DARWIN AVUI: DELS PRIMERS INDICIS A LA PETJADA EVOLUTIVA DE L'HOME A LA TERRA

Joan Ll. Pretus

Institut de Recerca de la Biodiversitat,
Departament d'Ecologia, Universitat de Barcelona

DARWIN THUS FAR: FROM HIS GROUNDBREAKING HYPOTHESIS TO THE EVOLUTIONARY FOOTPRINT OF MAN ON EARTH. – Darwin's visionary theory of microevolution, likening the enormous diversity of species to a universal selective sampling process of heritable variation, has completely shaped our evolutionary thinking for the last 150 years. During the second half of the 20th century, many influential writers have contributed to the necessary refinements of Darwinian theory. Not only has this broadened our understanding of causality in biology, it has also facilitated precise descriptions of the mechanistic principles at work in microevolution. However, there is still much to be said regarding the intersection of ecology and heredity, which remains an incipient field of research. Here I suggest that Darwinian theory has grown sufficiently ripe to seriously consider the evolutionary footprint that humans are leaving on Earth by examining their accelerating effects on most parameters of microevolution. With spatial scales ranging from the local (selection of antibiotic-resistant germs in hospitals) to the global (selective pressures arising from climate change), we are modifying the contexts of microevolution that Darwin first unveiled.

Davant la perspectiva temporal que s'obre a propòsit del bicentenari del naixement de Charles Darwin destaca, per damunt de tot, l'abast, difícil de commensurar, de les implicacions de la seva extensa obra. Tanmateix, pot resultar paradoxal que el pes de l'evolució en el bagatge cultural d'avui dia sigui probablement més reduït del que es podria pensar, i que, per diferents raons, no vagi més enllà d'algunes metàfores i eslògans estereotipats. En canvi, és més probable que hom ponderi el valor de la ciència en proporció als avenços relacionats amb les aplicacions tecnològiques. Sovint evitem reflexionar sobre el fet que la dissecció mecanicista que implica aquesta concepció del progrés científic, tan arrelada des dels inicis de la modernitat, allunya i dificulta encabir la realitat dels fenòmens evolutius. Fenòmens omnipresents als éssers vius, reactius als canvis en les condicions ambientals de tota mena que implica el fet d'intervenir sobre la naturalesa, i que afecten aspectes aparentment dispars de l'entorn natural, la producció d'aliments o la nostra salut. A l'*Origen de les Espècies* podem llegir, amb l'estil ponderat propi de l'autor:

> *It can hardly be supposed that a false theory would explain, in so satisfactory a manner as does the theory of natural selection, the several large classes of facts above specified*.

Darwin no podia haver previst l'abast del significat que avui tenen aquestes paraules. I no sols en el camp del coneixement i en la comprensió dels condicionants biològics de l'home. També en les respostes evolutives induïdes pels humans, com a poderosos agents modificadors de la naturalesa. Ens constituïm en agents selectius sobre la resta d'espècies en transformar el clima, retallar els hàbitats, modificar la disponibilitat de recursos, regular els rius, sobreexplotar els mars, afavorir la dispersió d'espècies invasores i de patògens, introduir noves molècules sintètiques a la biosfera, o modificar i patentar gens per un ús massiu en la producció d'aliments i la producció bioenergètica. La fructífera analogia darwiniana del procés evolutiu com a equivalent natural de la selecció artificial es reprèn dramatitzada pels esdeveniments a escala global. La humanitat com a espècie no sols modifica el balanç global de la biosfera, sinó que aquesta acció genera automàticament pressions sobre les espècies que resulten en reaccions o respostes evolutives. Sembla doncs oportú plantejar una analogia afí al concepte de petjada ecològica, que consistiria en la tasca de conceptualitzar, reconèixer, identificar i sintetitzar la síndrome o conjunt de símptomes que caracteritzarien la selecció antropogènica, en un exercici que podríem plantejar com a l'estima de la petjada evolutiva de l'home a la biosfera.

Partir de l'evolució darwiniana i considerar atentament la possibilitat d'una síndrome selectiva provocada per l'home, sense cap pretensió d'allunyar-se dels fets establerts com a científicament vàlids, exigeix una reflexió reposada sobre on hem arribat avui dia amb el darwinisme. Suposa també destacar de ple el mecanisme de la selecció natural, desplaçar

l'atenció des de les filogènies i els productes històrics o macroevolutius, cap als processos actuals, microevolutius, d'acció permanent, sovint considerats adaptatius, tot emulant la metodologia emprada per Darwin per explicar a posteriori els productes o patrons generals de la naturalesa. És amb aquest esperit no gens provocatiu sinó atent –en la mesura possible– al pols actual de la teoria de l'evolució, amb què ens atansem, a manera d'assaig, a justificar les freqüents aproximacions històriques, sovint infructuoses, entre l'ecologia i l'evolució, que en l'obra de Darwin convivien de manera indiferenciada o unificada.

Evolució, dualismes filosòfics i crisi planetària

Històricament, el darwinisme no es pot considerar com un producte intel·lectual més de l'època, com els grans sistemes filosòfics que tractaren de construir una visió unitària i rígida del món a partir d'unes determinades premisses. És un descobriment científic àmpliament documentat que ordena la nostra concepció de la naturalesa i l'home, i proporciona un mecanisme tan senzill com inevitable que permet comprendre el món canviant i divers de la naturalesa en tota la seva fascinació. La teoria de l'evolució com a empresa científica s'amplia i enriqueix sense que se soscavin els seus fonaments. Emprant una metàfora, podríem dir que la seva principal virtut és la seva liquidesa, que permea i omple els espais del coneixement de múltiples disciplines científiques. El seu poder cohesionador depura sovint preconcepcions dogmàtiques viciades d'inici pels condicionants empiricistes i fenomènics de la ciència descriptiva. Visionària i concreta alhora, aporta unitat, diversitat i continuïtat a l'arbre de la ciència de la vida, en una esfera tan àmplia que recull inevitablement reaccions tant d'adhesió com de rebuig, fent-la polèmica, vigent, dinàmica i sempre actual.

Aquests signes de vitalitat científica no s'han de confondre ni amb el ressorgiment de posicions doctrinàries fonamentalistes de caire pseudocientífic i de motivacions obscures ni amb les precaucions paranoides que algunes ciències socials han sembrat en la teoria del coneixement, i que han produït un veritable camp de mines ideològic totalment incapacitant per al desenvolupament de la curiositat, ingenuïtat i innovació del saber. És tant per la seva progressiva i previsiblement durable capacitat d'unificar les ciències de la vida (sociobiologia, medicina darwiniana, psiquiatria evolutiva...) com per les actituds frontalment oposades de base ideològica o religiosa, que la figura de Darwin és més present i actual que mai. No sols per la seva vigència científica, o pel debat aparentment irresoluble, però d'aparença fictícia amb les ciències socials. Sinó bàsicament, al nostre entendre, perquè implica una oposició tàcita, però decidida envers la manipulació de la realitat per part de la ciència reduccionista -tan palpable en l'àmbit de l'agricultura, la conservació o la salut -, hereva del dualisme cartesià, i còmplice dels desequilibris socials i planetaris. Ens cal avui dia tenir present Darwin, impulsor, no ho oblidem, de la hipòtesi del *common descent* (anscestre comú) entre tots els grups humans. I, molt més subtilment, pel fet de sintetitzar l'individu i l'ambient, fent de la interdependència i la interrelació elements transcendents del mecanisme evolutiu. El fenomen evolutiu trenca amb els dualismes subjecte/objecte i home/natura, hereus de la tradició filosòfica i religiosa occidentals. És un bastió científic, incòmode a la dreta i a l'esquerre, des d'on sospesar críticament l'intervencionisme o fins i tot l'acarnissament tecnològic amb què la ciència reduccionista opera sobre el nostre món, amb el mecenatge de les forces econòmiques i la correcció moral dels discursos polítics que l'emparen, dels quals emana una miopia comuna delatora de llur complicitat.

