

EVOLUCIÓ NATURAL I EVOLUCIÓ ARTIFICIAL

ANTONI PREVOSTI

Professor Emèrit de Genètica. Facultat de Biologia. Universitat de Barcelona

La característica que diferencia més fonamentalment els sistemes vivents dels fisicoquímics és portar informació codificada sobre les característiques del món en què viuen, en què es basa la seva supervivència. Aquesta informació es manifesta tant en l'estructura com en el funcionament dels éssers vius. En els processos de morfogènesi cel·lular i en els de desenvolupament es formen estructures que funcionen d'acord amb les lleis que regeixen la matèria a la natura, que són eficaces per al funcionament dels sistemes.

A nivell cel·lular s'organitzen cloroplasts que tenen la composició i l'estructura adients per funcionar eficaçment en la transformació de l'energia lluminosa en química, d'acord amb les lleis de l'energètica; es formen cilis i flagels amb una composició i estructura adequades per a la seva funció mecànica en el moviment cel·lular; la composició i l'estructura de les taques de pigments fotosensibles són apropiades per detectar els estímuls lluminosos del món extern, etc. En el desenvolupament dels organismes pluricel·lulars, es formen òrgans amb les més variades funcions. Per exemple, peces esquelètiques amb estructura i composició adequades per servir de carcassa al cos o per ser utilitzades com a palanques en el moviment, d'acord amb les lleis de la mecànica. Ulls en els que es combinen els components i l'estructura aptes per funcionar com a òrgans visuals segons les lleis de l'òptica i de la fotoquímica. I així podríem continuar amb una innombrable llista de casos. En síntesi, la informació codificada s'utilitza per construir un sistema, l'ésser viu, que funciona d'acord amb les lleis de la matèria i, a més, pot utilitzar aquestes lleis per detectar les situacions del món extern importants per a ell i per respondre-hi adequadament.

La codificació de la informació és el resultat més fonamental de l'evolució biològica. Es basa en la propietat de reproduir-se que tenen els éssers vius en general com a sistemes, i en particular les molècules portadores de la informació codificada (la informació genètica). La reproducció fa possible la selecció natural de les mutacions aleatòries que es produeixen en el material genètic. A més cooperen amb la selecció natural en la codificació d'informació, la deriva genètica i la recombinació genètica. En el que segueix analitzarem i valorarem la significació d'aquests elements de l'evolució.

La informació codificada

Tots els sistemes, tant els inorgànics com els orgànics, tenen informació. No obstant això, els vivents a més de tenir-la en l'organisme, en el fenotip diríem en termes genètics, també la porten codificada en el genoma. Portar la informació codificada fa compatibles la reproducció amb la complexitat, ja que aquesta pot organitzar-se de nou a partir dels elements reproductors senzills, utilitzant la informació codificada. Això és especialment clar en el desenvolupament dels organismes pluricel·lulars encara que també és evident en la duplicació cel·lular. És difícil de concebre que un sistema complex pugui replicar-se directament com s'observa per exemple en els proteïnoides de Fox o en molècules com els viroides. S'ha dit molt que una de les característiques distintives dels éssers vius és la seva complexitat, però l'origen d'aquesta complexitat és la facultat que tenen de codificar informació.

El sentit en què estem utilitzant el terme informació, en referir-nos a la codificada en els éssers vius, no correspon al concepte en què s'utilitza aquest terme en física. Segurament aquí el concepte és més complex i menys precís. Passem a analitzar-lo. Em sembla propi utilitzar el concepte físic en tractar de la diversificació i la complexificació dels sistemes vivents que s'han produït en el transcurs de l'evolució. Aquests aspectes poden tractar-se quantitativament d'acord amb la teoria de la informació. Malgrat això, la informació codificada en els éssers vius té altres caràcters, potser més importants que el quantitatiu. Com digué Schmalhausen (1960), en virtut de la selecció natural, en el curs de l'evolució augmenta la qualitat de la informació. A més, un altre aspecte diferencial de la informació codificada en el genoma és ser activa. Al començament d'aquest article ens referíem a la qualitat de la informació en dir que els éssers vius portem informació codificada sobre les característiques del món en que viuen importants per al seu funcionament eficaç. Per matissar el sentit que té la qualitat d'aquesta informació podríem dir que dona als éssers un «coneixement» o «saber» del món que els fa possible funcionar i comportar-se eficaçment i, en conseqüència, sobreviure. Aquest «saber» és el resultat d'una experiència adquirida per tempteig, mitjançant el mecanisme evolutiu basat en la mutació a l'atzar, la recombinació genètica i la selecció natural.

La utilització dels termes «coneixement» o «saber» per expressar el sentit de la qualitat de la informació genètica no em satisfà del tot, però ho faig per dos motius. En primer lloc perquè conceptualment corresponen a l'aspecte de la informació genètica que m'interessa destacar, en relació amb les característiques de l'evolució cultural de què tractarem després. En segon lloc perquè em sembla que expressen més bàsicament les característiques de la qualitat de la informació dels éssers vius que els de teleologia, teleonomia o funcionalitat que s'han utilitzat amb el mateix fi. Tots aquests termes impliquen, amb diferents matisos, una finalitat precisant-ne només més o menys vagament l'origen. Monod (1970), que considera la teleonomia una de les tres propietats més generals que caracteritzen els éssers vius, diu, no obstant això, que «en analitzar la noció de teleonomia, aquesta es revela profundament ambigua, ja que implica la idea subjectiva de projecte». Malgrat això admet i defineix en els éssers vius «un projecte teleonòmic essencial, que consisteix en la transmissió d'una generació a la següent del contingut d'invariància característica de l'espècie». Afegeix «direm que són teleonòmiques totes les estructures, tots els acompliments, totes les activitats que contribueixen a l'èxit del projecte essencial». Lliga, per tant, el concepte de teleonomia a la noció de reproducció amb invariància. A part que el concepte d'invariància en cert sentit és contradictori amb el d'evolució, lligar-lo amb el de teleonomia és una forma matisada d'expressar la idea que en els éssers vius hi ha una *tendència essencial* a la supervivència de l'espècie, que les seves propietats són *per* sobreviure.

Més endavant, en tractar del problema de l'existència de tautologia en el concepte de selecció natural, discutirem les dificultats que aquest *per* sobreviure origina en tractar d'elaborar un model científic de l'evolució.

