2004B 699007052

### UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS



# ADQUIRIENDO GENOMAS: UNA TEORÍA SOBRE LOS ORÍGENES DE LAS ESPECIES

(ACQUIRING GENOMES: A THEORY OF THE ORIGINS OF SPECIES, POR LYNN MARGULIS Y DORION SAGAN)

TRABAJO DE TITULACIÓN EN LA MODALIDAD PRODUCCIÓN DE MATERIALES EDUCATIVOS, OPCIÓN PAQUETE DIDÁCTICO: TRADUCCIÓN,

> QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE LICENCIADA EN BIOLOGÍA

PRESENTA
CANDIA RAQUEL GARIBAY CAMARENA

Las Agujas, Zapopan, Jal., Diciembre de 2004

2004B 699007052

## UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS



#### ADQUIRIENDO GENOMAS: UNA TEORÍA SOBRE LOS ORÍGENES DE LAS ESPECIES

(ACQUIRING GENOMES: A THEORY OF THE ORIGINS OF SPECIES, POR LYNN MARGULIS Y DORION SAGAN)

TRABAJO DE TITULACIÓN EN LA MODALIDAD PRODUCCIÓN DE MATERIALES EDUCATIVOS, OPCIÓN PAQUETE DIDÁCTICO: TRADUCCIÓN,

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE LICENCIADA EN BIOLOGÍA

# PRESENTA CANDIA RAQUEL GARIBAY CAMARENA

DIRECTOR DE TESIS ALFONSO ISLAS RODRÍGUEZ

S ASESOR DE TESIS AARÓN RODRÍGUEZ CONTRERAS

Las Agujas, Zapopan, Jal., Diciembre de 2004



#### Universidad de Guadalajara

#### Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

Coordinación de titulación y Carrera de Licenciatura en Biología

C. CANDIA RAQUEL GARIBAY CAMARENA PRESENTE

032 C. C. BIOLOGIA

Manifestamos a Usted que con esta fecha ha sido aprobado su tema de titulación en la modalidad de: PRODUCCIÓN DE MATERIALES EDUCATIVOS opción PAQUETE DIDÁCTICO con el titulo: "ACQUIRING GENOMES: A THEORY OF THE ORIGNS OF SPECIES". para obtener la Licenciatura en Biología

Al mismo tiempo le informamos que ha sido aceptado/a como Director de dicho trabajo al DR. ALFONSO ISLAS RODRÍGUEZ y como asesor/a el/la DR. AARÓN RODRÍGUEZ CONTRERAS

Sin más por el momento, le envío un caluroso saludo

ATENTAMENTE
"PIENSA Y TRABAJA"
Zapopap 26 do Noviembro del 20

Las Agujas, Zapopan ., 26 de Noviembre del 2004

DR. CARLOS ALVAREZ MOYA
PRESIDENTE DEL COMITÉ DE TITULACIÓN

LICENCIADO EN BIOLOGÍA

DRA. ANA ISABEL RAMIREZ QUINTANA SECRETARIO DEL COMITÉ DE TITULACIÓN Dr. Carlos Álvarez Moya.

Presidente del Comité de Titulación.

Carrera de Licenciado en Biología

CUCBA.

Presente

Por medio de la presente nos permitimos informar a usted que habiendo revisado el trabajo de titulación, modalidad producción de materiales educativos, opción paquete didáctico con el título: "ACQUIRING GENOMES: A THEORY OF THE ORIGINS OF SPECIES", que realizó la pasante CANDIA RAQUEL GARIBAY CAMARENA con el número de código 699007052 consideramos que ha quedado debidamente concluido, por lo que ponemos a su consideración el escrito final para autorización de impresión.

Sin otro particular quedamos de usted con un cordial saludo.

#### Atentamente

CUCBA, UDG, Las Agujas, Zapopan, Jal.

23 de noviembre de 2004

Alfonso Islas Rodríguez

Director

Aarón Rodríguez Contreras

Asesor

Nombre de los sinodales asignados por el Comité de Titulación		Firma de aprobado el anteproyecto	Fecha de aprobación
Dra. Laura Medina	5	PAG.	24/11/04
Dra. Graciela Gudiño	t2	your	25/Nw/04
Dr. Antonio Vazquez García	V	Juliasiggues	01/0ic/2004
Supl. Dra. Galina Petrovna Zaitseva		Pm	24,11,04

#### **AGRADECIMIENTOS**

La elaboración de la presente traducción ha sido posible gracias al apoyo de la Universidad de Guadalajara, a través del Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias (CUCBA), así como de numerosas personas que aportaron valiosas ideas y materiales de investigación. En especial, al Dr. Alfonso Islas, por su rigurosa revisión científica; al Dr. Aarón Rodríguez, por sus acertadas y oportunas recomendaciones, y a la Dra. Lynn Margulis por facilitarme información concerniente al tema del libro.

Agradezco también a los siguientes profesores del CUCBA, por auxiliarme en la identificación de términos científicos y técnicos en español: Hugo Fierros, Laura Guzmán, Leticia Hernández, Margarito Mora, Gustavo Moya, Raymundo Ramírez, Anne Santerre y Cinthya Temores. Hago extensivo mi agradecimiento por el apoyo técnico entusiasta que me han brindado para lograr una traducción fiel al original: Christian Shpönha por revisar todas las versiones de la traducción, teniendo siempre aportaciones certeras y cabales; Ian McGregor por la ayuda con los términos técnicos zoológicos, Guilú Alcazar por la exhaustiva edición de los cuadros e ilustraciones; Adolfo Foferst por su revisión de estilo y sugerencias de gramática del español; a la Dra. Margarita Camarena por su apoyo, orientación; y a mis hermanos Surya y Leo por su constante buen humor en esta afanosa y ardua traducción científica.

Tractor, me has dado un legado de libertad, intrepidez y fuerza, gracias por seguir en marcha. A Sarah Lührs por enseñarme de su voluntariosa determinación a sacar las cosas adelante. Agradezco a mi Tita Dulce por su incondicional apoyo emocional y económico. A mis tíos, y a mis amigos María Yajú, Jorge Rayot, Kezhia Woo, Carlos y Mauricio Moreno por hacerse presentes a pesar de las distancias. Agradezco de todo corazón a mi Maestro Antonio González los instantes de lucidez y sobriedad que le dan sentido a mi vida.

#### RESUMEN

La presente traducción del inglés al español del libro Adquiriendo genomas: una teoría sobre los orígenes de las especies, del original en inglés Lynn Margulis and Dorion Sagan. 2002. Acquiring Genomes: a Theory of the Origins of Species. Estados Unidos: Basic Books, se realiza como trabajo de titulación en la modalidad de Producción de Materiales Educativos, opción Paquete didáctico, para obtener el título de licenciada en biología por el CUCBA de la Universidad de Guadalajara. De acuerdo con los lineamientos de titulación, la obra de Margulis y Sagan ha sido seleccionada porque responde al área temática del Centro y se considera por su carácter científico como un apoyo didáctico y una fuente de consulta científica de suma utilidad para los procesos de enseñanza y aprendizaje de la biología.

Adquiriendo genomas: una teoría sobre los orígenes de las especies propone respuestas rigurosas a las pregunta que Darwin mismo no pudo resolver acerca de cuál el origen de la variación hereditaria que hace posible la formación de nuevas especies. El esfuerzo analítico es de extraordinaria importancia, constituye una síntesis del pensamiento científico evolutivo en el mundo. Con un gran poder explicativo, los autores de esta obra logran una nueva propuesta integradora que desafía directamente el dogmatismo de las creencias contemporáneas sobre la evolución y la variedad de formas de vida, para ello, proponen una teoría comprensible, coherente y científicamente adecuada.

#### ÍNDICE GENERAL DEL CONTENIDO

SECCION PRELIMINAR	
Copia en blanco y negro de la portada	I
Lugar de realización, director y asesor	П
Agradecimientos	Ш
Dedicatoria	IV
Resumen	V
Índice del contenido	VI
NOTA METODOLÓGICA SOBRE LA TRADUCCIÓN	
Introducción	VII
Antecedentes	VIII
Justificación, Objetivos y Conclusión	IX
Bibliografía consultada	X
TRADUCCIÓN del inglés al español del libro Adquiriendo genomas: una teoría sobre los orígenes de las especies, del original en inglés: Margulis, L., and S. Dorion, 2002, Acquiring genomes: a theory of the origins of Species,	
EUA: Basic Books	i*
CONTENIDO	v
CUADROS Y FIGURAS	vii
PARTE UNO. EL IMPERATIVO EVOLUTIVO	l
PARTE DOS. EL MICROBIO EN LA EVOLUCIÓN	79
PARTE TRES. EL LEGADO DEL PLANETA	121
PARTE CUATRO. CONSORCIOS	163
REFERENCIAS	219
ÍNDICE ANALÍTICO	229

<sup>\*</sup> Para facilitar la comparación, los contenidos por hoja de la traducción son equivalentes a los del original en inglés, incluida la numeración.

#### NOTA METODOLÓGICA SOBRE LA TRADUCCIÓN

#### INTRODUCCIÓN

"La evolución es la ciencia de la conexión". 2

La traducción de una obra científica es relevante porque:

- Sirve para difundir el conocimiento científico del más alto nivel, pone al alcance los conocimientos de la biología evolutiva a jóvenes que desean formarse en esta disciplina y adoptar la ciencia como forma de vida.
- 2) Es de suma utilidad para profesores e investigadores involucrados en los procesos académicos de enseñanza y aprendizaje.
- 3) Resulta de interés para otros campos de la ciencia, como la física y la química; e incursiona en problemas que rebasan las fronteras convencionales del conocimiento, llamando la atención de filósofos, humanistas y otros interesados en la evolución de la vida.

A lo largo de esta traducción he logrado forjar un conocimiento coherente y consistente de los conceptos aprendidos durante la licenciatura. Adquirí una perspectiva de la vida como unidad en su totalidad, articulada de lo microscópico a lo macroscópico; ambos niveles integrados perfectamente en la realidad, forman un continuo cíclico de materia y energía que fluye en el tiempo y el espacio a través de los organismos vistos como sistemas abiertos. El entendimiento holístico de los aspectos evolutivos es indispensable para comprender las actividades funcionales de los seres vivos, que han ido modificándose hasta los niveles de complejidad que hoy conocemos. El estudio de este libro resulta indispensable para la formación integral de cualquier biólogo.

Para cumplir con los preceptos de toda traducción profesional, es indispensable que el traductor se abstenga de interpretaciones personales que modifican el sentido original; para lograr una equivalencia técnica se consultaron fuentes listadas en la bibliografía. Mi prioridad ha sido preservar el original con total fidelidad. En todos los casos, la responsabilidad por los aciertos e involuntarias omisiones de la traducción, es mía. Se respetan los criterios del formato original dentro del contenido de la traducción, en el resto de esta presentación, los estipulados para tesis.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> Margulis, L., and S. Dorion, 2002, Acquiring genomes: a theory of the origins of Species, EUA: Basic Books

"El progreso del conocimiento científico está relacionado con el avance de las nuevas hipótesis. Estas hipótesis nos facultan para explicar hechos acumulados de acuerdo con los desarrollos científicos actuales. A menudo las hipótesis basadas en material limitado resultan insuficientes para la formulación de teorías científicas estrictamente comprobables. Una hipótesis que funciona bien requiere más evidencia y constituye un importante estímulo para indagar en el conocimiento científico: <a tal grado que en las ciencias naturales se piensa que las hipótesis son la forma de su desarrollo>."3

#### **ANTECEDENTES**

Los antecedentes de esta traducción se encuentran en la formación como bióloga que recibí de mis profesores a lo largo de la licenciatura y en las facilidades que adquirí por el conocimiento del idioma inglés. Mi curiosidad inicial por la paleontología culminó de manera inesperada despertando en mi interés por el estudio de la evolución desde la perspectiva de la biología molecular. He descubierto como apasionante y fundamental el estudio y entendimiento de esta obra. Por ello seguí esta forma de titulación.

La obra de Lynn Margulis y Dorion Sagan, Adquiriendo genomas: una teoría sobre los orígenes de las especies, es un claro ejemplo del esfuerzo teórico acumulado de muchos científicos alrededor del mundo con el que se ha formado una sola unidad conceptual sobre el origen y la evolución de las especies. Los estudios desde Lamarck hasta Darwin y los pioneros en simbiogénesis, los botánicos rusos, junto con numerosos científicos que dan cuenta de fenómenos particulares de simbiosis, nutren con sus hallazgos experimentales las hipótesis que construyen la teoría de Margulis y Sagan.

Si la teoría es un sistema de hipótesis, ésta, que trata los orígenes y la evolución de las especies, es realmente un inmenso cuerpo de avances científicos que los autores logran rescatar y articular en una síntesis extraordinaria. Cabe destacar que el mérito de la obra también lo es de todos los científicos que dedicaron sus vidas al estudio de tan solo uno de sus ejemplos, de una de esas hipótesis. La síntesis de la descendencia con modificación que nos proponen los autores, revela que la simbiogénesis es el principal motor de la evolución.

<sup>&</sup>lt;sup>3</sup> Engels, F., *The dialectics of nature*, in Marx, K., and F. Engels, Collected Works, vol. 20. 255 Estados Unidos: Yale Unikversity Press, p. 5. citado por Liya Nikolaevna Khakhina, 1992, *Concepts of Symbiogenesis*. *A historical and critical study of the research of russian Botanists*, Estados Unidos: Yale Unikversity Press, p. 5 Collected Works, vol. XX, p. 255.

#### **JUSTIFICACIÓN**

El contenido de este libro incluye conceptos de la materia de <Biología celular> y de <Evolución>, las cuales forman parte de la *currícula* del área de Formación Básica de la carrera en Biología del Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, de la Universidad de Guadalajara, con lo que se cumplen los requerimientos del artículo 11.1 Producción de Materiales Educativos, opción Paquete didáctico, del Reglamento de titulación institucional.

#### **OBJETIVOS**

El objetivo general de la traducción es facilitar y apoyar la enseñanza y el aprendizaje de los contenidos académicos de las materias básicas de la carrera de biología del CUCBA. El objetivo particular es contribuir a la difusión de este conocimiento medular poniéndolo al alcance de los lectores de habla hispana.

#### CONCLUSIÓN

Los resultados de esta traducción me han dado la oportunidad de reconocer el rigor que exige la ciencia para avanzar; además el esfuerzo de traducir esta obra en particular, me ha puesto de frente a las exigencias de cuidado y atención que requiere una traducción profesional, de calidad científica y técnica. Deseo destacar que el estudio de esta obra me cambió la vida, porque como dijo Dozhansky, "nada tiene sentido en la biología más que bajo la luz de la evolución".

#### BIBLIOGRAFÍA CONSULTADA

- Alberts, B., Bray, D., Lewis, J., Raff, M., Roberts, K., y J. D. Watson, 1996, *Biología molecular de la célula*, tercera edición, Barcelona: Omega
- Barnes, R. B, 1986, Zoología de los invertebrados, cuarta edición, México: Interamericana
- Benton, M., 1988, Dinosaurios y otros animales prehistóricos de la A a la Z, España:

  Larousse
- Cleveland, P. H. Jr., Roberts, L. S. y A. Larson, 2002, *Principios integrales de zoología*, quinta edición, Madrid: McGraw-Hill
- Darwin, C., 2002, El origen de las especies, México: Porrúa
- Dawkins, R., 1989, The selfish gene, Reino Unido:Oxford University Press
- Diccionario de sinónimos y contrarios, 1978, Barcelona: Teide
- Diccionario especializado de biología, 2001, México: Norma
- Engels, F., The dialectics of nature, in Marx, K., and F. Engels, Collected Works, vol. 20. 255 Estados Unidos: Yale Unikversity Press, p. 5. citado por Liya Nikolaevna Khakhina, 1992, Concepts of Symbiogenesis. A historical and critical study of the research of russian Botanists, Estados Unidos: Yale University Press, p. 5 Collected Works, vol. XX, p. 255
- Font-Altaba, M., Atlas temático de mineralogía, 1997, Barcelona: Idea Books
- Fortey, R., 2000, Olenid trilobites: The oldest known chemoautotrophic symbionts? *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97:6574-6578
- García-Pelayo, R., 1992, El pequeño Larousse ilustrado, México: Larousse
- Gould, S. J., 2002, The structure of evolutionary theory, Estados Unidos: Harvard
- Herrera, T., y M. Ulloa, El Reino de los Hongos: Micología Básica y Aplicada, segunda edición, México: Fondo de Cultura Económica
- Joseph, E. L., 1991, *Gaia: the growth of an idea*, Estados Unidos: St. Peters Press Prescott, L. M., Harley, J. P., and Klein D. A., 1999, *Microbiologia*, Madrid: McGraw-Hill
- Kolniki, R., 2000, Kinetochore reproduction in animal evolution: Cell biological explanation of karyotypic fission theory. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97:9493-9497
- Lazcano, A., 2000, El origen de la vida: evolución química y evolución biológica, tercera edición, México: Trillas

- Margulis, L., and D. Sagan. 2002. Acquiring genomes: A theory of the origins of species, Estados Unidos: Basic Books
- Margulis, L., 2001, El origen de la célula, México: Reverté
- Margulis, L., 1996, Archaeal-eubacterial mergers in the origin of Eukarya:

  Phylogenetic classification of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 93:1071-1076
- Margulis, L., Dolan M. F., and R. Guerrero, 2000, The chimeric eukaryote: Origin of the nucleus from the karyomastigonts in amitochondriate protists.

  Proceedings of the National Academy of Sciences 97:673-677
- Margulis, C. Matthews, and A. Haselton, eds., 2000, Evironmental evolution: Effects of the origin and evolution of life on planet earth, second edition. Cambridge, Mass., and London: MIT Press
- Margulis, L., and K. V. Schwartz, 1998, Five kingdoms: An illustrated guide to the phyla of life on Earth, tercera edición. Nueva York: W. H. Freeman and Company
- Matzinger, P., 2002, The danger model: a renewed sense of self. *Science* 296:301-305
- Mayr, E., 1998, Two empires or three?, Proceedings of the National Academy of Sciences 95:9720-9723
- McFall-Ngai, M. J., and E. G. Ruby, 2000, Developmental biology in marine invertebrate symbioses. *Current Opinion in Microbiology* 3:603-607
- Montgomery, M. K., and M. McFall-Ngai, 1994, Bacterial symbionts induce host organ morphogenesis during early postembryonic development of the squid Euprymna scolopes. Development 120:1719-1729
- Morrison, R., 1999, The spirit in the gene: Humanity's proud delusion of the laws of nature. Ithaca, N.Y.: Cornell University Press.
- Norman, D., 1985, The illustrated enciclopedia of dinosarus: An original and compelling insight into life in the dinosaur kingdom, Londres: Crescent
- Parniske, M., and A. Downie, 2003, Locks, keys and symbioses. Nature 425:569-570
- Petroni, G., Spring, S., Schleifer, K., Verni, F., and G. Rosati, 2000, Defensive extrusive ectosymbionts of *Euplotidium* (Ciliophora) that contain microtubule-like structures are bacteria related to *Verrucomicrobia*.

  Proceedings of the National Academy of Sciences 97:1813-1817

- Quammen, D., 2004, ¿Estaba equivocado Darwin? Nacional Geographic en español 15:1-35
- Roget's 21st century thesarus in diccionary form, 1992, Nueva York: Dell Publishing
- Skoyles, J. R., and D. Sagan, 2002, *Up from dragons: The evolution of human intelligence*, Estados Unidos: McGraw-Hill
- Spaink, H. P., 2002, A receptor in symbiotic dialogue. Nature 417:910-911
- Strasburger, 1997, *Tratado de botánica*, octava edición castellana actualizada por Sitte, P., Ziegler, H., Ehrendorfer, F., y A. Bresinsky, Barcelona: Omega
- Taylor, M. J., Cross, H. F., and K. Bilo, 2000, Inflammatory responses induced by the filarial nematode *Brugia malayi* are mediated by lipopolysaccharide-like activity from endosymbiotic *Wolbachia* bacteria. *J. Exp. Med.* 8:1429-1435
- The Bantam Collegiate Roget's Thesarus, 1990, Nueva York: Bantam Books
- Todd, N. B., 2000, Mammalian evolution: karyotypic fission theory, En L. Margulis, C. Matthews, and A. Haselton, eds., Evironmental evolution, second edition. Cambridge, Mass., and London: MIT Press.
- Velázquez, M., The new revised velázquez spanish and english dictionary, 1985, Nueva Jersey: New Win
- Wier, A., Dolan, M., Grimaldi, D., Guerrero, R., Wagensberg, J., and L. Margulis, 2002, Spirochete and protist symbionts of a termite (*Mastotermes electrodominicus*) in Miocene amber. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99:1410-1413
- Woese, C. R, 2002, On the evolution of cells. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99:8742-8747
- Woese, C. R., 1998, Default taxonomy: Ernst Mayr's view of the microbial world, Proceedings of the National Academy of Sciences 95:11043-11046
- Xu, J., Bjursell, M. K., Himrod, J., Deng, S., Carmichael, L. K., Chiang, H. C., Hooper, L. V., and J. I. Gordon, 2003, A genomic view of the human-Bacteroides thetaiotaomicron Symbiosis. Science 299:2074-2076

"Uno de los libros más estimulantes y provocadores que he leído en mucho tiempo" - NATURE

# ADQUIRIENDO GENOMAS

# UNA TEORÍA SOBRE LOS ORÍGENES DE LAS ESPECIES

LYNN MARGULIS Y DORION SAGAN

PRÓLOGO DE ERNST MAYR

ADQUIRIENDO GENOMAS

# ADQUIRIENDO GENOMAS

Una teoría sobre los orígenes de las especies

LYNN MARGULIS Y DORION SAGAN

Traducción de Candia Raquel Garibay Camarena

#### CONTENIDO

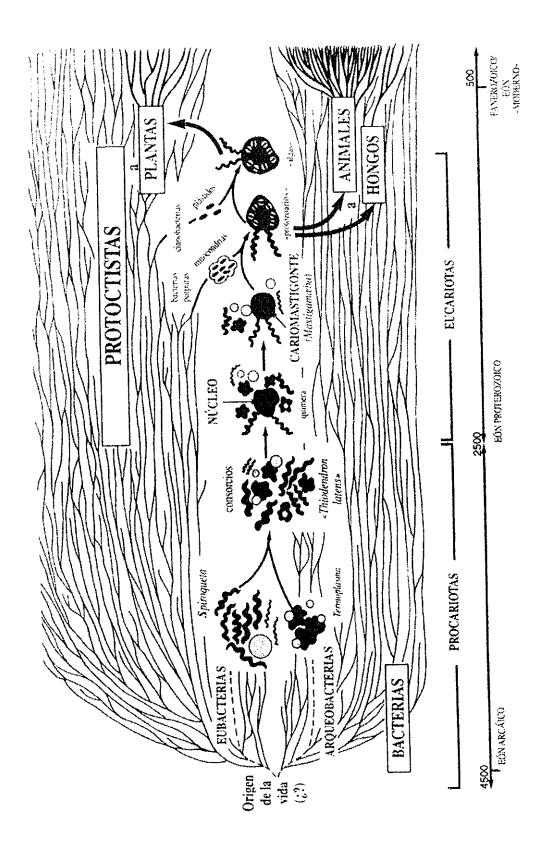
Prólogo j	oor Ernst Mayr	xi
Prefacio		xv
D A OTE I	INO. EL IMPERATIVO EVOLUTIVO	
		3
1	Darwinismo, no neodarwinismo	25
2	El dilema de Darwin	
3	Individualidad relativa	51
4	El selector natural	67
5	Principios de innovación evolutiva	71
PARTE I	DOS. EL MICROBIO EN LA EVOLUCIÓN	
6	Especies y células	81
7	Historia de lo heredable	89
PARTE	TRES. LEGADO DEL PLANETA	
8	Gaia, el planeta	123
9	Eucariosis en un mundo anóxico	139
PARTE	CUATRO, CONSORCIOS	
10	Alianzas marinas	165
11	La propensión de las plantas	185
12	La danza de los cromosomas: la teoría de la fisión	191
13	Darwin nuevamente: las especies en el diálogo	
13		201
	evolutivo	201

Glosario	207
Referencias	219
Agradecimientos	225
Índice	229

#### **CUADROS Y FIGURAS**

Cuadros	
1.1 Algunas especies familiares	5
1.2 Términos evolutivos como gritos de guerra	20
3.1 Reinos: los principales grupos de organismos vivientes	54
5.1 Fuentes de innovación evolutiva	76
6.1 Ecuaciones de genomas celulares	88
9.1 Escala geológica del tiempo	147
Figuras	
FM.1 Origen bacteriano de las células nucleadas	ix
1.1 Anastomosis infraóptica en la filogenia de los escarabajos	8
2.1 El árbol de la vida	34
3.1 El margen estriado de las hojas de Ardisia debido a colonias bacteriar	nas 59
3.2 Las "granjas corporales" de <i>Euplotidium</i> son sus órganos defensivos	63
5.1 Variegada viral: Abutilon pictum (Malvaceae)	74

7.1	El camarón limpiador <i>Lysmata grabhami</i> en la boca de la morena	103
7.2	verde (Gymnothorax funebris)  Pterotermes occidentis (similar a Heterotermes tenuis)	103
7.3	Pterotermes occidentis, simbiontes intestinales de una termita	
,.5	comedora de madera seca	107
7.4	Arqueoprotistas: Arqueoamoebae, Diplomonados,	
	Parabasálidos (Devescovínidos, Calonínfidos) e	
	Hipermastígidos	113
7.5	Staurojoenina: individuo hipermastígido compuesto	116
7.6	Ciudad de termitas	120
8.1	La Tierra de los astronautas del Apolo, como se ve desde la Luna	131
9.1	Protistas digestores de madera en termitas: Metacoronympha,	
	Trichonympha	144
9.2	Thiodendron latens en un cultivo a baja concentración de oxígeno	149
9.3	Comparación de un cariomastigonte (izquierda) con un	
	acariomastigonte (derecha), (arriba se muestra una selección de	
	protistas útiles en la reconstrucción de la evolución del	
	cariomastigonte)	158
9.4	Snyderella tabogae (con muchos núcleos libres y	
	aún más acariomastigontes)	160
10.1	"Larvas transferidas" de Williamson	171
10.2	Un ladrón de nematocistos, el nudibranquio Hermissenda	177
10.3	Euprymna scoleps, el pequeño calamar luminoso	178
10.4	Los trilobites de Fortey: Olenus en sus yacimientos de "nadie-en-casa"	182
11.1	Gunnera manicata y sus cianobacterias simbióticas	186
12.1	Teoría de la fisión cariotípica	
	(reproducción del cinetocoro-centrómero)	195



FM 1 Origen bacteriano de las células nucleadas

A cualquiera cuya disposición lo lleve a darle mayor peso a las dificultades inexplicables que a las explicaciones de cierto número de hechos seguramente rechazará mi teoría.

**Charles Darwin** 

The Origin of Species

1859

#### PRÓLOGO

Cuando obtuve mi título en la Universidad de Berlín, hace casi ochenta años, la biología consistía de dos ramas: zoología y botánica. El tratado de los animales era zoología y todo lo demás, incluyendo hongos y bacterias, era asignado a la botánica. Las cosas han mejorado desde entonces, particularmente desde el descubrimiento de la gran utilidad que tienen las levaduras y las bacterias para los estudios moleculares. Muchos de éstos estudios, sin embargo, fortalecieron el enfoque reduccionista y nutrieron así la negación de los principales actores en la evolución –individuos, poblaciones, especies y sus interacciones.

Los autores de Adquiriendo Genomas se oponen a esta tendencia mostrando la avasalladora importancia de las interacciones entre individuos de diferentes especies. En gran parte el avance en la evolución se debe al establecimiento de consorcios entre dos organismos con genomas enteramente distintos. Los ecólogos apenas han empezado a describir vagamente estas interacciones.

Entre los millones de interacciones posibles (incluyendo el parasitismo), los autores han seleccionado una como el tema principal de su libro: la simbiosis. Así se llama a la interacción mutua que involucra la asociación física entre "organismos denominados de distinta manera". Los ejemplos clásicos de simbiosis son los líquenes, en los que un hongo se asocia con un alga o cianobacteria. Al principio se consideraba excepcional, pero ahora la simbiosis se considera como algo casi



universal. Por ejemplo, los microbios que viven en el estómago de la vaca proveen las enzimas para digerir la celulosa, son simbiontes de la vaca. Lynn Margulis ha sido desde hace mucho tiempo una de las principales estudiosas de la simbiosis. Convenció a los citólogos de que las mitocondrias son simbiontes en células animales y vegetales, así como son los cloroplastos en las células de las plantas. El establecimiento de una nueva forma de simbiosis se conoce como simbiogénesis.

Durante muchos años, Margulis ha sido líder en la interpretación de las entidades evolutivas como productos de la simbiogénesis. El más estremecedor (y para algunas personas aún increíble) de tales eventos fue el origen de los eucariotes a través de la fusión de una arqueobacteria con algunas eubacterias. Ambos socios contribuyeron con capacidades fisiológicas importantes, a partir de las cuales sucedió el gran éxito evolutivo de los eucariotes – las células que forman a los animales, plantas y hongos.

Simbiogénesis es el principal tema de este libro. Los autores muestran convincentemente que una inesperada gran proporción de los linajes evolutivos tuvieron sus orígenes en la simbiogénesis. En estos casos una combinación de dos genomas totalmente diferentes forman un consorcio simbiótico que se convierte en la mira de la selección como una sola entidad. Por la estabilidad mutua de la relación, la simbiosis difiere de la carnivoría, herbivoría y parasitismo.

La adquisición de un nuevo genoma puede ser tan instantánea como el evento cromosomal que lleva a la poliploidía. Los autores se adelantan al sugerir que tal evento puede estar en conflicto con el principio de evolución gradual de Darwin. Actualmente, la incorporación de un genoma nuevo es probablemente un proceso muy lento que se extiende a lo largo de muchas generaciones. Pero aún si instantáneo, no será más saltacionista que cualquier evento que lleve a la poliploidía.

Los autores se refieren al acto de simbiogénesis como una instancia de la especiación. Algunas de sus aseveraciones pueden llevar a un lector desinformado hacia la conclusión errónea de que la especiación se debe siempre a la simbiogénesis. Este no es el caso. La especiación –la multiplicación

de las especies- y simbiogénesis son dos procesos independientes, sobrepuestos. No hay evidencia de que cualquiera de las 10,000 especies de aves o las 4,500 especies de mamíferos hayan sido originadas por simbiogénesis.

Otra de las interpretaciones evolutivas de los autores es vulnerable. Ellos sugieren que la incorporación de genomas nuevos en casos de simbiogénesis restaura la validez del principio largamente reconocido de la herencia de caracteres adquiridos (lo que es llamado "herencia Lamarckiana"). Esto no es cierto. Los dos procesos son totalmente diferentes. La herencia Lamarckiana es la herencia de fenotipos modificados, mientras que simbiogénesis involucra la herencia de las partes incorporadas de los genomas.

Quizás el mayor mérito de este libro es que introduce al lector al fascinante mundo de los microbios. Es innegable que el promedio de los estudiantes de animales y plantas sabe poco (¡casi nada!) sobre este mundo. Los autores no limitan su consideración a la simbiogénesis sino que también proveen una sojuzgante descripción de protistas y bacterias. ¿Qué biólogo sabe que los animales tienen sólo un grupo de rutas metabólicas mientras que distintos tipos de bacterias tienen más de veinte formas fundamentalmente distintas? Mientras miles de especialistas estudian la fisiología de vertebrados, las muy diversas fisiologías de bacterias son el oficio de un reducido número de microbiólogos.

Los capítulos 9 a 11 son dedicados a historias fascinantes de docenas de consorcios inusuales de plantas y animales con microbios (protistas, hongos inferiores y bacterias). Es admirable como la selección natural tuvo éxito fusionando las combinaciones más inconcebibles en un solo consorcio. Ninguna novela de ciencia ficción podría ser más hechizante que algunos de estos casos de simbiogénesis.

Dada la dedicación de los autores a su campo particular, no es sorprendente que en ocasiones lleguen a interpretaciones que otros encuentran discutibles. Dejemos que los lectores ignoren aquellas ideas que están claramente en conflicto con los descubrimientos de la biología moderna. Dejémoslos concentrarse en la nueva y brillante interpretación de los autores, agradeciendo que

hayan llamado nuestra atención hacia mundos de vida que a pesar de su importancia en el reino de la naturaleza, son consistentemente negados por la mayoría de los biólogos.

Nunca olvidemos la importante lección enseñada por estos autores: el mundo de la vida no sólo consiste de especies independientes, sino que cada individuo de la mayoría de las especies es de hecho un consorcio de varias especies. Las relaciones entre organismos superiores y microbios son infinitas en número y en la mayoría de los casos hacen una contribución indispensable a la aptitud de ambos socios. Algún conocimiento de esta amplia rama del estudio de la vida, deberá de ser un componente esencial en la educación de todos los biólogos. La biología es más que el estudio de las ratas, *Drosophila*, *Caenorhabditis* y *E. coli*. El estudio de la simbiogénesis ineludiblemente lleva a una comprensión más profunda de la vida y no hay una mejor manera de obtener este conocimiento que estudiando *Adquiriendo Genomas*.

Ernst Mayr
Bedford, Massachussets
Febrero de 2002

Entre todos los intereses recientes que se han depositado en el estudio de los sistemas complejos, abundan quienes señalan que el futuro de la ciencia pertenece más a la biología que a la física. Lector, pocos seres son más complejos que tú. En este libro argumentamos que para comprender la verdadera complejidad de la vida —la principal fuente de innovación evolutiva que Charles Darwin buscó- uno debe comprender cómo es que los organismos se unen en nuevas y fascinantes formas y cómo sus genes son donados y adquiridos. Esta será entonces la historia de cómo las especies y la especiación por sí misma, evolucionaron a través de la adquisición de genomas. Basados en la observación y experimentación de científicos alrededor del mundo y la intensa comunicación entre ellos, durante un siglo, permítenos explicar ahora como llegan a existir las nuevas especies.

Ni una deidad omnipotente, ni una fantástica buena suerte caben en esta historia. La historia que comienza con la dedicación de Jean Baptiste Lamarck, los datos de Charles Darwin, los chícharos de Gregor Mendel, la voluntad de James Watson y la falta de humildad de Francis Crick, termina, con una especie de ironía romántica, en el lodo y el limo. Sus protagonistas son rápidos, bacterias determinadas y arquitectos protistas expertos en una Tierra tectónicamente activa bajo un sol energético. Guerras, alianzas, encuentros sexuales bizarros, consolidaciones, treguas y victorias son los dramas. Las mutaciones del ADN al azar, principalmente destructivas en sus efectos, cuenta únicamente en los comienzos. El papel del azar ha sido exagerado en la saga evolutiva. Drogas,

compuestos químicos y otras moléculas son simples estimulantes y componentes. En contraste, los seres vivos son los protagonistas.

La molécula del ADN, como el disco de una computadora, almacena información evolutiva pero no la crea. Los genes egoístas, como no son "seres" en ningún sentido coherente, pueden ser tomados como ficción de una imaginación demasiado activa principalmente anglófona. La célula viviente es el verdadero ser. Es una entidad que no puede evitar crear más copias de sí misma y juega un papel principal. El motor de la evolución es dirigido por diminutos seres, de los cuales estamos concientes sólo en parte. Los tememos y maldecimos. Las bacterias, estos pequeños seres vivarachos, escapan a nuestra conciencia excepto cuando nos alarman o amenazan. Ignoramos o desdeñamos el hecho de que tienen vida propia; sin embargo, la tienen. Las acciones de las bacterias y otros seres microscópicos perpetúan viejas especies y generan nuevas.

En sábado y las demás noches en el mundo microbiano, el drama continúa. El espectáculo ha sido presentado durante al menos 3,000 millones de años, y los primeros actos son demasiado importantes como para ignorarlos. Sólo al fin de esta larga historia, el simio social que camina erecto y parlotea sin parar, ha llegado al centro del escenario. El simio casi lampiño, que corta los árboles de las selvas tropicales despreocupadamente, es engañado por las visiones de su propia importancia. Su sentido de singularidad e intereses egoístas combinados con su desenfreno tecnológico han llevado a una explosión poblacional sin precedentes. Pero esta historia no es sobre ese mono, su enamoramiento, sus cohabitantes, o sus víctimas. Más bien es la historia de los ancestros no humanos que lo precedieron. Antes de las fogatas, antes de las declaraciones de la independencia, antes del desbordamiento urbano, la Tierra alrededor del sol estuvo poblada por innumerables formas extrañas de vida en la superficie. La saga evolutiva completa de cómo las especies se originan y como se extinguen bien podría ser la historia más grandiosa jamás contada. Es la historia de todos.

# EL IMPERATIVO EVOLUTIVO

Página en blanco

# DARWINISMO, NO NEODARWINISMO

El memorable libro de Charles Darwin, *The Origin of Species*, presentó, a los científicos y al público en general evidencia abrumadora para la teoría de evolución a través de la selección natural, pero irónicamente nunca explica de dónde surgen las nuevas especies.

Especies son los nombres dados a organismos extremadamente similares, ya sean animales, plantas, hongos o microorganismos. Desde hace mucho tiempo hemos conferido nombres a objetos vivientes y que tuvieron vida debido a que necesitamos identificar venenos, predadores, materiales para la construcción, combustibles, comida y otras necesidades. Los nombres de organismos que probablemente conoces están listados en el Cuadro 1.1. No obstante, hasta El Renacimiento los nombres de los seres vivos variaban de lugar en lugar y raramente eran definidos de forma precisa. La confusión entre nombres locales y descripciones inconsistentes llevó al naturalista sueco Carolus von Linné (1709-1789) a implantar rigor y coherencia internacional en las descripciones. Desde que Linnaeus (su nombre en latín) impuso orden sobre unas 10,000 especies de seres vivos, los científicos

usan un primer nombre (el género- que constituye un grupo mayor, más inclusivo) y un segundo nombre (el epíteto específico- un grupo menor, menos inclusivo) para referirse ya sea a organismos vivos o fósiles.

La mayoría de los nombres de Linnaeus están en Latín o Griego. Las reglas actuales de sistemática introducen los nombres de especies y géneros a la literatura científica con una "diagnosis", que es una descripción breve de las propiedades sobresalientes del organismo: su tamaño, forma y otros aspectos de su cuerpo tales como morfología, hábitat y modo de vida; así como lo que tiene en común con otros miembros de su género. La diagnosis aparece publicada en un documento científico que describe el organismo por primera vez. El documento también incluye detalles más allá de la diagnosis, denominados "descripción". Para ser un nombre válido, no sólo debe publicarse el nombre, diagnosis y descripción sino que también deberá ser depositada una muestra del cuerpo del mismo organismo en un museo de historia nacional, colección de cultivos, herbario u otra colección reconocida de especimenes biológicos.

Los fósiles son restos inertes, evidencia de vida pasada. La palabra "fósil" viene de fosse en francés, que significa algo expuesto sobre la tierra. Las especies fósiles, tal como el enigmático trilobite *Paradoxides paradoxissimus*, también reciben nombres y son agrupados con base en sus similitudes y diferencias morfológicas.

La palabra "especie" proviene de la palabra latina speculare, que quiere decir ver espectáculos o especial. Todo mundo, a sabiendas o no, utiliza el concepto morfológico de especie- los perros se ven como perros, son perros, todos ellos son clasificados como Canis familiaris. Los problemas se presentan cuando tratamos de nombrar a los coyotes (Canis latrans), lobos (Canis lupus, lobo gris, o Canis rufus, lobo rojo) y otros animales cercanamente emparentados.

Los zoólogos, aquellos que estudian a los animales profesionalmente, han impuesto un concepto distinto de especie, al cual le llaman "el concepto biológico de especie." Los coyotes y perros en la naturaleza no se aparean para producir descendencia plenamente fértil. Están "aislados reproductivamente". La definición zoológica de especie se refiere a organismos que pueden hibridizar -que pueden aparearse y producir descendencia fértil. De ahí que los organismos que se aparean

Nombre común	Género	Especie	
E. coli* bacteria del colon	Escherichia	coli	
maíz	Zea	mays	
perros	Canis	familiaris	
moscas de la fruta	Drosophila	melanogaster	
moho verde que produce	·		
penicilina	Penicillium	chrysogenum	
naranjo (árbol)	Citrus	aurontiacus	
hiedra venenosa	Rhus	<i>toxicum</i>	
personas	Homo	sapiens	
ami bas de poza	Amoeba	proteus	

<sup>\*</sup>En este caso, debido a la inquietud alimentada por los medios de enfermar a causa de comida mal cocida el nombre en latin se ha hecho de uso popular.

Cuadro 1.1 - Algunas especies familiares

(como la gente o como toros y vacas) pertenecen a la misma especie. Los botánicos, quienes estudian plantas, también encuentran útil esta definición.

Un tercer concepto de especie que está de moda hoy día: es la idea de especie "filogenética", "evolutiva" o "cladística". Grupos de organismos, de nuevo como gente, plantas de maíz o pollos, que se consideran haber descendido de un mismo ancestro ("clade") se clasifican como miembros de la misma especie. Tales organismos son llamados "monofiléticos" puesto que descienden de "un solo ancestro común".

Todos tenemos un fuerte sentido de las especies. Nuestros ancestros lo necesitaron para reconocer comida, cruzas potenciales, plantas para techados, serpientes venenosas y muchos otros organismos para poder sobrevivir. Los niños de dos años se deleitan reconociendo animales domésticos, aves y aún peces; prueba de ello es popularidad que tienen los osos de peluche y los dinosaurios. Incluso el conocimiento de las formas evolutivas de la vida ha sido crucial para la sobrevivencia de nuestra especie y de otras.

La evolución, el estudio de los cambios de la vida a través del tiempo, es en gran parte el rastreo del origen de las especies. Nosotros argumentamos aquí que de estos

tres conceptos de especies, el tradicional o morfológico es el mejor. Mostraremos que la especie morfológica es la manifestación externa de especies simbiogenéticas.

La asignación a la misma especie de animales similares y con géneros compatibles si, en su hábitat natural pueden aparearse y producir descendencia viable es adecuado para mamíferos y muchos otros animales pero no es general. Aquí ampliamos el concepto de especiación para incluir a todos los organismos. Nuestra definición simbiogenética de especie es como prosigue. Sugerimos que si el organismo A pertenece a la misma especie que el organismo B, entonces ambos están compuestos por el mismo grupo de genomas integrados, tanto cuantitativa como cualitativamente. Todos los organismos que pueden ser asignados a una especie única son productos de simbiogénesis. Eso se debe a que A y B comparten el mismo número de los distintos tipos de genomas integrados son asignados a la misma especie. Como ninguna bacteria (ya sea eubacteria o arqueobacteria) evolucionó de la integración simbiótica de células en principio independientes, las bacterias carecen de especies; el proceso de especiación comenzó con los eucariotes más tempranos (los primeros protistas u organismos con núcleo). El concepto de que todas las bacterias son interfértiles (que pueden transmitir sus genes de una a otra sin importar que tan diferentes sean los socios recombinantes) se ha discutido ampliamente por más de treinta años y es explicado recientemente en *Prokaryotology*, por Sonea y Matthieu, 2000. Irónicamente la creencia evolutiva popular de que los organismos evolucionan por la acumulación de mutaciones al azar describe óptimamente el proceso evolutivo en las bacterias. Todos los organismos más grandes y familiares se originaron por la integración de simbiontes que dio pie a asociaciones permanentes. Como podremos ver de la fisión cariotípica en el Capítulo 12, los antiguos simbiontes microbianos llegaron a tener tan depuradas sus capacidades y morfologías que su verdadera naturaleza sólo puede ser revelada a través de fervientes investigaciones. Cualquiera que sea el origen de la variación evolutiva que se estudia, es la selección natural la que elimina determinadamente a los seres cuya forma, fisiología, comportamiento y química no son adecuadas para el ambiente dado, en ese tiempo dado y lugar (cualesquiera que sean los detalles). Las células bacterianas tienen genomas singulares formados generalmente por un millar o más de grupos de genes, que adquirieron uno o más procariotes compatibles. Los eucariotes adquieren e integran genomas completos para formar "individuos". Por ejemplo, todas las células vegetales tienen al menos cuatro

genomas integrados: 1) la eubacteria móvil, 2) la arqueobacteria sintetizadora de proteínas que formó la célula nucleada (el primer protista) seguido por 3) la proteobacteria que respira oxígeno y que posteriormente se convirtió en la mitocondria y finalmente 4) la cianobacteria que se convirtió en el cloroplasto.

El requisito biológico del "entrecruzamiento" (que es la "definición biológica de especie") es sumamente útil para la mayoría de mamíferos terrestres, otras formas relacionadas como aves y serpientes y muchas plantas. El requisito para el apareamiento potencial (hibridación) probablemente está relacionado con la forma en la que los animales evolucionaron por fisión cariotípica, el tema del Capítulo 12. Pero no aplica para al menos cuatro quintos de toda la vida. El concepto biológico de especies debería ser renombrado el "concepto zoológico-botánico de especies". En zoología es realmente indispensable y en botánica es útil.

De cualquier manera, el concepto de especie "filogenético" o "evolutivo" o "cladístico" es totalmente descabellado y su adopción interfiere con la comprensión del surgimiento de las especies. La simbiosis a largo plazo que dio origen a las especies por medio de la simbiogénesis requiere la integración de al menos dos organismos denominados de distinta manera. Ningún organismo visible o grupo de organismos descendió "de un solo ancestro común".

El propósito de este libro es explicar, con abundante evidencia recolectada por científicos alrededor del mundo, este nuevo concepto de cómo las nuevas especies verdaderamente llegan a existir.

#### DARWIN Y LA EVOLUCIÓN

"Evolución" es una palabra que Charles Darwin nunca usó. Más bien, él escribió sobre la "descendencia con modificación." Aún así, el concepto básico y moderno de evolución es indudablemente atribuible a Darwin. Si nosotros juramos que somos darwinistas, también juramos, con igual

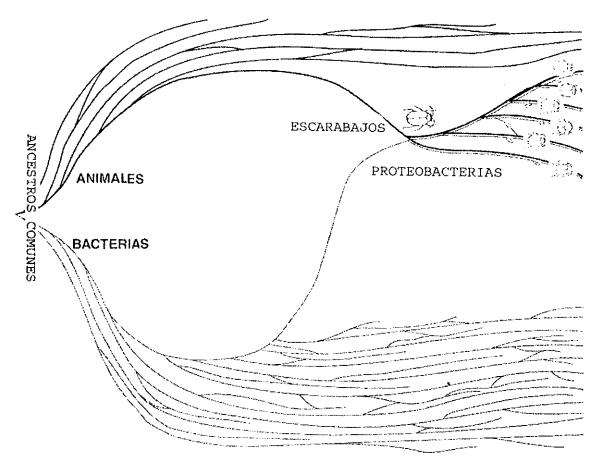


FIGURA 1.1 Anastomosis infraóptica en la filogenia de escarabajos

fervor, que no simpatizamos con sus seguidores los neodarwinistas y otros evolucionistas modernos. Las visiones originales de Darwin deben distinguirse de aquellas de sus sucesores. Hoy en día, todos los que estudian biología moderna, de hecho virtualmente cualquier persona con mentalidad científica moderna, son Darwinistas. Sin embargo, debido a que el neodarwinismo o "la síntesis moderna", entre 1930 y 1960, atribuyeron el cambio evolutivo a las mutaciones al azar, mucho tiempo después de la muerte de Darwin (1882), él mismo nunca se enteró. Y tampoco supo nada sobre la "biología evolutiva." La "síntesis moderna" fue la ciencia inventada para unir la idea de Darwin de que los organismos y las poblaciones cambian gradualmente con el concepto de estasis genética de Gregor Mendel.

¿Cuáles son las diferencias entre darwinismo y las ideas modernas prevalecientes? ¿Y cómo los conceptos de este libro difieren con las ideas de los neodarwinistas de hoy en día?

Iniciemos con las ideas donde todos coincidimos. Darwin reconoció que todos los organismos, ya sea animales domésticos, lombrices cuyas "excreciones fecales" producen "composta" o, lapas (todos estudiados por él), producen más descendencia de la que pueda sobrevivir. Más nacen, eclosionan, brotan y surgen de una u otra manera que les permita llegar a la madurez. Sólo una fracción -en ocasiones una diminuta fracción como 1/100,000, en otras hasta el 50%, pero siempre una fracción- de organismos potenciales llegan a tener descendencia que sobrevive para tener su propia descendencia. Sólo una pequeña minoría continúa produciendo descendientes. Darwin reconoció este hecho y le llamó a la idea "selección natural." Fundamentalmente, la "selección natural" es una forma de expresar el concepto de que la mayoría de la vida no persiste a través del tiempo. "Sobrevivencia diferencial" es todo lo que es. Podemos ponerlo de esta manera: las poblaciones de todas las especies potencialmente crecen exponencialmente. En cifras de descendencia por generación (o por unidad de tiempo), la tendencia al crecimiento poblacional es llamado "potencial biótico", el número máximo de descendencia posible para una especie dada. La selección natural se refiere al hecho de que el potencial biótico raramente es alcanzado. El potencial biótico de la gente es alrededor de veinte niños por pareja en una generación (o veinte hijos por veinticinco años). El potencial biótico del hongo del bosque Alternaria sp. es alrededor de 105 (cien mil) esporas por minuto durante seis meses. El de los dachshunds es once cachorros/camada a tres camadas/año durante tres años, un total de 333 perritos por pareja por generación. Y así sucesivamente. El potencial biótico es especie específico y puede ser expresado como el mayor número posible de descendencia nacida, eclosionada, brotada, germinad, o de cualquier otra forma producida por generación.

Darwin vio claramente que los descendientes diferían entre ellos y algunas de esas diferencias, aquellas –argumentó, que son "importantes para nosotros"- son heredadas. Entonces juntó estas dos

ideas: las variaciones ocurren y solamente algunos descendientes sobreviven para producir su propia descendencia. Las diferencias entre los organismos son seleccionadas por el ambiente a través de sobrevivencia diferencial.

Así llegó a darse cuenta que los organismos están conectados a través del tiempo y que todos descienden de ancestros comunes. Él llamó a esta idea descendencia con modificación. Algunos de sus mejores ejemplos fueron tomados de perros y palomas. Él observó que la gente que criaba pollos para comer seleccionaba aquellos con mayores músculos pectorales y la gente que criaba perros para cazar seleccionaba aquellos con los sentidos más agudos. Se dio cuenta que la selección producía diferencias en la descendencia relativamente rápido, en las que por ejemplo en perros, estaba codificada como diferentes razas.

El concepto básico de Darwin, como se ha extendido, modificado y verificado en el siglo XX, ha sido resumido por Ernst Mayr (2001) en su libro *What Evolution Is.* Esta introducción accesible al gran giro de la ciencia evolutiva hecha por un participante activo se expande aquí en nuestro pequeño resumen.

En breve, el argumento de Darwin dice que la abundante producción de organismos donde sólo algunos sobreviven siempre puede demostrarse. Toda la descendencia varía de sus progenitores. Algunas de estas variaciones son heredadas. Es por esta razón que ocurren los cambios en la historia de la vida. Pero lo que realmente inquietaba a Darwin fue, ¿de dónde surge la variación heredada? Lo que es ¿por qué, los organismos nunca son simplemente como sus padres o su único padre? ¿Cuál es la fuente de variación evolutiva? Al final, Darwin no lo supo. Pero sí se dio cuenta que mucha de la variación nunca es heredada: niños circuncidados, ratones sin cola o plantas con hojas amarillas. Darwin a menudo escribió que únicamente la variación heredada es importante para la "descendencia con modificación", eso es, evolución. El largo de nuestro cabello, como una variación, no es de interés, porque no es heredada. Pero lo largo que el cabello pueda llegar a crecer si se le permite crecer al máximo puede ser de interés como un ejemplo de variación heredada.

En resumen, cualquier población muestra variación medible, mucha de la cual es irrelevante para la evolución. Pero la misma población

también muestra variación que es heredada y por ese motivo relevante al cambio evolutivo. Esa variación puede ser detectada y medida en cualquier grupo. Y así nuestra pregunta se convierte en aquella que Darwin se preguntaba a sí mismo: ¿cuál es la fuente de variación heredada observable?

## SIMBIOSIS COMO FUENTE DE VARIACIÓN HEREDITARIA

La idea presente entre los neodarwinistas, principalmente zoólogos que se llaman a sí mismos "biólogos evolutivos", consiste en que la variación heredada deriva de cambios al azar en la química de los genes. Las variaciones heredables son causadas por mutaciones y las mutaciones son aleatorias; de manera impredecible y no correlacionada con el comportamiento, condiciones sociales, comida o cualquier otra cosa, las mutaciones son cambios genéticos permanentes. Conforme estos cambios genéticos aleatorios se acumulan al paso del tiempo, van determinando el curso de la evolución. Tal es la visión ofrecida por la mayor parte de la literatura evolutiva.

Ciertamente estamos de acuerdo en que los cambios heredables al azar debidos a mutaciones genéticas, ocurren. También coincidimos en que estas mutaciones al azar se expresan en la química del ser vivo. Ha sido ampliamente demostrado que las proteínas alteradas pueden rastrearse hasta las mutaciones en los genes. Sin embargo la mayor diferencia entre nuestro punto de vista y la actual doctrina oficial del neodarwinismo reside en la importancia que se le otorga a las mutaciones al azar en la evolución. Creemos que el papel de las mutaciones al azar como fuente de variación hereditaria está siendo exagerado. Las mutaciones que constituyen cambios genéticos en los organismos vivos, son inducibles; éstas pueden lograrse con radiación de rayos X o añadiendo agentes químicos mutagénicos a la comida. Se conocen muchas formas de inducir mutaciones pero ninguna de ellas conduce a la formación de nuevos organismos. La acumulación de mutaciones no conlleva a la formación de nuevas especies, ni siquiera de nuevos órganos o tejidos. Si el óvulo y una cantidad de esperma de un mamífero son sometidos a mutación, efectivamente ocurren cambios, pero, como fuera señalado tempranamente por Hermann J. Muller (1890 -1967), el ganador del premio Nóbel que demostró el efecto mutagénico de los rayos X en las moscas de la fruta, el 99.9% de las mutaciones

son deletéreas. Aún los biólogos evolutivos profesionales tienen dificultades para encontrar mutaciones, ya sea mutaciones experimentales o inducidas, que resulten en un cambio evolutivo positivo.

Aquí mostraremos que la mayor fuente de variación hereditaria no es la mutación al azar, más bien la variación transmitida de importancia que lleva a la innovación evolutiva proviene de la adquisición de genomas. Grupos enteros de genes, así como organismos completos con su propio genoma, son adquiridos e incorporados por otros. El camino más recorrido para la adquisición de genomas, es el proceso conocido como simbiogénesis.

¿Qué es la simbiogénesis y cómo está relacionada con la simbiosis? Para empezar, ¿qué es simbiosis? Simbiosis es simplemente la vida en compañía de organismos diferentes entre sí. De acuerdo con Heinrich Anton de Bary (1831-1888), simbiosis es la vida en compañía de "organismos denominados de distinta manera". Simbiosis son asociaciones físicas a largo plazo. Diferentes tipos de organismos se unen y fusionan para hacer un tercer tipo de organismo. La fusión no es aleatoria. Las relaciones simbióticas ocurren bajo condiciones ambientales específicas. En algunas de estas relaciones, un socio de la simbiosis alimenta al otro a costa de su propio detrimento y muerte. Esta clase de asociaciones explotadoras son denominadas "parasíticas" o "patogénicas". Tienden a ser altamente sensibles al estrés del ambiente. El parásito que invariable y virulentamente mata su socio se mata a sí mismo. Con el tiempo y las circunstancias la naturaleza de las asociaciones tienden a cambiar. La relación que aquí nos interesa principalmente es la coexistencia modulada entre predadores, en principio patógenos y sus hospederos, sus fuentes de alimento y sustento. Así como miembros de dos especies responden a la presencia del otro conforme pasa el tiempo, las relaciones de explotación eventualmente pueden llegar a convivir hasta el punto en el que ningún organismo pueda existir sin el otro.

La simbiosis estable a largo plazo, que da lugar al cambio evolutivo, se denomina "simbiogénesis". Estas asociaciones, fusiones biológicas a largo plazo que comenzaron como simbiosis, son el motor de la evolución de las especies. Un ejemplo muy específico de la simbiogénesis en los organismos vivos aclarará el

panorama. Te presentamos a los animales fotosintéticos, híbridos animales -vegetales contemporáneos; las babosas, esos moluscos familiares sin caparazón que se alimentan de tu jardín, tienen parientes fotosintéticos totalmente verdes. Los ancestros de éstas babosas han comido sin digerir a ciertas algas verdes que hace muchos años penetraron a los tejidos del animal permaneciendo ahí. Todos los miembros de ésta especie (*Elysa viridis*) son siempre verdes. Éstas babosas acuáticas no se preocupan por la comida, sólo se arrastran circundando la orilla de las riveras y nunca se alimentan al llegar a la etapa adulta. Éstas babosas, animales verdes recientes, producto de la evolución, toman el sol de la misma manera en que las plantas lo hacen. Son permanente y discontinuamente diferentes a sus ancestros grises comedores de algas. Tal adquisición, uso y herencia permanente de genomas completos de algas parece ser anecdótica, pero a decir verdad, ha ocurrido varias veces en la historia evolutiva. Cuando menos cuatro o cinco veces distintos linajes de animales verdes han sido documentados en videos y escritos científicos. Los animales verdes proveen ejemplos gráficos de simbiosis que dio pie a la simbiogénesis.

Un segundo ejemplo son los líquenes, esos verdores semejantes a plantas que crecen en las rocas y cortezas. La mayoría de los biólogos no se dan cuenta que son Schwendeneristas. Un Schwendenerista es un científico, comúnmente un botánico, que cree que los líquenes no son plantas. El argumento Schendenerista estuvo de moda a finales del siglo XIX. Simon Schwendener (1829-1919) explicó, en un extenso y complejo tratado escrito en alemán, la naturaleza compuesta de los manchones de liquen que se asemejaban a plantas y porque ningún liquen es una planta. Sin embargo, todos los investigadores modernos aceptan que los líquenes son en un origen simbiogénicos. Hoy en día se sabe que una cuarta parte de todos los hongos documentados se encuentran "liquenizados", es decir, necesitan vivir asociados fotosintéticamente con algas verdes o cianobacterias. Esto cuenta para unas 25,000\* especies de líquenes. Asociados, estos organismos entretejidos actúan como unidades: producen tejidos altamente estructurados y organizados de tallos y tejidos, hojas y protuberancias bulbosas. Las células de hongos y algas (o cianobacterias) se propagan conjuntamente. Ningún biólogo riguroso de nuestros días diría que cualquier liquen es una planta verdadera. Todos concuerdan en que mientras que los líquenes se asemejan a las plantas y fotosintetizan como ellas, los análisis morfológicos

Estimadas; sólo 13,000 se han presentado formalmente a la literatura científica. (Brodo, et al., 2000)

superficiales muestran que difieren fundamentalmente de ellas.

Los líquenes nos proveen del ejemplo clásico de simbiogénesis. Es más, el liquen como individuo es algo distinto a cualquiera de sus dos partes constitutivas. No es ni un alga verde (o cianobacteria) ni un hongo. Es un liquen. Los líquenes, innovaciones evolutivas que evolucionaron por la adquisición de genomas de cianobacterias o algas, han tomado un camino único y muestran características distintas de ambos grupos de ancestros. Aunque fueron estudiados tradicionalmente por la botánica, los líquenes siempre han sido medulares para los conceptos de simbiosis y simbiogénesis en el pensamiento evolutivo. A pesar de esto, su naturaleza simbiótica los ha llevado a ser considerados como fenómenos evolutivos insignificantes. Tal vez han sido aceptados como un ejemplo del poder de la simbiogénesis para generar innovación evolutiva debido a que los asociados son del mismo tamaño. El alga y el hongo se aprecian fácilmente con microscopía de pocos aumentos, de modo que no es posible estudiarlos sin el estudio simultáneo del otro. En cambio, en algunos animales verdes, como la especie de gusano plano Convoluta roscoffensis, los asociados difieren enormemente en tamaño. El gusano mide centímetros mientras que las algas, los pequeños microorganismos fotosintéticos, son microscópicos. Tales discrepancias de talla hacen la simbiosis y la simbiogénesis, menos evidentes.

La actitud más común consiste en decir, "bueno, la simbiosis es aceptable para la evolución de esas cosas microbianas que les interesan" (como si tuviéramos algún tipo de extraña fijación con los microorganismos). "Pero no creemos que la simbiosis sea un mecanismo evolutivo importante para organismos "superiores" (principalmente mamíferos) que son los que realmente nos interesan". Sin embargo, este libro está repleto de ejemplos donde la simbiogénesis sirve como fuente de innovación evolutiva en animales familiares. Por ejemplo, las vacas. Las vacas son "tanques de fermentación de cuarenta galones sobre cuatro patas", de acuerdo con Sir David C. Smith (Smith and Douglas, 1987). Las vacas ingieren pasto, pero nunca lo digieren puesto que son incapaces de romper la celulosa. La digestión en las vacas se da por los simbiontes microbianos en el rumen. El rumen es un estómago especial, en realidad un esófago superdesarrollado,

que ha ido cambiando a lo largo de la escala de tiempo evolutiva. Simplemente no existen las vacas desprovistas de rumen; las vacas (y los toros) privados de sus simbiontes microbianos sencillamente no pueden vivir.

Los cambios aleatorios de las bases de ADN por supuesto que juegan un papel en el proceso evolutivo. Son como errores de impresión que se multiplican en cada impresión de un libro. Raras veces clarifican o intensifican el significado. Tales pequeños cambios aleatorios por lo regular son inconsecuentes o nocivos para el conjunto de la obra. No es que neguemos la importancia de las mutaciones. Más bien insistimos en que las mutaciones al azar han sido dogmáticamente sobrevaloradas y sólo constituyen una pequeña parte de la saga evolutiva. La mayor parte de la historia de la innovación evolutiva, por asociación simbiótica de los organismos (de manera similar, si extendemos la analogía de las impresiones, sería la fusión de textos mediante el plagio o la antología) de diferentes linajes, ha sido sistemáticamente ignorada por autoproclamados biólogos evolutivos (Sapp, 2002).

