

Hacia un nuevo concepto de evolución

Eduardo Fernández Valiente

Arbor CLXXII, 677 (Mayo), 17-40 pp.

El vertiginoso avance del conocimiento científico en los últimos cincuenta años ha dejado desfasado el concepto neodarwinista de la evolución. Las evidencias de las grandes catástrofes planetarias y del registro fósil son poco compatibles con la idea de un cambio gradual. La nueva visión del genoma como una compleja red de interacciones de genes que se regulan unos a otros, los procesos de regulación epigenética, la modularidad de los grandes complejos protéicos, la abundante presencia de transposones y retrotransposones, las diferentes pautas de lectura de un gen a través del procesamiento del ARN mensajero y la transferencia lateral de genes, son algunos de los aspectos que emergen del conocimiento del genoma y que son difícilmente compatibles con la idea de una lenta acumulación de mutaciones como motor de la variabilidad genética.

Lamarck y Darwin

Hace ahora dos siglos que Jean Baptiste de Monet, caballero de Lamarck publicó su libro *Systeme des animaux sans vertebre* en el que por primera vez se planteaba de una forma lógica y coherente la idea de la Evolución y los posibles mecanismos que originan el proceso evolutivo. La teoría no tuvo excesiva difusión y cayó rápidamente en descrédito debido a los ataques de Cuvier, eminente figura científica de la época, quien rechazaba la idea de la Evolución. Treinta años después de la muerte de Lamarck, Darwin publica su famoso libro *El origen de las especies*, donde retoma la idea de la Evolución, y propone unos mecanismos evolutivos

diferentes a los planteados por Lamarck. El triunfo de las ideas evolucionistas de Darwin no supuso una rehabilitación de la figura de Lamarck, mas bien al contrario, su figura fue aún más desprestigiada por los seguidores de Darwin, quienes al atacar los mecanismos evolutivos propuestos por Lamarck, convertían a Darwin en el padre de la Evolución, de tal forma, que hoy en día darwinismo es un término sinónimo de evolucionismo y no se entiende que alguien pueda ser evolucionista y discuta al mismo tiempo algunos de los planteamientos de Darwin y sus seguidores neodarwinistas.

Tanto en la teoría de Lamarck como en la de Darwin cabe distinguir dos aspectos, que no suelen separarse. En primer lugar ambas teorías establecen el hecho evolutivo, es decir, que las especies no permanecen inmutables, sino que han ido cambiando a lo largo de la historia del planeta. En lo fundamental, ambas teorías coinciden en este aspecto y, mal que les pese a algunos, hay que reconocer que Lamarck lo enunció primero, aunque también hay que reconocer que Darwin lo documentó mejor. Hoy en día, el hecho evolutivo, como proceso histórico de la Vida, ha dejado de ser una teoría y es un principio científico firmemente establecido e incontrovertible, salvo para algunas confesiones religiosas ancladas en el creacionismo a ultranza. El debate entre evolucionistas (=darwinistas) y creacionistas, ha tenido poca incidencia en Europa, pero ha sido bastante intenso en Estados Unidos, donde esas confesiones religiosas tienen mayor arraigo. Es más que posible que la intensidad de ese debate haya contribuido a la equiparación entre evolucionismo y darwinismo.

Pero las dos teorías no se limitan a enunciar y justificar el proceso evolutivo, sino que ambas plantean posibles mecanismos para explicar la evolución de las especies. Es en este aspecto donde las dos teorías difieren radicalmente en la filosofía de sus planteamientos. Ambas teorías dan al medio ambiente un papel relevante, pero de forma distinta. Para Lamarck, el ambiente juega un papel a priori, creando unas necesidades a los organismos, a los que éstos tienen que dar respuesta. Ello origina la aparición de nuevas estructuras y la consiguiente variabilidad de caracteres. Lamarck avanza una idea de cómo puede generarse la variación de caracteres. Para él, las pequeñas transformaciones estructurales que sufre un organismo a lo largo de su vida, como consecuencia de su respuesta a las necesidades que le crea el ambiente, van a transmitirse y acumularse en la descendencia. Es la llamada «herencia de caracteres adquiridos». Lamarck considera que la evolución está marcada por una tendencia innata de la materia viva al aumento de la complejidad, tendencia que se ve modulada por el ambiente y las necesidades que éste genera en los organismos. Darwin, por el contrario no admite ninguna ten-

dencia en la evolución, ya que considera que ésta está gobernada por el azar, que es el que genera la variabilidad de caracteres dentro de una población. Para Darwin, el ambiente actúa a posteriori, una vez generada la variabilidad de caracteres, seleccionando aquellos que son competitivamente más idóneos para la supervivencia del organismo. Es la llamada «selección natural». Darwin no tiene una idea clara de cómo se genera la variabilidad de caracteres y aunque sin hacer mucho hincapié en ello, no niega la posibilidad de una herencia de caracteres adquiridos. Son los seguidores posteriores de Darwin los que negarán esa herencia de caracteres adquiridos, explicando la variabilidad de caracteres en base a la lenta acumulación de mutaciones al azar en el ADN.

La teoría de Lamarck ha sido tachada de finalista debido a que, según ella, las nuevas estructuras aparecen con la finalidad de dar respuesta a las exigencias del ambiente. Y como dice Monod en su libro *El azar y la necesidad* (1), toda explicación en términos de causas finales se sale del ámbito de la ciencia. Además, las ideas finalistas no han sido nunca bien recibidas por los científicos porque son proclives a hacer pensar en la idea de un «Gran Diseñador». Todo ello, unido a esa poco definida «tendencia innata a la complejidad», que también tiene un cierto tinte finalista, ha sido causa del rechazo mayoritario de los científicos a las teorías de Lamarck.

Por el contrario, el éxito de la Teoría de Darwin es fruto no sólo de sus indiscutibles méritos científicos, sino también de que sus ideas encajaban y encajan perfectamente en el contexto social, político y económico de la época y la sociedad en la que vivió, que en definitiva, y a pesar de los innumerables cambios producidos, sigue siendo en la que vivimos, una sociedad basada en la competencia y el libre mercado.

Esas ideas sociales basadas en la teoría de Darwin, el llamado «darwinismo social», han acompañado el desarrollo de la sociedad capitalista, de forma que cualquier crítica a las ideas darwinistas ha sido siempre vista como un ataque al capitalismo. Y razones históricas no faltan, ya que la defensa de las ideas lamarckistas por la escuela de genetistas rusos encabezados por Lysenko, en las primeras décadas del siglo XX, tenían más unas razones políticas que científicas. En ese sentido, hay que reconocer que las experiencias fallidas de Lysenko le hicieron un flaco favor al lamarckismo que decía defender.

Así pues, la controversia científica sobre los mecanismos que determinan el proceso evolutivo de la vida, ha sido siempre desdibujada por aspectos religiosos o políticos, que nada tienen que ver con la ciencia y que no han hecho más que generar acritud y acaloramiento, dificultando la serena discusión científica del tema.

Selección natural, cambio gradual y catástrofes planetarias

Cabe preguntarse, si la revisión de la teoría de Darwin, llevada a cabo por los neodarwinistas en la primera mitad del siglo XX, y aceptada mayoritariamente por la comunidad científica, sigue siendo válida a la luz de los nuevos descubrimientos de la Biología de los últimos cincuenta años, o si por el contrario es necesario iniciar una nueva revisión de las ideas evolutivas.

La síntesis neodarwinista establece a la selección natural como el mecanismo básico de la evolución. A través de ella, el medio ambiente selecciona entre la variabilidad genética de las poblaciones, generada a través de la lenta acumulación de mutaciones al azar, aquellas combinaciones que favorezcan la supervivencia de los organismos y, por tanto, su capacidad de reproducción. Hasta el momento, se han presentado evidencias, del papel de la selección natural a la hora de generar variaciones en las frecuencias génicas dentro de una especie. Sin embargo, las evidencias presentadas sobre el papel de la selección natural en la formación de nuevas especies en poblaciones naturales han sido escasas y poco convincentes, sobre todo a la hora de explicar la macroevolución, es decir la evolución de grandes grupos taxonómicos (2).

