

en ambientes asépticos y el abandono de la fermentación de los alimentos como forma de conservación, ampliamente utilizada en el pasado y casi totalmente sustituida, desde la invención de la nevera, por la refrigeración y la congelación. Para tratar de contrarrestar los efectos de estas costumbres, se acude a productos conocidos como **probióticos** (suplementos dietéticos microbianos, como los *Lactobacillus* y *Bifidobacterium* que, ingeridos en cantidades adecuadas, pueden beneficiar al huésped más allá de su valor nutritivo) y **prebióticos** (ingredientes alimentarios no digeribles, como oligo- y polisacáridos de origen vegetal y glucoconjugados de la leche humana, que estimulan el crecimiento o la actividad de algunos microorganismos intestinales). Pero el aporte es, muchas veces, insuficiente y los productos son relativamente caros, por lo que sólo llegan a sectores de población con suficientes medios económicos.

3) **Alteraciones de la capacidad reproductora.** El éxito de una especie depende, en gran medida, de su capacidad de reproducción. Son muchos los factores que pueden mermar esta capacidad; en el caso del ser humano se destacarán aquí los dos siguientes. En primer lugar, la acción de múltiples sustancias tóxicas producidas por el hombre, que, de forma directa o indirecta, disminuyen la fertilidad del individuo. En general, pueden actuar sobre las gónadas, inhibiendo o alterando la espermatogénesis y la ovogénesis, o bien sobre los centros superiores que controlan la producción de hormonas gonadotropas. En segundo lugar, el tipo de vida, que obliga a los jóvenes a retrasar, cada vez más, la reproducción hasta edades en las que el sistema reproductor ya no es tan eficaz. Es verdad que estos dos factores son más propios de los países desarrollados pero, a medida que las técnicas implicadas y el sistema económico que condiciona el tipo de vida

se expanden, alcanzarán también a los demás países. Para tratar de resolver el problema, se han desarrollado técnicas de reproducción, como la inseminación artificial, la fecundación «in vitro» y la inyección intracitoplasmática de espermatozoides. Se trata de técnicas bastante eficaces, pero también presentan problemas. Por ejemplo, en la fecundación normal, una eyaculación emite entre 20 y 60 millones de espermatozoides y sólo uno llega a fecundar al ovocito. La presión selectiva es, pues, muy fuerte. En principio, en las técnicas antes citadas, esta selección no existe. Para imitarla, se ha introducido un procedimiento de laboratorio, denominado capacitación espermática, que consiste en la eliminación de los espermatozoides muertos o defectuosos mediante gradientes de densidad y centrifugación. Pero, toda manipulación de células puede dañarlas, riesgo que en estas técnicas no es bajo; por ejemplo, cualquier mínima variación de temperatura sufrida por el embrión durante su manipulación puede inducirle alteraciones perjudiciales y la inyección intracitoplasmática, en concreto, es muy agresiva para el ovocito. Además, se desconoce cómo pueden repercutir los posibles daños, a largo plazo, en la salud de los individuos gestados de esta manera. Por último, aunque la casuística es muy variada, estas técnicas se suelen utilizar para conseguir la reproducción de individuos que no la han logrado por vía natural, debido a defectos de movilidad espermática u otros, lo que implica un punto de partida relativamente débil para la capacitación espermática.

Conclusión. Es evidente que el ser humano trata de adaptar el medio a sus deseos de forma, muchas veces irracional y excesiva, con lo que está contribuyendo a su degradación, con el consiguiente perjuicio para la especie humana y para otras especies, a veces de forma irreversible.

HERENCIA DE EMERGENCIA: ¿DESAFÍO DE LAS PLANTAS A LAS LEYES DE MENDEL?

Daniel Pastor de la Rubia* y Jesús Navas-Castillo#

*Estudiante de la Licenciatura en Biología (Universidad de Málaga). #Profesor Asociado del Departamento de Biología Celular, Fisiología y Genética, Universidad de Málaga, y Científico Titular de la Estación Experimental «La Mayora», CSIC (Algarrobo-Costa, Málaga).