En el conocido árbol filogenético, la adquisición de genomas heredables puede ser representada como anastomosis, la fusión de ramas. La principal propuesta aquí presentada como la fusión de linajes evolutivos, en ocasiones es criticada como una alternativa al darwinismo clásico. Sin embargo, la adquisición simbiogénica de nuevas características por la herencia de genomas adquiridos es más bien una extensión, un refinamiento y una amplificación de la idea de Darwin. Tal evolución requiere nuevos procesos de pensamiento, nuevas metáforas para reflexionar sobre las asociaciones permanentes. Simbiosis, asociación, fusión física y demás, no pueden reducirse a "competencia" como la mayor fuerza motriz en la evolución aunada a la "cooperación". Esencialmente, un término antropocentrista como "competencia" no tiene un lugar evidente en el diálogo científico. De mejor manera nosotros propondríamos la búsqueda en las ciencias sociales de términos que sustituyan las viejas y agotadas metáforas sociales darwinistas. Si la supervivencia se debe a la simbiosis, más que a luchas competitivas intraespecíficas sobre enfatizadas, ¿cuáles son entonces las consecuencias para los no biólogos interesados en la evolución?

En este libro hemos sido cuidadosos para nunca usar "cooperación" o "competencia" para describir fenómenos biológicos o evolutivos. Esas palabras pueden ser apropiadas para la cancha de básquetbol,

la industria de las computadoras y las instituciones financieras, pero en cuanto a nuestro tema de interés pintan con una brocha demasiado gorda. Muy a menudo se olvida la compleja interacción de los seres vivos, organismos que cohabitan. La competencia implica un acuerdo previo, un grupo de acciones que responden a reglas, pero en realidad en el juego de la vida las "reglas" -basadas en la química y condiciones ambientales- cambian con los jugadores. Para competir, la gente -por ejemplo en equipos opuestos- debe esencialmente cooperar de alguna forma. "Competencia" es un término con significado científico limitado, que por lo regular no hace referencia a unidades por las cuales pueda ser medida. ¿Cómo le hace la babosa verde o el hongo líquenificado para declarar su estado competitivo? ¿Sumando puntos en su marcador o con dólares o francos suizos? No. ¿Entonces cuáles son las unidades de la competencia? Si preguntaras ¿cuáles son las unidades de biomasa?, responderíamos en gramos u onzas. Si preguntaras ¿cómo se puede medir el potencial biótico?, responderíamos que en ansilumenes o pies candela o número de descendientes por generación. Pero si preguntaras ¿cuáles son las unidades de competencia? contestaríamos que tu noción no es científica. Términos de moda como "competencia", "cooperación", "mutualismo", "beneficio mutuo", "costo energético" y "ventaja adaptativa" han sido tomados del lenguaje empresarial humano e introducidos forzadamente a la ciencia desde el pensamiento político, mercantil y social. Toda la armadura conformada por la terminología neodarwinista refleja un error filosófico, un ejemplo de este fenómeno del siglo XX es elocuentemente presentado por Alfred North Whitehead como la falacia de la concreción fuera de lugar. La terminología de la mayoría de los evolucionistas modernos es peligrosamente falaz debido a que conlleva a la gente a pensar que saben sobre la evolución de la vida cuando en realidad están confundidos y frustrados. El "gen egoísta" es un buen ejemplo. ¿Qué es el gen egoísta de Richard Dawkins? Es un gen que para empezar nunca llega a ser por sí mismo. Un gen sólo es una pieza de ADN lo suficientemente larga para tener una función. El gen en sí puede irse al caño; aunque fuera preservado en un congelador o en solución salina, de cualquier manera un gen solo no tendría actividad. No hay vida en un gen. No hay un ser dentro de él. Un gen no encaja en el criterio mínimo de un ser vivo ni de un sistema viviente. Ha llegado la hora en la biología formal de abandonar

términos como competencia, cooperación y genes egoístas para remplazarlos con términos cargados de significado como modos metabólicos (quimioautotrofía, fotosíntesis), relaciones ecológicas (epibionte, polinizador) y cantidades medibles (luz, calor, fuerza mecánica). Muchas de las metáforas evolutivas actuales son dicotomías superficiales que provienen de obscurecimientos del lenguaje. Éstas más que facilitar el entendimiento científico lo entorpecen.

¿No sería mejor atendida la sociedad si, entonces, adoptáramos metáforas simbióticas en lugar de competitivas? No. La sociedad sería mejor atendida con términos científicos más adecuados para su entendimiento y esto no se logrará por sólo sustituir un polo de metáforas simplificadas por el otro polo. Por supuesto que los organismos sí disputan de varias maneras entre ellos por el espacio y la comida. De cualquier manera tal disputa (o competencia) entre miembros de la misma especie no necesariamente lleva a por sí misma al origen de nuevas especies; se requiere una fuente de innovación genética usualmente simbiogénesis. Sólo una pequeña fracción de cualquier población sobrevive. ¿No será entonces esto competencia? ¿No será esto entonces una "lucha por la existencia"? No realmente. Cuando Darwin se refería a lucha, daba a entender la tendencia de todos los organismos a crecer, reproducirse e intentar dejar sus propios descendentes. Él no quiso decir que Dios se pelea con los ángeles o que las cortesanas del rey aseguren su lugar a golpes. En el sentido de la tendencia de algunos pero no de todos a dejar descendencia, el término propio de Darwin es selección natural. La "lucha" es el hecho poco amable de que el potencial biótico nunca es alcanzado. Sólo unos pocos de nosotros produciremos descendencia que a su vez producirá descendencia la cual continuará produciendo más descendencia fértil. Denominar "competencia", a la tendencia de los organismos de dejar descendencia o no, como frecuentemente hacen los biólogos, es un desatino.

Como especie altamente social interesados continuamente por las relaciones entre nosotros, tendemos a olvidar nuestras relaciones con otras especies. Por ejemplo, biológicamente no existe simbiosis entre la madre y su hijo aún no nacido. Simbiosis siempre es una relación física cercana entre organismos de *diferentes* 

tipos. Los humanos tenemos una relación simbiótica con nuestros ácaros de las pestañas. La mayoría de nosotros ignoramos el hecho de que vivimos simbióticamente con nuestros ácaros de las pestañas o con nuestras bacterias de las axilas o de los intestinos o las espiroquetas en nuestras encías. Pero sí tenemos ácaros en las pestañas y bacterias intestinales y de la axila. Prestamos poca atención a nuestras inmensas poblaciones de espiroquetas bucales hasta que nuestras encías sangran o nos duelen los dientes. Cada uno de nosotros aloja bacterias en los intestinos que producen vitaminas K y B que son absorbidas a través de las paredes intestinales. Parecemos renuentes a saber de nuestras bacterias simbióticas aún cuando las vemos por medio de la microscopía electrónica. Disfrutamos nuestras relaciones silenciosas, inconscientes, con los microbios.

Sin embargo, ninguno de nosotros tiene una relación simbiótica con la madrastra, padre o hijo adolescente. ¿Por qué no? Porque todas las personas pertenecen a la misma especie *Homo sapiens*. "Simbiosis" es un término ecológico que describe a dos o más organismos de diferentes tipos en contacto físico prolongado. Aún las abejas y las flores, asociadas tal como están por la ecología de la polinización, no tienen una relación simbiótica. Disfrutan de otros tipos de relaciones, pero no están en contacto físico lo suficiente como para ser simbiontes. Los ácaros de las pestañas y el cuerpo humano son simbiontes. Los olores que emanan de tus zapatos provienen de unas bacterias y hongos que viven entre tus dedos; tienen hábitats especiales. El estimado es que cualquier persona posee en simbiosis alrededor del 10% de su peso seco. La mayor parte de los simbiontes humanos, por peso, son los distintos tipos de bacterias que medran en el colon (el intestino grueso). Nuestra relación con estos microbios es de asociación —no de "beneficio" o "costo" o "cooperación" o "competencia". La simbiosis con sus consecuencias evolutivas, en algunos casos "simbiogénesis", es simplemente un hecho presente en la vida.

En resumen, mucha de la terminología que emplean los evolucionistas modernos (no la de los escasos darwinistas) debería ser abandonada. En ambas, la cultura popular y especialmente en la subcultura científica "biológica evolucionista", la terminología no es científica, además de estar mal dirigida al punto de ser destructiva. Críticas sinceras a la forma de pensamiento evolutivo

que han enfatizado los problemas presentes en el dogma biológico y sus términos indefinibles son a menudo descartadas como si fueran argumentos fundamentalistas cristianos o fanatistas raciales. Así, la parte de la tesis de este libro que insiste en que tal terminología (Cuadro 1.2) interfiere con la ciencia verdadera, requiere un debate abierto y atento sobre la veracidad de las afirmaciones hechas por evolucionistas zoocentrados.

#### EL MITO DEL INDIVIDUO INDEPENDIENTE

Quizás desconfíes de la sugerencia de que los organismos no están tan contenidos dentro de sí mismos como se pensaba. La idea de que nosotros las personas somos realmente ensamblajes ambulantes, seres que han integrado varios tipos de organismos distintos—que cada uno de nosotros es un tipo de comité distensado- abre paso a muchas especulaciones desafiantes. Cuando el "comité" se enferma, ¿es un simple animal el que se enferma o su enfermedad es más bien un reacomodo de los miembros? Nos imaginamos que los microbios patogénicos nos atacan pero si esos patógenos son parte del comité que para empezar nos hace ser lo que somos, ¿no será la salud más que una cuestión de resistencia a la invasión de lo externo, un asunto de relaciones ecológicas entre los miembros del comité? Sí.

Nosotros los humanos, como todos los organismos, vivimos embebidos en comunidades ecológicas. Si como individuos sentimos que nos derrumbamos, es probablemente porque nosotros seres multicompuestos estamos, de hecho. derrumbándonos. Cada persona, cada perro, cada árbol está compuesto de muchas partes vivas diferentes que pueden ser detectadas e identificadas. Las relaciones entre nuestras partes vivas constitutivas son absolutamente críticas para nuestra salud y asimismo, para nuestra felicidad. El "individuo" completamente autocontenido es un mito que necesita ser reemplazado por una descripción más flexible. Los simbiontes humanos son difíciles de estudiar, por muchos motivos: tales como la complejidad que surge de tamaños dispares, la imposibilidad de llevar a cabo experimentos en herencia humana, las políticas y prejuicios sociales. Sin embargo los líquenes nos proveen de casos más accesibles para comprender a

(No existe medida cuantitativa adecuada de estos; por lo tanto son deficientes, aún los terminos pseudocientificos)

altruismo
beneficio
matriz de recompensa
gen, gen egoísta
selección grupal
organismo superior
aptitud inclusiva

aptitud indirecta
niveles de selección
organismo inferior
competición por aparearse
mutualismo
inversión parental
altruismo recíproco

\*Tan solo se listan algunos de los muchos ejemplos. Por ejemplo ver en E. F. Keller y E. A. Lloyd, 1992 y, L. Keller, 1999, la completa aceptacion de las "Santas Escrituras" neodarwinistas. Ver en Margulis, 1990, la vigurosa crítica este falaz lenguaje de concresion fuera de lugar.

Cuadro 1.2-Términos evolutivos como gritos de guerra

los simbiontes. Si ciertos líquenes son colocados en la oscuridad, el miembro fotosintético, el fotobionte (usualmente una cianobacteria como *Nostoc* o un alga verde como *Trebouxia*), es incapaz de vivir. El hongo comúnmente crece y crece digiriendo a su antiguo asociado verde. Si los líquenes son sumergidos bajo el agua por un tiempo en presencia de luz, el hongo se ahogará pero el alga verde continuará creciendo. Los líquenes, entonces, son organismos compuestos que requieren de luz variada: no pueden persistir en condiciones de oscuridad *total* o luz *total*. Entonces, tampoco pueden vivir cuando el ambiente es absolutamente húmedo o absolutamente seco puesto que requieren transitar entre los extremos. El cambio en el ambiente es esencial para su sobrevivencia. Ciertos rangos de cambios son requeridos por la mayor parte de los seres vivos para persistir y propagarse.

Debemos empezar a pensar en los organismos como comunidades, como colectivos. Las comunidades son entidades ecológicas.

Para ir más allá de los animales, piensa en las plantas. Sembramos sus semillas o esquejes en la tierra del jardín y nos maravillamos conforme las plantas hacen lo suyo.

La mayoría de las raíces de las plantas viven en la rizósfera. Ésta es una zona ecológica donde muchos organismos diferentes crecen y metabolizan al mismo tiempo. Algunos habitantes de la rizósfera proveen nutrientes para lo que nosotros vemos como planta, generalmente la parte sobre la superficie de la tierra. Pero, así como los animales, las plantas son también confederaciones de organismos alguna vez diferentes y separados. Como veremos, las simbiosis en las raíces, en las hojas y aún en los tallos se conocen por haber producido nuevas formas de vida vegetal —y pueden ser responsables del origen de aquellos alguna vez crecimientos monstruosos sin los cuales la humanidad como la conocemos jamás podría haber evolucionado- las frutas.

El libro What is life? (Margulis y Sagan 2000) tiene una foto tomada a distancia por Connie Barlow que muestra un establecimiento de álamos en Colorado. Cualquiera puede contar esos árboles – son cientos si no miles de ellos. Pero a pesar de sus varias partes, este establecimiento es realmente un solo organismo. Bajo la tierra el "árbol" es continuo. Forma una estructura conectada con muchas proyecciones verticales que emergen del suelo, ampliando nuestra noción cotidiana de un único árbol. El "individuo", cuyas raíces son totalmente continuas, se extiende por kilómetros lateralmente y por metros bajo la tierra y hacia el cielo verticalmente. Este bosque de álamos es considerado hoy en día como uno de los "organismos" más grandes que existen.

Las plantas deben estar incorporadas de manera integral a nuestra concepción del proceso evolutivo. Como ya fue señalado, el problema con los "biólogos evolutivos" modernos es que sus ejemplos casi siempre se derivan de personas u otros animales, especialmente de otros mamíferos terrestres. Ocasionalmente las moscas de la fruta u otros insectos han sido usados para ilustrar la evolución. Cuando dicen "organismos inferiores", se refieren de manera general a animales distintos a los mamíferos. Como zoólogos tienden a desconocer el mundo microbiano- con frecuencia ignorando las bacterias, los hongos y los miles de otros microbios "grandes" llamados protistas. Los zoólogos tienden a estudiar muy poca botánica, muy poca protistología y nada de bacteriología. Escriben sobre "individuos" pero a lo que generalmente se refieren son personas, mascotas y nuestros animales de granja y zoológico. Ocasionalmente, los evolucionistas modernos

incluyen plantas agrícolas en sus estudios, pero a menudo lo hacen de una forma limitada y científicamente inadecuada. Aunque el zoocentrismo puede ser adecuado para el tipo de mamíferos que se utilizan para criar futuras poblaciones de mamíferos, es una aproximación burda —un tipo de alucinación Apolónica— de lo que realmente está sucediendo con la vida como un todo.

Una pregunta del siglo XIX que se remonta hasta nuestros días es que si existe el progreso evolutivo, ¿deberá ser comprendido como progreso el incremento en la complejidad sobre la escala evolutiva?

Es fácil mostrar evidencia para la expansión evolutiva. Abunda evidencia del registro fósil para la expansión visible de la vida. La vida, por supuesto incluyendo la vida humana, adora estar donde hay agua, océano o lago, la vida está en contacto con el aire así como con el suelo. Todos nosotros sabemos que los apreciados bienes raíces en las costas o riveras son ambientes populares. La vida disfruta de los hábitats donde el agua está en contacto con la tierra que toca el aire libre. La mayoría de la vida se forma entre pocos milímetros de dichas superficies.

La vida aparentemente evolucionó propagándose a la orilla del mar y sólo después se expandió a las regiones polares, lagos de alta montaña y zonas abisales en los océanos. Sólo desde la era Cenozoica, que empezó hace 64 millones de años, la formas de vida animales y algales dejaron rastros fósiles en el Ártico alto y la Antártica (Ver Cuadro 9.1, p.147, para una escala de tiempo geológico simplificada). El corazón continuo de vida en la Tierra se ha expandido y extendido a su rango. ¿Es esto progreso? Se han descubierto ejemplos de reptiles fósiles que ostentaron mayor complejidad vertebral y morfológica que cualquier ser vivo actual. Sin embargo, como ya están extintos, se oponen al concepto de progreso evolutivo. El simple término "progreso", con sus bemoles morales, denota una compleja cantidad que es inconmensurable e indeclarable. Los descendientes de estos reptiles perdieron complejidad —son familiares simplificados de sus ancestros- pero no podemos decir que han "regresado". Ellos evolucionaron para tener menos vértebras, eso es todo. El concepto de que algún progreso direccional en la evolución nos llevó a nosotros, Homo sapiens, a una cima olímpica, es insostenible.

Conforme una mayor parte de la Tierra se cubrió con más vida, la vida se expandió, pero el si "progresó" es algo cuestionable. El aparente progreso de la vida se puede observar mejor dentro del contexto de su conformidad con la segunda ley de la termodinámica, como veremos en el Capítulo 2. Rastreamos la historia de la vida desde el Precámbrico al presente, siempre teniendo presente la pregunta "¿cómo evolucionan las nuevas especies?". Amalgamaremos el concepto de "progreso evolutivo" y el de "propósito de la vida" en términos de la nueva termodinámica que une e integra, en una forma distinta pero complementaria a la genética y a la biología molecular, la ciencia de la física y la biología.

Página en blanco

## EL DILEMA DE DARWIN

El libro de Darwin The Origin of Species by Means of Natural Selection or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life vendió sus 1, 200 copias (a la librería) el día que fué publicado, el 24 de noviembre de 1859. Los lectores estaban concientes de los rumores que circulaban: el autor del popular Viaje del Beagle explicaría cómo el hombre descendió de los simios, por qué la risa y las muecas eran expresiones faciales universales en esclavos y reyes y, como el único Dios todopoderoso se había retirado de su trabajo como productor, director y jefe ejecutivo del mundo conocido. El enclaustrado estudiante, que había ensamblado su teoría durante tantos años desde su empleo como naturalista del Beagle en su juventud, por fin nos revelaría todo. Cualquiera sabía que este Darwin era absolutamente confiable y cuidadoso y como la fortuna de su familia y la de su esposa, Emma Wedgwood, le permitieron perseguir la verdad placenteramente, su libro debía ser acertado e indispensable.

Probablemente muchos otros compraron el libro sólo por tenerlo sin querer leerlo. Después de un siglo de estudio profundo por los eruditos en la materia y cuantiosas traducciones a los idiomas más comunes,

las autoridades han establecido que los profundos argumentos de Darwin fueron cuantiosos y valiosos. De cualquier manera el libro por sí mismo, entrelaza dudas, contradicciones y posibles ambigüedades. Darwin dejó claro que el hombre, como todos los seres vivos, ha sobrevivido hasta nuestros días precedido por una historia inmensa y apabullante. Ningún Dios creó al hombre o al jitomate. Así como tampoco ha sido creada por separado cualquier otra forma de vida en siete o menos días. No obstante Darwin, quizás por razones de astucia política principalmente, reservó la posibilidad de que Dios crease la vida en una primera instancia.

Sorprendentemente, cuando todo estaba dicho y hecho sobre la "grandeza presente en esta perspectiva sobre la vida" (una de las últimas frases de Darwin en su formidable libro), queda muy claro que en 500 hojas llenas de tipografía estrecha la pregunta del título —sobre el origen de las especies- fue dejada de lado -abandonada, ignorada o astutamente olvidada. Tal como el biólogo australiano George Mirlos apropiadamente señaló:

La "lucha por la existencia" ha sido aceptada sin cuestionar, durante generaciones por biólogos evolutivos, con *The Origin of Species*, como si se tratara de las *Sagradas Escrituras*, sin embargo, el origen de las especies fue precisamente de lo que no trató el libro de Darwin.

Para aquellos que hojearon el libro, aquellos que leyeron sus miles de trabajos, aquellos que simplemente aprendieron del libro y aquellos que aprendieron del libro a través de otras personas, lo que finalmente dejó establecido Charles Darwin, a la satisfacción de los científicos contemporáneos, a la de él y de sus seguidores, fue una idea de gran importancia con entera validez hoy en día. Todas las especies de la vida descendieron de predecesores cercanos. La vida en toda su extensión, haya sido o no creada por una deidad en su inicio, está conectada a través del tiempo antes de su existencia a formas similares próximas de vida. Hoy en día, con nuestra mejor comprensión de la evolución cósmica y la química de los orígenes de la vida, la necesidad de una deidad puede alejarse aún más, hasta el misterioso origen del cosmos en el Big Bang.

Darwin mostró claramente cómo los seres vivos "engendran" descendientes que, inevitablemente, difieren ligeramente de sus padres. Él notó que

muchas de estas diferencias identificables son heredadas. Es posible ver los rasgos transmitidos, comúnmente se pueden distinguir sólo un poco modificados, en cachorros, potros, pollitos, becerros, niños y nietos. Darwin hizo público el hecho que era evidente para que todos lo observaran: de las grandes sumas de descendencia que potencialmente brotan de las semillas, eclosionan de huevos o nacen de la madre, sólo pocas cantidades sobreviven para producir su propia descendencia. Quizás muchas de ellas, ya sean bellotas o gatitos, circundan a sus madres al principio, pero pocas, si se rastrea el curso de sus vidas, realmente logran sobrevivir para traer al mundo más de los suyos hasta la fructífera madurez. Por lógica, Darwin mostró que los sobrevivientes deben tener rasgos que conducen más a la sobrevivencia en una ambiente particular que la descendencia que no sobrevivió. Como fue ya establecido, Darwin le dio a este proceso de sobrevivencia diferencial y reproducción el nombre de "selección natural".

Para Darwin la "selección natural" no implicó a un antiguo y poderoso habitante lúgubre de un cielo nublado –no había un "selector natural". En cambio, su expresión denotaba la supervivencia y reproducción de unos pocos afortunados, escogidos parientes de los prodigiosamente numerosos. Darwin afirmó que el proceso naturalmente selectivo, por sí mismo, no parecía crear innovaciones; sino que, del vasto rango de variantes, dentro de los diferentes organismos en la naturaleza, solamente eliminaba la descendencia existente con poco éxito para reproducirse. ¿Entonces, cuándo surgió la variación intrínseca heredada postulada por Darwin?

Darwin podría habernos hecho creer que todo el concepto de la evolución se originó con él. Pero en realidad evitó dar crédito a su vivaz abuelo paterno, Erasmus Darwin, médico y poeta progresista que escribió (en *Zoonomía*, 1794-1796) sobre la evolución por medio de la selección natural y fue tomado con poca seriedad por su nieto. El primer naturalista moderno en publicar un gran cuerpo de literatura que argumentara sobre la evolución de toda la vida moderna a partir de predecesores ancestrales fue Jean Baptiste Lamarck (1744-1829). Dentro de círculos anglófonos, Lamarck es considerado como el francés que hizo una contribución negativa a la ciencia con sus conjeturas erróneas las cuales sostienen que las características adquiridas por un animal o planta pueden ser heredadas a la descendencia del adquisidor.

La "herencia de las características adquiridas", la frase inseparable del nombre de Lamarck, se ha considerado equivalente al "equivocado" "Lamarckismo". Sin embargo Darwin así como Lamarck, luchó contra el problema que constituye el origen preciso de la variación heredable, y llegó a conclusiones equívocas. Darwin terminó inventando una explicación Lamarquiana; la hipótesis de la "pangénesis" para explicar como surgían las variaciones heredables, la cual se ha tomado poco en cuenta, como describe Mayr (1982) en su libro. Ésta teoría trata de las "gémulas", partículas teóricas creadas por todos los seres vivos y sujetas a la experiencia durante la vida de sus portadores, que enviaban representantes a la descendencia de la próxima generación. El punto de vista de Darwin, ligeramente distinto al de Lamarck, definitivamente era un postulado para "la herencia de las características adquiridas". Sin embargo, en última instancia, Darwin se equivocó al explicar el origen de esas "cosas", "mutantes" o "variantes heredables". Él simplemente no lo sabía.

# DARWINISTAS DE ÚLTIMO MOMENTO CON RESPECTO DE DAPHNE MAJOR

El legado intelectual de Darwin, esparcido después de su muerte desde Inglaterra, Alemania y Estados Unidos hacia gran parte del mundo alfabetizado, está aún presente en miles de textos y salones de clases, así como en nuestra opinión, en el sistema idiosincrásico de creencias de casi todos los "evolucionistas modernos". Este sistema puede abreviarse de la siguiente manera: todos los organismos derivan de ancestros comunes a través de la selección natural. Las mutaciones al azar (cambios heredables) aparecen en los genes, el ADN de los organismos y, los mejores "mutantes" (individuos portadores de las mutaciones) en competencia con los otros, son seleccionados naturalmente para sobrevivir y persistir. La descendencia inadecuada muere – y tienden a ser llamados "no aptos". La "aptitud", es un término técnico, que se refiere al número relativo de descendencia dejada por un individuo en la siguiente generación. Por definición los más aptos, producen el mayor número de descendencia. Las variaciones mutantes dejan entonces más descendencia y las poblaciones evolucionan, esto es.

cambian a través del tiempo. Cuando el número de cambios en la descendencia se acumula hasta llegar a proporciones reconocibles, en poblaciones geográficamente aisladas, nuevas especies emergen gradualmente. Cuando suficientes cambios en las poblaciones de la descendencia se acumulan, mayores (más inclusivos) taxa aparecen gradualmente. A lo largo de periodos geológicos las nuevas especies y mayores taxa (géneros, familias, órdenes, clases, fila, etcétera) son fácilmente distinguibles de sus ancestros.

Estamos de acuerdo con que muy poca descendencia potencial logra sobrevivir hasta llegar a la etapa reproductiva y que las poblaciones cambian a través del tiempo y también con que la selección natural es de importancia crítica para el proceso evolutivo. Pero esta pretensión Darwinista de explicar todo desde la evolución es una popular verdad a medias cuya falta de poder explicativo es compensada únicamente por la ferocidad religiosa de su retórica. Aunque las mutaciones al azar influenciaron el curso de la evolución, su influencia fue principalmente generando pérdida, alteración y refinamiento. Una mutación confiere resistencia a la malaria y también hace a los "felices" glóbulos rojos de la sangre deficientes portadores de oxígeno en el caso de la anemia falciforme. Otra mutación convierte a un primoroso recién nacido en paciente de fibrosis quística o víctima de diabetes prematura. Una mutación le hace a una traviesa mosca de la fruta con ojos rojos incapaz de tomar vuelo. Sin embargo, nunca, una mutación ha hecho surgir un ala, una fruta, un tallo leñoso o una garra. Las mutaciones, en resumen, tienden a inducir enfermedad, muerte o deficiencias. No existe prueba en la vasta literatura sobre el cambio hereditario que muestre evidencia, sin ambigüedades, de que las mutaciones al azar por sí mismas, aún en poblaciones aisladas geográficamente, conllevan a la especiación. Entonces ¿cómo es que las nuevas especies llegan a surgir? ¿Cómo es que las coliflores descienden de diminutas plantas mediterráneas silvestres parecidas a las coles, o los cerdos de los jabalies salvajes?

Sucesores de Darwin han regresado a la accidentada isla volcánica de las Galápagos, frente a las costas de Ecuador, para observar la evolución en acción. Quizás el caso real más convincente de cambio evolutivo ininterrumpido, se muestra en el trabajo de los Profesores Peter y Rosemary Grant sobre exactamente esos pinzones que Darwin y sus sucesores hicieran famosos. La escasez de otras aves en esos frentes remotos y la

severidad de las presiones ambientales, llevaron de alguna manera, a la rápida y desenfrenada especiación de sus antepasados comunes alados. Como Jonathan Wiener (1999) describe en su libro *The Beak of the Finch*, el estudio de la variación y los cambios en esas aves, alejadas del continente sudamericano por un millón de años, nos brindan el mejor panorama tradicional de cómo ha de trabajar el proceso de especiación.

Hoy en día los ornitólogos reconocen treinta especies distintas de los pinzones de las Galápagos, las cuales se colocan en cuatro géneros. Los seis pinzones terrestres, que tienden a volar únicamente como parte del cortejo, pasan su tiempo saltando por ahí. Estas especies terrestres son agrupadas dentro del género *Geospiza*. *G. fortis* (fuerte) es el pinzón terrestre mediano, *G. magnirostris* (cara grande) es el pinzón terrestre grande. El pinzón terrestre con pico afilado, difícil de distinguir, es denominado *G. difficilis*. El pinzón terrestre pequeño es denominado *G. fulginosa* (el que huye). El *gran* pinzón de cactus, *G. conirostris*, probablemente se llama así por su pico con forma extremadamente cónica adaptado para romper semillas grandes de cactus. El nombre común de *G. conirostris* se parece peligrosamente al del pinzón común de cactus *G. scandens*.

Las otras siete especies se dividen en tres grupos: aquellos que viven de frutos e insectos en los árboles; vegetarianos estrictos de los árboles; y tres habitantes de los árboles que abrazan la "evolución convergente" -cantan, actúan y se alimentan de manera muy similar a los chipes, tanto que en un principio fueron tomados como chipes.

Desde 1978, los Grant han acampado en la Isla Genovesa, cerca de una laguna sin tiburones ni sanguijuelas, que se ha llamado como el buen Darwin. Ahí han medido patas, cantos, huevos y picos de pinzones. Todas las islas del archipiélago de las Galápagos sufrieron una terrible sequía en 1977. Probablemente no cayera ni una sola gota en todo el año. Ninguna cayó en 1985 tampoco. Sin embargo, el año de "El Niño" entre 1982 y 1983, fue el año más húmedo que se recuerda, cayeron unos 200 milímetros de lluvia, con efectos drásticos en las aves y sus fuentes de alimento. Corrieron lodos volcánicos y todo germinó. Las parras de vino se enroscaban en las guías y el crotón floreció siete veces en lugar de una.

La cantidad de semillas en la tierra era más de diez veces superior a la del año anterior. Las orugas eran cinco veces más gordas y abundantes que lo normal. Sin embargo, los grandes cactus no prosperaron. Los héroes del desierto estaban infestados y rebosantemente rodeados de pequeñas plantas con semillas. Las aves copularon y procrearon y copularon y procrearon en forma de orgías nunca antes vistas. Este vasto cambio ambiental de seco a húmedo a seco, generó un festín de medidas para los científicos ávidos de información. Hubo grandes oscilaciones poblacionales, desde los desplazamientos de los grandes comedores de semillas de cactus y sus hambrientos retoños hasta la explosión demográfica de las aves pequeñas.

Durante casi treinta años de trabajo, los Grants han registrado extraordinarios cambios en la estructura y morfología de la población. Han documentado fuertes respuestas a las presiones selectivas evidentes en los climas áridos y húmedos, tanto a nivel de especie como de población; entre ellas, se encuentra la variación en el tamaño del pico y las alteraciones en la habilidad de estas herramientas orales para romper semillas abiertas. Las diferencias en tamaños de pico medidos entre dos grupos muy escogidos de pinzones han variado, de ninguna diferencia (0 %) a 6 %. *New York on birds* de Mayr y Diamond (2001), muestra la correlación inequívoca entre especies de aves con aislamiento geográfico presente en las islas de Melanesia. Sin embargo, aquí reside el meollo del asunto: la especiación, los detalles del surgimiento de *cualquier nueva* especie dada, ya sea ecuatoriana o de Melanesia, no ha sido documentada.

La diferencia de las medidas del pico entre seis especies distinguibles de pinzones terrestres es alrededor de 15%. Ningún cambio de esta magnitud correlacionado con otras características que produjeran una nueva especie de pinzón de las Galápagos, había sido observado por los Grant o cualquier otra persona. El paradigma Darwiniano está operando exactamente como debe: rasgos diferentes (ya sea dentro de una o varias especies) varían predominantemente de acuerdo con las demandas del ambiente. Obviamente, los genes que producen estos rasgos varían de la misma manera. Pero no existe evidencia de que este proceso lleve a la especiación.

La especiación, ya sea en las remotas Galápagos, en las cajas de laboratorio de los drosofilósofos o en los concurridos sedimentos de los paleontólogos, nunca se ha podido trazar de forma directa. Lo más cerca que ha llegado la ciencia, de forma práctica en el registro y la observación de la especiación, es el trabajo de Theodosius Dobzhansky en la mosca de la fruta *Drosophila paulistorium*. Pero aún en este caso, sólo apareció aislamiento reproductivo, no una nueva especie. El aislamiento reproductivo ocurrió cuando una población totalmente fértil habitante de temperaturas moderadas se convirtió en dos poblaciones, una que prefirió el frío y otra que optó por lo templado.

En nuestra opinión, la mejor evidencia directa de la especiación es la menos conocida: involucra seres asexuados y reside oculta en la literatura profesional arcaica. Para ver directamente que una población de organismos se diferencia en especies, debemos mirar a los habitantes del microcosmos. Para estudiar especiación debemos seguirle la pista a la simbiosis y a la literatura sobre simbiogénesis. La gran mayoría de aquellos que escriben sobre evolución, los zoólogos y otros biólogos, tienden a ser ignorantes de la literatura sobre simbiosis y de ecología de poblaciones microbianas entre otras.

La limitación intrínseca de la literatura darwinista fue analizada en 1999 por Douglas Caldwell, quien empezó por el libro del mismo Darwin (1859). Los términos usados por Darwin y el número de veces que aparecen esos términos incluyen: "vencer"-diecisiete; "muerte (morir)"- dieciséis; "destruir (destruido, destrucción)" -setenta y siete; "exterminar (exterminación)" -cincuenta y ocho; "individuo" -doscientas noventa y ocho; "matar (muerto, matando)" -veintiuna; "perfecto (perfección)" -doscientas setenta y cuatro; "carrera (carreras)" -ciento treinta y dos; "seleccionar (selecciona, selección)" - quinientas cuarenta; "especies" -mil ochocientas tres. En contraste, los términos a continuación se encuentran ausentes en *The Origin of Species*: "asociación, afiliación, cooperar, cooperación, colaborar, colaboración, comunidad, intervención, simbiosis". Ciento cincuenta años después persiste la costumbre de ignorar las asociaciones metabólicas y físicas entre organismos. En un influyente libro de texto universitario, *Evolutionary Analisis* (2001), escrito por Freeman y Herron, los términos "combate", "competencia", y "conflicto" aparecen en al menos dieciocho páginas, mientras que

"simbiosis" y "simbiogénesis" ni siquiera son mencionadas en sus 700 páginas. Análisis eruditos sobre los "árboles de la vida", muchos de ellos calculados por computadoras de alta velocidad, únicamente llevan ramas divergentes. Muy pocas ramas llegan a fusionarse para representar simbiogénesis. Las gráficas electrónicas pueden ser impresionantes, pero no reflejan la historia de la vida en la Tierra, ni la evolución de nuevas especies.

#### HERENCIA Y SALUD

En la mayor parte de la historia humana, los médicos, chamanes y herbolarios han practicado el arte de curar en un estado de ignorancia cultivada. No existía la ciencia de la genética, a pesar de que algunos practicantes astutos sabían que ciertas enfermedades prevalecían en ciertas familias. Por ejemplo, entre los Hebreos de tiempos Bíblicos, era considerado imprudente circuncidar a un joven cuyo tío —pero únicamente del lado materno, hubiera padecido hemorragia al momento de la circuncisión. Para predecir la calvicie femenina o la enfermedad del "cri du chat" (Tay-Sachs), los doctores rastreaban el rasgo en ambas ramas familiares. La gran dinastía de Habsburgo era identificable por las mandíbulas prominentes de sus miembros durante más de cien años. Sin embargo, el conocimiento genético práctico transmitido como folclor aprendido, nunca surgió de un cuerpo lógico de conocimiento. Hasta principios del siglo XX, no se conocía nada sobre las causas de las enfermedades heredadas, ya sea su fisiología o las razones por las que se transmitieran en las familias, debido a que nadie, médico o no, sabía sobre los genes o la química del ADN.

Ni las comadronas ni los hombres de medicina concienzudos, sufrieron la suficiente peste, fiebre puerperal, viruela y otras "virulencias" para asir firmemente el concepto de contagio, resultó imposible adoptar una filosofía coherente de las enfermedades contagiosas. Los hombres de medicina y médicos de la corte conocían el significado de las patologías iatrogénicas (del griego, "causado por el médico"), haciendo de la lealtad a sus compañeros practicantes algo aún más importante que el no dañar a sus pacientes. De esta manera, los hospitales siguieron siendo excelentes lugares para permanecer hasta la muerte

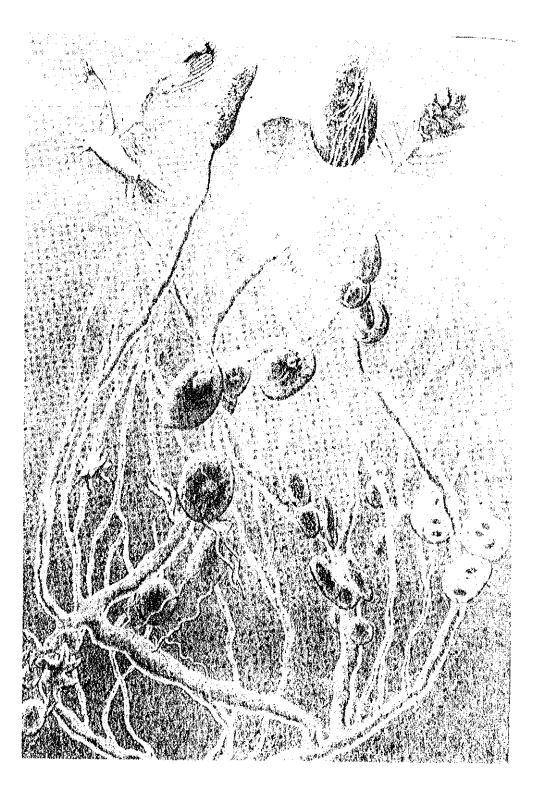


FIGURA 2.1 El árbol de la vida

durante gran parte de la historia europea. Hasta que el trabajo de Louis Pasteur y Robert Koch en el siglo XIX proporcionara evidencia sobre la identidad de los culpables escondidos atrás de las enfermedades, ni los profesionales de la salud ni el público en general sabía de la existencia del microcosmos. Sólo después de que Pasteur descubriera las costumbres de las bacterias y levaduras, y Koch desarrollara su famoso postulado que probara que los "gérmenes causan enfermedad" la presencia microbiana infraóptica comenzó a ser registrada en nuestra herencia cultural. Apenas en la primera mitad del siglo XX, en parte gracias a la influencia del libro de Paul de Kruif, un periodista que trabajó en la Fundación Rockefeller en la ciudad de Nueva York, "microbio" se convirtió en un término de uso común. La curiosidad científica es toda para bien pero el temor y la avaricia son lo que mueve a las masas. Al menos en los Estados Unidos, hasta que el libro de Kruif The Microbe Hunters se convirtiera en el best-seller científico más popular y los anuncios gubernamentales difundieran la recomendación de la antisepsis, las madres jóvenes y los médicos octogenarios se convencieron totalmente de que las bacterias o "gérmenes", debían ser erradicadas de nuestras vidas por completo.

Los "gérmenes", al igual que las "malezas" o los "hongos" era un término indefinido pero comprendido claramente: denotaba portadores de enfermedades, pequeñas formas de vida indeseables. El dogma expresado como "el agente enemigo", se convirtió en el principio de que todos los microbios deben ser vencidos, sin hacer distinción entre germen, virus, elemento contagioso, microbio o bacteria; este dogma permanece latente en muchas mentes de hoy en día. La ciencia joven de la "microbiología" aún no sabía de las distintas etapas en el ciclo vital del parásito responsable de la malaria (*Plasmodium*) ni del intercambio nutricional entre *E. Coli* y su hábitat dentro del intestino humano. Los médicos sabían un poco más que clasificar por síntoma y prescribir un tratamiento seguro: humo, infusiones de hierbas, aspirina, morfina, cocaína, extirpación y muchos otros "remedios" que llenaban la bolsa de triques. Los pacientes gravemente enfermos eran tratados con ventosas, compresas, cataplasmas, cantos e imposición de manos. El principal antídoto, desde tiempos inmemoriales, ha sido la confianza depositada a grandes precios en manos de especialistas autoritarios, por lo regular hombres grandes con una presencia imponente.



La teoría evolutiva comienza en este siglo XXI bajo condiciones parecidas a las de la medicina hace cien años. La búsqueda de nuevos conocimientos está inevitablemente incrustada en la cultura. Los teóricos evolutivos profesionales tienden a ignorar abismalmente las tres ciencias más relevantes para su trabajo: microbiología, paleontología y simbiosis. Pero la situación en la evolución es aún peor que la de la medicina de hace un siglo. La diferencia es que mientras que los hechos requeridos por los médicos a finales del siglo XVIII y principios del siglo XIX no existían, los antecedentes esenciales para los evolucionistas a finales del siglo XX y principios del siglo XXI existen pero son ignorados sistemáticamente.

La ciencia ha documentado la evolución en acción aunque la mayoría de los científicos no estén concientes de este hecho. La mayor parte de la información relevante para comprender la evolución permanece escondida en la literatura arcaica. Las noticias no llegan a los profesionales ni al público. Sin embargo, un cuerpo de literatura fragmentado y detallado aunque desorganizado, documenta las maneras como se originan las especies y existen casos de estudio que siguen de cerca la especiación. Los maravillosos detalles de cómo una especie lleva a otra o desaparecen para siempre, necesitan interlocutores. ¿Cómo aparece la compleja innovación en los seres vivos por primera vez? ¿Cómo se difunde? ¿Cómo es que los cuerpos de plantas, animales y microbios cambian a través del tiempo? Esta historia no se ha escrito debido a que la mayoría de las notas para ella están grabadas en los lenguajes esotéricos de la bioquímica, la microbiología y otras ciencias. El relato del origen de las especies y su relación con las poblaciones asiladas como fuera explicado inicialmente por Mayr (1942, 1982), ha sido casi inaccesible para el público lector como para los estudiosos de la historia natural y los diseñadores de museos de ciencia. Aún entre biólogos y geólogos que escriben sobre evolución, la cantidad de documentos que explican casos del origen de cualquier especie dada es muy reducida. Los botánicos, estudiosos del mundo de las plantas, en ciertas ocasiones pueden correlacionar diferencias de cromosomas y cloroplastos dentro de células de plantas con la apariencia de una nueva especie para la horticultura o agricultura. Pero como no se enfrentan ampliamente con la evolución ni generalizan sus

explicaciones hacia los animales, algas o bacterias, sus descripciones tienden a ser limitadas dentro de su "mundo de las plantas" que se encoge cada vez más. Genetistas, ecólogos, microbiólogos, fisiólogos y otros moradores de laboratorio, tienden a esquivar la discusión de las implicaciones evolutivas que pueda tener su trabajo. Muchos de ellos simplemente no tienen idea de cómo ha evolucionado la complejidad de la vida o de cualquier manera no escriben sobre eso. Para algunos, la herencia cultural absorbida con su entrenamiento profesional desdeña a la historia evolutiva como pura "especulación". Muchos de estos adeptos a los "hechos duros" ni siquiera consideran los estudios evolutivos como una ciencia dentro de las "ciencias duras" como la biología molecular o la bioquímica. Casi todos los científicos, tal vez todos, prefieren encarar interrogantes que se puedan responder con evidencia directa. La reconstrucción de la historia de la vida, la principal actividad del evolucionista, comúnmente es desechada como especulaciones incomprobables. Dentro de los círculos científicos, principalmente de Estados Unidos, la historia y la filosofía son vistas como tradiciones cuestionables, ociosas o inútiles. Los científicos activos a menudo niegan tener incluso cualquier filosofía, argumentan que interfiere con su trabajo. La reconstrucción científica de la prehistoria, como quiera que sea vista, una práctica intrínsecamente filosófica repleta de inferencias y juicios, es esencial para responder a la interrogante central de cómo se originaron las especies.

El aislamiento entre los científicos también constituye un impedimento. Aún la difícil comunicación entre aquellos campos relevantes para la evolución tales como la paleontología y la biología molecular, se ve exacerbada por las diferencias terminológicas. Todos los científicos, sin importar cuan dotados sean, sólo pueden centrarse profundamente en una cosa a la vez. En su quehacer cotidiano los científicos carecen de una manera práctica que les permita integrar sus estudios rigurosamente aislados a los millares de descripciones idiosincrásicas de los descubrimientos fundamentales sobre los seres vivos. Esperamos aquí tender líneas de comunicación con tan poca distorsión y sobre simplificación como sea posible.

El fenómeno de la evolución ocurre sobre toda la faz de la Tierra, desde al menos catorce kilómetros bajo el nivel del mar, en las zonas abismales más profundas, hasta unos ocho kilómetros sobre el nivel del mar,

en las altas montañas. Se ha registrado vida bacteriana en las físuras húmedas de las rocas graníticas en profundidades de cuando menos tres kilómetros hacia la litosfera terrestre y en las chimeneas de agua caliente en el fondo del mar. La biosfera, el lugar donde existe la vida, tiene dimensiones promedio de una esfera hueca de veintitrés kilómetros de ancho. Esto comparado con los 6371 Km. de radio de la Tierra, corresponde a sólo el 0.0007% del volumen del planeta.

La vida comenzó probablemente hace más de 3,800 millones de años. El registro detallado de la evolución, preservado en piedras como fósiles o como compuestos extraíbles de carbono de cadena corta y larga, ha sorprendido a quienes lo han estudiado. La vida celular refleja su historia evolutiva. Sin embargo, a pesar de la diversidad de pistas que permiten reconstruir la evolución de la vida, la mayor parte de los autoproclamados biólogos evolutivos desprecian las materias de biología celular, microbiología e incluso el registro geológico de las rocas. Muchos de ellos se encuentran tan preocupados con los animales terrestres que continúan con la idea de que no existe record fósil anterior a los últimos 541 millones de años. El estudio científico de los eones Arcaico y Paleozoico, las geografías mundiales y los detalles de metabolismo y química celular son cruciales para entender el enigma de Darwin, sin embargo, estos amplios campos son excluidos de toda consideración.

Así como se han involucrado la bioquímica, microbiología y microscopía electrónica, los conceptos evolutivos han tenido que replantearse desde una perspectiva de interconexión y multidimensionalidad. La inmensa expansión que ha habido en la literatura de biología molecular, especialmente la información de secuencias de proteínas y ácidos nucleicos, aquellas moléculas siempre presentes en los seres vivos, ha aportado nuevos y relevantes discernimientos a la visión de Darwin. Los detalles de la evolución molecular sostienen la generalización de que las secuencias de aminoácidos en proteínas y la secuencias nucleotídicas en el ADN y ARN están relacionadas por medio de ancestros comunes. Pero la idea abstracta del gen "A" dominante que muta a su alelo (alterno) recesivo "a" como da a entender la teoría neodarwinista, es una amplia e inútil generalización del verdadero cambio genético en las poblaciones. Más que los formalismos idealizados de la "síntesis moderna" darwiniana, los principios organizativos para comprender la vida requieren de nuevos conocimientos en

química y metabolismo. La profundización en el conocimiento del funcionamiento de las células ha clarificado las modalidades de la evolución desde que Darwin y sus seguidores escribieran sus análisis. Los resultados de la nueva ciencia de laboratorio y campo contradicen, desvían o marginalizan el formalismo del darwinismo con la excepción de variaciones entre poblaciones de mamíferos y otros organismos con reproducción sexual, sin embargo, los mamíferos constituyen alrededor de tan solo la diezmillonésima parte de las especies de hoy en día.

Gracias a sus distintas ventajas se puede recoger la siguiente idea poco explorada: los agentes del cambio evolutivo tienden a ser organismos plenamente vivos: los microbios y sus relaciones ecológicas, no sólo las mutaciones al azar que estos microbios tienen dentro. La formación y diversificación de cualquier nueva especie es la manifestación externa de la acción de formas de vida infraópticas como: los microbios más pequeños, bacterias, sus descendientes de mayor tamaño, los microbios más grandes, protistas y hongos, junto con sus legados intracelulares, organelos como las mitocondrias y los centríolos. La evolución surge del hecho de que estos pequeños seres vivientes y su progenie tienden a rebasar sus límites. Esos seres invisibles diezman nuestras poblaciones con enfermedades virulentas y proveen al suelo del nitrógeno necesario para que las plantas de las que nos alimentamos jueguen el principal papel creativo en el génesis de nuevas especies.

### CÉLULAS, MICROBIOS, PROPÁGULOS Y UNIDADES AUTOPOIÉTICAS

La unidad mínima de la vida es la célula. Todos los microbios están compuestos de células. Y pueden ser clasificados sin ambigüedades como bacterias (sin núcleo), o protistas u hongos (ambos de estos grupos están compuestos de células con núcleo). Las células más pequeñas y menos complejas, contienen aproximadamente 500 genes tal como *Mycoplasm geniticulum*.

Algunas personas, y de hecho algunos autores, presentan a los virus como las formas más pequeñas de vida. Pero los virus no están vivos e incluso son en principio, demasiado pequeños para ser unidades de la vida. Carecen de los medios para

producir sus propios genes y proteínas. Los virus se comportan como químicos hasta que se introducen a las células vivas adecuadas, donde aprovechan las condiciones propicias para reproducirse. Por sí mismo un virus está inerte. Las células, en cambio, cuando tienen acceso a materia y energía en formas convenientes y se encuentran inmersas en un medio líquido adecuado, crecen -habitualmente al doble de su talla- y se reproducen, generalmente por división. Las células presentan metabolismo, constituido por reacciones químicas interconectadas que mantienen sus procesos funcionales. Los genes por sí mismos, como los virus, son incapaces de producir material celular, el cual es principalmente proteína. Los genes y los virus requieren por completo de la célula viva intacta para poder crecer, reproducirse y propagarse. Mientras que las células más pequeñas pueden tener menos de 500 genes (y así producir menos de 500 proteínas distintas), la mayoría de las células bacterianas contienen entre 2,000 y 5,000 genes. Algunas células bacterianas más grandes que respiran oxígeno tienen cerca de 10,000 genes, es por esta razón que las bacterias se aproximan en las cantidades de genes encontrados regularmente en las células de los organismos nucleados. Las células nucleadas, el mínimo componente vivo de todos los grandes organismos (hongos, animales, plantas y sus antepasados protoctistas), generalmente contienen más de 10,000 genes pero menos de 100,000. Las células humanas pueden tener de 30,000 a 60,000 genes. Aquellas de la levadura Saccharomyces cerevisieae que usamos para producir pan y cerveza, tiene solamente 8,000.

El término "autopoiesis", literalmente "crearse a sí mismo", se refiere a la química autoregulante de las células vivas. Ningún objeto material menos complejo que una célula puede sustentarse a sí mismo y a sus propios límites con una identidad que le distinga del resto de la naturaleza. Las entidades autopoiéticas vivas mantienen activamente su forma y comúnmente la cambian —se "desarrollan"-, pero siempre a través del flujo de materia y energía. Es posible identificar para cualquier entidad autopoiética, en cualquier organismo una fuente de energía sustentante específica (como luz visible, oxidación por metano u oxidación por sulfuro), así como una fuente de carbón (como azúcar, proteína, dióxido de carbono), nitrógeno y otros elementos químicos necesarios.

A temperaturas cercanas a cero, cuando el movimiento de las moléculas se detiene, el metabolismo, la manifestación de autopoiesis, también cesa.

Sin embargo, la estructura material en muchas células vivas es tal que mantiene la capacidad de reanudar el metabolismo cuando la temperatura se vuelve a elevar. Las esporas bacterianas y embriones cuidadosamente congelados no pierden su organización intrínseca al ser congelados, por lo que son totalmente capaces de realizar las transformaciones metabólicas que sustentan el propio mantenimiento al ser calentados. De aquí que podamos ver que a pesar de que la vida florece sólo como un proceso del flujo de materia y energía, puede mantenerse latente dentro de la organización de la materia viviente.

Los microbios son campeones pasando su ADN a otros en la forma de genes completamente funcionales. Estas maquinaciones son la base fundamental de la historia de la evolución darwiniana. Los microbios de vida libre, bajo condiciones de estrés y privación, tienden a asociarse con otras formas de vida. Algunas de estas asociaciones duran una temporada o menos, pero ocasionalmente los microbios y formas de vida grandes se fusionan permanentemente. Lamarck estaba en lo correcto: los rasgos adquiridos pueden ser heredados no como rasgos si no como genomas. Pero Lamarck y Darwin con su idea de la pangénesis estaban equivocados al sugerir que la adquisición fuera el destino de cualquier característica. El único "carácter" o rasgo que puede ser transmitido hacia abajo (herencia vertical) o adquirido (herencia horizontal) y después propagado de generación en generación, es un "carácter" codificado en genes. Esto significa que los "caracteres" capaces de propagarse en el ambiente, de adquirirse y heredarse de una generación a otra, tienden a ser genes completos en genomas. Los genomas son sistemas genéticos completos, activos únicamente cuando residen dentro de células. Los genomas externos pueden ser y de hecho comúnmente son heredados por otros. Los seres vivos compuestos de células pueden pasar sus grupos de genes a otros. ¿Por qué han sido tan exitosos los ingenieros genéticos humanos en transmitir genes externos a plantas comestibles y animales domésticos? Porque la naturaleza ha favorecido este juego de intercambio genético y trueque genómico durante eones. El verdadero ingeniero genético es el microbio; los científicos y técnicos son meramente los intermediarios.

Esa nueva formación de especies por la herencia de genomas adquiridos está claramente documentada en protistas. Sabemos que el proceso de heredar

un grupo de genes externos no es fluido ni continuo. La naturaleza tiende a ser oportunista, pero no previsora. Sin embargo la adquisición de genomas en muchos casos ha dejado gran cantidad de evidencia tras sinuosas rutas para ser vuelta a trazar. Muchas de las adquisiciones, fusiones, asociaciones y apoderamientos genéticos surgen bajo condiciones de presiones ambientales. La complejidad y conformidad de la vida, especialmente en el surgimiento de nuevas especies a partir de asociaciones entre ancestros diferentes, puede entenderse sólo bajo la luz de una peculiar historia evolutiva. Para cada uno de los casos las preguntas que deben hacerse son: ¿cuándo, dónde, y en qué poblaciones de organismos evolucionaron las nuevas especies? ¿Qué tan a menudo, con qué frecuencia, y en qué grupos de organismos, es la adquisición genómica el principal modo de especiación? éstas son el tipo de preguntas que buscamos inspirar.

La saga evolutiva de hoy en día, legítimamente vulnerable a la crítica dentro y más allá de la ciencia, se torna incomprensible si los microbios se omiten de la historia. Así como la química sería incomprensible sin mencionar a los átomos, hablar de la evolución carece totalmente de sentido sin la comprensión del microcosmos.

## TERMODINÁMICA, "PROPÓSITO"; Y "PROGRESO" EVOLUTIVO

La aceleración del cambio nos deja atrás. En una semana reciente uno de los autores (Lynn Margulis) pasaba en su bicicleta frente a una casa pintada de amarillo repleta de estudiantes rumbo al campus como de costumbre. A la semana siguiente la vista desde la calle era espléndida, las montañas se dibujaban en el horizonte, por primera vez la vista no estaba obstruida, habían quitado la casa amarilla. Ningún rastro quedó de ella más que las huellas de los cimientos en el suelo revuelto. Tales cambios dramáticos en nuestros entornos cercanos son muy comunes hoy en día. Sucursales de Burger King, Toys "R" Us, Wendy's, McDonalds y sucursales bancarias brotan en nuestras ciudades y

pueblos. Los negocios familiares, campos de trigo y viejos robles desaparecen como monedas caídas en la arena. Los americanos nativos prosperan si forman asociaciones de casinos, los estudiantes graduados reciben salarios cuando cambian los hábitos de estudiar como castores en su madriguera por la búsqueda de genes en el genoma humano. ¿Por qué las fuerzas del cambio siempre parecen prevalecer sobre las tranquilas costumbres del pasado? ¿Por qué la evolución de la vida parece acelerarse conforme nos movemos del presente hacia el futuro? ¿Es la evolución tan sólo un cambio al azar? ¿No parece más bien que el proceso evolutivo en sí mismo, el origen y la diversificación de la vida a partir de ancestros comunes, sea un proceso dirigido? Cuando preguntamos a biólogos evolutivos y a otros científicos si la evolución de la vida sigue una dirección, ellos lo niegan rotundamente. Pero nuestra experiencia diaria sugiere que nuestro entorno social se torna más complejo. Nuestros ambientes naturales verdes y húmedos parecen encogerse para ser sustituidos localmente con sólidos metálicos: luces de neón, señales de tráfico y otros aspectos de la urbanización que reemplazan los bosques y hacen brechas en una tasa siempre creciente de cambio. La gente desplaza a los zorros y a los antílopes; mientras que las palomas y los canarios reemplazan a las calandrias y a los pájaros carpinteros. Las herramientas digitales suplantan artículos mecánicos simples a velocidades alarmantes. La evolución de la vida sí parece tener una dirección. Las peculiaridades de la vida y las tecnologías humanas sí parecen expandirse con un rango acelerado de cambio conforme avanzamos por el tiempo.

Aquí puede sernos de utilidad una rama de la física matemática llamada termodinámica. Los especialistas en termodinámica describen máquinas o químicos en cajas cerradas. Tradicionalmente, han trabajado con energía, temperatura y calor y, como buenos físicos, han evitado a los seres húmedos y escurridizos. Pero ahora nos encontramos en el meollo de una gran disyuntiva: la unión de la ciencia exacta de la termodinámica con otras ciencias tales como la biología, meteorología y cambio climático. La naturaleza sigue su curso mientras los científicos después de muchos errores y malos comienzos, aprenden a describir adecuadamente la naturaleza en términos matemáticos y químicos. La nueva termodinámica de la vida es propensa a tener una influencia duradera en

el pensamiento evolutivo, puesto que logra conectar lo vivo con la materia no viviente de una manera comprensible.

Todos sabemos que "la naturaleza aborrece el vacío" y de esta forma el aire llena cualquier hueco que hagamos con una bomba. Las latas privadas de aire se colapsan inmediatamente. También sabemos que la gravedad atrae a la materia hacia el centro de la Tierra y que por este motivo los cuerpos soltados desde cierta altura caen. Tomamos la predecible caída de la materia hacia el suelo como evidencia de una ley de la naturaleza.

La nueva termodinámica abraza estas ideas en la frase "la naturaleza aborrece el gradiente". Conforme aprendamos a entender esta nueva idea fundamental, una nueva perspectiva se libera: la vida se comporta de acuerdo a las leyes de la naturaleza exactamente de la misma manera que las moléculas de aire presurosas a llenar el vacío o los cuerpos que caen hacia la Tierra. Entonces, ¿de qué trata esta nueva termodinámica y cómo trabaja?

Franklin Harold escribe en su libro *The Way of the Cell* (2001), "aquellos que vislumbran un vínculo fundamental entre la directriz termodinámica de la disipación de la energía y la directriz de verdor biológico en la Tierra, suman una pequeña minoría... Pero si su visión es verdadera, revela que la profunda continuidad entre la física y la biología, es la fuente máxima de vida". Estamos entre aquellos que piensan que esa visión es verdadera. La evolución es la ciencia de la conexión y la conexión no termina con los vínculos de los humanos con los simios, de los simios con otros animales o de animales con microbios: lo vivo y lo no vivo están también conectados de maneras fundamentales. Hemos visto que la organización de la vida es material. Sin embargo, la energía también se organiza.

Eric D. Schneider, un geólogo de la Universidad de Columbia que sirvió en la Agencia Norteamericana para la Protección Ambiental en los años setenta, es uno de los líderes visionarios de la nueva termodinámica. Se decepcionó con el nivel primitivo de la ciencia ambiental en la A.P.A. donde vio que peces colocados en tarros de pepinillos etiquetados, eran alimentados con toxinas para establecer los estándares de los "niveles apropiados de contaminación" determinados por los burócratas. Schneider, pensó entonces que la protección del medio debería estar basada en descripciones adecuadas de fenómenos ecológicos, dedicó décadas enteras a investigar cómo

lo no vivo está conectado con lo vivo. Partiendo de los trabajos de científicos como L. Boltzmann, V. I. Vernardsky, I. Prigogine, J. E. Lovelock y H. Morowitz, sus descubrimientos son simples y reveladores: la vida es uno de los sistemas que se organizan respondiendo a un gradiente. Un gradiente se define como la diferencia a través de una distancia.

Todos estos sistemas producen características inusitadamente complejas. Los gradientes de temperatura producen fluidos altamente organizados, corrientes de convección octagonales denominadas células de Bénard. Los gradientes en la presión del aire causan tornados y patrones climáticos globales que desaparecen una vez que las presiones barométricas se equilibran. Los gradientes químicos crean complejos "relojes" químicos. El punto crucial es que la vida no sólo es consistente con la segunda ley de la termodinámica que postula que la entropía se incrementa en sistemas aislados, sino que esos sistemas complejos (desde los tornados que equilibran los gradientes de presión hasta los organismos que reducen los gradientes de energía solar y química) reducen los gradientes a su alrededor más rápida y eficazmente que si no existieran. Un gradiente de presión atmosférica, por ejemplo, tardará más en llegar al estado de caos aleatorizado sin el complejo sistema cíclico del tornado cuya "función" es lograr este fin natural.

Los primeros gradientes fueron descritos por la ciencia en motores de vapor. Las diferencias entre calor y frío (aquellas que la gente bien sabía que tienden a equilibrarse por sí mismas para convertirse en tibio) pudieron ser convertidas fácilmente en energía por las máquinas. Las matemáticas requeridas para convertir el calor en trabajo formaron la base de la ciencia de la termodinámica. El término viene de "calor" y "movimiento" en griego. La termodinámica es el estudio de cómo los sistemas manejan y transforman la energía. La termodinámica clásica estudiaba sistemas aislados y más o menos cerrados, los cuales finalmente perdían su función y sus moléculas componentes y se ordenaban aleatoriamente hasta el punto en el que no podían producir trabajo.