Teoria microevolutiva: una ciència predictiva

El motor de la selecció natural, que, junt amb la descendència amb modificació proporcionen el fet evolutiu, és un mecanisme automàtic, i per tant, s'actualitza en cada moment, en cada nou canvi ambiental (fig. 1). La dependència de l'entorn és la clau de la predictibilitat, per exemple, quan dues espècies coevolucionen, una és dependent de l'altra, és un component clau del seu entorn. El mateix Darwin, sorprès del llarg nectari de l'orquídia malgaixa *Anagraecum sesquipedale*, admet que

> *our English sphinxes have probosces as long as their bodies: but in Madagascar there must be moths with probosces capable of extension to a length of between ten and eleven inches!*".

Trenta anys més tard es va descobrir la papallona *Xanthopan morgani praedicta*, que amb el seu llarg apèndix s'alimenta del nèctar d'aquesta orquídia. Els patrons biogeogràfics i paleontològics, com a traçadors històrics del procés evolutiu, són una font important de prediccions evolutives. Darwin va predir que l'origen de l'home caldria trobar-lo a Àfrica, terra on es troben les espècies d'antropoides més afins. Però és amb la teoria microevolutiva, o adaptativa, on s'han donat els refinaments quantitatius que permeten prediccions en un sentit més concret i afí a les ciències del món inanimat. Fent ús dels models matemàtics iniciats per Fisher als anys trenta, i desenvolupats fins a ser útils en la modelització de da-

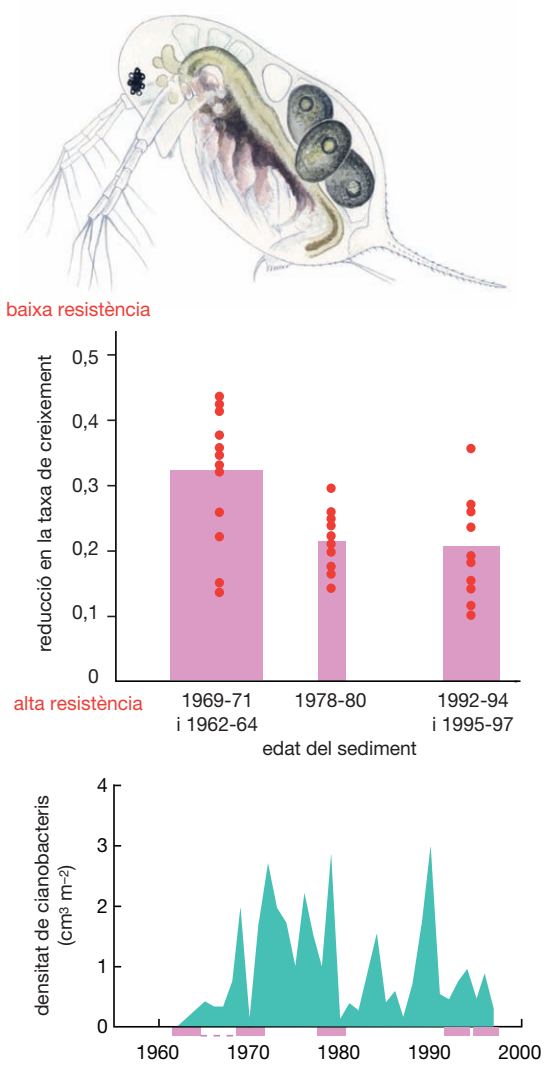


Figura 1. Canvis evolutius ràpids en les puces d'aigua *Daphnia galeata* (a dalt). Ous "ressuscitats" procedents de tres nivells enterrats al sediment del llac Constança proporcionen exemplars amb resistències progressivament creixents a la toxicitat d'algues en cultius experimentals, estimada per mitjà d'una menor reducció de la taxa de creixement dels juvenils alimentats amb algues nocives respecte d'algues control (al mig). Aquests canvis són de base genotípica i són producte de l'actuació de les noves pressions de selecció degudes als períodes d'eutrofització iniciats els anys setanta i reflectits amb la densitat de cianobacteris al plàncton estival (a baix) (modificat de Hairston *et al.* 1999).

des observacionals els anys setanta i vuitanta, és quan es comença a disposar d'una base teòrica per fer prediccions sobre canvis evolutius de tipus adaptatiu dins d'una espècie, com ara els canvis morfològics en les mides dels becs o les mides generals de les parts corporals. Alguns casos d'estudi han esdevingut clàssics, i connecten les intuïcions de Darwin directament amb les investigacions més actuals, com en el cas de les prediccions dels canvis en les mides i formes dels becs en els pinsans de Darwin (*Geospiza*) de l'illa Daphne Major de l'arxipèlag de les Galápagos, davant dels episodis provocats pel fenomen oceanogràfic de *El Niño*, mercès al treball a llarg termini fet per la parella Peter i Rosemary Grant (Weiner, 1995). O pels canvis predictibles en el cicle vital dels gupis (peixos d'aigua dolça) de l'illa de Trinitat, per part de David Reznick i els seus col·laboradors (1990), per citar alguns dels exemples més cèlebres que il·lustren el detall del mecanisme adaptatiu. Recentment (Abzhanov *et al*., 2006) s'ha pogut esbrinar la base molecular dels canvis observats en la forma del bec dels pinsans, que depèn bàsicament de dos gens reguladors (en la via de la calmodulina i en l'expressió del gen *bmp4*). Trobem exemples arreu; així, al món vegetal, el pas d'una planta anual herbàcia a perenne llenyosa, per mutació exclusiva de dos gens (*soc1* i *ful*) que regulen el moment de la floració (Melzer *et al*., 2008). La inestabilitat de les pressions de selecció a escales temporals que van de desenes a milers d'anys, a causa a la inestabilitat dels canvis ambientals, deixa de fer predictibles els canvis microevolutius, de manera que les mitjanes generals dels trets vitals i fenotípics poden semblar no tan variables, fets que han estimulat debats persistents sobre la constància de les taxes evolutives en la frontera entre el domini ecològic de la microevolució i el domini de la macroevolució i la paleontologia. Però el gran esquema conceptual de Darwin segueix vigent. Fou ell qui escombrà les diferències entre ambdues escales temporals d'observació dels procés evolutiu, proporcionant una síntesi que podríem equiparar al procés d'unificació de les forces que operen en el món inanimat, des de les gravitacionals a les subatòmiques.

Els coneixements acumulats els darrers vint anys han provocat un canvi, això sí, en la nostra percepció de la velocitat del procés adaptatiu. Avui dia es veu com és molt més ràpid del que ens pensàvem. Per una banda, l'esquema complex dels supòsits de múltiples *loci* de la genètica quantitativa es comença a simplificar en uns pocs casos, en què el patró quantitatiu del canvi morfomètric rau en la intensitat amb què s'expressen uns pocs gens reguladors. És així com podem, a la fi, entendre els nombrosos i espectaculars exemples d'adaptació animal al món cavernícola, un dels darrers reductes del lamarckisme, i que es poden entendre per un procés de selecció natural sobre gens reguladors que operen en l'ontogènia, per exemple en la inhibició del gen *sonic hedgehog*, que provoca l'anoftàlmia i d'altres modificacions bucals concomitants en el peix cavernícola *Astyanax mexicanus* (Pennisi, 2002) (fig. 2), seguint per tant els mateixos principis d'economia i optimització de recursos que maximitzen la *fitness* darwiniana. Una part important, i conceptualment molt



Figura 2. *Adaptació ràpida al món cavernícola. Un canvi en l'expressió d'un sol gen és responsable de la pèrdua dels ulls i de l'aspecte de les mandíbules i dentició en les poblacions cavernícoles dels peixos americans Astyanax mexicanus.*

rellevant, en el canvi perceptual de la velocitat de l'evolució adaptativa es pot encapsular en l'equació *fenotip* = *genotip* + *ambient*, i veient com han anat canviant i entrelligant-se els factors d'aquesta aritmètica inicialment elemental de la biologia. Cada vegada es troben més exemples recents sobre la dependència de l'expressió gènica envers senyals ambientals –camp de recerca anomenat a vegades *eco-devo*–, que indiquen la importància del període del desenvolupament en l'expressió adaptativa d'una forma o altra del bagatge potencial genotípic. El reconeixement de la capacitat dels organismes d'automodificar les pressions de selecció pròpies i les d'altres espècies de la comunitat –la teoria de la construcció evolutiva del nínxol ecològic–, apunta cap a una millor comprensió de les interaccions *organismes-comunitats ecològiques-ambient* amb què la biologia evolutiva i l'ecologia poden actualitzar la visió sintètica exposada per Darwin. En la síntesi darwiniana a què assistim a l'actualitat, i que es basa en gran part en els avenços en la comprensió del desenvolupament a escala molecular, s'estan fent esforços també per incorporar vells conceptes ecològics, com la coevolució difosa, transformats en conceptes operatius i mesures objectives, que han de tenir un ressò important en la transformació de la mateixa ecologia. Si fins ara, i des dels anys seixanta, ha predominat la visió funcional en ecologia, amb el paradigma consolidat de l'ecosistema com un ens que vincula els organismes de la comunitat amb la seva dependència tròfica –i que acosta l'ecologia a una mena d'enginyeria d'ecosistemes–, serà enriquidor que en el futur el paradigma s'amplïi i retingui la vinculació microevolutiva de la comunitat multiespecífica, on cada espècie exerceix pressions de selecció sobre la resta, i s'estableix així un embolcall selectiu, que fins ara sols es pot aproximar de manera empírica i reduïda a uns eixos principals, com els que intueix la teoria de la successió ecològica. Són terrenys conceptuals en estat embrionari, "programats" de fa dècades, però encara no "construïts" o incorporats formalment dins la nova síntesi evolutiva que les ciències naturals reclamen.