Igualmente, el registro fósil tampoco parece apoyar el cambio gradual, que sería de esperar si la variabilidad genética fuera el resultado de una lenta y progresiva acumulación de mutaciones. Más bien el registro fósil indica una evolución a saltos. Es decir, grandes periodos sin cambios aparentes en las poblaciones seguidos de rápidas radiaciones en las que aparecen gran número de nuevas especies (3). Estas radiaciones suelen ser posteriores a grandes episodios catastróficos en los que se produjo una masiva extinción de especies (4).

Darwin prestó escasa atención al tema de la desaparición de las especies, para él, la desaparición sería un proceso gradual, en la que las especies peor adaptadas irían lentamente desapareciendo, es decir, sería un proceso gobernado también por la selección natural, la llamada extinción de fondo. Sin embargo, en los últimos años se han ido acumulando datos que indican claramente que el planeta ha sufrido sucesivas catástrofes planetarias acompañadas de grandes extinciones en masa (5). Todo parece indicar que en esos periodos catastróficos las reglas del juego evolutivo se verían alteradas con respecto a las que determinan la extinción de fondo (6).

Poco es lo que se sabe del origen de la mayoría de estas catástrofes, y menos aún de los mecanismos implicados en las rápidas diversificaciones posteriores a las mismas, pero lo que no cabe duda es que tienen

poco que ver con los mecanismos de cambio lento y gradual. El panorama que parece dibujarse es el de largos periodos de tiempo de estabilidad y estasis a nivel evolutivo, en los que los mecanismos de selección natural y cambios graduales pudieran jugar un papel a nivel de aparición y desaparición de algunas especies (microevolución y extinción de fondo), puntuados por grandes reorganizaciones globales de la biosfera (macroevolución), como consecuencia de catástrofes planetarias y extinciones masivas.

Así pues, parece que la vieja polémica entre el uniformismo de Lyell, en el que se fundamentó Darwin, y el catastrofismo de Cuvier ha vuelto a renacer, aunque desde unas perspectivas diferentes.

Reduccionismo y complejidad: de las partes al todo

El modelo neodarwinista de la evolución se puede enmarcar dentro del paradigma reduccionista en el que se ha movido la ciencia desde la revolución científica de los siglos XVI y XVII. La visión reduccionista del mundo y de la vida es una visión analítica, centrada en el estudio de los componentes estructurales de un sistema, de forma que el conocimiento de esos componentes por separado nos llevará a la comprensión del sistema en su totalidad. El reduccionismo se basa en relaciones lineales causa-efecto y presta escasa atención a las múltiples interrelaciones que se establecen entre los componentes de cualquier sistema. En la visión reduccionista, potenciada por el enorme desarrollo de la Biología Molecular, los elementos estructurales del sistema se van descomponiendo progresivamente en partes cada vez más pequeñas, hasta llegar a las unidades elementales básicas, que en el caso de los seres vivos serían sus genes. De esta forma, el conocimiento del genoma de un organismo nos llevaría a la comprensión de ese organismo.

La visión neodarwinista del genoma ha sido la clásica visión mendeliana de una disposición lineal de genes independientes, cada uno correspondiente a un rasgo biológico, de forma que una mutación en uno de esos genes se traduciría en una alteración del rasgo biológico codificado por el mismo. Así, las mutaciones al azar irían modificando los rasgos biológicos, generando la variabilidad necesaria para que actuara la selección natural. En palabras de Jacques Monod, «únicamente el azar es la fuente de toda innovación, de toda creación en la biosfera» (1).

Frente a este clásico modelo reduccionista de la ciencia, ha ido emergiendo a lo largo del siglo XX, y desde distintos campos de la ciencia: física, matemáticas, química, psicología, biología etc., una nueva visión del

mundo y de la vida, una visión holística y ecológica que se puede englobar en la llamada «Teoría de Sistemas» (7).

La teoría de sistemas implica un cambio radical de pensamiento desde las partes al todo. Los sistemas vivos son totalidades integradas cuyas propiedades no pueden ser reducidas a las de sus componentes. El cambio de las partes al todo implica también un cambio de objetos a relaciones. Así, mientras el reduccionismo hace hincapié en los objetos, el pensamiento sistémico da un carácter prioritario a las relaciones que se establecen entre esos objetos aislados. La teoría de sistemas percibe al mundo viviente como una compleja red de interrelaciones. Todos los sistemas vivos son redes de componentes más pequeños, la trama de la Vida, como un todo, presenta una estructura en niveles de organización creciente, de sistemas vivos que anidan en el interior de otros, de redes dentro de redes. En palabras de Lynn Margulis: «un orgánulo en el interior de una ameba, en el tracto intestinal de un mamífero que vive en un bosque de este planeta, se encuentra inmerso en un mundo que está comprendido en muchos otros mundos. Cada uno de ellos proporciona su propio punto de referencia y su propia realidad» (8).

Redes y patrones

Según la visión sistémica, los seres vivos son entidades autopoieticas (que se hacen a sí mismos), que se autoorganizan siguiendo un determinado patrón de organización (9). Nuestras células no son las mismas que teníamos hace diez años, han cambiado, pero seguimos siendo los mismos. ¿Por qué?. Porque se mantienen los patrones de organización. El patrón de organización es un concepto clave de la teoría de sistemas. Los patrones no pueden pesarse ni medirse, son redes de relaciones que configuran y caracterizan un determinado sistema. Los seres vivos son algo más que átomos y moléculas, existe algo más, algo inmaterial e irreducible: el patrón de organización. El patrón de organización básico y elemental de todos los seres vivos sería la célula, con toda su compleja red de interrelaciones moleculares. Cuando una célula se reproduce, no sólo le transmite a su descendencia la información contenida en su ADN, le transmite también su patrón de organización. Cuando se coloca una célula en una placa de Petri con medio de cultivo enriquecido, la célula se reproduce, formando replicas de si misma hasta cubrir la superficie de la placa. Pero si al colocarla en la placa de Petri, la célula inicial se rompe, es decir, si pierde su patrón de organización, la célula no se reproducirá a pesar de que en esa placa esté el ADN y toda la maquinaria metabóli-

ca celular. El ADN y la maquinaria metabólica celular desorganizados son incapaces de regenerar una nueva célula porque han perdido la información contenida en el patrón de organización. Esa información contenida en el patrón de organización celular y sustentada por la compleja red de interrelaciones moleculares es tan vital para el proceso de reproducción como la información contenida en el ADN. El ADN lleva la información para la síntesis de los elementos estructurales de la célula, pero no para su autoensamblaje. Este último depende de la información contenida en el patrón de organización.

En los experimentos de clonaje, como el de la oveja Dolly, los científicos han conseguido manipular el ADN de la célula, extrayendo el ADN original e introduciendo un ADN ajeno, pero el éxito del experimento siempre ha dependido de que la célula no se rompa al manipularla, es decir, de conservar el patrón de organización celular. Hasta ahora nadie ha sido capaz de ensamblar de nuevo los elementos estructurales de una célula desorganizada.