Sin embargo, los seres vivos no son motores de vapor o sistemas mecánicos cerrados. Somos sistemas abiertos, organizados a partir de la energía y materia que fluye incesantemente a través de nosotros. De ahí que nosotros (la vida en el extenso sentido genético)

no estemos destinados a regresar hasta un estado aleatorio como el medido en sistemas químicos aislados o máquinas abandonadas a su suerte. La diferencia entre sistemas vivos abiertos y los sistemas artificialmente cerrados de la termodinámica clásica, hizo alguna vez de esta ciencia de la energía, algo irrelevante para la vida. Peor aún, muchos del siglo XIX al XX creyeron que la teoría de Darwin de la evolución por medio de la selección natural quería decir que las leyes de la termodinámica estaban en contradicción con el fenómeno de la vida. Los sistemas termodinámicos se tornan aleatorios, desorganizados y menos complejos con el paso del tiempo, mientras que los sistemas vivos aparentemente se han incrementado en cuanto a niveles de organización y complejidad se refiere. Hoy en día, el trabajo de la nueva termodinámica ha resuelto la contradicción aparente entre la tendencia de la materia inerte a la desorganización y la tendencia a la organización de la materia viviente. La vida no existe en el vacío pero se encuentra entre la gran diferencia de los 5 800 Kelvin de la radiación solar y las temperaturas de 2.7 Kelvin del espacio exterior. Es éste gradiente en el cual se alimenta la complejidad de la vida. Como las células químicas de Bénard que se estabilizan al definir tendencias estadísticas para aproximarse al equilibrio porque manifiestan el gradiente improbable que las rodea, así como lo hacen los remolinos meteorológicos que mantienen su estructura "para" eliminar la diferencias entre gradientes de presión atmosférica. La vida es también un sistema reductor de gradientes. Estas ideas termodinámicas conectan lo vivo con lo no vivo, así como la selección natural de Darwin nos conecta con los simios y eventualmente con los microbios. El poder de la termodinámica para explicar las características generales del comportamiento de ninguna manera es trivial; es parte del futuro de la ciencia.

Así pues, la vida no contradice la conocida segunda ley de la termodinámica. No se requieren nuevas leyes de la termodinámica una vez que nos damos cuenta que el estudio termodinámico clásico del comportamiento complejo usó las cajas artificialmente delimitadas de los sistemas cerrados y aislados. Una vez que la termodinámica clásica se extiende a un cosmos abierto, la complejización se torna comprensible. Más que forzar una "cuarta ley" como caso especial que aplique a la vida, como Stuart Kauffman propuso en su libro *Investigations* (1999), podemos aplicar fácilmente la perspectiva general

de la termodinámica a toda la materia. La tecnología, ya sea humana, de un tilinorinco o de las bacterias fijadoras de nitrógeno, se convierte en la extensión de la segunda ley a los sistemas abiertos. La segunda ley, que describe un incremento inexorable en el parámetro conocido como entropía --formulado inicialmente como "calor dividido por temperatura" y después replanteado como la tendencia estadística de la materia y la energía a presentar ajustes probables con el paso del tiempo no contradice la tendencia local de la vida a incrementar el orden de ninguna manera. Exactamente lo opuesto es verdadero. Los creacionistas están equivocados. El origen de la vida, su organización celular, su expansión y la evolución de la creciente biodiversidad, son absolutamente consistentes con un nuevo pensamiento termodinámico. Los notables pero no milagrosos arreglos de la materia viviente proveen otro buen ejemplo a lo largo de los huracanes cíclicos y relojes químicos acerca de cómo la naturaleza construye estructuras para reducir gradientes. La mayoría de los evolucionistas argumentan que la vida se originó en la Tierra -a lo mejor en un gradiente químico entre compuestos ricos en hidrógeno y otras sustancias ricas en carbono y oxígeno. Estas son combinaciones combustibles. O quizá la vida comenzó en la luz, donde los fotones ricos en energía del sol podrían haber sido ciclados a través de los precursores del metabolismo antes de que el metabolismo moderno evolucionara plenamente.

La vida desarrolló la identidad de la célula. La materia viviente en forma de células y organismos hechos de células empezaron a reducir los gradientes químicos y energéticos en una joven Tierra turbulenta. Ciertamente, la tendencia a organizarse localmente "para" eliminar las anomalías estadísticas encarnadas por gradientes es profunda y organiza la vida en toda su escala. La eficiencia superior de los ecosistemas complejos para reducir gradientes es medible y ha sido medida por ejemplo, por medio de termómetros aéreos, se ha mostrado la gran habilidad de los bosques tropicales, similar a los pastizales y desiertos para enfriarse por sí mismos, reduciendo así el gradiente electromagnético solar. Ésto no es una teoría vaga y abstracta de la complejidad, si no una hipótesis probada: tanto por mediciones de aviones de baja altura como por satélites; conforme los ecosistemas son más maduros y biodiversos se mantienen más frescos. Los ecosistemas comienzan con especies colonizadoras de rápido crecimiento que en principio son reductoras de gradiente relativamente ineficaces. Pero

conforme maduran, los ciclos energéticos y materiales se amplifican en su plano de acción. Nuevos organismos entran al sistema y estabilizan nuevos hábitats. El crecimiento es más lento, pero en escala global los ecosistemas integrados son mejores que sus predecesores reduciendo el gradiente entre el Sol y el espacio. El hecho que los ecosistemas tropicales maduros se mantengan frescos muestra el poder que tiene el sistema para reducir gradientes.

No sólo el desarrollo de los ecosistemas sino toda la dirección de la evolución se encuentra moldeada por el mandato termodinámico, la "ley de la naturaleza" para reducir gradientes ambientales. En los ecosistemas, la evolución y en las economías notamos un incremento en complejidad, por ejemplo, el número total de especies dispersas sobre un gran volumen, incrementan la diferenciación de la "división del trabajo", las redes informáticas más desarrolladas y complejas así como una creciente integración funcional de los flujos de materia y energía tales como el gas, la electricidad, el agua y el drenaje en el ambiente urbano. El incremento en las habilidades de los organismos para ajustarse a escasos recursos de hoy en día es un ejemplo ulterior. A pesar de que es difícil decir por qué el universo está tan organizado, la expansión universal comprobada desde el Big Bang continúa proporcionando una "hendidura" (un lugar) dentro del cual las estrellas pueden irradiar desde su fuente: así la expansión cósmica forma un gradiente creador, la fuente de los demás gradientes. Para el futuro previsible la geometría de la expansión del Universo continúa creando posibilidades para la destrucción funcionalmente creativa de gradientes, por ejemplo, en el espacio y en los gradientes electromagnéticos de las estrellas. Una vez que alcanzamos esta organización, no obstante se muestra no tan milagrosa sino más bien como otro sistema cíclico, con una larga historia, cuya existencia se explica por su eficiencia superlativa para reducir gradientes de los sistemas no vivos menos eficientes que reemplazó.

Esta nueva termodinámica (a veces llamada homeodinámica) nos permite empezar a vislumbrar el camino que va desde la materia (colapso de gradiente) hasta la mente (percepción de gradiente) -desde la "auto" organización energética hasta la informacional. Nosotros ponemos entre comillas "auto" porque, de hecho,

los sistemas complejos son precisamente sistemas "otro" organizados, y no "auto" organizados. La tendencia a organizarse de los sistemas viene de los gradientes en su entorno inmediato, no de sus componentes internos propios. La estructura informacional de la vida, portada en el ADN, se ha convertido en autosustentable por la vía de la reproducción. Pero la memoria existe también en sistemas completamente no vivos tales como los vórtices organizados por gradientes de presión rotatorios. Éstos saltan a nuevos estados y nuevos valores que dependen de su historia. Nos parece que sin invocar ningún vitalismo, misticismo o espiritualismo, podemos reconocer en nosotros un "propósito". Este propósito es una proyección de la tendencia termodinámica a llegar al equilibrio. Los sistemas complejos, incluyendo la vida, tienden a surgir para equilibrar sus alrededores ricos en gradientes.

Para muchos cristianos, la revolución darwiniana dejó a la naturaleza sin propósito, al menos por escrito. Los darwinianos encararon a un Creador personal como la única fuente concebible de propósito y se apresuraron en llegar a un acuerdo. Pero el propósito físico es más sutil que eso. Desde el ventajoso punto de la termodinámica, el propósito tiene un aspecto físico. No es más uniforme que la memoria, la cual se manifiesta en cuerpos, genéticamente y en cerebros, neuronalmente -y aún en máquinas, magnéticamente. Y así como la memoria, el propósito —con su orientación hacia el futuro- tiene una génesis termodinámica.

La vida es termodinámica. Un remolino continuo que desciende aguas abajo de las cataratas del Niágara se denomina "remolino". Le ponemos nombres a las cosas, como especies y huracanes, que mantienen sus identidades -al menos durante un tiempo. La formación de identidades estables auxilia el proceso termodinámico de reducción de gradientes. Los miembros altamente heredables de una especie, así como otros agentes termodinámicos cíclicos y complejos, proveen de vehículos estables de degradación. Los seres cíclicos que conforman la vida sobreviven para reducir los gradientes energéticos y los materiales que los mantienen en marcha; los codician y se nutren de ellos para sobrevivir hasta poder reproducirse. Conforme la selección natural filtra a los muchos para preservar a los pocos restantes, aquellos pocos usan aún más eficientemente

la energía del ambiente para producir sus gradientes "a propósito". El punto clave es que los seres vivos y los "seres" no vivos llegan a existir para reducir de manera natural los gradientes. La esencia reproductiva de la biología es un ciclo superior cuyos antecedentes pueden inferirse de los ciclos del mundo no viviente. La replicación de nucleótidos y la reproducción celular no salieron de la nada. Nacieron de las tendencias termodinámicas inherentes a la naturaleza dentro de un Universo energético.

### INDIVIDUALIDAD RELATIVA

Podemos reconocer a los individuos con facilidad. A un grupo de individuos de la misma especie, en el mismo lugar al mismo tiempo, le llamamos población. Junto con otras formas de vida, por ejemplo las plantas y animales que nos sirven de alimento, los individuos constituyen poblaciones diferentes en un mismo tiempo y espacio formando comunidades. En ocasiones los miembros más grandes y dominantes de las comunidades pueden ser de menos de un milímetro en su mayor dimensión; de ser así, hablamos de comunidades microbianas. No existe vida en la Tierra que consista de organismos que no estén asociados en la misma población, como adolescentes encarcelados o hileras de plantas de maíz, al menos no durante mucho tiempo.

#### INDIVIDUALIDAD DESDE LA COMUNIDAD

Las comunidades son agrupaciones naturales; las podemos reconocer fácilmente en el mundo natural sin un entrenamiento formal -comunidades de dosel, comunidades

de pozas, comunidades costeras, comunidades risqueras o comunidades de bosque. Una regla general que usamos de manera inconsciente es que los individuos que parecen tener todo lo importante en común, aquellos individuos que parecen ser "lo mismo" en cuanto a los aspectos relevantes se refiere, pertenecen a la misma especie.

En el siglo XVIII, Linnaeus, los naturalistas y otros interesados en la historia natural comenzaron a nombrar y documentar especies de todo el mundo. La exploración europea de los trópicos de América, África y el sudeste de Asia conllevó al flujo de un gran torrente de publicaciones y documentación. La tarea linnaeana de documentar y nombrar propiamente todos los organismos no ha sido completada, aún ahora, el esfuerzo está encaminado a estimular las corporaciones globales a destinar parte de sus ganancias para realizar el "Inventario total de especies". Con el uso mundial de computadoras veloces, tecnologías satelitales y transferencia en tiempo real de copiosas cantidades de datos, el director de este proyecto, el naturalista Peter Warshal, ha argumentado la necesidad imperiosa de registrar la biodiversidad viviente del mundo antes que la destruyamos. La extinción de especies, como la muerte en la familia, es una pérdida irreversible.

Aún cuando el "grupo de datos de todas las especies del mundo" está lejos de completarse, algunos rasgos importantes emergen. Se estima que existen entre diez y treinta millones de especies de organismos vivos hoy en día, mientras que menos de dos millones de éstos han sido documentados en la literatura profesional. Las especies de organismos extintos, registradas en la literatura paleontológica basadas en la evidencia fósil de su existencia, son tan sólo unas 150,000. La mayoría de los científicos concuerdan en que el 99% de las especies que han vivido en la Tierra están extintas. De este punto surge la estimación de cuántas especies han llegado y se han ido desde el comienzo de la vida en la Tierra hace 4,000 millones de años y es de 200,000,000 millones. Ningún conocido nuestro puede distinguir más de unos pocos miles de especies y de hecho no conocemos a nadie que pueda reconocer tantos, ni aún con la ayuda de la bibliografía adecuada. En campo, especialmente en la exuberante diversidad tropical del nuevo mundo, la mayoría de nosotros nos encontramos desconcertados. Aún el guía consumado Mayer Rodríguez,

en la rivera Titputini del afluente del Napo del río Amazonas; es incapaz de identificar más de unas 500 especies a pesar de que nadie conoce la región mejor que él.

Todos los organismos conocidos pueden colocarse de acuerdo a los tipos celulares de su composición sin ambigüedades dentro de uno de dos grupos inclusivos. El primero, presumiblemente el más antiguo es por mucho el más diverso (desde la perspectiva de los modalidades metabólicas) y esencial para el ambiente en la superficie de la Tierra. Éste lo constituyen las bacterias, todas ellas formadas por células que carecen de núcleo (células procarióticas). Las formas de vida familiares (animales y plantas) así como los dos grupos de seres pequeños y visibles (hongos y protoctistas) pertenecen al más reciente segundo grupo. Estas formas de vida con mayor tamaño son conocidas como eucariotes, organismos con núcleo verdadero presente en las células de sus cuerpos.

Así pues, la vida en la Tierra es clasificable nítidamente en cinco grupos que nosotros consideramos como Reinos de acuerdo con la gran tradición de la taxonomía biológica. (Cuadro 3.1) Los Reinos son los taxa "superiores", lo que sólo significa que son los grupos más inclusivos. Esta tradición utiliza toda la información disponible sobre un organismo para colocarlo en un grupo que refleje lo más posible su historia evolutiva. De forma resumida, los miembros del reino bacteria están compuestos de pequeñas células individuales con cadenas de genes separadas de las proteínas denominadas cromonemas. Cuando estas estructuras genéticas son observadas en el microscopio electrónico se denominan nucleoides para distinguirlos del núcleo eucariótico. Los otros cuatro grandes reinos de la vida (los organismos nucleados cuyo ADN envuelto en proteína se encuentra empaquetado en cromosomas y rodeado por la membrana nuclear) también pueden ser resumidos. Primero tenemos los grupos formadores de embriones: las plantas, que crecen dentro de los tejidos maternos en una etapa y en otra, a partir de esporas que tienen un único grupo de cromosomas; y los animales, que crecen después de la fusión de un óvulo con un espermatozoide para formar un embrión denominado blástula. Los reinos eucarióticos menos conocidos son los hongos (mohos, levaduras y sus parientes) y los protoctistas, microorganismos indómitos y sus descendientes más grandes que dieron pie al surgimiento de

Tiempo"	lipo de vétula	Conjuntas de cromosomas	Observaciones	Ejemplos
BACTERIAS (3,500)	Procatiótica tsin micleor	Ninguno, Organización genetica cromonemal	Transferencia unidireccional de ADN, de donante a receptor	E. coli, algas verdeazules, cianobacterias, arqueobacterias
PROTOCTISTAS (2.000)	Encariótica (con núcleo envuelto en membramo	Haploide (1) y diploide (2), variable	Abundan las variaciones. Fusiones celulares y nucleares	Algas, amibas, citiados, mohos mucilaginosos
HONGOS (180)	Fucariótica (con núcleo envuelto ea membrana)	Elaploide (1)	Crecen a partir de zigo asco o basidioesporas, paredes celulares de quitina	Mohos, Jevaduras, setas
LANTAS 450)	Eucariotica (con uticloo envuelto en membrana)	Haploide (1) y diploide (2)	Embriones retenidos por la madre, paredes celulares de celulosa	Musgos, helechos, plantas con flores
ANIMALES 600)	Eucarionen (con micleo envaelto en membrana)	Diploide (2)	Embriones en blástula, sin paredes celulares	Moluscos, artrópodos, peces, mamíferos

<sup>·</sup> Trempo aproximado de aparición del registro fósil, medido en millones de años antos del presente.

Cuadro 3.1 Reinos: los mayores grupos de organismos vivientes

los hongos, animales y plantas. Estos organismos posteriores forman unos cincuenta grupos naturales, de los cuales la mayoría de la gente ha oído tan sólo de tres o cuatro. Entre ellos están las algas verdes y rojas, las algas cafés que incluyen a las gigantes algas kelp, los mohos mucilaginosos y los mohos acuáticos, los foraminíferos con sus conchas, las diatomeas cristalinas, los ciliados como los *Paramecium*, las amibas y los euglenoides.

Tenemos sólo estimados burdos para el número de especies vivas de estos reinos que pueden ser incorrectos. Los animales dominan, probablemente debido a que la gente es buena distinguiendo abejitas. Se cree que existen en total más de 10 millones y quizá hasta unos 30 millones. Se sugiere que unas 500,000 plantas, 100,000 hongos y 250,000 protoctistas acechan las aguas y bosques de este mundo. En cuanto a las bacterias se refiere, se han nombrado muchas especies

e indudablemente es posible distinguir a miles, pero el concepto de especie no aplica. A pesar de que las bacterias pueden agruparse con base en rasgos comunes, estos grupos cambian tan rápidamente que nunca se encuentran fijos y reconocibles como las especies de eucariotes. Las bacterias intercambian genes libremente. Ellas pueden simplemente reproducirse, a cualquier tiempo dado teniendo un sólo progenitor. La intervención del sexo, la formación de una nueva bacteria con genes de más de una sola fuente, es un asunto unidireccional. Los genes pasan del individuo donador al receptor... sin embargo los donadores pueden cambiar a receptores y viceversa en cuestión de minutos. Es más, el intercambio de genes es completamente opcional. Si una bacteria puede sobrevivir y crecer bajo condiciones en las que se encuentra, el sexo es un asunto innecesario. A decir verdad las bacterias están listas y deseosas de "tener sexo" con moléculas desnudas de ADN que absorben del agua en la que están bañadas en cualquier momento.

La vida se originó con las bacterias; de ahí que podamos decir que el origen de la vida fue coincidente con el origen de las bacterias. Estamos de acuerdo con el Profesor Sorin Sonea y su colega Lucien Mathieu, de la Universidad de Montreal, en que las bacterias no tienen especies (o, lo que viene a ser lo mismo, todas ellas constituyen una sola especie cosmopolita). La especiación es una propiedad exclusiva de los organismos nucleados. Comenzó con los primeros protoctistas, mucho después de que las características metabólicas bacterianas importantes presentes en las formas de vida de la Tierra evolucionaran. Por consiguiente, el origen de las especies en sí fue poco sincrónico con el origen de la vida, ocurrió mucho después en el Eon Proterozoico. La individualidad no surge exclusivamente de la diversificación y de la ramificación de la evolución, como nos han hecho creer los neodarwinistas. Surge con la misma frecuencia, si no es que más a menudo, a partir de la integración y diferenciación de seres fusionados, en un principio independientes, pero con el paso del tiempo individualizados y seleccionados como un todo. Esto, simplemente es otra forma de comenzar nuestra tesis: la especiación por (y en consecuencia de) la simbiogénesis.

La fuerza creativa de la simbiosis produjo células eucarióticas a partir de bacterias. Por consiguiente, todos los organismos de mayor tamaño –protoctistas, hongos, animales y plantas- se originaron simbiogenéticamente. Sin embargo la creación de innovaciones por simbiosis no termina con la evolución de las primeras células nucleadas. La simbiosis aún se encuentra en todos lados.

Muchos ejemplos de evolución por simbiosis nos resultan sumamente hermosos. Los Arrecifes coralinos como el Gran Arrecife de Barrera en Australia representan asociaciones entre corales modernos (escleractinios) y dinomastigotes como *Gymnodinium microadriaticum*. Los líquenes de Nueva Inglaterra, las hormigas-planta de Nueva Guinea, y aún las vacas lecheras sirven como ejemplo del poder de las fusiones vivientes. Miembros de distintas especies y en el caso de las vacas y los corales de diferentes reinos, bajo condiciones identificables de estrés formaron intrincadas comunidades que se convirtieron en individuos por asociación. Abundan detalles que sustentan el concepto de que todos los organismos visibles, plantas, animales y hongos evolucionaron por "fusión física". La fusión a nivel microscópico llevó a la integración genética y a la formación de organismos siempre más complejos. El impulso termodinámico hacia sistemas reductores de gradientes más complejos encuentra su expresión en la creación continua de formas nuevas y más intrincadas de asociación entre las formas de vida, entre ellas la simbiosis.

#### FORTALEZA EN NÚMEROS

Terry Erwin, profesor de la Universidad de Alabama quien sacude insectos de las redes sobre una canoa en el Amazonas para contarlos, nos platica que, rutinariamente, dos tercios de las especies que encuentra son nuevas para la ciencia. Si se han documentado tan sólo diez millones de especies animales en los anales de lo aprendido y si sus estimaciones son correctas deben de existir cuando menos treinta millones de especies animales vivas. Joseph Leidy, un sabio de Filadelfia del siglo XIX y miembro fundador de la Academia de Ciencias Naturales de esa ciudad, resumía así su filosofía de una buena vida: "¿cómo podría ser tediosa la vida cuando aún queda otro rizópodo por describir?" Ya sea que la midamos por los rizópodos (amibas) de Leidy, las abejas de Erwin, o las miles de

de especies de orquídeas en las montañas de Colombia, la diversidad de la vida sorprende la imaginación. La tarea lineana de clasificar todas las cosas vivas continúa sin ser terminada en el siglo XXI así como en el siglo XVIII cuando la señora de Linnaeus vendió la colección completa de su esposo a Londres para pagar sus deudas y la dote de su hija. Sus especímenes en frascos, botellas y plantas secas aún residen en el sótano de la Sociedad Lineana en Burlington House, muy cerca del ruidoso Picadilly Circus.

La meta de catalogar las especies de vida en el planeta se mantiene vigente, de hecho más actual y útil que en los tiempos de Linnaeus cuando las especies eran catalogadas y clasificadas de una manera práctica sin preocuparse por la preservación de la biodiversidad planetaria. Él nunca creyó que las formas de vida reflejaran una historia evolutiva dando por hecho que toda esa abundancia y diversidad de vida eran obra de una deidad buena y prodigiosa. Su concepto de especie era del tipo invariable y fijo, identificable por características visibles. Muchos de los nombres que le dio a sus 10,000 especies siguen en uso. Panthera leo es el nombre que el dio a los leones y Felix catus es como él llamaba a nuestros gatos. Registró a las manzanas como Malus deliciosus y a los mejillones de la costa atlántica como Mytilis edulis. El primer término siempre con la letra inicial en mayúscula, se refiere al grupo o "tipo" de vida más grande al que pertenece (personas, perros, manzanas, mejillones) -el género- y el segundo nombre, el "epíteto específico" indica la especie (amables personas, cariñosos perros, deliciosas manzanas, sabrosos mejillones). Para los hongos Lactarius deliciosus (delicioso hongo lechoso) y Penicillus chrysogenum (pequeño lápiz dorado) como no eran animales, fueron designados como plantas.

En resumen, las especies eran y son el mínimo común denominador. Desde los días de Linnaeus las especies han sido "almacenadas" en la literatura: el nombre, el lugar de colecta, la descripción publicada y su autor son públicamente depositadas en un herbario o en un museo de historia natural. Conforme se adquirió familiaridad con la vida microscópica, las especies proliferaron y las prácticas de dar nombre crecieron hasta incluir a las bacterias (como plantas, aunque nadaran) y a otros organismos unicelulares

a las plantas (si eran verdes o verdosos) y a los animales (si nadaban).

Se han escrito miles de palabras para definir especies. Aquí sugerimos una idea verificable acerca de lo que son las especies.

## ESPECIES DECONSTRUIDAS: LA ARDISIA DE MIEHE Y EL EUPLOTIDIUM DE ROSATI

La existencia y extinción de especies así como el origen de nuevas especies, son fenómenos encontrados exclusivamente en organismos nucleados. Este nuevo concepto es un simple corolario de la idea de Sonea de que las poblaciones procarióticas en la naturaleza no forman especies. Los procariotes, ya sean arqueobacterias o eubacterias, en contraste pertenecen a una sola especie cosmopolita. ¡La internet bacteriana precede la nuestra por 3,000 millones de años! Los organismos con organización celular bacteriana no son clasificables en distintas especies. A diferencia de los organismo nucleados, todos ellos productos de simbiogénesis, aparecieron por primera vez en la Tierra hace más de 1,200 millones de años. Su aparición se correlaciona completamente con la aparición de las primeras especies y géneros. ¿Por qué? En nuestra opinión se debe a que:

Un organismo (A) pertenece a la misma especie que otro organismo (B) si y sólo si A y B tienen precisamente los mismos ancestros celulares, esto es, que descienden de los mismos genomas y que las relaciones entre esos genomas son las mismas. En otras palabras, si hacemos una lista de los genomas que constituyen a A y los que constituyen a B, las listas serán las mismas si los organismos A y B son asignados a la misma especie. Las listas diferirán si pertenecen a especies diferentes.

Los zoólogos han reconocido ampliamente la validez del concepto biológico de especie de Ernst Mayr: dos organismos pertenecen a la misma especie si se reconocen entre sí, si pueden aparearse y producir descendencia fértil. Esta definición, que es apta para la mayoría de animales y muchas plantas, es una en la que coincidimos. Lo vemos como un caso especial de nuestra definición. Únicamente aquellos animales que comparten el mismo complemento de genoma pueden desarrollar géneros complementarios que pueden consentir

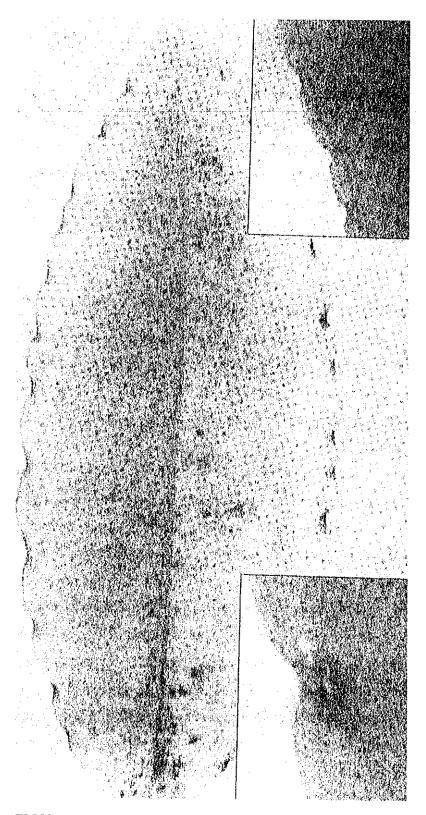


FIGURA 3.1 El margen estriado de las hojas de Ardisia debido a colonias bacterianas

apareamientos fértiles. De cualquier manera, nuestra definición, reconoce la composición heterogenómica de todos los organismos nucleados y por eso es mucho más amplia. Nuestra aproximación a la "lista de componentes de especies" reconoce la existencia de decenas de miles de especies de protoctistas, hongos, plantas y animales que no se aparean para producir descendencia.

A lo largo de este libro revisamos ejemplos de nuevas especies y taxa superiores que se originan por la adquisición e incorporación de genomas previamente independientes. Aquí están dos ejemplos de cómo uno puede analizar especies a partir de los genomas que las componen.

#### El secreto del margen de la hoja de Miehe confirmado

Nuevas especies y géneros de plantas con flores evolucionaron cuando las hojas de plantas adquirieron e integraron a sus historias de vida genomas bacterianos. En la familia de plantas con flores llamada *Myrsinaceae* hay tres géneros encontrados en Indochina, Formosa, Malaca, la península Malaya y las Filipinas. Los miembros del género más grande, *Ardisia*, tienen hojas onduladas.

El secreto de *Ardisia* se conoce desde el trabajo de Von Hohnel en 1882 y ha sido confirmado por varios investigadores de primer orden, notablemente Hugo Miehe del jardín botánico en Buitenzorg en 1910 y su sucesor Ph. DeJong del instituto botánico en Leyden en 1938. La morfología de la hoja ondulada tiene un origen bacteriano. Las treinta especies en su totalidad que constituyen el género *Ardisia*, más sus parientes *Amblyanthopsis* y *Amblyanthus*, tienen bacterias específicas habitando en sus hojas. Estas bacterias pueden aislarse y cultivarse en un medio de cultivo. Son simbiontes heterotróficos y se heredan por medio de la flor y el embrión de la planta de manera predecible. Las bacterias no son intracelulares, esto es que nunca están dentro de las células de la planta, pero se encuentran entre las células y en todos los nódulos de la hoja. Dentro de las semillas las bacterias viven entre el embrión y el endospermo, el material que encapsula el embrión. Cuando estas plantas se desproveen de sus bacterias, por ejemplo, con un tratamiento de calor que mate las bacterias pero no la planta,

Ardisia se desarrolla como un adefesio. La planta tratada resulta totalmente incapaz de florecer y por lo tanto no se reproduce, se queda enana. Sólo plantas muy jóvenes pueden recuperarse totalmente de la privación de las bacterias, la altura y la proliferación de hojas mejora si se las somete a un tratamiento con la suspensión bacteriana específica. Las bacterias muestran su propia historia de vida. Aún cuando no forman esporas son capaces de permanecer latentes por más de un año. Son móviles, presumiblemente nadan por medio de un flagelo rotatorio bacteriano típico, pero pierden su motilidad y tienen una forma hinchada ("bacteroide") cuando se encuentran en las ondulaciones maduras de las hojas llamadas "nódulos".

La más conocida del total de las treinta especies de *Ardisia* es *A. crispa*. Todas estas y cinco especies más de los géneros menos conocidos presentan de manera regular simbiontes bacterianos en las hojas. DeJong sugirió que esta asociación se originó con bacterias próximas al suelo, quizás en una sola ocasión (monofiléticamente). Argumentó que la simbiosis se mantiene debido a que las plantas se han vuelto dependientes de sustancias promotoras de crecimiento liberadas por las bacterias. Las bacterias que forman el margen ondulado de *Ardisia crispa* se encuentran tan bien integradas a la planta que sencillamente se toman como la característica que distingue a las hojas de esta especie.

Nosotros sugerimos que esta simbiosis bacteriana integrada se correlaciona tanto con la morfología de la hoja y como con el establecimiento de nuevas especies y géneros de *Ardisia*. La diferenciación a nivel de especie entre *Ardisia crispa* y los otros diferentes miembros del subgénero "Crispardisia" está correlacionada directamente con la adquisición e integración de simbiontes bacterianos relacionados pero no idénticos.

#### Ciliados defensivos, la revelación de Rosati

Tomemos otro ejemplo. En el agua que corre a lo largo de las costas del Adriático, medran los ciliados, protoctistas unicelulares, que claramente son miembros de la gran familia de ciliados llamada "heterotricos". "Hetero" =

otro, "tricoma" = pelo -el nombre proviene de las diferentes formas y tamaños de las proyecciones móviles en sus cuerpos (Figura 3.2). Tal como otros ciliados heterotricos éstos tienen "bocas" conspicuas alineadas en filas de cilios llamadas membranelas. Las membranelas de la apertura celular de la boca barren al interior el alimento microbiano. El ciliado nadador es asimétrico: el lado dorsal o posterior, está cubierto con menos agrupaciones de cilios (llamados cirros) que el lado ventral o frontal.

Se conocen seis especies en el género *Euplotidium*, lo cuales se piensa que evolucionaron de un ancestro común llamado *Euplotes*. *Euplotes* es un género de ciliados heterotricos que contiene cientos de especies bacteriovoras -que se alimentan de bacterias-cosmopolitas. *Euplotes* se conoce mucho más que *Euplotidium* sin embargo son muy parecidos en su aspecto general.

La característica distintiva de Euplotidium es una banda conspicua de proyecciones abultadas en su superficie externa. Conforme uno amplifica la visión sobre estas bandas tachonadas de abultamientos, parecen estar compuestas por bacterias alineadas. Los abultamientos, que son claramente parte del ciliado y su descripción, son bacterias vivas. Tienen sus propias y complejas historias de vida. En una primer etapa las bacterias "ectosimbióticas" o conectadas externamente se dividen en la superficie del ciliado en la forma típica de "fisión binaria". Esto es que cada bacteria (abultamiento) se divide en dos descendientes bacterianos iguales. En una segunda etapa cada bacteria se diferencia cambiando hasta formar una estructura compleja: en cada abultamiento bacteriano aparece una estructura apical con forma de domo que alberga ADN y proteína. Este complejo de ADN y proteína contiene un aparato extrusivo conspicuo que se observa fácilmente con un microscopio de alta potencia. Una estructura fuertemente enrollada con forma de cinta aparece en el fondo entre las proteínas, esta cinta rodea a un objeto central y a una red de túbulos. A pesar de que estos túbulos -largos, huecos y de veinticuatro nanómetros de diámetro- están dentro de una célula bacteriana, son sumamente parecidos a los microtúbulos típicos de los eucariotes. Ambos son sensibles a los tratamientos conocidos para impedir la polimerización de las proteínas de los microtúbulos para formar túbulos (tal como la colchicina o las bajas temperaturas) y de los anticuerpos antitubulina.

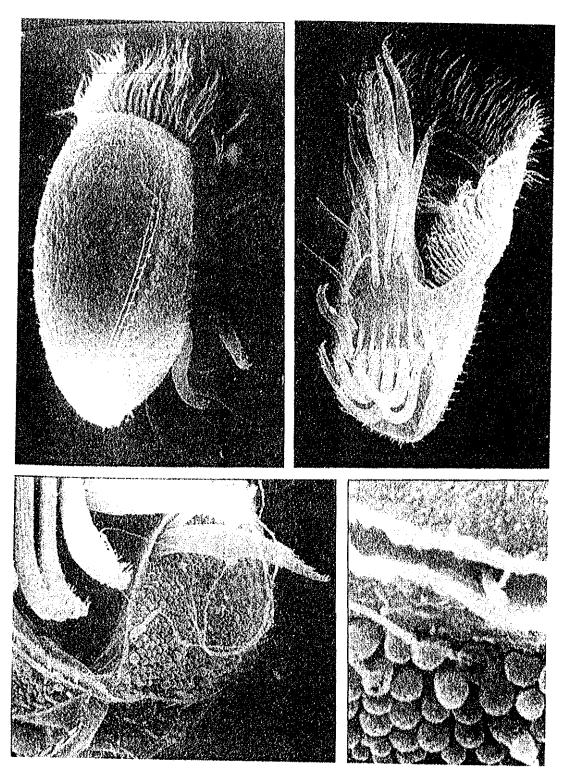


FIGURA 3.2 Las "granjas corporales" de Euplotidium son sus órganos defensivos

Sin lugar a duda los microtúbulos son las estructuras que sustentan la famosa modalidad normal de división celular eucariótica (mitosis), estos microtúbulos están omnipresentes en las células nucleadas y se toman como una señal de la identidad eucariótica. La presencia de tales estructuras en las células bacterianas es rara, casi desconocida.

La transformación de la etapa uno en etapa dos, está totalmente correlacionada con el ciclo celular del ciliado en cuya superficie están embebidas estas bacterias. El ciliado detecta señales en el agua del Adriático que lo previenen del peligro: predadores potenciales encarnados por un ciliado distinto, *Litonotus lamella*. La reacción es violenta: se disparan las cintas enrolladas en el interior de las bacterias superficiales de *Euplotidium* hacia el exterior. Las peligrosas cintas fuertemente expulsadas por cientos de bacterias sincronizadas, tiene cuarenta micrones de largo, casi del largo del ciliado mismo, mientras que la estructura enrollada de donde fueron expulsados mide alrededor de un micrón. Los dos organismos simbióticos actúan como uno: cuando el ciliado se siente amenazado por predadores u otros factores, muchas bacterias disparan sus cintas.

La asociación entre el ciliado *Euplotidium*, en las seis especies y la bacteria disparadora de cintas es constante. Todos los miembros del género poseen éstos ectosimbiontes protectores. En el laboratorio es posible privar a los ciliados de su banda bacteriana, nadan, se alimentan y reproducen por división de forma normal. Pero el predador *Litonotus lamella* siempre está al acecho de *Euplotidium*. Una vez privado de su vestimenta de bacterias ectosimbióticas disparadoras de cintas, *Euplotidium* se convierte en una presa fácil de *Litonotus*, el cual se lo come inmediatamente. Entonces, podemos decir que esas bacterias en la superficie de *Euplotidium* evitan su selección natural. Nosotros sugerimos que la adquisición de estas bacterias y su integración como organelos por un ancestro parecido a *Euplotes* dio pie a la nueva especie *Euplotidium itoi*. Debido a que las otras cinco especies de *Euplotidium* portan bacterias protectoras, parecería posible que el género *Euplotidium* surgiera de *Euplotes* por medio de la adquisición e integración genómica microbiana. Hoy en día, las bacterias disparadoras de cintas de *E. itoi* son organelos extracelulares:

el ciliado no puede vivir en la naturaleza sin las bacterias y ellas no pueden crecer en cultivo a menos que estén fijas a *Euplotidium itoi*. Las bacterias dependen del ciliado al que están fijas para poder existir. Miembros del género *Euplotidium* existen únicamente como entidades simbióticas; los dos organismos no son viables estando separados. De este modo tenemos un ejemplo claro y presumiblemente reciente del origen de las especies por medio de la herencia de genomas adquiridos.

#### COMUNIDADES Y LA LÓGICA DE LOS ECOSISTEMAS

Miembros de la misma especie que viven juntos en el mismo tiempo y en el mismo lugar pertenecen a la misma población. Todos los organismos viven en comunidades formadas por poblaciones. Todas las comunidades están formadas por más de dos especies diferentes que viven juntas en hábitats identificables. Tal organización en la naturaleza se correlaciona precisamente con factores climáticos, geográficos y otros. La Taxonomía, la ciencia de nombrar, identificar y agrupar seres vivos, tiende a ignorar las correlaciones ambientales y por eso es artificial, especialmente cuando se aplica a bacterias. Aún así, en protoctistas, hongos, plantas y animales, el nivel más fácilmente identificable y nombrable es el de género y especie. A pesar de la premisa zoológica de que los miembros de la misma especie se distinguen en el juego de apareamiento y en la descendencia fértil, las especies en la práctica se distinguen, cuentan, documentan y denominan principalmente basándose en su apariencia, en su morfología.

A pesar de que muchos tipos de bacterias distintos son reconocibles, las bacterias son por mucho, menos estables en sus características que los organismos de mayor tamaño. Las "especies" bacterianas son tan elusivas e indefinibles que el concepto de especie no aplica a ellas. Algunos llaman a los grupos bacterianos "cepas", dejando para después la discusión de los detalles. Cualquier bacteria puede pasar genes a cualquier otra. Las restricciones en el promiscuo flujo genético y así la posibilidad de especiación, comenzaron en el Eón Proterozoico inferior, hace alrededor de 2,500 millones de años, cuando la transformación de células bacterianas a consorcios y comunidades permitió la integración

y formación de barreras y finalmente la existencia de células eucarióticas tempranas. Estas células, como hemos explicado, son en sí elementos simbióticos ensamblables. Partes de la célula eucariótica tales como las mitocondrias y quizás aún los cilios y sus microtúbulos en un principio evolucionaron siendo organismos de vida libre. Así la simbiogénesis explica el origen de las especies en dos sentidos: por una parte, uniendo a las bacterias en el pasado ancestral para formar los primeros organismos capaces de especiación y, por la otra, como veremos, creando nuevas especies particulares por medio de la incorporación de cuerpos y eventualmente de genomas.

#### EL SELECTOR NATURAL

#### LA VOLUNTAD DE PODER DE NIETZSCHE: LA REPRODUCCIÓN

Todos los organismos poseen el equipo químico para la reproducción. Las bacterias se dividen de dos en dos: dos se convierten en cuatro que se convierten en ocho que se convierten en dieciséis. *Ad infinitum*. Los foraminíferos, unos protoctistas grandes, cubiertos por concha, habitantes del océano, se multiplican en centenares. Un sólo progenitor foraminífero puede generar 320 pequeños descendientes nadadores en unos pocos minutos. En los animales y plantas el juego de apareamiento es el único juego para ellos. Ya sea con o sin pareja, el motor esencial, la meta final de la vida, es reproducirse. Friedrich Nietzsche describió la incesante tendencia de la vida a encontrar su propio camino, crearse y expandirse, para ver las cosas de acuerdo con cierta interpretación poética dejada al olvido, pero tan cierta como "la voluntad de poder"

En oposición a esta fuerza creativa está la selección natural. La selección natural no genera nuevas formas, tampoco innova

ni produce. Tal como implica su nombre, solo selecciona entre lo que ya ha sido creado.

¿Y entonces qué es lo que selecciona en la selección natural? Así como muchos evolucionistas modernos se permiten vaguedades poco científicas sobre el papel de la selección natural en la evolución, también son ambiguos sobre la identidad del selector natural. Es demasiado fácil agitar los brazos y decir "el ambiente selecciona, y los más aptos sobreviven". ¿Qué significa realmente "apto"? ¿Qué partes del ambiente seleccionan? ¿Hasta dónde se extiende el ambiente? Este tipo de preguntas tienden a ser respondidas con meras generalizaciones o caso por caso de una manera más puntual. De cualquier forma existe una férrea resistencia a cualquier tipo de esfuerzo sistemático para identificar el agente o agentes de la selección natural.

La simple pero importante afirmación que se hace en éste capítulo es que el selector natural es Gaia. Gaia, la biosfera, más fácilmente entendida como toda la superficie de la Tierra con condiciones que interactúan aunadas a la biota, la materia viviente, organizada de forma natural en ecosistemas. La "biota" o la biomasa total se refiere a flora, fauna y microbiota juntas. La selección natural es uno de los medios de los que se vale Gaia, el sistema auto regulante, para mantenerse a sí misma como una entidad dinámica y estable.

#### POBLACIONES DESENFRENADAS

Las restricciones ambientales cotidianas tales como la escasez de agua, los tumultos y el hambre evitan la expansión indefinida de la que son capaces las poblaciones. Como cada población tiene requerimientos específicos de energía, carbón, nitrógeno, agua, espacio y otros, que nunca son totalmente satisfechos por el ambiente, la expansión poblacional se ve limitada inevitablemente. La selección natural, un proceso meramente sustractivo, elimina a aquellos que no logran sobrevivir hasta reproducirse, sin importar el motivo. Aquellos que permanecen, por definición sobreviven y tienden a pasar rasgos heredables a la siguiente generación. Dado que los sobrevivientes retienen los rasgos más propicios para la sobrevivencia en tiempos y lugares determinados, la vida en la Tierra retiene el recuerdo de su pasado. Los cuerpos vivientes almacenan en sus complejas memorias químicas adversidades ambientales que superaron exitosamente.

#### EL CONSEJO DE DARWIN

¿Por qué una sola termita aloja treinta especies distintas de protistas y más de 200 tipos distinguibles de bacterias? ¿Por qué, hacia el ecuador en los trópicos donde el sol sale todos los días a las seis en punto y se mete a las seis en punto, donde las condiciones físicas son tan uniformes, es que los seres vivos son tan sorprendentemente diferentes? ¿Por qué en los arrugados picos volcánicos de las Islas Galápagos desolados bajo la luz incesante, tan parecidos en tamaño, historia, condiciones físicas y geografía, es que los habitantes varían tan profundamente? "Esto siempre me ha parecido una gran dificultad" escribió Darwin casi al final de su libro *The Origin of Species*, citado por Jonathan Wiener en *The Beak of the Finch*, "que surge del arraigado error de considerar las condiciones físicas de un lugar como lo más importante para sus habitantes; mientras que desde mi perspectiva, no puede discutirse que la naturaleza de los otros habitantes, con quien cada uno tiene que competir es al menos un elemento de igual importancia y generalmente el factor de éxito más importante".

El que un ser vivo salido del cascarón, nacido o germinado crezca, viva, se divida y sobreviva o no, depende en parte, por supuesto, de las circunstancias climáticas y geográficas. Sin embargo el que el nuevo pedazo de vida se convierta en comida para otro o que sea amigo o aliado en una gran batalla, beneficiario de una sombra o de una temperatura tibia, o sufra la ira de cualquier otro ser, por otra parte, dependerá poderosamente de la amabilidad de los seres con los que comparta su entorno.

#### GAIA COMO SELECTOR NATURAL

Gaia, el viejo nombre griego del planeta Tierra se ha utilizado recientemente para nombrar la teoría del planeta viviente, que es definida en el pie de imprenta de la Figura 8.1.

El término "biota" se refiere a toda la flora (plantas), fauna (animales) y microbiota (hongos, protoctistas y bacterias), esto es equivalente a

la suma total de toda la biomasa en el planeta. La biota puede entenderse mejor como toda la materia viviente de hoy en día. La biota comienza y termina embebida en la biosfera, aquella esfera de veinte millas donde existe vida que va desde las zonas oceánicas abisales hasta el límite de la troposfera. Ahí se encuentran más de treinta millones de tipos de organismos, especies y cepas bacterianas, todos ellos provenientes de ancestros comunes. La biota interactúa. Todos producen gases, iones, metales y compuestos orgánicos. El metabolismo, crecimiento y las interacciones de estos miles de seres, especialmente en solución acuosa, dirigen más que la modulación de la temperatura, alcalinidad y composición atmosférica de la superficie terrestre.

Está claro, pues que Gaia se refiere a la suma de todos los organismos vivos, más que al organismo A arbitrariamente escogido inmerso en su medio en la superficie terrestre. La visión de la vida desde la perspectiva de Gaia incluye tanto al ambiente como a los organismos que contiene. Gaia –como un todo- es el selector del organismo A como miembro de la población de varios organismos A en la naturaleza. Gaia en general, es lo que evita que las poblaciones de organismos A alcancen su potencial. Como todas las poblaciones, desde la bacteria ántrax en un pulmón tibio, hasta las ratas de Nueva York en los sótanos abandonados, el crecimiento por medio de la reproducción que lleva a más crecimiento por medio de la reproducción de ellas seguirá y seguirá hasta que sea detenido –por la selección natural. El hecho de que Gaia selecciona de manera natural nos ayuda a comprender cómo la Tierra es un sistema vivo integrado.

# PRINCIPIOS DE INNOVACIÓN EVOLUTIVA

El desarrollo de superpoderes por medio de químicos o mutaciones mediadas por radiación, es un fenómeno encontrado principalmente en historietas. Las mutaciones se definen como diferencias entre el progenitor y la descendencia que pueden ser transferidas genéticamente a la siguiente generación de descendencia. Son espontáneas o inducidas bajo tratamiento. H. J. Muller, exponiendo moscas de la fruta a los rayos X, ayudó a descubrir la base química de la mutación. Muchos otros han aplicado con éxito agentes mutagénicos, ya sea radiación o químicos, a muchos seres vivos. Los cambios heredables están documentados pero todos aquellos que han tratado de inducir mutaciones para formar nuevas especies han fallado. Las drogas cancerígenas son mutagénicas pero nunca llevan a la producción de una nueva especie. Varios tipos de cambios de bases en el ADN y mutaciones cromosomales en ocasiones generan pequeños cambios heredables.

Sin embargo, la mutación por sí sola regularmente genera formas de vida enfermas o deficientes. Los cambios mutacionales favorables son siempre pequeños. Las nuevas mutaciones generan variaciones en miembros de la misma especie pero nunca se ha demostrado ni en laboratorio ni en campo que la acumulación de mutaciones permita cruzar la barrera de especie. Se han realizado muchos intentos por mostrar los efectos de las mutaciones en la evolución. Quizá el trabajo más notable es resumido por Bárbara Wright en bacterias. Dando condiciones altamente específicas a las mutaciones en descendientes bacterianos, éstas no suceden aleatoriamente sino que son favorecidas en ciertos ambientes (Wright, 2000).

A diferencia de la mutación, la adquisición rápida de nuevos rasgos, altamente refinados por medio de la adquisición e integración de otrora extraños confiere ventajas selectivas inmediatas a receptores protoctistas, plantas o animales. A menudo, la asociación comienza de forma predatoria: un organismo intenta ingerir y digerir al otro, que se resiste. La presa sojuzgada o la bacteria no digerida da origen a una población apresada. La herencia de poblaciones apresadas, especialmente en forma de genomas microbianos, crea nuevos linajes evolutivos que muestran estrategias genuinamente nuevas dignas de estudiarse. Por supuesto que las mutaciones al azar ocurren en ambos, predador y presa; y por supuesto que son aspectos importantes en el proceso evolutivo. Sin embargo, las mutaciones sólo afinan como delgadas navajas. En eucariotes, las mutaciones por sí solas no crean nuevas especies o variaciones positivas importantes heredables. Los genomas, por otra parte, vienen elegantemente empaquetados con largas historias de virtuosismos y trucos sintéticos heredables. Proveen sólo lo necesario para que un organismo cambie drásticamente y además se mantenga coherente y viable. Documentación de calidad en la literatura científica muestra que la movilidad, la capacidad de producir comida o la aparición de nuevos rasgos metabólicos (producción de vitaminas, extracción de nitrógeno del aire, desintoxicación del oxígeno) pueden ser en su totalidad apropiadas, así como los trabajadores habilidosos entrenados en un negocio previo, que son absorbidos por una nueva empresa.

Y de la misma forma como el matrimonio o las asociaciones corporativas no pueden ser simplemente revertidas, la evolución por adquisición genómica es un proceso irreversible.

Después de la integración de genomas pequeños a los del asociado, el genoma alguna vez externo ya no puede ser liberado a la naturaleza. Llega un punto en la relación en el que la forma otrora de vida libre ya no puede a voluntad, ser rechazada o "desadquirida". Existen ejemplos del rechazo de asociados de mucho tiempo donde la separación resulta en seres sofisticados y alterados, no hay una reversión a las formas pasadas.

Lamarck estaba equivocado al decir que los cambios conductuales en la generación parental originaban cambios heredados a la descendencia. Sin embargo nuevos rasgos sorprendentes pueden ser adquiridos durante una sola vida a través de la adopción e integración subsiguiente de genomas. En nuestro trabajo anterior Microcosmos (1997) describimos el único ejemplo de laboratorio que conocemos del surgimiento de una nueva "especie"; la infección bacteriana permanente y finalmente indispensable para amibas estudiada por Kwang Jeon de la Universidad de Tennessee. En ciertos casos, los cambios en el cuerpo y el comportamiento pueden heredarse cuando son causados por la herencia de un genoma bacteriano o viral. Un ejemplo claro lo constituyen las hojas de Abutilon pictum "Thompsonii", una variedad de planta cuyas manchas son causadas por virus se muestra en la Figura 5.1. En tales casos Lamarck no parecería estar tan errado: el rasgo en sí, no es heredado pero el genoma adquirido que determina el rasgo sí es heredado. El tallarse y rascarse son comportamientos que promueven la transmisión de microbios íntimos, tales como la espiroqueta de la sífilis o el protista (Trichomonas vaginalis) que causa escozor vaginal. El estornudar esparce organismos y virus del tracto respiratorio. Comportamientos de buscar la luz se observan en los gusanos verdes que alojan simbiontes algales, sin embargo están ausentes en sus ancestros blancos. El efecto de la adquisición de simbiontes en el comportamiento es un tema digno de estudiarse por evolucionistas serios.



#### FUENTES DE INNOVACIÓN HEREDITARIA

¿Cómo adquiere cualquier organismo genes completamente nuevos? Las bacterias predadoras tragan a sus presas. Otras bacterias que se alimentan activamente producen

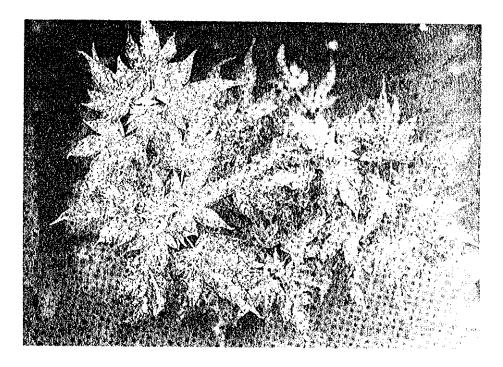


FIGURA 5.1 Variegada viral: Abutilon pictum (Malvaceae)

mucílago, polisacáridos blanquecinos que actúan como materiales adhesivos. Y aún otras bacterias son englobadas por protistas. Estos comportamientos dan pie a la adquisición, fijación y en ocasiones fusión. Las simbiosis más recientes, como las bacterias que se alimentan entre células (*Aeromonas hydrophila*) o los ciliados que navegan en superficies húmedas en busca de bacterias y otros nutrientes filtrados en *Hydra viridis*, nos ayudan a entender cómo iniciaron las asociaciones profundas y perdurables. Un cierto protista que nada en el interior de los intestinos de las termitas se denomina *Streblomastix strix*. Todos los *Streblomastix* están cubiertos de pelos sensoriales, que sensitivamente reconocen el acetato que ingieren para alimentarse. Los pelos sensoriales resultaron ser bacterias colgantes. Después de ser removidas con antibióticos, los *Streblomastix* ya no eran atraídos al acetato del que se alimentan. En el sentido evolutivo los protistas fueron menos propensos a sobrevivir si sus órganos bacterianos sensoriales adquiridos y heredados se les removieron.

Los plástidos verdes rodeados de membrana de las algas fueron alguna vez bacterias correosas y resistentes que les sirvieron de alimento. Las termitas caníbales retienen en sus intestinos a los simbiontes de sus compañeras. Los nematocistos son dardos

venenosos construidos con partes celulares. Las babosas marinas los toman de los celenterados de los que se alimentan para después desactivarlos para volverlos a usar contra sus enemigos. Estos ejemplos no solamente nos muestran como los simbiontes integrados tienden a seguir adquiriendo más simbiontes; sino que también nos muestran como la historia simbiótica es el destino evolutivo.

Debido a que la selección natural no es más que sobrevivencia diferencial, perpetúa pero no crea. ¿Entonces qué genera la innovación evolutiva? Cada vez es más larga la lista de fuentes del cambio hereditario -en el sentido amplio las mutaciones- donde la adquisición e integración de genomas es sólo un apartado. La innovación aparece y se acumula en cambios de bases de ADN individuales, ya sea al azar o no. Las mutaciones al azar del ADN se pueden inferir fácilmente estudiando directamente las secuencias de aminoácidos en las proteínas. Esto se debe a que las secuencias de aminoácidos (en la proteína) son codificadas por la secuencia de bases (en los genes). El copiado perfecto no es algo de esperarse en un universo gobernado por la segunda ley de la termodinámica. Los organismos también adquieren nuevos rasgos hereditarios por medio de la acumulación de virus, plásmidos u otras partes pequeñas de ADN. La adquisición de largos pedazos de ADN, varios genes a la vez, se da por apareamiento bacteriano y por apareamiento legítimamente sexual con parientes distantes, eso es hibridación. Los medios para construir variedad por la adquisición no genómica, ésto es adquiriendo genes de uno en uno, son desproporcionadamente importantes en las bacterias. Estos medios tomados como un todo constituyen un fuerte argumento para la solución del dilema de Darwin. Ahora la ciencia conoce las fuentes principales de innovación evolutiva. Ahora la tarea será rescatar este conocimiento de los empolvados tomos esotéricos y difundirlo.

¿Cómo se adquiere el material genético? ¿Qué tanto material genético puede ser adquirido, un gen a la vez, algunos genes o los que se deseen adquirir? La nueva tecnología para la secuenciación de ADN nos permite responder a estas preguntas directamente.

El mínimo cambio genético heredable es el cambio en un par de bases de ADN –de A-T a G-C (o de G-C a A-T). El máximo cambio genético heredable es la adquisición de un grupo completo de genes para regular un organismo (el genoma) junto con el resto del organismo

# Procariotas Cromonemal Cambios en uno o unos pocos pares de bases del ADN (mutaciones puntuales) Duplicación de genes; adquisición de plásmidos, virus, priones, o genomas víricos completos (figura 5.1) Recombinación de genes y partes de genes Pérdida de uno o unos pocos pares de bases del ADN: pérdida de genes (deleción) Eucariotas Cromosomal Poliploidización (incluyendo aneuploidia) Translocación de cromosomas (recombinación meiótica y mitótica) Fisión cariotípica (= reproducción del cinetocoro) en células precursoras

Adquisición e integración de genomas simbiontes completos

Cuadro 5.1- Fuentes de Innovación Evolutiva

de gametos (ver capítulo 12)

Pérdida de simbiontes

Genómica

en estado saludable para que el genoma tenga algo que regular. Entre ambos puntos existen muchas otras formas en las que los organismos ganan y retienen innovación heredable. Cuando se anunció la secuenciación completa del genoma humano al comienzo de este milenio, muchos se sorprendieron de saber que 250 genes de los más de 30,000 genes humanos en nuestro cuerpo vienen directamente de las bacterias. Esos genes, largas secuencias de ADN que codifican para proteínas, tienen un origen bacteriano reconocible, de la misma forma en que una pluma es reconocible de un ave y no, de la boca de un tiburón.

Nadie sabe como fue que las bacterias pasaron genes a la gente, pero una buena idea es a través de virus. Las bacterias poseen una habilidad notable para albergar virus y moverlos a nuevas localidades, como otras bacterias.

El genoma de la levadura común *Saccharomyces cerevisiae* se ha secuenciado en su totalidad, y les dio a los científicos una buena sorpresa. Escogieron *S. cerevisiae* —un hongo unicelular- como representante del reino de los hongos (reino Fungi) para secuenciar debido a que la vida de esta

pequeña célula versátil está vinculada a la nuestra de muchas formas. Esta levadura hace crecer la masa y por este motivo la gran mayoría de los alimentos horneados, ya sean panes o pasteles, dependen de ella. Fermenta la cerveza y por esto, toda la cerveza con alcohol depende de condiciones felices para el crecimiento del *Saccharomyces cerevisiae*. Abunda en el yogurt y en otros productos lácteos. Crece bien y rápido bajo condiciones de laboratorio y ha sido el objeto de estudio favorito en la investigación del sexo en hongos, virus fúngicos, comportamiento cromosomal, crecimiento y sobrevivencia como también de la formación de esporas. Cada célula de levadura *Saccaromyces cerevisiae*, como es bien sabido, es "haploide", lo que significa que tiene una sola copia de sus diez cromosomas (nosotros los animales somos diploides, lo que significa que cada uno de nosotros tenemos dos copias de cada uno de nuestros veintitrés cromosomas; un paquete proviene de nuestro padre y el otro de nuestra madre). Lo que sorprendió a todos fue que la levadura haploide tenía dos copias de casi todos los genes.

La historia de la levadura adiciona otro ítem a nuestra colección de formas para ganar nuevos materiales genéticos: la duplicación. Cada organismo que ha sido estudiado tiene algún grado de duplicaciones genéticas detectables: una parte de un gen viejo, un gen completo, un grupo de pocos genes, todo un cromosoma o, como en la levadura, casi todos los genes en el pequeño cuerpo celular. Así como sobretiros de manuscritos o instructivos permiten diferir a los originales de las copias, paquetes extras de genes han probado ser muy útiles a las levaduras y otros organismos para evolucionar a mayores tamaños y mayor complejidad.

Página en blanco

# EL MICROBIO EN LA EVOLUCIÓN

Página en blanco

### **ESPECIES Y CÉLULAS**

Darwin afirmó y de esa forma nos enseñaron, que la evolución procede en pasos graduales. Casi imperceptibles. "Los bordes entre especies son tan fluidos y adaptables, tan sensibles a los cambios en la presión como el oleaje en alta mar", escribió Jonathan Wiener en *The Beak of the Finch*. "Y los vientos pueden cortar las olas, de la manera en que cortan a la montaña o envían una nueva montaña o un nuevo archipiélago sobre el resto.... Un detalle puede hacer la diferencia. Aún cuando un detalle que no sea significativo para la adaptación puede hacer toda la diferencia del mundo. En otras palabras, el origen de las especies puede residir en el tipo de pequeñas decisiones subjetivas y revisiones que en nuestra especie caen bajo el título de lo romántico".

Wiener, reflexionando sobre el consenso presente entre los evolucionistas de hoy en día, intentó resumir el problema que Darwin mismo encaró con ambivalencia y confusión; la relación entre selección sexual y selección natural. Los ejemplos de Wiener son dos picos humanos: el primero, la nariz fatalmente atractiva (por supuesto fija a la cara y cuerpo) de Cleopatra, que movió a hombres como Julio César y Marco Antonio hacia acciones

que finalmente cambiaron la estructura poblacional de la gente del Mar Mediterráneo. El segundo, fue la nariz del mismo Charles Darwin, que juzgada por Robert FritzRoy, oficial mayor ejecutivo del *Beagle*, era la de un hombre flojo. Si el Capitán FitzRoy se hubiera abstenido de contratar al joven naturalista como su compañero en el viaje del *Beagle* en la costa sudamericana, el resto de nosotros no estaríamos ponderando *The Origin of Species*. (Quizás en su lugar estaríamos discutiendo el trabajo seminal de Alfred Russel Wallace o T. H. Huxley). Incluso la fantasía erótica de un marino inglés encantado por los pechos pendulantes y el disperso bello púbico lacio de las habitantes de la Isla Salomón podría haber tenido repercusiones evolutivas, si su atracción conllevara a una nueva subespecie de habitantes de esta isla. Así mismo sí un huracán brutal, dejara vivos a sólo dos adolescentes de piel negra y nariz achatada para repoblar los conos volcánicos que esos Polinesios bronceados llaman hogar. La selección sexual y la selección natural son variaciones del mismo tema: sólo una diminuta fracción de los muchos organismos variantes sobrevive para propagar su tipo.

El obstáculo, la dificultad, la causa de la búsqueda del alma y la verborrea excesiva, es el acierto de Darwin y sus seguidores o aceptación tácita o "afirmación" de libro de texto, de que este tipo de selección lleva a nuevas especies. La mano pesada de la selección puede y cambia dramáticamente la proporción de gallinas ponedoras, jitomates saladet o cherry o, pinzones terrestres de pico largo. Sin embargo, nadie ha mostrado que este proceso haga más que cambiar las frecuencias genéticas en las poblaciones. La variación intraespecífica nunca ha dado pie por sí sola a nuevas especies.