En treballs anteriors (p.e. Prevosti, 1968) vaig optar per dir que els éssers vius tenen propietats funcionals, en referir-me a l'aparent teleologia que els caracteritza. Dir que un òrgan o un procés fisiològic tenen una funció equival a dir que serveixen per realitzar una activitat de l'organisme i això té implicacions diferents que els principis teleològics d'Aristòtil. Vaig partir de Caspari (1964) que diu «funció no és un terme explicatiu, és més aviat un concepte heurístic que ens permet plantejar-nos qüestions útils. Certament, no implica un disseny existent abans de l'ens; solament significa que en un sistema biològic podem preguntar quina és la funció d'una part en relació amb el tot i que d'aquesta pregunta n'obtidrem una resposta significativa». Dir, per caracteritzar els éssers vius, que tenen propietats funcionals és menys compromés que intentar fer-ho atribuïnt-los «coneixement», però també és més superficial i menys precís. La funcionalitat d'un òrgan depèn d'haver estat construït amb un coneixement del món què viu l'organisme i de com pot servir-li.

Passem ara a explicar en quin sentit diem que la informació codificada en el genoma conté «coneixement». No parlem de coneixement en sentit estrictament filosòfic. Volem dir que els organismes són capaços d'identificar i distingir les coses del seu món i fer-les servir d'acord amb les lleis que les regeixen, fins i tot per construir-se a si mateixos de manera que les seves propietats siguin funcionals. A més, considerem que el «coneixement» contingut en la informació genètica és una propietat adquirida per experiència. Té l'origen en les mutacions, que són proves a l'atzar que si augmenten l'eficàcia funcional de l'organisme poden perpetuar-se per selecció natural i quedar codificades en el genoma o, en altres termes, incorporar nou «coneixement» a la memòria de la línia filètica en què s'han produït. Aquesta interpretació de la informació genètica com una memòria de coneixements adquirits experimentalment se situa en la línia de l'epistemologia evolutiva. Potser també sigui convenient remarcar que per tractar-se de coneixement adquirit experimentalment el que estem dient no es situa en absolut dins d'un corrent idealista o vitalista.

La segona propietat peculiar del «coneixement» recopilat en la informació genètica és ser actiu. Això vol dir que té «coneixement» adequat per entrar en acció responen tant a senyals interns com externs i per operar funcionalment en la construcció de nous organismes i en totes les activitats al llarg del cicle biològic complet. La morfogènesi autònoma, que Monod (1970) considera una de les propietats generals que caracteritzen els éssers vius, i l'adaptació a l'ambient són un resultat d'aquesta propietat.

El mecanisme de l'evolució

Els components fonamentals del mecanisme de l'evolució són la mutació, la recombinació genètica, la selecció natural i la deriva genètica.

La mutació. En el sentit més ampli són mutacions les substitucions de bases al DNA, les delecions, duplicacions, inversions i translocacions tant a nivell de DNA com dels cromosomes, fins als canvis en el nombre de genomes complets que originen poliploidia.

Amb la mutació s'inicia el procés del mecanisme de l'evolució. És una conseqüència de la inestabilitat de la informació codificada deguda a les propietats de les molècules i estructures que són el suport d'aquesta informació, però també depèn dels agents externs que poden alterar-les. El primer desencadenament de l'evolució depèn, doncs, del component dels sistemes vivents que porta codificada la informació, no del fenotip en què està actualit-

zada. A més, en la informació codificada els canvis mutacionals es produeixen aleatòriament en relació amb els seus efectes sobre el fenotip. Aquest és un punt important ja que indica que el mecanisme de l'evolució no està basat en les propietats del fenotip. S'exclou, per tant, l'herència dels caràcters adquirits. També, algunes teories que basen l'evolució en la termodinàmica, com la de Prigogine (1980), que és extraordinàriament suggerent aplicada a l'evolució prebiòtica, resulten insuficients per explicar l'evolució biològica. La irreversibilitat de les estructures dissipatives de Prigogine sembla tenir el seu límit en els sistemes prebiològics. En els éssers vius la continuïtat del procés evolutiu es basa en la reproducció i en la inestabilitat del component del sistema que transmet la informació codificada, no en la inestabilitat del component en què la informació s'actualitza. La inestabilitat d'aquest component té per conseqüència la mort, és a dir, la destrucció i no l'evolució. Sembla que a un cert grau de complexitat, les variacions en l'estructura dels sistemes són incompatibles amb la continuïtat. L'acceptació de nous canvis en els sistemes biològics es fa seleccionant els canvis amb la reproducció i reconstruint els sistemes amb el desenvolupament. En l'evolució dels sistemes biològics els canvis evolutius han de ser congruents a dos nivells, el de la informació codificada en el genoma i el de l'expressada en el fenotip. En termes científics és difícil pensar que es produeixin canvis paral·lels congruents als dos nivells, si no és per efecte d'un nivell sobre l'altre. D'acord amb el que sabem actualment, els canvis originats en el fenotip no indueixen codificació d'informació a nivell genètic.

Altrament, les alteracions en la codificació de la informació, en virtut de l'activitat d'aquesta informació, sí que es manifesten a nivell fenotípic. Aquests raonaments, fets per avaluar les possibles explicacions purament físiques de l'evolució biològica, també són vàlids respecte a les que tracten de fonamentar-la en les característiques dels sistemes de desenvolupament dels éssers vius, ja que aquests sistemes són igualment propietats fenotípiques.

En relació amb les mutacions cal esmentar els elements transponibles. Aquests, en col·locar-se dins de les seqüències codificadores del DNA o de les que regulen el seu funcionament produeixen canvis a nivell fenotípic que no es distingeixen dels produïts per altres alteracions del DNA incloses en el concepte clàssic de mutació. En analitzar moltes de les mutacions clàssiques de *Drosophila* (vegi's Campuzano et al., 1985) a nivell del DNA s'està veient que són degudes a elements transponibles. La mobilització d'aquests elements i les seves conseqüències es produeixen principalment en el fenomen de la disgegnesi híbrida.

La selecció natural. La segona fase en el procés del mecanisme de l'evolució és la selecció natural de les mutacions que augmenten la informació útil per a l'organisme.

En tractar de la selecció natural és fàcil caure en un plantejament tautològic. El resultat de la selecció natural és la supervivència de l'apte, però quin criteri fem servir per diagnosticar l'aptitud?

Freqüentment es considera que aquest criteri és la supervivència, i amb això es cau òbviament en la tautologia. No obstant això, aquest plantejament és incorrecte. La supervivència no serveix com a criteri per diagnosticar l'aptitud. Dir que la selecció natural determina la supervivència de l'apte no significa que l'aptitud sigui l'únic determinant possible de la supervivència, ni tampoc que sobrevisqui sempre necessàriament el més apte (Prevosti, 1969).

