CINCUENTA AÑOS DE BOTÁNICA EVOLUTIVA

AYALA F.J., W. M. FITCH Y M.T. CLEGG, EDITORES.

*Variation and evolution in plants and microorganisms:
Towards a new synthesis 50 years after Stebbins.*
National Academy of Science, Washington, D.C., E.U.A.,
340 págs. ISBN 0-309-07075-9.

Generalmente se considera que la “nueva síntesis”, la visión contemporánea de la biología evolutiva, surge a partir de cuatro libros que publicó la Universidad de Columbia a partir de 1937 (Smocovitis, 1997): El de T. Dobzhansky, *Genetics and the origin of species* (1937), el de E. Mayr, *Systematics and the origin of species* (1942), el de G.G. Simpson, *Tempo and mode in evolution* (1944) y el último de la serie, que fue publicado hasta 1950, y que corresponde al libro de G.L. Stebbins, *Variation and evolution in plants*. La idea básica era que cada libro mostrara cómo se podían aplicar las ideas de la genética de poblaciones de R.A. Fisher, S. Wright y J.B.S. Haldane, publicadas en los años treinta, a las diferentes ramas de la biología, como son la genética y evolución en general (Dobzhansky), a la paleontología (Simpson), a la zoología (Mayr) y a la botánica (Stebbins). De esta forma, Stebbins aseguró su lugar en la historia, al ser considerado como una especie de fundador de la botánica evolutiva. Sin embargo, tradicionalmente se ha considerado a Stebbins

como el “más ligero de los pesos pesados”, y su papel como fundador de la botánica evolutiva ha sido cuestionado recientemente (Nuñez-Farfán y Schlichting, en prensa). Para celebrar los aniversarios de la publicación de estas obras clave dentro de la biología moderna, desde hace algunos años Francisco Ayala y Walter Fitch han organizado simposios que se han publicado en la revista *Proceedings of the National Academy of Sciences*. El año pasado (2000) se cumplieron los cincuenta años de la publicación de la obra de Stebbins, y por esa razón se organizó una nueva reunión, a la que se invitó al reconocido botánico evolutivo Michel T. Clegg para ayudar en la coordinación. Desafortunadamente, G.L. Stebbins murió el 19 de enero del 2000, unos días antes de que se celebrara dicho simposio (27 al 29 de enero del 2000).

El volumen que revisamos constituye el resultado de este significativo simposio. Los artículos fueron también publicados en el PNAS (97: 6941-7057; <http://intl.pnas.org>). El objetivo básico de esta obra es revisar avances recientes en el es-

tudio de la biología evolutiva de plantas y microorganismos. La inclusión de los microbios en el simposio es algo curioso, ya que Stebbins nunca trabajó con ellos, y este es el pecado original de libro. Esta inclusión permitió presentar a dos editores (Ayala y Fitch) sus trabajos recientes. Considero que una obra dedicada exclusivamente a los avances recientes en la botánica evolutiva hubiera constituido una obra única e indispensable. Como quedo, al ser una obra híbrida sin un objetivo muy preciso, su impacto se reduce substancialmente.

A pesar de este pecado original, la obra presenta de manera breve varios estudios recientes sobre evolución que vale la pena comentar. Los trabajos pueden dividirse en dos tipos: siete sobre microorganismos y nueve sobre plantas, más un breve comentario sobre la vida de Stebbins por P.H. Raven, quien lo conoció originalmente en una salida al campo a los 14 años. Creo que algunos de los capítulos sobre microorganismos podrían haberse trabajado mejor. Por ejemplo, no me gustó el estudio de Lynn Mar-