Un dogma básico de la genética mendeliana clásica es que los alelos de un gen se heredan de forma estable de una generación a la siguiente, dando lugar a una segregación predecible. Un trabajo del grupo de Robert Pruitt del Departamento de Botánica y Patología Vegetal de la Universidad de Purdue [Lolle y cols., *Nature* 434, 505-509 (2005)], parece desafiar este principio. Las observaciones iniciales que hacían sospechar de una herencia poco ortodoxa tuvieron lugar con los mutantes *HOTHEAD* (*hth*) de la planta *Arabidopsis thaliana*. Estos mutantes, recesivos, presentan una fusión anormal de los órganos florales. En la descendencia de plantas *hth/hth*, y por lo tanto con fenotipo mutante, aparecían individuos con

fenotipo normal con muy alta frecuencia, inexplicable por fenómenos conocidos como la mutación. Los experimentos llevados a cabo mostraron que estas plantas eran capaces de heredar una información genética ilocalizable en los genomas de los progenitores, pero sí en las generaciones anteriores, recuperando el gen que estaba presente en sus «abuelos» o «bisabuelos» en su estado silvestre.

El gen *HOTHEAD*, localizado en el cromosoma 1 de *A. thaliana*, codifica una proteína de la familia de las glucosametilcolina-oxidoreductasas, que está implicada en uno de los pasos de la biosíntesis de cera epicuticular. Los autores disponían de una colección de 11 mutantes homocigóticos para los alelos recesivos de este gen, con

diferentes mutaciones puntuales que los diferencian del silvestre. Tras obtener una serie de plantas homocigóticas para estas mutaciones (*hth/hth*), se comprobó que, al autofecundar estos mutantes, se obtenían con una elevada frecuencia (en torno al 10%) descendientes que no tenían la alteración fenotípica que presentaban sus progenitores, sino que eran fenotípicamente idénticos a algunos de sus ancestros. Dado que los progenitores eran homocigóticos, la aparición de plantas que revertían su fenotipo *HOTHEAD* al silvestre no podía explicarse mediante los principios de la genética mendeliana.

Inicialmente, los autores descartaron dos explicaciones triviales: la contaminación de las semillas obtenidas mediante autofecundación con semillas silvestres y la polinización cruzada de las plantas mutantes con polen silvestre. Algunas otras explicaciones convencionales fueron consideradas y descartadas. Una de ellas es que la inestabilidad génica pudiera deberse a la presencia de transposones o secuencias repetidas, pero, al analizar la secuencia del gen revertido, se comprobó que no existían secuencias de este tipo. También se descartó que un fenómeno de elevada tasa de mutación fuera el que revertiera el alelo mutante (*hth*) al silvestre (*HTH*), ya que debería dar lugar a numerosas mutaciones en otras posiciones del gen, silenciosas o no. Sin embargo, en la secuencia revertida existía un único cambio, la mutación puntual que convertía el alelo mutante (*hth*) en silvestre (*HTH*). Dada la eficacia y exactitud con el que el gen revierte al estado silvestre, cabía pensar en un mecanismo basado en una «plantilla» preexistente, una copia del gen silvestre heredado de los antepasados y que, en un momento dado, esté disponible para reemplazar la copia mutante. La pregunta que se planteaba era determinar cuál es la naturaleza y localización de esta posible copia. La búsqueda de estas copias del gen en forma de DNA mediante amplificación por PCR o hibridación molecular tipo Southern fue infructuosa: no parecía existir ninguna copia del gen «a la espera» en otra zona del genoma. Como en *A. thaliana* existe una familia de genes relacionados con *HOTHEAD*, los genes *HOTHEAD-LIKE* (*HTL*), se pensó que fueran fragmentos de éstos los que se utilizaran para restaurar el gen mutado. Cuando se compararon las secuencias de algunos de los mutantes *hth* con las de los genes *HTL*, se comprobó que algunos de los cambios necesarios para la restauración del gen silvestre no podían llevarse a cabo por este mecanismo.

Es de destacar que el fenómeno de recuperación del alelo silvestre con una frecuencia elevada se observaba no sólo para el gen *HOTHEAD*, sino también para todos los genes polimórficos que fueron analizados, pero únicamente en las plantas con el genotipo *hth/hth*.