A part d'aquests futuribles, els mètodes predictius disponibles per avaluar el canvi evolutiu en poblacions naturals mostren en la seva cruesa el drama evolutiu imposat pel canvi climàtic. Poblacions d'ocells analitzades al nord d'Europa, on la taxa d'escalfament és més palpable i les respostes fenològiques estacionals de la vegetació més intenses, responen evolutivament seleccionant els polls més ben dotats genèticament per a la supervivència. Però, dramàticament, l'expressió fenotípica d'aquests els mostra més dèbils, de menor pes, que els mateixos estadis vitals en generacions passades. Aquest procés de selecció, aparentment contradictori en els termes de la seva aritmètica, palesa simplement el fet que el ritme de canvi ambiental imposat per l'accelerat canvi climàtic és de tipus catastròfic a escala evolutiva, i tot i que l'automatisme de l'evolució per selecció natural és intens, atesa l'heretabilitat dels caràcters seleccionats, l'expressió fenotípica és deficitària (Merilä *et al.*, 2001) (fig. 3). Els costos demogràfics per a les poblacions afectades sentenciaran segurament moltes espècies, si més no la varietat del seu bagatge genètic acumulat fins avui dia. En d'altres casos, és la capacitat de respondre plàsticament la variable fenotípica que està sotmesa a forta selecció, i així, en les mallerengues carboneres (*Parus major*), la capacitat interanual d'ajustar el període de cria segons hagin estat les temperatures de principi de primavera, és el component seleccionat i del qual s'ha pogut demostrar estadísticament la seva heretabilitat (Nussey *et al.,* 2005) (fig. 4). Les respostes evolutives davant dels canvis ambientals segueixen, per tant, patrons que no sabem anticipar, però són predictibles en sentit quantitatiu quan els hem après a tipificar. Les espècies més plàstiques, amb capacitat per aprendre i modificar el seu comportament, sigui quin sigui aquest, són les que fan front a la situació. Aquests pocs exemples de tipus de respostes evolutives ens acosten a les modalitats de selecció, un tema esquiu i de poc pes en la síntesi darwiniana actual, i que reprendrem cap al final d'aquest capítol.

Biologia evolutiva: noves formes de causalitat i predicció

L'aclaparadora diversitat de la vida condueix molt sovint entre els estudiants i acadèmics al prejudici que tota combinació

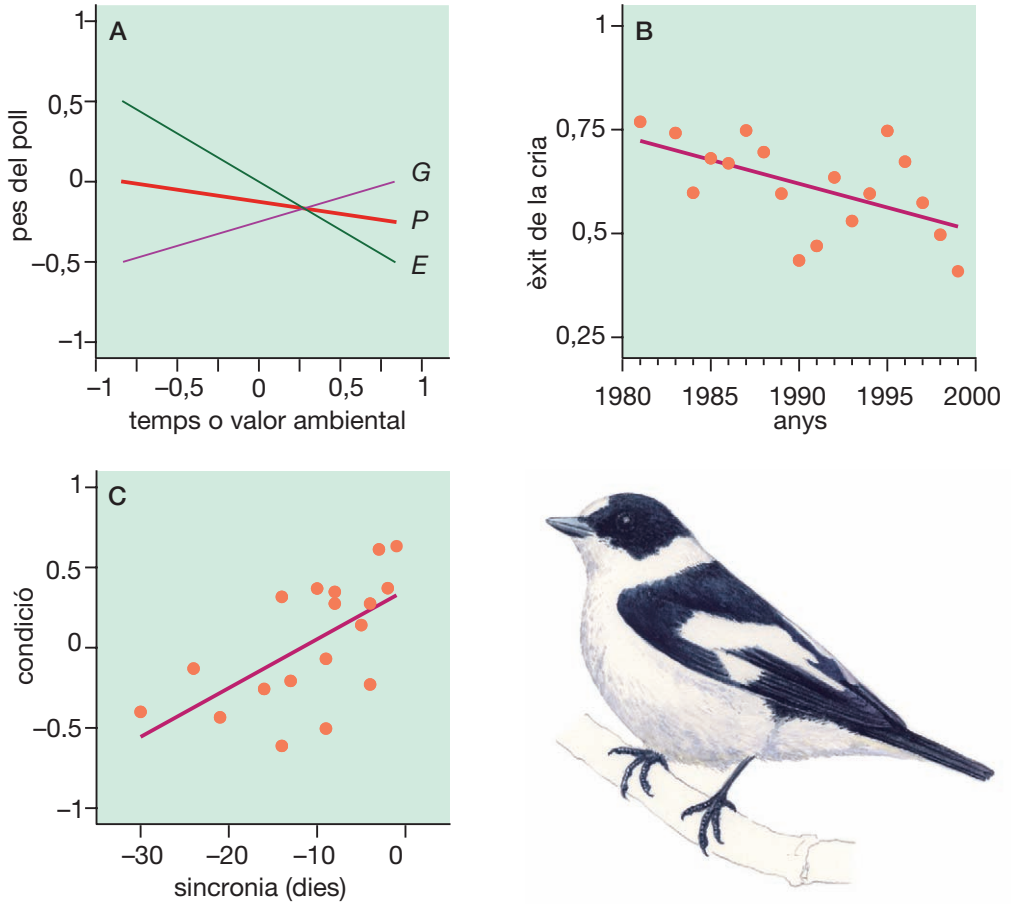


Figura 3. Selecció intensa sobre el pes dels volanders dels papamosques de collar (*Ficedula albicollis*) forçada pel canvi climàtic a Suècia les darreres dècades. La sincronia entre la data d'emergència d'erugues i la de la brotada estacional dels arbres determina la condició fenotípica del volander (C). Aquesta sincronia està disminuint dràsticament en el present, i determina un menor èxit en la cria dels polls (B) seleccionant-se més intensament els polls més grans. La intensitat de deteriorament provoca l'aparent paradoxa (A) d'un canvi evolutiu a favor d'un augment del tret, de base genètica (G) que queda emmascarat per l'observació d'una reducció fenotípica del tret (P) a causa del deteriorament progressiu de l'ambient i el seu efecte negatiu creixent al llarg dels anys (E) (modificat de Merilä *et al.* 2001).