Plantejant la qüestió en termes de Genètica de Poblacions, el més apte sobreviuria sempre i a expenses dels menys aptes, si les poblacions fossin infinites. A la Genètica de Poblacions els conceptes de més o menys apte s'han formalitzat en termes de major o

menor probabilitat de deixar descendents. En una població infinita aquestes probabilitats correspondrien a les taxes reals de reproducció, però en el món real les poblacions són finites. En conseqüència, en les poblacions reals la variació de les freqüències de les diferents variants genètiques a més d'estar influïda per la selecció natural també depèn d'un component aleatori, l'efecte del qual anomenem derivada genètica. Per tant, és equivocat pensar que observar supervivència és suficient per deduir-ne major aptitud. De fet quan Popper digué que la teoria de l'evolució per selecció natural no era científica perquè no era refutable, va caure també en aquest error. Potser desconeixia la possibilitat de formular una teoria alternativa a la de la selecció natural, basada en la deriva genètica, com ha fet Kimura en la teoria neutralista de l'evolució molecular.

Per poder afirmar que l'increment de la freqüència d'un caràcter és degut a la selecció natural, és necessari demostrar-ho. Això no és fàcil, però tampoc impossible. Cal determinar el que Falconer (1981) anomena la relació funcional entre la variabilitat del caràcter i l'eficàcia biològica. Això suposa analitzar les funcions del caràcter i les seves relacions amb els altres caràcters de l'organisme i amb l'ambient. Endler (1986) presenta diversos exemples en els quals s'ha aconseguit la demostració, només amb dades obtingudes a la natura. Amb aquest plantejament, de l'estudi del caràcter en podem deduir la influència que té sobre la probabilitat de deixar descendents. Sintetitzant, la selecció natural depèn de la presència de caràcters concrets que incrementen la probabilitat de reproducció de l'organisme, amb la qual cosa la freqüència del caràcter tendirà a augmentar en el transcurs de les generacions. Seria un error pensar que estem fent un raonament circular; només estem descrivint un mecanisme cibernètic en el qual la retroacció té un paper important. No estem raonant en termes abstractes, sinó que estem descrivint un procés dinàmic del món real.

Un altre aspecte de la selecció natural és que, en actuar sobre els canvis produïts aleatòriament per les mutacions, no representa una direccionalitat intrínseca. Opera amb allò que disposa en cada moment; com es diu freqüentment, és oportunística. A més de la deriva genètica, aquest és un dels factors que contribueixen al fet que l'evolució no sigui un procés d'optimització. És un procés històric, en el qual els sistemes vivents augmenten d'eficàcia, però sense seguir un model d'optimització.

La deriva genètica. Amb l'estudi de l'evolució a nivell molecular s'ha vist que la deriva genètica té en l'evolució un paper molt més important que el que abans se li atribuïa. Sembla que, especialment al DNA, la major part de la variabilitat és neutra. Això ha portat Kimura (1983) a formular la teoria neutralista de l'evolució molecular, en què la deriva genètica ocupa el lloc de la selecció natural en el mecanisme que produeix molts dels canvis al DNA i substitucions d'aminoàcids en algunes regions de les cadenes proteiques.

Un aspecte dels canvis neutres important per a l'evolució és que generen variabilitat que pot servir per codificar informació en el futur. Cada vegada és més patent que els efectes de les mutacions s'han de considerar en relació amb el context de la informació codificada en la resta del genoma. L'efecte d'una mutació pot variar molt quan va acompanyada d'altres mutacions, tant del mateix gen com d'altres gens. Tant a la bibliografia seleccionista com a la neutralista s'hi troben exemples que demostren la importància de les alteracions a diferents nivells del genoma. Podem veure-ho considerant les interaccions entre mutacions ocorregudes en un mateix gen, que determinen canvis en aminoàcids diferents de la mateixa cadena polipeptídica. Un exemple tret de la bibliografia seleccionista és l'estudi fet per Goodman et al. (1982) sobre l'evolució de la cadena β a l'hemoglobina de les aus. Segons aquests autors, després dels canvis ocorreguts a la regió a la qual s'uneix el pentafosfat d'inositol, substància que a les aus té la funció del 2,3-difosfoglicerat dels mamífers, no sols cessaren els canvis en aquesta regió sinó que es reduïren moltíssim en la

resta de la cadena polipeptídica. A la línia que va des de l'avantpassat comú a aus i mamífers fins a l'avantpassat comú de les aus actuals es produïren 3 canvis de nucleòtids en els llocs de lligam amb el pentafofat d'inositol i 20 a la resta de la cadena β . A partir de l'avantpassat de les aus fins a les espècies actuals no s'ha produït cap més substitució a la regió d'unió i en la resta de la cadena la mitjana de substitucions ha estat de 5,75. Altrament, a les cadenes α en el mateix període la mitjana ha estat de 22,8 canvis. La interpretació dels autors abans citats és que els aminoàcids de tota la cadena han estat sotmesos a una rigorosa selecció, perquè això és necessari per al manteniment de la geometria correcta en els sis llocs d'unió amb el pentafofat d'inositol. Des del punt de vista neutralista, el mateix Kimura (1985) tracta de la importància de les alteracions entre mutacions que afecten la mateixa cadena polipeptídica. Fa un model considerant mutacions que, per separat, són deletèries, però que es converteixen en selectivament neutres en combinar-se. Creu que aquest model ajudarà a entendre algunes substàncies d'aminoàcids no aleatòries dins del marc de la teoria neutralista.

L'existència de variabilitat afavoreix que la recombinació genètica pugui generar combinacions de gens favorables. Per tant, si bé els canvis neutres no determinen l'adquisició de nova informació (només originen informació sinònima de la ja existent) en recombinar-se poden produir un augment del «coneixement» codificat en el genoma.

La recombinació genètica. Encara que la recombinació genètica té altres efectes, ens referim principalment al positiu, facilitar la reunió en una línia evolutiva d'informació codificada en diferents línies.

En els eucariotes el mecanisme generador de recombinació genètica més estès es basa en l'associació de la sexualitat amb la meiosi. En els procariotes la conjugació, la transformació i la transducció també determinen la reunió d'informació de línies evolutives diferents. En aquests casos la transmissió és horitzontal, ja que no va associada a la reproducció; és vertical, en canvi, quan a conseqüència de la reproducció sexual es reuneix en els fills informació dels genomes paternals. És possible que esporàdicament també es presenti la transmissió horitzontal en els eucariotes. Potser els retrovirus a vegades són vectors de material genètic per via horitzontal, com ho són els bacteriòfags a la transducció dels bacteris. També semblen possibles fenòmens de transformació en els eucariotes¹. Aquestes vies de transmissió horitzontal, encara que esporàdiques als eucariotes, poden haver tingut importància decisiva en casos concrets.