Los autores proponen un novedoso mecanismo para explicar los fenómenos de reversión a los alelos silvestres en las plantas *hth/hth*. En estas plantas existiría un tipo de RNA estable, probablemente en forma de doble cadena, que podría replicarse y transmitirse a través de sucesivas generaciones. Este RNA podría, en determinadas circunstancias, ser capaz de modificar la secuencia de DNA

del genoma nuclear para restaurar la información genética existente en las generaciones anteriores. Aunque se trataría de un modo de herencia no sospechado con anterioridad, los autores consideran que se han descrito previamente todos los procesos necesarios para el modelo. Algunos de ellos podrían estar relacionados con los mecanismos que permiten la persistencia del silenciamiento genético post-transcripcional inducido por RNA de doble cadena a lo largo de generaciones.

En este trabajo también se especula sobre la función que este inusual mecanismo de herencia podría tener en el organismo silvestre. Una posibilidad es que proporcione una reserva de variación genética adicional a la contenida en los cromosomas. Si esta información pudiera integrarse de nuevo en el genoma en forma de DNA, podría permitir que las especies autógamias como *A. thaliana* eviten las consecuencias negativas de la autofecundación. Otra posibilidad, más llamativa, es que la herencia de la copias no genómicas de los genes tenga lugar tanto en las plantas silvestres como en las *hth/hth*, pero la frecuencia con la que se usan para modificar la secuencia genómica es más elevada en las plantas mutantes. Esta diferencia podría ser el resultado del estrés que la ausencia de la proteína codificada por el alelo silvestre causa en la planta. Podría imaginarse un mecanismo en el que cierta información alélica adicional se mantiene fuera del genoma, pero podría usarse en el caso de darse situaciones que pusieran en peligro el normal funcionamiento del organismo. La información extragenómica utilizada no se elegiría al azar, sino que estaría constituida por una «genoteca» de secuencias alélicas que habrían probado su correcta funcionalidad en los ancestros, permitiéndoles sobrevivir y dejar descendencia. El organismo podría ir haciendo «copias de seguridad» en forma de RNA de aquellos alelos que fueran funcionales en unas condiciones determinadas y la recuperación de estas secuencias por parte del genoma podría representar un mecanismo para sustituir un genotipo que estuviera poco adaptado a las nuevas condiciones ambientales.

Un fenómeno tan novedoso y llamativo como el descrito en el artículo de Lolle y cols. evidentemente desata de inmediato una controversia en el ámbito científico. Así, la misma revista *Nature* publicó dos comentarios que proponían mecanismos alternativos que explicarían el fenómeno observado. Uno de ellos recurre a la posibilidad de que la conversión se lleve a cabo por la intervención de pequeñas secuencias homólogas distribuidas a lo largo del genoma [Chaudhury, *Nature* 437, E1-E2 (2005)]. Otra posible alternativa es que realmente existieran en algunas células de las plantas mutantes copia del gen silvestre en forma de fragmentos de DNA heterocromatizados y silenciados, que habrían sido adquiridos por la línea germinal femenina a partir de los núcleos degenerados hermanos del óvulo. Estos fragmentos de DNA, al estar en forma de heterocromatina, serían difícilmente detectables por hibridación molecular o PCR [Ray, *Nature* 437, E2 (2005)]. Lolle y cols. contestaron a ambos comentarios reafirmando en su hipótesis [Lolle y cols., *Nature* 437,

E2 (2005)]. Una tercera explicación totalmente distinta, que no necesita invocar la existencia de fenómenos genéticos novedosos, contempla que ciertas mutaciones en el gen *HOTHEAD* puedan dar lugar a la acumulación de metabolitos secundarios que sean tóxicos y mutágenos, lo que provocaría un incremento de la tasa de mutación en todo el genoma. La selección que tiene lugar durante el proceso de polinización ocasionaría el elevado número de alelos silvestres observados [Comai y Cartwright, *Plant*

Cell 17, 2856-2858 (2005)].

Los experimentos futuros, que sin duda llevarán a cabo tanto el laboratorio de Robert Pruitt como otros, permitirán discernir cuál o cuáles de los mecanismos propuestos pueden explicar dicha herencia. Por otra parte, podrán poner de manifiesto si el tipo heterodoxo de herencia descrito es una excepción o está distribuido más o menos ampliamente en otros mutantes o especies de plantas o animales.

BREVE HISTORIA DE LA ECOLOGÍA: VICISITUDES Y PRETENSIONES DE UNA NUEVA CIENCIA (III)

José M^a Blanco Martín

Profesor titular de Ecología. Departamento de Ecología y Geología. Facultad de Ciencias. Universidad de Málaga. 29071 Málaga.