Como estudiante en los años sesenta Niles Eldredge, quien posteriormente se convirtiera en el curador de zoología de invertebrados en el Museo Americano de Historia Natural en la ciudad de Nueva York, buscó evidencia directa de especiación en el registro fósil. Estudió colecciones formidablemente preservadas de trilobites del Cámbrico buscando transiciones graduales de una especie a sus especies descendientes. Peinó los sedimentos en secuencias estratigráficas, en Marruecos y la zona norte de Nueva York. Encontró cierta variación en el tamaño y la forma del caparazón de cama a cama, pero nunca una tendencia clara que indicara una transición gradual de una

especie a otra. Más bien, parecería que la misma especie se mantenía con variaciones aleatorias mínimas durante 800,000 años. Posteriormente surgiría abruptamente otra especie para cubrir a la anterior durante 1.3 millones de años. La búsqueda de formas intermedias y el cambio evolutivo gradual entre dos especies siempre resultó ser fútil. Las rocas sedimentarias donde se encuentra embebido el registro fósil no mienten ni defraudan. El registro estuvo puntuado y las diferencias entre especies de animales atrapados en él fueron claras y distinguibles. Las variaciones pequeñas entre especies indicadoras de frecuencias genéticas cambiantes oscilaban hacia arriba y abajo sin dirección aparente (esto fue el "equilibrio" en el "equilibrio puntuado"). La aparición de nuevas especies y géneros, así como la pérdida de las anteriores por extinción siempre sucedió de manera discontinua. (Ésto es la "puntuación").

Las conclusiones de Eldredge, reestablecidas posteriormente por Richard Fortey y sus colegas, se vieron reflejadas en los caracoles de las Bahamas (a través de la "teoría del equilibrio puntuado" en documentos científicos, en coautoría con Stephen Jay Gould). Se observó un registro fósil discontínuo en restos de almejas y dinosaurios y, en la reconstrucción histórica de placas óseas de peces extintos que aterrorizaban a otros seres marinos en los mares Devónicos. Cualquiera que haya contemplado las dificultades del éxito reproductivo entre una dachshund y un pastor alemán ha notado la variación entre especies. Sin embargo, nadie que haya estudiado cuidadosamente sus organismos en la naturaleza ha detectado cambio gradual de una especie a otra, ya sea en poblaciones vivas o en restos fósiles. Todas las veces que los investigadores se han acercado a los límites, los espacios genuinos —entre rábanos y coles, burros y caballos, babuinos y changos- estos límites han permanecido. Al menos en animales fáciles de reconocer los límites no desaparecieron.

#### LAS BACTERIAS DENTRO DE UNA MISMA ESPECIE

Las bacterias no forman especies; sus diferentes tipos son fluidos y velozmente cambiantes. Comparado con plantas, animales y hongos, el repertorio metabólico bacteriano es muy amplio. El metabolismo en sus descendientes es restringido, sin embargo resulta más variado que el metabolismo de plantas, animales y hongos. Mucho antes de la aparición de la vida en forma de hongos, animales o plantas; la elección, desarrollo, tipo de apareamiento, inmunidad, formación de minerales, movimiento, fotosíntesis, predación, muerte celular programada, sexualidad y otros atributos "superiores" de la vida ya estaban exquisitamente refinados en el mundo bacteriano. Apenas hemos comenzado a apreciar las dimensiones que tiene el asombroso repertorio metabólico y la diversidad morfológica de este reino. (Hemos llegado incluso a argumentar que en las bacterias o sus hermanos protoctistas se originó algo así como la libertad de elección –motivo por el cual Christian de Duve, el biólogo celular y laureado Nobel, nos acusó, en páginas de la revista *Nature*, de "biomisticismo").

Una prodigiosa literatura técnica muestra que las bacterias son depósitos de diversidad evolutiva. El reino animal en su totalidad emplea esencialmente un tipo de metabolismo: el uso del oxígeno para respirar moléculas orgánicas alimenticias. Ésto se denomina heterotrofía. Las plantas emplean dos tipos: la heterotrofía vía oxígeno de la misma forma que los animales y la fijación de dióxido de carbono, la fotosíntesis productora de oxígeno por el uso de radiación solar. Ésto se denomina fotoautotrofía. Las bacterias, además de la heterotrofía y la fotoautotrofía, tienen cuando menos veinte tipos metabólicos que no poseen (excepto por la vía de adquisición simbiótica) los animales o las plantas. Algunas bacterias respiran azufre o arsénico en lugar de oxígeno. Otras brillan en la oscuridad produciendo"luz fría" -las reacciones luminiscentes luciferina-luciferasa. Algunas bacterias prosperan en comunidades mal olientes donde los nadadores transforman los iones metálicos presentes en las aguas en precipitados metálicos tales como manganeso y óxidos de hierro e incluso oro. Ciertas bacterias azulosas o verdes fotosintetizan y expelen oxígeno en presencia de luz mientras que en la oscuridad respiran oxígeno de la misma manera que animales y hongos. Otras, de diferentes tipos, usan la luz solar para fotosintetizar en formas que evitan la liberación o respiración del oxígeno. Aún hay otras bacterias diferentes, llamadas metanógenas, que transforman el CO2 y el hidrógeno en

en el gas de los pantanos (biogás). En ausencia total de oxígeno gaseoso y alimento, producen metano (CH4), precisamente el mismo gas que quemamos en las estufas de "gas natural". El metano fluye dentro de hendiduras donde aún otro tipo oscuro de bacterias, las "metilótrofas" lo queman. Las metilótrofas respiran metano y derivando así la energía necesaria para prosperar y crecer. Y todavía otras bacterias crecen en las zonas marinas abismales gracias a reacciones miniaturizadas basadas en luz que los científicos más ingeniosos aún no han podido imitar ni explicar.

Para lograr la comprensión de los procesos productivos internos de la evolución se requiere entender el rango total de las posibilidades de la vida. En la flexibilidad, virtuosidades cosmopolitas y estrategias sofisticadas de las bacterias podemos comenzar a apreciar la complejidad evolutiva en su toda su magnificencia. La mayoría de las bacterias desdeñan la compañía humana. Ellas se reprodujeron, exploraron, conquistaron, intercambiaron genes, consintieron formas bizarras en sus encuentros sexuales y erosionaron rocas mucho tiempo antes de que cualquier animal anduviera en la Tierra. Por mucho, más bacterias orbitaron y aterrizaron en la Luna, antes que cualquier hombre. El que las bacterias dupliquen, transfirieran, digirieran y de otras maneras, pierdan y ganen genes es un aspecto esencial de la saga evolutiva. La velocidad, volumen y antigüedad del intercambio de genes forman el sustento de la evolución de toda la vida restante en la Tierra. La humanidad es una altivez biosférica, un experimento no probado que puede desaparecer al consumirse a sí mismo. La célula nucleada fue la consecuencia más espectacular de las maquinaciones bacterianas. Eso, a diferencia de la humanidad, está probado por el tiempo.

### INCORPORACIONES: DONDE COMIENZA LA ESPECIACIÓN

Las bacterias comenzaron el proceso de especiación formando equipos que se integraron hasta formar las primeras células nucleadas. Algunas de estas nuevas células, se transformaron en descendientes protistas; que a su vez evolucionaron nuevos grupos de capacidades dejando de así los dominios bacterianos. La especiación tal como un proceso comenzó en este punto, dentro del mundo Proterozoico inferior, hace unos 2,000 millones de años.

Los protoctistas extendieron el mundo bacteriano. Evolucionaron la alimentación y las estrategias sociales de la misma forma que los animales formadores de embriones que los sucedieron. Dentro del mundo protoctista, los primeros ingenieros y diseñadores crearon estructuras parecidas a delicadas cajas de sílice o plataformas de caza formadas por carbonato de calcio. Otros inventaron la agricultura. Los foraminíferos unicelulares, representando unas 60,000 especies distintivas y con células relativamente grandes, cultivaron y atraparon algas que posteriormente expulsaban a lo largo de tractos fisiológicos y guardaban dentro de compartimentos en sus conchas. Las algas amaestradas toman la luz solar y manufacturan el alimento para sus alrededores durante las horas iluminadas. Después, en la noche se abrigan dentro de las conchas foraminíferas y el alga respira el oxígeno que produjo durante el día. Algunos parientes empeluzados de estos foraminíferos cultivadores producen nuevas conchas de una mezcla multicolor. Estos "aglutinadores" emplastan diminutas piedras en sus cuerpos. Y aun otros foraminíferos empaquetan minerales para construir torres de vigía las cuales escalan hasta la cima para cazar, apresando animales como rotíferos y crustáceos mucho más grandes que ellos mismos. Los protoctistas incluyen organismos acuáticos "ambiguos" que ni son plantas ni son animales, tales como los kelps, fotosintetizadores de nuestros días. El registro fósil para foraminíferos y diatomeas es vasto aún comparado con los animales marinos con conchas tales como los trilobites y los bivalvos. Sin embargo, las descripciones de protoctistas son escasas debido a la pequeña cantidad de paleontólogos y protistólogos capaces de describirlos. Podríamos aprender de sus tecnologías en miniatura e increíbles rangos de asociaciones simbióticas -si quisiéramos.

#### ECUACIONES CELULARES Y DEFINICIONES DE ESPECIES

Hace unos 450 millones de años, las bacterias, protoctistas y animales fueron unidos por hongos y plantas. Mientras que las plantas pertenecen a nuestro mundo de lo fácilmente visible, la mayoría de los hongos, como levaduras y mohos, encajan en la descripción de microbios. Los hongos así como ciertos mohos grandes y complejos son fácilmente reconocibles al ojo desnudo pero aún ellos,

como los demás microbios, se observan y entienden mejor con ayuda de microscopios. La mayoría de los hongos se ven como diminutas manchas de suciedad blanquecinas en una imagen sin amplificar. Los micólogos profesionales y amateurs de ocasión, cuyos números disminuyen anualmente, son prácticamente las únicas personas que distinguen una especie de otra. Algunos hongos envuelven sus cuerpos filamentosos y se convierten en trampas activadas para los gusanos nemátodos, a los que exprimen hasta la muerte de la misma forma en que la pitón estrangula roedores. Otros disfrutan de bizarras vidas sexuales. No sólo entre machos y hembras, si no miles de géneros, por ejemplo, *Schizophyllum commune* y otras especies boscosas de hongos.

Los microbios en breve (bacterias procariotas, protoctistas eucariotes y hongos), evolucionaron para actuar de formas que se extienden más allá de las prácticas y de los estilos de vida relativamente uniformes de animales y plantas. Para comprender las maquinaciones del proceso evolutivo en animales y plantas, debemos también adquirir una conciencia del microcosmos y de los talentos, impulsos, exudados, géneros y peculiaridades reproductivas de sus habitantes. Los microbios tienen genomas completos particularmente capaces. Ellos y no los genes egoístas o mamíferos machos combativos, son los motores del cambio evolutivo.

Los sistemas genómicos integrados de los principales tipos de vida se muestran a manera de ecuación taquigráfica en el Cuadro 6.1.

# Origenes de los grupos desde Face 2.000 a 600 millones de anos (EON PROTEROZOICO)

### «Hipersexo»<sup>3</sup> o la construcción de la célula única mitótica, aunque meióticamente asexual<sup>1,2</sup>

	Componentes	Náwero minimo de genomas componentes	
Termoplasma - Arqueobacteria)	+ <i>Spirochaeta</i> (oubacteria)	= arqueoprofista (2) (con cariomastigonte)	Character Contraction of the Con
Arqueoprotistas emetriota anntocóndrico)	+ Paracoccus o (proteobactoria);	= protozoario (3) (cucanota aeróbico)	Proposition
« <i>protozoario</i> » - eucariota aeróbico)	o + Bdellovibrio (protobacteria 6)  + Synechococcus (cianobacteria)	= alga (4)  reneariota fotosintético)	Pag.
« protozoario »	+ «BLO» (Burkolderia)	= hongo (4) (asco , zigo o basidiomicete)	#2011 1 #2 1 11 p gaing
alga	+ micosoma <sup>4</sup> (levadura)	= planta (8) (briofita o traqueofita)	cmbriones
« protozoario. »	<ul> <li>+ (oubacteria precipitadora de carbonatos u otra)</li> </ul>	= animal (4) (parazoreo, mesozofeo o metazoreo)	ermadores do embrione

Sevo: Formación de individuos nuevos con genes procedentes de mas de una fueme.

3 Hipersexo: Pusión permanente de organismos diferentes («denominados de forma distinta») para formar un nuevo taxón superior, por ejemplo, adquisición de mitocondrías por encariotas amieróbicos para formar protistas aeróbicos o la adquisición de bacterias oxidantes del azutre en el origen de los gusanos tubulares de las profundidades oceánicas (Ritira paciaxula).

3. Trabajos de Atsatt como fuente ónica de información. (Universidad de California, Irvines

<sup>2.</sup> Sexo meiótico: Fusión rutinaria de enerpos, cólulas y núcleos (duplicación), segunda de reducción rutinaria (división) por meiosis. Característico de los hongos, las plantas, los animales y numerosos protoctistas.

# HISTORIA DE LO HEREDABLE

El genoma, la suma de todos los genes en un individuo, no existe aislado en la naturaleza. Siempre están profundamente embebidos dentro de las células. El genoma secuenciado de una bacteria realmente pequeña tiene alrededor de 500 genes, mientras que, los genomas de plantas y animales pueden ser cien veces más grandes -50,000 genes aproximadamente. Para que dos tipos diferentes de genomas se consoliden y formen uno nuevo, los organismos deben tener una razón para unirse. Las razones varían. El organismo A le puede resultar delicioso a B y posteriormente intentar tragarlo. Alternativamente, el organismo A puede requerir la forma química de nitrógeno excretado en los desechos de B. En un principio el organismo A simplemente puede relajarse, bajo la sombra proporcionada por B –o B puede secuestrar el rocío alcalino que exuda de los poros de A al amanecer. Éstos son asuntos ecológicos con muchas sutilezas, pero son la base de la transferencia y consolidación eventual de genomas microbianos a formas de vida mayores. ¿Cómo se ha transferido la creatividad del microbio a plantas, animales, así como

otras formas mayores de vida? ¿Qué tan a menudo la creatividad microbiana ha sido adquirida por formas de vida mayores? Muchas veces y de muchas maneras. El maldecido eslogan lamarquiano de "la herencia de los caracteres adquiridos" no necesita abandonarse, solo refinarse cuidadosamente.

Bajo estrés, diferentes tipos de individuos de orígenes y habilidades muy diferentes a menudo se asocian físicamente. Bajo estrés constante y predecible, a menudo cíclico y estacional, estos conocidos se vuelven íntimos y se extienden más allá de un encuentro ocasional. Para ser significativos al proceso evolutivo, los que eran en un principio desconocidos deben interactuar con la suficiente frecuencia para formar una relación estable, peculiar y finalmente permanente o al menos con profundos encuentros estacionales. Dicho en pocas palabras, en casos de importancia para la evolución, las relaciones llevan a asociaciones que llevan a simbiosis que llevan a nuevos tipos de individuos formados por simbiogénesis. La asociación puede disolverse en cualquier momento, los asociados pueden transformarse, destruirse o perder los simbiontes. Los resultados que involucran a organismos vivos muy distintos no son totalmente predecibles; y términos como "costo" y "beneficio" resultan poco útiles. Las asociaciones pueden estrecharse tanto que literalmente ocurre la incorporación. De asociaciones casuales e intercambio metabólico inevitable (donde los productos de desecho de un ser, en un sistema termodinámico abierto, se convierten en alimento, protección o lubricante para otro) crecen nuevos cuerpos incorporados mutuamente. Los otrora independientes pueden reconocerse como componentes de consolidaciones corpóreas que no han perdido todos los vestigios de su previo estado independiente. Los cloroplastos verdes de las hojas aún se dividen. Los márgenes batientes de las espiroquetas en Mixotricha aún nadan -pero no para huir. Después de largos períodos de vida complementaria, asociación íntima o dependencia metabólica, los compañeros extraños a menudo fusionan sus sistemas genéticos. Éste es el último paso en la adquisición de genomas, la clave de la "herencia de genomas adquiridos". Los compañeros otrora separables y denominados de distinta manera se convierten en una nueva entidad, un nuevo individuo en un nivel superior de tamaño y complejidad. Muchas de tales fusiones han sido documentadas en la totalidad de los cinco reinos de la vida.

Las asociaciones más interesantes para nosotros son aquellas que espolearon de manera discontinua y conspicua las inmensas innovaciones evolutivas que dejaron evidencia clara de sus historias en el registro fósil. Tales ejemplos sobresalientes incluyen a los animales coralinos de los arrecifes y sus algas; almejas fotosintéticas; enormes gusanos tubícolas de dos metros de largo oxidadores de sulfuro en las zonas abisales; termitas urbanizadas; y vacas comedoras de pasto.

Las plantas variegadas nos resultan atractivas. Colores salpicados, manchados, rallados o con patrones en las hojas, frutas, flores o tallos atraen a nuestros ojos. Las razones por las que las plantas presentan patrones variegados son varias y ciertamente una de ellas es la infección viral. Los virus, en principio, son demasiado pequeños para funcionar por sí mismos hasta que sus genomas entran a células de plantas, animales, protoctistas, bacterias u hongos y adoptan el metabolismo de su hospedero. Las manchas amorfas en plantas pueden convertirse en una decoración adorable por medio de la introducción de virus específicos al injertarles ramas o tallos infectados. Los virus, en el caso de los tulipanes híbridos o en ciertas especies de *Abutilon (Abutilon pictum)* causan líneas o el hermoso color amarillo brillante y parches color crema. Los virus de ninguna forma enferman a las plantas, la gente selecciona y propaga estas plantas por sus virtudes estéticas. Aquí tenemos otro caso de adquisición genómica como fuente de variación heredable –causada por los virus dentro de especies y mantenidos dentro de la población por los jardineros (Marcotrigiano, 1999, Fig. 5).

## CONOCE A LOS ESCARABAJOS: EL GORGOJO DE HEDDI

El gorgojo, terror del hombre neolítico desde que su huerto de granos comenzó a expandirse, sigue con nosotros hoy en día. Este diminuto escarabajo, del que hay varios tipos, depende totalmente de Gramineae o Poaceae (pertenecientes a la familia de los pastos). Las anteriores, son las semillas responsables de la expansión global de nuestra especie: trigo, arroz, maíz, cebada y avena. El más estudiado de estos insectos es *Sitophilus oryzae*, llamado el gorgojo del trigo que es capaz de destruir fácilmente otros tipos de granos almacenados. Completa toda su historia de vida

dentro de un grano de arroz o de trigo. Algunos sienten que estos gorgojos evolucionaron con nosotros. Aparentemente debido a que descartan los genes que ya no necesitan conforme les proveemos de los productos genéticos que ya no tienen que producir por ellos mismos.

Durante setenta años la presencia de tejidos bacterianos en estos gorgojos (previamente denominado micetoma debido la creencia de que eran hongos) ha estado bajo investigación. Un órgano larval especializado denominado bacterioma ubicado en el ápice del ovario de las hembras está repleto de bacteriocitos. Estas células hinchadas albergan enterobacterias que comparten el 95% de parecido con la bacteria común del colon, E. coli. Se han encontrado sólo en tres lugares del insecto -en el bacterioma larval en ambos machos y hembras, en el bacterioma en el ápice ovárico de las hembras, y en los huevos (las células germinales femeninas) -esta bacteria, así como nuestras mitocondrias, es de herencia materna. Esto implica que gorgojos machos y hembras, ambos infantiles, heredan las células de sus madres que formarán el bacterioma. El esperma no realiza ninguna contribución. ¿Qué proveen las bacterias? Al menos una parte de la respuesta, arrancada de la naturaleza por medio del afanoso trabajo de varios investigadores, es: vitaminas B. El genoma bacteriano está repleto de genes que codifican para estos suplementos nutricionales cruciales, que incluyen riboflavina, ácido pantoténico y biotina. Cuando las bacterias son eliminadas de los tejidos por medio de antibióticos u otros tratamientos, el rango de crecimiento de los gorgojos disminuye notablemente. Los gorgojos privados de bacterias maduran después que aquellos repletos de simbiontes. Más importante aún, debido a que su provisión de energía mitocondrial se encuentra disminuida, es que los gorgojos que carecen de sus bacterias normales son incapaces de volar -una metáfora adecuada sobre la importancia de la simbiogénesis en la naturaleza.

Expertos en gorgojos como Abdelazziz Heddi y su mentor, el Profesor Paul Nardon, del Instituto Nacional de Ciencias Aplicadas en Lyon, Francia, denominan a la bacteria altamente integrada como EPSO (Endosimbionte Primario de *Sitophilus oryzae*). Desde China a Guadalupe a su propio jardín en Lyon, hasta Italia donde Humberto Pierantoni (1876-1959) lo descubrió por primera vez, todas las cepas de gorgojos de *S. oryzae* albergan la

misma población inmensa de esta bacteria siguiendo el mismo patrón. Quizás la adquisición e integración de la bacteria simbiótica al metabolismo del gorgojo coincidió con el origen de la especie *oryzae*.

La trama se ensancha: Heddi y sus colegas a finales de los años noventa encontraron un tipo de bacterias diferentes asociadas en gorgojos. De unas dos docenas de cepas alrededor del mundo, representando tres especies de Sitophilus (oryzae, granarius y zeamais), el 57% albergó un tipo de bacterias adicional en sus tejidos. A diferencia de EPSO, cuando los gorgojos fueron "curados" (con antibióticos) del segundo tipo de bacterias, no se observaron efectos en la fisiología, nutrición de nitrógeno o vuelo de los escarabajos. Más bien el nuevo tipo de bacterias, que se asemeja a la cepa Wolbachia, fue mucho menos regular en sus hábitos. Este nuevo simbionte bacteriano se presenta en cantidades variables sobre todo el cuerpo del insecto, con una excepción notable: se encuentra exuberantemente en los tejidos germinales (sexuales), especialmente donde puede interactuar con el núcleo espermático en desarrollo. Algunos investigadores sospechan que el nuevo tipo de bacterias se adhiere a las peculiares proteínas que unen la cromatina en el tejido productor de esperma. Cualquiera que sean los detalles de esta acción, este tipo de bacterias impacta la fertilidad de estos prolíficos comedores de granos. Cuando los machos que portaban las bacterias similares a Wolbachia en sus tejidos espermáticos fueron cruzados con hembras que carecieron de estas, en cualquier tejido, la fertilidad disminuyó dramáticamente. La cruza recíproca, hembras repletas de estas bacterias en muchos tejidos con machos que carecieran de ellas, resultó también en fertilidad reducida pero en un menor grado. El número de progenie fue el máximo -para la gran ventaja de las bacterias oportunistas- cuando los simbiontes bacterianos similares a Wolbachia estaban presentes en ambos géneros del par cruzado. El efecto de la simbiosis es promover así el aislamiento reproductivo. Las cruzas de gorgojos no infectados son por supuesto fértiles, las cruzas de ambos consortes infectados también son fértiles, sin embargo las cruzas mezcladas son menos fértiles. El aislamiento reproductivo es, por supuesto, uno de los elementos claves de la especiación.

El concepto de que el aislamiento reproductivo y de ahí la especiación incipiente, podría ser inducido por la presencia de simbiontes microbianos no es algo nuevo para la literatura biológica. La teoría fue articulada concisamente por

Theodore Dobzhansky y sus colegas, quienes estudiaron poblaciones de *Drosophila* en cautiverio, cruzaron moscas de la fruta por separado, sujetas a distintas temperaturas, caliente y frío, durante unos dos años. Las cruzas fueron totalmente fértiles pero después las cruzas entre moscas criadas con calor y las crecidas con frío fueron algo menos que totalmente fértiles. La causa probable de la disminución de la fertilidad fue la presencia de micoplasmas, bacterias sin pared celular, en la población de condiciones frías, así como la pérdida de ese tejido invasor con las temperaturas altas de la otra población. Nardon, Heddi y muchos otros autores documentaron esta observación: si macho y hembra de la misma especie de insectos portan las mismas bacterias en sus tejidos, su cruza produce descendencia fértil normal. Los problemas comienzan, cuando un consorte las porta y el otro no.

Dobzhansky y los otros, aunque asertivos, nunca fueron explícitos. Notaron la presencia y ausencia de bacterias y los efectos en la fertilidad pero nunca elevaron esta observación al nivel de un mecanismo promotor de especiación. Cuando los micoplasmas o proteobacterias fueron adquiridos por un género de insectos y evitaron la cruza fértil a menos que el consorte también portara el nuevo microbio, se aseguró el "aislamiento reproductivo" y así la especiación. La atracción de las bacterias al tejido reproductivo en ambos hembras y machos, especialmente en insectos, fue documentada ampliamente por Paul Buchner (1886-1978) y sus sucesores.

De nueva cuenta definimos las especies como sigue: dos seres vivos pertenecen a la misma especie cuando el contenido y número de sus genomas integrados otrora independientes que los constituyen son los mismos. El concepto de especie de E. Mayr de 1948, el cual establece que los organismos pueden ser asignados a la misma especie si, en estado silvestre, se cruzan y producen descendencia fértil, se convierte en un ejemplo de nuestra regla general. El concepto de Mayr es aplicable especialmente a los animales, quienes diariamente comen bacterias que pueden pasar del intestino hasta llegar a alojarse en las gónadas y otros tejidos reproductivos grasos. Los diminutos extraños pueden nadar a través de tejidos, encontrar un nicho, permanecer e influenciar el futuro de lo que podría convertirse en una nueva especie con todo un

nuevo paquete de genes útiles (el genoma extranjero de las talentosas y ahora flojas bacterias).

## DIÁLOGO MICROCÓSMICO: INTEGRACIÓN DE ASOCIADOS

La interrogante de Darwin sobre cómo se originan las especies puede replantearse como: "¿Qué es lo que se transmite de progenitor a descendiente que detectamos como innovación evolutiva?" Una respuesta directa es, "poblaciones y comunidades de microbios". Recordemos, las poblaciones son individuos del mismo tipo viviendo al mismo tiempo, sin embargo, las comunidades prevalecen en la naturaleza. Cuando miembros de las comunidades, de distintos tipos de vida que prospera (o meramente sobrevive) en el mismo tiempo y espacio, se fusionan y transfieren genes entre ellos, evolucionan "individuos" nuevos y más complejos. Los individuos nuevos, más grandes y complejos son invariablemente asignados con nombres de especies nuevas por los biólogos.

Las historias de cómo tienden a unirse físicamente los microbios y de sus múltiples interacciones entre ellos mismos con asociados más grandes, se han contado muchas veces en el lenguaje especializado de las ciencias. Inevitablemente estas historias son poco conocidas, en parte se debe a la fragmentación misma de las ciencias. Aún aquellos de nosotros que comprendemos qué tanto se conoce ya sobre los orígenes de las especies estamos limitados a trabajar con nuestros pequeños descubrimientos, por lo regular de una especie a la vez. Los departamentos académicos de biología, alguna vez unieron a los zoólogos con los botánicos, estudiando conjuntamente plantas y animales. Desplomándose a través de las crisis institucionales de las artes liberales, el estudio de los microbios fue largamente enclaustrado dentro de sus propios apartados, llamados microbiología, que en su totalidad residían dentro de las escuelas de medicina o agricultura. El principal interés por comprender los microbios —como agentes infecciosos o contaminantes alimenticiostenía como fin matarlos.

Desde los años ochenta muchos departamentos de ciencias biológicas se han dividido posteriormente en biología molecular versus organísmica, una división que exacerba la incomprensión. La información relevante sobre el origen de las especies se encuentra esparcida a través de más de doce campos, cada uno

con su propio lenguaje o lenguajes esotéricos. Organismos idénticos algunas veces son separados en distintas disciplinas. Las cianobacterias, por ejemplo, son estudiadas por la ficología (o algología, una rama de la botánica) en lugar de la bacteriología debido a que alguna vez fueron mal llamadas "algas verde-azules". La bioquímica, biología celular, geología, zoología de los invertebrados, metabolismo, evolución molecular, ecología microbiana, nutrición, paleontología, protistología, geología sedimentaria y virología son todas relevantes para descifrar el origen de las especies. La mayoría de estos campos, cajas obscuras tanto para el público como para los estudiantes universitarios, permanecen misteriosas incluso aún para muchos científicos que practican biología evolutiva hoy en día.

Muchos de los seguidores famosos pero mal encaminados de Darwin habitualmente interpretan erróneamente aún las partes de la ciencia que conocen bien. Las revelaciones de la ciencia después de su siglo, ampliadas por la biología molecular y la paleontología, son absolutamente consistentes con la formidable visión de Darwin. Sin embargo, esas revelaciones muestran que la deslumbrante diversidad viviente a nuestro alrededor no evolucionó gradualmente, como dicen escandalosamente los estudiosos del registro fósil. Existe una pequeña y valiosa evidencia en las piedras sedimentarias que conecta una especie gradualmente con sus descendientes. Los "rastros de biosferas pasadas", en la frase inmortal de Vladimir Vernadsky, proclama lo opuesto. El equilibrio puntuado esta ahí para todos aquellos que se tomen el tiempo de verlo. El registro discontinuo de la vida pasada muestra claramente que la transición de una especie a otra ocurre en saltos discretos. En trilobites, caracoles, helechos con semillas, caballos, peces pulmonados, tiburones y almejas, abunda evidencia del cambio puntuado. A pesar de la protesta de Darwin contra de un registro incompleto y de su postulado del "paso" de una forma a otra, por ejemplo palomas, lapas y perros, la vida de animales y plantas ha evolucionado en pasos muy pequeños, tamaño genoma microbiano. Lo que aparece como magia, la "complejidad irreducible" o el "gran diseño" -la imagen retinal del ojo vertebrado, el vuelo de los abejorros, la canción de la ballena jorobada que surca los océanos o los Tres Tenores (Luciano Pavarotti, José Carreras, Plácido Domingo)- es el legado de

interacciones repetidas. El diálogo metabólico y la proximidad física dieron pie a la incorporación, acomodo y reajuste. Los organismos familiares no son simple o meramente individuos, provienen del misterioso mundo microbiano.

¿Cómo entonces, organismos independientes, separados, se fusionan para formar nuevos individuos? ¿Cómo es que esos nuevos individuos retienen y perpetúan sus existencias compuestas? ¿Qué queremos decir con "adquisición e integración" de genomas? Las respuestas a estas interrogantes se conocen en reducidos casos específicos en los que organismos independientes de diferentes tipos se pueden ubicar en la naturaleza; las formas intermedias (en menor grado y después más integradas) reconocerse; y de esta manera reconstruir la historia de los organismos compuestos.

Ivan Emmanuel Wallin (1890-1967), un profesor de anatomía en la Escuela de Medicina de la Universidad de Colorado, escribió Symbionticism and the Origin of Species (1927) cuando era aún bastante joven y vivía en la ciudad de Nueva York. Wallin fue una voz solitaria gritando que la simbiosis es crucial para el proceso evolutivo. Inventó su propio nombre para la simbiogénesis con microbios, llamándola formación de "complejos microsimbióticos". Apodó el proceso de integración simbiótica en la evolución como "simbionticismo", sin darse cuenta de que literatura rica en el mismo concepto se había estado desarrollando en Europa desde los años de 1860. Nunca supo del trabajo de Konstantin Merezhkousky o Andrey Famintsyn. La literatura europea, publicada en ruso, francés y alemán, esquivó a Wallin debido a que él, como la mayoría de los científicos en los Estados Unidos, leía solo inglés. Desde fines del siglo XIX en el mundo científico europeo, la adquisición y herencia de simbiontes microbianos se ha denominado "simbiogénesis". El darwinismo por lo regular era desdeñado. Se establecía que la selección natural desde un principio no podría producir cambios evolutivos "buenos". La simbiogénesis era crucial para la generación de la innovación biológica. La bibliografía rusa, interpretada por Liya N. Khakhina, una historiadora de la ciencia, estuvo disponible finalmente en inglés en 1992. Tomó dos generaciones de

estudiantes resumir la grandiosa bibliografía de los botánicos rusos. Hoy en día parecería que la bibliografía es ignorada sólo por esta misma razón. La vieja bibliografía de los botánicos rusos carece de cualquier atractivo mercantil en el mundo anglófono. No obstante, los rusos (principalmente Famintsyn, Merezhkousky y Kozo-Polyansky, cada uno con diferente énfasis) presentan la misma tesis que Wallin: La simbiosis y sus consecuencias, especialmente la simbiosis microbianas, generan cambio evolutivo.

Wallin desarrolló primero una teoría de "prototaxis" para responder su interrogante de cómo estas simbiosis estrechamente integradas pudieron comenzar en primera instancia. Se dio cuenta, así como los que trabajamos en este campo de la ciencia, de que todos los organismos son productos de una historia altamente específica. Prototaxis, propuso Wallin, precede la simbiosis en cualquier asociación de más de un sólo tipo de vida. Con "prototaxis" Wallin se refería a la tendencia innata de un tipo de célula u organismo a responder de una manera específica a otro tipo de organismo (Wallin, 1927, p.8).

Los ejemplos incluyen la tendencia del ratón a huir del gato, el tiburón a tragarse al pez, del conejo a comer lechuga o la mosca a depositar sus huevos en el sangriento tejido muscular expuesto de un jabalí que murió recientemente. La prototaxis, como muestran estos ejemplos, puede ser negativa o positiva –asociativa o disociativa. Lo sabemos por experiencia. Huimos prototácticamente del panal de abejas y nadamos hacia el parche de lirios acuáticos. Todos los casos de simbiogénesis comienzan con prototaxis.

La fotosíntesis, el genio químico natural que convierte la luz y el dióxido de carbono de aire a energía y comida, es totalmente bacteriano. Todos los organismos fotosintéticos, sean las bacterias mismas o descendientes de bacterias, extraen compuestos orgánicos del prodigioso botín de su cosecha de luz. La conducta prototáctica de muchas formas de vida no fotosintetizadoras hacia los fotosintetizadores es fácil de comprender. La movilidad, ya sea nadando, reptando, deslizándose o arrastrándose, sirve para asegurar que el hambriento ser incapaz de fotosintetizar permanezca en las zonas bien iluminadas que requieren

los fotosintetizadores. La tendencia prototáctica de los "heterótrofos" ya sea para absorber los productos de la fotosíntesis o ingerir los organismos fotosintéticos mismos, ha hecho prosperar comunidades de consumidores en las zonas superficiales iluminadas del agua dulce y marina. Los organismos secundariamente fotosintéticos -aquellos que adquirieron la fotosíntesis ingiriendo la bacteria correcta pero sin haber tenido éxito al digerirlaincluyen a todos los eucariotes fotosintéticos. Ninguna planta o alga llegó a evolucionar su proceso fotosintético por sí sola. Todas ellas compartieron algún ancestro -reciente o remoto- que ingirió sin digerir a un fotosintetizador bacteriano verde, rojo o verde-azul. En este caso, la prototaxis es la tendencia a ingerir por parte del comedor y a resistir la digestión por parte del comido. El hambre en las zonas iluminadas y la resistencia a la digestión, en resumen, han dado pie una y otra vez a organismos fotosintéticos permanentemente pigmentados: algas, líquenes, plantas, gusanos verdes, hidras verdes, corales cafés y almejas gigantes (Tridacna) - cuyas inmensas conchas requieren permanecer abiertas para asegurar la entrada de luz en los cloroplastos de sus algas simbióticas- son tan sólo unos pocos de los muchos ejemplos de los que dependen nuestras vidas. Prototaxis, estas tendencias orgánicas, pueden constituir las versiones tempranas del tipo de propósito que, en nuestro caso, le llamamos "elección conciente". Sin embargo todos los seres tienen una relación con el tiempo que es más compleja que simple duración: sus acciones, asociativas y disociativas los orientan hacia las consecuencias futuras.

Los asociados simbióticos se encuentran integrados en muchos niveles. El primero y más superficial es el comportamiento. Antes de que cualquier asociación permanente comience, los asociados potenciales deben estar en el mismo lugar al mismo tiempo. ¿Qué los lleva al claro de luz en el agua, a los doseles arbóreos, a la cueva oscura o al desierto de niebla? El pasado y la contingencia determinan el comportamiento inmediato de un organismo. Algunas asociaciones simbióticas estables se integran sólo al nivel del comportamiento. De cualquier manera, muchas proceden a niveles más íntimos de integración: desde el comportamiento hasta el metabolismo. A menudo el producto metabólico, el exudado o el desecho de un asociado se convierte en alimento para el otro. Probablemente todos los

animales verdes que han sido estudiados (tales como Convoluta roscoffensis, el gusano plano, o Hydra viridis en estanques) y todos los líquenes, están integrados a este nivel. El "fotosintato", ésto es, los azúcares u otros productos de la fotosíntesis producidos por un asociado verde, surgen para convertirse en alimento para el comedor. El fotosintato puede liberarse directamente en el cuerpo del recipiente. El recipiente ansioso de comer, inevitablemente, orina, defeca o produce de otras formas su propio desecho, a menudo rico en nitrógeno que literalmente retroalimenta al fotositetizador al punto de ser un nutriente necesario. Integraciones a nivel metabólico como ésta son bastante comunes. Cuando los asociados llevan un larga historia de asociación su integración se vuelve difícilmente reversible; sus individualidades se diluyen. El parásito de la malaria (Plasmodium vivax) debe derivar su nutrición del flujo sanguíneo de su víctima. En este caso protista y mamífero (Homo sapiens) están claramente integrados a nivel metabólico. Los líquenes también se encuentran claramente integrados metabólicamente. Los productos de la fotosíntesis fluyen del asociado verde-azul o verde al asociado traslúcido. Raras veces se toma conciencia de que en asociaciones estrechas los metabolitos fluyen en ambas direcciones. El hongo o animal asociado también libera materiales al fotosintetizador. Las simbiosis son intercambios de dos vías. La amabilidad de extraños, el flujo metabólico de regalos, los hace menos extraños y, finalmente, parte de un mismo y codependiente ser biológico (Ver Brodo, et al., 2001.)

Las asociaciones metabólicas pueden integrarse aún más estrechamente: El siguiente nivel de asociación es denominado "asociación gen-producto". Las proteínas (o aún moléculas de ARN) de uno de los asociados se requieren para el funcionamiento del otro. Un ejemplo fino de la integración gen-producto surge de las plantas de fríjol y chícharo. Si arrancas un trébol, una arbeja o una planta de habas podrás ver en las raíces pequeños abultamientos rosas. Estos son nódulos fijadores de nitrógeno. Dentro de los abultamientos reside cierto tipo de bacterias que alguna vez fueran bacterias nadadoras con un aspecto normal de bacilo, ahora se han convertido en "bacteroides" hinchados. Estos bacteroides sobre dimensionados, llenos de hoyos, son incapaces de dividirse y crecer. El color rosáceo de los nódulos radiculares proviene

de una proteína llamada hemoglobina —el mismo tipo de proteína, aunque diferente en detalle, que hace roja nuestra sangre. En nuestra sangre la hemoglobina transporta oxígeno de nuestros pulmones a los otros tejidos que lo necesitan. En el caso de las plantas de fríjol y chícharo, la hemoglobina mueve el oxígeno fuera del sitio donde se encuentran las enzimas fijadoras de nitrógeno debido a que el oxígeno gaseoso envenenaría a éstas enzimas. En la ventaja simbiótica entre planta de chícharos y bacterias fijadoras de nitrógeno, el punto crucial está en que la molécula de la hemoglobina es quimérica. Ya sea en un chícharo o humano, las hemoglobinas tienen dos componentes. Uno es la proteína (la globina). El otro, es la parte que le da el color. Esta, molécula no proteinacea más pequeña, se denomina hemo. En la plantas con nódulos, el grupo hemo es manufacturado por el asociado bacteriano mientras la proteína globina es un producto de la planta. Ésta es una historia de integración gen-producto en una simbiosis. El producto final, la molécula hemoglobina totalmente formada, no existe sin las contribuciones de ambas, bacteria y planta.

La máxima intimidad posible entre asociados involucra la integración al nivel genético. Cuando el gen de un organismo entra y permanece con los genes de otro, por ejemplo, cuando un gen se pasa de una bacteria de vida libre al núcleo de una planta, la integración está completa. No se conoce mayor intimidad que el hospedaje permanente de los genes de tu asociado. Para cuando este nivel de intimidad ocurre, la posibilidad de que las integraciones conductuales, metabólicas y gen-producto estén ya operando, es enorme. Cuando las asociaciones persisten, son íntimas y comparten largas historias, muchos factores evitan su disolución. A menudo son incapaces de regresar al estado anterior.

Si volteas ciertas estrellas marinas de la costa de California y verás todo un grupo de pequeños gusanos negros escarbando en la boca que está en el centro de la estrella. La boca engloba mucha de la comida sin ingerir o dañar a los gusanos. Los coloca a cierta distancia de la boca y ellos se arrastran de regreso la apertura de la estrella marina. Las estrellas de mar son agresivas. A pesar de ésto los gusanos normalmente se alimentan de restos y fragmentos precisamente en la zona del peligro. Esta

asociación simbiótica entre gusano y estrella de mar es sólo conductual. Existen dos substancias producidas por la estrella de mar que afectan a los gusanos. Una (fácilmente destruida por calor y así, probablemente una proteína) hace que el gusano se mueva rápidamente. La segunda, un compuesto estable en el calor, atrae el gusano para que nade en dirección de la apertura de la boca. En conjunto los dos compuestos mantienen a los gusanos en sus zonas de alimentación. Debe existir una complejidad química aún mayor, debido a que la estrella de mar no come los gusanos vulnerables pero sí a sus parientes similares y a todo lo demás comestible en los alrededores de su boca. Probablemente algún compuesto inhibidor desanime la ingestión de estos peculiares gusanos negros, los cuales, en su frenética degustación de los despojos, mantienen el área de la boca limpia y aseada; y de esta manera proveen un tipo de higiene oral natural.

Las asociaciones conductuales laxas como ésta, entre estrella de mar y gusano, pueden ser indefinidamente estables. Encontramos estas asociaciones laxas estables en ciertas situaciones tales como inviernos fríos que producen alternadamente estanques húmedos o congelados y secos, en donde los organismos no asociados dejan mayor descendencia por separado que cuando están juntos. En otras épocas del año, la cruza en estado simbiótico también puede verse favorecida. El resultado es que la simbiosis conductual persiste pero sin hacerse más íntima. La integración completa, irreversible de dos seres diferentes para formar a uno nuevo ocurre si en todas las ocasiones los organismos asociados físicos dejan más descendientes que los no asociados, independientes. Por ejemplo, los cientos de mitocondrias, en cada una de nuestras células, nunca las abandonan. ¿Por qué? Debido a que el mundo del tejido animal está lleno de oxígeno y las células requieren de un flujo permanente de oxígeno. En el Proterozoico rico en oxígeno, éstas células que retuvieron sus mitocondrias a través de sus vidas debieron haber sido "seleccionadas naturalmente" sobre aquellas que permitieron ocasionalmente a sus mitocondrias regresar al mundo bacteriano. Por este motivo uno debe preguntarse siempre cómo se integraron los asociados, si están siempre integrados, y qué condiciones ambientales influencian su integración. Sustituir esta clase de detalles sobre el flujo de metabolitos y transferencia de genes-productos entre asociados íntimos que en un principio fueron extraños

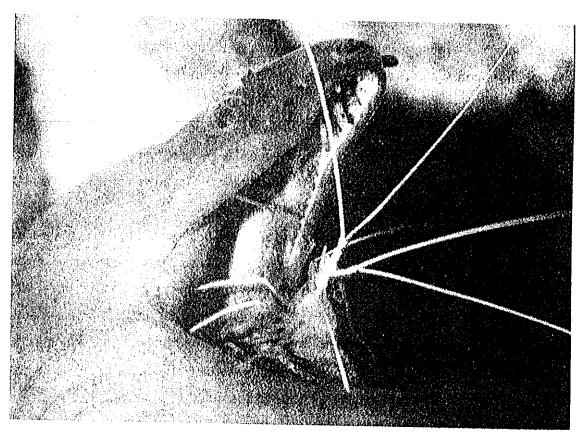


FIGURA 7.1 El camarón limpiador Lysmata grabhami en la boca de la morena verde (Gymnothorax funebris)

con términos neodarwinianos como "cooperación", "costo" o "beneficio", es absurdo y da lugar al equívoco de la concreción fuera de lugar. Tal terminología impide la comprensión real del pasado evolutivo interminablemente rico y complejo del mundo simbiótico que produjo animales, plantas y sus compañeros planetarios nucleados. Como un postre dulce que temporalmente satisface nuestro apetito pero nos priva de alimentos más nutritivos, el neodarwinismo sacia la curiosidad intelectual con abstracciones ajenas a los detalles reales —ya sean metabólicos, bioquímicos, ecológicos o de la historia natural.

### CULTIVADORES DE HONGOS

Desde la Era Mesozoica, probablemente tan lejana como unos 100 millones de años, las termitas han vivido en árboles caídos donde han comido y construido sus nidos.

Todas las termitas son insectos, pertenecen al filo de los artrópodos, y son miembros del orden isoptera (*iso* = igual, *ptera* = alas). La mayoría de los entomólogos coinciden en que el grupo, ahora con 6,000 especies, evolucionó de las cucarachas comedoras de madera como la *Cryptocercus punctulatus* que aún vive. Esta idea es lógica por dos motivos. Las cucarachas preceden a las termitas en el registro fósil, y las pocas cucarachas comedoras de madera que viven hoy en día aún alojan comunidades de protistas y bacterias en sus entrañas obviamente relacionadas con aquellas encontradas en los intestinos de las termitas "inferiores" (esto es, comedoras de madera) (Figura 7.2).

Tan es así, que el presunto tipo ancestral de termitas más antiguo aún vive en nuestros días, y está colocado en la familia de termitas parecidas a cucarachas llamada Mastotermitidae. Especies de *Masototermes* vivieron abundantemente en todo el mundo hace 5 millones de años, durante el Eoceno y Mioceno, pero sólo permaneció hasta hoy, *Mastotermes darwiniensis*. Estas reliquias de eras pasadas aún forman enormes colonias en el cálido puerto de Darwin al norte de Australia. Rhinotermitidae, la familia de las subterráneas, las comedoras de madera húmeda Hodotermitidae, y aquellas que comen y anidan en madera seca, las Kalotermitidae, completan la lista de las familias de isópteros "inferiores". Todas las especies de termitas "inferiores" que son capaces de digerir madera en sus abultados vientres siempre están repletas de simbiontes microbianos, ambos eucarióticos y procarióticos. (Ver Figura 7.3)

Las demás termitas, por mucho, el resto del taxa, se consideran "superiores". Superiores, o "posteriormente evolucionadas", sólo significa que los ancestros de estas termitas abandonaron las fascinantes ninfas microbianas intestinales simbióticas digestoras de madera y evolucionaron otras estrategias recolectoras de comida más eclécticas. Algunas de las llamadas termitas superiores ampliaron su gusto; disfrutan de ricas dietas orgánicas. Otras permanecen totalmente restringidas a su antigua costumbre de comer madera; siendo la lignina y la celulosa sus únicas fuentes de carbono. Sobrevivieron su pasado paleolítico y aún se alimentan de todo tipo de madera. Inventaron una agricultura donde cultivan a un asociado digestor de madera —un hongo (o quizás varios hongos similares) con el nombre lógico de *Termitomyces*.

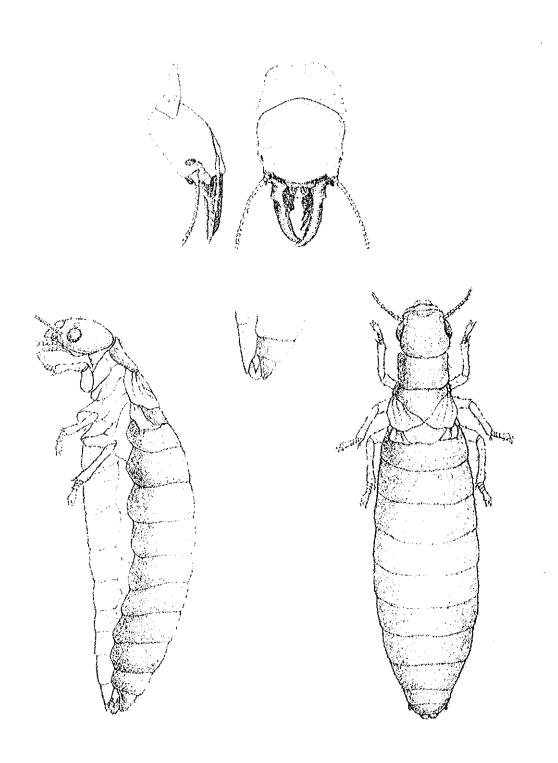


FIGURA 7.2 Pterotermes occidentis (Similar a Heterotermes tenuis

Termitas sociales "superiores" domestican estos hongos, que siembran y cosechan.

Los micólogos se sonrojan y quizás deban estar genuinamente apenados de su tosquedad al sembrar cultivos puros de *Termitomyces* comparados con lo pulgares cafés de las termitas cultivadoras con mucho más experiencia. Las trabajadoras termitas superiores aflojan y preparan el suelo, lo fertilizan, podan los indómitos filamentos fúngicos llamados hifas y retiran una multitud de crecimientos fúngicos indeseables y otros desechos. Por último, al terminar la temporada, cosechan sus cultivos. ¡Aún el micólogo más dotado es incapaz de imitar las tácticas de las termitas en el crecimiento de Termitomyces bajo cultivo!

"El efecto de podar y cosechar se aprecia mejor al comparar un jardín fúngico bien atendido y el mismo cultivo de hongos en un laboratorio", escribió nuestro amigo Elio Schaechter (su nombre completo es Moselio) en su fascinante libro, *In the Company of Mushrooms* (1997). "En el cultivo artificial, el hongo produce filamentos largos (hifas), mientras que bajo el cuidado de las termitas, las puntas del hongo se hacen redondeadas en forma de bacilos y esferas (estáfilos), estas formas no se han observado en otra parte. Abandonar el jardín tiene como consecuencia el crecimiento exagerado del hongo y la formación de semillas." (Él se refiere a que comienzan a producir estructuras reproductivas llamadas esporas).

Las personas aparentemente micofilicas y las termitas tropicales están de acuerdo en cuales especies de hongos son deliciosas y vale la pena atender.

Milenios y verdaderamente millones de años, de práctica y selección evolutiva han dado pie a grandes colonias de termitas cultivadoras que viven en trincheras de tierra llamadas termiteros. Las ciudades de *Macrotermes natalensis*, unas constructoras de trincheras africanas, por lo regular sustentan a uno o dos millones de habitantes en cada gran estructura cónica con aire acondicionado. Éstas son torres de tres metros sobre la superficie de la Tierra. El nido mismo se encuentra sobre un espacioso sótano apuntalado con columnas verticales. Con aproximadamente dos metros de ancho, se posiciona de manera que dos tercios de él queden bajo la superficie de la tierra. El "nido", el lugar en el termitero donde residen las termitas y sus prósperos jardines,

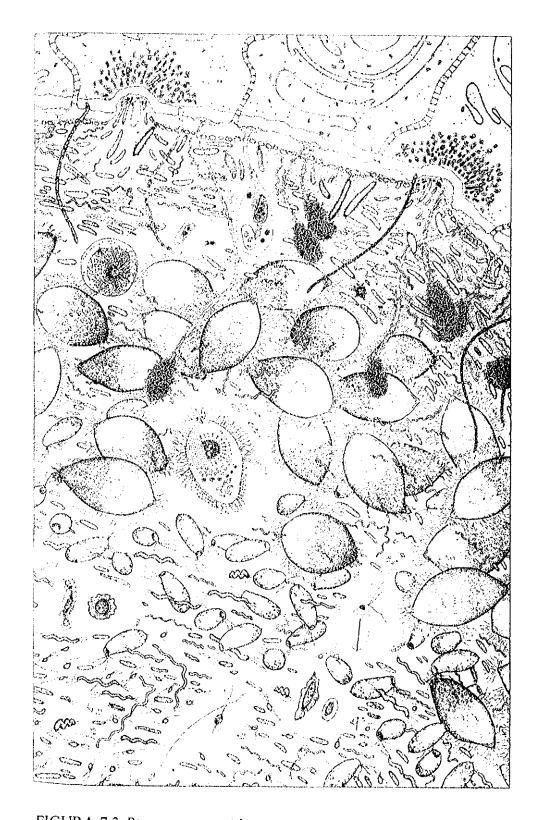


FIGURA 7.3 *Pterotermes occidentis*, simbiontes intestinales de una termita comedora de madera seca

se encuentra cerca del nivel del suelo y ocupa menos que un tercio del volumen total del termitero. El nido se conecta al exterior por medio de túneles radiales, conductos verticales y finalmente, por una chimenea central cerrada en el tope. Unos nueve litros y medio de oxígeno fluyen a través de la ciudad de los *Macrotermes* por hora, de los cuales solo uno y medio son atribuibles a las termitas. Los otros ocho litros por hora pueden rastrearse hasta la respiración fúngica en los huertos interiores. Todo el termitero genera cincuenta y cinco watts de calor, de los cuales tempestuosamente cuarenta y ocho son atribuibles al metabolismo fúngico y sólo ocho a la transformación química de los cuerpos de las termitas.

Las termitas suprimen la sexualidad fúngica mientras que estimulan el crecimiento de "proyecciones" jóvenes comestibles. Mientras estas macrotermitas poden y atiendan sus jardines, la formación de hongos estará completamente inhibida. Lo que vemos como setas son manifestaciones externas de las formas sexuales secretas de los hongos. Sólo cuando mueren las termitas cultivadoras, los hongos logran brotar fuera del termitero. Y las consecuencias que tiene el que las termitas abandonen su responsabilidad agrícola son profundas para los humanos. Suculencias como Termitomyces titanicus, un hongo con el sombrero de cien centímetros de diámetro, aparece en el termitero abandonado. Schaechter dice que los hongos recolectados de los "pueblos fantasmas" de termitas son "de los más valuados en los mercados de Nigeria, Zambia y países tropicales del sur de Asia". De hecho, sólo porque las termitas ocasionalmente abandonan sus huertos sabemos que el hongo Termitomyces, del cual aparentemente pueden ser distinguidos varios tipos, pertenece a los Basidiomicetes u hongos productores de setas. Los renuevos engrosados asexuales, esto es la forma de crecimiento por estáfilos, es inducida por el comportamiento frenético de las colonias de termitas. Esta forma hinchada, con terminación inflada en los hongos es única y diferente a los patrones estándares de crecimiento en hongos. Si la asociación hongo-termita se manifestara permanentemente y las termitas estuvieran siempre en su residencia. Nos veríamos forzados a clasificar el hongo como "imperfecto". Miles de especies de "hongos imperfectos" carecen completamente de etapas sexuales, por motivos que no comprendemos. Al criar los formadores de esporas antes de la madurez sexual, el experto en hongos Paul Stamets y sus colegas en Washington encontraron una manera que se cree terminará con las colonias de termitas y hormigas

carpinteras. (Y lo patentó; ver <u>www.fungiperfecti.org</u> en la Internet). Los insectos colectan esporas que cuando maduran forman un insecticida natural letal a nivel de población. En este caso conocemos el motivo, al menos superficialmente, del afán cultivador de la comunidad de termitas: estas termitas suprimen completamente la sexualidad del hongo. Mantienen el hongo en un modo no sexual constante, productor de alimento. De forma sorprendente, los agrónomos humanos, también suprimen la sexualidad en algunas especies de plantas. Las ramas pueden ser injertadas antes de que presenten flores o frutos o variedades sin semilla, debido a que son fuertemente seleccionadas.

Las termitas obreras se mueven precipitadamente entre las grietas y hendiduras de la ciudad fúngica así como entre los recovecos externos mientras se alimentan de madera y otra vegetación. Usando sus espaciosos intestinos como cajas de transporte, entran a la ciudad termitaria a través de muchos pasajes y túneles. Después de encontrar un buen terreno para el huerto excretan el amasijo de madera y hongo parcialmente digerido. Al principio, por supuesto, este tosco material contiene todo tipo de hongos decadentes y otros habitantes microbianos de las entrañas. Pero de alguna manera el trasero de la termita se convierte en un inóculo... o al menos en un recipiente aséptico viviente. La termita obrera machaca su amasijo parcialmente digerido en el piso de la cámara interna del nido. "Una vez excretado, el micelio fúngico se convierte en diminutas esferas, con el tamaño aproximado de la mitad de una cabeza de un alfiler pequeño", escribió Schaechter. "Estas esferas, repletas de esporas fúngicas, son la característica más prominente de los huertos de hongos. Para las termitas, la escena debe parecer lo que sería para nosotros un campo de gasteromicetes gigantescos unidos estrechamente". El abundante alimento fúngico que sustenta a la ciudad de dos millones de obreros y sus cargos, está constituido por las diminutas esferas. La reina sedentaria, los soldados con robustas mandíbulas y las termitas recién nacidas deben ser alimentadas "proctodialmente" o "estromatodialmente" por obreros, esto es, mediante el contacto ano-ano o boca-boca. Las esferas fúngicas son vorazmente forrajeadas al desayunar, comer y cenar.

Los termiteros son ciudades dinámicas, espectacularmente erguidas, construidas y mantenidas por cientos de miles, a menudo millones, de insectos en comunicación constante entre ellos. Las cámaras de nacimiento, incubadoras, los equivalentes para los insectos de escuelas, hospitales, lechos de luna de miel,

talleres, y morgues, abastecidos con flujo de gas y líquidos, actúan como pólizas de seguro controladoras del clima para los individuos que sustentan. Al ser merodeadas por un oso hormiguero o abatidas por torrenciales trombas veraniegas, las ciudades macroterminitinas del sur de África responden velozmente para restaurar sus comodidades. El Oxígeno en el aire saturado de vapor de agua circula vigorosamente, el dióxido de carbono es mantenido entre el 2% y 5%. Este valor de CO<sub>2</sub> es mucho más alto que el 0.032% de la atmósfera general de la Tierra. En la temporada seca, los huertos fúngicos se mantienen humectados por la alta humedad interna.

Cuando sus fortalezas con chimeneas y muros son amenazadas por desastres potenciales la ciudadanía del termitero responde de manera previsible: suenan las campanas, chillan las sirenas y los escuadrones profesionales de ayuda se movilizan. Una estrategia de retroalimentación positiva asegura la "estigmergia" (literalmente, stigma = signo, ergy = energía; literalmente "movido por el signo"). Una termita estimulada en el lugar del peligro responde mediante un reflejo de alarma: toma un grano de arena y lo cementa con una secreción bucal mucosa. Esto se denomina "embadurnar". De esta forma se libera una alarma química, una feromona. Esta sustancia es transportada a través de los canales y conductos de la ciudad. Las termitas en el lugar del disturbio, dan golpecitos con su cabeza velozmente en las paredes del termitero. La alarma en el sitio del peligro se difunde rápidamente de los pocos afectados a las multitudes. Cuando otras termitas perciben la reminiscencia del reflejo de embadurnar, responden embadurnando. Y se repite el simpático embadurnado. La secreción de feromonas y el golpeteo de la cabeza viajan del sitio de peligro a través de los grandes pilares, salas, cámaras y jardines de la gigantesca morada. Esto es "estigmergia". La respuesta del grupo es clara; los habitantes se apresuran a la zona del peligro. En unas pocas horas se dirige la reconstrucción y la rotura queda sellada. Grupos de termitas obreras construyen nuevos canales, galerías, columnas y salas. La arquitectura en su totalidad, argumentó J. Scott Turner en su maravilloso libro The Extended Organism (2000), es una "estructura adaptativa". Turner denominó "homeostasis social" al comportamiento que forma la base para las dinámicas de la Ciudad de Termitas. Describió el

regreso de la conmoción a la calma como sigue: "una perturbación de la atmósfera de la colonia desencadena una respuesta que regresa el estado de la atmósfera de la colonia al estado previo a la perturbación". La tendencia de bacterias, protistas, hongos y termitas a fusionarse para producir estructuras emergentes es igual a la nuestra, sólo que ellos, en cientos de especies, se urbanizaron hace al menos 80 millones de años y nosotros hemos estado pretenciosamente fusionándonos desde hace apenas 8,000 años. Las consolidaciones y fusiones que creemos que son exclusivamente humanas de hecho tienen muchos precedentes en el mundo no humano. Las termitas cultivadoras son meramente un ejemplo.

### ORÍGENES INDEPENDIENTES DE LA AGRICULTURA

Varias ocasiones en la historia de la Tierra, animales sociales han domesticado sus fuentes de alimento: la agricultura evolucionó en termitas, hormigas y personas. "Domesticar" significa "llevarse a la casa". Algunas asociaciones agrícolas llegaron a ser aún más íntimas: cuando las fuentes de alimento nos sólo eran cultivadas muy cerca de casa sino en el mismo cuerpo. Aquí contaremos una historia sobre el origen de los huertos del jardín y después brevemente describiremos la relación aún más cercana de los "cultivos en el cuerpo". La asociación inicial entre termitas y hongos entra en escena, posteriormente, la asociación entre bacteria y protista de termita, demuestra la adquisición de genomas. El alimento en forma de bacterias, algas o ciliados que almacenan almidón, se cultiva, respectivamente dentro de los cuerpos de ciertos protistas, gusanos verdes y vacas.

La atractiva selva natural alrededor de la Estación de Biodiversidad de Tiputini en Ecuador solamente puede ser penetrada después de seis horas de recorrido en lancha motorizada desprotegida sobre el río de Coca. Las termitas, incluyendo la frenética especie subterránea *Heterotermes tenuis*, abundan en la región, especialmente en la madera de árboles caídos. Como todos los miembros de la familia Rhinotermitidae, estos maestros en la digestión de celulosa albergan un grupo variado y activo de microbios en sus abultadas entrañas. Al punzar en su intestino es posible reconocer madera en

proceso de deterioro. Las partículas de madera se pueden ver directamente a través de los cuerpos traslúcidos de células de hipermastígidos en movimiento tales como *Trichonympha* y ciertos los pirsonínfidos.