El estudio del patrón de organización es crucial para la comprensión de los sistemas vivos, puesto que las propiedades sistémicas emergen de una configuración de relaciones ordenadas que no siguen un modelo lineal sino en red (7). En estas redes, un estímulo o mensaje puede viajar en un camino cíclico, que puede convertirse en un bucle de retroalimentación, lo que permite a las redes regularse a si mismas. La compleja maquinaria metabólica de una célula, con sus múltiples rutas metabólicas que se entrecruzan, relacionan y regulan entre si, sería un ejemplo de red autopoietica. En estas redes la función de cada componente es participar en la producción o transformación de otros componentes de la red, de modo que toda la red se hace a si misma continuamente. Ello hace que el sistema completo sea organizativamente cerrado. Sin embargo, desde el punto de vista termodinámico, el sistema es abierto. Es decir, capaz de incorporar materia y energía de su entorno para mantener así su orden interno (7).

En ese hacerse a si mismo y generar su orden interno, los seres vivos disipan en forma de calor buena parte de la energía incorporada, aumentando así el desorden (entropía) de su entorno. Ello es palpable cuando se considera la cantidad de basura y contaminación que generamos en nuestro hacer cotidiano. Cuanto más compleja y organizada es la estructura social creada por el hombre, mayor nivel de desorden y contaminación genera en el ambiente. Ello no es más que el reflejo de las leyes termodinámicas que gobiernan el universo y la vida.

Por tanto, gracias al incesante flujo de materia y energía y al constante recambio de sus componentes, los organismos vivos mantienen estable su estructura general a través de la autoorganización. Por eso se-

guimos siendo nosotros mismos a pesar de que todos nuestros componentes estructurales se hayan recambiado. Los seres vivos somos lo que Prigogine llamó «estructura disipativa de energía» (10). Es decir, estructuras termodinámicamente abiertas que necesitan un aporte constante de materia y energía para mantener su autoorganización. Una característica fundamental de estas estructuras disipativas de energía, y por tanto de los seres vivos, es que se mantienen estables en un estado alejado del equilibrio termodinámico, ya que el equilibrio termodinámico implica la muerte del organismo.

Lejos del equilibrio, las estructuras disipativas pueden desarrollarse hacia formas de complejidad creciente. La reiterada retroalimentación de estos sistemas complejos conduce a puntos de inestabilidad donde el sistema se encontrará ante una bifurcación que puede conducir al derrumbe de la estructura o a la emergencia de nuevos estados de orden de mayor complejidad (7). Lo que sucederá en ese punto de inestabilidad es impredecible y dependerá de la historia previa del sistema. En el punto de bifurcación, la estructura disipativa es extraordinariamente sensible a las pequeñas fluctuaciones del entorno, de forma que cualquier pequeño cambio en este último, puede generar un gran cambio en el sistema. Es decir, la propia dinámica interna de los sistemas autopoieticos disipativos de energía les lleva a aumentar su complejidad hasta llegar a alcanzar un punto donde se pierde la estabilidad del sistema. En ese punto de inestabilidad, el sistema se encuentra ante una bifurcación de caminos en la que tiene necesariamente que cambiar –evolucionar– hacia nuevos estados de orden o desaparecer. El camino a seguir es impredecible pero no depende del azar, sino de las circunstancias del propio sistema –su historia previa– y de las fluctuaciones del entorno. Como vemos, por tanto, la evolución es una propiedad intrínseca a los sistemas autopoieticos disipativos de energía.

Esta tendencia innata de las estructuras disipativas de energía hacia el incremento de la complejidad, recuerda claramente a la «tendencia innata de la materia viva hacia la complejidad» que proponía Lamarck y que ha sido tan criticada por los darwinistas, que veían en ella algo indefinible, poco científico y proclive a la idea del «Gran Diseñador». Pudiera ser que esa idea lamarckista de la tendencia innata a la complejidad no sea más que el resultado de las leyes naturales de la Termodinámica de los sistemas abiertos disipativos de energía. Es decir, algo perfectamente enmarcable en el campo de la ciencia y alejado de cualquier vitalismo. De hecho, si uno contempla la historia evolutiva de la vida como un todo, con una visión global y holística, y no desde el punto de vista reduccionista de la evolución de tal o cual taxón, lo que ob-

serva es una clara tendencia al incremento en la complejidad estructural de los seres vivos, con, al menos, tres grandes saltos de complejidad: de la célula procariota a la eucariota; de los organismos unicelulares a los coloniales, y de los organismos coloniales a los que presentan tejidos diferenciados. Estos saltos no sólo implican una mayor complejidad estructural, sino, sobre todo, una mayor complejidad de relaciones. Y ese mismo incremento en la complejidad de relaciones, es lo que se desprende del bien conocido y establecido incremento en la diversidad de especies a lo largo de la historia de la Vida, que sólo se ve puntuado por las grandes extinciones masivas, pero que se incrementa después de cada una de ellas (4). Es evidente que cuanto mayor es la diversidad de especies, más compleja se hace la red de interacciones entre ellas.

La tercera característica de los sistemas vivientes, según la teoría de sistemas, sería la cognición, el proceso de conocer (9). La actividad organizadora de los sistemas vivos, a todos los niveles de la vida, es una actividad cognitiva. Las interacciones de un organismo vivo –bacteria, planta, animal u hombre– con su entorno son interacciones cognitivas, porque todos ellos, incluidos los más simples, tienen capacidad de percepción de estímulos internos y externos y de dar las respuestas homeostáticas adecuadas a esos estímulos. Es evidente, que en los organismos con sistema nervioso desarrollado, el proceso de cognición se hace más complejo y elaborado, pero la cognición por si misma es, según Maturana y Varela (9), una consecuencia necesaria e inevitable del grado de complejidad de los patrones de organización básicos de la Vida.

¿Evolución o coevolución?

Esta nueva visión holística y sistémica de los seres vivos es difícilmente compatible con la visión reduccionista del proceso evolutivo que tiene el neodarwinismo. La Evolución se concibe como un proceso unitario que abarca a toda la biosfera y no puede reducirse a los cambios adaptativos de una u otra especie. La Evolución no sólo implica un cambio en la estructura y morfología de los organismos sino también un cambio en sus interrelaciones. Cualquier modificación que aparezca en un sistema va a repercutir de forma inmediata en todos los componentes de ese sistema y, en consecuencia, será el conjunto del sistema el que evolucione. Cuando aparece un cambio evolutivo en un órgano o tejido de un organismo, las interrelaciones entre los órganos y tejidos de ese organismo cambiarán y con ello cambiará el conjunto del organismo. Cuando una nueva especie se introduce en un ecosistema, o cuando una especie desa-

parece de un ecosistema, todo el ecosistema deberá adaptarse a ese cambio, la intrincada red de interrelaciones se modificará y, por tanto, el ecosistema evolucionará. La evolución de una especie no puede entenderse al margen de la evolución de las especies que se interrelacionan con ella. ¿Cómo se puede entender la evolución de las plantas con flores al margen de la evolución de los animales que las polinizan?

Un aspecto clave para la comprensión del proceso evolutivo, que no ha sido tomado en consideración en las teorías neodarwinistas, es el hecho de que no sólo el ambiente influye en la evolución de los seres vivos, sino que también los seres vivos influyen en la evolución del ambiente, y de esa forma están influyendo y modelando su propio proceso evolutivo. La aparición y acumulación del oxígeno en la atmósfera es, sin duda alguna, el cambio más importante que ha sufrido el ambiente del planeta a lo largo de su historia, y ese cambio fue propiciado por la evolución de las cianobacterias, un grupo cosmopolita de bacterias fotosintéticas que aparecieron en la tierra hace 3500 millones de años.

