'edat i el sexe. Semblantment al que s'esdevé en les altres migracions, són els joves principalment en l'edat d'escollir professió els qui amb una major freqüència es desplacen a la ciutat. Per contra, respecte al sexe no hi ha aquesta concordança, puix que, si bé la dona és en general menys mòbil que l'home des del punt de vista migratori, en el cas de les migracions cap a les ciutats els termes resten invertits, possiblement perquè l'economia rural ofereix menys possibilitats per a les tasques femenines, en comparació de les que ofereix a l'home, i per això les dones resten desplaçades passivament. Naturalment, hi ha excepcions a aquest fenomen.

Continuant amb els diferents aspectes d'aquesta migració selectiva, convé afegir que els individus que emigren són, respecte als que resten al camp, persones amb més sensibilitat vegetativa, hormonal i cerebral. Naturalment aquestes diferències són únicament vàlides a nivell estadístic, o sigui que són diferències significatives en els valors mitjans però no a escala individual.

D'acord amb el que acabem de dir i segons investigacions alemanyes i anglo-nord-americanes sembla que les persones amb millors aptituds intel·lectuals emigren en més gran nombre que les menys dotades. És cert que una considerable part dels individus intel·ligents solen restar al camp, però per terme mitjà són els més eixerits i amb esperit més despert els que se senten atrets per la gran ciutat.

Altres observacions que no permeten encara d'establir un quadre definitiu, indiquen que els qui tenen una major capacitat de reacció tenen també un ritme més ràpid de desenvolupament i de creixença; són doncs més alts, amb una major capacitat craniana i emergència dentària més precoç.

* * *

Acabem de veure dos aspectes de la diferenciació humana entre els molts que hauríem pogut considerar. Un d'ells mogut fonamentalment per l'ambient natural climàtic, l'altre conseqüència de l'ambient social. Aquesta exposició no és ni molt menys exhaustiva, sinó solament una

mostra. Voldríem afegir, però, que el fenomen general de l'adaptació humana és molt complex perquè també ho són les interaccions entre els diferents factors que hi intervenen. Pot ocórrer que una bona adaptació genètica en un lloc no continuï quan varien les circumstàncies. Per exemple, és ben conegut que en certes àrees baixes del planeta els heterozigots, per la ciclèmia i talassèmia, tenen més resistència a la malària endèmica que els homozigots de l'allel normal. Però aquesta immunitat no es presenta en els habitants adaptats a les grans altures, ja que els heterozigots poden estar també sotmesos a les crisis hemolítiques. És comprensible que en aquest mitjà no resulti adaptativa qualsevol reducció en la capacitat per a transportar oxigen.

Afegim encara que, a la complexitat natural del fenomen adaptatiu, cal ajuntar-hi la dificultat del seu estudi, puix que per raons òbvies no podem analitzar-lo en l'espècie humana com ho fariem amb animals de laboratori. No és possible l'estudi separat de cada factor amb independència dels altres, ni tampoc disposar de suficient material genèticament uniforme.

Per acabar, direm que l'estudi ampli del procés adaptatiu ens aniria demostrant que d'una banda l'home s'adapta a les circumstàncies ambientals d'acord amb les seves possibilitats evolutives d'índole biològica. Però, alhora, gràcies a la seva cultura, l'home governa cada vegada més les adversitats de l'ambient natural. Aquest ha deixat de tenir la severitat d'altres èpoques. Els perills són ara provocats pel mateix home. Encara que pugui semblar una paradoxa, hem de dir que el pitjor adversari amb què avui dia s'enfronta l'home és la pròpia humanitat.