gulis y colaboradores. Su idea básica es que las arqueobacterias no constituyen un grupo importante, sino que son parte de las bacterias y que la vida se divide en solo dos "dominios" (Bacteria y Eucarya) no en tres como se acepta actualmente. La idea es interesante, pero la discusión se basa sólo en sus opiniones sin fundamento explícito y en análisis moleculares por otras personas (como Gupta, 1998). Luego proceden a imaginarse el origen de los eucariontes a partir de hipótesis poco fundadas y especulaciones que llaman un "testable model", pero nunca queda claro cómo pueda hacerse dicho "test". Actualmente existen herramientas analíticas para hacer estos análisis explícitos (filogenias, reconstrucción de caracteres, pruebas estadísticas de evolución molecular), y no se vale quedarse en el reino de los esquemas y especulaciones dogmáticas e infundadas. Otro artículo que podría haber sido editado con más cuidado es el de Bruce Levin y Carl Bergstrom sobre la biología evolutiva en bacterias. La revisión que hacen no es mala, pero aunque todos los datos que encuentran indican que la recombinación y la sexualidad son muy importantes en bacterias, ellos paradójicamente insisten en concluir que las bacterias son fundamentalmente clonales, como sugerían los primeros datos de genética de poblaciones de *E. coli*. Aunque desde el principio señalan que su artículo es una versión "*personal (read opinionated)*" del tema, creo que no se debe de exagerar en concluir algo que no se ajusta con los datos actuales.

En contraste, esta sección incluye un interesante trabajo de Andrés Moya y colaboradores sobre los patrones evolutivos detectados usando los métodos de la evolución experimental (ver Eguarte y Souza, 1993) en virus de ARN y las limitaciones de la genética de po-

blaciones para su análisis, especialmente por las elevadas tasas de mutación y grandes tamaños poblacionales que alcanzan estos virus, por lo que proponen retomar las ideas de las "cuasiespecies" de Eigen (1996). Creo que la sus aportaciones son buenas, pero les faltó claridad para explicar las bondades de los modelos de cuasiespecies sobre la genética de poblaciones tradicional.

Brevemente, veamos otros capítulos de esta sección. J.W. Schopf presenta una revisión sobre la historia del descubrimiento y caracterización de los primeros microorganismos fósiles verdaderos, de hace unos 3 500 millones de años. Robin Bush y colaboradores, incluyendo a Walter Fitch, presentan un estudio sobre el problema de cómo distinguir la variación que tenían las cepas originales del virus de la influenza A de las mutaciones que se han acumulado en las colecciones. Este es un punto técnico especializado pero importante para poder diseñar vacunas. Por otra parte, Larry Simpson *et al.*, analizan los complicados mecanismos de edición del ARN de las mitocondrias en tripanosomas, que son extraordinariamente curiosos y singulares, pero de interés limitado para los biólogos en general. El último capítulo de esta sección es una revisión de los avances que se han logrado en entender la filogenia y estructura genética de *Plasmodium falciparum* por S.M. Rich y Francisco Ayala. Esta especie surgió recientemente, hace entre 5 y 50 mil años, que coincide con el incremento en las poblaciones de sus hospederos, los humanos, y presenta muy bajos niveles de variación en los sitios sinónimos, pero altos en los sitios donde se cambian los aminoácidos, exactamente lo contrario de lo que propone la teoría neutra, y sugiere que la selección natural ha actuado para generar recientemente mayo-

res niveles de variación para confundir el sistema inmune de los humanos.

Veamos con un poco de más detalle los capítulos sobre evolución en plantas. La mayor parte de estos temas tratan con la interfase entre la ecología y la genética. Stebbins estaba interesado en la genética, pero las únicas herramientas disponibles en 1950 eran las técnicas fenotípicas clásicas (como el análisis mendeliano y el de la genética cuantitativa) y el estudio de cromosomas. Así, la mayor parte de los capítulos de esta sección inician diciendo que en 1950 no se sabía nada o casi nada sobre el tema. Ciertamente, los avances en la botánica evolutiva en estos 50 años han sido impresionantes, y este libro sirve como un muestrario claro. Un ejemplo de esto es el análisis molecular de Jeff Palmer y colegas sobre la evolución del genoma mitocondrial en plantas. Palmer ha trabajado varios años con este complicado genoma, el cual tiene pocos genes, unos 60, que se caracterizan por ser muy conservados (las secuencias de ADN son muy parecidas entre especies). Sin embargo, el genoma mitocondrial total puede ser tan grande como el de algunas bacterias, hasta unas 2 mil bases, e incorpora muchas copias de genes de núcleo y cloroplasto, e incluye grandes secciones que sólo se pueden considerar como ADN "basura" o "egoísta". Adicionalmente, los genes de la mitocondria cambian fácilmente de posición relativa. El capítulo, además de revisar la biología de este genoma, analiza la distribución de 25 genes mitocondriales en una colección de 281 especies de angiospermas, abarcando los principales grupos filogenéticos, donde se demuestra la pérdida de varios genes protéticos en diferentes linajes, y analiza con cuidado la pérdida del gen *cox2* en leguminosas, donde primero se copia el