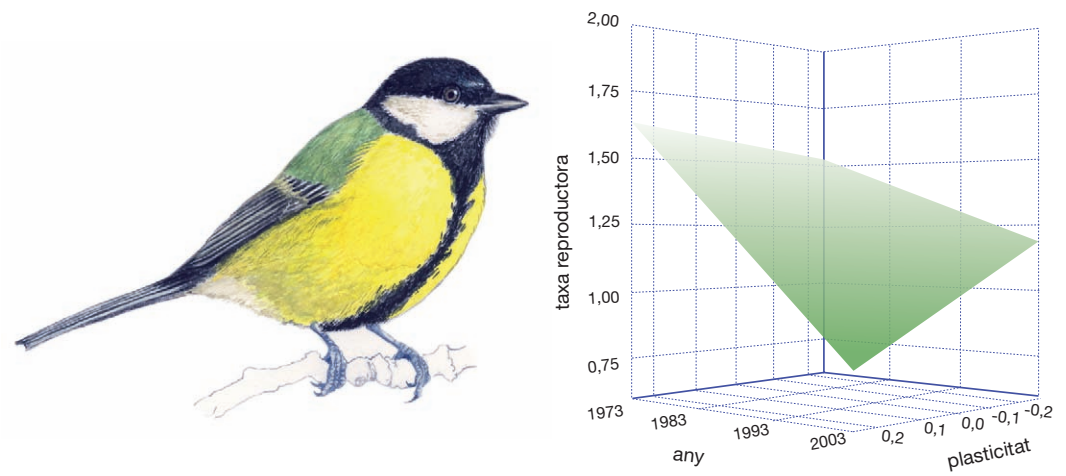


Figura 4. Intensificació creixent de la selecció sobre la plasticitat fenotípica en la data de posta en les mallerengues carboneres (*Parus major*) a Holanda. La variabilitat individual en la capacitat de resposta plàstica determina diferencials més alts en la taxa reproductora (que depèn de la supervivència dels polls) ara que en relació als anys setanta. Com que el tret és heretable, hi ha més selecció i evolució actual a favor d'una plasticitat més gran al llarg de les generacions, a causa de a les pressions de selecció derivades del canvi climàtic. L'eix de plasticitat mesurat en grau d'avançament en la data de posta als anys amb primaveres càlides, a més avançament valors més negatius de l'eix de plasticitat (modificat de Nussey *et al.* 2005).

d'estils vitals i de respostes evolutives és possible i igualment probable, sols depenent de circumstàncies contingents. Aquest és sens dubte un legat reduccionista: ateses les parts dures de la biologia, els determinants morfològics, al·lomètrics, fisiològics, etc., tota combinació entre elles és possible. Sols cal que es doni l'ocasió, l'atzar. La preponderància del prejudici estocàstic en el biòleg modern és simptomàtic de la creença en un únic nivell de causalitat. Eradicats la teleologia i el vitalisme decimonònics que sorgiren per combatre el mecanicisme cartesià, ja no queda espai més que per a l'atzar. L'evolució no té cap sentit. És un joc de combinatòria. No es tracta de desmuntar aquesta convicció, ans al contrari, de veure que no tot és possible, i no tota la combinatòria dels components és igualment probable. La causalitat que es deriva de la teoria evolutiva en marcarà la diferència. Les causes primeres, les que ens expliquen les bases bioquímiques i fisiològiques dels nostres actes (com ens tornem agressius davant d'un estímul, com ens posem vermells de vergonya, etc.) pertanyen al domini que Mayr anomenà la biologia funcional (Mayr, 1961), equiparable al mecanicisme de les ciències del món inanimat. Les seves lleis són indefugibles. Però al món vivent cal comptar amb la causació última, amb la qüestió dels perquès. Per què som agressius? Per què ens posem vermells de vergonya? En biologia evolutiva ens podem permetre aquestes i moltes altres preguntes (Per què els ocells monògams no són sexualment dimòrfics? Per què hi ha longevitat molt més enllà del final del període fèrtil als humans?...), atès que no són producte de l'atzar. La resposta a aquestes qüestions no depèn sols de la base material que les sustenta sinó del sentit de supervivència que les ha generat, així com del sentit que li trobem en relació als trets vitals de l'individu. Aprofundir en la lògica evolutiva d'un cicle vital poleix el camp potencial a uns pocs elements factibles, més probables, o fins i tot òptims. Aquest és l'objectiu de la biologia evolutiva. Els autors que la van fonamentar van partir de preguntes dels perquès, que exemplifiquem tot seguit. Constituïren en el seu moment desafiaments evolutius a les explicacions a l'ús basades en la biologia funcional i l'ecologia de la regulació, que advocaren per arguments basats més en les conseqüències obtingudes (teleologia) que no en els mecanismes evolutius generadors.

Sexe, malaltia i envelliment

En la teoria de cicles vitals, una de les preguntes que hi constitueix el fonament històric és la de per què envellim. Una de les visions més instructives és la de les causes de l'envelliment (fig. 5) i la seva relació amb el mode de



Figura 5. La interpretació evolutiva de les causes de l'envelliment s'allunya de la visió mecanicista basada en el mer deteriorament o desgast acumulatiu a causa de l'edat. L'envelliment infantil o progèria es pot considerar una prova d'aquesta independència causal entre edat i envelliment.

reproducció sexual. En efecte, sols les espècies sexuades experimenten envelliment, mentre les asexuades mantenen actius els mecanismes de reparació dels danys que l'ADN experimenta al llarg de la vida. El brot tendre produït per divisió mitòtica del vell om del famós vers del poeta Machado és una reproducció artística de la perpetuïtat de la producció centenària de noves fulles i borrons per reproducció asexual sense la més mínima mostra d'envelliment. Sols l'obliteració dels conductes del tronc acaba amb la vida de l'arbre, que com a individu sexual és perible, però no la seva capacitat de treure brots cada any per via asexual. Així, l'envelliment no és la simple expressió del deteriorament dels objectes vius al llarg de la vida útil, com ens convida a pensar la fàcil analogia mecanicista, sinó la manca progressiva d'atenció per part de la selecció natural del valor de l'individu, que, comparat amb les prestacions reproductives dels seus mateixos descendents, deixa de tenir pes com a contribuent a les generacions futures. Les malalties es concentren a la tercera edat; encara que s'originin en la fase reproductora, la selecció s'ocuparia per un procés automàtic d'assaig i error d'anar-les desplaçant cap a la fi del període sexualment útil. En casos tan dramàtics com la SIDA a Sud-àfrica, on els genotips humans amb un retard més gran en la manifestació de la simptomatologia permeten deixar descendència (fig. 6), s'aprecia la força i simplicitat amb què aquest procés es dóna (Schliekelman *et al*., 2001).

La interpretació darwiniana de la malaltia i la infecció divergeix de la que fa la medicina convencional, que tracta d'incidir en el nucli del procés, de forma agressiva contra l'agent patogen. Però a escala evolutiva aquesta intervenció no fa més que modificar les pressions de selecció cap a variants més virulentes i

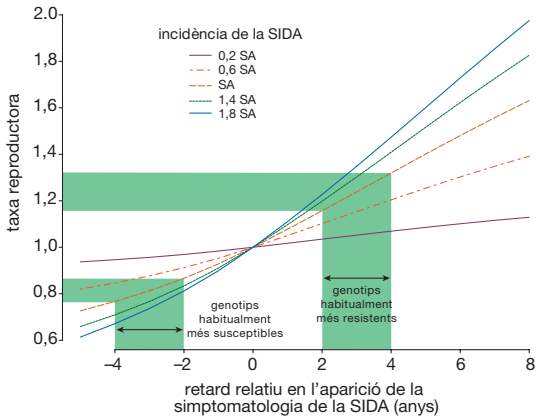


Figura 6. Selecció natural i evolució de la resistència en humans als països sud-africans. Els genotips CCR5, específics per una proteïna de membrana que produeixen més retard en la manifestació de la SIDA des de la infecció, tenen temps de deixar més descendència, en termes estadístics. El fenomen s'amplifica demogràficament com major incidència poblacional de la malaltia (modificat de Schliekelman et al., 2001).

dispersives, augmentant la letalitat. El punt de vista darwinià té en conpte les condicions o context que determina les pressions de selecció, i on la millor estratègia terapèutica és afavorir la selecció de variants menys virulentes i mal dispersores, que necessiten covar-se més temps en els teixits de l'hoste. Les estratègies terapèutiques serien més aviat indirectes i no agressives, potenciant, per exemple, mesures profilàctiques, i es poden considerar complementàries als tractaments de *shock* convencionals. En un altre context, com ara en el control d'insectes plaga forestals, s'acostumen a usar tractaments mixtos, essent els preventius, de base darwiniana, més barats i eficients a llarg termini. En general, les mesures darwinianament sensates, que incideixen sobre els estadis amb més valor reproductor de la població plaga són més específiques i menys nocives per a l'entorn. Tot i així, l'al·licient comercial que suposa incidir en els estadis que provoquen els danys directes en les plantacions, sense alterar per res el valor reproductor i la persistència de la plaga en el futur, és enorme. Si l'espècie plaga era la base de mantaniment per a alguns depredadors naturals, els tractaments agressius provoquen l'anomenat efecte Volterra, i eliminen els pocs depredadors naturals, alhora que perpetuen la necessitat del tractament i promouen una cursa d'armaments antròpicoevolutiva que substitueix la que es donava coevolutivament per mitjà de les defenses químiques normalment basades en el reaprofitament de metabòlits secundaris de les plantes de la comunitat. El procés és similar al dels armadors i els bancs pesquers, on la interacció artesanal primitiva es transforma industrialment i es reubica en el context social i simbòlic de les subvencions públiques. Així, la taxa de creixement econòmic que representa el tipus d'interès sobre el capital obtingut exhaurint el banc pesquer, substitueix la taxa de creixement poblacional de l'espècie explotada. La coadaptació biològica del banc i cultural del pescador desapareix.