Considerant la recombinació en sentit ampli s'hi poden incloure els mecanismes que podríem anomenar de fusió d'espècies. Aquesta pot tenir per origen l'evolució d'una associació simbiòtica, com s'afirma en la teoria simbiòtica de l'origen de la cèl·lula eucariota, especialment desenvolupada per Margullis (1981). En aquest procés les informacions codificades a les dues espècies s'haurien anat coadaptant progressivament, i haurien arribat a ser complementàries i a formar un conjunt que es manifesta harmònicament en les propietats de l'organisme resultant. A més de la coadaptació de les informacions codificades pels dos components de l'associació simbiòtica, pot haver-se produït recombinació entre elles, per l'acció dels mecanismes que poden produir transmissió horitzontal en els eucariotes. També, després de la hibridació entre individus d'espècie diferent, s'originen a vegades al·lopoliploides, espècies noves resultants de la fusió de les que s'han hibridat. Com que aquestes espècies solen ser filogenèticament pròximes, molts dels seus gens estan poc o gens diferenciats, motiu pel qual es presentaran duplicats en la nova espècie.

¹ Experimentalment s'ha aconseguit la transformació als eucariotes, però no està demostrat que es produeixi a la natura.

La presència de molts gens duplicats teòricament obre noves possibilitats evolutives a l'al·lopoliploide, però també dificulta la manifestació de la nova variabilitat generada per mutació. Sembla que aquest segon efecte sol ser més important i, en general, els poliploides poden tenir dificultats per continuar evolucionant. No obstant això, alguns autors consideren que la poliploïdia pot haver estat clau en l'evolució d'algun dels grans grups d'organismes. Per exemple, Ohno (1979) postula que un succés de poliploïdia podria trobar-se a la base de l'evolució dels vertebrats.

Resultat de l'evolució biològica

Els mecanismes que hem descrit fan possible l'evolució biològica, però el resultat de la seva acció està condicionat per la interacció de diversos determinants que són generals o particulars, intrínsecs o extrínsecs a l'organisme. Són determinants generals les lleis de la natura, que s'han de complir tant en els processos dinàmics funcionals com en l'estructura dels sistemes biològics. Aquestes lleis són, per una banda, les lleis físiques en què es basa l'eficàcia de l'estructura i el funcionament dels òrgans i sistemes dels éssers vius i les relacions entre aquests components en integrar-se en la unitat d'ordre superior que és cada sistema vivent. Per altra banda, les propietats químiques de les molècules que formen els éssers vius en les quals es basa el metabolisme i, en general, la seva dinàmica, així com la construcció de les seves estructures.

Una obra clàssica on s'analitza la importància de les lleis de la física en l'estructura dels éssers vius és la de D'Arcy W. Thompson (1942). Com a mostra de l'orientació d'aquesta extensa obra poden citar-se com a exemples, entre les moltes qüestions que tracta, que considera que molts dibuixos que s'observen als òrgans pigmentats dels éssers vius, com les bandes de moltes plomes d'au, el pelatge dels mamífers i de les ales d'algunes papallones, els dibuixos en forma d'ocell d'algunes ales de papallones o plomes d'au, etc., són «figures de difusió estretament relacionades amb el fenomen de Liesang típic». Estudia la distribució de forces que determinen la configuració i el creixement a les banyes cargolades d'alguns mamífers i a les tiges volubles de les plantes trepadores que s'entortolligen en els seus suports. Considera que «la distribució de l'energia de superfície, que s'origina específicament quan certes substàncies entren en contacte», és la causa de l'englobament de les partícules alimentàries per les amebes i de la captura per alguns protozous de «partícules sòlides per construir la seva casa».

Sense entrar en detalls sobre si tots els mecanismes que descriu Thompson són acceptables actualment, és evidentment un pioner en una via important per al coneixement del resultat de l'evolució, una via que àdhuc actualment està massa poc explorada. El desenvolupament de la genètica i la claretat amb què aquesta encaixa amb el darwinisme ha fet que l'interès dels biòlegs s'hagi concentrat principalment en l'estudi del mecanisme de l'evolució, sense tenir en compte que per entendre-la bé és necessari comprendre què determina els seus resultats. La teoria sintètica de l'evolució nascuda de l'acoblament de la genètica amb el darwinisme ha omès l'estudi del resultat de l'evolució. Gairebé s'ha limitat a dir que la selecció és creadora, actitud amb la qual pràcticament s'excloïa tota altra influència sobre el resultat de l'evolució. En relació amb aquesta qüestió, Prevosti (1982) diu que «la selecció natural no sembla creadora... només és descobridora del possible». La qüestió oberta és, què és el possible i per què ho és. Actualment la línia d'investigació que és la base de l'obra de Thompson la segueixen diferents autors i cal esperar que es vagi omplint aquest buit en el coneixement sobre l'evolució.

Mereix consideració especial tractar de la importància que la termodinàmica pot tenir per al resultat de l'evolució. Especialment Prigogine (p.e. 1980) ha desenvolupat la termo-

dinàmica dels sistemes en no-equilibri i de les estructures dissipatives que s'hi originen. Fa èmfasi en la irreversibilitat que és present en els termodinàmics i que comporta una asimetria en el temps. Aquestes característiques de la termodinàmica ens presenten un univers en devenir i, per tant, en evolució. En relació amb l'evolució biològica considera els organismes sistemes dissipatius i, per tant, que la seva evolució és regida per les lleis de la termodinàmica d'aquests sistemes. Altres autors, p.e. Brooks i Wiley (1986) partint de plantejaments semblants als de Prigogine i a través de la relació que intuïtivament sembla haver-hi entre entropia i informació, estableixen una connexió amb l'evolució biològica, en la qual és evident que es transmet i es recopila informació. Si aquests enfocaments es concreten en quelcom de positiu tindriem una explicació molt general del per què de les vies que segueix l'evolució, és a dir, del seu resultat. No obstant, això, aquest reduccionisme radical potser és massa simplificador. Sembla que no té en compte aspectes essencials dels éssers vius, com la qualitat de la informació («coneixement») que porten, el mecanisme amb què la recopilen i codifiquen, les relacions que aquesta informació els porta a establir amb el món extern, etc.