gen en el núcleo, y posteriormente en ciertos linajes se pierde este gen y su expresión en la mitocondria, en otros se mantiene en ambos (mitocondria y núcleo), y en algunos otros linajes de leguminosas se pueden encontrar otras combinaciones. Luego analizan la invasión de un intrón (secuencias de ADN que se encuentran dentro en un gen, pero que no codifica para la proteína) mitocondrial en el gen de *cox1*, aparentemente originado de una contaminación de este intrón a partir de hongos. Según sus estimaciones, dicho intrón ha invadido de manera independiente unas mil veces los diferentes genomas mitocondriales de las plantas con flores. También discuten un caso fascinante de aceleración en las tasas de sustitución en este genoma. Los genes de mitocondria usualmente son lo que cambian más lento, entre unas 10 y 15 veces más despacio que los nucleares, sin embargo, en los linajes que van al geranio (*Pelargonium*) y a *Plantago*, se ha acelerado la tasa de 50 a 100 veces!

Otra excelente revisión de datos moleculares es la de Nina Fedoroff sobre los transposones (elementos móviles) en plantas. Ella fue la primera persona en realizar los análisis moleculares de estos elementos en 1983, que aunque fueron descritos desde tiempos de Stebbins por Barba McClintock en 1946 en maíz, la comunidad científica no pudo entender su significado hasta mucho después. Actualmente sabemos que son un componente dominante del genoma nuclear de las plantas, que tal vez pueden formar hasta el 80% del total del genoma. En parte esto explicaría por qué las plantas con flores tienen los genomas más extensos que existen. Este artículo inicia con una revisión de los experimentos y datos originales de McClintock y llega hasta los datos más recientes derivados del análisis del genoma

completo de *Arabidopsis thaliana* y otros datos moleculares, especialmente de maíz. Su principal interés es entender cómo se controla para que estos elementos no dejen copias suyas de manera indefinida en el genoma, ya que eso generaría que se interrumpieran los genes y funciones y que el genoma creciera de manera incontrolada y exponencial. Todo esto no sucede, ya que generalmente los transposones no están activos, y su expresión se regula generalmente por procesos de metilación. Sin embargo, siento que actualmente apenas estamos entendiendo y describiendo el fenómeno de la transposición, y vamos a necesitar más datos para realmente comenzar a comprender su dinámica y biología evolutiva.

Íntimamente relacionado al anterior, está el excelente capítulo sobre la evolución genómica del maíz por B. Gaut y sus asociados. Gracias al trabajo de innumerables genetistas clásicos y moleculares y de biólogos evolutivos, el maíz es una de las especies genéticamente mejor entendidas. Gaut *et al.* analizan por qué el maíz presenta un contenido de ADN 3.5 veces más grande que sus ancestros, en particular el linaje que conduce a *Sorghum*. Utilizando métodos de evolución molecular, Gaut y Doebley (1997) encontraron que en parte la respuesta se encuentra en un evento de "poliploidización segmental", en la cual se hibridizó uno de los linajes que conduce al maíz con el linaje de *Sorghum*. Sin embargo, esto sólo duplicaría el contenido de ADN. La otra parte del incremento en el genoma se debe a una invasión de transposones que inició hace unos 5 millones de años, y para esto revisan el fascinante ejemplo de la región de *Adh 1* descrita por San Miguel *et al.* (1998). Por último, discuten nuevos datos de su laboratorio, en los que analizan si aumenta la va-