En resum, la intervenció científica convencional en un procés complex com la malaltia o, en un altre context fenomènic, la gestió o conservació d'ecosistemes, comporta evolutivament un canvi en les pressions de selecció, és a dir, promou una resposta inevitable (fig. 7). És aquesta resposta que cal preveure, i con-

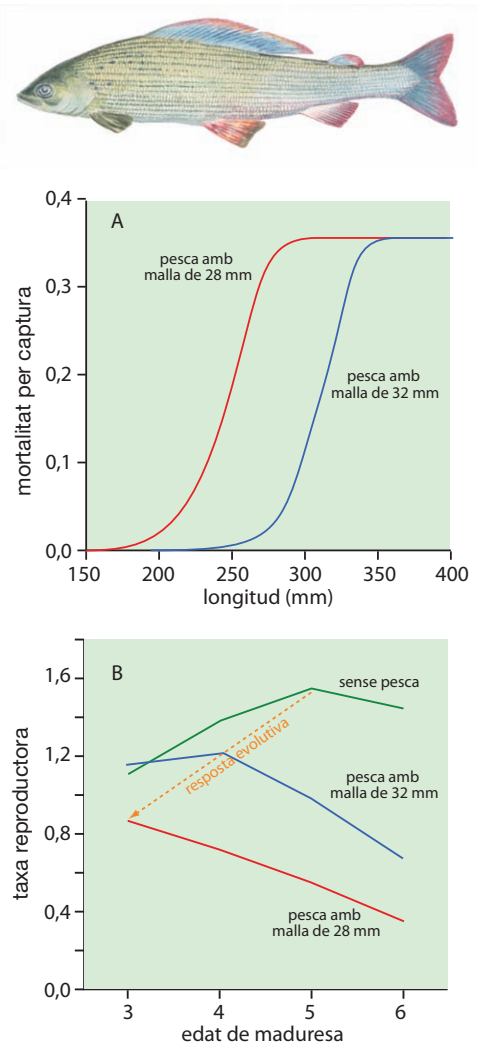


Figura 7. Respostes evolutives a la gestió pesquera. La regulació de la mida del trasmall per protegir les talles petites de la mortalitat per pesca (A) genera pressió selectiva cap a una reducció de l'edat i talla de maduresa sexual, un procés d'optimització que maximitza la taxa de reproducció (B). Els peixos amb precocitat reproductora són afavorits perquè l'esperança de reproducció futura disminueix amb la intensificació pesquera. La política de talles mínimes de captura genera respostes evolutives de reducció de talles de maduresa i reducció concomitant de la mida de la fresa. Simulacions a partir de mig segle de dades pesqueres dels tímals Thymallus thymallus en rius de Noruega (modificat de Haugen i Vøllestad, 2001).

siderar el fet de si s'emmarca dins la solució perseguida o bé comporta un agreujament del procés que s'escampa de la població diana a la resta de la comunitat.

Trobaríem una concatenació d'exemples transversal a les disciplines tecnològiques, que avui dia podríem estendre als cultius transgènics i a moltes actuacions fins i tot benintencionades però desprevingudes de la resposta evolutiva que la ciència reduccionista i efectista tendeix a rebutjar. En aquest sentit, podem dir que hi ha encara avui una resistència en l'acceptació de l'evolució darwiniana inevitable a tota intervenció.

Depurant la teoria evolutiva

Mida de la posta

És molt instructiu el debat sobre el significat de la mida de la posta en ocells, dels anys 40 i 50. El costum de comptar els ous, la seva variabilitat entre nius, i pretendre-hi un sentit adaptatiu va trobar l'oposició de les interpretacions teleològiques pròpies del moment. Se suposava que la mida de la posta era tal que compensava la mortalitat de la població, un exemple concret del prejudici de l'equilibri de la natura. Aquest prejudici prosperà també en la ciència de l'etologia, en forma d'explicacions finalistes, anomenades avui dia "*pel bé de l'espècie*". La divulgació científica dels anys setanta feta als mitjans televisius, radiofònics i editorials de l'època amb més *glamour* del naturalisme a aquest país contenen la marca d'aquest prejudici, i és possible que romangui incòlume en el bagatge cultural de la ciutadania d'avui dia, que va rebre el missatge evolutiu edulcorat amb la complaent hipòtesi de l'equilibri ecològic i que alimentà l'idealisme moralista del moviment ecologista. La naturalesa segons el darwinisme, però, anava per ben diferents camins d'exploració. La paraula clau en què orbità la necessària depuració de la teoria darwiniana durant la segona part del segle XX va ser *conflicte*.

En efecte, bona part de la consolidació més recent de la biologia evolutiva ha procedit de la revisió de comportaments animals suposadament altruistes, és a dir, que beneficiaven en darrer terme l'espècie i perjudicaven l'individu. Generoses ofrenes caníbals de mascles d'aranyes a les seves femelles, decoroses retirades a temps en les bregues territorials entre mascles de vertebrats, resignades aportacions corals de múltiples mascles d'ocells a una massa crítica cantora en els *leks* o *cantaderos*, a favor d'un sol reproductor, però, sobretot, la sorprenent renúncia a la descendència pròpia de les societats de formigues i abelles, totes aquestes qüestions necessitaven un cos teòric darwinià que mancava. Avui dia, al final de la primera dècada del segle XXI, vivim a l'ombra de l'èxit que van tenir els treballs pioners de Williams, Hamilton, Trivers i Maynard Smith, en la reinterpretació i formulació precisa dels mecanismes evolutius subjacents. Hipòtesis com la selecció per parentesc, la teoria del conflicte generacional, la del conflicte o "batalla" entre sexes, la de les estratègies evolutivament estables i l'aplicació de la teoria de jocs obriren diametralment les preconcepcions idealistes del passat cap a formulacions molt precises que enriquiren el pensament evolutiu, i que gaudim avui dia. L'esmolada i encertada ploma de Richard Dawkins ha estat capaç de transmetre al públic general amb inigualable capacitat persuasiva i fent una extraordinària labor didàctica, reptant la societat a renovar-se definitivament davant dels prejudicis religiosos i idealistes, de la manera més elegant d'entre les possibles, que és demanant-se i observant-se a un mateix respecte dels perquès evolutius d'aquests mateixos prejudicis. Aquest circuit intel·lectual, si es pogués resumir fàcilment, quedaria com haver iniciat el camí d'analitzar les pròpies emocions objectivament, és a dir, amb la desafecció necessària per a ser el centre d'un mateix l'objecte d'estudi, arribant la visió evolutiva al bell mig del nucli subjectiu cartesià, com a mostra del valor de renovació filosòfic d'aquesta creuada intel·lectual que hem pogut viure en el nostre present.