Algunos cientos de miembros de la colonia de termitas incansables fueron traídos al laboratorio pero dentro de su misma casa -tronco en deterioro. Dos semanas después, brotaron sobre toda la rama en descomposición lo que parecieran cientos de gotitas de agua distintas, de larga duración, con medio milímetro de diámetro, pero no eran agua. La observación al microscopio mostró que las "gotitas de agua" eran "esporodoquios" un término que tuvimos que tomar de un diccionario de micología. Los esporodoquios eran el tejido empaquetado de un oscuro "hongo imperfecto" restringido al hemisferio Sur. Con la ayuda de algunos amigos localizamos la extremamente obscura y escasa literatura científica sobre ellos. Los esporodoquios nos hicieron preguntarnos sobre el cultivo de hongos, tan conocido en las "termitas superiores" que no comen madera. ¿Está comenzando de nuevo el "cultivo de hongos" por termitas comedoras de madera en los trópicos de Sudamérica? ¿Estamos presenciando un origen independiente de la agricultura?

Andrew Wier, un estudiante de posgrado, microscopista electrónico y buzo, regresó de estar dos semanas en la Estación de Biodiversidad de Tiputini en el invierno del primer año del nuevo milenio. Volvió al laboratorio de Margulis lleno de las maravillas de la selva tropical ecuatoriana. Creía haber reconocido algunos de los árboles tan fuertes como pilares de *Iriartea*, miembros de la familia Aracaceae. De las ramas y troncos de muchas *Iriarteas* brotan prodigiosamente bromelias adheridas epifíticamente. Ciertas cianobacterias de las cortezas los hacen verdes, mientras que hongos con apariencia de pintura blanca los hacen parecer aves de papel. La diversidad de las elegantes palmas es maravillosa. Wier no se sorprendió demasiado al encontrar que Tiputini tenía una altitud demasiado baja para ser huésped de *Gunnera maniacata*, una enorme planta simbiótica con flores que encontraremos de nueva cuenta en el Capítulo 11. Quedó maravillado con los corredores de doseles arbóreos amazónicos cuarenta metros por encima del suelo de Bart Bouricious. Bouricious se gana la vida en un terreno extremamente despoblado

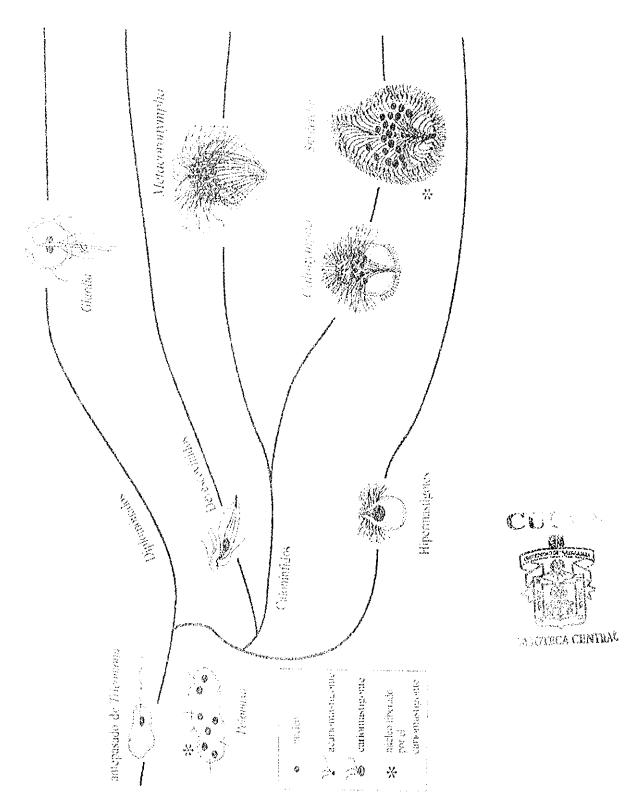


FIGURA 7.4 Arqueoprotistas: Arqueoamibas, Diplomonados, Parabasálidos (Devescovínidos, Calonínfidos) e Hipermastígidos

-construye los corredores en los doseles arbóreos amazónicos. Bouricious ha mostrado el acceso a las copas de los árboles en las zonas templadas de los colegios de Hampshire y Williams en Massachussets. Trepar su escalera para observar macacos y monos araña en el corredor horizontal de la exótica selva Iluviosa es una experiencia inolvidable.

Como científico de campo consumado, Wier ubicó a los actores -al menos en un bosqueio general- en la estación ecológica de Tiputini. El reconocimiento de taxa superiores -palmas, pastos, ruidosas cícadas, filodendrons, aráceas, líquenes, orquídeas, higueras, coníferas, helechos, gusanos poliquetos, crustáceos isópodos, ranas arbóreas, escarabajos, nemátodos, osteictios -por supuesto que no es difícil. Pero la categorización general dista mucho de ser la identificación precisa de especies que se requiere para la investigación. En un principio todo lo que necesitaba Wier era el conocimiento general para ubicar troncos húmedos con termitas comedoras de madera. Cuando visitó Ecuador estaba estudiando un organismo llamado Staurojoenina. Un protista de las termitas con una complejidad sorprendente, Staurojoenina evita el oxígeno. Éste nadador unicelular, llamado "ninfa" (o hipermastígido), cultiva sus propias partes físicas bacterianas. Wier descubrió grandes cantidades de estas magníficas ninfas comedoras de madera nadando dentro de los hinchados intestinos de una termita habitante de la madera, tentativamente identificada como Neotermes mona, que su colega naturalista Sean Werle trajo de Trinidad. Wier exploró la ninfa de la termita como parte de la investigación de su maestría, en un hongo llamado Cryphonectria. Este hongo con apariencia de pelusa blanquecina está asociado con el mal seco de los árboles del manglar cerca de La Parguera, la estación biológica de la Universidad de Mayagüez y de la costa de la Bahía Fosforescente en Puerto Rico.

El mundo de termitas, hongos y manglares se ha convertido en el mundo de Wier en sus cuatro viajes de investigación a Puerto Rico. Justo antes de que se fuera a Ecuador decidió que "su" nuevo protista *Staurojoenina* era la misma especie que la bien establecida *Staurojoenina assimilis* (Figura 7.5) en la literatura de termitas. Usando un microscopio electrónico escáner, Wier encontró que el protista estaba cubierto con una gran instalación de bacterias con forma de bacilos, formando cuentas de

epibiontes fuertemente unidos. Estas bacterias con forma de bacilo se extendían sobre toda la superficie anterior de la ninfa. Wier concluyó que probablemente eran las mismas bacterias que aquellas reveladas en las espectaculares micrografías de transmisión electrónica de *Staurojoenina* hechas por David Chase a principios de los años ochenta. Envió algunos soldados termita en recipientes con alcohol a un experto, Rudi Scheffrahn, del Centro de investigación y educación de la Universidad de Miami, para ser identificados. Scheffrahn es experto reconociendo termitas "inferiores" (comedoras de madera) –aún cuando hay un estimado de 400 especies vivas y aún más extintas. Al regresar al laboratorio concluimos que teníamos *Heterotermes tenuis*, una termita inferior común del trópico del nuevo mundo.

Durante una semana los diminutos puntos translúcidos aparecieron en arreglos irregulares sobre toda la madera podrida en la que vivían las termitas. A las dos o tres semanas los puntitos alcanzaron la talla de una cabeza de alfiler y así permanecieron por meses. Esta colonia de *H. tenuis* no despreciaba una buena zambullida en "lluvia" (agua destilada) –en esto fueron como ningunas otras termitas inferiores que conociéramos. La inmersión en agua inevitablemente causa que las termitas sucumban a la invasión de hongos y mueran.

Cuando examinamos las "gotitas" traslúcidas y viscosas observamos inmediatamente que se acercaban más a un cultivo puro de esporas de hongos que cualquiera de los que nosotros hubiéramos llegado a ver anteriormente en una muestra natural. Además de eso, las esporas eran grandes arreglos de tres células distintas a las formas comunes compactas y listas para viajar. Estaban hinchadas y turgentes, con la apariencia de alimento más que de propágulos. Por la ausencia de órganos sexuales de mohos y setas, de ascas y basidios, asumimos que los hongos eran "imperfectos", eso es, deuteromicetes, pero nos equivocamos al encontrar estas formas grandes y conspicuas de esporas en todos nuestros libros de referencia. Tampoco pudieron ayudarnos nuestros colegas. Sólo después de que enviamos nuestra información y observaciones al formidable micólogo Kris Pirozynski en Otawa recibimos la directriz crucial. "Reconozco esas esporas", dijo Pirozynski. "Son *Delortia palmicola*, el mismo hongo que registré en mi censo micológico en Kenya hace casi sesenta años". Después nos preguntó si la madera en donde fueron encontradas posiblemente fuera de

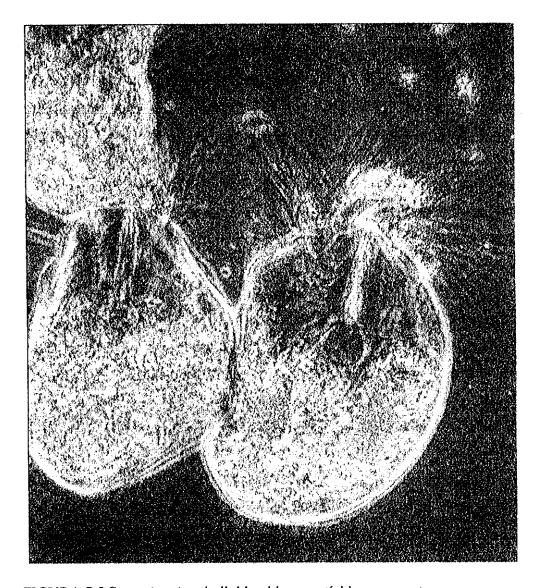


FIGURA 7.5 Staurojoenina: individuo hipermastígido compuesto

una palma. Explicó que el hongo fue descubierto por Monsieur N. Patouillard en la Guyana Francesa. Patouillard publicó descripciones de hongos en palmas, incluyendo dibujos, que igualaban los que observamos —en 1888. Hasta donde Pirozynsi sabía, este *Delortia* estaba totalmente restringido a madera de palma del hemisferio Sur. Suponía que había evolucionado en el gran continente de Gondwana en el Paleozoico y que nunca se había difundido al Norte de Laurasia. Pirozynski había visto esporodoquios secos y encogidos más de

una vez en palmas caídas. Siempre sospechó que se encontraban asociados con algún insecto pero nunca había visto ningún insecto en los arrugados restos de los hongos. La madera penosamente descompuesta probablemente era de una palma debido a que el sitio de colecta de Tiputini estaba lleno de palmas.

La evidencia se acrecentó cuando uno de nosotros (Lynn Margulis) fue lo suficientemente afortunada como para visitar la Estación de Biodiversidad de Tiputini a principios de junio de 2001 como invitada de la Universidad de San Francisco en Quito, Ecuador. Con la ayuda de un guía nativo, Mayer Rodríguez y del profesor de microbiología Gabriel Trueba, volvió a visitar el Heterotermes de Wier en su hábitat nativo de madera empapada. La palma caída Asterocaryum chambira, una majestuosa palma de treinta y cinco a cuarenta metros de alto en su máximo esplendor, proporcionó alimento y materiales para anidar a las colonias húmedas y ocupadas colonias de termitas subterráneas comedoras de madera. Ellas estaban felizmente trabajando en comer cachitos de palma cuando sacrificamos algunos obreros para examinar sus entrañas. La presencia de protistas triconínfidos, un espirotriconínfido y algunos pirsonínfidos fueron suficiente para asegurarnos de que el Heterotermes tenuis de Wier había estado creciendo en madera de palma -o que habría podido estarlo. Claramente éstas fueron termitas "inferiores" comedoras de madera, viviendo bajo las condiciones más húmedas que hubiéramos visto a las termitas soportar. Personas de la localidad dicen que el Río Napo y su tributario Tiputini tienen dos temporadas al año: *lluviosa* y *lluviosa*,

Pirozynski argumentó que en África el hongo *Delortia palmicola* probablemente crece bien en condiciones húmedas, especialmente en madera de palma en proceso de descomposición. Ahí también los esporodoquios de *Delortia* probablemente alimentaran las termitas aunque no lo hicieran en presencia de Pirozynski. De esta manera todas las observaciones eran consistentes. Y nos llevaron a otro descubrimiento: la abundancia de esporas de *Delortia* en los intestinos de nuestro *Heterotermes*. Junto con las ninfas digestoras de madera y las miles de bacterias, sus intestinos estaban llenos de las inconfundibles esporas de tres células de *Delortia palmicola*.

El cuidado del riego, de acuerdo con nuestra larga experiencia, es crucial para el mantenimiento de las colonias de termitas en el laboratorio. La humedad excesiva siempre estimula el crecimiento de hongos en isópteros cautivos. Sólo un pequeño error de un estudiante entusiasta que riegue de más, que no se dé cuenta de la presencia de acumulaciones de agua, mataría la colonia entera en un fin de semana. De ahí que estuviéramos sorprendidos al ver que las subcolonias de *H. tenuis* continuaran prosperando inundadas en "lluvia". Aparentemente respondieron con una recuperación atropellada como de costumbre, que para nuestros ojos inexpertos, parecía comparable a la descripción de "estimergia" de J. Scout Turner. Las termitas agitadas sacudieron sus antenas y, nos miraron, durante el inundado fin de semana parcharon las porciones colapsadas de sus cuarteles aún inundados. Suponemos que las lluvias torrenciales y las inundaciones, son parte de la normalidad en su hábitat ecuatoriano.

La prototaxis aplica a todas las relaciones complejas entre hongos, termitas, protistas y madera. Las relaciones comienzan casualmente, se vuelven íntimas, y nuevos, individuos peculiares evolucionan.

¿No será que el refrán "la mejor defensa es una buena ofensiva" haya sido el primer paso de la estrategia? Los hongos y la lluvia deben haber sido amenazas constantes a los ancestros selváticos de *Heterotermes tenuis*. Pero aquellas colonias de termitas que encararon la amenaza presente del agua y comenzaron a comerse a los intrusos fúngicos prosperaron. Presumiblemente el hongo *Delortia* aloja al menos algunas enzimas celulasas que pueden usarse para procesar la madera. Cuando una termita *Heterotermes tenuis* come *Delortia* adquiere dos al precio de uno: nitrógeno consumible, de la quitina y proteína presentes en la pared celular del hongo, así como enzimas celulasas del hongo vivo en préstamo.

Las Heterotermes tenuis de hoy en día en los parajes indómitos de Tiputini pueden o no estar en vías de convertirse en una termita "superior". Todas estaban aún repletas de ninfas digestoras de madera cuando observamos. Pero quizás entre esos habitantes ecuatorianos un nuevo cultivador de hongos, privado de protistas celulolíticos, esté listo para comenzar una arquitectura urbana. Quizás no. Estas termitas amantes del agua resultan notablemente parecidas a sus ancestros del Mesozoico, aquellas que eventualmente eligieron el cultivo de hongos

en lugar de cultivar microbios en sus intestinos. Probablemente estos ancestros se sustentaron por un tiempo mediante ambas alternativas. Esta posible vía evolutiva de inferiores a superiores involucra ambas especiación y simbiogénesis. Antes de que las gigantescos termiteros controlados cultivaran hongos en termitas superiores ambientalmente, ciertas termitas inferiores infestadas de protistas se defendieron violentamente del ataque de los hongos domesticando e ingiriendo a sus agresores. Las termitas aprendieron el truco del "cultivo puro" de hongos conforme impulsaron la formación de esporodoquios con forma de gotitas en cantidades masivas sobre la superficie de sus residencias en troncos. Podaron, plantaron y comieron esporas en estos "huertoscafetería" muy similar a como nuestros ancestros cazadores-recolectores dieron los primeros pasos hacia la agricultura vigilando (y defecando cerca, así fertilizando) los manchones naturales de pastos comestibles. Sus técnicas de cultivo de hongos, inferimos, precedieron la construcción de trincheras. El cultivo ocurrió en troncos caídos de oscuras selvas y campos húmedos antes que de que esta línea de termitas construyeran sus ciudades criadoras de hongos.

La dependencia de las termitas al cultivo de hongos pasó el punto sin retorno cuando los insectos perdieron sus protistas digestores de madera. Las celulasas, enzimas degradadoras de madera, son raras o están ausentes en las bacterias de las termitas. Las termitas no pueden sobrevivir únicamente de la disolución de madera bacteriana. Sospechamos que perdieron la capacidad de digestión de madera por protistas, después de haber domado hongos como *Delortia palmicola*. La domesticación ocurrió en el hemisferio Sur, probablemente, debido a que es aquí donde parece sobrevivir la jardinería masiva por termitas superiores. Ésto se debe a que los hongos adversarios se convierten en hongos aliados que podemos contemplar en panoramas como el mostrado en la Figura 7.6, fotografiado en el interior de Australia por Reg Morrison. El éxito empresarial de bienes raíces de estas macrotermitas finalmente se debe a que son maestros en el cultivo de hongos. Un gran grupo de simbiontes digestores de celulosa, los protistas amitocondriados, fue reemplazado por otro grupo de exitosos microbios digestores de celulosa, los hongos. Los hongos son más modernos que las ninfas protistas –prosperan en espacios abiertos, resisten la desecación y

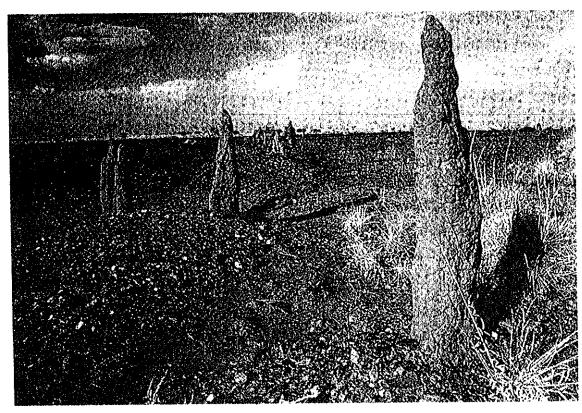


FIGURA 7.6 Ciudad de termitas

se quedan donde son colocados. Tal como nuestro maíz, trigo y cebada, son susceptibles a la domesticación –a ser llevados "a casa".

En los estudios de termitas –un mundo dentro de otro mundo- ninguna bacteria digiere madera. Ninguna termita privada de sus protistas lo hace tampoco. La solución a la fiera presión selectiva para extraer madera del ambiente, especialmente de la resistente madera sólida, dio pie al cultivo. Un grupo de termitas abandonó la madera; aunque abundante, su nutrición era demasiado inaccesible. Otro grupo cultivó una colección de raros protistas nadadores dentro de sus entrañas, cada protista cubierto o repleto de genomas bacterianos totalmente distinguibles –bacterias esféricas enteras o filamentosas o con forma de bacilo (o los tres tipos) con sus genomas intactos. En estos protistas, que nunca se oponen al sexo, la adquisición e integración de simbiontes bacterianos completos es lo que dio pie a la nuevas especies.

# LEGADO DEL PLANETA

Página en blanco

## GAIA, EL PLANETA

Con el crecimiento de las ciudades modernas, a partir de las tribus ancestrales humanas, han aparecido muchas tendencias y especialidades. La tendencia general de los cazadores y recolectores de plantas en los 100,000 años de historia de la migración humana fuera de África Central, ha sido la formación de pequeños núcleos de población. Los patrones de migraciones temporales fueron reemplazados por huertos permanentes, ampliando los campos de plantas y animales domesticados. Desde aproximadamente 11,000 años, las formas de vida del mayor sustento económico han coevolucinado con el buen ex-africano parlanchín, tales como perros, gatos y pastos que han sido forzados a servir a extensas familias, congregaciones y tribus. Huertos de vegetales con raíces, flores comestibles y hojas fueron cultivados en los trópicos y subtrópicos alrededor del mundo. En la templada Europa y Asia, borregos, vacas y pollos ayudaron a sostener un gran incremento de los establecimientos humanos.

En los días de la cacería, los cuales duraron en muchos lugares desde los tempranos días de la humanidad hasta el siglo XIX, los machos ancestrales, principalmente, corrían durante días para lograr su objetivo. Los machos cazaban en grupos comunicados

mientras que las hembras eran más dadas a recolectar plantas y atender niños. Quizás hembras selectas ("boticarias ancestrales") se hicieron expertas en el reconocimiento de plantas con propiedades medicinales. En ciertos tiempos y lugares, ciertos machos, por lo regular con una relación de padre a hijo, eran entrenados como "padres" de la tribu. Los comprendemos en retrospectiva como el político-sacerdote-chamán ancestral en una sola persona. Hoy en día, las actividades sociales proliferan conforme surgen más y más especialidades. Tenemos carniceros, pasteleros, fabricantes de velas, jugadores de béisbol, mecánicos de autos, agentes de seguros y reparadores de televisión. Nuestras escuelas y universidades registran una gran diversidad de campos académicos. Las ciencias biológicas por ejemplo, se han dividido en grandes subespecialidades: anatomía y ultraestructura, microbiología, biología celular, paleontología, fisiología, genética, biología molecular, etcétera. Por supuesto, todas ellas estudian aspectos de una sola Tierra viviente. La territorialidad académica, como el surgimiento de muchos oficios en la sociedad moderna, refleja el inexorable crecimiento de las poblaciones humanas y la eficiencia acrecentada que ganó con la división del trabajo. La especialización es parte de la respuesta de cómo la filosofía se desarrolló en la ciencia moderna: algunos proponen teorías y otros observan. Así mismo las áreas observadas se vuelven más pequeñas cada década conforme la cantidad de recolectores de datos se incrementa.

La tendencia hacia el incremento de la especialización no está limitada a los humanos. La especialización incrementa en los ecosistemas conforme se desarrollan. Cuando los ecosistemas boscosos y ripáricos se reestablecen después de un incendio, inundación u otra perturbación, la recuperación comienza con el rápido crecimiento de organismos del mismo tipo. Tales pioneros (ciertas bacterias, algas, pastos, dependiendo del sistema particular) se comportan de manera muy similar. Sus poblaciones crecen rápidamente para llenar el nicho disponible. Pero luego, inevitablemente, enfrentan los límites ambientales que restringen el crecimiento futuro. La falta de espacio, agua, fósforo u otros nutrimentos bloquean la expansión de poblaciones futuras. Para este momento las especies de crecimiento lento, la cuales fueron incapaces de establecer el ambiente original, se unen a las de crecimiento rápido para hacer un uso más eficiente de los nutrientes, fuentes de energía, agua u otras variables limitadas por el ambiente. Las comunidades de organismos de crecimiento más lento

y más estable de una localidad, los llamados ecosistemas clímax, finalmente reemplazan a los pioneros, algunas veces después de la sucesión de varias etapas intermedias. Estos grupos clímax de plantas, animales y microbios tienden a tener la mayor diversidad de especies, las interacciones más complejas y las mayores tasas de eficiencia energéticas con respecto a las comunidades que los precedieron.

La especialización, ya sea de ecosistemas, investigadores científicos o empleos urbanos modernos, genera la organización entre poblaciones de grandes números de individuos. Considera un ejemplo cercano a nuestro hogar. Una de las poblaciones humanas más densas en la Tierra está en nuestro pequeño, bucólico pueblo de Amherst, Massachusetts. La densidad poblacional de estudiantes en el área residencial sudeste de la Universidad de Massachusetts es de 5,400 por milla cuadrada. Nueva York solamente presume de 1,500 residentes en el mismo espacio. La razón es simple: las ciudades como Nueva York están densamente pobladas a causa de las oficinas en los rascacielos y las construcciones de apartamentos, muchos de ellos se vacían en las noches. Los dormitorios del Sureste, el más alto con tan solo veintidós pisos, sustentan un vasto número de vidas humanas por metro cuadrado de piso debido a que los estudiantes viven en filas repletas. Los dos estudiantes por cuarto carecen de cocinas, baños privados y espacios abiertos. Los neoyorquinos disfrutan de muchos parques, notablemente el Central Park y usualmente más de solo media habitación por persona. En los altos dormitorios de la Universidad de Massachusetts, construcciones especiales dedicadas a los servicios alimenticios proveen a miles de estudiantes en comedores dedicados a ello. Los espacios abiertos, zonas deportivas y dormitorios comunes se encuentran a cierta distancia. Los habitantes de Manhattan tienden a tener baño, cocina y zonas recreativas en la misma unidad, no en edificios especializados.

La eficiencia en la especialización tiene diversas consecuencias. A pesar de ser efectivas para la organización de cuantiosos individuos, la especialización nos separa de nuestro sentido de la totalidad. La ciencia, como una actividad internacional, puede ser más efectiva hoy en día que en el pasado, Sin embargo, cada vez más escasean los renacentistas multidisciplinarios familiares a virtualmente todo el conocimiento, hasta llegar a ser casi inexistentes. Ya nadie puede conocer

todas las ramas de la cultura. Sin embargo, quizás sea posible ver la totalidad. Ésta puede ser una razón de peso para el crecimiento de la ciencia popular, la cual permite al hombre común ver la totalidad —al menos desde la perspectiva de las ciencias naturales— y forza al científico o al escritor de ciencia a describír tal totalidad. También ésta es la razón del atractivo de la ciencia evolutiva. La evolución es una ciencia de conexión.

Antes de que la ciencia evolutiva incursionara en la conciencia humana, la noción de un todo operante era por lo regular una noción religiosa: el Dios único cristiano, judío o islámico. Cada forma de vida, cada especie nombrada se pensaba haber sido creada de manera separada por Dios, reflejando así variaciones en el diseño divino. El intérprete humano de tal diseño, sea un cura o santo, ocupaba un lugar privilegiado. Sin embargo, Lamarck y Darwin visualizaron una totalidad más realista. Sentaron la base para comprender cómo se vinculaban todas las especies de un organismo no por una deidad creadora del todo, sino por el tiempo. La genialidad de Darwin, y la de muchos otros historiadores naturales, criadores y geólogos cuyo trabajo sistematizaron, consistió en mostrar que todos los organismos vivos de hoy en día se conectan en el tiempo a través de ancestros comunes.

La mayoría de las personas educadas cree comprender las implicaciones de esta visión conectiva. Nosotros sugerimos que ciertas implicaciones básicas de la evolución darwiniana no han sido comprendidas. Vemos la conexión entre el crecimiento de un animal desde un óvulo fertilizado y el de la biosfera desde las primeras células. Ambas entidades se desarrollan y evolucionan, a través del tiempo. Ambos, el crecimiento de los niños y la evolución biosférica están relacionados con la expansión de diversos ecosistemas. El cambio de los seres vivos a través del tiempo requiere de un incremento en el número de células –acompañado de la muerte celular. A pesar de que mucha gente educada parece estar cómoda con la noción de que evolucionamos a partir de especies emparentadas a los simios modernos, la idea de que nosotros inicialmente descendimos de bacterias –gérmenes- raras veces se considera. El que nuestros propios cuerpos estén sobrepoblados de grupos celulares, los clones naturales de las células vivas con núcleo que incesantemente mueren, raras veces

se valora. Sin embargo, venimos de microbios simbióticos, de células nucleadas especializadas, de animales parecidos a gusanos y peces pulmonados, de reptiles e insectívoros, prosimios y simios antropoides. Venimos de forma en forma. En ningún momento murió nuestro linaje o el sistema en sí mismo desde el primer comienzo de la vida.

#### EL ESPACIO DE VERNADSKY, TIEMPO DE DARWIN

Conectarnos al panorama completo de la historia de la Tierra requiere una visión que se extienda más allá de nuestros antecedentes primates inmediatos y aún más allá de los mamíferos y reptiles que los precedieron. Los microbios fueron la primera forma de vida y los cambios en las comunidades microbianas constituyeron la base de la primera evolución. La transformación de células a organismos individuales más grandes, aunque se omita de la teoría zoocéntrica evolutiva clásica, es parte del legado de Darwin. El legado de Darwin es aquel de la conexión de la vida a través del tiempo.

El legado de Vernadsky es el de la conexión de la vida a través del espacio.

Vladimir I. Vernadsky (1863-1945) fue un individuo notable cuya aportación a las ciencias, se valora más en el Este que en el Oeste. Unos catorce institutos de la Unión Soviética se llaman como él, los sellos y estampillas de correo portan la imagen de su rostro barbado. Quizás el ateísmo oficial de la Unión Soviética creó una atmósfera intelectual y científica donde se asimilaran fácilmente las ideas de Vernardsky. Se adelantó a sus tiempos en su perspectiva de que la vida es la fuerza ecológica más importante y que la Tierra es una misma entidad interconectada que soporta a la vida. Aunque el geólogo suizo Edouard Suess acuñó el término "biosfera" (literalmente, esfera de vida) para complementar los términos "hidrosfera" (cubierta de agua de la Tierra) y "atmósfera", fue Vernadsky que le dio el uso común al término por medio de su libro *The Biosphere* en 1926. Este formidable trabajo fue traducido al francés en 1929, sin embargo no estuvo disponible en Inglés hasta 1998. Vernadsky, fue un químico que estudió cristalografía y siempre

estuvo interesado en la estructura de los minerales. Era un científico monista con discernimientos intelectuales muy innovadores. A diferencia de los vitalistas, que sostenían que debe haber una propiedad especial, única que le otorga la posibilidad de pensar y actuar por cuenta propia, Vernadsky vio la vida como una consecuencia natural de un universo químicamente activo. Los primeros vitalistas argumentaban que la vida debía estar compuesta de un material especial que la distinguiera de la materia inerte. Sin embargo, después de que Wohler sintetizó la urea, la cual está relacionada químicamente con el ácido úrico de la orina —un químico que contiene nitrógeno, oxígeno y carbono- en su laboratorio en 1828, el argumento de que la vida está compuesta de un material especial no se sostendría. Vernadsky llevó la noción un paso más adelante; vio a la vida como un fenómeno enteramente natural. Realmente, la palabra "vida" contiene una connotación vitalista, aquella de una entidad especial que no puede reducirse a física o química. Para evitar esta connotación, Vernadsky usó el término "materia viviente" en lugar de "vida".

Influenciado por el movimiento de armas, hombres, tanques y aviones en una escala global durante la Primera Guerra Mundial, Vernadsky vio a la vida (incluyendo la vida humana) como un mineral complejo. Para él la materia era un tipo de "agua animada". La vida, como un tipo fluido de sólido multicompuesto, era una forma de materia altamente cargada, reactiva y rica en energía. A decir verdad, aún con impurezas químicas y en una fase especial, la vida es principalmente agua salada. Vernadsky argumentó que a lo largo del tiempo evolutivo, más y más elementos químicos se involucraron en la circulación global de la materia viviente y que los rangos de la circulación elemental —de carbono, hidrógeno, nitrógeno, oxígeno, azufre y fósforo- tienden a incrementarse. El complejo mineral que es la vida también es transportable horizontalmente (por ejemplo, por medio de aire o agua) o auto transportante. Por ejemplo, las langostas, descienden y devoran campos de cultivos, después ascienden nuevamente a los cielos para trasformar agua salada rica en compuestos orgánicos horizontalmente sobre la Tierra. Tal movimiento masivo de poblaciones de insectos era, para Verndsky, "montañas voladoras".

La materia viviente, de acuerdo a Vernadsky y su portavoz moderno Andre Lapo (1987), es la fuerza geológica más fuerte. La

parte activa de la biosfera, una delgada cubierta de vida de veinte a treinta kilómetros de profundidad, va desde las esporas microbianas en la atmósfera hasta los ecosistemas de las zonas marinas abismales. La parte activa de la superficie de la Tierra asemeja la corteza de un árbol en crecimiento. La madera del árbol no está completamente muerta sino compuesta de tejido en un principio vivo integrado al sistema activo de transporte de agua y azúcares de la médula. De ahí que mucho del paisaje que vemos como mineral –arena, piedra caliza, grava, mineral de hierro- se haya formado por las actividades de la vida o haya pasado a través de una fase de producción en el interior de células. Ellos atestiguan "biosferas pasadas". Los acantilados blanquecinos de Dover son microbios formadores de esqueletos fosilizados, así como mucha de la piedra caliza alrededor del mundo. El suelo, uno de los primeros objetos de interés de Vernadsky (también interesó a Darwin, quién escribió una monografía de cómo las lombrices ayudan a producirlo), no existiría sin la intensa actividad biológica.

El suelo no existe en Marte o Venus; pero sí la grava llamada "regolita". Los suelos húmedos, fértiles y repletos de células de protistas y otros organismos, son un tipo de tejido de Tierra viviente. Su composición es determinada por la circulación mundial de elementos clave. Debido a que ningún organismo individual es inmortal y a que los materiales de los cuales están compuestos todos son limitados, los elementos químicos cruciales (carbón, oxígeno, azufre, fósforo y nitrógeno) se reciclan dentro de todos los ecosistemas y a una escala global. Los modelos computacionales de los geoquímicos muestran cómo el carbono, oxígeno, nitrógeno, agua y otros químicos circulan en la superficie terrestre. La modelación adecuada se ha convertido en una meta científica entre geoquímicos y bioquímicos en los años recientes después de que Vernadsky y Lapo enfocaran su interés en la vida terrestre como algo profundamente enlazado a la geología. La tendencia a vincular la biología con la geología se ha fortalecido, especialmente desde que James Lovelock publicara su original trabajo. La brillante introducción a la "Hipótesis de Gaia" fue un llamado a la comunidad científica para considerar "la vida y el ambiente como un sistema estrechamente unido", tal como lo dijera Lovelock. Absolutamente independiente del legado de Vernadsky, Lovelock, un químico, midió

las sorprendentes discrepancias químicas en la atmósfera de la Tierra. Vinculó estas anomalías a las actividades de la vida. Desde finales de los años cincuenta, Lovelock ha refinado, expandido y mejorado las descripciones de nuestro viviente, único y húmedo planeta. De manera creciente los diseñadores de modelos se han vuelto concientes de que la especialización académica tiende hacia la oscuridad: la vida como parte del "ambiente" no se puede ignorar en ninguno de estos modelos. La materia circula alrededor de la biosfera de la misma manera que lo hace dentro de nuestros cuerpos. Ambas, la biosfera y el individuo animal vertebrado contienen partes minerales duras como huesos, dientes, escamas, pelo que no están vivas por sí mismas.

La analogía entre huesos de mamíferos, árboles y la Tierra viviente se extiende más profundamente de lo que puedas pensar. Mientras que la vida no puede jactarse de influir en el corazón fundido de la Tierra, probablemente sí juegue un papel importante en el fenómeno geológico aparente de la presencia de agua en la Tierra (mantenida ahí debido a que las bacterias, plantas y algas remueven los gases invernadero del aire), el clima (debido a que las bacterias y hongos pulverizan y digieren rocas, haciéndolas sujetos de la erosión) y aún la tectónica de placas (como se discute a continuación).

Uno de los grandes avances desde que Vernadsky reconoció la vida como una fuerza geológica, ha sido la Hipótesis de Gaia de James Lovelock. Lovelock reconoce que la química atmosférica de la Tierra, sus temperaturas globales medias, la salinidad y la alcalinidad (pH 8.2) de los océanos no son aleatorios. Esta clase de modulaciones globales no quiere decir que la superficie de la Tierra es equivalente a un organismo (que no puede, a diferencia de la biosfera, sobrevivir de sus propios desechos y respirar sus propias excreciones gaseosas). Sin embargo, la superficie de la Tierra ciertamente tiene rasgos propios de los organismos. Está ampliamente constituida de células reproductivas, toma nutrientes y agua e incesantemente produce desechos. Ambos entran en asociaciones ecológicas, en ocasiones simbióticas que requieren absolutamente del reciclaje de desechos. Esto expande el reino celular. El resultado es que, con el paso del tiempo, el ambiente se torna crecientemente organizado, diferenciado y especializado.

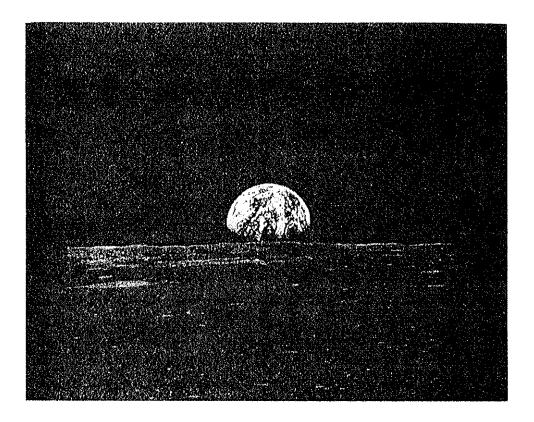


FIGURA 8.1 La Tierra de los astronautas del Apolo, como se ve desde la Luna

Finalmente partes del ambiente pueden llegar a organizarse dentro del cuerpo o como una extensión del cuerpo. No consideramos al calcio en nuestros huesos como "ambiente", pero así es exactamente como los huesos y muchas otras partes duras comenzaron en la historia de las células nucleadas. El calcio, un desecho tóxico, demasiado abundante en el agua marina, debía ser removido. Las substancias duras que se acumularon en las células, que de ahí fueron utilizadas para protección y soportes estructurales, fueron metabolizadas en carbonato de calcio (CaCO<sub>2</sub>) o en fosfato de calcio. Entre las colonias de células para las que probaron ser útiles éstas partes duras se encuentran nuestros ancestros los peces. Entre otros se incluyen los ancestros de los moluscos, artrópodos y el plancton con cubierta rígida conocido como diatomeas, foraminíferos yesosos y cocolitofóridos que después de sufrir de constantes lluvias a lo largo de millones de años, crearon los lechos marinos yesosos y arenosos que finalmente se convirtieran en los riscos blanquecinos de Dover (para más información

ver el famoso ensayo de T.H. Huxley "On a Piece of Chalk"). Este proceso tuvo dos efectos: creó una mayor superficie terrestre (tiza o piedra caliza y sedimentos arenosos), y enterrando grandes cantidades de calcio y carbono bajo la tierra, redujo los niveles de estos elementos en la atmósfera y océano.

El proceso de incorporación o reutilización de desechos, de crecimiento y reciclaje, del uso económico de materiales limitados en un espacio cerrado, vincula la noción Gaiana de que la Tierra tiene una fisiología con el énfasis de Vernadsky en la materia viviente como una extensión de la geología. Mientras que Vernadsky desarticuló la jerarquía entre la vida y la no vida terrestre demostrando la naturaleza mineral de la materia viviente, Lovelock hizo lo mismo al mostrar varios comportamientos fisiológicos de toda la biosfera. Las perspectivas de ambos hombres reflejan la interconexión espacial de los sistemas termodinámicamente abiertos que llamamos materia viviente con el ambiente del cual deriva su energía. La química de nuestra atmósfera no es para nada aleatoria. Se conecta directamente a la respiración —la respiración y exhalación de gases— por medio de muchos trillones de células. Todo el tiempo cada célula, cada cuerpo, cada ciudad intercambia gases con la atmósfera, agua y suelos de la Tierra.

La revolución geológica de los años sesenta y setenta estableció que la superficie de la Tierra está cubierta con enormes placas litosféricas húmedas y móviles. Previo al establecimiento de la teoría de la tectónica de placas como una explicación para la deriva continental, se asumió como verdadero lo obvio: la Tierra es sólida bajo nuestros pies, el piso se encuentra donde siempre ha estado –y, a excepción de los temblores, la tierra y mares no han cambiado en su distribución. Estas enormes placas de roca sólida, compuestas principalmente de basaltos pesados y granitos ligeros, que conocemos ahora, se generan en los bordes que retroceden y se destruyen chocando violentamente en los bordes subductivos.

Es posible que la tendencia propia de las placas continentales a moverse lateralmente sobre el manto fundido de la Tierra esté conectada a la vida. La presencia de agua en estado líquido sobre la superficie de la Tierra por cientos de millones de años comúnmente ha sido atribuida a la buena suerte de nuestro planeta. Sin embargo, el agua de la Tierra bien podría haberse disipado al espacio desde hace mucho tiempo, como aparentemente

lo hizo en nuestros dos vecinos, Marte y Venus. Sin las actividades de reciclaje por los seres vivos y la remoción del dióxido de carbono de la atmósfera también por ellos, la Tierra también podría haber perdido agua. El metabolismo, crecimiento y reproducción de las células la retuvieron. La fotosíntesis removió el dióxido de carbono en forma de gas invernadero presente en la atmósfera para producir todo tipo de compuestos orgánicos, manteniendo así el planeta lo suficientemente fresco de forma que el vapor de agua no escapara al espacio. Sin agua para lubricar, el movimiento de las placas corticales podría haberse detenido. La superficie viviente y húmeda de la Tierra retuvo las condiciones ambientales características de un sistema solar temprano. La vida, tal como Vernadsky la trazó y Lovelock la pintó, es un fenómeno planetario.

Ahora podemos comenzar a ver cómo el espacio Vernadskiano y el tiempo Darwiniano, están conectados al resto del universo físico. A través del metabolismo y la reproducción, la vida en la Tierra tiende a mantener ambientes termodinámicos característicos de etapas tempranas del desarrollo del planeta. Nuestros propios cuerpos orgánicos y líquidos, como aquellos de todos los animales, plantas y microbios, son una especie de cápsula del tiempo que contiene el ambiente químico de la Tierra como era hace tres mil millones de años. El pasado se preserva internamente por medio de prodigiosos flujos de energía solar capturada por la fotosíntesis o reacciones sumamente calientes en las entrañas de la tierra. El ambiente interno en donde ocurre la evolución es dinámicamente estable y autoregulante. La fisiología azul marino de la biosfera mantenida ampliamente por las interacciones químicas y biológicas de los miembros de comunidades microbiales requiere de un incesante flujo de energía del exterior del sistema. La vida es celular y está ligada a la Tierra, sin embargo es también un fenómeno geológico y solar.

LAS EDADES ARCAICAS, PROTEROZOICAS Y FANEROZOICAS DE GAIA James Lovelock tuvo otro de sus chispazos de genialidad al nombrar "Gaia" a su hipótesis. El nombre (del griego antiguo

Diosa de la Tierra), sugerido por su vecino en Cornwall, el novelista William Holding, resultó mucho más atractivo que "la Tierra como un sistema químico homeostático". Lovelock argumentó que la Tierra es un sistema fisiológico y como en cualquier sistema fisiológico, es posible detectar la regulación por medio de: temperatura, flujo y composición gaseosa, sal, concentraciones de alcalinidad y acidez, todas ellas son dinámicamente estables. La fisiología se puede inferir fácilmente a partir de medidas. Al dar al planeta el nombre de una Diosa griega, Lovelock en un acto de bautismo, hizo memorable su idea tanto a la ciencia como a sus enemigos. Personalizó el objeto de estudio y enfocó la atención de sus colegas en las propiedades emergentes de ella. "Gaia" fue reducida, en la mentes de muchos, al eslogan: "la Tierra es un organismo gigante" -de hecho un organismo "femenino" gigante. ¿Cómo, -nos quejábamos con Lovelock, puede ser la Tierra un "organismo" siendo que ningún organismo vive de su propio desecho? ¿Por qué insistes en promover la imagen de la Tierra como un sólo ser gigante, preguntamos, cuando le quita crédito a la ciencia y potencialmente enfurece a serios colegas? Sugerimos llamar Gaia a un ecosistema gigante, lo cual reconoce la pluralidad de los seres componentes. Lovelock no estuvo de acuerdo. Encuentra el término "ecosistema" engorroso, difícil de definir y totalmente opaco para aquellos que no son familiares a la ecología. Además, defiende su metáfora de la Diosa. Explica que "si los demás piensan en la Tierra como un ser viviente", "la respetan y aman; si se concibe al planeta como un montón de rocas a nadie le importa patearlo, maltratarlo y golpearlo. Claro que Gaia no es un solo organismo, ni un tipo de deidad, pero está viva y merece nuestra reverencia y comprensión".

El mejor libro de Lovelock, *The Ages of Gaia* (1988) explica atractivamente el desarrollo de la Hipótesis de Gaia, ahora Teoría de Gaia, así como el desarrollo del planeta mismo. Rastreamos a la Tierra desde el nacimiento del sistema solar al que pertenece, a través de la adolescencia y su madurez, como un sistema viviente. Somos cómplices de la ciencia y de los científicos que nos muestran cómo sus fueron divulgados secretos más personales. Estamos de acuerdo con la historia médica de 4,000-millones-de años de Gaia, seguimos sus múltiples cambios y pasos de maduración, de la misma manera vislumbramos su posible vejez y muerte. La analogía de Lovelock entre

nuestras propias secuencias de desarrollo con sus predecibles sensibilidades y el sistema con el tamaño del planeta, que se denomina como fisiología de Gaia, verdaderamente funciona. No obstante "geofisiología" suena más científico, lo acuñó Gaia. Es "Gaia" y como "Gaia" se quedará. Gaia es el sistema interactivo en la superficie de la Tierra, abastecido con gradientes energéticos solares y geotermales, que mantienen la temperatura, cercana a los 18 grados centígrados. Frente a las amenazas ácidas, su alcalinidad es de pH 8.2. La presión atmosférica del gas reactivo (por ejemplo el oxígeno, al 21%) está lejana del equilibrio. La nueva ciencia Gaiana, mucha de la cual se esconde bajo el nombre de CST (Ciencia Sistémica de la Tierra) es robusta. Para más información, ver "Gaia and the Colonization of Mars", "Gaia and Philosophy", y "A Good Four-Letter Word", en la Parte III Gaia (páginas 125-261) en *Slanted Truths* (1999) donde explicamos la Hipótesis de Gaia y sus implicaciones para nuestras vidas.

La teoría Gaia original involucró tres sistemas mantenidos activamente: temperatura, composición química de gases (en particular oxígeno) y acidez-alcalinidad. Nuevos trabajos trataran de responder cuestiones adicionales planteadas por Lovelock: ¿cómo es "Gaia Acuática"? o "¿se ha retenido el agua en la Tierra (a diferencia de Marte y Venus) debido a la vida?", el tamaño de Gaia ("¿qué tan profundamente se extiende la vida y sus compuestos orgánicos acompañantes hacia el interior de la Tierra?") y ¿es la concentración de sales (y la de otros minerales) un fenómeno de Gaia?" a otros se les ocurre: ¿es el granito una piedra Gaiana?¿Está relacionada con la distribución de las grandes formaciones de hierro a lo largo del tiempo y el espacio directamente con el génesis y desarrollo de la vida? Como Lovelock lo señalara más de una vez, el poder de una buena teoría científica consiste en menos de lo que definitivamente explica y más sobre las interrogantes, buenas observaciones y experimentos precisos que estimula. Bajo este criterio, Gaia es una teoría científica. La personificación de Gaia en el libro de sus "Edades" no es/ un truco mercadotécnico; es un aditamento para diseminar los aciertos básicos de la compleja idea.

La metáfora de Gaia como una diosa antigua voluntariosa permitió a Lovelock escribir sobre la historia de la Tierra en una manera accesible

a los lectores. Algunos lectores pueden resultar poco familiares a la "división tiemporocas", la gran escala temporal remota que organiza enormes cantidades de datos geológicos. Aquí es útil una perspectiva Gaiana del tiempo remoto. Los "eones" son las mayores divisiones de la escala geológica y después del eon Hadeano (infernal) en el que no existiera vida, hay sólo otros tres eones: el Arcaico, Proterozoico y Fanerozoico. Necesitamos estar familiarizados con estos tres para comprender el origen de las especies. Gaia, el sistema viviente, nació en el mero principio del eon Arcaico, hace unos 4,000 millones de años. El Arcaico fue una era de gran actividad tectónica y meteórica, cuando la cubierta sólida de la tierra se solidificase a partir de piedra fundida y la liberación de gases del interior del planeta creara la atmósfera. Este eon duró 1,500 millones de años. La mayoría de las rocas del eon Arcaico son basaltos obscuros y sus organismos son las bacterias.

Durante el eon Arcaico la Tierra tenía poco oxígeno en sus piedras. Hace unos 2,500 millones de años se produjo un incremento de oxígeno, marcando el comienzo del eon Proterozoico. Para hace unos 1,800 millones de años el oxígeno era abundante, las piedras continentales graníticas dominaron la escena y la célula nucleada hizo su aparición. Biológicamente, el eon Proterozoico es la era de las bacterias aeróbicas y los protoctistas. Estos dos primeros eones de Gaia, los eones del microcosmos, terminaron hace 541 millones de años al comienzo del Cámbrico. El Fanerozoico, el eon más corto y el más familiar, comienza en la frontera entre el Precámbrico y el Cámbrico. Éste margen se señala oficialmente en el Mistaken Point, en la península de Avalon, Newfoundland, Canadá. En este lugar donde los fósiles del Cámbrico (Eón Fanerozoico) están sobre un exceso de fósiles del eon Proterozoico, la biota ediacárea, es relativamente accesible. Una locación geológicamente aún más dramática de fósiles como el Río Aldan en Siberia es inaccesible para aquellos que carecen de tiempo, dinero, grandes botes y habilidades técnicas de escalada. En muchos otros avistamientos de rocas de la frontera entre el Precámbrico y Cámbrico, la preservación es pobre, las secuencias sedimentarias están ausentes o el acceso es casi imposible. El presente Eón comenzó con la

famosa explosión de partes duras animales: esclerites, conchas, caparazones de trilobites, algas cubiertas de carbonato de calcio y bolitas fecales. El inicio del Fanerozoico todavía se malinterpreta en muchos museos del mundo como el comienzo de la vida. Las divisiones bien sabidas del Fanerozoico incluyen el Paleozoico, la era de los animales marinos con conchas; el Mesozoico, la era de los reptiles; y el Cenozoico, la era de los mamíferos. Sin embargo, Gaia era ya una matrona madura cuando comenzó el Fanerozoico. Hace unos 450 millones de años ganó su cubierta verde: los árboles de bosques y las plantas herbáceas comenzaron a decorar las superficies terrestres alguna vez cubiertas solamente por cianobacterias y algas.

Gaia muestra varios signos de su edad para cuando se comienza a vislumbrar el eon Fanerozoico hace 541 millones de años. Ha sufrido ya la mayor amenaza a su supervivencia desde su nacimiento tumultuoso en el Arcaico inferior. El evento fue por mucho, mucho peor que la gran pérdida de los dinosaurios cuando varios de sus compañeros planetarios fueran eliminados después de que la colisión del meteorito Chibchulub con la Tierra hace 65 millones de años cambiara el clima. Aún la pérdida del 75% de los principales taxa hace 225 millones de años en la llamada frontera P/T -extinción permotriásica- palidece al compararse. Más bien la vida de Gaia, el sistema fisiológico planetario total, fue amenazada a muerte cuando se estableció la mayor era del hielo conocida: hace 600 millones de años, la "Tierra Bola de Nieve" de la cual hay evidencia del Proterozoico tardío en todo el mundo. Los glaciares penetraron aún en las regiones ecuatoriales. Las rocas carbonatadas se acumularon en grandes capas, el dióxido de carbono se acumuló bajo el hielo y paulatinamente gracias a la acumulación de gases invernadero por la escasa fotosíntesis se calentó la atmósfera que a su vez derritió el hielo. Este ciclo se ha repetido varias veces antes de que Gaia finalmente prevaleciera.

Durante cien millones de años, hace unos 541 millones de años, la Tierra estaba rebosante de formas de vida más grandes, diversas y sorprendentes. La gran ecóloga angloamericana, G. Evelyn Hutchinson describió la historia de Gaia como la obra ecológica en el teatro evolutivo. El teatro, el planeta Gaiano, persiste pero

cambian los actores en el drama ecológico. Algunos renuncian, otros son despedidos. Se forman nuevas especies por medio de combinaciones y alianzas entre los viejos. Las mutaciones al azar y otros cambios genéticos afinan y puntualizan las nuevas lealtades. La obra ecológica sobre el escenario evolutivo continúa con nuevos actores jóvenes y amolda los viejos, cambiando incesantemente los papeles y escenas con nuevos compositores y poetas. Vale la pena observar y participar en las acciones de Gaia. Quizás continuará por otros 4,000 millones de años, cuando muera debido a la muerte del sol mismo. Mientras tanto, se desplegará el drama y Gaia prosperará.

# EUCARIOSIS EN UN MUNDO ANÓXICO

"Eucariosis" es la transición de bacterias a nuestro tipo de células (esto es eucarióticas). En la historia de vida, las células con núcleo, las células eucarióticas aparecieron por primera vez en el registro fósil durante el Eón Proterozoico. La evolución más temprana de seres vivos hechos de una célula nucleada, los protistas, dejaron descendientes: amibas, euglenas y ciliados como *Euplotes* o *Paramecium*. Todos los organismos visibles –plantas, animales y los "microbios de mayor tamaño"- están compuestos de muchas de esas células. Puesto más sencillo, la eucariosis se refiere al mayor paso evolutivo que ha ocurrido en la historia de la vida. No existen eslabones perdidos entre eucariotes y bacterias ni en los fósiles ni en la vida. La aparición repentina de los eucariotes en el escenario evolutivo fue genuinamente discontinua y no de manera gradual. ¿Cómo sucedió? ¿Cómo se relaciona el origen de las células nucleadas con nosotros, las personas?

La mayoría de la gente se subscribe a cierta clasificación folclórica. El mundo de la vida se divide en tres grandes categorías: animales,

plantas y gérmenes. (Otras personas asumen, al menos tácitamente, cuatro categorías: animales, plantas, gérmenes y personas; pero aquellos que niegan la naturaleza animal de las personas difícilmente estarán leyendo este libro.) Toda persona educada posee información médica que asume que los humanos son mamíferos emparentados a las ratas y ratones. Cualquiera que preste atención, estará de acuerdo en que las personas tienen esqueletos óseos con vestigios de cola, con pulgares contrapuestos, visión tridimensional, dientes y otras características que nos colocan precisamente entre los mamíferos primates. Aún con escasos conocimientos científicos, el lector puede reconocer instantáneamente la naturaleza cordada (espina dorsal, sistema nervioso con cerebro), mamífera (pelos, glándulas mamarias) y primate (manos parecidas a las del chimpancé, dientes, postura y comportamiento social) de todas las personas. Claro que todas las personas de hoy en día pertenecen a la misma especie, *Homo sapiens*—debido a que todas ellas, en principio, pueden aparearse y producir descendencia potencialmente fértíl.

Los microbios (bacterias, los protoctistas y hongos más pequeños) fueron descubiertos por primera vez por el tapicero holandés Anthoni van Leeuwenhoek, quien hizo sus propios microscopios alrededor de 1675. El químico francés Louis Pasteur mostró el mundo microbiano muy diferente del mundo ordinario de organismos grandes. Las prácticas de Pasteur influenciaron poderosamente a una nueva ciencia que estudió intensamente la relación de las bacterias y levaduras con el hombre. ¿Estuvo correlacionada la presencia de pequeños puntitos (poblaciones de bacterias) en crecimiento con la fiebre puerperal? ¿Fue un virus el causante de la infección de la fiebre aftosa? ¿Se correlacionó la aparente habilidad de pequeños brotes esféricos para producir alcohol con la tendencia del jugo de uva a convertirse en vino? Aún hoy en día el conocimiento básico sobre las vidas de los microbios es difícil de encontrar en las literaturas médicas, biológicas y de nutrición. Los "hechos" se enseñan con base en lo estrictamente necesario. Por ejemplo, la Spirulina que es un aditamento alimenticio saludable común. Sin embargo se vende como un "alga", siendo que indudablemente se trata de una bacteria fotosintética productora de oxígeno. La honestidad no siempre es la mejor política: el promover deliberadamente beber una solución bacteriana podría ser comercialmente incauto.

La similitud entre plantas y animales no es intuitivamente obvia, pero están mucho más cercanamente relacionados entre sí, que con las

bacterias. En la naturaleza existe una discontinuidad mucho mayor entre las bacterias y todos los demás que entre cualquier planta y cualquier animal. Este concepto es difícil aún para naturalistas y otros que conocen la existencia del mundo microbiano. Sin embargo desde finales del siglo XIX, el trabajo de cientos de científicos ha estado coincidiendo en esta idea relativamente nueva. La mayor discontinuidad evolutiva en este planeta no es entre animales y plantas; es entre procariotes (bacterias sin un núcleo rodeado por membrana) y eucariotes (todas las demás células con núcleo rodeado por membrana). La historia detallada de esta gran discontinuidad está conectada al origen de las especies.

La historia de la historia celular es la historia de cómo las células comenzaron a especiarse. El ver como, nos permite regresar a examinar más detalladamente una materia profundamente relacionada al origen de las especies -el aumento de los descendientes bacterianos acompañado del aumento de la especiación. Las especies son unidades reales fáciles de describir para los organismos que se reproducen por apareamientos fértiles. Los chimpancés se aparean con chimpancés, los ovarios de las flores de maíz son fertilizados por el polen de maíz y el esperma de rana fluye hacia los huevos de rana convirtiéndolos en huevos fértiles que forman renacuajos. Sólo miembros de la misma especie copulan, fertilizan, desovan, produciendo nuevos miembros de la misma especie. Pero antes de las primeras células nucleadas, la Tierra solamente albergaba bacterias y con las bacterias las reglas de apareamiento en apariencia simples son distintas. Primero, ya sea con una célula o con varias células, todas las bacterias se reproducen todo el tiempo sin ningún acto sexual. Más aún, muchas, sino es que casi todas las bacterias en la naturaleza son organismos multicelulares. Segundo, cuando las bacterias se involucran en el sexo son promiscuas. Todas se pueden aparear de alguna manera (pasar y recibir genes) con bacterias de tipos totalmente diferentes. Y todo este apareamiento e intercambio de genes involucra la recombinación genética pero no la reproducción.

Éste es el punto. Para comprender el origen de las especies necesitamos estar de acuerdo en lo que son, pero somos muy inconsistentes. Los zoólogos y botánicos a menudo están satisfechos con la regla general de que miembros de la misma especie producen descendencia fértil, mientras miembros de especies desiguales no lo hacen. Sin embargo en la mayoría de las ocasiones los biólogos, zoólogos,

y demás biólogos asignan organismos a especies basándose en la morfología: la apariencia general y comportamiento de los cuerpos. Los bacteriólogos pueden usar la morfología solamente en el caso de bacterias conspicuas, de mayor tamaño o distintivas como mixobacterias, espiroquetas y muchas cianobacterias. En los demás casos emplean una regla general distinta: si dos tipos de bacterias comparten el 85% de sus rasgos medibles, se toman como miembros de la misma especie. Si disfrutan del 84% o menos de sus rasgos en común pertenecen a especies diferentes. Los bacteriólogos practicantes están concientes de la arbitrariedad de esta definición, teniendo en cuenta lo rápido que cambian sus rasgos las bacterias. Más bien la regla general, es que las especies bacterianas cambian todo el tiempo. Algunas bacterias pueden cambiar de "especie" en unas cuantas semanas al colocarlas en un refrigerador o un incubador tibio. Los zoólogos, botánicos, micólogos y aún algunos protistólogos nunca estarán de acuerdo en que un mes en el refrigerador es suficiente para que una especie cambie a otra.

Nuestra nueva definición de especie, la cual establece que los organismos con el mismo número y tipo de genomas integrados en común pertenecen a la misma especie, depende del reconocimiento de que todos los organismos nucleados están compuestos. Todos son productos de simbiontes integrados. La idea es que si dos organismos (individuos) son miembros de la misma especie, entonces están compuestos precisamente del mismo grupo de simbiontes. Debido a que las bacterias no están formadas por la integración de simbiontes, carecen de especies. La ventaja de nuestro análisis está en que todos los organismos nucleados son asignables a especies sin importar si alguna vez llegan a tener sexo. Si dos protoctistas comparten el mismo grupo de genomas bacterianos u otros —eso es, si comparten los mismos ancestros, hechos de grupos de genes particulares- por definición pertenecen a la misma especie. Lo mismo es verdadero para dos hongos, dos animales o dos plantas.

"Eucariosis" se refiere al drama en sí, al origen evolutivo de las células nucleadas más tempranas. Los primeros eucariotes fueron protoctistas. Los protistas, miembros más pequeños del reino protoctista, evolucionaron por la adquisición e integración de ancestros bacterianos específicos; los protoctistas más tempranos debieron haber sido protistas anaeróbicos en ambientes libres de oxígeno.

Antes de los eucariotes, eso es, antes de que cualquier protista evolucionara, el mundo era anóxico y completamente bacteriano. No existían especies en el Eón Arcaico. Los eucariotes más tempranos, los primeros protoctistas, fueron las primeras especies en la Tierra, aunque no los primeros organismos. La adquisición e integración de genomas extraños por primera vez no sólo dio pie a los eucariotes más tempranos, dio pie a las primeras especies en la historia de la vida.

Conforme las relaciones casuales entre bacterias con diferentes capacidades se volvieron irreversiblemente íntimas, esos complejos bacterianos generaron la célula protoctista. Los eucariotes más pequeños, los protoctistas más tempranos, dieron pie a los ancestros microbiales de todas las formas mayores de vida.

Muchos de los protoctistas más pequeños, por definición protistas, viven felizmente sin oxígeno. Así mismo, el oxígeno para ellos es un veneno instantáneo. Entre estos seres que evitan el oxígeno se encuentran las arqueoprotistas, los "protistas amitocondriados". Este filo de cientos de especies vive en hábitats tales como los intestinos de mamíferos e insectos o en lodos ricos en sulfuro. Creemos que estos protistas amitocondriados son representantes vivientes de los ancestros de todos los organismos nucleados (ver Figura 9.1). No metabolizan oxígeno ni se reproducen sexualmente, pero están claramente especiados. Por ejemplo, las dos especies nadadoras encontradas en las termitas comedoras de madera seca, *Metacoronympha kirbyii* y *Trichonympha ampla*, pueden distinguirse fácil y consistentemente.

Si aceptamos la idea de que las especies se originaron en los eucariotes antes de la aparición de ya sea la respiración de oxígeno o meiosis, el tipo de división celular involucrada en la fertilización sexual, podemos resolver el dilema Darwiniano del origen de las especies desde el comienzo de la especiación misma. Las especies familiares estables pueden ser denominadas, identificadas y clasificadas una vez que estemos de acuerdo con que la existencia de las especies mismas y el proceso de especiación, no tiene lugar en el mundo bacteriano.