riación a lo largo del cromosoma 1 de maíz en 25 genes de 25 colectas, pero al contrario que lo que sucede en *Drosophila* (Begun y Aquadro, 1992) no parece cambiar de manera clara (aunque esto aparentemente se debe a las complicaciones de la recombinación en el maíz, Gaut com. pers), y la falta de congruencia entre las filogenias obtenidas para diferentes genes sugieren que en maíz existe mucho flujo génico entre variedades de maíz y entre las otras especies del género (teosintles), aunando a diferentes presiones selectivas asociadas a cada gen. Tengo la impresión que estas filogenias complejas y discordantes se van a encontrar para la mayor parte de las plantas con sistemas de polinización cruzada.

Para tratar de entender finalmente los procesos microevolutivos en plantas, Mike Clegg inició un ambicioso proyecto hace más de 20 años en *Ipomoea purpurea*, estudiando tanto su biología reproductiva, y polinizadores, como su estructura genética, en particular en relación a los polimorfismos en el color de las flores de las poblaciones naturales. Así, junto con Mary Durbin, su colaboradora desde hace muchos años, presentan una impresionante revisión de estos datos y los que recientemente han obtenido sobre los genes que determinan el color de la flores y cómo la selección por parte de los polinizadores afecta la evolución de estos genes.

El capítulo de Barbara Schaal y Kenneth Olsen trata explícitamente sobre los estudios de genética de poblaciones en plantas. Para esto inician con una breve revisión de la teoría y datos clásicos de aloenzimas, y pasan a describir las virtudes del análisis de coalescencia para datos moleculares, donde no sólo se analiza la distribución de los alelos dentro y entre poblaciones, sino la genealogía de estos

alelos. Los estudios detallados usando estos métodos nos pueden hablar de tiempos de origen, ayudar a descubrir patrones y procesos filogeográficos (ver Eguiarte, 2000), y a estimar tamaños efectivos y niveles de migración. Con esta teoría revisan estudios recientes en plantas usando este tipo de datos y análisis en *Arabidopsis* y otras especies, y discuten con detalles sus estudios sobre el origen de la yuca cultivada, *Manihot esculentum*, usando la secuencia del gen nuclear *G3pdh*, e identificaron las poblaciones ancestrales silvestres como las de *M. fabellifolia* en la frontera entre Brasil y Bolivia. Indudablemente, los métodos de coalescencia son muy prometedores y poderosos, y el problema real en plantas es poder encontrar marcadores moleculares lo suficientemente variables y reproducibles (Eguiarte, 2000).

El registro fósil de la angiospermas es reanalizado por David Dilcher, dando énfasis en la nueva interpretación de éste, rompiendo con la tradición en tiempos de Stebbins, y aceptando que la mayor parte de las floras fósiles están representadas por géneros no descritos y que no se encuentran actualmente. Gracias a este cambio de actitud, y a nuevas técnicas de análisis, se ha podido avanzar en entender las floras fósiles. Así, identifica tres "nodos básicos de radiación adaptativa" en la angiospermas: 1) El surgimiento de flores grandes y llamativas (hace unos 120 millones de años), 2) La evolución de flores bilaterales (hace unos 60 millones de años), 3) La evolución de frutos dispersados por animales (también hace unos 60 millones de años). Ciertamente todas estas características indican que la coevolución con animales polinizadores y dispersores fue crítica en el éxito y diversificación de las angiospermas. Este es el marco ideal para el análisis en el siguiente

capítulo por Kent Holsinger sobre la gran diversidad de sistemas reproductivos en plantas. Este es un tema tocado por muchas revisiones previas, aunque Holsinger intenta un enfoque relativamente novedoso, al comparar de manera paralela la condiciones donde evoluciona reproducción asexual vs. sexual y autofertilización vs. polinización cruzada. La principal diferencia es que en las plantas asexuales pueden mantener de manera indefinida la heterocigosis, mientras que por endogamia se pierde rápidamente esta heterocigosis. Adicionalmente, me pareció interesante cómo discute datos a nivel secuencia de ADN obtenidos por otra persona sobre los niveles de variación genética en plantas cercanas con diferentes sistemas reproductivos (*Leavenworthia*, *Mimulus*), y cómo cambian los sistemas reproductivos dentro de filogenias conocidas, como en el caso de *Linahtus* (Godwillie, 1999).