En el proceso fotosintético, el CO_2 del aire es transformado en hidratos de carbono mediante la energía lumínica del sol. La reducción química del CO_2 a hidratos de carbono requiere la incorporación de átomos de hidrógeno. Las primitivas bacterias fotosintéticas incorporaban el hidrógeno en forma de sulfuro de hidrógeno (H_2S) procedente de la actividad volcánica, cuya disponibilidad era progresivamente limitada. Había otra fuente de hidrógeno mucho más abundante, el hidrógeno del agua (H_2O), pero la limitada capacidad de absorción de energía lumínica de las primitivas bacterias fotosintéticas no les permitía romper los fuertes enlaces que unen los átomos de hidrógeno y oxígeno en la molécula de agua. En estas condiciones, las cianobacterias «inventaron» un nuevo tipo de fotosíntesis, la fotosíntesis oxigénica, la misma que desarrollan hoy en día todas las algas y plantas terrestres. El nuevo proceso fotosintético les permitía absorber luz solar de mayor energía (menor longitud de onda) y, por tanto, romper la molécula de agua y utilizar el hidrógeno del agua como fuente de electrones para reducir la molécula de CO_2 . La consecuencia inmediata de la ruptura de la molécula de agua era el desprendimiento a la atmósfera del oxígeno residual, un hecho que resultó trascendental para la posterior evolución de la vida sobre el planeta.

Inicialmente, el oxígeno residual sería absorbido por los metales y minerales oxidantes presentes en la superficie de la tierra, pero al cabo de millones de años, el oxígeno empezó a acumularse en la atmósfera. La red de interacciones de los ecosistemas microbianos tuvo que reajustarse y adaptarse a la presencia del oxígeno, muchas especies bacterianas sensibles al oxígeno debieron desaparecer, pero otras fueron capaces no sólo

de adaptarse a él y tolerar su presencia, sino de utilizarlo en su beneficio en el proceso respiratorio. De esta forma se cerró el ciclo bioenergético que ha sustentado la vida en el planeta desde entonces: la fotosíntesis, consumidora de CO_2 y productora de oxígeno, y la respiración, productora de CO_2 y consumidora de oxígeno (Fig. 1).

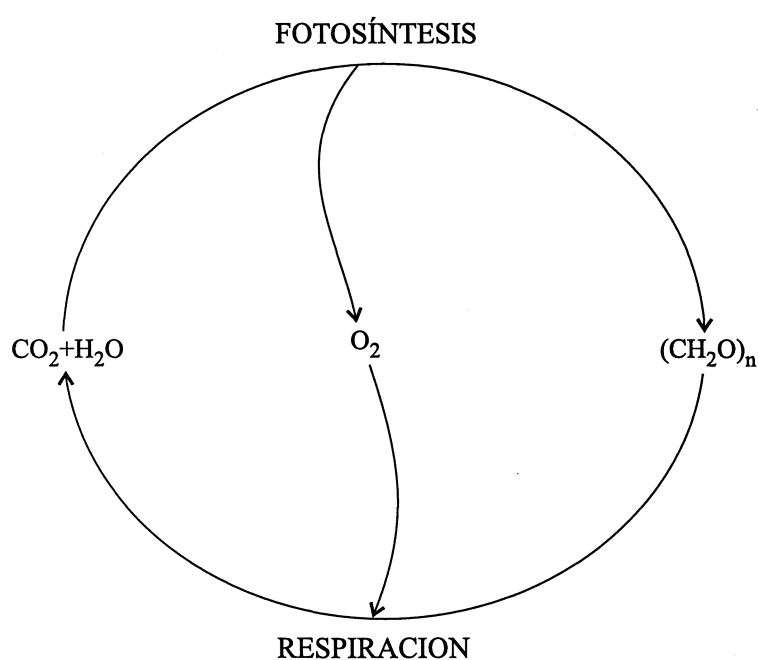


FIGURA 1. Ciclo bioenergético.

La llamada «revolución del oxígeno» es quizás el ejemplo más notable de como la evolución de los seres vivos modifica el ambiente y de como esa modificación del ambiente influye posteriormente, de forma significativa, en la evolución de los propios seres vivos, pero no es el único ejemplo. Así, se ha propuesto recientemente, que el desarrollo de las hojas de las plantas terrestres se produjo como consecuencia de un masivo descenso de la concentración de CO_2 en la atmósfera durante el periodo Devónico (363-410 millones de años), el cual, a su vez, fue consecuencia de la aparición de las primeras plantas terrestres, que no tenían hojas desarrolladas (11). Y un ejemplo mucho más cercano lo tenemos en el efecto de nuestra propia especie sobre las condiciones ambientales del planeta, la cual está propiciando una masiva extinción de especies (12).

La comprensión del proceso evolutivo requiere un cambio de coordenadas de observación, un cambio de mentalidad, requiere pasar de las partes al todo. La evolución no es un sumatorio de pequeños cambios en las distintas especies, sino un proceso global que afecta a toda la biosfera, es decir, a los seres vivos y a su entorno. En palabras de James Lovelock «Tan íntimamente vinculada está la evolución de los organismos vivos con la evolución de su entorno, que juntos constituyen un único proceso evolutivo» (13).

Genomas complejos

La necesaria revisión de las ideas evolutivas no sólo está propiciada por la nueva visión holística de los organismos y de la vida, sino también por los nuevos descubrimientos de la Biología Molecular que está poniendo de manifiesto una complejidad del genoma muy alejada de la clásica visión mendeliana de una disposición lineal de genes independientes, sobre la que se edificó la teoría neodarwinista. Por el contrario, el genoma aparece como una red altamente compleja de genes interconectados, sujetos a múltiples regulaciones en cascada, con secuencias móviles capaces de transponerse y reordenarse. Los viejos dogmas de la Biología Molecular van cayendo uno tras otro a medida que avanza el conocimiento del genoma. Hoy sabemos, por ejemplo, que un mismo gen puede dar origen a diferentes proteínas, según se eliminen y procesen sus secuencias no codificantes (intrones) que aparecen intercaladas entre las secuencias codificantes (exones). Este hecho viene a echar por tierra la vieja idea de «un gen, una proteína».

Hay aspectos del genoma, como las modificaciones epigenéticas o la presencia de elementos transponibles que pueden tener una clara incidencia evolutiva.

Las modificaciones epigenéticas no implican un cambio en la secuencia de nucleótidos del ADN, sino que consisten en la unión reversible de ciertos grupos químicos al ADN, como puede ser la unión de grupos metilo a los nucleótidos de citosina, o en la unión de proteínas que forman un complejo con el ADN. Estas modificaciones epigenéticas que alteran la capacidad de transcripción de los genes, ocurren con más frecuencia que los cambios genéticos, y pueden ser heredadas a través de la línea germinal (14). Estas modificaciones epigenéticas pueden dar lugar a cambios morfológicos heredables, como se ha demostrado en el caso de la planta *Linaria vulgaris* en la que la metilación de un gen es la responsable de un cambio en la simetría floral, de una simetría bilateral a una

simetría radial (15). Ello indica que este tipo de modificaciones, que no afectan a la secuencia de nucleótidos de un gen pero sí a su expresión, puede haber jugado un papel importante en la evolución.

La secuenciación de los genomas de distintos organismos ha puesto de manifiesto la extraordinaria abundancia de elementos transponibles en el ADN, tanto transposones de ADN como retrotransposones. Estos últimos son elementos que pueden saltar de un lado a otro del genoma a través de un mecanismo que implica varios pasos. En primer lugar se transcriben en un ARN intermediario, posteriormente, y por acción de una transcriptasa inversa, se forma una copia de ADN a partir de ese ARN intermediario, y finalmente, la copia de ADN se inserta en cualquier lugar del genoma. Existen distintos tipos de retrotransposones (16) como los LINE (long interspersed elements), que se transcriben a partir de un promotor interno y que codifican proteínas necesarias para la retrotransposición. Otros como los LTR (long terminal repeats) tienen una estructura genómica similar a la de los retrovirus. Cerca de un 40% del genoma humano está constituido por retrotransposones (17). Muchos de estos transposones parecen estar inactivados por modificaciones epigenéticas, sin embargo, hay evidencias, tanto en plantas (18) como en animales (19) de que este silenciamiento de los transposones puede ser imperfecto o verse alterado por la mutación de algún gen, lo que conduce a una activación del retrotransposón, lo que puede interferir en la transcripción de otros genes y dar origen a variaciones fenotípicas, incluso entre organismos genéticamente idénticos, que pueden ser heredables por vía no mendeliana (19). Estas modificaciones inducidas por los cambios epigenéticos y por la activación de los retrotransposones, recuerdan más a la denostada herencia de caracteres adquiridos de Lamarck, que a la típica herencia mendeliana.