BIBLIOGRAFIA

1. BAKER, P. T. — *Climate, culture and evolution*, «Human Biology», 32, 3-16 (1960).
2. KNIP, A. S. — *Measurement and regional distribution of functioning eccrine sweat glands in male and female caucasians*, «Human Biology», 41, 380-387 (1969).
3. LASKER, G. W. — *Human Biological Adaptability*, «Science», 166, 1480-1486 (1969).
4. LIVINGSTONE, F. B. — *Polygenic models for the evolution of human skin color differences*, «Human Biology», 41, 480-493 (1969).
5. NEWMAN, M. T. — «Ann. N. Y. Acad. Sci.», 91, 617 (1961). Cit. en Lasker (1969).
6. ROBERTS, D. F. — *Body weight, race and climate*, «Amer. J. Phys. Anthrop.», 11, 533-558 (1953).
7. SCHREIDER, E. — «Nature», 165, 286 (1950); «Nature», 167, 823 (1951). Cit. en Lasker (1969).
8. WEINER, J. S. — *Human ecology*, Part V d'«Human Biology», Oxford University Press. (1964).

DISCUSSIÓ

CRUSAFONT

¿Quina relació pot tenir la llei de Bergmann amb la llei paleontològica de Deperet: augment de talla dels mamífers? Excepte rosegadors, insectívors, dermòpters i quiròpters, tots els altres han augmentat de talla des de llur origen, i no pas per canvi de clima. ¿Hi ha alguna explicació d'aquest fenomen?

PONS

El fenomen és complex. L'home ha experimentat un augment d'estatura, independentment del compliment de la llei de Bergmann i Allen a escala mundial. Hom ha parlat d'un fenomen d'heterosi com a causa probable.

CRUSAFONT

Hi ha alguna explicació de tipus genètic?

CATALA

Hom diu que l'home primitiu tenia la pell fosca perquè havia de fer front a fenòmens climàtics tan adversos. Pot ésser mantingut?

PONS

Com era el color de la pell en l'home primitiu, és pura especulació. Igualment com quan deixa de tenir pèl i es fa la nuesa. No se sap.

MARGALEF

Pel que fa a la relació entre gradients de mida i augment de mida de moltes sèries paleontològiques, la llei de Bergmann és part d'un fenomen més complex; també existeix en organismes sense regulació tèrmica. Existeixen moltes raons quant a l'augment de mida en sèries filogenètiques. Exemple: gat i rata: a gats més grossos, rates més grosses. Pel sol fet d'ésser més gros, un organisme també té més control del medi intern. Altrament, en molts animals, el nombre de descendents i la protecció d'aquests és major quan l'organisme és més gros. Això és un avantatge que perdura si no hi ha un inconvenient especial que ho talli. Les sargantanes a Eivissa són més grosses i més melàniques: això tal vegada està en relació amb el dèficit de depredadors.

CRUSAFONT

La insularitat pot donar gegantisme o nanisme.

MARGALEF

A l'illa de Malta, els elefants que hi havia no pogueren persistir-hi per manca de menjar i tingueren un creixement molt lent.

En general podem parlar sobre l'augment de mida, d'una manera estadística, i és molt probable que s'hi puguin trobar raons de tipus genètic.

PREVOSTI

A les illes hi ha menys competència i l'evolució dona formes més diferenciades. En alguns casos potser que es donin formes més grans, que en les condicions normals amb les competències amb altres no serien eficaces i serien més petites, i en altres potser que passi al contrari que en una illa, amb menys control de selecció.

CRUSAFONT

Hi ha més variabilitat en una illa que en el continent, constatat d'una manera paleontològica.

RESUM DEL COL·LOQUI

per A. PREVOSTI

En organitzar una reunió com la que acabem de tenir, i a causa del nombre reduït de persones existents al nostre país que s'ocupen del tema que hom vol tractar, freqüentment ens veiem obligats a fer-ho en un sentit molt ampli. Aquesta situació que neix d'una dificultat, té, no gensemenys, un avantatge per als qui hi participen. Sortim per unes hores dels nostres horitzons d'especialistes i tenim l'oportunitat de contrastar els nostres punts de vista amb els obtinguts des d'angles diferents per persones que treballen amb materials, tècniques, idees i fins i tot llenguatge diferents dels emprats pels especialistes del nostre camp.