Los dos últimos capítulos son sobre dos de los temas favoritos de Stebbins: la hibridización y la poliploidía. Así, Norm Ellstrand y Kristina Schierenbeck revisan la importancia del fenómeno de hibridización en la generación de plantas invasoras. Stebbins sugirió que las plantas híbridas podrían tener ventajas y colonizar nuevos ambientes. Los autores encuentran varias evidencias de que esto ha sucedido en algunas plantas invasoras, y documentan el caso de 28 especies de 12 familias distintas. Sin embargo, es importante mencionar que muchas especies invasoras, tal vez la mayoría, no son de origen híbrido. Dos cosas sobre las especies invasoras llaman la atención: la primera es que usualmente se necesitan docenas y aún cientos de años desde la introducción inicial hasta el inicio de la invasión de manera agresiva, sugiriendo que se necesita de este tiempo para que las plantas adapten a las nue-

vas condiciones locales. La otra es que generalmente se necesitan de varias introducciones a una zona para que la especie pueda invadir, indicando que se necesitan niveles de variación genética relativamente altos para alcanzar la adaptación a las nuevas condiciones antes de llegar a ser una buena especie invasora. La hibridización ayudaría al incrementar la variación genética de la invasora potencial. Otro hecho interesante es que la mayor parte de los casos que reportan son para plantas herbáceas perennes, en su mayoría de zonas templadas del viejo mundo, aunque esto último tal vez se podría deber más a un sesgo en la cantidad de estudios que a un patrón verdadero.

Sobre el fenómeno de la poliploidía, Stebbins consideraba inicialmente que tal vez el 30% de la especies de plantas eran de origen poliploide, aunque luego amplió al 50% sus estimados, y según otros autores podría ser hasta el 80%. Usando datos recientes de marcadores moleculares y filogenias, los esposos Soltis (Pamela y Douglas) nos muestran que efectivamente muchos grupos de plantas son híbridos ancestrales, que el número cromosómico ancestral de las eudicotiledóneas es probablemente 8, mientras que Stebbins (1950) sugería entre 6 y 8. Otros datos recientes muestran que las especies poliploides, como se podría esperar, mantienen mayores niveles de variación genética y presentan menores efectos de la depresión por endogamia, aunque en plantas con flores no necesariamente aumenta el grado autofertilización, a pesar de que algunos modelos de genética de poblaciones predicen este fenómeno. Un dato interesante es que en los grupos de plantas donde se han hecho análisis detallados, los híbridos generalmente presentan un origen polifilético (por ejemplo, en *Heuchera*, y en

Tragopogon), ya que se han originado en diferentes condiciones y lugares a partir de distintas poblaciones parentales. Los genomas de las plantas poliploides sufren de fuertes rearrreglos en la posición de los genes, y rápidamente se pueden silenciar la mayoría de las copias repetidas de los genes, ocasionando que en poco tiempo la mayor parte de los genes se expresen como en los diploides. Así, estos ciclos de poliploidización, rearrreglos cromosómicos y silenciamiento de los genes parecen haber sucedido varias veces en muchos linajes de plantas con flores, incrementando el contenido total del genoma y complicando el estudio molecular de la evolución del mismo (al haber muchas copias posibles de los genes, con técnicas moleculares, como PCR e hibridización estilo Southernblot, es muy difícil saber realmente cuáles son los diferentes loci y cuáles sus alelos).