L'estructura dels éssers vius ha de ser congruent amb el seu funcionament i amb el tipus de relació que mantenen amb l'ambient. Ja que per ser funcionals són sistemes complexos, els seus components han d'estar correlacionats. Com ja deia Cuvier, cada tipus defineix un grup de solucions aconseguides, en relació amb els problemes que troba la natura per a la construcció de formes orgàniques viables. No es tracta que hagin de respondre a una unitat mística, sinó només del fet pragmàtic que algunes estructures bàsiques satisfan més fàcilment les condicions d'existència imposades pels requeriments d'un equilibri intern i una adaptació externa. La simetria bilateral i la cefalització en els animals de vida fixa, les dimensions grans o petites del cos en relació amb la presència o no d'un mecanisme de transport de l'oxigen per la respiració, són manifestacions molt generals del que acabem de dir. També ho són, baixant més al detall, correlacions com la presència simultània d'ullals, urpes, intestí relativament curt, etc., dels mamífers carnívors, i tantes d'altres amb la descripció de les quals podríem escriure volums. No qualsevol combinació de caràcters és compatible amb la funcionalitat d'un sistema complex. Es podria parlar, per tant, de condicionaments d'organització. El resultat de l'evolució s'ha de ajustar a aquests condicionaments, si no la selecció natural el rebutjaria. Els components dels organismes i el seu funcionament depenen de condicionaments físico-químics, però les relacions entre aquestes parts necessàries per formar un tot funcional són els condicionaments d'organització.

Als condicionaments anteriors s'hi superposen els històrics. Una vegada les espècies d'una línia evolutiva han adquirit un conjunt de característiques congruents entre si i amb l'ambient, deixa de ser eficaç la incorporació de propietats que en altres espècies podrien ser-ho. Per tant, també les característiques que ja ha adquirit l'organisme condicionen els camins que seguirà la seva evolució.

Encara que en part referibles als anteriors, cal considerar també els condicionaments de desenvolupament. Aquest es fa d'acord amb les lleis de la física i la química. L'organisme és també sempre, en totes les fases del desenvolupament, un sistema complex regit pels condicionaments d'organització. També el procés dinàmic del desenvolupament de cada espècie evoluciona a partir del de les espècies ancestrals. Això comporta condicionaments històrics, que es manifesten en els trets de l'ontogènia que fan pensar en una recapitulació de la filogènia. Mes, hi ha també en aquest procés dinàmic condicionaments propis? Sembla obvi que la resposta ha de ser afirmativa. Un procés complex ha de tenir coherència perquè el resultat sigui eficaç. Tant en l'espai com en el temps els esdeveniments que tenen lloc al llarg del desenvolupament han de ser congruents entre si, com ho

són els components de l'organisme ja desenvolupat . L'abast d'aquests condicionaments és actualment molt difícil d'avaluar, ja que els coneixements sobre el desenvolupament són encara molt fragmentaris.

L'existència de condicionaments ens planteja el problema del determinisme o indeterminisme en l'evolució. En altres termes, és l'evolució un procés obert, els resultats del qual no estan determinats? o bé segueix uns camins, definits pel que és possible d'acord amb les lleis de la natura, que porten a uns resultats que serien previsibles si coneguéssim completament aquestes lleis? No crec que estiguem en condicions de contestar aquestes preguntes, encara que és molt interessant analitzar i avaluar les respostes possibles. Per això m'agradaria reprendre la discussió del tema d'un treball anterior (Prevosti, 1969; pàgs. 89-100), però no em sembla aquest el lloc adient per fer-ho.

L'evolució biològica fa possible la continuació de l'evolució físico-química

La desconexió, abans esmentada, entre el darwinisme i l'estudi dels condicionaments dels resultats de l'evolució ha tingut molt freqüentment per conseqüència que els investigadors que s'han interessat per aquests condicionaments neguin o releguin a un paper molt secundari la importància de la selecció natural. Consideren l'explicació físico-química com una alternativa a l'explicació per selecció natural. Això és molt clar en el llibre de D'Arcy W. Thompson, abans esmentat, en què repetidament planteja aquesta alternativa. Per exemple, s'hi refereix quan tracta del creixement de les tiges volubles de les plantes i l'explica en termes de fenòmens osmòtics, de taxes de creixement diferents als dos costats de la tija degudes a les diferències d'il·luminació que reben, etc. Després d'explicar com actuen aquests factors físics diu: «L'estímul particular al qual s'han atribuït aquests moviments difícilment pot ser discutit aquí, però va ser-ho apassionadament fa cinquanta anys i al llarg de molt anys després. El punt de què es tractava era si s'havia d'invocar com explicació biològica del fenomen la causació física directa o el concepte darwinianà de *fitness* o adaptació». Després d'estendre's una mica sobre aquesta controvèrsia acaba el paràgraf dient: «... es va suposar que l'estímul i la resposta havien evolucionat alhora en el decurs del temps, per donar origen a quelcom més i més eficaç per la supervivència en la lluita per l'existència. En poques paraules, eren *hàbits adquirits* i no *fenòmens físics*. No obstant això, no es contradeia el fet que la causa immediata de la curvatura era la desigualtat de creixement als dos costats oposats». Alguns autors, quan tracten dels condicionaments relacionats amb el desenvolupament, també els presenten com a alternatives de la selecció natural.

De fet, l'estudi de les propietats dels organismes a nivell fenotípic, en totes les fases del cicle biològic, es complementa amb el del mecanisme de recopilació d'informació codificada, per entendre l'evolució. El mecanisme de mutació a l'atzar i selecció natural fa possibles els resultats de l'evolució.

Moltes estructures cel·lulars no es formen per accions enzimiques que uneixin els seus components moleculars de manera apropiada per donar-los la forma i l'arquitectura necessàries per a la funció que realitzen. Les molècules que les formen s'engalzen automàticament unes amb les altres, per l'acció de les forces físico-químiques dèbils, i donen origen a una estructura ordenada amb forma i arquitectura precises. La funcionalitat d'aquestes estructures es basa en les propietats químiques i físiques dels seus components moleculars, integrats en un sistema d'ordre superior de forma i arquitectura adequades perquè el conjunt tingui una unitat biològica funcional. Un exemple d'òrgànuls cel·lulars amb aquestes característiques són els ribosomes formats per components que fins i tot *in vitro* poden

autoengalzar-se. La formació dels ribosomes pot servir per analitzar el paper que la selecció natural i les lleis físico-químiques tenen en l'evolució biològica.