Cooperació i el reforç de les emocions

Egoisme, nepotisme, cooperació

Un dels conceptes mal formats que aquesta darrera fase del darwinisme ha enterrat definitivament és el de la selecció de grup, que és una altra manera de dir selecció pel bé de l'espècie, o de selecció teleològica de l'equilibri ecològic. En paraules de Robert Trivers, "*group selection is one of the biggest fallacies argued against Darwinism*". Els exemples visionaris de Vero Copner Wynne-Edwards en el seu llibre de 1962 van ser desmuntats i arraconats. Les hipòtesis sobre la mida de la posta en ocells de David Lack dels anys 40-50 es van constituir en paradigma de l'argumentació evolutiva. La unitat de selecció va ser definitivament l'individu, o, en una versió molt més depurada, els gens individuals que tot individu aporta, i que podrien transmetre's a la següent generació no tan sols per la via convencional de la reproducció pròpia, sinó ajudant a assistir reproductivament individus amb què es comparteixen còpies d'aquests gens, és a dir els parents. Molts exemples de nepotisme biològic han quedat provats d'ençà de la proposta de Hamilton de selecció consanguínia. El focus d'interès s'ha anat centrant, paulatinament, en si podia existir realment un altruisme no nepotista. El mateix Trivers, amb la teoria de l'altruisme recíproc ha promogut una nova

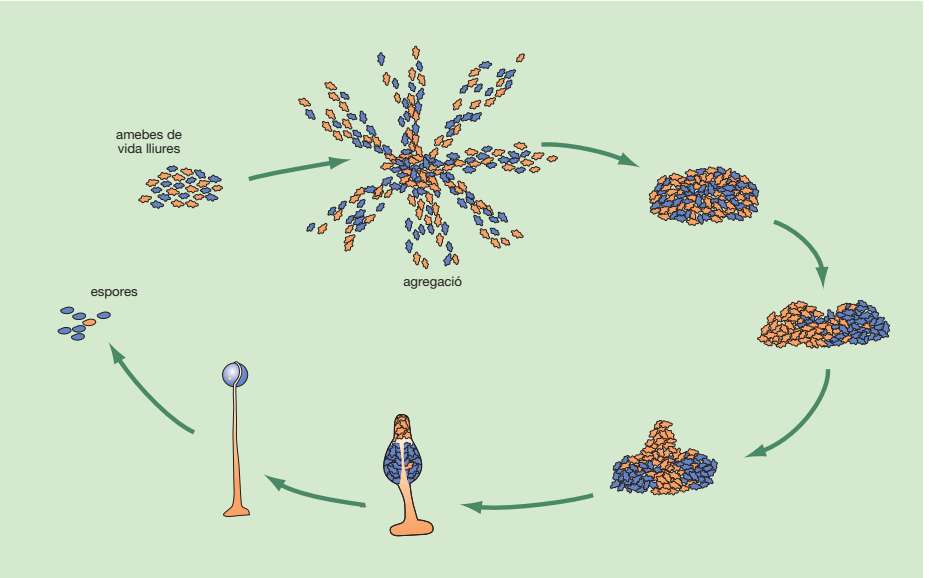


Figura 8. Deserció egoista en actes suposadament cooperatius. Quan dues variants de l'ameba social Dictyostelium discoideum *es cultiven experimentalment a densitats iguals, una d'elles, manipulant el sistema de senyalització molecular, aconsegueix predominar al cos fructífer produint la majoria d'espores, que es dispersaran i donaran lloc a les properes generacions (modificat de Kessin, 2000). El càncer té igualment el format d'una deserció cel·lular des del punt de vista evolutiu.*

recerca empírica i teòrica (per exemple en Karl Sigmund), així com experimental en humans (per part dels psicòlegs) sobre les reaccions individuals davant de determinades regles d'un joc amb interessos individuals que només es poden dirimir en la interacció col·lectiva. Al món animal, però, en una gran majoria de casos l'altruisme recíproc no es pot provar, sinó que sembla tractar-se de mutualismes o coaccions amb remuneració instantània, mentre que els escassos exemples de cooperació –com el cas de compartir aprovisionaments de sang per part d'individus atipats amb la resta dels individus de la colònia de ratpenats– no ha quedat provat que no hi hagi contribució d'altres mecanismes com els de parentesc (Clutton-Brock, 2009). La cooperació al món animal entre individus d'una mateixa espècie és puntual i a la llarga inestable. Aquesta propensió egoista és extensible a molts organismes, fins i tot en casos on la simetria de la interacció (fig. 8) no convida a pensar en actes de deserció –com als hermafrodites–, però en certes planàries australianes l'aparellament és una brega on cadascú malda d'actuar només de mascle injectant esperma en l'altre en tant que femella i evitant ser injectat per aquest en tant que mascle (Michiels i Newman, 1998). La cooperació estable és molt més probable, i així ho testimonien els models basats en teoria de jocs, quan les dues parts interactuants tenen interessos diferents. És així com trobem els millors exemples de mutualismes, parasitismes apaivagats i a la fi simbiosis obligades –evolutivament fixades– en els exemples dels llibres clàssics d'ecologia, en les interaccions planta-animal (com el mutualisme obligat de la vespa i la figuera), que fins i tot conformen aspectes funcionals molt rellevants en l'ecologia d'ecosistemes (com la simbiosi dels coralls o les micorizes dels boscos).

Cooperació en humans

En aquest context històric de depuració del darwinisme és on destaca amb llum pròpia la cerca de singularitats en la biologia humana i la seva inferència al llarg del procés d'hominització. Aquí tornem a vincular Darwin amb la seva tercera gran aportació, després de la selecció natural i la selecció sexual, la de l'expressió universal de les emocions en els humans. Darwin destacà el seu caràcter vestigial com a prova de la seva continuïtat evolutiva des del món animal, i de la unitat i la perdurabilitat de l'empremta biològica en l'home. Avui dia, reconegut aquest fet que ens apropa també a la resta d'animals, el pes de l'atenció a les emocions recau en el potencial significat evolutiu de les emocions superiors o cognitives, pròpies, però no sempre exclusives, dels humans. Quines són les claus o escenaris evolutius per a l'origen de la cooperació com a propietat de la condició humana? Els models teòrics indiquen que la cooperació entre individus afins (no emparentats però mútuament reconeguts), sense requerir reciprocitat ni reputació, és robusta davant la invasió d'estratègies desertores (Riolo *et al*., 2001). En efecte, és en el sentiment de pertinença on se'ns condiciona la manifestació de l'altruisme, com ho proven dotzenes d'observacions i experiments. En els humans sí que es troben patrons genètics indicatius

de selecció a nivell de grups en societats de caçadors-recol·lectors, amb extincions de grups sencers i prevalença d'altres, més enllà dels equilibris genètics esperables per migració-deriva (Bowless, 2006). Refermat el sentiment de grup, s'obre el context apropiat per a d'altres emocions cognitivament superiors, com l'orgull, la culpa, la vergonya, l'enveja, la gelosia, etc., que se suposen designades per la selecció natural per cimentar i consolidar les interaccions socials a favor de la cooperació. Les emocions contribueixen a prendre decisions, més enllà dels balanços de pros i contres derivats de les consideracions racionals. Origen del raonament moral, que permet comprendre i implicarse individualment en l'acompliment o defensa de l'esperit de les disposicions normatives, i no únicament en la lletra, amb què es doten les societats humanes. És probable que en els primats antropoides hi trobem continuïtat zoològica per a algunes de les emocions superiors que algunes religions no deistes proclamen com a dignificadores de l'home com a ser espiritual. Assegura la geneticista Ursula Goodenough, referent a la possibilitat que entre els primats es donin formes d'empatia o d'actituds compassives, més enllà de les previsibles entre animals emparentats, que aquestes actituds són ubiqües en els ximpanzés, i en menor grau també es troben entre els goril·les i els orangutans. En aquest context, comenta anecdòticament el fet d'una femella bonobo, el ximpanzé pigmeu, que, havent causat danys a un ocell mentre hi jugava, s'enfilà amb ell a un arbre i li aixecà ambdues ales com si pretengués encoratjar-lo a prendre el vol.

Recentment s'han divulgat dades paleoantropològiques que apunten hipòtesis sobre l'estil de vida d'*Ardipithecus ramidus*, anterior a l'australopitec Lucy, inferides a partir dels trets sexualment dimòrfics, com els canins masculins dramàticament feminitzats en relació als seus ancestres, farà entre 4,4 i 6 milions d'anys. La selecció sexual, hauria afavorit la codominància mascle-femella (com al ximpanzé pigmeu) i dominaria sobre la selecció antagonística entre mascles (al ximpanzé comú i al goril·la, dels qui serien caràcters derivats), i indicaria estils socials i reproductius en la línia homínida molt abans dels estadis en què es produí l'augment de la capacitat cranial i dels primers brots d'indústria expressats en l'ús d'eines (Suwa *et al*., 2009).