Parece claro que estamos aún muy lejos de comprender la extraordinaria complejidad del genoma y de las interacciones que en él se producen, y más lejos aún de comprender las infinitas interacciones moleculares que determinan los patrones de organización de los seres vivos, pero resulta cada vez más evidente la necesidad de hacer una profunda revisión de las ideas evolutivas.

Bacterias y evolución

El papel de las bacterias en el proceso evolutivo de la vida es uno de los aspectos que requieren una revisión en profundidad dentro de las teorías evolutivas. El mundo bacteriano ha sido el gran desconocido en los

estudios evolutivos. Cuando se leen libros sobre evolución parece como si las bacterias nunca hubiesen existido y la evolución se hubiese iniciado en la famosa explosión del Cámbrico en la que aparecen representados en el registro fósil todos los filum del reino animal. Las únicas referencias al mundo bacteriano son para decir que surgieron hace 3500 millones de años, o incluso para decir que durante 3000 millones de años no se produjeron grandes cambios evolutivos sobre la tierra, ya que las bacterias no han cambiado mucho desde entonces. Esta falta de atención y de interés en la evolución bacteriana es fruto de una visión reduccionista de la evolución, según la cual lo único interesante desde el punto de vista evolutivo son los cambios genéticos y morfológicos de las distintas especies de plantas y animales. Pero, como dijimos anteriormente, lo que evoluciona es el conjunto de la vida y el entorno que la sustenta, y la evolución de la vida –incluidos plantas y animales– y de su entorno no pueden comprenderse al margen de los acontecimientos que ocurrieron en el Precámbrico, tanto en el periodo Arcaico como en el Proterozoico, pues a lo largo de 3000 millones de años –las 5/6 partes de la historia de la vida sobre la tierra–, la larga y lenta evolución bacteriana cambió radicalmente las condiciones de la tierra, propiciando así la posterior aparición de las formas de vida más complejas.

La radiación evolutiva de las bacterias dio origen a todas las formas de nutrición que hoy existen y a la maquinaria metabólica de las células. El desarrollo de todas las formas de nutrición tuvo como consecuencia un hecho trascendental: se cerraron los ciclos biogeoquímicos del planeta, lo que permitió a la vida independizarse de la síntesis abiótica de materia orgánica y hacerse autosuficiente. La actividad secuencial y acompañada de los organismos fotosintéticos, heterótrofos, saprófitos y quimiosintéticos permitió y permite que la materia se recicle y pueda utilizarse de forma indefinida.

Otra consecuencia formidable de los cambios metabólicos bacterianos, fue el ya comentado cambio en la composición de la atmósfera –la «revolución del oxígeno»– que no sólo posibilitó la aparición de los complejos organismos aerobios, gracias a la posibilidad de disponer de eficientes mecanismos de obtención de energía, sino que además dio origen a la formación de la ozonósfera, la cual, al detener la mayor parte de la radiación ultravioleta, posibilitó la salida de la vida a tierra firme y su desarrollo en el ambiente terrestre. Si hoy estamos aquí, respirando oxígeno y caminando por tierra firme, se lo debemos al hecho de que hace miles de millones de años un pequeño grupo de bacterias modificó ligeramente su aparato fotosintético y empezó a utilizar el hidrógeno del agua como donador de electrones fotosintéticos.

Pero no sólo el aire que respiramos se lo debemos a las bacterias, sino que también el orgánulo celular que nos permite utilizar el oxígeno del aire para obtener energía del alimento que ingerimos –la mitocondria–, es fruto de la evolución bacteriana y del proceso de simbiosis que condujo a la formación de la célula eucariota.

A la vista de todo esto, decir que no hubo cambios significativos en el proceso evolutivo durante los primeros 3000 millones de años de vida en el planeta, porque los organismos procariotas no han cambiado mucho desde entonces, sólo puede ser reflejo de una visión deformada y simplista de la evolución.

Evolución bacteriana

Algunas evidencias geológicas en la formación de Isua en Groenlandia sugieren la existencia de vida hace 3800 millones de años (20). Los microfósiles bacterianos más antiguos se han encontrado en la región de Pilbara en Australia (21) y en la región de Barbenton Mountain Land en Suráfrica (22) y están datados en 3500 millones de años, en el inicio del periodo Arcaico del Precámbrico (3960 –2500 millones de años). También se han encontrado en las mismas zonas estromatolitos fósiles (formaciones órgano-sedimentarias laminadas formadas por la precipitación de sedimentos como resultado de la actividad bacteriana) (23). Así mismo, hay evidencias isotópicas de la presencia de bacterias reductoras de sulfato en ese mismo periodo (24).

La presencia de estromatolitos y de microfósiles bacterianos es mucho más abundante en las formaciones datadas en el Proterozoico (2500-540 millones de años). Fósiles de este periodo se han encontrado en distintas partes del mundo (25,26). Los detallados estudios morfométricos de estos fósiles han puesto de manifiesto su estrecha semejanza con especies actuales de cianobacterias unicelulares y filamentosas (25,27). La semejanza morfológica entre las cianobacterias actuales y las fósiles no implica necesariamente que estas últimas desarrollaran una fotosíntesis oxigénica similar a la de las cianobacterias actuales. Sin embargo, hay abundantes evidencias geológicas que indican la presencia de oxígeno en las aguas someras del Precámbrico, en cantidades superiores a las que podrían explicarse en base a la disociación de la molécula de agua por la radiación ultravioleta y que, por tanto, deben tener un origen biológico (23).

Así pues, todas las evidencias indican la presencia de bacterias fototróficas, incluidas cianobacterias, hace 3500 millones de años y además

indican, al menos en el caso de las cianobacterias, que esas bacterias primitivas eran tremendamente parecidas a las actuales en morfología y metabolismo. Todo ello nos indica un «tempo» y un modo evolutivo muy diferente a los característicos de los organismos complejos del Fanerozoico (25).

La evolución durante el Fanerozoico se caracteriza por unas «reglas de juego evolutivo» basadas en la especiación la especialización y la extinción (28). Es decir, una evolución caracterizada por una relativamente rápida capacidad de cambio, que afecta a la morfología de órganos y estructuras, y que permite la especialización de los organismos para la explotación de nichos ecológicos particulares. Como resultado de esa especialización ecológica, la evolución del Fanerozoico estuvo puntuada por sucesivos episodios de extinción, seguidos cada uno de ellos por la radiación adaptativa de los linajes supervivientes. Por el contrario, las «reglas del juego evolutivo» durante el Precámbrico se basan en la especiación, la generalización y la larga supervivencia (25). Es decir, la evolución en el Precámbrico presenta una rápida diversificación inicial, basada más en cambios bioquímicos que morfológicos, seguida de un larguísimo periodo de estasis evolutivo de miles de millones de años sin cambios aparentes. Esa capacidad de sobrevivir a las grandes extinciones masivas es fruto de una estrategia generalista, de baja especialización y gran versatilidad ecológica. Como se ve, las reglas del juego evolutivo de las bacterias no encajan excesivamente bien en el esquema de cambio gradual y selección natural propuesto por el neodarwinismo.