La forma de les molècules proteiques i dels RNA que integren els ribosomes, junt amb la distribució i magnitud que hi tenen les forces físico-químiques dèbils, determinen, en les condicions del medi intern de les cèl·lules, la formació d'aquests orgànuls per autoengal·lament dels seus components. Les propietats d'aquests components, al seu torn, depenen de la seva estructura primària, és a dir, de les seqüències d'aminoàcids a les proteïnes i de nucleòtids als RNA. La presència en els organismes d'informació codificada i activa fa possible que es formin amb l'estructura primària adequada. Si els aminoàcids i els nucleòtids s'ordenessin a l'atzar, la probabilitat que es formessin proteïnes i RNA precisament amb aquestes seqüències en termes operatius seria nul·la. Precisament en això es basa una objecció que es fa freqüentment al mecanisme darwinian de l'evolució, quan no s'ha entès. S'objecta que el temps necessari perquè es produeixi el succés afortunat és tan llarg que és lògic pensar que no es produeixi. Aquest raonament es reforça extraordinàriament, en el fet de considerar les moltes molècules diferents que hi ha en un ésser viu i en la complexitat encara molt més gran que presenten els organismes a nivells superiors al molecular. Encara que l'origen de la variabilitat sigui la mutació a l'atzar, el mecanisme de la selecció natural basat en la capacitat de reproducció fa possible l'acumulació i conservació d'informació codificada de què depèn la formació de les molècules que formen els ribosomes i, en general, tota l'organització d'aquests sistemes complexos que tenen «coneixement» per utilitzar adequadament les lleis de la física i les propietats químiques de les molècules en el seu funcionament. Les macromolècules biològiques adequades per construir els ribosomes tan sols es formen i es troben reunides en un ambient adient per autoengal·lar-se perquè la selecció natural ha codificat la informació necessària en el genoma dels organismes. Per tant, la selecció natural fa possible l'existència dels sistemes vivents, encara que no determina les seves propietats. A més, com que els sistemes vivents són sistemes físico-químics complexos, també podem afirmar que la selecció natural, com a mecanisme que determina un procés acumulatiu de codificació d'informació, fa possible la continuació de l'evolució físico-química. Molècules, agregats moleculars i sistemes que per la complexitat que tenen no es poden formar en la fase físico-química de l'evolució, s'originen en el curs de l'evolució biològica.

En els treballs escrits en anglès és freqüent que en tractar de les propietats dels organismes afavorides per la selecció natural s'utilitzi «*adaptive value*» en lloc del terme «*fitness*» emprat per Darwin. En parlar de valor adaptatiu es fa èmfasi en el fet que la selecció natural té per conseqüència l'adaptació a l'ambient, però es releguen a un segon terme o fins i tot no es consideren les conseqüències més generals dels seus efectes, com aquelles a què ens hem referit en el paràgraf anterior. Això porta a una visió parcial de les propietats dels éssers vius. El «coneixement» contingut en la informació codificada en el genoma no és només sobre les condicions ambientals en què viuen. També és sobre com utilitzar amb eficàcia les lleis que regeixen l'Univers, per al seu funcionament i per construir-se a si mateixos. Separar aquests dos aspectes és artificiós. El *fitness* * d'un organisme engloba els dos aspectes. No obstant això, és molt convenient fer veure que és així i que les dues facetes són igualment importants. Segurament és per no haver-se fet prou que alguns autors valoren inadecuadament el paper de la selecció natural. No estableixen una relació prou clara entre la selecció natural i la utilització pels sistemes vivents de les lleis de la natura.

* En general en català, utilitzo per *fitness* «eficàcia biològica», encara que una alternativa podria ser «idoneïtat».

Una cosa semblant succeeix en relació amb l'existència de caràcters selectivament neutres. A vegades s'exagera fins al punt d'atribuir valor adaptatiu a qualsevol detall dels sistemes vivents. No obstant això, el mateix Darwin (1872), al final del primer paràgraf del capítol IV de *L'origen de les espècies*, diu «les variacions que no són útils ni perjudicials, no serien afectades per la selecció natural i quedarien com un element fluctuant, com potser veiem en algunes espècies polimòrfiques, o finalment es fixarien, a causa de la naturalesa de l'organisme i de la naturalesa de les condicions». Encara que aquí no hi ha el concepte de deriva genètica, ja que no es diu que el destí de les propietats neutres depengui de l'atzar, sí que es considera clarament l'existència d'aquestes propietats. De fet àdhuc poden ser una conseqüència necessària de la selecció natural de propietats que contribueixen directament a l'eficàcia biològica. Gould i Lewontin (1978) expressen aquesta idea amb un símil arquitectònic. Senyalen que les quatre petxines de la cúpula central de la catedral de Sant Marc de Venècia són una conseqüència necessària de muntar una cúpula damunt d'arcs rodons que formen angles rectes. No són un resultat del projecte de l'artista fet amb la intenció de dissenyar-hi els quatre evangelistes i les figures que simbolitzen els quatre rius principals de la Bíblia que hi són representats, contràriament al que es podria pensar per la bellesa i harmonia del conjunt. No obstant això, l'artista va saber aprofitar els espais que les necessitats de l'arquitectura li oferien. Igualment, la selecció natural, que té la característica de ser oportunista, pot aprofitar el que se li ofereix. Així, a vegades, parts no funcionals de l'organisme poden servir-li de matèria prima per formar estructures funcionals. Un exemple en són les restes esquelètiques de l'arc hioide que formen els ossets de l'orella. No necessàriament totes les característiques neutres són aprofitades per la selecció natural, però sí que constitueixen una de les fonts de matèries primeres que utilitza la selecció.

L'evolució artificial

Amb l'inici de l'agricultura i la domesticació d'animals l'home intervingué per primera vegada, intencionalment, en l'evolució d'algunes espècies. Va iniciar un procés d'obtenció d'animals i plantes amb propietats escollides per ell. Es va substituir l'eficàcia biològica per la utilitat o l'agradar a l'home. La mutació a l'atzar i la deriva genètica continuaren tenint el mateix paper en el mecanisme de l'evolució de les espècies domèstiques que en l'evolució biològica, però la selecció natural i la recombinació genètica, si bé seguien actuant, combinaren els seus resultats amb els de l'elecció per l'home de les propietats dels reproductors. L'evolució deixà de tenir per conseqüència l'adquisició espontània de «coneixement» del món útil per l'espècie i esdevingué un resultat del coneixement per l'home de les propietats dels altres organismes que li són útils o agradables. Així, les espècies domesticades s'integraren en el procés de l'evolució cultural dirigit per l'home.