Ara ja podem dir que el darwinisme no sols ha reconciliat l'home amb la natura, provantne l'origen, sinó i abans que tot, el reconcilia amb ell mateix. No és la cultura, a través del nostre impressionable cervell, que genera en nosaltres les emocions més nobles i els actes més altruistes. És el nostre patrimoni biològic evolucionat per selecció natural, sexual i grupal, que permet identificar allò que ens és bo individualment i socialment, d'entre totes les possibles ofertes, perquè està en sintonia amb la nostra història biològica. Atenent una observança de principis científics, detectant incongruències a partir de lleis bàsiques i desenvolupant hipòtesis específiques, tractem de reconstruir l'humà defugint recaure en el persistent i ideològic dualisme cultura/natura, fent-los, al contrari, complementaris. Contràriament als prejudicis vigents, no podem demostrar la veracitat d'asseveracions categòriques, com ara la de Hume ("*every man ought to be supposed to be a knave and to have no other end, in all of his actions, than his private interest*"). Ara pensem, a partir de dades experimentals basades en teoria de jocs, que l'evolució biològica és la font i causa de la moralitat humana.

Cap a una nova síntesi

Nivells i formes de selecció

Si bé ha quedat prou clar i consolidat que la hipòtesi genèrica de selecció de grup és inconsistent amb la teoria evolutiva, per altra banda és cert també que s'ha provat experimentalment l'existència d'heretabilitat tant de trets relacionats amb la composició específica de les comunitats com, i això és més sorprenent, de trets funcionals o ecosistèmics, com ara el pH d'un sistema aquàtic o la biomassa que suporta un sòl (Swenson *et al*., 2000). Aquests resultats ressalten la importància de les interaccions multiespecífiques en l'evolució, i, tal com diu David Sloan Wilson:

> *following Darwin, it is a legitimate research strategy to first demonstrate the existence of heritable phenotypic variation at the ecosystem level, and only then to attempt to understand its mechanistic basis*", de manera que "*the ecosystem is clearly the vehicle of selection, despite the fact that species and genes qualify as replicators*.

A més dels intents experimentals que eixamplen la nostra visió del procés evolutiu, comptem també amb aportacions teòriques unificadores de la teoria evolutiva, extensió directa de la teoria matemàtica de Ronald Fisher, aplicada a múltiples espècies d'un gremi funcional, i en resposta a ambients canviants (Norberg *et al*., 2001). En l'àmbit de comunitats naturals, s'han celebrat força, com a punt d'unió entre l'ecologia i l'evolució, els treballs de Whitham i col·laboradors (2006) (fig. 9), que advoquen per una genètica de comunitats, mesurant l'heretabilitat de la comunitat, extensió del concepte de fenotip estès de Dawkins. Atès que l'expressió del genotip no s'acaba en els límits de l'individu sinó més enllà, en les seves obres i modificacions del medi, podem incorporar també com

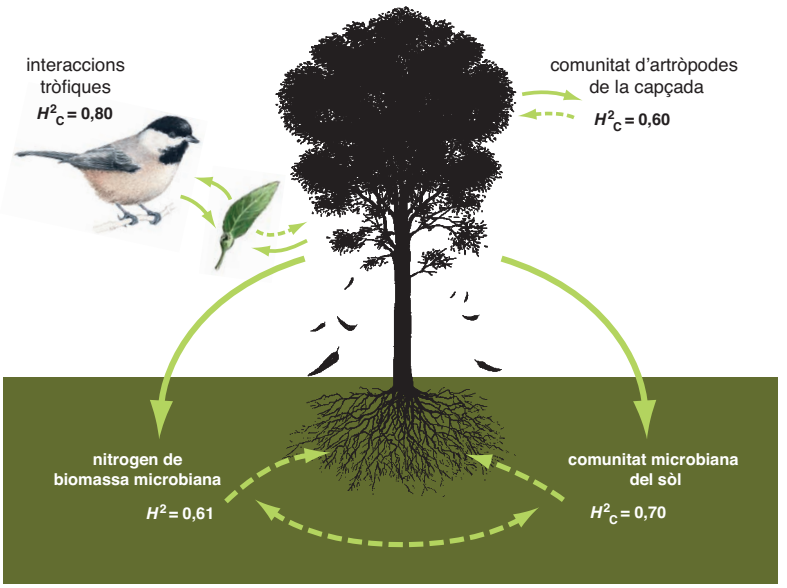


Figura 9. Quan la composició de les comunitats i les propietats funcionals dels ecosistemes varien parcialment segons els diferents genotips d'una espècie clau, aquelles són un element més del seu fenotip. Mostren, per tant, heretabilitat, que és la mesura de la fracció de la variabilitat fenotípica total que depèn de la variabilitat genotípica de l'espècie clau. Els valors d'heretabilitat (H^2) de l'estructura i funció dels ecosistemes poden ser elevats, com a l'exemple que s'il·lustra, per les variants genotípiques de Populus angustifolia, *amb valors superiors al 50% (modificat de Whitham* et al., *2006).*

a part del fenotip els canvis en la composició de les comunitats naturals que correlacionen amb diferències entre els genotips d'una espècie donada d'importància estructural dins un ecosistema. Un fenomen paral·lel ben conegut és la plasticitat fenotípica de moltes espècies, en resposta a la presencia o absència de predadors. L'existència de plasticitat en l'expressió d'un genotip s'interpreta com un tipus d'estratègia evolutiva davant un ambient variable encara que predictible, és a dir, amb un conjunt limitat de possibilitats (amb predadors o sense, permanent o efímer, etc.). Però l'evolució no s'ha dotat només amb aquesta resposta a la imprevisibilitat ambiental. Els biòlegs evolutius reconeixen un bon nombre d'estils de cicles vitals o d'estratègies adaptades al risc. La que la síntesi darwiniana clàssica ha emprat com a model és l'estratègia oportunista o pionera, perquè és la que proporciona organismes amb resultats experimentals més ràpids. Però tenim estratègies diametralment oposades, com la dels organismes d'ambients previsibles, però pobres en nutrients, o la d'organismes d'ambients imprevisiblement fluctuants, però espacialment constants, com les nostres rieres i bassals temporals. L'evolució es reforça sempre sobre els factors ambientals previsibles i estableix estratègies per fer front als imprevisibles, en un joc de possibilitats que s'allunya de la mesura d'eficàcia adaptativa o *fitness* habitual (nombre i velocitat de producció de descendents). Estratègies com l'anomenada de *bet-hedging* o d'aversió al risc, semblen seguir models de comportament que ja va tipificar Daniel Bernoulli (1738) en els comportaments econòmics, però que quan es posen en el context temporal i evolutiu, mostren com l'evolució afavoreix en aquests casos la parsimònia vital i la persistència espacial per sobre de l'acceleració i la dispersió. Són responsables de molta biodiversitat, com a producte de tants variats estils evolutius.

Aquests darrers anys, per tant, assistim a una revifalla en la superació del clixé ultradarwinià de les darreres dècades, necessari però cada cop més clarament insuficient. Autors gens sospitosos d'holisme idealista advoquen per considerar les comunitats biològiques, estructurades en grups interconnectats o sistemes de metacomunitats, com a sistemes adaptatius complexos (Leibold i Norberg, 2004), és a dir, unitats evolutives en un sentit concret, on la migració és la font de variabilitat genètica. Com a exemple punyent, la migració entre comunitats, junt amb la plasticitat fenotípica fenològica, són les respostes internalitzades per l'evolució més ubiqües, ràpides i eficients que trobem a la naturalesa davant del canvi de pressions selectives que representa evolutivament el canvi climàtic.

Emergència i evolució

L'encert o la clau de Darwin consistí en proposar un senzill principi necessari, doncs la selecció natural és obligada si es dóna herència amb modificació, que explica la totalitat dels fenòmens biològics. Eliminant el vitalisme i els seus derivats, incorpora el caràcter obert i emergent del món dins el marc epistèmic de

la ciència. El cèlebre epíleg de *l'Origen de les espècies:*

> *from so simple a beginning, endless forms most beautiful and most wonderful have been, and are being evolved*

dista molt d'un enunciat reduccionista com "la diversitat de la vida no és més que el producte combinat de la lluita per l'existència i l'herència amb modificació", reducció amb una càrrega emocional equiparable al discurs victoriós d'una conquesta militar. Darwin connecta els mecanismes bàsics i simples de la selecció amb l'elenc macroevolutiu. Es fa extensible a la presència de la vida i la ment com un continu cosmològic, unificant el món inanimat i animat. Per tal de consolidar el darwinisme ha calgut un moment històric de reafirmació, potser capturat en la figura de Dawkins en el nostre temps. Però el potencial de Darwin unificant el ser més senzill i el més complex, acosta a considerar el cosmos com ontològicament emergent, que parteix de simples mecanismes, i sense que les lleis universals esgotin sinó que sols limitin els dominis del possible.