Así, en estos nueve capítulos se revisan una muestra más o menos arbitraria de estudios evolutivos recientes en plantas, donde muestran en términos generales cómo el uso de marcadores moleculares y métodos de genética de poblaciones y evolución molecular han sido muy útiles en avanzar en el entendimiento de una serie de problemas clásicos en la botánica evolutiva que han preocupado a los biólogos desde antes de tiempos de Stebbins. Yo siento que hubiera valido la pena dedicar el libro entero a la evolución de plantas (y hacer otro aparte para la evolución de microorganismos), ya que varios de los temas importantes de la botánica evolutiva no se tocan o se tocan de pasada. Me hubiera gustado ver un análisis crítico del impacto en la biología evolutiva de la obra de Stebbins en general y de su libro de 1950 en particular. Asimismo, pudiera haber sido valioso ver artículos sobre los avances recientes de la filogenia y métodos

comparativos o sobre el estudio de los genes de incompatibilidad y del desarrollo en plantas y de las interacciones planta-animal o planta-microorganismo, como son la polinización, dispersión, la herbivoría, la fijación de nitrógeno y la patogénesis. Sin embargo, es un interesante y muy actualizado muestrario de trabajos importante que se están realizando en la botánica evolutiva. Considerando su bajo precio (unos \$16 US si se compra directamente en el sitio de la National Academy Press <http://books.nap.edu/catalog/9766.html>), la calidad de los artículos y su tamaño muy compacto, recomendaría ampliamente su lectura a todos los interesados en mantenerse actualizados en este fascinante campo de la biología evolutiva.

Referencias

- Begun D.J. y C.F. Aquadro. 1992. Levels of naturally occurring DNA polymorphisms correlate with recombination rates in *Drosophila melanogaster*. *Nature* 356: 519-520.
- Dobzhansky, T. 1937. *Genetics and the origin of species*. Columbia University Press, New York, EUA.
- Eguiarte, L. E. y V. Souza. 1993. Evolución experimental en bacterias: Diez mil generaciones del experimento de Irvine, California, en Nuñez-Farfán, J. y C. Cordero (editores). *Tópicos de Biología Evolutiva I: Diversidad y Adaptación*, Centro de Ecología, UNAM, México. Págs. 129-153.
- Eguiarte, L.E. 2000. Reseña del libro "Phylogeography: the history and formation of species", de J.C. Avise. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 66: 153-166.
- Eigen M. 1996. On the nature of virus quasispecies. *Trends in Microbiology* 4: 216-218.
- Fedoroff, N., S. Wessler, M. Shure. 1983. Isolation of the maize controlling elements *Ac* and *Ds*. *Cell* 35: 243-251.
- Gaut B.S. y J.F. Doebley. 1997. DNA sequence evidence of the segmental allotetraploid origin in maize. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 94: 6809-6814.
- Goodwillie, C. 1999. Multiple origins of self-compatibility in *Linanthus* section *Leptosiphon* (Polemoniaceae): phylogenetic evidence from internal-transcribed-spacer sequence data. *Evolution* 53: 1387-1395.
- Gupta, R.S. 1998. Life's third domain (Archaea): an established fact or an endangered paradigm? A new proposal for classification of organisms based on protein sequences and cell structure. *Theoretical Population Biology* 54: 91-104.
- Mayr, E. 1942. *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press, New York, EUA.
- Nuñez-Farfán J. y C. Schlichting, En prensa. Evolution in changing environments: *Quarterly Review of Biology*.
- McClintock B. 1946. Maize genetics. *Carnegie Institute at Washington Year Book* 45: 176-186.
- SanMiguel P., B.S. Gaut, A. Thikhonov, Y. Nakajima y J.L. Bennetzen. 1998. The paleontology of intergene retrotransposon of maize. *Nature Genetics* 20: 43-45.
- Simpson, G.G. 1944. *Tempo and mode in evolution*. Columbia University Press, New York, EUA.
- Smocovitis, V.B.. 1997. G. Ledyard Stebbins, Jr. and the evolutionary synthesis (1924-1950). *American Journal of Botany* 84: 1625-1637.
- Stebbins, G.L. 1950. *Variation and Evolution in Plants*. Columbia University Press, New York, EUA.

Luis E. Eguiarte

DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA EVOLUTIVA, INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO.

APARTADO POSTAL 70-275, C.U., 04510, MÉXICO, D.F., MÉXICO.
fruns@servidor.unam.mx