Després de l'inici, en el neolític, de la domesticació de plantes i animals, la intervenció de l'home en l'evolució ha anat progressant i, en el segle actual, amb el desenvolupament de la genètica, ha adquirit proporcions i possibilitats extraordinàries. En aplicar-se els coneixements de la genètica de poblacions a la millora d'animals i plantes, s'ha assolit un gran augment de resultats utilitzant la selecció i la recombinació genètica. El blat de moro i els pollastres híbrids, l'increment del rendiment de la relació producció de carn-aliment consumit, en els porcs i en altres espècies, la gran producció de molts arbres fruiters, la fantasia dels colors i les formes de les flors de moltes plantes ornamentals, etc., en són el testimoni. Una via menor, però interessant en considerar les possibilitats de l'home per aconseguir novetats biològiques, són les quimeres. Aquestes són híbrids somàtics, en què els teixits de

dues espècies creixen barrejats, però prou harmònicament per produir individus viables. Un exemple en són les nectarines, formades per teixits de presseguer i prunera. Finalment, l'enginyeria genètica sembla que obre la porta gran al control per l'home de l'evolució dels éssers vius. Aquesta tècnica pràcticament elimina la selecció i la deriva genètica del mecanisme de l'evolució i, per tant, la intervenció de l'atzar en els resultats obtinguts. En canvi, utilitza i controla totalment la recombinació genètica, car consisteix a afegir o substituir gens al genoma de l'espècie que es vol canviar. També controla la mutació, ja que els gens que introdueix en l'organisme receptor poden haver estat sotmesos a mutació dirigida o manipulats tallant o afegint segments a voluntat del manipulador. A més, amb l'enginyeria genètica no sols és possible *canviar* les propietats genètiques amb el fi d'utilitzar-les, també sembla possible *optimitzar-les més enllà del que ha aconseguit la selecció natural*. Aquesta opera oportunísticament, i per això no porta necessàriament a l'òptim, sinó al possible dins de les oportunitats que se li presenten. Un primer pas en aquest sentit són resultats com els aconseguits per Matsumura et al. (1986) a partir de mutants produïts per mutagènesi dirigida. Obtingueren substitucions d'aminoàcids a l'enzim kanamicina-nucleotidil transferasa, específiques per augmentar la resistència tèrmica a la desnaturalització de la proteïna. Segons l'anàlisi realitzada pels autors, aquests mutants adquireixen major termostabilitat sense una pèrdua significativa d'eficàcia catalítica, al contrari del que es comprova quan es comparen enzims naturals amb diferent termostabilitat.

L'evolució cultural

En algunes espècies animals, principalment en els vertebrats superiors, apareix una nova manera d'adquisició de coneixement rebut d'altres individus, no necessàriament els pares, per via no genètica. Això fa possible aprofitar l'experiència adquirida per altres membres de l'espècie. D'aquesta forma de transmissió se'n diu cultural, perquè és la base del fenomen que anomenem cultura i que es presenta principalment a l'home. En els començaments es basa principalment en la imitació, com s'observa en les diferències de costums alimentaris en diferents poblacions de macacos del Japó, que podrien qualificar-se de protocultures. Malgrat això, l'acumulació progressiva d'informació cultural, és a dir l'evolució cultural, no es produeix fins l'aparició d'una manera eficaç per transmetre aquesta informació. De la mateixa manera que l'evolució biològica pròpiament dita està lligada als àcids nucleics, que fan possible la codificació i transmissió de la informació biològica, l'evolució cultural depèn del llenguatge, el sistema de codificació i transmissió de la informació cultural.

Al contrari que a l'evolució biològica, l'origen de la informació que es recopila a l'evolució cultural no és la mutació a l'atzar, sinó els coneixements, les idees, els comportaments, les creences, les obres d'art, etc., adquirides i produïdes al llarg de la vida. Per tant, a l'evolució cultural hi ha una herència de caràcters adquirits. Potser això, que és molt evident per a tothom ja que ho veiem continuament cada dia, és una raó de l'atracció que el lamarckisme té per als que volen, sense prestar prou atenció als coneixements de la biologia, entendre com es produeix l'evolució biològica.

No tot el que es transmet culturalment té el mateix èxit en termes de persistència en el temps i d'expansió en l'espai. A l'evolució cultural hi ha, per tant, un mecanisme de selecció, però no és de selecció natural, ja que no es basa en reproducció diferencial. Els determinants de la selecció cultural i del resultat del procés són complexos. No els analitzarem aquí i ens limitarem a considerar els condicionants de coneixements, que no són els únics, però sí dels més importants. Els coneixements obtinguts amb la cultura han d'encaixar amb les lleis que regeixen la natura, com ho fan els que conté la informació genètica,

per poder ésser utilitzats eficaçment. No són casuals els paral·lelismes que hi ha entre molts invents de l'home i els que ha produït l'evolució biològica. Malgrat haver-s'hi arribat independentment, la solució que l'evolució biològica va trobar per codificar informació al DNA es basa en els mateixos principis lògics que la utilitzada per l'home en el llenguatge. El descobriment per l'evolució biològica de l'ull dels vertebrats i dels cefalòpodes com a òrgan de la visió i de l'aparell fotogràfic per captar imatges òptiques, aconseguit en l'evolució cultural humana, descansen en l'aplicació dels mateixos principis de la física. Les palanques de les màquines construïdes per l'home i les palanques òssies dels animals també tenen idèntica base. Podríem anar citant molts altres casos, entre ells la possible semblança entre els ordinadors i el cervell. Tantes coincidències no poden ser casuals, sembla que han de respondre al fet que tant la informació genètica com la cultural constitueixen una aproximació al coneixement de l'estructura i funcionament del món. Aquesta consideració podria portar-nos a formular una epistemologia evolutiva, però no és aquest el lloc de desenvolupar aquest tema. D'acord amb el que estem tractant, el que ens interessa és veure que els condicionaments del resultat de l'evolució biològica del que abans s'ha tractat també ho són de l'evolució cultural, encara que a aquesta se n'hi afegeixen d'altres. Hi ha també uns condicionaments biològics. L'home, afectat per la cultura que ell mateix ha desenvolupat, és un sistema biològic i com a tal està subjecte a les lleis de la biologia, que ha de respectar per tenir èxit com a espècie. A més, està integrat en un sistema d'ordre superior, la biosfera o tot el planeta Terra d'acord amb la hipòtesi Gaia, regit per unes lleis que condicionen el futur de la seva evolució cultural. Cal afegir que la societat humana, resultat de l'evolució cultural, és regida com tots els sistemes complexos per lleis que delimiten les seves condicions de viabilitat; és possible que, entre d'altres factors, l'ètica tingui molt a veure amb aquestes lleis.