A conseqüència d'això, és evident que la reunió perd profunditat. Jo crec que tots els qui acabem de participar en aquest col·loqui en sortim amb el regust de no haver pogut tractar adequadament els problemes que més ens preocupen, que solen ésser problemes d'especialista. En el meu cas concret, per exemple, m'hauria agradat molt de poder discutir a fons la qüestió de si són els models de mutació-deriva o bé de mutació-selecció els adients per a explicar la variabilitat en el camp molecular, que trobem a les poblacions. Tanmateix, haver pretès això hauria estat adoptar una posició no adaptativa. L'adaptació a l'ambient, com ens ensenya la teoria de la selecció natural, és oportunística i porta a l'exploració eficaç de les circumstàncies reals i concretes amb què es troba cada població. Jo crec que la població de biòlegs ací reunits hem de cercar el profit que les nostres circumstàncies ens permeten.

Una reunió de gent molt diferent com la que acabem de tenir, ens ha de servir per a recapacitar i preguntar-nos: on som? ¿Com enllacem els nostres coneixement i problemes d'especialistes amb els d'altres que treballen amb un interès i un entusiasme iguals als nostres dins uns horitzons diferents? El conjunt dels assistents a aquesta reunió concebem l'Univers com un sistema en evolució i estem d'acord amb l'esquema que ens va posar ORÓ a la pissarra començant per un interrogant abans de l'hidrogen i acabant en un interrogant després de l'home. Potser alguns només

discreparíem en el nombre d'interrogants existents entre aquests dos extrems, perquè, en lloc de l'únic que hi va posar ell, entre l'evolució química i l'evolució biològica, nosaltres n'hi posaríem més. Probablement cadascun de nosaltres tindria tendència a posar-hi més interrogants i a posar-los més grans, dins la part del procés evolutiu de què som especialistes. És evident que allò que coneixem menys tendim a simplificar-ho i ens acontentem amb conèixer-ho sense gaire profunditat, amb què se'ns poden escapar problemes que són fonamentals. Per contra, l'anàlisi detallada que es requereix per a arribar a un coneixement sòlid, té el perill de conduir a una visió de poca perspectiva, en la qual problemes petits, de detall, ens apareixen com a fonamentals. Jo crec que, en una reunió com la que acabem de tenir, això es posa clarament de manifest, i voldria resumir l'experiència que, com a especialista en Genètica de Poblacions, preocupat per tant pel coneixement dels mecanismes de l'evolució biològica, n'he tret.

Hem començat el col·loqui amb la presentació, per un físic, de la fase que podríem dir física de l'evolució de l'Univers. MARTORELL ens ha explicat que l'hidrogen i la «pols» còsmica es reuneixen en certes zones amb major densitat, formant les galàxies, dins les quals també s'originen punts de major concentració que constitueixen les estrelles. En l'evolució d'aquestes es produeix l'evolució dels elements des de l'hidrogen i l'heli, passant pel carbó, l'oxigen i altres elements relativament lleugers, després pels del grup del ferro, i finalment els elements més pesants. En tots aquests processos veiem en acció lleis purament físiques, que, repetitivament i en llocs de l'Univers molt allunyats els uns dels altres, es desenvolupen de la mateixa manera, donant resultats idèntics o només amb diferències quantitatives. Com ens ha dit ORÓ, ja a aquest nivell es posa de manifest que el major premi en els processos evolutius el tenen els sistemes més estables: l'abundància de carbó a l'Univers no s'explica perquè aquest element tingui una gran probabilitat de formació, sinó perquè és molt estable, perquè la matèria que s'organitza en el sistema atòmic del carbó té poca probabilitat de canviar.