Transferencia lateral de genes

Cuando una célula o un organismo se reproduce, transmite a su descendencia la información genética necesaria para su desarrollo. La transferencia de genes de padres a hijos es una transferencia vertical y es la única que se ha tomado en consideración hasta ahora en los esquemas evolutivos neodarwinistas. En los casos de reproducción sexual, la transferencia vertical de genes va acompañada de recombinación génica a través de los procesos de meiosis y de fusión de los gametos, en el que se mezclan los genomas paterno y materno. En el caso de reproducción asexual, la transferencia vertical de genes no va acompañada de recombinación génica.

Sin embargo, en las bacterias se conocen desde hace tiempo fenómenos de parasexualidad, mediante los cuales un organismo adquiere información genética de otro organismo, en un proceso independiente de la

reproducción (Fig. 2). Como consecuencia de estos procesos el organismo receptor adquiere nuevos genes que podrá transmitir posteriormente a su descendencia. Estos procesos de parasexualidad suponen una transferencia lateral u horizontal de genes, ya que no se transmiten de una generación a otra, sino dentro de una misma generación. Se conocen tres mecanismos básicos de transferencia lateral de genes: la *transformación*, mediante la cual una bacteria capta ADN que se encuentra libre en el entorno que rodea a la bacteria; la *transducción*, mediante la cual una bacteria adquiere ADN exógeno a través de un vector vírico, que previamente ha infectado a otras células e incorporado parte de su ADN; y la *conjugación* mediante la cual una bacteria entra en contacto con otra, mediante un pelo o «fimbriae», e incorpora parte del ADN de la misma a través de la transferencia de un plásmido. Algunos de los fragmentos de ADN, adquiridos a través de estos procesos de transferencia lateral de genes, se recombinan con los genes propios de la bacteria receptora, mientras que otros son transferidos de nuevo a otras células

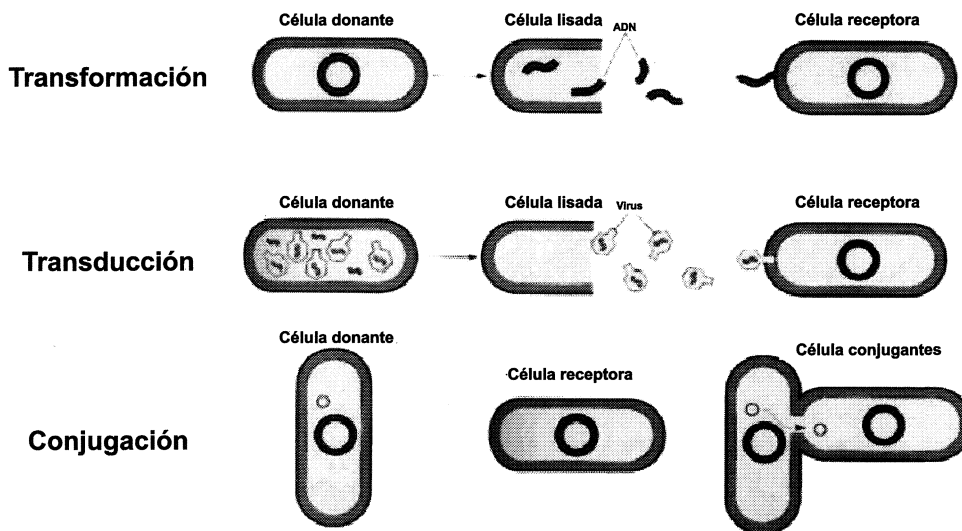


FIGURA 2. Fenómenos de parasexualidad bacterianos

Mediante estos procesos de transferencia horizontal de genes, cualquier bacteria puede adquirir genes procedentes de otras bacterias, que le permiten desarrollar actividades para las que su propio ADN no lleva información. De esta forma, el mundo bacteriano es mucho más flexible y presenta mayor capacidad de adaptación que el mundo de los organis-

mos eucariotas, lo que, sin duda alguna, ha contribuido a su larga supervivencia sobre la Tierra.

La amplitud de la transferencia lateral de genes supone un grave problema para la taxonomía bacteriana, hasta el punto de que se ha llegado a proponer que el concepto de especie no es de aplicación en el mundo bacteriano (29). Como dicen Margulis y Sagan (8): «si todas las cepas bacterianas pueden compartir sus genes, podríamos decir, en el más estricto sentido, que en el mundo bacteriano no se dan las especies verdaderas».

La transferencia lateral de genes se produce por doquier en el mundo bacteriano. Hay evidencias filogenéticas de transferencia lateral de genes entre eubacterias y arqueobacterias (30-32). Así mismo hay evidencias de que a través de ella los primitivos eucariotas, evolucionados a partir de las arqueobacterias, adquirieron genes bacterianos que les resultaron decisivos para su metabolismo (31). Esta capacidad de intercambio de genes bacterianos de unas especies a otras hace, por tanto, muy difícil, por no decir imposible, deslindar las etapas iniciales de la evolución bacteriana y siembra dudas razonables sobre la coherencia del árbol filogenético de la vida, al menos en sus raíces (30-32).

Los tres procesos de parasexualidad o de transferencia lateral de genes se conocen desde hace tiempo, de hecho, los famosos experimentos de Griffith en los años 20 y de Avery en los años 40 sobre la transformación de neumococos han pasado a la historia de la Biología ya que gracias a ellos se demostró que el ADN es el portador de la información genética. Estos procesos están también en la base de toda la tecnología molecular y de la ingeniería genética, ya que permiten la transferencia de ADN de unos organismos a otros. Además, son también los responsables de la transmisión de la resistencia a los antibióticos, proceso bien conocido en todos los hospitales desde los años 70. Sin embargo, y hasta estos últimos años, la transferencia lateral de genes nunca había sido tomada en consideración desde el punto de vista evolutivo.

¿Qué implica desde el punto de vista evolutivo la transferencia lateral de genes?. A través de estos procesos un organismo adquiere a lo largo de su vida una información genética de otro organismo, lo que le permite expresar nuevos caracteres y transmitirlos posteriormente a su descendencia. Eso es simplemente un mecanismo de herencia de caracteres adquiridos. No tiene exactamente las connotaciones que le dio Lamarck, porque, entre otras cosas, Lamarck, al igual que Darwin, desconocía todo lo relativo a los mecanismos de la herencia. Es evidente que lo que se adquiere y se transmite no es una simple modificación fenotípica, sino una modificación genotípica con su correspondiente reflejo fenotípi-

co, pero no por ello deja de ser una herencia de caracteres adquiridos. ¿Se produce esa transferencia lateral de genes como una respuesta adaptativa a las exigencias del ambiente?. Es pronto para poder afirmarlo con certeza, pero al menos en algunos casos parece que así es. En cualquier caso, la evolución bacteriana, al igual que la tendencia a la complejidad de los sistemas disipativos de energía que se comentó anteriormente, parecen hacer necesaria una revisión no dogmática de alguna de las ideas evolutivas de Lamarck.

La pregunta que surge inmediatamente es si la transferencia lateral de genes entre bacterias y organismos eucariotas ha seguido produciéndose a lo largo del proceso evolutivo o fue un fenómeno exclusivo de las primeras etapas de la evolución. La idea general es que la adquisición de las líneas de células germinales en los organismos pluricelulares de reproducción sexual, les blindó frente a la transmisión hereditaria de los posibles genes adquiridos lateralmente (31).