La especiación en sí, es de esta manera un resultado de la evolución. Las especies no sólo no son formas platónicas ideales y eternas, sino que apenas comenzaron a

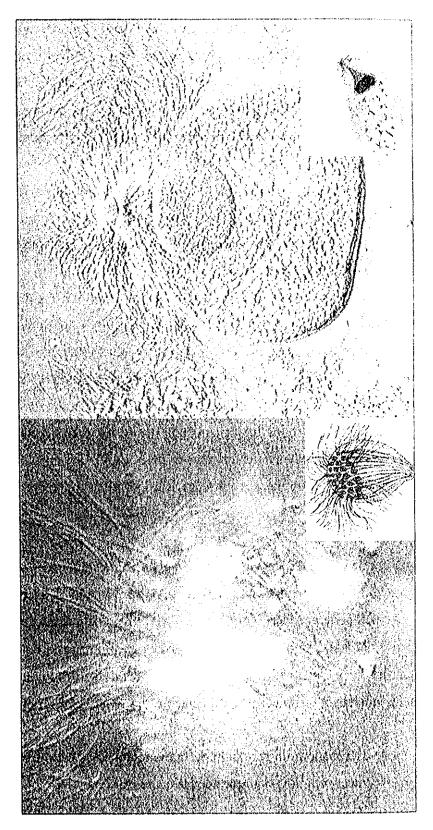


FIGURA 9.1 Protistas digestores de madera en termitas: Metacoronympha, Trichonympha

existir en los últimos 2,000 millones de años, después del origen de la célula nucleada.

Las bacterias existen en un millón de formas. Algunas fotosintetizan, muchas convierten pequeños compuestos orgánicos en millares de compuestos mayores. Otras acumulan hierro para producir imanes en sus cuerpos. Algunas otras nadan hacia la luz y lejos de los ácidos. El mundo de las bacterias posee casi todos los talentos que asociamos con la vida de plantas o animales. Las nuevas especies no aparecen cuando un organismo hereda "características adquiridas" sino cuando adquieren otros genomas, organismos totalmente diferentes con paquetes completos de genes que determinan las características en cuestión. Jean Baptiste Lamarck estaba en lo cierto: la herencia de características ocurre, pero sólo cuando las características en cuestión son determinadas por los genomas de los organismos adquiribles. Charles Darwin también estaba en lo cierto: las nuevas especies aparecen cuando los organismos recientemente adquiridos se integran, dejan descendencia y son perpetuados por la selección natural. El origen simbiogenético de las especies está firmemente establecido en el trabajo de ambos Darwin y Lamarck.

### EL THIODENDRON DE DUBININA Y LA SANGRE DE DENNI

Aunque muchos estarán en desacuerdo con nuestras conclusiones, todos los capítulos previos de este libro están basados en ciencia bien establecida. Aquí narramos una historia peculiar en donde la ciencia aún está en progreso y aún no se ha verificado cada detalle.

¿Cómo evolucionó el núcleo, la característica distintiva y definitiva de las células de todos los organismos eucarióticos? Probablemente no por mutación. El origen de la célula que es el ancestro común de toda la vida especiada muy probablemente involucró "consorcios bacterianos", bacterias viviendo con y dentro de otras bacterias.

Érase una vez en el Eón Proterozoico, hace aproximadamente unos 2,000 millones de años, un organismo llamado *Thiodendron latens* quien habitaba en las zonas costeras de todo el mundo. Aún puedes encontrarlo aquí y allá. (Observa el resumen de las "divisiones geológicas temporales de rocas",

la escala del tiempo completa, en el Cuadro 9.1). Este Thiodendron, que se ve como masas de cosas filamentosas y huele a sulfuro, fue estudiado por el ecólogo microbiano ruso S. A. Perfiliev a mediados del siglo XX. Y fue él mismo quien lo nombrara Thio (sulfuro) dendron (dedo) latens (tendido) cuando observó que éstas células filamentosas se encontraban colmadas de diminutas bolas globulares amarillas en intervalos a lo largo. Algunos de los filamentos enmarañados, sumamente delgados de tan solo un micrómetro de ancho, tenían hasta un metro de largo. Perfiliev ha sido pionero en la colocación de capilares de vidrio dentro de sedimentos lodosos no sólo para muestrear las capas de bacterias sino también para medir el intercambio gaseoso de los microbios residentes. De regreso en el laboratorio, donde cultivó grandes cantidades de Thiodendron, notó la capacidad no sólo para producir el olor a huevo podrido del sulfuro de hidrógeno sino también para oxidar el sulfuro de nuevo a glóbulos elementales de azufre. Cuando el oxígeno penetró en los filamentos enredados, los glóbulos amarillos de azufre cambiaron. Aparentemente la bacteria pudo oxidar el azufre hasta sulfato (químicamente, el ión sulfato soluble, SO<sub>4</sub>=) el cual desapareció en solución al entrar en contacto con el agua. Perfiliev reportó que las células bacterianas filamentosas, frecuentemente portaban pequeñas células móviles, nadadoras flageladas que participaron en la producción de sulfuro de hidrógeno. En breve, Perfiliev insistió en que Thiodendron, como muchas otras bacterias tales como Caulobacter y Chondrococcus, disfrutaban de una compleja historia de vida en la que los filamentos se alternaban con flagelados unicelulares. De cualquier manera Thiodendron, a diferencia de éstos otros dos géneros, transformaba el azufre del ión sulfato (SO<sub>4</sub>=) a ya sea la forma elemental (S), la forma tiosulfato HSO<sub>4</sub>-, o el estado reducido (H<sub>2</sub>S). Así entonces, si el oxígeno se introduce, este organismo transforma cualquier azufre de alrededor al estado oxidado (SO<sub>4</sub>=). La forma de azufre que el organismo produce depende de la disponibilidad de oxígeno.

Perfiliev murió antes de que las poderosas técnicas de microscopía electrónica de sección fina fueran de uso general. Fue sucedido por su estudiante G. A. Dubinina, que, en el 2002, al final de su carrera como microbióloga, aún trabajaba en el instituto de ecología microbiana en la Universidad de Moscú.

DIVINONES EN TIEMPO ĜI DI ÓGRO		A VENTOS PRINCIPALES		
EÓN	ERA	PRINCIPALES ACONTLUMIENTOS	NIVEL DE LYOLUCION CELCUAR	TRANSICIONES
	CINOZOCO	Mainteve	Tecanous and	4
ÿ	MESOZOICO	Denostrates	Estingenies erefacions	c-batt/acten
2	PALEOZORCO	Авсольскі пратралу за в формациона.	Example a roa de las parcées celulares	
Lanctowine		Stantas Goodings	Erabiliones y tigatos vegetales	ране» даны
5 9 8	St ni Moli	The season of the more of vertical or of a Algorian caliza	Um in y intre células, tepclos (miniales	
الهاودي		Estremanolitos curbonatarios, acritius o	equistus spanales) sexo meiódico	
Principaline (Neopolicies o		Léaba de los primeros organismos am icados foram ión de bunhas ferricas, inaviendo	enfizenes del mícleo a partir de concurantiguates quancias, consorcios	2 Vicefores
	INTERIOR	a mise of the first spiritude, in obvice me a mise of the first spice spirits figure Recas gramms as	Sucterias nessásicas Istosánasas soxigidás a	
Accito	SUPERIOR	Océanis tocas basalta es Itanias de dientin a fívidad teclônica	Eta de las bacterias amorobicas	The second secon
		Primens esticantolitos. microfosties y evidencia reotópica de vida	Orgen de la vidu (celulas bacterianas)	1
	INFERIOR	Sistema Vietradium consolidado		Vida
egy,	CILBRA SIN JOR'AS	Brushardan de metropius	Moreordos y roccio liniaga	
å.	1	former consider Cuna	silinen talt era	

Cuadro 9.1- Escala Geológica del Tiempo\*

Dubinina tenía interés en trabajar las etapas del desarrollo en la historia vital del *Thiodendron latens* de Perfiliev en una mayor escala. Colectó su organismo en lugar original visitado por Perfiliev arriba de San Petersburgo en el Mar Blanco. Y también en el centro de salud de Staraya en los baños de lodo del Lago Nizhnee cerca de Moscú. Durante varios años Dubinina y sus colegas intentaron hacer una descripción moderna de *Thiodendron* basada en

análisis de microscopía electrónica, pruebas fisiológicas de producción de sulfuro y otros trabajos de laboratorio. En general Dubinina y muchos estudiantes e investigaciones posdoctorales confirmaron la descripción original de Perfiliev. Imagina su sorpresa, cuando al intentar cultivar Thiodendron en un cultivo de laboratorio, pusieron las masas filamentosas y sulfurosas bajo condiciones totalmente anóxicas y los filamentos, pero no los bacilos nadadores, se transformaron en delgados y largos filamentos. ¡Se convirtieron en espiroquetas! Los bacilos nadadores, identificados como la bacteria común reductora de sulfato Desulfobacter continuaron nadando, mantuvieron sus formas y produjeron H2S. En contraste los largos filamentos, se rompieron en hilos espirales mucho más cortos indistinguibles de las espiroquetas normales. Este cambio requirió la remoción total del gas oxígeno del ambiente. Si después se exponían a pequeñas cantidades de oxígeno, los filamentos originales continuaban oxidándolo a azufre elemental, el cual depositaban dentro de sus células. Si la cantidad de oxígeno ascendía, las espiroquetas se estiraban. Sus células permanecieron muy delgadas pero se hicieron cada vez más largas. Incapaces de dividirse, las células simplemente se alargaron. Sólo después de sobrevivir por un largo tiempo en el estado estirado finalmente murieron, presumiblemente por la exposición al oxígeno.

El grupo de Dubinina encontró al menos cuatro grandes grupos de *Thiodendron*, cada uno compuesto de bacterias nadadoras reductoras de azufre muy similares y espiroquetas ligeramente diferentes. En lugares del Océano Pacífico como la Isla Yankich en la Bahía de Kraternaya y en Papua Nueva Guinea, el *Thiodendron* fue extraído de depósitos de veinte milímetros de grueso. Todos ellos, al ser colocados en un medio adecuado sin oxígeno, originaron una tercera población de espiroquetas de vida libre. Los autores invalidaron el nombre *Thiodendron* cuando aclararon que éste no era solamente una bacteria con un complejo ciclo de vida; se aislaron los dos tipos de bacterias sumamente distintas: un pequeño bacilo nadador que producía sulfuro de hidrógeno y una espiroqueta que prosperaba en la presencia de sulfuro de hidrógeno el cual no podía producir por sí misma. Las asociaciones estables de bacterias absolutamente diferentes son conocidas como "consorcios bacterianos". Dubinina y sus colegas señalaron que el

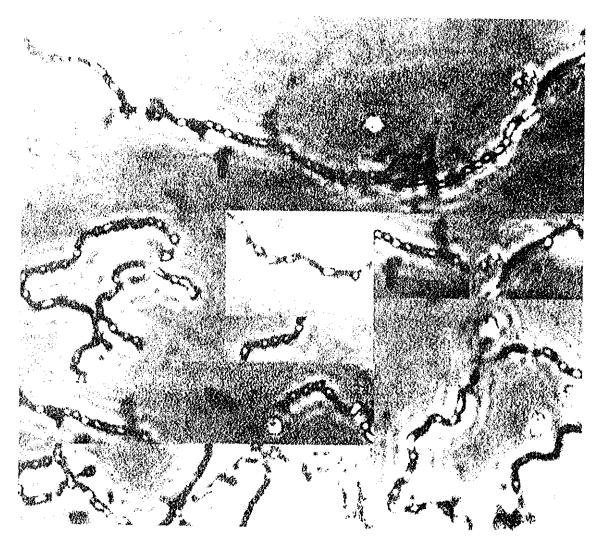


FIGURA 9.2 Thiodendron latens en un cultivo con baja concentración de oxígeno

nombre de especie *Thiodendron*, se le ha dado a un consorcio de dos especies. A continuación describieron cada miembro del consorcio. El primero, *Desulfulfobacter* es el pequeño flagelado con pared celular que reduce el sulfato y produce sulfuro; degrada azúcar mientras respira el sulfato a sulfuro. El otro miembro del consorcio, la *Spirochaeta*, oxidadora de sulfuro, convierte el sulfuro en glóbulos de azufre que almacena en su cuerpo. La espiroqueta vive de la energía y alimento que finalmente surge de las grandes cadenas de celulosa que al degradar las paredes celulares algales, cortándolas con enzimas celulasas obtiene un azúcar llamado celobiosa. Muchos caracoles, hongos y bacterias costeras producen enzimas celulasas. La espiroqueta formadora de filamentos se desarrolla,

como casi todas, gracias a la celobiosa; y provee de productos del rompimiento del azúcar a su asociado reductor de sulfato.

El trabajo de Dubinina se publicó por primera vez en inglés en 1993, en la profesional revista rusa *Mikrobiologiya*. Ella y sus colegas señalaron que las espiroquetas pueden tener claramente una importancia geoquímica en la transformación del azufre en los litorales marinos. Sólo después de que recibiéramos un paquete de fotografías de la Profesora Dubinina nos dimos cuenta de que habíamos visto al *Thiodendron* muchas veces. Pero siempre lo habíamos descartado como una bacteria costera ordinaria oxidadora de azufre como *Thiothrix*, *Vitrioscilla* o *Beggiatoa*, las cuales crecen en aglutinaciones blanquecinas (Figura 9.2).

Ningún antecedente evolutivo importante se extingue sin dejar rastro. Pensamos que *Thiodendron*, es un legado viviente del primer paso en el origen simbiogenético de las células nucleadas. Lo que comenzó como un consorcio, extremadamente similar pero no idéntico a *Thiodendron*, se convirtió en una quimera, en un nuevo individuo. Dos bacterias sumamente diferentes —una del tipo que oxida el sulfuro a azufre, y otra que lo reduce de nuevo a sulfuro- se fusionaron. Las dos se hicieron una por medio de una consolidación simbiogenética, y así esta quimera fue el ancestro de todos nosotros.

Durante muchos años Dennis Searcy, un colega de la Universidad de Massachussets, ha argumentado que el "citoplasma fundamental" de todas las células nucleadas evolucionó de un microbio de vida libre sin pared celular parecido al que cultiva en su laboratorio llamado *Thermoplasma acidophilum*. *Thermoplasma acidophilum* es sólo un poco lento. A diferencia de *Desulfobacter* no es flagelado ni está rodeado de una pared celular. Debido a que el citoplasma no está rodeado por una pared rígida, *Thermoplasma* cambia de forma fácilmente. Dennis y sus estudiantes han recopilado evidencia de que sus células *Thermoplasma* producen proteínas "para el movimiento". Estas proteínas son la base del fenómeno del movimiento. Permiten que las células lentamente se difundan sobre los glóbulos de azufre que Dennis les ha proporcionado como su ambiente de laboratorio. La principal diferencia entre *Thermoplasma* y *Desulfobacter*, el asociado del consorcio de Dubinina, es que el organismo de Dennis vive en agua dulce caliente. Se congela a nuestra

temperatura ordinaria, no sobrevive al agua salada y vive en acideces (alrededor de un pH 2.5) mucho menores que las del agua (pH 8.0) donde se encontró *Thiodendron*. De cualquier manera, *Thermoplasma acidophilum*, produce copiosas cantidades de sulfuro de hidrógeno. Y realmente le gusta vivir sobre pedacitos de glóbulos de azufre elemental lejos del oxígeno. Se adhiere e incluso se envuelve alrededor de la superficie de estos glóbulos. A diferencia de *Desulfobacter*, la cual se clasifica como una eubacteria, *Thermoplasma acidophilum* pertenece al subreino arqueobacteriano de los procariotes. *T. acidophilum*, a diferencia de casi todas las otras bacterias, produce proteínas similares a histonas que envuelven su ADN. Dennis sospecha que esas proteínas protegen su ADN precisamente del fuerte ácido y elevada temperatura que rápidamente degradarían su genoma (por "hidrólisis ácida"). Por otra parte, *Thiodendron*, no necesita medidas tan extremas, debido a que el consorcio amante del azufre vive bañado en frescas aguas oceánicas neutras.

¿Cómo es que estas bacterias azufrosas se conectan con la historia de los primeros eucariotas?

Nosotros (Dennis Searcy, tus autores y quizás algunos conversos) sugerimos que el consorcio más temprano que se convirtió en la quimera que a su vez se convirtió en el primer eucariota era un asociado bacteriano similar a *Thiodentron*. Proponemos que una arqueobacteria similar *Thermoplasma* que produjera sulfuro de hidrógeno (a diferencia de *Desulfobacter*) y una eubacteria gramnegativa, un organismo muy similar a la *Spirochaeta* de nuestros días, que pidiera encarecidamente sulfuro de hidrógeno para protegerse del oxígeno, formaron una alianza. Sin duda, muchas trampas y destrucciones mutuas siguieron antes de que la asociación fuera absolutamente permanente. La selección natural para el nado rápido y obtención de alimento orgánico forzó a estos dos tipos de bacterias a formar una estrecha asociación. Juntos degradaron azúcares y otros carbohidratos bajo condiciones anóxicas ricas en azufre. Probablemente la asociación prosperó durante milenios, en aguas dulces a salobres, ácidas a cálidas, mediante la análoga de *Thermoplasma* produciendo sulfuro de hidrógeno que la otra, la *Spirochaeta*, oxidaba a azufre elemental.

Un estudiante de Searcy, Dean Soulia, se dispuso a producir un consorcio de espiroquetas similar al *Thiodendron* en el laboratorio usando el *Thermoplasma acidophilum* de Searcy con nuestras espiroquetas de los depósitos de donde hicimos nuestras colectas de campo. Este trabajo es nuevo de la Primavera del 2002. Aún no sabemos nada de su éxito. El plan es colaborar con Antonio Lazcano y Arturo Becerra de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) en México así como con el laboratorio del Profesor Searcy. Soulia ha usado hasta ahora los métodos de cultivo de microorganismos en el laboratorio de Louis Pasteur. Imitando las reglas descritas por Charles Darwin, la selección natural, depositando a los organismos en agua caliente ácida privada de oxígeno que permita únicamente a los "aptos" crecer y dejar descendencia. La meta es obtener un consorcio estable de *Spirochaeta y Thermoplasma* en un medio de laboratorio.

Tan convencido está Dennis Searcy de que todos los eucariotes portan el legado de sus ancestros que puso su idea a prueba en el laboratorio. Buscó células que pudiera examinar con la capacidad residual de producir sulfuro de hidrógeno cuando se le proporcionara azufre elemental. Escogió sus propias células sanguíneas debido a que las células rojas de mamíferos carecen de ambos núcleo y mitocondria. Se asemejan a las termoplasmas en otro rasgo: como todas las células animales, nunca presentan pared celular. Así Searcy supuso que no confundiría otros organelos celulares y podría probar solamente la capacidad del mismo citoplasma eucariótico para metabolizar azufre, la cual nadie esperaría que tuviera. No sólo descubrió Searcy que su propio citoplasma genera copiosas cantidades de sulfuro de hidrógeno cuando se le proporcionara azufre elemental, sino que extendió esta observación a la totalidad de los cuatro reinos eucarióticos. Le dio azufre elemental a mohos y levaduras, las cuales mostraron que los hongos también producen sulfuro de hidrógeno (H<sub>2</sub>S). El sulfuro tuvo que ser removido tan pronto se produjera, debido a su tendencia a acumularse en forma de desecho venenoso. Pero una vez que fue tomada esta precaución, fácilmente demostró que todas las células nucleadas, ya sean planta, animal o protoctista, producen sulfuro de hidrógeno. Por supuesto que no pudo remoyer la mitocondria y el núcleo de estas otras células para probar el sólo citoplasma, como

lo hizo con su propia sangre, pero aún así el trabajo es convincente. Searcy sostiene, y nosotros estamos de acuerdo, que nuestras células ancestrales últimas comenzaron siendo anaerobias en ambientes ricos en azufre. Ellas aún "recuerdan" sus orígenes debido a que el ambiente ancestral se encuentra instaurado en el metabolismo. El consorcio original bien podría haber sido una *Thermoplasma* con una *Spirochaeta*, unidas por la oxidación y reducción del azufre, que las vinculara permanentemente y después integrara estrechamente con el paso del tiempo. La célula eucariótica formó una alianza simbiótica la coadquisición de genomas bacterianos muy diferentes.

El próximo paso en esta cadena, creemos que fue, la quimera de Radhey Gupta.

#### LA QUIMERA DE GUPTA

El Profesor Radhey H. Gupta ya no maneja. Sus antebrazos han trabajado tanto frente a la computadora que ya no confía en sí mismo tras el volante. Entrenado en el prestigioso Instituto de Ciencias Tata ubicado en las hermosas colinas de las afueras de Bombay, Gupta llegó a Canadá en los años ochenta como un profesor de bioquímica asistente en la Escuela de Medicina de la Universidad McMaster en Hamilton, Ontario. Su interés consiste en descifrar las relaciones entre formas de vida microbianas, y su principal herramienta es la comparación de moléculas de cadena larga que todas las células requieren para vivir: proteínas y ácidos nucleicos. Gupta se enfoca principalmente en las largas series de residuos de aminoácidos en proteínas, después de una detallada comparación de secuencias de proteínas en unos 300 tipos distintos de bacterias con proteínas similares a las de protistas anóxicos. Gupta comenzó a develar después de mucha persistencia la historia de la célula protista misma. Como nosotros, él está específicamente interesado en células nucleadas que carecen de mitocondrias. Creemos que algunos de esos protistas descendieron de ancestros que nunca las tuvieron.

Gupta, un ávido escritor, ha publicado muchos documentos que contienen resultados y opiniones que contradicen las principales tendencias en microbiología. Por ejemplo, los científicos de estas tendencias, insisten en que todos



los eucariotes evolucionaron directamente de las arqueobacterias, sin involucrar simbiosis o simbiogénesis. Carl Woese, un profesor de microbiología de la Universidad de Illinois, Urbana, y sus colegas han renombrado las células arqueobacterianas "Arquea", negando su naturaleza bacteriana, así mismo han elevado al grupo "Arquea" a un nivel paralelo a otras bacterias y todos los eucariotes, insistiendo en tres grupos fundamentales de vida. Gupta se opone; argumenta que todos los eucariotes, aún aquellos sin mitocondrias en cualquier etapa de su historia de vida, tienen un linaje dual: dos ancestros procarióticos diferentes. Todas las células nucleadas contienen algunas secuencias de proteínas que se asemejan a aquellas de las arqueobacterias (como Thermoplasma) y otras secuencias que se asemejan a las de eubacterias (como las espiroquetas). Gupta insiste en que no existe razón para suponer que el ancestro eubacteriano de la célula nucleada fuera más similar a las espiroquetas que a otras eubacterias (aunque no esté de acuerdo con nosotros sobre cual grupo de eubacterias fue el ancestro de todos los eucariotes, no tiene aún una alternativa válida a la idea de las Spirochaeta). Con todo, el uso del término "quimera" es de Gupta y la aseveración de que todos los eucariotas son quimeras también es suya. Las quimeras eran bestias míticas griegas con cabezas de leones, cuerpos de chivos y de aun otros animales. Eran composiciones cuyas partes corporales provenían de diversos orígenes reconocibles. Gupta siente que la descripción encaja con las células cuyas secuencias de proteínas estudia. Asegura que todos los eucariotes son quiméricos, incluyendo aquellos que carecen de ambas mitocondrias y cloroplastos y viven sin oxígeno ni luz. Las células que pensamos son las parientes más cercanas a los eucariotes tempranos son de naturaleza compuesta. De manera simultánea poseen parentesco con eubacterias y arqueobacterias.

A pesar de que Gupta como bioquímico, no utiliza los términos "simbiosis" y "asociado simbiótico", ésto es precisamente lo que él describe en el nivel molecular. Su quimera se formó cuando dos simbiontes —una eubacteria y una arqueobacteria- se fusionaron en unión permanente. Todos estamos de acuerdo en que un simbionte fuera una eubacteria (ya sea espiroqueta como el asociado en *Thidendron* o algún

otro) y el otro fuera una arqueobacteria (una productora de sulfuro como *Termoplasma* o alguna otra). Nosotros –pero no necesariamente Gupta- creemos que la quimera tuvo que haber sido buena nadadora. Pensamos que la espiroqueta es el ancestro más posible debido a que proveyó propulsión. Las espiroquetas que brindaron movilidad a las células nucleadas propulsaron a sus asociados termoplasmas hacia aguas dulces, ácidas, ricas en azufre. La termoplasma en cambio, por medio de la producción de sulfuro de hidrógeno altamente reducido H<sub>2</sub>S, que "remueve" el gas oxígeno, protegió a las espiroquetas del oxígeno, que en este punto de la historia de la Tierra (hace unos 2,500 millones de años) era cada vez más significativo como toxina ambiental.

La célula compuesta, la quimera, evolucionó conforme la veloz espiroqueta nadadora se hizo cada vez más dependiente de su Termoplasma unida al azufre. En esa quimera un nuevo sistema organelar, llamado el cariomastigonte, evolucionó en respuesta al imperativo de integración simbiótica. Las uniones que mantienen a células distintivas asociadas en alianzas permanentes han evolucionado varias veces a lo largo de la historia de la vida. Aún si aceptáramos la idea del consorcio bacteriano (Spirochaeta y Thermoplasma), ¿cómo podemos visualizar la transición de una quimera bacteriana a un verdadero protista con su núcleo bien desarrollado? La clave está en ésta estructura celular, conocida desde principios del siglo XX. El cariomastigonte, el núcleo, su conector proteínico al cilio o "flagelo celular" (undulipodio) y el undulipodio mismo, encierran en sí mismos un sistema organelar encontrado en muchas células que a menudo es ignorado. Su importancia evolutiva fue reconocida recientemente por uno de nuestros colegas, Michael Dolan. Previamente, un estudiante de doctorado en la Universidad de Massachussets, Dolan vislumbró claramente las razones del por qué y el cómo las células eucarióticas tempranas contenían el cariomastigonte con su "conector nuclear". Esta parte del cariomastigonte es una estructura proteínica que une el organelo de movilidad, que fuera la espiroqueta eubacteriana, con el resto de la célula. El resto de la célula, de acuerdo con Radhey Gupta y Dennis Searcy, fue la antes arqueobacteria de vida libre. Searcy, quien al notar la manera como el ADN está unido a las proteínas y

la manera como se mueven sus células y adhieren al azufre, diría en este y otros campos que el ancestro arqueobacteriano era como el *Thermoplasma* de nuestros días. Nosotros estamos de acuerdo.

Desde nuestra perspectiva, el núcleo rodeado de membrana en sí, evolucionó a partir de la fusión del ADN de la quimera. La consolidación del ADN de Thermoplasma y Spirocheta que alguna vez fueran independientes resultó como cualquier apareamiento bacteriano -el conocido paso del ADN de un procariote a otro. La arqueobacteria Thermoplasma y la eubacteria Spiroqueta, consolidaron su ADN para crear un único genoma, por medio de la típica recombinación bacteriana. El nuevo núcleo, que definió la nueva quimera, estuvo rodeado por membrana y fue, desde un principio, fijado al organelo de motilidad, la otrora espiroqueta. La espiroqueta evolucionó para convertirse en el undulipodio -una estructura con muchos alias: cilio, flagelo eucariótico, cola del esperma. Esta estructura celular móvil tiene un patrón conocido de diminutos túbulos [9(2)+2] en el que coincidimos sobre su ancestro común. El sistema organelar (núcleo, conector nuclear, undulipodio compuesto de cinetosomas y las proyecciones de su axonema) en resumidas cuentas fue denominado "cariomastigonte" (cario= semilla; mastigonte= látigo) por aquellos que lo observaron por primera vez. El microscopista alemán Robert Janicki lo describió como diminutos protistas móviles en 1933. Pero no fue hasta que Harold Kirby (1900-1952), un zoólogo de la Universidad de California y jefe del Departamento de Zoología en Berkeley cuando murió, trabajara en el cariomastigonte, que nadie realmente comprendía lo que hace el cariomastigonte.

Ahora creemos comprender la evolución del núcleo, gracias a los estudios arcaicos de Kirby. El núcleo se originó como parte del cariomastigonte pero después fue liberado. La razón por la que creemos comprender los orígenes del núcleo es que ciertos organismos vivos de hoy en día se comportan de la misma manera en que creemos que muchos de sus ancestros lo hacían. Debemos reconstruir la historia evolutiva a partir de pistas vivientes que tomamos como representativas. La innovación evolutiva de la célula nucleada se comprende mejor como los productos históricos específicos de asociaciones

y simbiosis, fusiones bacterianas de ADN cuyos productos (proteínas, ARN, lípidos) interactúan para generar estructuras emergentes. Las mutaciones al azar solamente refinan y alteran, pero no producen cambio a nivel de especie. Las simbiosis prolongadas llevan a la simbiogénesis: el origen de nuevos organelos, sistemas organelares, tejidos, órganos, organismos y especies. Simbiogénesis, la herencia de genomas adquiridos, principalmente aquellos de bacterias y otros microbios, es la principal fuente de innovación evolutiva. La selección natural dirige la evolución a través de la propagación y eliminación de lo que ya se tiene. De cualquier manera, la simbiogénesis, como la fusión de una arqueobacteria con una eubacteria para formar la quimera de Gupta, es la gran proveedora de la materia prima que puede seleccionar la selección natural.

#### LIBERACIÓN DEL NÚCLEO

El extraño sistema organelar, el cariomastigonte, común en protistas y esperma, está compuesto de un undulipodio (al menos un centríolo-cinetosoma [9(3)+0] y su proyección [9(2) + 2], el axonema) conectado por medio del rizoplasto o "conector nuclear" al núcleo. Se muestra una versión simplificada en la Figura 9.3.

Para comprender cómo evolucionó el núcleo celular debemos entender el cariomastigonte y dos de sus estructuras relacionadas: el "acariomastigonte", mostrado en la Figura 9.3, y el "paradesmo" (explicado a continuación). Nosotros no creamos esos términos poco agraciados para repeler al lector o para dificultarle el camino a potenciales biólogos celulares. No los presentamos aquí para hacer más complicadas las cosas. Más bien, estos términos, se inventaron para describir lo que veían los primeros biólogos dedicados a ello, a principios del siglo XX. En ese tiempo los investigadores querían comprender cómo crecían los cuerpos formados de células y cómo las células se "multiplican por división". Aún necesitamos los términos para comprender, en primer lugar, cómo surgieron estos tipos de células. Janicki, Harold Kirby, D. H. Wenrich y sus colegas crearon estas etiquetas para describir estructuras móviles en células vivas y en preparaciones teñidas.

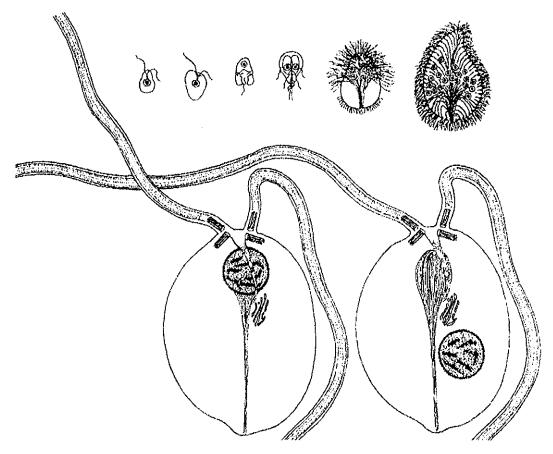


FIGURA 9.3 Comparación de un cariomastigonte (izquierda) con un acariomastigonte (derecha), (arriba se muestra una selección de protistas útiles en la reconstrucción de la evolución del cariomastigonte)

Estos investigadores las consideraban un prerrequisito para comprender la individualidad, reproducción, sexualidad, géneros y otros procesos fundamentales de la vida en nuestros ancestros unicelulares. Solamente ahora, casi un siglo después, podemos encontrarle sentido evolutivo al cariomastigonte, acariomastigonte y paradesmo –la plétora de túbulos, fibras, membranas, organelos y enteros sistemas organelares de obscuros protistas.

El hilo conductor de nuestra idea es que el cariomastigonte (cinetosoma/centríolo-conector nuclear -núcleo) es una estructura "emergente" que se formó por primera vez en los eucariotes más tempranos. ¿Para qué? El sistema organelar fue seleccionado para evitar la pérdida del flagelo celular, el organelo nadador que la quimera requiere para evitar velozmente el oxígeno y obtener alimento. Hubo una fuerte presión evolutiva para unir los

genes de la arqueobacteria original (como *Thermoplasma*) a los de su eubacteria asociada (como *Spirochaeta*) tan estrechamente que ni la muerte los pudiera separar. El cariomastigonte, en breve, es el legado del imperativo original de los asociados simbióticos a unirse y ser heredados juntos. El cariomastigonte surgió con la bolsa membranosa en la que los dos asociados bacterianos colocaron sus genes —el núcleo. En algunos linajes se atrofió el cariomastigonte y dejó proliferando a los cinetosomas en el borde celular. En otros el cariomastigonte entero se reprodujo mucho más rápido que su citoplasma generando nuevas especies de células con ocho o treinta o hasta 1,000 cariomastigontes. El último implica al menos 4,000 centríolo/cinetosomas, 1,000 conectores nucleares y 1,000 núcleos. Cada cariomastigonte se fija junto con su conector nuclear a su único núcleo. En otros linajes el cariomastigonte se reprodujo más rápido que su núcleo. Las nuevas especies evolucionaron con cientos de "acariomastigontes" por célula. El "acariomastigonte" es el mismo sistema organelar que el cariomastigonte a diferencia del gran espacio circular en la célula rodeado por túmulos y fibras donde debiera estar el núcleo.

Aún en otros linajes celulares de protistas, tal como el que originó a *Snyderella* (Figura 9.4), el núcleo se apartó de su cariomastigonte original permitiendo proliferar a los acariomastigontes. En este linaje, los acariomastigontes, cada uno con cuatro undulipodios, presumiblemente proveen más poder natatorio que las células que no los tienen. El resultado en este punto fue la evolución de una enorme célula provista de núcleos libres y aún más acariomastigontes. Nuestro relato evolutivo de que el cariomastigonte (núcleo fijo) antecedió al núcleo liberado se apoya en la observación de *Gyronympha*. Este género multinucleado, pariente de *Snyderella*, contiene muchos acariomastigontes y muchos núcleos libres (no fijos excepto en el momento de la división celular). Casi como si se le hubiera olvidado deshacerse de ellos, *Gyronympha* también retiene algunos cariomastigontes (núcleo fijo). Las formas de vida son exageradamente conservadoras. Una vez que han evolucionado las buenas estrategias físicas, se retienen.

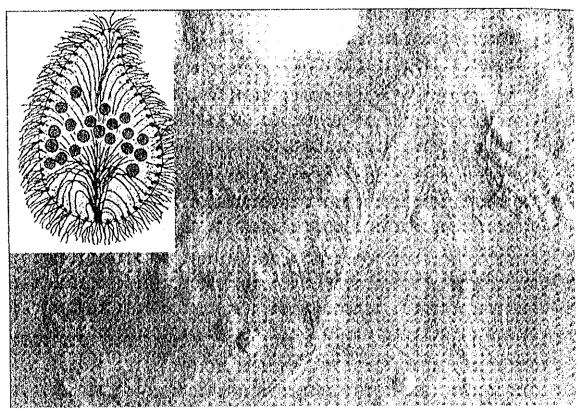


FIGURA 9.4 Snyderella tabogae (con muchos núcleos libres y aún más acariomastigontes)

Los investigadores pioneros en esta área como Janicki, Kirby, y Lemuel Roscoe Cleveland estudiaron lo que llamaban animales primitivos o protozoarios, para descubrir cómo evolucionó la vida animal. Describieron el cariomastigonte junto con su núcleo fijo y sus cambios conforme el "animal unicelular" crecía y se dividía. Primero se reproducía el "centro celular", los centríolo-cinetosomas en la base del undulipodio. Dos se hacían cuatro y cuatro se hacían ocho. La mayoría de las células de interés estaban relacionadas con *Trichomonas vaginalis*, la causa de un molesto escozor vaginal. Tendían a presentar cuatro centríolo-cinetosomas en la base de las cuatro proyecciones. En la división celular, estos cuatro a menudo se hacían ocho, por medio de una fina fibra que se formaba entre los cinetosomas viejos y nuevos. La fibra se estiraba en una línea denominada "paradesmo" (para = a lo largo, desmo = conector). Kirbi bellamente muestra cómo el cariomastigonte se convierte en el paradesmo cuando la célula se divide. El núcleo, en ocasiones cientos de ellos en una sola célula, adquirieron la forma de

pesa de gimnasio. Se estrecharon para duplicarse. Después el núcleo se desplazó hacia el paradesmo y viajando con él conforme se alargaba. El paradesmo alargado finalmente movió los nuevos núcleos a los lados opuestos de la célula que posteriormente se convirtió en dos. Sin el paradesmo alargado, el núcleo se doblaría pero sin poder moverse. Kirby veía el paradesmo como un tipo de huso mitótico. El paradesmo duplica sus centríolocinetosomas de la misma forma que el huso mitótico de las células animales; crece, se elonga y disuelve. El paradesmo, como el huso, actúa segregando sus nuevos núcleos durante la división celular.

El microscopio electrónico confirma los discernimientos de Kirby. Muestra que el paradesmo está compuesto de microtúbulos normales de 240 micrones de diámetro (veinticuatro nanómetros de diámetro), igual que el huso. La estructura simplemente es una versión delgada previa del huso mitótico. Nosotros tomamos el cariomastigonte de la célula que no está en división y el paradesmo que se forma durante la división, como legado de la consolidación simbiótica entre eubacterias y arqueobacterias. El paradesmo es la estructura proteínica que asegura que los genomas de los asociados bacterianos en un principio independientes sean heredados juntos. Esto es lo que hizo permanente la alianza de eubacterias y arqueobacterias.

Página en blanco

## **CONSORCIOS**

Página en blanco

### **ALIANZAS MARINAS**

Donald I. Williamson, de la Universidad de Liverpool, ha realizado su vida profesional en el Laboratorio Marino de Puerto Erin en la Isla de Man. Ahí en su desolada banca junto al mar, formuló "un proceso saltacional en la evolución animal que opera independiente de las mutaciones y así de la selección".

De manera condensada, la propuesta de Williamson consiste en que los mayores cambios evolutivos en los animales sin espina dorsal (casi todos los animales son invertebrados) emanan de la herencia de genomas adquiridos. Argumenta que los genomas que determinan las formas larvales animales son diferentes de aquellas que determinan las formas adultas -y no es que provengan del mundo microbiano. Más bien de otros animales. A diferencia de los genomas ostentosamente coloreados -por lo regular de verde- que revelan la presencia de bacterias fotosintéticas en algas y plantas, la transferencia acuosa incolora de genomas entre animal y animal defendida por Williamson tiende a pasarse por alto.

Williamson explica que el origen de las larvas, las formas inmaduras de insectos, estrellas de mar y muchos otros habitantes del lodo y arrecifes coralinos, da a conocer bizarras simbiosis arcaicas tan integradas que sólo quedan obscuras pistas. "Yo debato la extensa creencia de que las larvas y sus correspondientes adultos siempre han evolucionado juntos dentro del mismo linaje, y presento mi hipótesis alternativa de transferencia larval", escribió en el 2001, en la revista "Zoologica" de la Sociedad Lineana. "[Mi] hipótesis surgió a partir de la convicción de que la evolución totalmente dentro de linajes separados no explica adecuadamente la distribución de los tipos de larvas en el reino animal, y también de que los métodos de metamorfosis que vinculan fases sucesivas en el desarrollo no pudieron haber evolucionado meramente por la selección natural de mutaciones al azar. De cualquier manera enfatizo que no propongo la transferencia larval como un sustituto para la selección natural. Adultos y larvas han evolucionado gradualmente por medio de "descendencia con modificación", sin embargo, superpuestos a este proceso, genomas completos se han transferido por medio de hibridación".

Williamson postula que encuentros sexuales, ya sea por fertilización externa (huevos puestos y fertilizados en el agua) o interna (introducción de esperma a hembras auxiliada por el pene), en ocasiones acontecen entre individuos de clases y fila muy diferentes. En ocasiones fueron espectacularmente exitosos. Tales cruzas exitosas entre animales lejanamente emparentados ocurren con poca frecuencia, de unas treinta a cincuenta veces en 541 millones de años. Esto significa que un resultado exitoso difícilmente sucede una vez cada 10 millones de años. Él toma el acontecimiento de dos o más formas corporales durante el desarrollo (larva de un tipo que se desarrolla en distintos tipos de adultos) como evidencia directa para la presencia de genomas distintos integrados (heterogenomas).

La información que llevó a Williamson a su radical sugerencia ocupa mucho espacio en la literatura de zoología marina. Adultos extremadamente distintos (erizos de mar, ofiuras) presentan larvas casi idénticas (llamadas pluteus), mientras que adultos cercanamente emparentados (una segunda especie del género de erizos o estrella de mar) se desarrollan a partir de larvas totalmente

distintas (bipinaria). Williamson cita a la gran zoóloga Libbi Hyman de la Universidad de Chicago y su obra de cuarenta volúmenes sobre los cincuenta fila de animales, publicado en 1940. Describiendo miembros del filo Coelenterata, escribió, "A menudo los hidroides emparentados cercanamente producen medusas de vida libre muy diferentes y viceversa, de modo que las medusas pueden ser clasificadas en una familia diferente a la de los hidroides de donde provienen".

Se han presenciado encuentros sexuales fértiles entre animales adultos de parentescos muy distintos en más de una ocasión: Williamson observó a los progenitores pepinos marinos (Echinua esculentus, animales en el filo Echinodermata) fertilizar huevos de cordado. (Chordata es nuestro superfilo). Los animales familiares de hoy en día con cráneos se colocan en el filo Craniata dentro del superfilo Chordata. Los cordados incluyen toda la "megafauna carismática" con espina dorsal -tigres, cocodrilos, tortugas de las Galápagos, elefantes, tiburones, cóndores gigantes, etcétera). La progenitora cordada cuyos huevos fueron fertilizados por el erizo marino fue una ascidia llamada Ascidia mentula. No sólo sobrevivieron los huevos a este bizarro apareamiento sino que desarrollaron totalmente la larva paterna, las formas inmaduras denominadas "plutei". A diferencia de los erizos marinos normales, la mayoría de las larvas pluteus de los huevos anormales de cordados no tuvieron éxito para desarrollar órganos adultos normales. Sino que retrajeron sus brazos larvales y produjeron esferoides: cada larva pluteus se desarrollo formando un animal con discos adhesivos. Tal comportamiento en el desarrollo se desconoce en huevos normales fertilizados de Echinus. Sin embargo, los discos adhesivos siempre los produce la Ascidia. Los discos desarrollados permiten a la madre adulta normal Ascidia, adherirse a rocas u otros substratos sólidos después haberse estabilizado de su fase larval similar a renacuajo. Algunos de estos extraños híbridos inter-filo sobrevivieron noventa días después de eclosionar. Un número reducido de larvas desarrollaron órganos rudimentarios típicos del erizo marino progenitor; después de treinta y siete a cincuenta días, se desarrollaron en erizos marinos con apariencia normal como si su herencia cordada hubiera desaparecido por completo. Cuatro años después, estos tres erizos sobrevivientes produjeron huevos. Williamson fertilizó estos huevos híbridos

con esperma de erizo marino silvestre. Teniendo como resultado larvas pluteus normales. Incluso, el ADN ribosomal y mitocondrial fue típico de *Echinus*. Aparentemente sólo el genoma paterno de equinodermo sobrevivió en los animales que se desarrollaron en la forma adulta de erizo marino. Sin embargo, el genoma de *Ascidia mentula* había permanecido en la mayoría de los formadores de esferoides. Esta extraña hibridación interfila es análoga a los experimentos mendelianos de segregación en una misma especie donde el rasgo que aparece en el híbrido refleja el gen dominante (y no el recesivo). Únicamente en las cruzas inter-fila entre erizo marino y *Ascidia* un genoma haploide completo, cruzado con un genoma haploide diferente, revela cual genoma entero fue desde un principio dominante: prevalece el del erizo marino. Sin embargo el desarrollo asegura que tal "dominancia genómica" está relacionada a un estado en la historia vital.

En este punto de la cruza entre un erizo marino macho y la hembra ascidia, el genoma haploide paternal completo del erizo marino es predominante y el genoma de la hembra desaparece. Aunque se ha intentado la cruza genómica recíproca entre un erizo marino hembra y una ascidia macho, nunca ha tenido éxito. Una gran oportunidad para estudiar cruzas ilegítimas, eso es, hibridación inter-fila, espera a un emprendedor genetista en zoología de los invertebrados, ¿o deberíamos decir genomicista?

Para Don Williamson la realidad de la cruza genómica está clara. Ha presenciado la hibridación entre animales que no solamente no son de la misma especie sino que tampoco, del mismo género, familia, orden, clase o aún filo. La fuerte inferencia es que las fusiones genéticas como estas ocurrieron entre equinodermos como ciertas estrellas de mar hace 225 millones de años. Ciertas estrellas de mar, aún en nuestros días carecen de cualquier tipo de estadía larval debido a que se desarrollan como adultos directamente desde huevos. Otras estrellas de mar, en el estimado de Williamson, adquirieron nuevos genomas completos por medio de consolidaciones sexuales. Adquirieron varios tipos de nadadores planctónicos adultos que se convirtieran en formas larvales de estrellas de mar que previamente carecieran de etapas larvales. Así mismo, todos los equinodermos, de acuerdo con Williamson, carecieron de larvas justo un poco después de la mayor extinción masiva en la historia de la vida: la permotriásica que ocurrió hace 22 millones de años. Conforme comenzó

la era Mesozoica, los equinodermos fértiles sobrevivientes de varias clases distintas adquirieron y retuvieron adultos con los que se cruzaron ilegítimamente. Esta tendencia hacia el gusto bizarro y promiscuidad no ha desaparecido por completo, tal como mostró Williamson. Los equinodermos actuales aún podrían ser capaces de adquirir larvas de urocordados como ascidias con sus lindas larvas con forma de renacuajo, a los que les brotan discos adhesivos cuando es tiempo de establecerse en el estado de vida adulto.

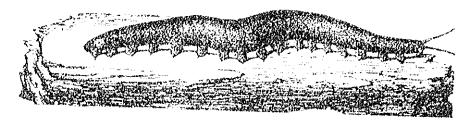
Williamson ha expandido su teoría. En su libro de 1992 sobre larvas incongruentes, teorizó que sólo ciertas especies, en ocho fila, han adquirido sus estadios larvales por transferencia. Ahora, en cambio, asegura que todas las especies que producen larvas, aún las orugas y otros animales terrestres, adquirieron genomas externos en algún punto de su historia. Williamson cita rutas de desarrollo al estado adulto altamente complejas para múltiples larvas, por ejemplo el camarón decápodo de la familia Sergestidae. Estos crustáceos sufren cuatro metamorfosis durante su desarrollo de huevo a camarón de casi diez patas. Los cuatro tipos larvales son planctónicos, lo cual dificulta el observar cómo se acumularon las mutaciones al azar para generarlos en un ambiente uniforme. (Los protoctistas y animales bentónicos -aquellos que viven en el fondo del océano- tienden a ser mucho más variados que sus parientes planctónicos de hoy en día y del registro fósil). Sugiere que muchos camarones sergéstidos sin perturbaciones mueren en la metamorfosis, lo cual refleja una fuerte selección en los híbridos, pero aquellos que sobreviven se trasforman de huevo en nauplia en plenocárida en misidacea en mastigopoide hasta convertirse en segéstidos adultos. Esta plétora de transformaciones larvales en un sólo camarón decápodo le habla a Williamson de la persistente presencia del pasado. Él sugiere que el camarón sergéstido, adquirió, integró y puso a trabajar al menos cuatro genomas intactos. Para Williamson la herencia de estos genomas adquiridos, y no mutaciones al azar, determina el éxito evolutivo de estos camarones hoy en día.

A Don Williamson le agrada mostrar en seminarios una transparencia del conocido árbol animal del siglo XIX de Ernest Haeckel. El

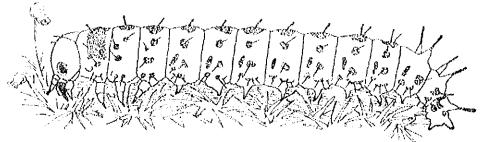
árbol representa sólo la diversificación –las ramas se parten para formar más ramas. No se muestran fusiones simbióticas y ciertamente tampoco muestra cruzas entre animales asignados a fila diferentes. Por supuesto Williamson concede que Haeckel fue un científico muy creativo y dedicado. "¿Pero por qué", pregunta, "Haeckel tiene que seguir estando en lo correcto si su filogenia fue diseñada basándose en la evidencia recolectada antes de 1880?" La pregunta, como la proyección de la transparencia de zoología Haeckeliana, reside en la oscuridad de la sala de seminarios. "Observen bien esta filogenia", le dice a su pequeña e intensa audiencia con fe zoológica "está a punto de extinguirse".

Después de estudiar larvas en el mar, en el laboratorio y en la biblioteca, Williamson ha juntado muchos motivos para dudar que los animales marinos de diversos tipos distintos evolucionaron por medio de mutaciones similares a las de larvas extraordinariamente similares si no es que idénticas. Él rechaza el árbol de Haeckel y el estilo de pensamiento neodarwiniano. En cambio, establece que la adquisición, integración y herencia de genomas como una regla en la evolución de animales con larvas anormales. Williamson concluye que las fuentes de las larvas son variadas. Incluyen rotíferos, quienes dieran pie al surgimiento de larvas trocóforas de anélidos y moluscos. Los "gusanos terciopelo" del filo Onycophora, se parecen sospechosamente a las orugas. Quizás, sugiere Williamson, proveyeron de diversos genomas larvales para lepidópteros (polillas y mariposas), ciertos neurópteros (moscas escorpión), así como la mayoría de los himenópteros (abejas, avispas) que son asignados al suborden Symphyta (Ver Figura 10.1). Los otros subórdenes de Hymenoptera, que tienen larvas completamente diferentes, presumiblemente tomaron decisiones distintas al aparearse. Miembros de varios órdenes diferentes de insectos adquirieron genomas de gusanos terciopelo por hibridación.

Los renacuajos expanden el arsenal de Williamson. Los apendiculados (Larvaceae), que en nuestro superfilo Chordata se clasifican junto con las ascidias como Urochordata (cordados con cola), simplemente no presentan metamorfosis. Permanecen como renacuajos toda su vida, incluyendo su propia vida reproductiva. Las larvas con forma de renacuajo, asegura Williamson, fueron



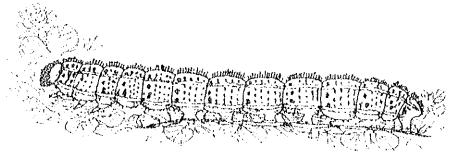
Peripatus (adulto)



Panorpa (oruga, larva de mosca escorpion)



Nematus (oruga, larva de avispa)



Pieris (oruga, larva de mariposa)

FIGURA 10.1 "Larvas transferidas" de Williamson

adquiridas cuando las larvas adultas donaron exitosamente sus genomas, probablemente por medio de hibridación, a las ascidias cordadas (que tienen un peculiar estadio larval similar al de peces). En general, desde la perspectiva de Williamson, los metazoarios adultos que se desarrollaron directamente a partir de huevos antecedieron cualquier forma larval en la evolución animal. Esta perspectiva se puede probar: de ser correcta, el registro fósil deberá revelar rutinariamente que los adultos anteceden las historias de vida larvales. Más aún los mismos tipos de larvas se han intercalado en diferentes linajes en diferentes ocasiones del Eón Fanerozoico. Algunas larvas debieron ser adquiridas por linajes externos recientemente.

Williamson demanda insistentemente que los investigadores verifiquen la teoría de transferencia larval por estudios biológico-moleculares de estas adquisiciones genómicas. En nuestra opinión sus ideas "radicales" merecen un escrutinio cuidadoso e intenso. Si él está en lo correcto, entonces las ramas de los árboles no sólo se bifurcan sino que se fusionan – ellas se anastomosan como aquellas de los líquenes y animales francamente simbiogénicos. La evolución animal guarda parecido con la evolución de las máquinas, donde las máquinas de escribir y pantallas de televisión se integran para formar laptops, de la misma manera en que los motores de combustión interna y vehículos, se consolidan para formar automóviles. El principio permanece invariante: partes muy afinadas se integran para formar un todo completamente nuevo –como las seis etapas sorprendentemente distintas mostradas desde el huevo al estadio adulto del camarón decápodo sergéstido.

#### LADRONES DE NEMATOCISTOS

Examinaremos solo dos ejemplos más de la herencia de genomas adquiridos en animales marinos: en ambos casos los detalles de la consolidación nos ayudan a comprender el potencial de evolución saltacionista, la especiación desenfrenada y la aparición de taxa genuinamente nuevos. Observamos a los hidromedusas en el filo Cnidaria y, en los moluscos, a los cefalópodos que se desarrollan directamente desde huevos y brillan en la oscuridad: *Euprymna scolopes*.

Al filo Cnidaria pertenecen las hydras de agua dulce, la carabela portuguesa, los sifonóforos de las chimeneas de los fondos marinos, las anémonas en forma de flor de las pozas de marea. Todos los miembros de esta división antigua de largo recorrido tienen células urticantes, que se activan por gatillos que hacen de éste un filo infame. Estas células urticantes, denominadas nematocistos, son complicados sistemas organelares empaquetados dentro de células especializadas denominadas cnidocitos. Durante muchos años los ctenóforos (gusanos crin de caballo) se agrupaban con las hidromedusas dentro de un sólo filo llamado Cnidaria, principalmente con base en la similitud de los nematocistos. Pero desde que los ctenóforos, con sus largas colas arrastrantes llenas de cilios densamente empaquetados, tienen muy poco en común con las hidromedusas alternantes de generación aparte de las células urticantes, los dos fila se han separado de nueva cuenta: Coelenterata (hidromedusas) y Ctenophora (gusanos crin de caballo).

Elie Metchinikoff, el descubridor ruso de los macrófagos, esas células comedoras de bacterias en la sangre de cangrejos, pasaba sus veranos en el sur de Italia en el estrecho de Messina, el cual pasa entre Reggio di Calabria y Sicilia. A finales del siglo XIX se mantenía ahí una elegante estación marina construida por la marina zarista. Como muchos biólogos presoviéticos, Metchinikoff pudo perseguir su objeto de estudio desde un sitio vacacional europeo. Los rusos y otros norteños, contribuyeron poderosamente con las exploraciones marinas biológicas de tales lugares veraniegos.

La brillante contribución de Metchinikoff a la ciencia, derivada principalmente de los estudios en células fagocíticas de cangrejos, no sólo incluyó la teoría celular de la inmunidad. También insistió en la sorprendente falta de correlación presente en la clasificación de hidrozoarios. Estos celenterados se asemejan a *Hidra* sin embargo su historia de vida también incluye el estadio de medusa "boca abajo". El estado hidroide de algunos celenterados es exactamente igual al estadio de medusa de algunos animales, mientras que en otros, estas dos etapas no coinciden en absoluto —la medusa pareciera pertenecer a diferentes especies al mismo tiempo. Williamson sugiere ante esta incongruencia entre la clasificación de larvas y adultos, que solamente se trata de

otro caso de la adquisición de un grupo de genomas, los hidroides, por otro grupo, los medusiodes. La alternancia de generaciones, hidroide con medusoide, es absolutamente diploide: durante toda la historia de vida de ambos el hidroide con los tentáculos "boca arriba" y su alterna, la medusoide, con forma de cuenco y tentáculos "boca arriba", son diploides. En otras palabras, todas sus células corporales presentan dos grupos de cromosomas. Williamson afirma que su idea de que estas historias de vida no siempre han estado unidas ayuda a explicar el porqué algunos hidrozoarios carecen por completo de un estadio medusoide mientras que otras "hydromedusae" sencillamente no presentan un estadio de medusa. También explica porqué, en el mismo individuo celenterado (uno con ambos estadios de vida en su desarrollo), se observa a los medusoides moverse separadamente de los hidroides. Este comportamiento separado implica la separación de conexiones nerviosas, como si dos sistemas nerviosos estuvieran presentes simultáneamente en el mismo individuo. "Las dos formas físicas se originaron como genomas de dos animales alguna vez independientes", escribió Williamson. Mientras el injerto de una sola forma física de hidroide o medusoide implica el habitual genoma diploide único, la ocurrencia durante el desarrollo de dos formas físicas distintas, especialmente con movimientos musculares no correlacionados, es tomada por Williamson como un argumento para la fusión de dos genomas inicialmente separados.

Mientras que esta tesis sobre los orígenes dobles de los celenterados aún es debatible, la probabilidad de que las células urticantes, los nematocistos de los celenterados, fueran organismos de vida libre cuyos genomas fueran adquiridos independientemente por Ctenóforos e hidramedusoides nos parece posible. El candidato para el urticante de vida libre inicial es un microsporido, claramente descrito por Stan Shostak y Victor Kolluri en 1995.

La especiación y aún el origen de taxa más inclusivos, en estos "animales gelatinosos" se entiende mejor como otro más efecto de la herencia de genomas adquiridos.

Las superficies de hidroides que carecen de estadios medusoides, como los tubulados, se encuentran típicamente tachonados con células urticantes. El término nematocisto se refiere

a la célula urticante donde quiera que resida. Los nematocistos ovalados tienen aristas afiladas y un tubo envenenado plegado en el interior. Cada célula se dispara al estimular mecánicamente el gatillo, las aristas y tubos envenenados se liberan para la desgracia, y a menudo muerte, de su presa o predador potencial. La mayoría de las criaturas marinas dejan en paz a los peligrosos hidroides.

Las babosas marinas sin concha, moluscos sin concha llamados nudibranquios aeólidos, se alimentan de hidroides urticantes sin peligro alguno. De hecho es casi todo lo que comen. A menudo su colorido se asemeja al de su alimento. Los miembros Aeolidae de esta familia de babosas se pavonean de los bienes robados o más bien de los genomas robados. Estas babosas sin concha ingieren hidroides desechando las partes que no necesitan. Las babosas devoran el cuerpo completo de tubularios con excepción las células urticantes, desactivando éstas células para que no se disparen -es algo así como tragar una pistola cargada. Todos los nematocitos viajan por el tracto digestivo como cualquier otro alimento, pero a diferencia del alimento, las células urticantes resisten la digestión. Terminan en compartimentos externos del intestino de la babosa. Las células urticantes se almacenan en porciones distales traslúcidas del intestino de la babosa en proyecciones ondulantes conspicuas. Los "depósitos de nematocistos" se denominan cerata y una sola proyección con forma de dedo se denomina ceras. Por supuesto que los nematocistos desactivados nunca se disparan dentro de las trampas moluscas vivientes. Nadie sabe con seguridad cómo estas babosas almacenan armas foráneas desactivadas dentro de sus cuerpos sin sufrir de disparos accidentales o cómo las babosas escogen los tipos de nematocistos que les mejor les acomodan. Sin embargo, es bien sabido que los colores brillantes de las babosas, con su cerata ondulante, son una justa advertencia para aquellos que intenten ingerirlas. La cerata naranja de Hermissenda crassicornis (Figura 10.2), las proyecciones beige de Cratena, o los puntos cafés de Eubranchia son reconocibles al instante. Todos los miembros del suborden de gasterópodos Aeolidae juegan al juego de los nematocistos. Todos ellos, se alimentan exclusivamente de hidroides llenos de nematocistos que nadie más se atrevería a comer. Ninguna posible acumulación lenta de mutaciones podría dar cuenta de esta adaptación.

Más bien, el motor evolutivo fue la adquisición y retención cíclica de un genoma foráneo, el genoma de las armas hidroides.

La subclase Opisthobranchia de moluscos, en la cual se coloca el suborden Aeolidae, está adaptada especialmente para robar los genomas de otros. Los Ascoglossa, otro orden de moluscos gasterópodos, tienden a ser verdes. Roban genomas a los fotosintetizadores no nematocistos. Un sondeo de ochenta y seis especies mostró que el 82% eran ladrones verdes de genomas. Nativos de las marismas saladas desde el Sur de Florida hasta Nueva Escocia, *Elysia chlorotica* retiene los plástidos fotosintéticos de *Vaucheria litorea*. Si esta babosa carece de comida externa, puede sobrevivir fotosintéticamente durante meses. *Elysia timida* se alimenta exclusivamente de *Caulerpa* juveniles, una gran alga verde unicelular, reteniendo sus cloroplastos. De acuerdo con el científico que la estudió, la supervivencia de esta *Elysia* "depende de la adaptación al ciclo de vida del alga clorofícea *Acetabularia acetabulum*". *Elysia tuca* tolera algas calcificadas y adquiere sus cloroplastos de las porciones no calcificadas de *Halimeda incrassata*. Aquí nuevamente vemos la correlación entre especies reconocidas y los tipos de genomas que retienen.

#### EL CALAMAR BIOLUMINISCENTE

La adquisición de un genoma foráneo, el de la gamma proteobacteria *Vibrio fischerii*, transforma a un pequeño calamar en un escapista que brilla en la oscuridad (Figura 10.3). En este caso la relación genética es poderosa: ningún calamar de esta especie carece de un complemento totalmente desarrollado de bacterias bioluminiscentes (luz fría). Sin embargo, estaríamos estirando los hechos al llamar a esto la "herencia de bacterias adquiridas" debido a que la asociación es cíclica. Los calamares eclosionan de huevos sin bacterias. Arrojan diariamente el 90% de sus habitantes bacterianos. Lo que sí se hereda de los calamares padres a los hijos son los genes animales que controlan un bizarro desarrollo de tejido: el gran reflector bilobulado presente en el vientre del calamar, un centro epitelial especial, un músculo traslúcido modificado y un reflector oscuro que dirige la luz fría. El cuerpo del calamar

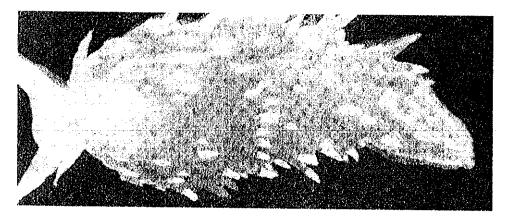


FIGURA 10.2 Un Ladrón de nematocistos, el nudibranquio Hermissenda

ha experimentado una transformación masiva a lo largo del tiempo evolutivo para convertirse en un receptáculo de estos habitantes bacterianos luminiscentes. Sin embargo, si la cepa correcta de potenciales inquilinos bacterianos vivos está ausente en el ambiente, los órganos de luz de éstos animales no se llegan a desarrollar.