ORÓ, en parlar-nos de l'evolució química des de molècules senzilles o simples radicals químics fins als aminoàcids que hom detecta als meteorits, ens ha presentat processos amb característiques semblants, en termes generals, als de l'evolució dels elements. Tenim igualment processos que es produeixen en molts llocs de l'Univers i amb resultats semblants, als quals sembla que necessàriament hom ha d'arribar, tenint en compte les propietats de la matèria i algunes consideracions de tipus estadístic. Pensant en l'origen de la vida, ens ha assenyalat ORÓ que entre les molècules que tenen aquest origen, les que més abunden són orgàniques o almenys, com l'aigua, molècules necessàries per a la vida que nosaltres

coneixem i per als processos de biogènesi. ¿Vol dir això que els sistemes vivents, com els sistemes atòmics i els moleculars, han estat originats i s'estan originant en la forma que coneixem a la Terra, o en aquesta forma i en algunes altres variants que desconeixem, repetitivament i en molts llocs de l'Univers? No ho sabem, però no sembla gens iHògic de pensar que sigui així.

Amb el tema de GELPí hem saltat l'interrogant de l'esquema general de l'evolució que ens ha presentat ORÓ. Ja som a l'evolució biològica i ben avançada, puix que les dades que ens presenta es refereixen a sistemes biològics cel·lulars amb un metabolisme força evolucionat, per tal de poder sintetitzar els lípids fòssils que detecta. Ens demostra que l'anàlisi química permet una ampliació del registre fòssil, que redueix pel costat de l'evolució biològica l'interrogant que separa aquesta de l'evolució química.

SANCHO ens presenta, en especial a través dels seus estudis aplicant la taxonomia numèrica, un panorama de la variabilitat en els sistemes biològics al nivell de l'organització procariòtica. El que ens diu ens suscita dubtes sobre si els conceptes que fem generalment per a estudiar la variabilitat dels sistemes vivents, i que neixen de la consideració dels eucariotes i especialment dels eucariotes superiors, són operants en els procariotes. És evident que les diferents característiques en la variabilitat d'uns i altres poden obeir a diferències, també, en les característiques en el procés i en els mecanismes de l'evolució. En aquest sentit la transmissió episòmica, entre entitats que semblen estar taxonòmicament força diferenciades, pot tenir una importància considerable. L'anàlisi de la variabilitat en els procariotes ens fa pensar que l'espècie biològica, com una propietat més dels sistemes vivents, és potser un resultat de l'evolució, que no ha estat assolit fins arribar a l'organització eucariòtica, amb el sistema genètic i mode de reproducció propis d'aquest nivell d'organització.

En les comunicacions de PALAU i de SUBIRANA, i també en la de GONZÁLEZ i DUARTE, bé que hom tracta de l'evolució molecular, les molècules que hi són estudiades són de sistemes eucariotes. Amb això, crec que els biòlegs estarem d'acord que ens hem saltat un altre interrogant, el del pas de l'organització procariòtica a l'eucariòtica.

L'estructura primària de les proteïnes és el fenotip que reflecteix més exactament el genotip; per això llur estudi és especialment interessant des del punt de vista evolutiu; però, a causa de l'estructura secundària, terciària i quaternària, les proteïnes també tenen una funció que, a través del mecanisme de la selecció natural, determina llur futur a l'evolució. Per això, el futur dels canvis en l'estructura primària que repercuten en les altres estructures i en la funció, depèn de la selecció, i en

aquest cas l'evolució de la proteïna és dirigida pel fenotip; però, si existeixen canvis en l'estructura primària que no repercutixin en la funció de les molècules, allò que anomenem variants neutres, llur presència en les poblacions només dependrà del genotip i de l'atzar. Aquesta alternativa és la que ha flotat com un interrogant durant l'exposició i la discussió d'aquestes ponències. PALAU i SUBIRANA, el primer presentant dades d'histones extraordinàriament estables durant l'evolució, i el segon d'una proteïna associada a l'ADN dels espermatozoides d'una sèrie d'animals, tracten el problema de l'evolució de les proteïnes, comparant proteïnes d'espècies diferents, que semblen homòlogues, en les quals la diferenciació ja s'ha produït. GONZÁLEZ i DUARTE presenta dades de la variació de les proteïnes dins la mateixa espècie i dins una mateixa població; agafa, per tant, el procés en el seu origen, mentre que SUBIRANA i PALAU ens en presenten el resultat. És evident que els dos enfocaments són necessaris i que es complementen.