Sin embargo, la publicación del primer borrador del genoma humano ha puesto una sombra de duda sobre si no existe, o ha existido una transferencia lateral de genes entre bacterias y organismos pluricelulares eucariotas. El análisis del genoma humano ha puesto de manifiesto la existencia en el mismo de 223 genes que codifican proteínas que tienen una similitud significativa con proteínas bacterianas y que no tienen similitud con proteínas de ninguno de los otros organismos pluricelulares cuyo genoma ha sido secuenciado. Al menos 113 de esos genes están ampliamente difundidos entre las bacterias, pero, entre los eucariotas, sólo parecen estar presentes en los vertebrados (17). Una posibilidad, que parece haberse visto confirmada en el caso de alguno de ellos (33,34), es que esos genes estuvieran presentes en el genoma de los primitivos procariontes y eucariotas, pero que se hubieran perdido en muchos de los linajes de los de los diferentes grupos de eucariotas. La otra posibilidad, no descartable por el momento, es que esos genes llegaran al linaje de los vertebrados por transferencia horizontal a partir de bacterias. En cualquier caso, la transferencia lateral de genes al genoma de vertebrados a partir de otros organismos ha ocurrido en múltiples ocasiones, como se deduce de la repentina llegada al ADN humano de muchos transposones de ADN con estrechas similitudes a otros organismos (17,35). Dada la capacidad de los transposones de ADN de inducir reordenamientos cromosómicos a gran escala, es posible que estuvieran implicados en los eventos de especiación (17).

De confirmarse estos datos, la trascendencia evolutiva de la transferencia lateral de genes sería enorme, pero aunque no fuera así, y el fenómeno de la transferencia lateral de genes quedara circunscrito al

mundo bacteriano, ello no sería óbice para no tenerlo en cuenta a la hora de plasmar una teoría evolutiva, ya que afecta, cuando menos, a dos de los tres Dominios de seres vivos.

Simbiosis

La simbiosis es un proceso mediante el cual dos organismos diferentes se juntan y forman una asociación estable. El primer gran salto evolutivo hacia la aparición de formas de vida más complejas se produjo hace unos 2000 millones de años y tuvo lugar a través de una simbiosis entre bacterias. Una bacteria aerobia, que utilizaba el oxígeno para extraer energía de la materia orgánica, entró en el interior de otra y entre las dos establecieron una asociación cooperativa. Con el paso del tiempo este consorcio bacteriano se hizo tan interdependiente que llegó a funcionar como un solo organismo integrado, de forma que buena parte de los genes de la bacteria invasora – la actual mitocondria– se transfirieron lateralmente al genoma de la bacteria hospedadora. De esta forma, la bacteria aerobia entregó una parte vital de si misma –sus genes– a la custodia de la célula hospedadora a cambio de suministrar la energía necesaria para el funcionamiento del nuevo organismo integrado y de metabolizar el oxígeno tóxico que las rodeaba. No sabemos como se produjo la entrada de una bacteria en el interior de otra, pero si sabemos que ello es posible porque recientemente se ha descrito la existencia de bacterias endosimbiontes que viven en el interior de otras bacterias (36). Este proceso simbiótico no fue un hecho aislado porque volvió a repetirse poco después, implicando en este caso a una bacteria fotosintética. De nuevo, la bacteria fotosintética invasora –el actual cloroplasto– cedió una parte de sus genes a la bacteria hospedadora a cambio de suministrar energía y materia orgánica al nuevo organismo integrado. Estos consorcios bacterianos descubrieron que la cooperación entre ellos era más ventajosa que la competencia, y así, organismos separados se convirtieron en uno solo, creando una totalidad que era mayor que la suma de las partes.

En sus inicios, la teoría del origen endosimbionte de mitocondrias y cloroplastos fue muy contestada, pero los datos que la confirman son cada vez más abrumadores y hoy en día prácticamente nadie duda de ello. El árbol filogenético basado en la secuenciación del ARN ribosómico confirma también que mitocondrias y cloroplastos se originaron a partir de especies endosimbiontes del Dominio Bacteria (37). Las mitocondrias tiene su origen en el grupo de las proteobacterias alfa, grupo que incluye

a otras bacterias simbiotas como *Agrobacterium* y *Rhizobium*. En cuanto a los cloroplastos, el árbol evolutivo los coloca con un antepasado común con las cianobacterias. El origen de la célula hospedadora no está, sin embargo, tan claro. Pudiera tratarse de organismos similares a los actuales protistas sin mitocondrias o, como opina Lynn Margulis (8), podría tratarse de arqueobacterias semejantes a *Thermoplasma* o *Sulfolobulus*. Sea cual sea el origen de la célula hospedadora, lo que no cabe duda es que la simbiosis que condujo a la formación de estos orgánulos fue un hecho trascendental en el proceso evolutivo de la vida.

Pero la simbiosis no es un hecho aislado que se sitúe en los orígenes de la célula eucariota, sino que aparece por doquier en la naturaleza, tal es el caso de los líquenes (algas y hongos), o de los arrecifes de coral (celentéreos y algas dinoflageladas), o de la asociación entre leguminosas y bacterias del género *Rhizobium*, o el caso de las bacterias que viven en simbiosis en el interior del aparato digestivo de muchos animales. Además, están bien documentados los casos de simbiosis secundarias, como el de distintos grupos de algas que adquirieron sus cloroplastos a través de una endosimbiosis secundaria en la cual incorporaron otra alga eucariota y la rodearon de membranas del retículo. En algunos casos, como en las criptomónadas, los cloroplastos adquiridos por endosimbiosis secundaria conservan su propio núcleo, aunque éste contiene un genoma de pequeño tamaño, posiblemente debido a una pérdida o a una transferencia de genes a lo largo del proceso evolutivo (38). Parece que la tendencia a la cooperación no es un hecho aislado en la naturaleza.

Todas estas consideraciones indican que la simbiosis ha sido y sigue siendo una importante fuerza conductora de la evolución, aunque su importancia no ha sido reconocida por el neodarwinismo. A través de este mecanismo, se complementan las capacidades metabólicas y las características vitales de los organismos que participan en ella, formando un conjunto cuyas propiedades son mayores a las de la suma de las partes. La simbiosis supone una ventaja selectiva para los organismos que se enfrentan a ambientes cambiantes. La estrecha proximidad de los participantes en la simbiosis crea oportunidades para la coevolución de los genomas y para la transferencia lateral de información genética.

La simbiosis es, por tanto, una asociación cooperativa entre dos organismos en los que ambos se benefician y de la que surge una estructura nueva, más compleja, y con propiedades emergentes que no tienen ninguno de los asociados por separado. La idea de la cooperación como fuerza evolutiva, choca frontalmente con la idea darwinista de la lucha por la vida y la competencia como motor de la evolución a través de la selección

natural, sin embargo, los hechos están ahí y nos muestran claramente la importancia de la cooperación en el proceso evolutivo.

La vida se organiza en niveles de complejidad creciente: los orgánulos en células; las células en tejidos y órganos, los órganos en organismos, los organismos en sociedades etc. Esta estructuración de la materia viva hace que cada estructura viva tenga un comportamiento dual: es un todo y una parte a la vez. Es un todo en su propio nivel de organización y es una parte del nivel de organización superior. Como «todo» tienen que competir con otros «todos» para mantener su espacio vital; como parte tiene que cooperar con las otras partes para mantener con vida al nivel de organización superior, ya que de la supervivencia de éste, depende su propia supervivencia. La vida no es sólo competencia como nos han querido hacer ver, la vida, como proceso unitario es sobre todo cooperación, un delicado equilibrio entre la cooperación de las partes y la competencia de los todos. La evolución depende en último término de ese delicado equilibrio entre los dos términos opuestos, pero complementarios.

Conclusión

En definitiva, el vertiginoso avance del conocimiento científico en los últimos cincuenta años ha dejado desfasado el concepto neodarwinista de la evolución. Las evidencias de las grandes catástrofes planetarias y del registro fósil son poco compatibles con la idea de un cambio gradual. La nueva visión del genoma como una compleja red de interacciones de genes que se regulan unos a otros, los procesos de regulación epigenética, la modularidad de los grandes complejos proteicos, la abundante presencia de transposones y retrotransposones, las diferentes pautas de lectura de un gen a través del procesamiento del ARN mensajero y la transferencia lateral de genes, son algunos de los aspectos que emergen del conocimiento del genoma y que son difícilmente compatibles con la idea de la lenta acumulación de mutaciones como motor de la variabilidad genética.