Per a molts, entrar en el discurs de l'emergència és arriscar-se en un terreny que com a mínim genera sospites, ja que pel reduccionisme *no és altra cosa sinó* una regressió epistèmica. Quina necessitat n'hi ha? A més, es tracta encara d'una crossa intel·lectual amb un notable component intuïtiu. El fet és que, en paraules de Stuart Kauffman, la visió de l'emergència ofereix un lloc natural per al significat, el valor i l'ètica, sense necessitat d'invocar la transcendència.

L'èxit en la producció d'un codi (el codi genètic) ha portat la natura a treballar amb informació (l'evolució com un mostreig estadístic esbiaixat), de manera que les trajectòries evolutives poden re-produir-se, simular-se o se'n poden trobar analogies a partir de diferents suports o plataformes materials. Aquesta transportabilitat permet reconèixer la clau dels fenòmens emergents, ja que aquests no s'obtenen dels fets *en si* sinó, com diu Terrence Deacon (2003), a partir de la configuració topològica de les interaccions. Es tracta de les propietats relacionals i la seva aparició aparentment espontània o impredictible que requereix avançar en completar la teoria de la causalitat, considerant la topologia de la causalitat i les seves convolucions i recursivitat, junt amb el problema de la causalitat circular, fets que clamen en darrera instància el condomini de les influències *top-down* a més dels mecanismes intrínsecs a què tradicionalment es poden reduir les parts interactuants. Aquí rau, per exemple, part de la rellevància de les hipòtesis evolutives de la construcció del nínxol abans comentades, amb l'aparició de noves pressions de selecció condicionades pels mateixos productes evolutius. Tenir present l'emergència com a complement al mecanisme, obre la comprensió intuïtiva del fenomen evolutiu com inevitable, imprevisible i històric. És amb la complementació entre la influència del passat (de l'avantpassat, l'herència) i les interaccions i topologies relacionals definides en el present (l'ecologia) que es té en compte la totalitat del mecanisme de l'evolució. Per això en la riquesa conceptual de l'obra de Darwin, junt amb la seva visió unitària i ponderada, és, més que mai, on encara trobem el substrat necessari per a l'avenç i la integració del coneixement.

Agraiments

Quedo molt agraït a Maria José Lledó per la seva contribució decisiva en la clarificació del text, a Joan Lluís Riera per la lectura atenta i l'aportació constructiva al manuscrit, a Jordi Corbera per la seva labor com a il·lustrador i paciència com a editor, i a Maria Teresa Soto pel seu suport i encoratjament.

Lectures i referències

Abzhanov, A., Kuo, W.P., Hartmann, C., Grant, B.R., Grant, P. i Tabin, C.J. (2006). The calmodulin pathway and evolution of elongated beak morphology in Darwin's finches. *Nature*, 442: 563-567.

Bowles, S. 2006. Group competition, reproductive leveling and the evolution of human altruism. *Science*, 314: 1569-1572.

Clutton-Brock, T. (2009). Cooperation between non-kin in animal societies. *Nature,* 462: 51-57.

Dawkins, R. (2009). *El espejismo de Dios*. Espasa-Calpe, Madrid.

Deacon, T. (2003). The hierarchic logic of emergence: untangling the interdependence of evolution and self-organization. *In*: B.H. Weber i D.J. Depew (eds.), *Evolution and learning. The Baldwin effect reconsidered,* pp. 273-308. Bradford Book, MIT Press.

Darwin, C. (1872). *The expression of the emotions in man and animals.* Introduction, afterword and commentaries by Paul Ekman. Third Edition, 1998. Fontana Press.

Dukas, R. (1998). *Cognitive Ecology. The evolutionary ecology of information processing and decision making*. Univ. of Chicago Press.

Endler, J. (1986). Natural selection in the wild. Monographs in populatin biology. Princeton Univ. Press.

Gilbert, S.F. i Epel, D. (2009). *Ecological developmental biology. Integrating epigenetics, medicine and evolution*. Sinauer Associates, Sunderland.

Hairston Jr, N., Lampert, W., Cáceres, C., Holtmeier, C., Weider, L., Gaedke, U., Fischer, J., Fox, J. i Post, D. (1999). Rapid

evolution revealed by dormant eggs. *Nature*, 401(6752): 446.
HAUGEN, T.O. i VØLLESTAD, L.A. (2001). A century of life-history evolution in grayling. *Genetica*, 112-113: 475-491.
KESSIN, R. (2000). Cooperation can be dangerous. *Nature*, 408: 917-919.
LEIBOLD, M.A. i NORBERG, J. (2004). Biodiversity in metacommunities: plankton as complex adaptive systems? *Limnology and Oceanography*, 49(4): 1278-1289.
MAYR, E. (1961). Cause and effect in biology. *Science*, 134: 1501-1506.
MELZER, S., LENS, F., GENNEN, J., VANNESTE, S., ROHDE, A. i BEECKMAN, T. (2008). Flowering-time genes modulate meristem determinacy and growth form in *Arabidopsis thaliana*. *Nature Genetics*, 40: 1489-1492.
MERILÄ, J., KRUUK, L.E.B. i SHELDON, B.C. (2001). Cryptic evolution in a wild bird population. *Nature*, 412: 76-79.
MICHIELS, N.K. i NEWMAN, L.J. (1998). Sex and violence in hermaphrodites. *Nature*, 391: 647.
NORBERG, J., SWANEY, D., DUSHOFF, J., LIN, J., CASAGRANDI, R. i LEVIN, S. (2001). Phenotypic diversity and ecosystem functioning in changing environments: a theoretical framework. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(20): 11376-11381.
NUSSEY, D., POSTMA, E., GIENAPP, P. i VISSER, M.E. (2005). Selection on heritable phenotypic plasticity in a wild bird population. *Science*, 310: 304-306.
ODLING-SMEE, F.J., LALAND, K.N. i FELDMAN, M.W. (2003). *Niche construction. The neglected process in evolution.* Monographies in population biology, 37. Princeton Univ. Press.
PENNISI, E. (2002). Evolutionary biology: Evo-Devo enthusiasts get down to details. *Science*, 298: 953-955.
REZNICK, D.A., BRYGA, H. i ENDLER, J. (1990). Experimentally induced life-history evolution in a natural population. *Nature*, 346: 357-359.
RIOLO, R., COHEN, M. i AXELROD, R. (2001). Evolution of cooperation without reciprocity. *Nature*, 414: 441-443.
SCHLIEKELMAN, P., GARNER, C. i SLATKIN, M. (2001). Natural selection and resistance to HIV. *Nature*, 411: 545-546.
STEARNS, S. (1999). *Evolution in Health and Desease*. Oxford Univ. Press.
SUWA, G., KONO, R., SIMPSON, S., ASFAW, B., LOWEJOY, C. i WHITE, T. (2009). Paleobiological implications of the *Ardipithecus ramidus* dentition. *Science,* 326: 69-99.
SWENSON, W., WILSON, D.S., i ELIAS, R. (2000). Artificial ecosystem selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,* 97(16): 9110-9114.
TRIVERS, R. (2002). *Natural Selection and Social Theory. Selected papers of Robert Trivers*. Evolution and Cognition series, Oxford Univ. Press.
WEINER, J. 1995. *The beak of the finch. A story of evolution in our time.* Vintage books, Random House, New York.
WHITHAM, T.G., BAILEY, J.K, SCHWEITZER, J.A., SHUSTER, S.M., BANGERT, R.K., LEROY, C.J., LONSDORF, E.V., ALLAN, G.J., DIFAZIO, S.P., POTTS, B.M., FISCHER, D.G., GEHRING, C.A., LINDROTH, R.L., MARKS, J.C, HART, S.C., WIMP, G.M. i WOOLEY, S.C. (2006). A framework for community and ecosystem genetics: from genes to ecosystems. *Nature Reviews Genetics*, 7: 510-523.