Mentre que les proteïnes constitueixen el nivell fenotípic més pròxim al genotip, les dades que ens presenta Ros sobre gasteròpodes marins corresponen als nivells que n'estan més allunyats. En aquests, que depenen de la integració de les propietats de tot l'organisme, la selecció sembla predominant sobre els altres mecanismes evolutius. Ens presenta Ros casos en els quals l'especiació simpàtrica sembla molt possible, que corresponen a una situació poc freqüent i, per tant, d'interès especial.

En parlar de l'evolució biològica hem introduït conceptes com adaptació, selecció natural, funció, que hauria semblat una heretgia utilitzar en parlar d'evolució físico-química. ¿Això vol dir que al nivell estructural de les combinacions de molècules que trobem als sistemes vivents apareixen propietats noves? La base d'aquesta possibilitat és que els sistemes biològics resulten de la integració de dos sistemes, el sistema genètic i el sistema fenotípic. El sistema genètic és la base d'una mena d'estabilitat que no trobem a les molècules ni als àtoms, l'estabilitat basada en la reproducció, és a dir, en l'autocòpia del sistema. Aquesta estabilitat sembla que resulta molt més eficaç que, per exemple, la dels àtoms del carboni, puix que permet, per la utilització dels mecanismes de mutació i selecció natural, anar incrementant l'estabilitat del sistema produint les adaptacions i, sobretot, unes propietats homeostàtiques creixents.

A la sessió d'avui CRUSAFONT ens ha assenyalat la importància de la paleontologia per a la teoria de l'evolució. És evident que les dades més fermes que tenim sobre l'existència real de l'evolució i dels resultats que aquesta ha anat produint al llarg del temps, les dona la paleontologia. Per tant, em sembla que tots hem d'estar d'acord que qualsevol teoria de l'evolució ha d'ésser congruent amb les dades paleontològiques, si hom vol sostenir-la científicament. Treballs com els de SIMPSON demos-

tren que aquesta congruència existeix en la teoria de l'evolució per mutació a l'atzar i selecció natural.

La comunicació de TRUETA ha vingut a equilibrar una mica el contingut del col·loqui. Hem parlat molt de molècules, dels camps més simples dels sistemes en evolució. TRUETA ens ha parlat del camp molt més complex de l'anatomia i la funció. Amb el que ens ha dit ha estat evidenciat que aquests camps, bé que explorats fa més temps des del punt de vista de l'evolució, cal continuar investigant-los, puix que podem obtenir-ne resultats tan interessants com els que acabem d'escoltar. La posició bípeda a l'home ens ha estat presentada segons la llarga experiència de patòleg de TRUETA com un caràcter que encara no ha assolit del tot la seva màxima eficàcia biològica. És normal que ens trobem amb caràcters que han assolit una estabilitat evolutiva, i és rar de trobar-ne en procés d'evolució, com en el cas de la posició bípeda. Aquests són especialment útils per a l'anàlisi del mecanisme de l'evolució.

Finalment, PONS ens ha presentat una síntesi indicant que tot el que sabem del procés i del mecanisme de l'evolució és aplicable també a l'home. Ens demostra, tanmateix, que l'ambient en què es troba l'home, i al qual, per tant, s'ha d'adaptar biològicament, és més complex que el dels altres éssers vius. A l'ambient físic i biòtic a què tots aquests estan sotmesos, cal afegir en el cas de l'home l'ambient cultural, que ell mateix ha produït. D'altra part, aquesta facultat humana de crear un ambient és la base que l'home pugui convertir el procés purament biològic de la seva evolució en un procés dirigit per ell mateix, en el qual, sense actuar en desacord amb les lleis biològiques —la qual cosa seria suïcida—, els determinants del curs de l'evolució deixin d'ésser només biològics.