Proceso, estructura, función

El éxito de los Odum en la extracción de las propiedades sistémicas movió a algunos científicos del último cuarto de siglo hacia la mitificación del ecosistema, haciendo de su concepción —más que de su realidad— la base de elaboración de teorías. Bertalanffy propone en 1968 una teoría general de sistemas¹, en la que identifica ciertas unidades que realizan ciertos procesos. Como consecuencia de la coordinación de estas unidades y de los procesos que realizan, surgen agrupaciones funcionales que, en su conjunto, se organizan en una estructura: el propio sistema².

En el razonamiento de Bertalanffy hay una escalada en la complejidad del sistema, que incluso puede ser autosimilar, de forma que las unidades de un sistema sean sistemas en sí mismas³. En otras palabras, en cualquier sistema se puede identificar un escalafón de identidades —ya sean unidades, procesos, funciones o estructuras completas— que dan lugar a una organización jerárquica. Allen y Starr⁴ prosiguen en la sublimación de esta teoría jerárquica⁵ y contribuyen al ya alto verbalismo de esta vía del pensamiento con nuevas palabras como «holón». Un holón está formado por aquellas unidades de un nivel que interaccionan más íntimamente. No hay motivo para limitar el número de holones en un nivel; lo que sí es evidente es que las unidades de un holón interaccionan poco o nada con las de otro. Por tanto, las interacciones entre holones —como supraunidades que expresan el promedio del comportamiento de las unidades que lo forman— serán mucho más débiles que las interacciones dentro de los mismos holones. Aún así, está justificado el reunir estos holones en otros holones de mayor categoría, teniendo en cuenta la intensidad de sus interacciones⁶. La principal conclusión de este argumento mental es que los procesos se van enlenteciendo y las interacciones diluyendo conforme se escalan niveles de complejidad.

Las unidades que forman un holón pueden tener cualquier naturaleza. Si fuesen individuos, un holón sería aquel grupo de individuos más estrechamente relacionados.

De tratarse de procesos, el holón sería una unidad funcional con una capacidad de maniobra determinada. Aún se le pueden buscar más naturalezas a los holones⁷, pero estas dos son las que utilizaron O'Neill et al.⁸ para aplicar la teoría jerárquica a los sistemas vivos. Por una parte, identifican una jerarquía biótica (individuo → población → comunidad → ecosistema) y por otra, una jerarquía funcional (organismo → nivel trófico → ecosistema) que, básicamente, corresponden con las ramas biótica y termodinámica en las que tradicionalmente se reparten los ecólogos.

En mi opinión, no es ése el valor principal de la teoría jerárquica, sino la posibilidad que ofrece para identificar escalas en la organización de los ecosistemas. Cada nivel se esparce a lo largo de dos dimensiones: una espacial y otra temporal. Cada holón se mueve en ambas dimensiones con una amplitud y una frecuencia características del nivel al que pertenece (Figura 2). Es fácil deducir que sólo los sistemas en los que disminuyen frecuencia y amplitud cuando aumenta el nivel pueden ser estables⁹ y llegar a constituirse en un número respetable de niveles. Esta conclusión a la que conduce la teoría jerárquica es observada en la naturaleza: todas las estructuras espacio-

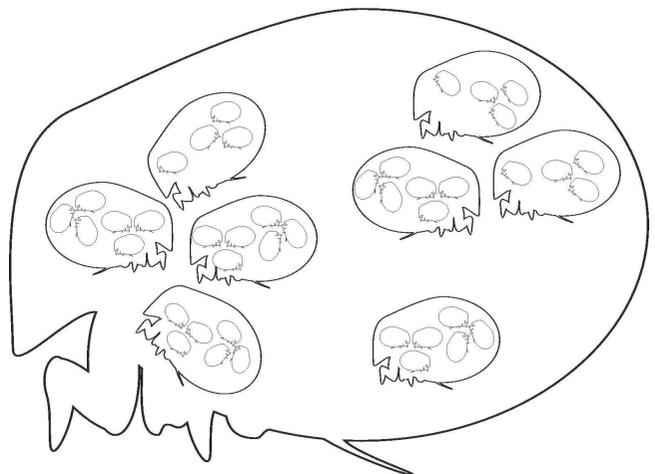


Figura 1. Una idealización de la estructura jerárquica inspirada en J. Swift.