Todo ello, unido a la evidencia de que el mundo bacteriano ha seguido un «tempo y un modo» evolutivos diferente al de los organismos complejos del Fanerozoico y de que la simbiosis ha sido una de las grandes fuerzas motoras de la evolución y que, por tanto, la asociación y la cooperación constituyen una fuerza evolutiva tan importante o más que la competencia y la selección natural, ponen de manifiesto claramente la necesidad de una profunda revisión de los conceptos evolutivos. Revisión que debería plantearse desde la perspectiva holística de la teoría de sis-

temas y desde la comprensión de la Evolución como un proceso unitario que abarca al conjunto de la biosfera, en sus aspectos bióticos y abióticos.

La Biología se encuentra en un momento clave de su historia, similar al que se vivió en el mundo de la Física a principios del siglo XX, cuando se constató que la mecánica de Newton no era de aplicación al mundo del átomo y surgieron nuevos conceptos y teorías como la mecánica cuántica y la relatividad.

Ha llegado el momento de despojar a la Evolución de ideologías y de dogmatismos y dejar que las ideas evolutivas evolucionen a la luz de los nuevos descubrimientos.

Referencias

1. MONOD J. El azar y la necesidad. Ensayo sobre la filosofía natural de la biología moderna. Barral Editores. Barcelona (1971).
2. LEITH B. El legado de Darwin. Biblioteca Científica Salvat. Barcelona (1988).
3. ELDRIDGE N. y GOULD S. J. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. En: Schopf TJM (ed). Models in Paleobiology. Freeman, Cooper, Company. San Francisco (1972).
4. KAUFFMAN E. G. y HARRIES P. J. Las consecuencias de la extinción en masa. Predicciones para la supervivencia y regeneración en ecosistemas antiguos y modernos. En: Agustí J (ed). La lógica de las extinciones. Tusquets Editores. Metatemas. Barcelona (1996).
5. RAUP D. M. y SEPKSKI J. J. Periodic extinctions of families and genera. Science 231:833-836 (1986).
6. JABLONSKI D. Extinción de fondo frente a extinciones en masa. En: AGUSTÍ J. (ed). La lógica de las extinciones. Tusquets Editores. Metatemas. Barcelona (1996).
7. CAPRA F. La trama de la vida. Una nueva perspectiva de los sistemas vivos. Anagrama. Argumentos. Barcelona (1998).
8. MARGULIS L. y SAGAN D. Microcosmos. Cuatro mil años de evolución desde nuestros ancestros microbianos. Tusquets Editores. Metatemas. Barcelona (1995).
9. MATURANA H. y VARELA F. Autopoiesis and Cognition. D. Reidel. Dordrecht. (1980).
10. PRIGOGINE I. y GLANSDORFF P. Thermodynamic Theory of structure, stability and fluctuation. Wiley. New York (1971).
11. BEERLING D. J., OSBORNE C. P. y CHALONER W. G. Evolution of leaf-form in land plants linked to atmospheric CO₂ decline in the late Paleozoic era. Nature 410: 352-354 (2001).
12. LEAKEY R. y LEWIN R. La sexta extinción. El futuro de la vida y de la humanidad. Tusquets Editores. Metatemas. Barcelona (1997).
13. LOVELOCK J. Gaia: una ciencia para curar el planeta. Integral. Barcelona (1992).
14. JABLONKA E. y LAMB M. J. Epigenetic inheritance and evolution: The lamarckian dimension. 346 p. Oxford University Press. Oxford (1995).
15. CUBAS P., VINCENT C. y COEN E. An epigenetic mutation responsible for natural variation in floral symmetry. Nature 401:157-161 (1999).
16. SMIT A. F. Interspersed repeats and other mementos of transposable elements in mammalian genomes. Curr. Opin. Genet. Dev. 9:657-663 (1999).

17. Consorcio internacional para la secuenciación del genoma humano. Initial sequencing and analysis of the human genome. *Nature* 409:860-921 (2001).
18. MIURA A., YONEBAYASHI S., WATANABE K., TOYAMA T., SHIMADA H. y KAKUTANI T. Mobilization of transposons by a mutation abolishing full DNA methylation in *Arabidopsis*. *Nature* 411:212-214 (2001).
19. WHITELAW E. y MARTIN D. I. K. Retrotransposons as epigenetic mediators of phenotypic variation in mammals. *Nature Genet.* 27; 361-365 (2001).
20. ROSING M. T. ¹³C depleted carbon in >3700 Ma seafloor sedimentary rocks from West Greenland. *Science* 283: 674-676 (1999).
21. SCHOPF J. W. Microfossils of the early Archean apex chert: new evidence of the antiquity of life. *Science* 260:640-646 (1993).
22. WALSH M. M. Microfossils and possible microfossils from the early Archean Onverwacht group, Baberton Mountain Land, South Africa. *Precambrian Res.* 54:271-293 (1992).
23. AWRAMIK S. M. The oldest record of photosynthesis. *Photos. Res.* 33:75-89 (1992).
24. SHEN Y., BUICK R., y CANFIELD D. E. Isotopic evidence for microbial sulphate reduction in the early Archean era. *Nature* 410:77-81 (2001).
25. SCHOPF J. W. Disparate rates, differing fates: Tempo and mode of evolution changed from the Precambrian to the Phanerozoic. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91:6735-6742 (1994).
26. SCHOPF J. W. The fossil record: tracing the roots of the cyanobacterial lineage. En: Whitton BA y Potts M (eds) *The ecology of cyanobacteria*. pp 13-35. Kluwer Acad. Publish. (2000).
27. GOLUBIC S. y HOFMANN H. J. Comparison of Holocene and mid-Precambrian *Entophysalidaceae* (Cyanophyta) in stromatolitic mats: Cell division and degradation. *J. Paleontol.* 50:1074-1082 (1976).
28. SIMPSON G. G. *Tempo and mode in evolution*. Columbia Univ. Press. New York (1944).
29. SONEA S. y PANISSET M. *A new bacteriology*. Jones&Bartlett. Boston 139pp (1983).
30. DOOLITTLE W. F. Microbial evolution: The new synthesis. En: Bell CR, Brylinsky M, Johnson-Green P (eds). *Microbial Biosystems: New frontiers*. Atlantic Canada Soc.Microb.Ecol. Halifax. (2000).
31. DOOLITTLE W. F. Nuevo árbol de la vida. *Investigación y Ciencia* 283:26-32 (2000).
32. KOONIN E. V, ARAVIND L. y KONDRASHOV A. S. The impact of comparative genomics on our understanding of evolution. *Cell* 101:573-576 (2000).
33. STANHOPE M. J., LUPAS A., ITALIA M. J., KOREKTE K. K., VOLKER C. y BROWN J. R. Phylogenetic analyses do not support horizontal gene transfer from bacteria to vertebrates. *Nature* 411:940-944 (2001).
34. REELOFS J. y VAN HAASSTERT P. J. M. Genes lost during evolution. *Nature* 411:1013-1014 (2001).
35. Consorcio internacional para la secuenciación del genoma humano. Initial sequencing and analysis of the human genome (correction). *Nature* 412:565-566 (2001b).
36. VON DOHLEN C. D., KOHLER S., ALSOP S. Y. y McMANUS W. R. Mealbug –proteobacterial endosymbionts contain– proteobacterial symbionts. *Nature* 412:433-436 (2001).
37. WOESE C. R., KANDLER O. y WHEELIS M. L.. Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Arcaea, Bacteria, and Eucarya. *Proc.Natl.Acad.Sci. USA.* 87:4576-4579 (1990).
38. DOUGLAS y col. The highly reduced genome of an enslaved algal nucleus. *Nature* 410:1091-1096 (2001).