Revisant el panorama que sorgeix d'aquesta reunió, veiem que l'Univers se'ns presenta, en conjunt, com un sistema en evolució. Ens podem preguntar: ¿és aquesta la concepció a què arribaria un científic que, prescindint de les dades d'observació que tenim i algunes de les quals hem discutit en aquesta reunió, volgués, aplicant només els principis de la física, deduir la història de l'Univers i predir-ne el futur? Probablement no. Hem vist que des de sistemes totalment desorganitzats, hom ha anat passant a sistemes progressivament més complexos i organitzats, fins a arribar a nivells com els de les societats humanes. La simple aplicació dels principis de la física, i penso especialment en el segon principi de la termodinàmica, probablement prediria una desorganització progressiva, tot al contrari d'allò que l'observació sembla indicar. Potser el que té de més paradoxal aquesta situació és que arribem a la concepció evolutiva sense necessitat d'arraconar cap dels principis de la física, ni tan sols el segon de la termodinàmica. Cal pensar que coneixem encara molt poc les propietats d'estructuració de la matèria i les lleis que la regeixen.

PARTICIPANTS

Són indicades en rodó les pàgines on comencen les aportacions originals.

AIGUADER	88
CASINOS, A.	152
CATALÀ, S.	151, 163
CRUSAFONT, M.	123, 137, 138, 139, 140, 149, 150, 153, 163, 164
DOMINGO, P.	90
FOLCH, R.	151, 152
GADEA, E.	62, 69, 72, 121
GARDEÑAS	138
GELPÍ, E.	41, 50, 51, 88
GIBERT, J. M.	27
GONZÀLEZ, R.	91
MARGALEF, R.	89, 137, 164
MARTORELL, J.	7
ORÓ, J.	13, 50
PALAU, J.	53, 62, 64, 71
PARELLÓ, J.	63, 70
PARÉS, R.	64, 69, 89
PONS, J.	139, 153, 155, 163
PREVOSTI, A.	50, 62, 63, 70, 71, 89, 137, 138, 153, 164
ROS, J-D.	101, 120, 121
SANCHO, J.	73, 88, 89, 90
SUBIRANA, J. A.	65, 69, 70, 71, 72
TRUETA, J.	141, 150, 151, 152, 153
VALLMITJANA, Ll.	120
VIÑAS, J.	140
VIVES	150

TAULA

<i>L'evolució de l'univers</i> , per J. MARTORELL	7
<i>Molècules orgàniques a l'espai interstelar</i> , per J. ORÓ . .	13
<i>Compostos orgànics i organogènics de la Lluna i meteorits.</i> per J. M. GIBERT	27
<i>Geoquímica i evolució</i> , per E. GELFÍ	41
<i>L'evolució vista a través de l'estudi de la composició de les</i> <i>proteïnes. Hipòtesis evolutives de protamines i d'histo-</i> <i>nes</i> , per J. PALAU	53
<i>Sobre els mecanismes d'evolució de les proteïnes</i> , per J. A. SUBIRANA	65
<i>Taxonomia i evolució en els bacteris</i> , per J. SANCHO . .	73
<i>Significat evolutiu dels polimorfismes enzimàtics</i> , per R. GON- ZÁLEZ	91
<i>Competència i evolució en espècies veïnes de gasteròpodes</i> <i>marins</i> , per J-D. ROS	101
<i>La paleontologia en l'evolució</i> , per M. CRUSAFONT . . .	123
<i>L'adquisició de la posició bípeda</i> , per J. TRUETA . . .	141
<i>Aspectes adaptatius de l'evolució humana</i> , per J. PONS . .	155
<i>Resum del col·loqui</i> , per A. PREVOSTI	165
<i>Participants</i>	171

ACABAT D'IMPRIMIR ALS
TALLERS GRÀFICS A. NÚÑEZ
DE BARCELONA
EL DIA 18 DE JUNY DE 1974
GRAVATS DE J. M. LLOVET