Margaret Mcfall-Ngai y Ned Ruby mantienen una colonia de diez a doce pares de calamares apareados en sus laboratorios en la Estación Marina de Kewalo de la Universidad de Hawaii. Estos cautivos depositan unos 30,000 huevos al año. Si llegara a haber problemas en los tanques de calamares lo único que tienen que hacer McFall-Ngai y Ruby es salir del Centro de Investigación Biomédica del Pacífico a la playa de enfrente y tomar muestras del agua marina.

A diferencia de muchos de los moluscos de Williamson, *Euprymna scoleps* no presenta estadios larvales. Los embriones se desarrollan en el agua marina durante unos veinte días y luego sin cuidados parentales, los calamares juveniles eclosionan justo después del anochecer. Todos los recién nacidos albergan órganos de luz inmaduros.

El órgano de luz de los calamares bebés está cubierto de cilios. Un anillo de cilios batientes obligan al agua a pasar por una serie de poros, tres en cada lado del órgano de luz. Cada poro lleva a un conducto y de ahí a una cripta donde se establecen las bacterias. El órgano de luz del calamar, con su anillo de bienvenida con cilios, se encuentra listo para sus residentes bacterianos tan pronto como el calamar eclosiona. En menos de doce horas la respiración del calamar y el movimiento ciliar han atraído suficientes bacterias que se alinean en espacios intercelulares.

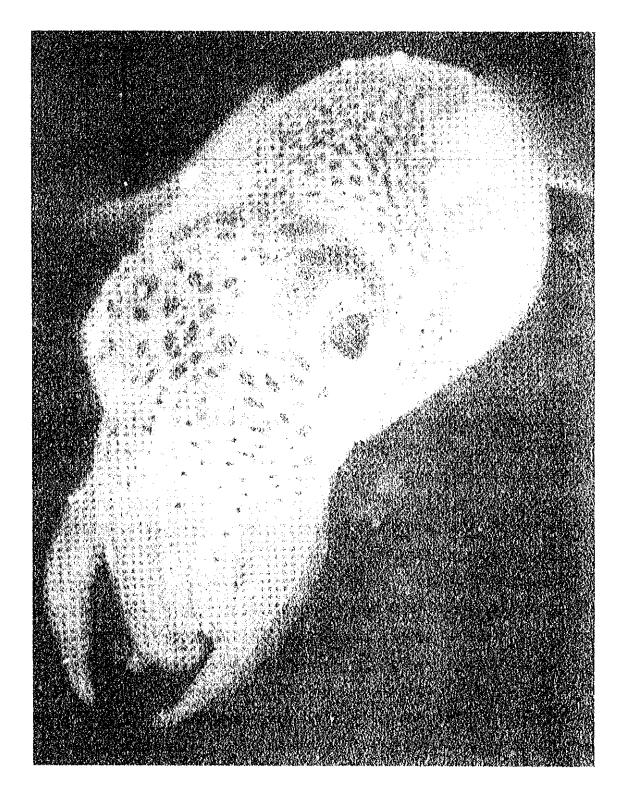


FIGURA 10.3 Euprymna scoleps, el pequeño calamar luminoso

La población bacteriana comienza a crecer por división hasta que llena el órgano. Sólo las Vibrio fischerii correctas poblarán el órgano de luz de Euprymna scoleps. De alguna manera, el calamar resulta más experto en identificar y cultivar sus propias bacterias de la confusa mezcla en el agua del mar que los microbiólogos más renombrados. Unas doce horas después de haberse mudado, cuando el animal tiene alrededor de un día de edad, las bacterias envían una señal de muerte masiva e irreversible al tejido del calamar que los alberga. Las células epiteliales de la superficie ciliada mueren a la orden. A unos cuatro días de nacido, todos los rastros del órgano de "bienvenida" desaparecen. La señal es indirecta y sutil. Las bacterias deben entrar a la cripta del órgano de luz nadando. Deben inducir cuatro veces el incremento en el volumen de las células epiteliales superficiales del calamar. El número de microvilli, pequeñas proyecciones en las superficies superiores de las células de la cripta, también deben incrementar dramáticamente. El juego se termina si se remueven los simbiontes bacterianos por calor o antibióticos. El órgano de luz regresa a su estado anterior asemejándose al órgano encontrado después de eclosionar. Los genes bacterianos que codifican para las proteínas "adesinas" en la superficie pared celular parecen promover el mantenimiento del órgano de luz.

¿Por qué los sistemas de ambos el calamar y sus bacterias residentes están tan agudamente sintonizados al desarrollo de este enorme órgano de luz? La razón aparente es "contrailuminación" —un tipo de camuflaje. Desde abajo, los predadores o presas potenciales ven el cielo nocturno en lugar del delicioso calamarcito al contemplar al calamar maduro iluminado. La luz ventral generada por las bacterias es del mismo color, intensidad y distribución que la luz de la luna y las estrellas. Mientras que durante el día el calamar hinchado de bacterias duerme en la arena, durante sus sesiones degustativas nocturnas pasea iluminado a contraluz gracias a sus simbiontes bacterianos. Los experimentos demuestran que los calamares sin esta contrailuminación resultan vulnerables inmediatamente a los predadores. Aunque tales calamares viven bien si se protegen en el laboratorio, *E. scoleps* no existe en estado silvestre sin sus simbiontes.

#### LOS OLÉNIDOS DE FORTEY

La inferencia de la especiación y evolución de taxa superiores por medio de simbiogénesis a menudo está cargada de dificultades aún con organismos vivos disponibles para analizar. Debemos ser aun más cautos al decir que encontramos simbiogénesis en el registro fósil del Cámbrico. Sin embargo, el paleontólogo inglés Richard Fortey ha hecho precisamente eso. Los Trilobites de la familia Olenidae (los olénidos) dejaron abundantes caparazones (cubiertas corporales) en los exquisitos negros del Cámbrico y finales del Ordovísico (Figura 10.4). Los trilobites, una clase en el filo Arthropoda, tenían patas articuladas, pero a diferencia de sus parientes crustáceos e insectos actuales, no estaban cubiertos de quitina. Sus caparazones estaban constituidos principalmente de carbonato de calcio. Este carbonato de calcio cubría con una forma de armadura a los animales que llenaron con una encantadora diversidad los mares del Paleozoico. Algunos de éstos eran tan diminutos como las moscas, otros eran tan grandes como enormes langostas. Unos difícilmente se movían mientras que otros eran rápidos y feroces asesinos. Todos ellos se extinguieron hacia el Pérmico, hace 260 millones de años. Duraron unos gloriosos 300 millones de años –cien veces más que la especie humana, hasta ahora.

Los trilobites olénidos prosperaron en los fondos marinos alrededor del mundo durante unos 60 millones de años. Se han clasificado alrededor de sesenta y cinco géneros distintos y se han nombrado un total de más de cien especies. Los fósiles investigados más intensamente vienen de sedimentos en Noruega y Suecia. Los restos de olénidos fósiles nos dicen que éstos animales debieron haber cubierto el fondo del océano en poblaciones, de lo que hoy en día abarca del norte de Francia al norte de Noruega.

Virtualmente todos los trilobites poseen una fuerte placa ventral denominada el hipostoma, que participaba en la manipulación del alimento. *Olenus* el más temprano, simple y supuestamente más primitivo de los olénidos tenía un hipostoma normal. Sin embargo, la placa ventral se encuentra atrofiada en la mayoría de las especies fósiles. En una subfamilia, la Pelturinae, la placa bucal se encuentra completamente degenerada. Abundan las mudas articuladas intactas. Este y otros indicadores sugieren que

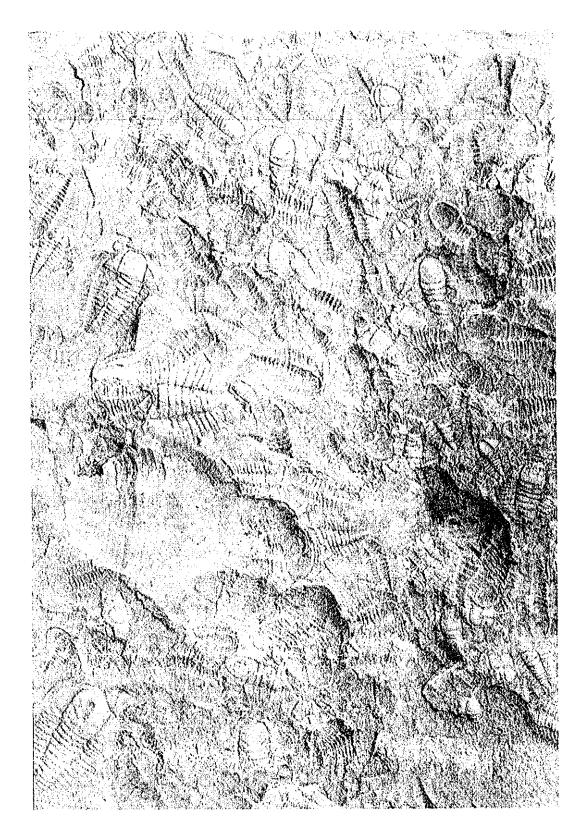


FIGURA 10.4 Los trilobites de Fortey: Olenus en sus yacimientos de "nadie-en-casa"

los olénidos prosperaron en un hábitat de aguas profundas tranquilas. Más aún, las mudas indicaron que los cuerpos mismos eran aplanados, con débiles músculos axiales. Aparentemente vivieron en lugares que con escasas corrientes de fondo. Se han encontrado caparazones olénidos piritizados —los carbonatos de calcio tenían incrustaciones de sulfuro de hierro, ésto es, pirita, también llamado el oro de los tontos. La pirita se forma inmediatamente si el gas sulfuro (H<sub>2</sub>S) entra en contacto con aguas ricas en hierro. Fortey se figura que los trilobites olénidos debieron de haber estado bañados en aguas lentas, ricas en sulfuro y pobres en oxígeno.

A diferencia de la mayoría de sus parientes trilobites, los olénidos tienen cutículas demasiado delgadas. Portan estructuras lameladas con forma de peine denominadas "exitos". Algunos paleontólogos interpretan estas estructuras afiligranadas como "ramificaciones branquiales" -cubiertas de las extensiones (branquias) que "respiran" o intercambian el gas oxígeno disuelto en las cubiertas branquiales similares de peces. Estas ramas branquiales sin lugar a dudas incrementaron formidablemente la superficie de contacto con el agua rica en sulfuro. Fortey, quien trabaja en estos fósiles desde muy temprano hasta muy noche en el Museo Británico de Historia Natural en Kensington, Londres, sugiere que todos los trilobites olénidos albergaron simbiontes bacterianos. En los trilobites podemos tomar los cambios morfológicos como una guía a la simbiotrofía, así como con las modernas lombrices tubulares (vestiminíferas) de las chimeneas submarinas, varios géneros de anélidos (gusanos segmentados) y moluscos bivalvos que tienen asociaciones simbióticas sumamente desarrolladas. Los animales vivos que cultivan tales simbiontes en sus tejidos muestran signos distintivos de su asociación. Así como los fósiles de Fortey, muchos tienen la boca y otras partes digestivas modificadas. Algunos presentan hipertrofia en los trofosomas (órganos que almacenan bacterias) o lamelas branquiales. Más aún los animales con asociados bacterianos tienden a reproducirse en grandes cantidades.

Algunos olénidos tienen cavidades incubadoras espectacularmente grandes. Fortey sugiere que los trilobites en estado larval (bebés) eran protegidos dentro de estas cavidades hasta que hubieran cultivado suficientes bacterias simbióticas fijadoras de dióxido de carbono, oxidadoras de sulfuro para ser autosuficientes. En la Gran Cantera de Andrarum, Suecia, los "Esquistos Aluminosos" del Cámbrico superior (hace 505

millones de años) -la llamada zona de Olenus- han sido investigados detalladamente por Euan N. K. Clarkson de la Universidad de Edimburgo. Es posible rastrear una clara correlación entre la presencia de pirita, sulfuro de hierro y dos especies olénidas, O. truncatus y O. wahlenbergi, en una sección de un metro y medio en la franja de esquisto. Los olénidos desaparecen donde desaparece la pirita y en su lugar aparecen fósiles de ostrácodos. Del Cyclotron, un tipo de crustáceo marino, se infiere que evitaba las aguas ricas en sulfuro y vivía donde el oxígeno le hiciera tolerable la vida. Dominaba donde aparentemente podía respirar oxígeno. Los olénidos vivieron fuera del alcance del oxígeno. Fortey cree que estos antiguos trilobites, construyeron el carbono en sus cuerpos a través de los favores autotróficos que les pagaban las bacterias fijadoras de dióxido de carbono habitantes de sus cuerpos. Los olénidos cultivaron bacterias en "cultivos físicos" como el Staurojoenina de Andrew Wier (ver Capítulo 7) y el calamar hawaiano luminoso de Margaret McFall-Ngai. Las bacterias oxidadoras de sulfuro aun fijan carbono de la misma manera que plantas y algas, pero no crecen en presencia del gas oxígeno. En los olénidos de Fortey estas bacterias pudieron incluso haber existido en cultivo puro dentro del cuerpo del trilobite. De esta forma, 500 millones de años antes de Louis Pasteur y aún sin el beneficio del lenguaje, los artrópodos olénidos marinos parecen haber evolucionado la capacidad para cultivar bacterias. El confortable arreglo les evitó a los trilobites la molestia de alimentarse. Las bacterias oxidadoras de sulfuro sirvieron al imperativo reproductivo de los olénidos, puesto que éste gran suborden generó sesenta y cinco géneros distintos y quizás cien especies. Bajo condiciones ricas en azufre y desprovistas de oxígeno, trilobites asociados, sin sus bacterias simbióticas, se habrían muerto sofocados y por inanición.

Página en blanco

# LA PROPENSIÓN DE LAS PLANTAS

#### LA SOMBRILLA DEL POBRE

A lo largo de la historia de la vida han ocurrido relaciones parasexuales fértiles, apareamientos bizarros teóricamente infértiles, entre organismos terrestres de distintas especies que continúan sucediendo. Una planta herbácea de grandes hojas, *Gunnera manicata*, prospera en los nublados bosques de los Andes. En Ecuador, a unos 20,000 pies, esta "sombrilla del pobre" mantiene una asociación con *Nostoc*, una cianobacteria (Figura 11.1). *Nostoc* proporciona el nitrógeno, siempre escaso en el resto de la comunidad de plantas. Felizmente infecta las glándulas del tallo, sus filamentos se deslizan dentro de túneles especiales de los pecíolos de las hojas, donde en colaboración con la planta, ésta cianobacteria realiza una fijación simbiótica de nitrógeno dentro de sus heterocistos. De ninguna forma Gunnera es la única habitante terrestre sedentaria fertilizada de esta forma por una cianobacteria. Tales uniones extrañas abundan.

Hoy en día casi 10,000 cianobacterias diferentes pueden distinguirse por algunos cuantos expertos. Probablemente existieron mucho más tipos de cianobacterias, antes que de cualquier alga o planta evolucionara,

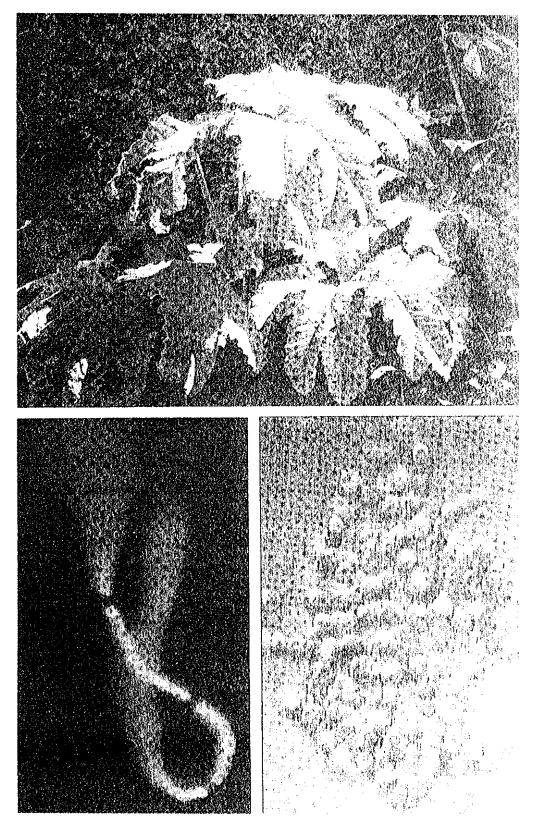


FIGURA 11.1 Gunnera manicata y sus cianobacterias simbióticas

desafortunadamente están extintas, como muchos organismos del pasado. Cuando uno o varios tipos de cianobacterias evitaron ser digeridas por los ancestros de las plantas y se convirtieron en cloroplastos, dejaron afuera a la mayoría de sus parientes. Las cianobacterias absorbidas nunca tuvieron o bien perdieron su capacidad para "fijar" nitrógeno, ésto es remover el gas químicamente refractario N2 del aire e incorporarlo a los compuestos orgánicos de su cuerpo. Para obtener nitrógeno, nosotros los animales comemos frijoles o carne. Tomamos nuestro nitrógeno ya fijado de los alimentos. Y sufrimos deficiencia de nitrógeno si no comemos bien. A pesar de que estamos bañados en una atmósfera que es casi 80% nitrógeno, no es posible compensar la deficiencia de nitrógeno tomándolo del aire. Este talento, la incorporación de nitrógeno gaseoso a compuestos químicos corporales ricos en carbono, únicamente lo poseen las bacterias. El metabolismo, el saber-cómo a nivel corporal simplemente está más allá de nuestro alcance. Nunca evolucionó en cualquier otro reino de organismos, sin embargo, muchos tipos de bacterias no fotosintéticas conocen el secreto. Todas ellas, contienen el grupo de genes "nitrogenasa" que permiten la fijación de nitrógeno gaseoso extremadamente refractario en compuestos aminoácidos solubles en agua.

Los 30 millones de especies de hongos, animales, plantas y protoctistas se vieron obligados a adquirir el nitrógeno en sus proteínas de otra manera. Algunos sobrellevaron su persistente deficiencia de nitrógeno literalmente abrazando a fijadores de nitrógeno bacterianos y adquiriendo sus genomas ya sea temporal o permanentemente. La consecuencia de este comportamiento codicioso de genomas dio pie a nuevos taxa: nuevas especies, nuevos géneros y en algunos casos nuevas familias y clases. Aquí, solamente describimos unas pocas de las innovaciones evolutivas para llegar a nuestro punto: la innovación evolutiva nunca depende exclusivamente de la acumulación de mutaciones al azar o aún de duplicaciones de genes muy afinados. En los casos aquí brevemente mencionados, el taxón en cuestión (nuevos hongos y plantas) evolucionó cuando el hongo o planta adquirió e integró de manera estable ya sea parcialmente o de tiempo completo el genoma de bacterias fijadoras de nitrógeno.

#### LA VIDA SECRETA DE GEOSIPHON

Geosiphon pyriforme, con unos cuantos milímetros de altura, fue descubierto en Neustadt, Alemania, por un maestro de ciencia de educación secundaria a principios de 1800. Tomó la "planta" de la tierra húmeda junto al cauce de un río y la colocó junto al nombre "Botrydium" en el papel del herbario. Estas diminutas vesículas con forma de pera en agrupaciones de tres a diez, son sumamente raras hoy en día. No tienen registro fósil y de hecho solo se han estudiado en Alemania y Europa central. No se han visto en América, ni en el Norte ni en el Sur, tampoco en el Pacífico. Fritz von Wettstein, un estupendo botánico etiquetó y nombró al organismo de nueva cuenta en el papel del herbario cuando discernió su verdadera naturaleza. Ahora, después de muchos años de estudio de laboratorio y campo, D. Mollenhauer ha traído luz a la vida secreta de Geosiphon. Es un organismo doble, como los líquenes, con dos tipos de ancestros diferentes. Uno es un hongo que se asemeja a Endogone, Glomus y otros miembros conocidos del filo de hongos Zygomycota. El otro ancestro es la cianobacteria Nostoc que fija nitrógeno. El hongo se hace verde, y se alarga hasta un "monstruoso" (para ser microbio) tamaño de cuarenta y cuatro milímetros creando peculiares vesículas desconocidas en algún otro caso de la literatura botánica.

Ambos el hongo y *Nostoc* cambian radicalmente en la asociación. Fijan dos gases atmosféricos de importancia para sus cuerpos: dióxido de carbono (vía fotosíntesis) y nitrógeno (vía nitrogenasa). Estas útiles fijaciones ocurren únicamente en el ser integrado con apariencia de planta. Los resbalosos propágulos de la cianobacteria, llamados "hormogonia", quedan atrapados bajo la influencia del hongo. Se hinchan y detienen su movimiento. Después de quedar claro que la cianobacteria capturada no podrá escapar, ocurre una transformación mágica. Las paredes celulares del hongo se rompen y sus membranas se abren al exterior. Se forma una nueva pared y membrana en la rotura. El hongo introduce a las cianobacterias a través de la apertura, que entonces se cierra por completo. La asociación madura a lo que parece una planta en una sorprendente metamorfosis. Las vejigas fijan activamente nitrógeno y carbón

durante algunas semanas, sin embargo, eventualmente los organismos se disocian y comienza nuevamente la bizarra fertilización análoga. El género y especie de *Geosiphon*, se originó –como muchos otros- por simbiogénesis. Tanto desde el punto de vista de su desarrollo y evolución, *Geosiphon* es en su totalidad un producto de asociaciones simbióticas.

#### NICHOS FIJADORES DE NITRÓGENO

Otros géneros y especies de plantas se generaron simbiogenéticamente y por el mismo motivo: el *hambre* de nitrógeno. Los campos de arroz suelen ser de color verde brillante. Los manchones verdes en el suelo bajo los tallos del arroz se ven como algas. Los tallos no poseen troncos, hojas o raíces evidentes. El examen cuidadoso muestra que son plantas—lo que pareciera ser el talo aplanado de un alga son hojas. Éstos habitantes de arrozales son diminutos helechos acuáticos. Dentro de compartimentos en el envés de las hojas vive *Anabaena*, otra especie de cianobacteria filamentosa fijadora consumada de nitrógeno. *Anabaena* se desliza a la cavidad donde crece la hoja inmadura cerrando la apertura. Se han estudiado y denominado seis especies de *Azolla*. Las células especiales de *Azolla* actúan como "repisas" que mantienen en su lugar a las *Anabaena*.

A cualquiera que haya visitado la playa de Miami y otras ciudades de Florida en invierno le resultarán familiares las cícadas. Se ven como enormes piñas que cayeron al piso. Muchas de ellas decoran hoteles formando enormes rodetes circulares. Son nativas de los trópicos alrededor del mundo y especialmente conspicuas en Cuba y Sudáfrica. Las cícadas forman un "taxón superior", un filo o división de plantas con docenas de especies. Todas las cícadas son simbióticas con cianobacterias fijadoras de nitrógeno. Ninguna existe sin sus genomas bacterianos cautivos. Sospechamos que la asociación con cianobacterias comenzó la proliferación de las especies de cícadas. Las cianobacterias no se encuentran en las semillas, sin embargo, entran a la plántula veinticuatro horas después de germinar. Las cícadas del tamaño de un árbol, forman pequeños órganos verticales especializados en el suelo de alrededor, llamados "raíces coraloides". Al cortar una verás un anillo azul verdoso totalmente integrado que para el ojo inexperto es indistinguible de las células del resto de la plata. Aquí es donde

las células procarióticas de las cianobacterias fijadoras de nitrógeno (de nuevo *Nostoc*) han sido adquiridas e integradas a las células de las raíces de las cícadas.

La plétora de legumbres en el Cretácico, árboles, hierbas, parras y por el estilo, miembros del espectacularmente exitoso orden Leguminoseae, evolucionaron por simbiogénesis. La historia es demasiado larga, tortuosa y técnica para ser contada aquí. Sólo recuerda la próxima vez que comas un chícharo o fríjol, que un motivo por el cual esta comida rica en nitrógeno es tan buena para ti es que la planta de la cual se extrajo alberga un genoma bacteriano en sus raíces. La intimidad que existe en la relación entre la leguminosa (incapaz de utilizar el nitrógeno del aire por sí misma) y la bacteria (que tampoco fija nitrógeno por sí sola) es sorprendente. Los asociados están integrados en los niveles de gen, producto genético, metabolismo y comportamiento simultáneamente. La asociación entre la bacteria rizobial del suelo y los pequeños pelos en las raíces de la planta leguminosa que le dan la bienvenida a su invasión nadadora en fila india, tiene cuando menos 100 millones de años. La simbiosis productiva probablemente se encuentra atrás de toda esta proliferación y especiación de la maravillosa familia de plantas con flores. Los fijadores bacterianos de nitrógeno no son fotosintetizadores. A decir verdad, dentro de las legumbres, dependen de azúcares y otros fotosintatos de las plantas.

En el caso de las leguminosas, los detalles de la adquisición e integración cíclica de bacterias son muy poco conocidos debido a que los empresarios buscan imitar la naturaleza. Las compañías agricultoras quieren enseñarle a las plantas de maíz y trigo (miembros de la familia de los pastos) a capturar los genomas de bacterias del rizobio para producir granos más ricos en proteína y más baratos que otras fuentes de nitrógeno. Hasta ahora no ha funcionado. Son muchas las sutilezas en el cuento de la integración de leguminosas y rizobia. Si estos empresarios tuvieran éxito con una planta de Zea (maíz), Hordeum (cebada), o Triticum (trigo) que fijara nitrógeno, seguramente sería dotada de un nuevo nombre de especie: Zea azotogenica, Hordeum nitrogenicum o quizás Triticum nutricium. Y de nuevo estaríamos viendo el origen de las especies no por medio de mutaciones aleatorias sino por adquisición de genomas.

## LA DANZA DE LOS CROMOSOMAS: LA TEORÍA DE LA FISIÓN

Nadie está más conciente de la importancia de los cromosomas que los futuros padres esperando los resultados de la amniocentesis. Quieren estar seguros de que las células de su feto no tengan ni más ni menos de cuarenta y seis cromosomas, finamente alineados en veintitrés pares correspondientes. Si esperan un niño sólo el último par (el XY) variará. El gran cromosoma X no corresponderá al pequeño Y. Es el cromosoma Y, el que porta muy pocos genes (principalmente para la formación y nado de espermas), que determina el género del bebé niño. Todas las células de las niñas saludables invariablemente tienen cromosomas apareados, incluyendo el X, del cual niñas y mujeres tienen dos. El procedimiento en la amniocentesis es esencialmente un análisis cariotípico. Un axioma de la biología de mamíferos es que los miembros de la misma especie tienden a presentar cariotipos idénticos o al menos extremamente similares.

El cariotipo se define como la morfología y el número total del grupo total de cromosomas en un animal o planta. Las preparaciones cariotípicas provienen de células corporales en el proceso de división mitótica, de la cual se pueden hacer y almacenar preparaciones permanentes. Las células se fijan (tratadas con químicos que mantienen una estructura discernible) y se tiñen con pigmentos para cromosomas que permiten tabular y fotografiar los detalles de los cromosomas. Después, los pares de cromosomas se numeran y alinean por tamaño, de grande a chico. Las imágenes digitales o fotografías obtenidas se interpretan. Debe haber suficiente calidad en las imágenes para poder leer el cariotipo. A menudo está en juego una nueva vida humana.

Se han reunido detalles cariotípicos de muchos miles de mamíferos y cientos de plantas desde principios del siglo XX. El análisis cariotípico es una herramienta útil en la identificación de especies debido a que los cariotipos generalmente son específicos para cada especie.

Si el gradualismo darwiniano explica el origen de especies de animales y plantas, consecuentemente, las especies cercanamente emparentadas deberían tener cariotipos similares. Pero no. Toma al intrépido venadito asiático, especies del género *Munjiacus*. Estos venados se parecen mucho entre sí y, al someterse a prueba, aparentemente son capaces de aparearse para producir descendencia. Las siete u ocho especies de *Munjiacus* se encuentran desde el Este hasta el Oeste de Asia, extendiéndose sobre un área de varios millones de kilómetros cuadrados. Aunque ciertamente no se incluyen todos los datos, sus cromosomas diploides (de células corporales) varían desde tan sólo tres pares hasta los veintitrés.

Neil Todd, como Doctor en Zoología recién egresado de la Universidad de Harvard, a principios de los años setenta, desarrolló su Teoría de la Fisión Cariotípica para correlacionar la evolución de los cromosomas con la historia de los mamíferos. Nombró el concepto *Teoría de la Fisión Cariotípica*, según dos comentaristas, para "llamar la atención a este rechazo implícito del gradualismo darwiniano en la evolución cromosomal". El análisis original de Todd aplicaba en tres grupos de animales: carnívoros cánidos, artiodáctilos (chivos, borregos, venados, y otros ungulados de dos dedos), y (junto con

John Giusto, un estudiante de posgrado de la Universidad de Boston) monos y simios del viejo mundo. Sus trabajos fueron ignorados o rechazados por los evolucionistas de moda. M.J. D. White, desechó la tesis central de Todd en su libro de 1973 *Animal Cytology and Evolution* con la siguiente observación: "Suponer que todos los cromosomas de un cariotipo sufrirán este proceso [fisionarse en el centrómero-cinetócoro] simultáneamente es equivalente a creer en milagros, lo cual no tiene lugar en la ciencia" (p.401). Era de esperarse que pocos zoólogos y evolucionistas quisieran tomar en serio el trabajo de Todd. A diferencia del Profesor White, Todd no tenía un laboratorio de uso exclusivo para estudiar cromosomas. Ni era un profesor titular autor de un libro de texto muy citado. A decir verdad, Neil Todd es un numismático y genealogista, un gran experto en objetos del siglo XVII al XIX de tabernas irlandesas así como en genética de gatos.

Zoologistas y evolucionistas siguieron trabajando bajo la creencia, respaldada por White y otros neodarwinistas, de que los números de cromosomas eran extremadamente similares en especies de mamíferos emparentadas y que las excepciones que notó Todd eran triviales. El mantra, repetido muchas veces, era que los números de cromosomas de mamíferos eran altos en poblaciones ancestrales y que gradualmente disminuyeron con el tiempo. La fusión de cromosomas, como sucede en niños con síndrome de Down, ocurrían impredeciblemente y daban cuenta del número de cromosomas. El punto era que Todd, alguien que creía en los milagros, debía ser ignorado. Con la excepción de algunos pocos documentos esporádicos todo el asunto de fisión cariotípica estuvo latente hasta 1998.

El asunto se ha retomado por varias razones relevantes a la tesis de este libro. La fisión cariotípica en sí misma no es un proceso simbiogenético, sin embargo sugerimos que finalmente está relacionada al origen simbiogenético de los cromosomas, como señaló Todd (2001).

Gracias al extraordinario crecimiento del campo de la biología celular y el estudio de los cromosomas, el talento de una joven bióloga, Robin Kolnicki, quien analizó la información cromosomal en lemures y el interés renovado de Todd en su brillante idea, la situación ha

cambiado radicalmente. La visión de Todd es la explicación más parsimoniosa y adecuada para el cambio de los cariotipos y cromosomas de mamíferos a través del tiempo. La recopilación de evidencia hecha por Kolnicki desde un campo de las ciencias de la vida distinto, muestra el porqué y cómo, sin milagros, las ideas de Todd sobre las radiaciones adaptativas resultaron ser correctas. La "radiación adaptativa" se refiere a la proliferación de la diversidad de especies en un momento dado en el registro fósil, que en este caso se encuentra correlacionada con cambios dramáticos en los números de cromosomas en mamíferos. Nuevos investigadores jóvenes, con menor propensión a aceptar sin pensar el supuesto de diminutos pasos graduales en los que se supone debe proceder la evolución, podrán cada vez más aplicar la perspectiva Todd-Kolnicki (ahora llamada La Reproducción del Cinetócoro o Teoría de la Fisión Cariotípica N. del T.) a murciélagos, roedores, otros mamíferos y aún a reptiles y aves. El origen de nuevas especies de mamíferos se correlaciona con el cambio cariotípico precisamente de la forma saltadora y discontinua que visualizó Todd. Aquí revisamos las ideas básicas sólo de manera breve. La literatura científica aún es limitada y manipulable debido al poco tiempo de su renacimiento. Como otros aspectos del colapso neodarwiniano con relación a nueva evidencia, el debate se ha tornado fervoroso.

Cuando el análisis cariotípico, espoleado por la teoría de herencia cromosomal, comenzó en los años treinta, muchos científicos se sorprendieron al encontrar qué animales similares no necesariamente tenían cariotipos similares. Los números diploides en mamíferos varían de un solo par de cromosomas a sesenta y seis pares. La teoría de fisión de Todd postula un mamífero ancestral con un número diploide de catorce cromosomas "mediocéntricos" (el cinetócoro-centrómero se encuentra junto al centro del cromosoma). La fisión completa de todos los cromosomas a la vez se toma como base hipotética de la especiación (Figura 12.1).

El evento de fisión, genera un grupo completo de cromosomas acrocéntricos (con el centrómero cerca de un extremo) pequeños y un número diploide doble con respecto al original en poblaciones con cromosomas mediocéntricos grandes. El número diploide en treinta y dos especies de lémures varía desde veinte cromosomas a setenta.

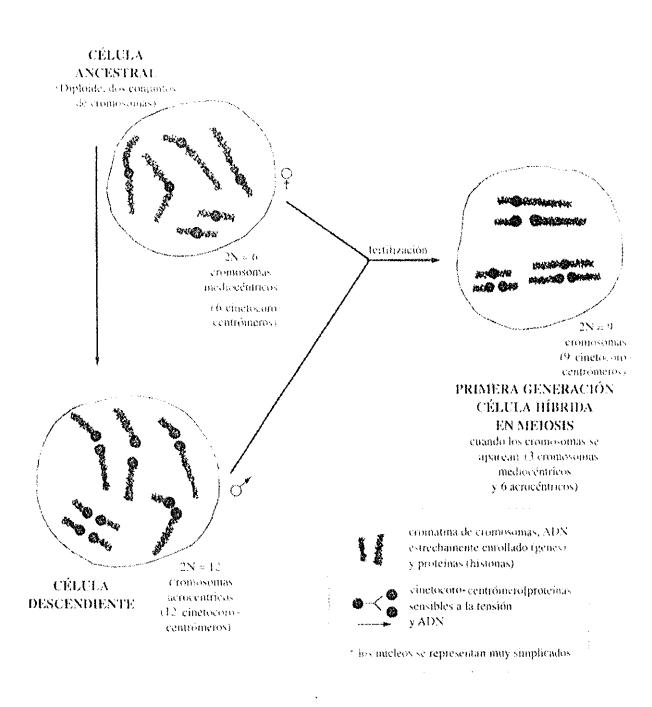


FIGURA 12.1 Teoría de la fisión cariotípica (reproducción del cinetócoro-centrómero)

Los lémures, un suborden de primates originarios de Madagascar, se agrupan en cinco familias: lepilemures, daubentónidos, lemures (o eulemures), cheirogálidos e indridos. Un mínimo de cuatro pasos evolutivos genera en principio los cariotipos en todas las especies vivas de lemures, comenzando con el ancestro hipotético (probablemente semejante al Lepilemur ruficandatus de hoy) con un número diploide de veinte. Un primer evento de fisión permitió al número diploide variar de veinte a treinta y ocho cromosomas. Un segundo evento explica la presencia de lemures (de cuarenta y cuatro a sesenta y dos cromosomas) y cheirogálidos. En los ancestros de los indridos ocurrió una segunda fisión diferente, así como una posterior fisión separada en los Lepilemures. Es necesario conocer los detalles, sin embargo, la teoría de la fisión elegantemente reduce la necesidad de cientos de explicaciones ad hoc para unos pocos eventos de fisión seguidos por cambios cromosomales menores en grupos limitados de descendientes.

#### LA REPRODUCCIÓN DEL CINETÓCORO COMO UN LEGADO BACTERIANO

Salta esta sección si los términos científicos te resultan insoportables y date por servido con saber que la tendencia de los cromosomas a reproducirse, romperse, reagruparse y cambiar bajo sus propios esquemas probablemente refleja su pasado de vida libre. El comportamiento de estas estructuras portadoras de genes tiene una profunda influencia en nosotros, los animales y plantas cuyo crecimiento celular no puede prescindir de ellas. Esta sección discute como la *Teoría de la Reproducción del Cinetócoro* explica, en nuevos términos biológicos y de una vez por todas, la *Teoría de la Fisión Cariotípica* de Todd con treinta años de edad como un evento plausible junto con sus consecuencias.

Los cinetócoro-centrómeros son los lugares de unión de cada cromosoma al huso mitótico, son los carriles de microtúbulos sobre los que se desplazan los cromosomas para llegar a los extremos de la célula en división. Ahora se sabe que son estructuras dobles de proteína (el cinetócoro) que se fijan a los microtúbulos del huso mitótico manteniendo la continuidad del ADN (el centrómero) con el resto de

los genes en un solo paquete. Cada vez que un cromosoma se reproduce, el paquete cinetócoro-centrómero proteína-ADN se reproduce también. La reproducción cromosomacinetócoro-centrómero ocurre cada vez que la célula misma se reproduce.

El evento posible consiste en una reproducción extra de cinetócoro-centrómeros seguido por la ruptura cromosomal entre los pares de cinetócoros. Esta ronda extra y rompimiento ocurre en todos los cromosomas a la vez. Por ejemplo, si ocurriera en tus células productoras de esperma, sucedería en los veintitrés pares completos de cromosomas, los cuales tienen sus centrómeros ubicados mediocéndricamente. Este simple evento plausible generaría una nueva célula ahora con cuarenta y seis pares de cromosomas cortos. En cada nuevo cromosoma el cinetócoro-centrómero estaría al final. En la jerga, el evento de fisión cariotípica convierte cuarenta y seis mediocéntricos en noventa y dos telocéntricos sin cambios significativos en las secuencias de genes (el orden de los pares de bases del ADN), ni cambios en las dosificación de los genes (las proporciones entre genes permanecen igual), ni cambio en la cantidad de ADN (la distribución de los genes en grupos más vinculados ocurrió sin alteración en la cantidad total de ADN), ni cualquier otro cambio en el propio animal. Los reacomodos en los cromosomas y la distribución de grupos de cromosomas después de la gran fisión resultan inevitables puesto que cuando te apareas y tu esperma fisionado fertiliza un óvulo que, de antemano está decidido que el óvulo de tu amorcito tendrá los veintitrés cromosomas mediocéntricos (no cuarenta y seis cortos como los tuyos). ¿Por qué? Debido a que ella y sus células serán del número típico de nuestra especie.

La naturaleza ha intentado este experimento varias veces: los animales fisionados y no fisionados son totalmente fértiles hasta que ocurre un reacomodo (inversiones pericéntricas y por el estilo, más allá del enfoque de esta discusión). La reproducción del cinetócoro como explicación para la fisión depende crucialmente de cambios (aceleración) en el tiempo de producción de nuevos cinetócoro-centrómeros. Estos cambios en el tiempo, el retraso en la reproducción de cromosomas relativa a la reproducción de

los cinetócoro-centrómeros, es la base de mucha de la diversificación de especies en mamíferos. En ciertos grupos de mamíferos estos cambios se muestran detalladamente para explicar el taxa: carnívoros, mamíferos con dedos iguales (artiodáctilos, tales como borregos, chivos y venados), lémures y monos del viejo mundo, y simios (chimpancés, orangutanes, gorilas, monos cercopitécidos, babuinos y del tipo).

Los cinetócoro-centrómeros son sitios distinguibles en los cromosomas, son regiones estrechadas donde se fijan las fibras mitóticas (microtúbulos) (Figura 12.1). Los cinetócoro-centrómeros pertenecen a una clase de estructuras denominadas "centros organizadores de microtúbulos" (COM) debido a que se han visto "capturando" microtúbulos y fijándolos al resto del huso mitótico. La producción de nuevos cinetócoro-centrómeros ocurre generalmente entre mitosis cuando todo el resto de ADN cromosomal también se está reproduciendo. Una ronda extra de síntesis de ADN cinetócoro-centrómero con respecto al resto de los cromosomas es todo lo que se necesita para empujar la gran bola de fisión cariotípica rodando cuesta abajo hacia nuevas especies de mamíferos.

El nuevo análisis de la teoría de Todd incorpora datos bioquímicos descubiertos recientemente que correlacionan la composición de los cinetócoro-centrómeros con su comportamiento conforme ocurre el movimiento de la división mitótica celular. Las proteínas que comprenden los cinetócoros son sensibles a la estimulación mecánica –a la tracción. La estimulación externa causa la adición y remoción de químicos específicos (iones fosfato) así como la presencia y actividad de microtúbulos. Los cinetócorocentrómeros responden al cosquilleo y a las punciones. Tienden a hacer lo suyo, esto es reproducirse. Kolnicki señala que la idea de que esta parte del cromosoma se reproduce, ocasionalmente fuera de sincronía con el resto de los cromosomas, es consistente con nuestras ideas del origen de las células nucleadas en general. Ella escribió, "los simbiontes endocelulares tienden a reproducirse fuera de la sincronía de sus hospedadores aún en asociaciones simbióticas co-evolucionadas de eubacterias como son las mitocondrias y plástidos. La Teoría de la Reproducción de Cinetócoros (Teoría de la Fisión Cariotípica) donde la "escisión" se entiende como una rápida

reproducción residual centromérica de un genoma alguna vez ajeno (alguna vez eubacteria espiroqueta) es totalmente consistente con el concepto "simbiogenético" de evolución de la célula eucariótica más que el de "filiación directa".

Por supuesto que estamos de acuerdo. Añadimos la idea saltacional, discontinua de especiación de Todd-Kolnicki a ideas tales como simbiogénesis y la transferencia larval de Williamson. Éstas son algunas vías creativas de la innovación evolutiva. Las especies se originan por la herencia de genomas adquiridos —y sus rebeliones reproductivas dentro de los genomas hospederos. De la misma forma en la que lo hacen taxa superiores tales como géneros, familias, y por el estilo. El proceso no es gradual —menos si consideramos estas "conmociones simbióticas" en la fisión de cromosomas de mamíferos, de la cual no están exentos los animales

Página en blanco

# DARWIN NUEVAMENTE: LAS ESPECIES EN EL DIÁLOGO EVOLUTIVO

En este libro hemos cuestionado qué tan adecuadas son las populares explicaciones de los evolucionistas modernos sobre el origen de características nuevas y heredables de la vida así como la evolución de nuevas especies y mayóres taxa, más inclusivas. El basarse en la acumulación de mutaciones aleatorias en el ADN es menos "erróneo" que sobre simplificado e incompleto: pierde la selva simbiótica a cambio de árboles genéticos. La literatura inventiva de los neodarwinistas y sus valientes esfuerzos para unir la estabilidad genética entre los factores incombinables de la mezcla de Gregor Mendel junto con el cambio evolutivo gradual promovido por la selección de Darwin, han sido tan brillantes como incorrectos. La hegemonía de R. A. Fisher, J. B. S. Haldane y Sewall Wright se ha ido para siempre y sus apóstoles de los últimos tiempos –Richard Dawkins y J. Maynard Smith, o al menos sus estudiantes tendrán que aprender algo

de química, microbiología, biología molecular, paleontología y del aire. Científicos mejor informados se han reinstaurado a la luz de nuevo conocimiento, los conceptos darwinianos, no neodarwinianos, de la evolución como principios organizativos para entender la vida. Sugerimos que algunas de las "características adquiridas" de Jean Baptiste de Lamarck, que responden sensiblemente a las exigencias del ambiente son genomas ajenos. Diminutos maestros del metabolismo y el movimiento a menudo están listos y dispuestos para asociarse con formas mayores cuando las presiones ambientales estimulan las uniones. El repertorio de la evolución es mucho más una respuesta a fuerzas ambientales inmediatas que lo que el contingente de "mutaciones aleatorias" nos hubiera hecho creer. Las ramas del árbol evolutivo se dividen y también se fusionan. Los genomas se integran; las consolidaciones persisten más allá del punto sin retorno. La evolución es irreversible. Aún la evolución del ojo tiene un componente simbiótico en su historia, como también tiene mutaciones aleatorias. Y de la misma forma toda la innovación evolutiva debe apreciarse como los diversos resultados de prolongados caminos biológicos, geológicos e históricos. A decir verdad la evolución de órganos de vertebrados tan complejos como los ojos siempre han fascinado a todos los interesados en el genuino origen de la innovación. ¿Cómo le "surge un ojo" a un animal sin ojos? (Samuel Butler señaló que "no recordamos cuando nos surgió un ojo por primera vez"). Escritores antropocéntricos con propensión a lo milagroso y compromiso con la intervención divina tienden a atribuir apariciones históricas como ojos, alas y habla a la "complejidad irreducible" (como, por ejemplo, Michael Behe en su libro, Darwin's Black Box) o "diseño ingenioso" (en la tradición de William Paley que usó los órganos funcionales de animales como prueba de la existencia de Dios). Aquí no sentimos la necesidad de hipótesis sobrenaturales. Mas bien, insistimos en que hoy en día, más que nunca, es el creciente entendimiento científico de cómo aparecen nuevos rasgos, aún tan complejos como el ojo en los vertebrados, el que ha triunfado. ¿Cuáles son las novedades?

La idea fundamental es que las características heredadas de extraordinaria importancia para la selección natural, tales como frutas, ojos, alas o

el habla, siempre tienen una larga historia de procedencia. La atención en los antecedentes microbianos, genéticos eucarióticos y el desarrollo convierte lo que pudiera ser intervención divina en evolución, como de costumbre. La aparición evolutiva de los ojos no es una excepción. La capacidad para responder específicamente a la luz visible se presenta en varias moléculas comunes a todas las células. La habilidad fotosensible del tejido retinal humano (y de todos los vertebrados) es una propiedad de los bastones y conos de las células retinales. Estas moléculas albergan químicamente rodopsina, un complejo proteínapigmento sensible a la luz púrpura. La porción opsina de la rodopsina es una proteína que varía de un organismo a otro, sin embargo, tiene características en común y se presenta en un amplio rango de animales, algunas bacterias y protistas. Las reacciones luminosas actuales ocurren en la segunda porción, más pequeña de la molécula: el retinal. El nombre en griego, "rhodo" por morado, re refiere a la parte retinal, y opsina donde la raíz "op" es la misma que en óptico, que se refiere al "ojo". Entonces el nombre más apto para la molécula activa sencillamente es proteína ocular púrpura. La porción molecular pequeña que recibe la luz directamente se remonta en la historia de la vida mucho antes que animales y plantas. La rodopsina es conspicuamente activa en todo el grupo de arqueobacterias llamadas halófilas. Estos procariotes amantes de la sal se bañan de luz solar; usan su rodopsina sensible a la luz para generar energía en la forma de la ubicua molécula ATP. Los fundamentos de la fotosensibilidad ya están ampliamente desarrollados en el mundo bacteriano.

Los bastones (usados principalmente para la visión nocturna) y los conos (para el día) son células alargadas ricas en membrana que se alinean en la retina de los ojos de animales. En nuestros ojos, éstas células presentan los cinetosomas microtubulares estándares [ 9(3)+0 ] que forman la base de la proyección microtubular, el axonema [9(2)+2] que por supuesto estudiamos en el contexto del origen de la movilidad intracelular. El bastón es simplemente un plegamiento interno paralelo de la membrana undulipodial (cilio) crecido en demasía. El cono es lo mismo, a diferencia de que las membranas plegadas se encuentran en pilas estrechadas, en lugar de pilas paralelas, dando así una forma cónica a toda la célula. Si coincidimos en que todo el sistema undulipodial se deriva

de espiroquetas simbióticas entonces, sí la simbiosis es también un prerrequisito para la evolución del ojo. Lo que ha mostrado el patrón selectivo natural generado en computadora de Richard Dawkins y el extenso estudio de la literatura de Ernst Mayr y sus colegas es que cualquier población de organismos con fotosensibilidad en la superficie tenderán a refinar y expandir esta capacidad en dirección a un órgano protegido, que pueda enfocar, moverse y aun formar una imagen. De acuerdo con Mayr, los ojos evolucionaron en los linajes animales al menos cuarenta veces. Los ejemplos más conspicuos y mejor estudiados son los ojos simples de vertebrados y moluscos (como calamares y almejas) y los ojos compuestos de los insectos. No incluidos en su lista, está la evolución de ojos con forma de cámara en dos géneros de protistas unicelulares (los dinomastigotes eritrodínidos) en donde toda la célula se ha convertido en un ojo funcional modificado; verdaderamente Erythrodiniopsis es análogo a una cámara de gran angular. El organismo unicelular cuyo plástido y otras membranas cubiertas de pigmentos forman el equivalente retinal aguarda fijo a que su presa microbiana proyecte una sombra sobre él. Como cualquier esfuerzo que busque el origen de rasgos complejos y superficialmente perfectos, uno necesita estudiar, en palabras de Darwin, "las curiosidades y las peculiaridades" de sus antecedentes.

El lenguaje del cambio evolutivo no está en las matemáticas ni la morfología generada por computadora. Ciertamente tampoco en las estadísticas. Sino más bien en la historia natural, la ecología, la genética y el metabolismo que deben ser suplementadas con adecuados conocimientos de los microbios. La fisiología microbiana, ecología y protistología son esenciales para comprender el proceso evolutivo. El comportamiento de los microbios dentro de sus propias poblaciones y en sus interacciones con otros determinaron los giros de la vida, expandiendo el curso evolutivo. El mundo viviente infraóptico constituye finalmente la base del comportamiento, desarrollo, ecología y evolución del mundo mucho mayor del cual formamos parte y con el que hemos coevolucionado. Mientras que algunos podrían sentirse empequeñecidos por esta perspectiva de la evolución puntuada y dirigida hacia las consolidaciones microbianas, nosotros creemos, haciendo eco de Darwin, que también hay grandeza en esta perspectiva de

la vida. Innumerables formas y variaciones han surgido no solo gradualmente y aleatoriamente, sino repentina y forzadamente, al cooptar extraños, involucrando y envolviendo a otros genomas --virales, bacterianos y eucarióticos- aún más complejos y variados. La adquisición del otro reproductivo, del microbio y su genoma, no es una mera proyección de transparencias. La atracción, consolidación, fusión, incorporación, cohabitación, recombinación --de manera cíclica y permanente- y otras relaciones prohibidas, son las principales fuentes de la variación faltante de Darwin. Sensibilidad, cooptacion, consolidación, adquisición, fusión, comodidad, perseverancia y otras capacidades de los microbios de ninguna manera son irrelevantes para el proceso evolutivo. Lejos de eso. La incorporación e integración de genomas "ajenos", bacterianos y otros, dieron pie a la útil y significativa variación heredable. La adquisición de genomas ha sido central en los procesos evolutivos a través de la historia laberíntica terrestre de la vida.

Verdaderamente, como dijera Wallin en 1927, "Resulta sorprendente la idea de que las bacterias, los organismos que están popularmente asociados con enfermedades, puedan representar el factor causal fundamental en los orígenes de las especies". Estamos de acuerdo.

Página en blanco

### **GLOSARIO**

Acariomastigonte Complejo organelar intracelular encontrado en varios hipermastígidos (células undulipodiadas). El sistema del mastigonte incluye la proyección del axonema y la membrana circundante del undulipodio, el cinetosoma subyacente del cual surge el undulipodio y fibras asociadas, las cuales pueden incluir costa, cuerpos parabasales y axostilo. Un sistema acariomastigonte, a diferencia del sistema cariomastigonte, no se encuentra conectado a través del conector nuclear o rizoplasto. (Figura 9.3)

**Amitocondriado** Organismo eucariota anaeróbico que carece de mitocondrias, ya sea primariamente (sus ancestros eucarióticos nunca adquirieron mitocondrias para empezar) o secundariamente (perdieron las mitocondrias que estaban presentes en sus ancestros).

Arqueoeprotista Filo del reino Protoctista que incluye protistas anaeróbicos amitocondriados de primariamente o algunas veces protistas microaerofílicos, incluyendo amibas y mastigotes (organismos unicelulares undilopodiados) todos ellos sin mitocondrias.

**Arqueoamoebae** Una de las tres clases (Arqueoamoebae, Metamonada, y Parabasalida) del filo Arqueoprotista. Archamoebae incluye amibas de vida libre en agua dulce y amibas amitocondriadas microaerofílicas marinas que carecen de undulipodios así como las amibas anaeróbicas mastigamoebae que poseen undulipodios en alguna etapa de su ciclo vital.

**Asociación** Relación ecológica regular entre dos o más organismos de distinto tipo. Ver "simbiosis".

Bacterias Miembros del reino Bacteria (también llamado Monera o Procariota), uno de los cinco reinos de la vida. Todas las bacterias y solamente las bacterias son procariotes; carecen de un núcleo rodeado por membrana. Algunas veces se dividen en dos subreinos, eubacteria y arqueobacteria.

**Biosfera** Todos los lugares sobre la superficie de la tierra, desde los límites superiores en la atmósfera hasta las más bajas profundidades del océano, donde existe vida.

Potencial biótico El número de organismos que pueden ser producidos en una sola generación o unidad de tiempo, el cual es característico de una especie dada, se mide en el máximo número de descendencia por generación, máximo número de esporas producidas por año o términos equivalentes. Muestra las tendencias de los organismos a incrementarse exponencialmente cuando son satisfechas las condiciones para su crecimiento material.

Centrómero Estructura que une los cromosomas con los microtúbulos del huso mitótico. Es un centro capturador de microtúbulos localizado en los cromosomas. Las conexiones centroméricas al huso mitótico son necesarias para la segregación de las cromátidas. En ocasiones es posible distinguir el centrómero como una región del cromosoma deducido a partir del comportamiento genético, del cinetócoro que es una estructura visible en el microscopio electrónico. Algunos autores consideran a los centrómeros sinónimos de los cinetócoros.

Quimioautotrofía Forma metabólica de nutrición mediante la cual un organismo obtiene energía por medio de la oxidación de substratos inorgánicos como azufre, nitrógeno o hierro y carbono celular a partir de CO<sub>2</sub> (dióxido de carbono).

Quimera Organismo que surge de dos o mas tipos genéticos, formado por simbiosis, segregación anormal de cromosomas, o injerto artificial; comúnmente se usa con respecto de microorganismos y plantas, rara vez a animales; es un mosaico.

Cilio Undulipodio. Organelo de movilidad que sobresale de la célula que consta de un axonema cubierto por la membrana plasmática. El término se usa para referirse a los undulipodios de los ciliados y células de tejidos animales. Está conformado por proyecciones microtubulares [9(2)+2], axonema.

Clasificación Proceso de establecer, definir y ordenar taxa dentro de series jerárquicas de grupos, ya sean artificiales o naturales. Esquema de series jerárquicas de grupos o taxa similares.

Consorcio Un grupo de individuos de distintas especies, típicamente de diferente fila, viviendo en asociación cercana; en microbiología, una asociación física entre células de dos o más tipos distintos de microorganismos que es más o menos estable y ventajosa para al menos uno de los organismos.

**Epibionte** Término ecológico que describe la topología de la relación entre asociados en la cual un organismo (el epibionte) vive en la superficie de otro organismo.

**Epífita** Una planta que crece sobre otra planta (el forófito) para soporte o anclaje más que por requerimientos de agua o nutrientes. Cualquier organismo que vive en la superficie de una planta.

Eucariotes Organismos que presentan células nucleadas, células con al menos un núcleo rodeado por membrana el cual experimenta alguna forma de mitosis. Los eucariotes (reinos Protoctista, Animalia, Fungi, y Plantae) incluyen a los protoctistas de los cuales se derivan en su totalidad; el reino Bacteria (los procariotes) carece de células nucleadas.

Euplotidium Protista ciliado (filo Ciliophora) con bacterias proyectiles.

**Euprymna scolopes** Llamado comúnmente Calamar Hawaiano, este molusco cefalópodo aloja bacterias simbióticas bioluminiscentes *Vibrio fischerii*. La evolución simbiótica ha conducido al complejo órgano emisor de luz del calamar, en donde están contenidas las bacterias.



**Evolución** Cualquier cambio acumulable en las características de los organismos o poblaciones de una generación a otra; descendencia o desarrollo con modificación. Todos los cambios que han transformado a la vida en la Tierra desde sus primeras etapas hasta la diversidad que la caracteriza hoy en día.

**Biólogo evolutivo** Un Biólogo que estudia la evolución de la vida, de manera general o de un organismo u organismos específicos, ya sea en el nivel de comunidad, ecosistémico, ecológico, individual, celular o molecular. El que estudia la ciencia integrada de evolución, ecología, comportamiento y sistemática.

Crecimiento exponencial Crecimiento sin contratiempos, entre más grande sea la población más rápido será su crecimiento. Incremento geométrico de una población mientras se desarrolle en un ambiente ideal e ilimitado.

Flagelo Flagelo bacteriano: estructura procariótica extracelular compuesta de polímeros homogéneos de proteína, miembros de una clase de proteínas denominadas flagelinas; se mueve por medio la rotación en su base; proyección relativamente rígida dirigida por un motor rotatorio incrustado en la membrana celular que carece de movimiento interno y en ocasiones se encuentra cubierto. Éste término en ocasiones es usado incorrectamente para referirse al undulipodio eucariótico, la estructura intracelular intrínsecamente móvil usada para la locomoción y alimentación en los eucariotes, compuesta de un arreglo estándar de nueve pares de microtúbulos y y dos microtúbulos centrales compuestos de tubulina, dineina y aproximadamente otras 200 proteínas, ninguna de las cuales es flagelina, como tampoco se encuentran flagelos sostenido por un cinetosoma (a diferencia de todos los undulipodios).

Escala Geológica del Tiempo Escala del tiempo establecida por los geólogos que refleja cambios en la historia geológica. Las divisiones principales son los eones: Hadeano, Arcaico, Proterozoico y Fanerozoico. La paleontología tradicional tiende a enfocarse exclusivamente en los eventos macroscópicos del último eon, el Fanerozoico. (Ver Cuadro 9.1)

Gérmenes Término no científico empleado para referirse a los microbios que pueden o no causar enfermedad. Término usado para referirse a los microbios como algo sucio que las personas tratan de evitar. "Enemigos" asociados a enfermedades contagiosas. No distingue entre virus, bacterias, protistas, priones, etcétera.

Aparato de Golgi Dictiosoma; cuerpo de Golgi. Porción del sistema endomembranal de casi todas las células eucarióticas; visible al microscopio electrónico como una estructura membranosa de vesículas aplanadas o cisternas a menudo apiladas en forma de arreglos paralelos; se encuentra involucrada en la elaboración, almacenamiento y secreción de productos de la síntesis celular.

Gunnera El único grupo de angiospermas (plantas con flores) que forma relaciones simbióticas regulares con cianobacterias. Hay cuarenta y cinco especies comprendidas dentro del género *Gunnera*, las cuales en su totalidad están asociadas con la cianobacteria fijadora de nitrógeno *Nostoc*. La especie más grande, *G. manicata*, se conoce con el nombre común de "sombrilla del pobre".

Hermissenda Género de moluscos nudibranquios (babosas marinas) que presenta simbiosis con cnidarios tubulados, animales marinos sésiles que poseen aguijones denominados nematocistos. (Las medusas, corales y anémonas marinas también se encuentran dentro del filo Coelenterata). El nudibranquio, capaz de alimentarse de los hidroides tubularios sin picarse a sí mismo, almacena los aguijones para utilizarlos como defensa en órganos especializados.

Heterotermes tenuis Termitas subterráneas comedoras de madera pertenecientes a la familia Rhinotermitidae. Tienen amplia distribución en América. Albergan protistas simbióticos tales como *Holomastigotoides*, *Pseudotrichonympha* y *Spirotrichonympha* en sus entrañas.

Híbrido Descendencia de una cruza entre individuos genéticamente distintos; a menudo se encuentra limitado taxonómicamente a cruzas ínter especificas. Una comunidad que comprende taxa derivada de dos o más comunidades separadas. En el metabolismo de los ácidos nucleicos, un polinucleótido con dos hebras, una formada por ADN y la otra por ARN.

Cariomastigonte Complejo organelar intracelular encontrado en muchos hipermastígidos (células undilopodiadas). Organelos asociados con undulipodios, el sistema del mastigonte puede incluir las cinetias con su undulipodios, membrana ondulatoria, costa, cuerpos parabasales y axostilo; todos ellos conectados al núcleo por medio del conector nuclear, tal como el rizoplasto. Compara con el "acariomastigonte".

Cariotipo Agrupación total de los cromosomas de un animal, planta, hongo o protoctista tal como se observa en preparaciones teñidas y fijadas de cromosomas condensados utilizando el microscopio de luz; el marcaje cariotípico es el procedimiento de teñido y fijado para determinar características morfológicas y número de cromosomas de una especie.

Cinetócoro Centro organizador de microtúbulos que mantiene unidas a las cromátidas, se encuentra localizado comúnmente en la región estrechada de un cromosoma. Los cinetócoros, manifestaciones morfológicamente visibles de los centrómeros, son el sitio de unión de los microtúbulos formando las fibras del huso durante la división nuclear (mitosis y meiosis). Los centrómeros se deducen a partir de comportamientos genéticos mientras que los cinetócoros son directamente visibles por medio del microscopio electrónico.

Cinetosoma Organelo intracelular, no rodeado de membrana, característico de todas las células undulipodiadas, los cinetosomas difieren de los centríolos en que a partir de ellos se extiende la proyección, o axonema. Sus microtúbulos se encuentran organizados en el arreglo de [9(3) + 0]; todos los undulipodios están sostenidos por cinetosomas. Estos organelos parabasales, a menudo se denominan "cuerpos basales" debido a que generan el axonema, son necesarios para la formación de todos los undulipodios; los cinetosomas difieren de los centríolos en que a partir de ellos se extienden los axonemas [9(2) + 2]. Debido a su precisión el término "cinetosoma" es preferible al término "cuerpo basal".

Larva Forma de vida libre, sexualmente inmadura presente en algunos ciclos de vida animal que puede diferir del adulto en morfología, nutrición y hábitat.