L'evolució cultural fa possible nous resultats de l'evolució físico-química i de la biològica

De la mateixa manera que l'evolució biològica fa possible la continuació de l'evolució físico-química, la cultural té unes conseqüències semblants també respecte a la físico-química, però a més en la biològica. Això es manifesta en la tecnologia. És el cas concret de l'evolució biològica en els animals domèstics i plantes cultivades, que presenten formes obtingudes i conservades per selecció artificial, que la selecció natural no hauria produït mai. Sembla, però, que això només és un primer pas en el camí que s'obre a l'evolució cultural per influir sobre la biològica. Amb el desenvolupament de l'enginyeria genètica podem albirar l'acompliment d'immenses possibilitats.

Pel que acabem de dir és clar que el resultat de l'evolució cultural sobre l'evolució biològica és, de fet, el que abans hem anomenat evolució artificial.

És correcte, per tant, l'ús del concepte «artificial» en aquest cas? Ho és si considerem que artificial vol dir fet per l'home, però no si entenem que significa no natural.

Considerar evolució no natural els efectes de l'evolució cultural sobre la biològica és situar l'home fora de la natura

El desenvolupament de la ciència ha conduït progressivament a situar l'home dins de la natura. Una primera etapa en aquest sentit la inicià Copèrnic en substituir la imatge de la Terra com a centre de l'Univers per la d'un planeta com els altres que dona voltes entorn

del Sol. Molt més important va ser després la influència de Darwin, en reunir una quantitat aclaparadora de proves que l'home és un resultat de l'evolució biològica.

El cervell de l'home, que és el fonament de l'evolució cultural és, per tant, un component d'un sistema biològic. Salvant les diferències, per molt en favor del cervell, és com un ordinador construït amb el «coneixement» codificat en el genoma humà. Els sistemes culturals, per tant, són sistemes naturals. Encara que no s'hagin originat solament per l'evolució biològica, són el resultat de les lleis que regeixen la natura, com també ho són els sistemes biològics malgrat que no siguin només un resultat de l'evolució físico-química. Expressen, per tant, propietats inherents a la matèria, que es manifesten al nivell d'organització del cervell i dels sistemes culturals que aquest fa possible, igual que algunes propietats que es manifesten en els sistemes biològics no s'observen en els sistemes que s'han originat en l'evolució només físico-química. En parlar d'evolució artificial en el sentit de no natural, estem exclouent l'home de la natura. Malgrat l'acceptació que és un resultat de l'evolució biològica, incloure'l a la natura encara ofereix dificultats. Potser la raó d'això sigui que si bé s'ha posat molt d'èmfasi en el fet que l'avenç de la ciència demostra que l'home és un ésser natural, en canvi s'ha considerat molt poc si la inclusió de l'home en la natura té conseqüències sobre el concepte que tenim d'aquesta. Situar la cultura humana dins de la natura canvia un xic aquest concepte; però si no incloem la cultura a la natura, on la situem?

Una orientació respecte a cap on es poden dirigir els trets per enfocar la qüestió de quins canvis en el concepte de natura comporta incloure-hi l'home, pot partir del que s'ha volgut destacar en aquest article, *que la codificació d'informació per la matèria té per conseqüència l'adquisició de «coneixement».*

Bibliografia

- BROOKS, DR. and WILEY, ED. 1986. Evolution as entropy. Towards a Unified Theory of Biology. University of Chicago Press. Chicago.
- CAMPUZANO, S., CARRAMOLINO, L., CABRERA, CV., RUIZ-GOMEZ, M., VILLARES, R., BORONAT, A. and MODOLELL, J. 1985. Molecular genetics of the achaete-scute gene complex of *D. melanogaster*. Cell, 40: 327-338.
- CASPARI, E. 1964. On the conceptual basis of the biological sciences. A «Frontiers of Science and Biology» Ed. R.G. Colodny, 131-145. George Allen and Unwin Ltd. London.
- DARWIN, CH. 1872. The origin of species. 6^a Edició. Reimpresió per JM. Dent and Sons Ltd. (1942). Edició catalana. L'origen de les espècies. Edicions 62 (1982).
- ENDLER, JA. 1986. Natural Selection in the Wild. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. XIII 336 pàgs.
- FALCONER, DS. 1981. Introduction to Quantitative Genetics. 2^a Edic. Longman, London.
- GOODMAN, M., ROMERO-HERRERA, A.E., DENE, J., CZELUSNIAK, J., TASHIAN, R.E. 1982. Aminoacid sequence evidence on the phylogeny of Primats and other Eutherians. A «Macromolecular Sequences in Systematic and Evolutionary Biology» pàg. 115-191 M. Goodman, Ed. Plenum Press. XIV 418 pàgs. New York i London.
- GOULD, S.J. and LEWONTIN, R.C. 1978. The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm. A critique of the adaptationist programme. Proc. R. Soc. London, 205: 581-598.
- KIMURA, M. 1983. The Neutral Theory of Molecular Evolution. Cambridge University Press. Cambridge.
- KIMURA, M. 1985. Diffusion Models in Population Genetics with Special Reference to Fixation Time of Molecular Mutants under Mutational Pressure. A «Population Genetics and Molecular Evolution». Eds. T. and K. Aoki. Japan Scientific Societies Press, Tokyo i Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo. Pàgs. 19-40.

- MARGULIS, L. 1981. Symbiosis in cell evolution. W.H. Freeman. San Francisco. 419 pàgs.
- MATSUMURA, M., YASUMURA, S. and AIBA, S. 1986. Cumulative effect of intragenic amino-acid replacements on the thermostability of a protein. *Nature*, 323: 356-358.
- MONOD, J. 1970. *Le hasard et la nécessité*. Ed. Seuil. Paris. 197 pàgs.
- OHNO, S. 1970. *Evolution by gene duplication*. Springer-Verlag. New York.
- PREVOSTI, A. 1968. *La Genètica de Poblacions*. Treballs de la Societat Catalana de Biologia, XXIV.35-45.
- PREVOSTI, A. 1969. *La selección natural*. Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona. Vol. XXXIX, núm. 10 - Tercera época, núm. 741. pàgs. 341-443.
- PREVOSTI, A. 1982. Sense selecció natural hi ha evolució biològica? *Ciència*, 17: 10-18.
- PRIGOGINE, I. 1980. *From being to becoming*. WH. Freeman and Co. San Francisco. XX +272 pàgs.
- SCHMALHAUSEN, I.I. 1960. *Evolution and cybernetics*. *Evolution*, 14: 509-524.
- THOMPSON, D'ARCY W. 1942. *On Growth and Form*. Segona edició. Cambridge University Press. Cambridge (Reimpresió de 1952, 1116 pàgs. en dos volums).