Mendel, Gregor Johann Monje austriaco (1822-1884), el padre de la genética Mendeliana. Sus principios de la inmovilidad genética: dominancia en un heterocigoto (un alelo puede esconder la presencia de otro) y el principio de segregación en un heterocigoto (dos alelos diferentes se segregan entre sí durante la formación de gametos) combinados con la idea de Darwin del cambio a través del tiempo formó la perspectiva evolutiva de la genética de poblaciones (neodarwinista).

**Modo Metabólico** El tipo de metabolismo que posee un organismo, basado en el uso de luz o químicos para obtener energía, puede utilizar compuestos orgánicos o inorgánicos como fuente de electrones y, como fuente de carbono consume alimentos o CO<sub>2</sub>.

**Metabolismo** La suma de procesos químicos y físicos que ocurren en todos los organismos vivos y que involucran el reemplazo incesante de sus constituyentes químicos.

**Metamonada** Una de las tres clases (Arqueamoebae, Metamonada y Parabasalida) del filo Arqueoprotista. Los metamonados son protistas anaeróbicos amitocondriados que tienen cariomastigontes; sus núcleos se encuentran fijos a sus undulipodios por medio de conectores nucleares. *Giardia* es un metamonado de vida libre causante de enfermedad, muchos metamonados son simbióticos en los intestinos de insectos.

**Microbios (Microorganismos)** Seres (regularmente bacterias, protoctistas y hongos) que se observan mejor al microscopio.

Moluscos (Filo Mollusca) Un filo muy diverso de animales, conformado de siete clases de organismos marinos, dulceacuícolas y terrestres. La mayoría de los moluscos tienen una concha interna o externa, un pie muscular y un cuerpo suave sin segmentaciones. Incluye almejas, nautilos con cámaras, calamares, pulpos, caracoles, babosas y nudibranquios.

**Monofilético** Condición de un grupo de organismos o rasgo que se considera haber evolucionado directamente de un ancestro común. Las taxa hermanas se dicen ser monofiléticas.

**Monoteísmo** La creencia religiosa de un Dios, que es sobrenatural y poderoso. El judaísmo, cristianismo e Islam son ejemplos de fe monoteísta.

**Selección natural** El proceso que resulta de la producción de más organismos de los que puedan llegar a sobrevivir. Aquellos que sobreviven hasta tener descendencia se dicen haber sido seleccionados naturalmente.

Nematocisto Cnidocito. Célula modificada con una cápsula que contiene un aguijón con forma tejida usado para la defensa, anclaje o captura de presas; algunos contienen substancias venenosas o paralizantes (por ejemplo, en todos los celenterados y ctenóforos), organelos análogos se encuentran en algunos dinomastigotes y algunos cariorelíctidos así como ciliados suctorios.

**Neodarwinismo** Creencia en que la mutación al azar es la principal fuente de cambio evolutivo, sobre la cual actúa la selección natural. Derivada de la fusión de las genéticas de Mendel con la "descendencia con modificación" de Darwin.

Nueva Síntesis (Síntesis Moderna) Una teoría comprensible de la evolución enfatizando la selección natural, el gradualismo y las poblaciones como las unidades fundamentales del cambio evolutivo. Neodarwinismo.

Conector Nuclear (rizoplasto) Cinta microfibrilar con bandas cruzadas que se extiende de las bases de los cinetosomas y se dirige hacia el núcleo o hacia los centros citoplásmicos organizadores de microtúbulos. Sistema celular organelar.

**Nucleoide** Estructura procariótica que contiene ADN, no rodeada por membrana nuclear; no contiene poros nucleares.

**Núcleo** Organelo rodeado por membrana, esférico, que contiene ADN, universal en protoctistas, animales, plantas y hongos. La cromatina (ADN, proteína) se encuentra organizada en cromosomas; sitio de la síntesis del ADN y transcripción del ARN.

**Nudibranquio** Molusco gasterópodo sin concha, una babosa de mar. (Otros moluscos gasterópodos incluyen univalvos de concha espiral y caracoles terrestres).

Olenus, olénidos. Taxón de trilobites del Paleozoico inferior que vivió bajo condiciones en el suelo marino pobres en oxígeno y ricas en azufre las cuales estaban ampliamente distribuidas en la región que hoy ocupa Escandinavia. Estas áreas no sustentaron ninguna otra forma de vida macroscópica, y se piensa que los trilobites olénidos vivieron en estos ambientes inhóspitos gracias a sus simbiontes bacterianos quimioautotróficos.

Parabasalida Una de las tres clases (Archamoebae, Metamonada y Parabasalida) del filo Archaeprotista. Los parabasálidos son protistas simbióticos que viven en los intestinos de insectos. Aparentemente digieren celulosa, de la cual derivan azúcares. Un parabasálido presenta al menos cuatro undulipodios, axostilos y cuerpos basales conspicuos. Los dos órdenes de Parabasalida son Hypermastigida y Trichomonadida.

Fotoautotrofía Tipo de nutrición en la que la luz provee la fuente de energía. Un organismo fotoautótrofo obligado usa la energía de la luz para sintetizar material celular a partir de compuestos inorgánicos (dióxido de carbono, sales de nitrógeno).

Fotosíntesis Proceso mediante el cuál la energía química se genera de la luz solar: ciertas hexosas de carbohidratos se forman a partir de dióxido de carbono y agua en los cloroplastos de células vivas de plantas, produciendo oxígeno o azufre como desecho de los compuestos de sulfuro de hidrógeno y agua que proveen hidrógeno.

Filogenia Secuencia hipotética de los grupos ancestrales de organismos reflejada en sus árboles evolutivos. Comparar con "sistemática" y "taxonomía".

**Procariotes** Bacterias; miembro del reino Bacteria (reino Monera o Procariota); célula u organismo compuesto de células con nucleoides que carecen de núcleo rodeado por membrana. (Ejemplo mostrado en la Figura 9.2)

**Protistas** Miembros unicelulares o con pocas células y así microscópicos del reino Protoctista.

**Protoctista** Uno de los cinco reinos en los que se clasifican todos los organismos vivientes. Los protoctistas son microorganismos eucarióticos nucleados (los protistas unicelulares) y sus descendientes pluricelulares directos. El reino incluye todos los organismos eucarióticos con la excepción de animales, plantas y hongos: por ejemplo todas las algas, mohos mucilaginosos, amibas, labirintúlidos, mohos acuáticos y foraminíferos están dentro del estimado de 250,000

especies existentes dentro de unos cincuenta grupos principales. (Se muestran ejemplos en las Figuras 7.4, 7.5, 9.1, 9.3 y 9.4)

**Snyderella** Protista multinucleado simbionte de termitas, un calonínfido (Figuras 7.4 y 9.4).

Especie Un grupo de organismos, minerales u otras entidades formalmente reconocidas como distintas de otros grupos. Un taxón del rango de especie; en la jerarquía de la clasificación biológica, la categoría debajo de género; la unidad básica de la clasificación biológica. En este libro sugerimos que los organismos con los mismos tipos y cantidades de genomas integrados en común son miembros de la misma especie.

Staurojoenina Protista hipermastígido simbionte de protistas (Figura 7.5).

Simbiosis Asociación física prolongada entre dos o más organismos "denominados de distinta manera", generalmente de dos o más especies diferentes. Los niveles de integración entre asociados en simbiosis puede variar en intimidad; la integración puede se de comportamiento, metabolismo, productos genéticos o genes. Los miembros de una simbiosis reciben el término de simbiontes.

Sistemática Aquel subcampo de la ciencia evolutiva que trata con la denominación, clasificación y agrupación de organismos con base en sus relaciones evolutivas. Comparar con "filogenia" y "taxonomía".

Taxón (el plural de taxa) Un grupo de organismos similares, tal como reino (más inclusivo), filo, familia, género o especie (taxón menos inclusivo).

**Taxonomía** La teoría y práctica de describir, denominar y clasificar organismos. Comparar con "sistemática" y "filogenia".

**Thiodendron** La espiroqueta de Dubinina en asociación con una bacteria reductora de sulfato. Un consorcio marino publicado por primera vez como una sola bacteria.

**Trilobites** Grupo extinto de animales que vivieron durante el Cámbrico. Artrópodos segmentados de concha dura. Fósil común.

Undulipodio Organelo de movilidad cubierto de membrana celular que en ocasiones muestra funciones sensoriales o de alimentación; compuesto de al menos 200 proteínas. Axonema microtubular [9(2) + 2] regularmente cubierto por membrana plasmática; limitado a células eucarióticas. Incluye cilios y colas de esperma. Cada undulipodio invariablemente se desarrolla desde su cinetosoma, una estructura simétrica de nueve tripletes de microtúbulos en la base. Contrasta de varias maneras con el organelo de movilidad procariótico o flagelo, una estructura rígida compuesta de una sola proteína. Los undulipodios en la literatura de biología celular a menudo son referidos con el término anquilosado "flagelo" o "euflagelo". Sinónimo: flagelo eucariótico.

**Zoocentrismo** El estudio de animales, incluyendo a los humanos, como si los animales fueran los principales organismos existentes y/o los únicos que merecen estudiarse o recibir apoyo para ser investigados. La enorme indiferencia hacia los otros cuatro reinos de la vida, ignorantemente considerados como formas "inferiores", ignora los principales impactos que los miembros de estos cuatro reinos tienen sobre los miembros del reino animal, el ambiente, y los ecosistemas de la Tierra.

Página en blanco

## REFERENCIAS

- Atsatt, Peter, 2002, The mycosome Hypothesis: Fungi propagate within plastids of senscent plant tissue. (Unpublished manuscript.)
- Behe, Michael, 1996, Darwin's black box. New York: The Free Press.
- Brodo, I. M., S. D. Sharnoff, and S. Sharnoff, 2001, *Lichens of North America*. New Haven: Yale University Press.
- Caldwell, D. E., 1999, Post-modern ecology -- is the environment the organism? Environmental Microbioloby 1:279-281.
- Chapman, M. J., M. F. Dolan, and L. Margulis, 2000, Centrioles and kinetosomes: Form, function and evolution, *Quarterly Review of Biology* 75:409-429.
- Diamond, Jared, 1999, Guns, germs and steel: the fates of human societies. New York: W. W. Norton.
- Dolan, M., 2001, Speciation of termite gut protists: The role of bacterial symbionts, International Microbiology 4:203-218.
- Dolan, M., H. Melnitsky, R. Kolnicki, R. and L. Margulis, 2002, Motility proteins and the origin of the nucleus, *Anatomical Record* (in press).
- Fortey, Richard, 1998, Life: An unauthorized biography. Oxford, U.K.: Oxford University Press.
- \_\_\_\_\_\_, 2000, Olenid trilobites: The oldest known chemoautotrophic symbionts?

  Proceedings of the National Academy of Sciences 97:6574-6578.

, 2000, Trilobite! Eyewitness to evolution. London: Flamingo, imprint of HarperCollins. Freeman, S., and J. C. Herron, 2001, Evolutionary analysis, second edition. Englewood Cliffs, N.J.: Prentice-Hall. Harlod, Franklin, 2001, The way of the cell. New York: Oxford University Press. Hoffman, Paul F., and Daniel P. Schrag, Snowball Earth. Scientific American, January 2000:68-75. Keller, E. F., and E. A. Lloyd, 1992, Key words in evolutionary biology. Cambridge: Harvard University Press. Keller, Laurent, 1999, Levels of selection in evolution. Princeton: Princeton University Press. Khakhina, L. N., 1992, Concepts of symbiogenesis: A historical and critical study of the research of Russian botanists. New Haven: Yale University Press. King, Jennifer M., Tom S. Hays, and R. Bruce Nicklas, 2000, Dynein is a transient kinetochore component whose binding is regulated by microtubule attachement, not tension. Journal of Cell Biology 151:739-748. Kolniki, Robin, 1999, Karyotypic fission theory applied: Kinetochore reproductions and lemur evolution. Symbiosis 26:123-141. , 2000, Kinetochore reproduction in animal evolution: Cell biological explanation of karyotypic fission theory. Proceedings of the National Academy of Sciences 97:9493-9497. Kinetochore reproduction (=karyotypic fission) theory: Divergence of lemur taxa subsequent to simple chromosomal mutation. Evolution (in preparation). Lapo, Andre, 1987, Traces of bygone biospheres. Moscow: Mir Publishers. Lovelock, J. E., 1979, Gaia: A new look at life on earth. Oxford, U.K.: Oxford University Press. \_1988, The ages of Gaia: A biography of our living Earth. New York: W. W. Norton. , 2000, Homage to Gaia: The life of an independent scientist. Oxford, U.K.: Oxford University Press. Lowman, Paul, 2002, Exploring Space, Exploring Earth. Cambridge, UK: Cambridge University Press.

- Marcotrigiano, Michael, 1999, Chimeras and variegation: Patterns of deceit. Horticultural Science 32:773-784. Margulis, Lynn, 1998, Symbiotic planet. A new look at evolution. New York: Basic Books. , 1990, Words as battlecries: symbiogenesis and the new field of endocytobiology. BioScience 40:673-677. Margulis, L., M. F Dolan, and R. Guerrero, 2000, The chimeric eukaryote: Origin of the nucleus from the karyomastigonts in amitochondriate protists. Proceedings of the National Academy of Sciences 97:673-677. Margulis, L., and M. F. Dolan, 2002, Early life, second edition. Sudbury, Mass.: Jones and Bartlett. Margulis, L., and L. Oledzensky, 2000, Microcosmos Vol. 1(Cells and Reproduction) and Vol. 2 (evolution and Diversity). Videos and accompanying booklets. Boston: Jones and Bartlett Publishers. Margulis, Lynn, and Dorion Sagan, 1996, Gaia to microcosm Vol. 1. A Sciencewriters Video. www.sciencewriters.org. 1997, Microcosmos: Four billion years of microbial evolution. Berkeley: Universty of California Press. 1999, Slanted truths: essays on Gaia, symbiosis and evolution. New York: Copernicus Springer Verlag. 2000, What is life? Berkeley: University of California Press. Margulis, Lynn, and K. V. Schwartz, 1998, Five kingdoms: An illustrated guide to the phyla of life on Earth, third edition. New York: W. H. Freeman and Company. Mayr, E., 1942, Systematics and the origins of species. Cambridge, Mass.: Harvard University Press. \_\_\_\_\_, 1982, Growth of biological thought. Cambridge, Mass.: Harvard University Press. \_\_\_\_\_, 2001, What evolution is. New York: Basic Books. Mayr, E., and J. Diamond, 2001, The birds of northern Melanasia: speciation, ecology and biogeography. Oxford, U.K., and New York: Oxford University Press. Mekos, D. C., 1992, Appendix: Ivan E. Wallin and his theory of symbionticism. In
- Miklos, G. L. G., 1993, Emergence of organizational complexities during metazoan

Russian botanist. New Haven: Yale University Press.

Khakhina, L. N., Concepts of symbiogenesis: A historical and critical study of

- evolution: perspectives from molecular biology, palaeontology and neo\_Darwinism. Membership Association of Australasian Paleontologists, No. 15, pp. 7-14.
- Morrison, Reg, 1999, The spirit in the gene: Humanity's proud delusion of the laws of nature. Ithaca, N.Y.: Cornell University Press.
- Nickals, Bruce, M. S. Campbell, S. C. Qard, and G. J. Gorbsky, 1998, Tension-sensitive kinetochore phosphorilation in vitro. *Journal of Cell Science* 111:3189-3196.
- Oehler, Stefan, and Kostas Bourtzis, 2000, First international Wolbachia conference: Walbachia 2000. *Symbiosis*. 29:151-161.
- Olendzenski, Lorraine, Lynn Margulis, and Steven Goodwin, 1998, *Looking at microbes: A microbiology laboratory for students*. Boston: Jones and Bartlett Publishers.
- Patouillard, N., and A. Gaillard, 1888, Champignons du Vénézuéla et principalment de la région du Haut Orénoque récoltés en 1887 par M. A. Gaillard. *Bulletin de la Societé Mycologique de France* 4:7-46.
- Polz, M. F., J. A. Ott, M. Bright, and C. M. Cavanaugh, 2000, When bacteria hitch a ride. *ASM news* 66:531-538.
- Rumpho, M. E., E. J. Summer, and J. R. Meinhart, 2000, Solar-powered sea slugs. Mollusc/algal chloroplast symbiosis. *Plant Physiology* 123:29-38.
- Sagan, D., and E. D. Schneider, 2000, The pleasures of change in *The forces of change*. Washington, D. C.: National Geographic Society, pp. 115-126.
- Sapp, J., 1994, Evolution by association: A history of symbiosis. New York: Oxford University Press.
- \_\_\_\_\_, 2002, Genesis: The evolution of biology, New York: Oxford University Press.
- Schaechter, M., 1997, In the company of mushrooms, Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- Schneider, E. D., and J. J. Kay, 1994, Life as a manifestation of the second law of thermodynamics, *Mathematical Computer Modeling*, 19, no. 6-8:25-48.
- Sciencewriters 2002. Web page <u>www.sciencewriters.org</u>. Green animals and other videos of symbiosis listed on the web site.

- Shapiro, James A., 1998, Bacteria as multicellular organisms. Scientific American 256:82-
- Shostak, S., and V. Kolluri, 1995, Symbiotic origins of enidarian enidocysts. Symbiosis
- Smith, D. C., and A. E. Douglas, 1987, The biology of symbiosis. London: E. Arnold.
- Sonhea, S., and L. Mathieu, 2000, Prokaryotology, Montreal: Les Presses de l'Úniversité
- Todd, Neil B., 1970, Karyotipic fissioning and canid phylogeny. Journal of Theoretical
- \_\_\_\_\_, 2000, Mammalian evolution: Karyotypic Fission Theory, In L. Margulis, C. Matthews, and A. Haselton, eds., Evironmental Evolution, second edition. Cambridge, Mass., and London: MIT Press.
- \_\_\_\_\_, 2001, Kinetochore reproduction underlies karyotypic fission theory: Possible legacy of symbiogenesis in mammalian chromosome evolution. Symbiosis 29:319-327.
- Turner, J. Scott, 2000, The extended organism: The physiology of animal-built structures. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- Vernardsky, V. I., 1998, The biosphere (in English) Translation of Vernardsky, V. I., 1936, The biosphere (In Russian). New York: Copernicus Springer-Verlag.
- Wallin, I. E., 1927, Symbionticism and the origin of species. Baltimore: Williams and
- White, M. J. D., 1973, Animal cytology and evolution. Cambridge, U.K.: Cambridge
- Wiener, Jonathan, 1999, The beak of the finch. Cambridge, Mass.: Harvard University
- Williamson, D. I., 1992, Larvae and evolution: toward a new zoology. New York: Chapman and Hall.
- \_\_\_\_\_, 2001, Larval transfer and the origin of larvae. Zoological Journal of the Linnean
- Wright, Barbara E., 2000, A biochemical mechanism for nonrandom mutations and evolution. Journal of Bacteriology 192:2993-3001.

Página en blanco

## **AGRADECIMIENTOS**

Dorion Sagan agradece ante todo a Jessica Whiteside por la facilitación del manuscrito, retroalimentación y ayuda en la investigación. Asimismo desea mostrar su agradecimiento a Eric D. Schneider por su tutoría en los asuntos relacionados a la termodinámica. La principal deuda de este trabajo es con la gran cantidad de científicos que han dedicado sus vidas al estudio de nuestros ejemplos. Por nombrar algunos se encuentran el *Euplotidium* de Rosati y, los olénidos de Fortey, las quimeras de Gupta, el *Thermoplasma* de Searcy, la *Gunnera* de Bergman, las hojas variegadas de Marcotrigiano, el *Geosiphon* de Mollenhauer, las larvas de Williamson, las amibas de Jeon, el calamar *Euprymna* de McFall-Ngai y Ruby, los gorgojos de Heddi, la "teoría de fisión cariotípica = reproducción del cinetócoro" de Todd y Kolnicki. Muchos otros (tal como el relevante trabajo evolucionista de Werner Scwemmler sobre insectos bacteria y Peter Atsatt sobre las simbiosis entre plantas y hongos) son, por falta de tiempo y espacio, relegados como elementos de generalizaciones. Algunos trabajos de investigadores fallecidos tales como la *Ardisia* de Miehe Ilamaron nuestra atención debido a Herr Prof. Dr. H. Linskins, de la Universidad de Nejmen, Holanda, con quien estamos muy agradecidos.

Entre los colegas que han contribuido con el manuscrito de manera directa e indirecta se encuentran: David Abraham, Marcus Aebi, Jennifer

Benson, Peter G. Brown, Lois Brynes, Emily Case, Michael Chapman, Michael Dolan, Ann Ferguson, June Girard, Brianne Goodwin, Jennifer Gottlieb, Ricardo Guerrero, Jessie Gunnard, Kenneth Hsu, Michael Keston, Alan Kuzerian, Tom Kunz, Wolfgang Krumbein, James Lovelock, Adam MacConnell, Kay Mariea, Hanah Melnitsky, Vanessa Mobley, Carlos Montufar, Marta Norman, Morriss Partee, Simon Powell, Donna Reppard, Jan Sapp, Eric D. Schneider, Judith Serrin, Dean Soulia, Crispin Tickell, Gabriel Trueba, Peter Warshall, Andrew Wier y Sean Werle. El formidable trabajo artístico de Christie Lyons y Kathryn Delisle, entre otras obras maravillosas, adornan con gracia estas páginas de la misma forma que el trabajo de fotógrafos como Reg Morrison. Estamos particularmente en deuda con Judith Eric (Typro) que redactó los originales y las revisiones con gran precisión, entusiasmo y alegría. Agradecemos a Bill Frucht por sus agudos cuestionamientos y discernimientos que contribuyeron a dar forma y edición a todo el trabajo desde que se propuso hasta que fue terminado y a Ernst Mayr por su crítica suprema en la última hora. El apoyo financiero de nuestros estudios y publicaciones proviene de la NASA Space Sciences, la Fundación Richard Lounsbery, y la Escuela de Graduados de la Universidad de Massachussets.

La hospitalidad del Collegium Helveticum (Suiza) y el Colegio Hanse Wissenschaft (Delmenhorst, Alemania) fue esencial para completar esta tarea. De la misma forma lo fue el apoyo de la Fundación Humboldt a quien estamos sumamente agradecidos.

## CRÉDITOS DE LAS FIGURAS

- FM.1 Origen bacteriano de las células nucleadas, dibujo por Kathryn Delisle
- 1.1 Anastomosis infraóptica en la filogenia de los escarabajos, dibujo por Kathryn Delisle
- 2.1 El árbol de la vida, dibujo por Christie Lyons
- 3.1 El margen estriado de las hojas de Ardisia debido a colonias bacterianas
- 3.2 Las "granjas corporales" de *Euplotidium* son sus órganos defensivos, micrografías electrónicas por el Prof. R. Rosati.
- 5.1 Variegada viral: *Abutilon pictum* (Malvaceae), fotografías por Michael Marcotrigiano
- 7.1 El camarón limpiador *Lysmata grabhami* en la boca de la morena verde (*Gymnothorax funebris*)

- 7.2 Pterotermes occidentis (Similar a Heterotermes tenuis), dibujo por Lazlo Meszoly
- 7.3 Pterotermes occidentis, simbiontes intestinales de una termita comedora de madera seca, dibujo por Christie Lyons
- 7.4 Arqueoprotistas: Arqueoamebas, Diplomonados, Parabasálidos (Devescovinidos, Calonínfidos) e Hypermastigidos, dibujo por Kathryn Delisle
- 7.5 Staurojoenina: individuo hipermastigido compuesto, fotografía por David Chase
- 7.6 Ciudad de termitas, fotografía por David Chase
- 8.1 La Tierra de los astronautas del *Apolo*, como se ve desde la Luna (NASA)
- 9.1 Protistas digestores de madera en termitas: *Metacoronympha, Trichonympha,* dibujos por Kathryn Delisle
- 9.2 Thiodendron latens en un cultivo a baja concentración de oxígeno, fotografía por G.A. Dubinina
- 9.3 Comparación de un cariomastigonte (izquierda) con un acariomastigonte (derecha), (arriba se muestra una selección de protistas útiles en la reconstrucción de la evolución del cariomastigonte), idealizado, dibujos por Kathryn Delisle
- 9.4 Snyderella tabogae (con muchos núcleos libres y aún más acariomastigontes), fotografía por Michael Dolan
- 10.1 "Larvas transferidas" de Williamson, dibujos por Kathryn Delisle basados en información de D. I. Williamson
- 10.2 Un Ladrón de nematocistos, el nudibranquio Hermissenda, fotografía por Alan Kuzerian
- 10.3 Euprymna scoleps, el pequeño calamar luminoso, fotografías por Margaret McFall-Ngai
- 10.4 Los trilobites de Fortey: Olenus en sus yacimientos de "nadie-en-casa", Ordovícico, fotografía por Richard Fortey
- 11.1 Gunnera manicata y sus cianobacterias simbióticas, fotografía superior por Louise Mead, fotografía inferior derecha por Rita Kolchinski Berson
- 12.1 Teoría de la fisión cariotípica (reproducción del cinetocoro-centrómero), dibujo por Kathryn Deslile, basado en información de Robin Kolnicki

Las ilustraciones no mencionadas fueron realizadas por los autores.

Página en blanco

a agus culvindi.

## ÍNDICE

Abutilon pictum "Thompsonii", 73, 74	Análisis de geovernies I
Abutilon pictum, 91	Análisis de secuencias de proteínas, 153 Análisis evolutivo, 32
Acantilados blanquecinos de Dover,	Anatomosis 9 15 24
130-132	Anastomosis, 8, 15, 34 Anélidos, 182
Acariomastigonte 157, 158, 159, 160	Anémonas, 173
Acetabularia acetabulum, 176	Aneuploidía, 76
Acritarcos, 147	
ADN, cambios de pares de bases en,	Animal Cells and Evolution (White), 193 Animales
75-76	
Aeolidae, 175-177	clasificación de, 53, 54, 69, 139-
Aeromonas hydrophila, 74	140
Ages of Gaia, The (Lovelock), 134	metabolismo en, 84-85
Agricultura	orígenes de, 88
orígenes, 111-120	filogenia, 169-170
surgimiento de, 123-124	similitud entre plantas y, 140-141
Agua	Tricomonas, antepasados de las, 113
en la Tierra, 132-133	Antonio, Marco, 81
colonias de termitas y, 117-118	Aptitud inclusiva, 20
Aislamiento geográfico, 31	Aptitud indirecta, 20
Aislamiento reproductivo, 93-94	Aptitud, 20, 28-29
Algas 86	Aracaceae, 112
verde azules. Ver Cianobacterias	Arcaico, eon, 38, 133-138, 143, 147
cafés, 54	Arquea, 154
animales de arrecifes coralinos y, 91	Ardisia crispus, 61
foraminíferos y, 86	Ardisia, 58-61
verdes, 20	Arqueoamibas, 113
líquenes y, 13-14	Arqueobacterias, 7, 58, 88, 155, 159, 161,
plástidos y, 74	203
Algas verde azules. Ver Cianobacterias	Arqueoprotistas, 113
Algas verdes, 20	Arrecifes de coralinos, 56, 91
Algas, 54	Arroz, 91
Algología, 96	Arsénico, 84
Almejas, 86, 91, 96, 99, 204	Arthropoda, 180
Alternaria sp., 9	Artiodáctilos, 192, 198
Altruismo recíproco, 20	Ascidia mentula, 167-168
Altruismo, 20	Ascidias, 169
Ambiente	Ascoglossa, 176
apoderaciones genéticas y, 42	Asociación física, 90
papel en la selección natural, 69	Asociación gen-producto, 100-101
especialización y organización del	Asociaciones metabólicas, 32
130-131	Asterocaryum chambira, 117
Ambientes ricos en azufre, bacterias y,	Atmósfera, 127
84, 146, 148, 151-153	Autopoiesis, definición, 40
Amblyanthopsis, 60	Autopoiéticas unidades, 39-42
Amblyanthus, 60	Avena, 91
Amibas, 54, 139	Babosas marinas, 75
Amitocondriados, protistas, 143	Babosas, 13
Amoeba proteus, 5	Babuinos, 198
Anabaena, 189	Bacilos, 203
	Bacterias, 39-42

en el eon Arcaico, 136 clasificación	Bouricious, Bart, 112, 114
de, 145,148-149, 151 en cultivo dentro	Buchnera, 88
de olénidos, 182-	Butler, Samuel, 202
183	
eubacterias, 7, 58, 88, 154-155, 159,	Caballos, 96
161	Calamar, 176-179, 183, 204
evolución de las células eucarióticas y,	Calcio, 131
55-56 metabolismo, 84-85	Caldwell, Douglas, 32
número de, 54-55	Caloninfa, 11
dentro de una misma especie, 83-85	Calor, 17
proteobacterias, 7, 94	Camarón limpiador ( <i>Lysmata</i> ), 103
protistas y, 120	Camarón, 103, 169
reproducción de, 67, 141	Cámbrico, periodo, 136,180
papel en la especiación, 85-86 como	Camuflaje, 179
fuente de innovación hereditaria, 75, 76	Cantidades medibles, 17
concepto de especie y, 6-7, 54-55	Canus familiaris, 4, 5, 96
simbióticas, 17-18, 92-94	Canus spp., 4
Ver también Procariota	Capacidad de producir alimentos,
Bacteriología, 96	adquisición genómica y, 72
Bacterioma, 92	Caparazones, 180, 182
Bacteroides, 100-101	Carabela portuguesa, 173
Barlow, Connie, 21	Características adquiridas, herencia de,
Basidiomicetes, 108	27-28, 41, 145, 202-203
Bdellovibrio, 88	Caracoles de las Bahamas, 83
Beagle, 82	Caracoles, 96
Beak of the Finch, The (Wiener), 30, 69,	Cariomastigonte, 88,155, 156, 157-159,
81	161
Becerra, Arturo, 152	Cariotipo, definición, 192
Beggiatoa, 150	Carnívoros cánidos, 192
Behe, Michael, 202	Carnívoros, 198
Bénard, células de, 45	Carreras, José, 96
"Beneficio mutuo", 16	Cats (Felix catus), 57
"Beneficio", 20, 103	Caulerpa, 176
Biología evolutiva, 8, 11	Caulobacter, 146
plantas y la, 21-22	Cavidades incubadoras, 182-183
Biología molecular, 95-96	Cebada (Hordeum), 91, 190
Biología organísmica, 95-96	Cefalópodos, 172
Biología, vínculo con la geología, 128-	Celenterados, 75, 173
130, 132	
	Celúla (s), 39-42
Biomisticismo, 84	Bénard, 45
Biosfera, 38, 70, 127	eucarióticas, 55-56, 65-66, 139
Biosphere, The (Vernadsky), 127	nucleadas, 40, 85, 136
Biota ediacárea, 136	de plantas, 7
Biota, 68, 69-70	procarióticas, 53
Bipinaria, 167	como aguijones, 172-176
Blástula, 54	Células eucarióticas
Boltzmann, L., 45	en el registro fósil, 139
Borregos, 192, 198	origen de, 65-66
Botánicos, especiación y, 36-37	en relación con bacterias, 55-56
Botrydium, 188	Células nucleadas, 40, 85, 136

Células procarióticas, 53		Concepto biológico de especie, 4-5, 7,
Células urticantes, 172-176		58, 60, 94-95
Cenozoica, era, 137, 147		Concepto cladístico de especies, 5, 7
Centríolo, 39, 158, 159, 160		Concepto evolucionista de especie, 5, 7
Centrómero, 195,196-199		Concepto zoológico-botánico de especie,
Centros organizadores de microtúbulos		7
(COM), 198		Concepto de Especie
Ceras (cerata), 17		bacterias y, 54-55,
Cercopitécidos, monos, 198		concepto biológico de especie, 4-
César, Julio, 81		5, 7, 58, 60, 94-95
Chase David, 115		cladístico, 5, 7
Cheirogálidos, 196		deconstrucción de, 58-65 morfológica,
Chibchulub, meteorito, 137		3-4, 6, 65, 142 simbiogenética, 6-7, 58,
Chícharo, 100		94-95,
Chimpancés, 198		142
Chivos, 192, 198		Conector nuclear, 155, 156, 157, 158, 159
Chondrococcus, 146		Conocimiento, cultura y, 35-36
Chordata, 167		Conos, 203
Cianobacterias, 54, 96, 142		Consorcio de bacterias, 145, 147-149,
cloroplastos y, 7		151
en líquenes, 14, 20		Convoluta roscofensis, 14, 100
fijación de nitrógeno y, 185-190		"Cooperación", 15-17, 103
Cícadas, 189		Corales cafés, 99
Científicos, aislamiento de los, 37		Corales, 99
Ciliados, 61-65, 139		"Costo", 103
Cilio, 155-157, 159-160		"Costos energéticos", 16
Cinetosoma, 158, 159, 160		Craniata, 167
Citrus aurantiacus, 5		Cratena, 175
Clade, 5		Cristianismo, 49, 126
Clarkson, Euan N. K., 183		Cromonemas, 53
Cleopatra, 81		Cromosomas. Ver Mutación al azar
Cleveland, Lemuel Roscoe, 160		Crustáceos, 86
Cloroplasto, 7, 90, 187		Cryphonectria, 114
Cnidaria, 167, 172-174		Cryptocercus punctulatus, 104
Cnidocitos, 173		CST (Ciencia Sistémica de la Tierra), 135
Cocolitofóridos. 131		Ctenóforos, 173
Cola del esperma, 155-157, 159-160		Cucarachas, comedoras de madera, 104
Competencia por aparearse, 20		Cultivo de hongos, 103-111, 115-120
"Competencia", 15-17, 32, 69		Cultivos en el cuerpo, 111
Complejos microsimbióticos, 97		Cultura, conocimiento y, 35-36
Comportamiento		Cyclotron, 183
simbiogénesis y, 72-73, 99-		
101		Darwin, Charles
simbiosis y, 101-103		sobre la conexión de la vida a
Composición química de gases reactivos, 1	35	través del espacio, 126-127
Compuestos de carbón, 38		sobre la selección natural, 82, 145, 152
Comunidades, 65-66		neodarwinismo y, 7-11
individualidad y, 51-56		sobre el origen de las especies, 24-28,
de microbios, 95		204-205
organismos como, 19-23		sobre la pangénesis, 41
		- ·

sobre el papel del ambiente y la	Embadurnar, 110
competencia, 69	Embriones, 54, 147
sobre la especiación, 3 terminología	Endogone, 188
de, 32-33	Enfermedad
Darwin, Erasmus, 27	contagiosa, 33-35
Darwin's Black Box (Behe), 202	heredada, 33-39
Daubentónidos, 196	Enfermedades contagiosas, 33, 35
Dawkins, Richard, 16, 201, 204	Enfermedades heredadas, 33-39
de Bary, Heinrich Anton, 12	Enterobacterias, 92
de Duve, Christian, 84	Entropía, 47
de Kruif, Paul, 35	Eones, 136
DeJong, Ph., 60, 61	Especie
Delortia palmicola, 115-117, 119	bacterias dentro de una misma,
Departamentos de ciencias biológicas,	83-85
especialización dentro de, 95-96	diversidad de, 56-58
Desarrollo de tejido, herencia de genes	documentación sobre, 3-4, 52-53,
controladores del, 176-179	57
Descendencia con modificación, 10	etimología, 4
Descripción taxonómica, 4	análisis cariológico e
Desulfobacter, 148, 149, 151	identificación de, 192, 194
Devescovínidos, 113	números de, 52, 54, 56
Diatomeas, 54, 86, 131	origen de, 25-28, 61-65, 141-142
Dinomastigotes, 204	depósitos de especímenes, 4, 57
Diplomonados, 113	Epibionte, 17
Diversidad de especies, 56-58	EPSO (Endosimbionte Primario
Dobzhansky, Theodosius, 32, 94	Sitophilus oryzae), 92-93
Dolan, Michael, 155	Equilibrio puntuado, 83, 96
Domesticación de los animales, 123	Equilibrio, 49-50
Domingo, Placido, 96	Erizos de mar, 166-168
Drosophila, 94	Erwin, Terry, 56
Drosophila melanogaster, 5	Erythrodiniopsis, 204
Drosophila paulistorium, 32	Escala del tiempo geológica, 147
Dubinina, F. A., 146-153	Escarabajos, 8, 91-95
Duplicación genética, 76-77	Escherichia coli, 5,35, 54, 92
Duve, Christian de, 84	Espacio, conexión de la vida a través,
Equinodermos, 101-102, 166-169	127-133
	Especiación
Echinua esculentus, 167-168	evidencia para, 25-33, 82-83
Ecosistema clímax, 125 Ecosistemas	adquisición de genomas y, 41-42
	literatura sobre, 36-37
clímax, 125	organismos nucleados y, 55
Gaia y los, 68,134	mutaciones al azar y, 41-42
gradientes y, 47-48	aislamiento reproductivo y, 93-94
lógica de los, 65-66	como resultado de la evolución, 3,
especialización en los, 124-126	143-144
Ecuaciones de genomas celulares, 86-88	papel de las bacterias en, 85-86,
Eldredge, Niles, 82	141
Elysia chlorotica, 176	Especialización
Elysia spp., 176	en los ecosistemas, 124-126
Elysia viridis, 13	del ambiente, 130-131

Especímenes biológicos, 4	Expansión cósmica, 48
Espirotriconínfido, 117	Expansión evolucionista, 22-23, 38
Esporodoquios, 112, 117	Extended Organism, The (Turner), 110
Esquistos Aluminosos, 182	Extinción permotriásica, 137, 168
Estabilidad, 49-50	
Estadío de medusa, 173-174	Falacia de la concreción fuera de lugar,
Estáfilos, 106, 108	16
Estasis genética, 8	Familia de los pastos, 91
Estimergia, 110,118	Famintsyn, Andrey, 97-98
Estrella de mar, 101-102, 166-168	Fanerozoico, eon, 133-138, 136, 147
Eubacterias, 7, 58, 88, 154-155, 159, 161	Fauna, 69
Eubranchia, 175	Felix catus, 57
Eucariosis, 139-161	Ficología, 96
quimera de Gupta, 153-157, 159, 161	Fijación de nitrógeno, 100-101, 185, 187- 190
liberación del núcleo, 157-161	Filogenético, concepto de especies, 5, 7
Thiodendron, 145-143	Filogenia
Eucariotes, 53	animal, 169-170
fotosintéticos, 99	escarabajos, 8
vs. Procariotes, 141	Fisher, R. A., 201
fuentes de innovación evolutiva	Fisiología de la Tierra, 134
en, 76	Fisión cariotípica, teoría de la, 6, 7, 76,
especiación y, 6-7	191-199
Euglenoides, 54, 139	FitzRoy, Robert, 82
Eulemures, 196	Flagelo celular, 155-157, 159-160
Euplotes, 62, 64, 139	Flagelo eucariótico, 155-157, 159-160
Euplotidium itoi, 64-65 +++	Flora, 69
Euplotidium, 62-65	Foraminífera, 54, 67, 86, 131
Euprymna scoleps, 172, 177-179	Formas larvales, evolución y, 165-172
Evolución	Fortey, Richard, 83, 180, 182-183
Darwin y, 7-11	Fósil, etimología, 4
gradientes y, 48	Fotoautotrofia, 84
teoría moderna de la, 8-10, 28-29.	Fotosintato, 100
Ver también Biología	Fotosíntesis, 17, 84, 98-99, 176, 188
evolutiva; Neodarwinismo	Fríjol, 100
molecular, 38-39	Frontera P-T, 137, 168
progreso de la, 42-50	Fuerza geológica, la materia viva como,
registro de, 22-23, 38. Ver	128-129
también Registro fósil	Fuerza mecánica, 17
papel de las mutaciones al azar en,	Fungi, 76
11-12, 15, 72	
fuentes de innovación evolutiva,	Gaia, 68, 69-70, 129-138
73-77	Gémulas, 28
especiación como resultado de, 5-	Gen egoísta, 16-17, 20
6, 143-144	Gen, 40
por medio de la simbiogénesis,	egoísta, 16-17, 20
55-56	Género, 4, 57
terminología de la, 5-6, 143-144 +	Genomas
Evolución molecular, 38-39	adquisición de, 12, 41-42, 72, 97-
Exitos, 182	98, 165-172

innovación heredable y, 75-76 formas	65, 90, 165-172
larvales y adquisición de, 89-92	de microbios adquiridos, 41-42
análisis de especies usando, 58, 60-65	de características adquiridas, 27-
Ver también Simbiogénesis	28, 41, 145, 202, 203
Geofisiología, 134-135	horizontal, 41
Geología, vínculo con la biología, 128-	vertical, 41
130, 132	Herencia horizontal, 41
Geosiphon pyriforme, 188-189	Herencia vertical, 41
Geospiza spp., 30	Herencia, teoría cromosomal de, 194.
Gérmenes, 35, 140	Ver también teoría de la
Giardia, 113	reproducción del cinetócoro-
Giusto, John, 193	centrómero
Glomus, 188	
Golding, William, 134	Hermissenda crassicornis, 175
Gorgojo del arroz (Sitophilus oryzae), 91-	Hermissenda, 177
93	Heterogenomas, 166
	Heterotermes tenuis, 107, 111, 115, 117,
Gorgojos, 91-95	118
Gorilas, 198	Heterotermes, 117
Gould, Stephen Jay, 83	Heterotricos, 61-65
Gradientes de presión del aire, 45	Heterotrofía, 84, 99
Gradientes de temperatura, 45	Hibridación inter-filo, 166-168
Gradientes químicos, 45	Hibridación, 4, 7, 75
Gradientes, organización a través de, 44-	inter-filo, 166-168
50	Híbridos planta-animal, 13-14
Gramineae, 91	Hidramedusoides, 167, 172-174
Gran Arrecife de Barrera (Australia), 56	Hidroide, estado, 173-174
Gran Cantera (Suecia), 182-183	Hidroides, 167
Grant, Peter, 29 - 32	Hidrosfera, 127
Grant, Rosemary, 29-32	Hidrozoarios, 173-174
Gunnera manicata, 112, 185, 186	Hipermastígidos, 113, 116
Gupta, Radhey H., 153-157	Hipersexo, 88
Gusanos terciopelo, 170	Hipostoma, 180
Gusanos tubícolas, 91, 183	Hodotermitidae, 104
Gusanos verdes, 99, 111	Homeodinámica, 43-50
Gymnodinium microadriaticum, 56	Homeostasis social, 110, 111
Gymnothorax Funebris, 103	Homo sapiens, 5, 9, 18, 19, 100, 140
Gyronympha, 159	Hongos, 39, 57, 86-87, 106-109.
cyconympina, 127	Clasificación de, 53-54
Hadeano eon, 147	
Haeckel, Ernst, 169-170	líquenes y, 13-14
Haldane, J. B. S., 201	orígenes de, 88
Halimeda incrassata, 176	sulfuro de hidrógeno y, 152
·	termitas y, 103-111, 115-120
Halófilas, 103	Ver <i>también</i> Fungi
Harold Franklin, 44	
Heddi, Abdelazziz, 92, 94	Hordeum, 91, 190
Helechos acuáticos, 189	Hormigas carpinteras, 108-109
Helechos con semillas, 96	Hormigas-planta, 56
Hemoglobina, 101	Hormogonia, 188
Herencia	Humanos (Homo sapiens), 5, 8, 18, 19,
de genomas adquiridos, 11-19, 61-	100, 140

Hutchinson, G. Evelyn, 137 Huxley, T. H., 82-132	Larvas planctónicas, 169
Hydra Verde, 99	Lazcano, Antonio, 152
Hydra, 173	Leeuwenhoek, Antony van, 140
Hydra viridis, 74, 100	Leguinbres, 190
Hydromedusae, 174	Leguminoseae, 190
Hyman, Libby, 167	Leidy, Joseph, 56
Hymenoptera, 170	Lemures, 196
	Lemúridos, 196
In the Company of Mushrooms	Lepidópteros, 170
(Schaechter) 106	Lepilemur ruficandatus, 196
Individualidad relativa, 51-66	Lepnemures, 196
Indridos, 196	Levaduras, 52, 54, 76-77, 86, 88, 169
Innovación evolutiva	Leones (Panthera leo), 57
teoría de la fisión cariotípica, 6, 7,	Linnaeus (Carolus von Linné), 3, 52
76, 191-199	Líquenes
transferencia larval, 165-172	como fenómeno global, 127-129,
principios de, 71-77	133
Ver también Simbiogénesis	orígenes de, 38
Insectos, ojo compueto, 204	como simbiontes, 13-14, 19-20,
Instituto Nacional de Ciencias	56, 99, 100
Aplicadas, 92	Litonotus lamella, 64
Inventario Total de Especies, 52	Lobos, 4
Inversión parental, 20	Lobo rojo (Canus rufus), 4
Iriartea, 112	Lobo gris (Canus lupus), 4
Isla Genovesa, 30	Lovelock, James E., 45, 129-130, 133,
Isla Yankich (Bahía de Kraternaya), 148	134
Islas Galápagos, 29-32 +++	Luciferina-luciferasa, reacciones, 84
Isoptera, 104	Luz, 17
1 , 10 ,	Lysmata grabhami, 130
Janicki, Robert, 156,157, 160	y and granumi, 130
Jeon, Kwang, 73	Macrotermes natalensis, 106, 108
Triang, 75	Maiz (Zea), 5, 91, 190
Kalotermitidae, 104	Malus deliciosus, 57
Kauffman, Stuart, 46	Mamíferos, 137
Kelp, 54, 86	Manglar, árboles de, 114-115
Kewalo Estación Manda (1)	Manzanas (Malus dell'
Kewalo Estación Marina (Hawai), 177 Khakhina, Liya N., 97	Manzanas (Malus deliciosus), 57
Kirby Harold 156 157 160	Mastotermes darwiniensis, 104 Mastotermitidae, 104
Kirby, Harold, 156, 157, 160 Koch, Robert, 35	"Materia viviente", 128
Kolluri, Victor, 174	Mathieu Lucian 6 55
Kolnicki Poki- 102 to	Mathieu, Lucien, 6, 55
Kolnicki, Robin, 193-194	Matriz de recompensa, 20
Kozo-Polyansky, 98	Mayr, Ernst, 10, 28, 36, 58, 60, 94, 204
La Paravora 114	McFall-Ngai, Margaret, 177, 183 Medusa, 167
La Parguera, 114	Meiosia 105
Lactarius deliciosus, 57	Meiosis, 195
Lamarck, Jean Baptiste, 27-28, 41, 73,	Mejillones (Mytilis edulis), 57
130, 143, 202	Memorana undulinodial 202 204
Lapas 96	Weitdel, Gregor, 8, 201
Lapo, Andre, 128	Merezhkousky, Konstantin, 97-98
	Mesozóico, era del, 137, 147

Metacoronympha, 113	Mutacion, 11-12, /1-/2, /3.
Metacoronympha kirbyii, 143, 144	Ver también Mutación al azar
Metanógenas, 84-85	Mutaciones puntuales, 75, 76
Metchinikoff, Elie, 173	Mutualismo, 16, 20
Metilótrofas, 85	Mycoplasm geniticulum, 39
Micetoma, 92	Mytilis edulis, 57
Micoplasmas, 94	
Micosoma, 88	Nardon, Paul, 92, 94
Microbe Hunters, The (de Kruif), 35	Nature, 84
Microbios, 39-42	Nematocistos, 74-75, 172-176
descubrimiento de, 35, 140	Nematus, 171
evolución y, 87, 204-205	Neodarwinismo, 8-11, 201-203
adquisición genómica genómica y,	variación heredada y, 11-12
41-42, 89-92	terminología, 15-19, 20
Microbiota, 69	Neotermes mona, 114
Microcosmos, 32, 35. Ver también	Neurópteros, 170
Bacterias; Virus	Nietzsche, Friedrich, 67
Microcosmos (Margulis & Sagan), 73	Ninfa, 114
Microscopía electrónica, 146-147, 161	Niveles de selección, 20
Microsporidio, 174-175	Nombrar especies, 4, 57
Microtúbulos, 62, 64, 161, 198	Nostoc, 20, 185, 188, 190
Miehe, Hugo, 60	Núcleo
Miklos, George, 26	evolución del, 145-153
Mikrobiologiya, 150	liberación del, 157-161
Mistaken Point (Canadá), 136	orígenes del, 156-157
Mitocondria, 7, 39	Nucleoides, 53
	Nudibranquios, 175-177
Mixobacterias, 142	.,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,
Mixotricha, 90	Ofiuras, 166
Mohos acuáticos, 54	Ojo compuesto, 204
Mohos mucilaginosos, 54	Ojo de vertebrado, 204
Mohos, 53, 54, 86, 152	Ojos, aparición evolutiva de los, 203-204
Mollenhauer, D. 188	Olenidae, 180-183
Moluscos, 172, 182	Olenus, 180-183
almejas, 86, 91, 96, 99, 204	Olenus truncatus, 183
mejillones, 57	Olenus wahlenbergi, 183
Monos del viejo mundo, 193, 198	"On a Peice of Chalk" (Huxley), 132
Monoteísmo, 126	Ondulada en hojas, morfología, 59, 60-61
Morena verde, 103	Onycophora, 170
Morena, 103	Opisthobranchia, 176
Morfología, como base de las especies, 3-	
4, 6, 65, 142	Opsina, 203
Morowitz, H., 45	Orangutanes, 198
Morrison, Reg, 119	Organismo Independiente, mito del, 19-
Movilidad, adquisición de, 72, 98-99,	23
150, 155	Organismos acuáticos "ambiguos", 86
Muller, Hermann J., 11-12, 71	Organismos extintos, 52, 137, 168
Munjiacus spp., 192	Organismos inferiores, 20
Museo Americano de Historia Natural, 82	Organismos monofiléticos, 5
Mutación al azar, 6, 8, 11-12, 15, 20, 28-	Organismos nucleados, 55
29. 72. 201	Organismos, como comunidades, 19-23

Organización del ambiente, 130-131 especialización y, 125 Órganos de luz, 176-179 Origin of Species by Means of Natural Selection or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life The (C. Darwin), 3, 24, 69, 82 Oxígeno, 136, 143, 183 Paleozoico, eon, 38, 137, 147	similitud con los animales, 140- 141 simbiosis en, 20-22, 99 variegadas, 91 Plantas variegadas, 91 Plásmidos, 75, 76 Plasmodium vivax, 100 Plasmodium, 35 Plástidos, 74-75 Pluteus, 166-167	
Paley, Ernst, 202	Poaceae, 91	
Palmas, 115-117, 119	Población, 65	
Palomas, 96	expansión de, 68, 124-125	
Pangénesis, 28, 41	microbiana, 95	
Panorpa, 171	Polinizador, 17	
Panthera leo, 57	Poliploidización, 76	
Papua Nueva Guinea, 148	Potencial biótico, 9	
Parabasálidos, 113	Precámbrico y el Cámbrico, frontera entre	
Paracoccus, 88	el, 136	
Paradesmo, 157, 158, 160-161	Prigogine, I., 45	Microphysics No. 18
Paradoxides paradoxissimus, 4	Priones, 76	COLL
Paramecium, 54, 139	Procariotes	88
Pares de bases cambios en, 75-76	vs. Eucariotes, 141, 154	
Pasteur, Louis, 35, 140, 152, 183	como una sola especie, 58	
Patouillard, N., 116	fuentes de innovación evolutiva	
Pavarotti, Luciano, 96	en, 76	
Peces pulmonados, 96	<i>Ver también</i> Bacterias; Cianobacterias	19 18 19 1
Pelomyxa, 113	"Progreso", 22	and a special company.
Pelturinae, 180, 182	Prokaryotology, 6	・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・
Penicillium crysogenum, 5	Propágulos, 39-42	
Penicillus chrysogenum, 57	"Propósito", 42-50	
Perfiliev, S. A., 146	Proteobacterias, 7, 94	
Peripatus, 171	Proterozoico, eon, 133-138, 139, 145, 147	
Pierantoni, Umberto, 92	Protistas, 39, 139	
Pieris, 171	amitocondriados, 143	
Perros (Canis familiaris), 4, 96	evolución de, 142-143, 204	
Pinzones, 29-32	herencia de protistas adquiridos,	
Pioneros, 124-125	41-42	
Pirita, 182-183	simbiosis en, 111	
Pirozynski, Kris, 115-117	termitas y, 119, 120	
Placas tectónicas, 132-133	Protoctistas, 53-55, 69, 85-86, 136, 142-	
Plantas	143	
celúlas de, 7	Prototaxis, 99, 118	
clasificación de, 53-54, 69	Protozoario, 88	
Geosiphon, 188-189	Pterotermes occidentis, 105, 107	
Gunnera manicata, 185-187	Puerto Erin, Laboratorio Marino (Isla de	
metabolismo de, 88	Man), 165	
fijadoras de nitrógeno, 188-190	,,	
origenes de las, 88	Quimera, 151, 153-157	

Química celular, evolución y, 38	Rizósfera, 21
Química, evolución y conocimiento de,	Rodopsina, 203
38-39	Rodriguez, Mayer, 52-53, 117
Quimioautotrofia, 17	Roles sociales, 110, 111
Quitina, 54	Rotíferos, 86, 170
	Ruby, Ned, 177
Radiación adaptativa, 194	Rumen, 14-15
Raíces coraloides, 189	
Ramificaciones branquiales, 182	Saccharomyces cerevisiae, 76-77
Rasgos metabólicos, 72	Schaechter, Elio, 106, 108, 109
Reciclaje de desechos, en la tierra, 130-	Scheffrahn, Rudi, 115
132	Schizophyllum commune, 87
Recolectora y cazadora, sociedad, 123 -	Schneider, Eric D., 44-45
124	Schwendener, Simon, 13
Recombinación genética, 55, 141	Searcy, Dennis, 150-153, 155-156
Registro fósil	Segunda ley de la termodinámica, 46-47
Cámbrico, 180	Selección
células eucarióticas en el, 139	natural. Ver Selección natural
evidencia de especiación en, 82-	sexual, 81
83	Selección grupal, 20
expansión evolutiva en el, 22-23, 38	Selección natural
especies extintas en, 52	Darwin y, 3, 9, 17, 27
foraminíferos y diatomeas en, 86	Gaia como selector natural, 67-68,
formas larvales en, 172	69-70
Proterozoico, 136-137	características heredadas y, 202-
diversidad de especies y, 96	203
Regolita, 129	vs. transferencia larval, 166
Reinos, 53-54	teoría evolutiva moderna y,
Relaciones ecológicas, 17	28-29
Relaciones parasexuales, 185	poblaciones y, 6-7, 68
Relaciones sexuales	selección sexual y, 81-82
entre diferentes clases y fila, 166-	simbiogénesis y, 157
167	Selección sexual, 81
parasexuales, 185	Sergestidae, 169
"Relojes" químicos, 45,47	Sexo meiótico, 88
Renacuajos, 170-172	Shostak, Stan, 174
Reproducción sexual, 75, 88, 108-109,	Sífilis, 73
141	Sifonóforos, 173
Reproducción, 67-68	Simbiogénesis, 6-7, 12-13
bacteriana, 141	evolución y, 97-103, 157
celular, 40	líquenes y, 13-14
Ambientes termodinámicos de la	origen de organismos más grandes
Tierra y, 133	y, 55-56, 90
sexual, 75, 108 -109, 141	especiación y, 32
Reptiles, 137	Ver también Genomas
Retinal, 203	Simbiontes
Rhinotermitidae, 104, 111	quimera, 154-157
Rhus toxicum, 5	heterotróficos, 60-61
Riftia pachytila, 88	microbianos, 13-15, 17-18, 92-94,
Río Aldan (Siberia), 136	104, 111
` ''	

Simbiontes heterotróficos, 60-61 Simbiontes intestinales, 107 Simbiontes microbianos en vacas, 14-15 en termitas, 104-111 en gorgojos, 92-94 Ver también Líquenes Simbiosis parasíticas, 12 Simbiosis patogénicas, 12 Simbiosis, 17-18 cíclica, 176 evolución y, 97 en el ojo, 203-204 física, 90 predatoria, 72 como fuente de variación heredable, 11-19 especiación y, 32 Simios, 193, 198 Síntesis moderna, 8 Sistema organelar, 155-156 Sistemas de acidez-alcalinidad, 135 Sistemas de temperatura, 135 Sitophilus granarius, 93 Sitophilus granarius, 93 Sitophilus granarius, 93 Sitophilus zeamais, 93 Sitophilus zeamais, 93 Sitophilus zeamais, 93 Sitophilus granarius, 93 Sitophilus granarius, 93 Somith, David, C., 14 Smith, J. Maynard, 201 Snyderella, 113, 159 Sobrevivencia diferencial, 9-10 Sonea, Sorin, 6, 55 Soulia, Dean, 152 Spirochaeta, 88, 142, 148-152, 154-156, 159 Spirulina, 140 Stamets, Paul, 108-109 Staraya (Rusia), 147 Staurojoenina assimilis, 114-115 Staurojoenina, 114-115, 116, 183	Taxa superiores, 20, 104, 114, 199 Taxonomía, 3-4, 53, 65 Tecnología, termodinámica y, 47 Teoría de herencia cromosomal, 194. Ver también teoría de la reproducción del cinetócoro-centrómero Teoría de la fisión cariotípica, 6, 7, 76, 191-199 Teoría de la reproducción del cinetócoro-centrómero, 194-199 Teoría de la tectónica de placas, 132-133 Terminología Darwinista, 32-33 neodarwinista, 15-19, 20 Termitas, 91 cultivo de hongos en, 103-112, 115-120 relaciones simbióticas en, 74 comedoras de madera, 114-118, 143 Termitero, 106-111, 119, 120 Termitomyces titanicus, 108 Termitomyces, 104, 106 Termodinámica, evolución y, 23, 43-50 Thermoplasma acidophilum, 150-152 Thermoplasma, 88, 152, 156, 159 Thiodendron latens, 145-153, 154 Thiothrix, 150 Tiburones, 96 Tiempo Darwiniano, 133 vínculo entre especies y, 126, 127 Tiputini (Ecuador), 111, 112, 117 Todd, Neil, 192-194 Totalidad, noción de la, 125-126 Translocación, 76 Trebouxia, 20 Trichomonas vaginalis, 73,160 Trichonympha ampla, 143,144
	Tiputini (Ecuador), 111, 112, 117
159	Todd, Neil, 192-194
	Translocación, 76
Staraya (Rusia), 147	
Staurojoenina assimilis, 114-115	Trichonympha ampla 143 144
Staurojoenina, 114-115, 116, 183	Trichonympha, 112
Streblomastix strix, 74 Sucesión, 124-125	Triconínfidos, 117
Suelo, 129	Tridacna, 99
Suess, Edouard, 127	Trigo (Triticum), 91, 190
Sulfuro de hidrógeno, 151-152	Trilobites, 4, 82-83, 86, 96, 180-183  Triticum, 91, 182
Symbionticism and the Origin of Species	Trueba, Gabriel, 117
(Wallin), 97	Tubularios, 174-175
Symphyta, 170	Tulipanes, 91
Synechococcus, 88	Turner, J. Scott, 110, 118
	· · · · · · · · · · · · · · · · · · ·

Undulipodio, 155-157, 159-160 Ungulados, 192 Urocordados, 169,170 Vacas, 14-15, 56, 91,111 Variación heredable, 10-19, 27-28, 73-77 Ver también Genomas; Simbiogénesis Vaucheria litorea, 176 Venados, 192, 198 "Ventaja competitiva", 16 Vernadsky, Vladimir I., 45, 96, 127-133 Vestiminíferas, 182 Wallin, Ivan Emmanuel, 97-98, 205 Warshal, Peter, 52 Way of the Cell, The (Harold), 44 Wedwood, Emma, 25 Wenrich, D. H., 157 Werle, Sean, 114 Wettstein, Fritz von, 188 What Evolution Is (Mayr), 10 What is Life? (Margulis & Sagan), 21 White, M. J. D., 193 Whitehead, Alfred North, 16 Wiener, Jonathan, 30, 69.81 Wier, Andrew, 113, 114-115, 183

Vibrio fischerii, 176-179 Virus, 39-40 como fuentes de innovación heredable, 75, 76 en relaciones de simbiontes, 73, plantas variegadas y, 91 Vitalistas, 128 Vitrioscilla, 150 Voyage of the Beagle (C. Darwin), 25 Wallace, Alfred Russell, 82 Williamson, Donald I., 165-174 Woese, Carl, 154 Wolbachia, 88 Wolbachia-like bacteria, 93 Wright, Barbara, 72 Wright, Sewall, 201 Zea mays, 5, 91, 190 Zoological Journal of the Linnean Society, 166

Zoonomia (E. Darwin), 27

Zygomycota, 188

## CONTRAPORTADA

"Una obra ambiciosa que lanza una intrigante luz innovadora en las miles de formas de vida que han llegado a existir en el planeta". – THE WASHINGTON POST

¿Cómo se originan las especies? En este libro que explora sobre nuevos terrenos, Lynn Margulis y Dorion Sagan presentan una respuesta al intrincado misterio de la evolución que Charles Darwin nunca resolvió: la fuente de variación hereditaria que da pie al surgimiento de nuevas especies. Los autores argumentan que las mutaciones al azar, consideradas como la principal fuente de variación genética, tiene una importancia limitada. Mucho más significativa es la adquisición e integración de nuevos genomas por medio de las consolidaciones simbióticas.

El resultado de treinta años de hurgar en la vasta literatura, principalmente arcaica, este es el primer libro que va más allá —y revela la extención- del pensamiento dogmático que ha dominado la biología evolutiva desde principios del siglo XX. Lynn Margulis, a quien E. O. Wilson llamó "una de las pensadoras sintéticas más exitosas en la biología moderna", y el coautor Dorion Sagan presentan una teoria comprensible y científicamente adecuada que desafía directamente las creencias populares sobre la evolución y la diversidad en el mundo viviente.

"El siguiente giro tectónico en la teoría evolutiva". - James Lovelock, autor de Gaia

"Polémico y provocador, el trabajo de Margulis y Sagan deberá prevenir a muchos de pensar que la evolución no se ha delineado completamente" - BOOKLIST

LYNN MARGULIS, miembro de la Academia Nacional de Ciencias y poseedora de la Medalla Presidencial de la Ciencia 1999, es una Profesora Universitaria Distinguida del Departamento de Geociencias de la Universidad de Massachussets, Amherst. Dorion Sagan es el autor de *Biospheres* y coautor de *Up from Dragons: The Evolution of Human Intelligence*. Vive en la ciudad de Nueva York.

.:öÖö:.