ROBERTO ARES

La conducta de las plantas

ETOLOGÍA BOTÁNICA



VAZQUEZ MAZZINI EDITORES

AZARA
FUNDACIÓN DE HISTORIA NATURAL

La conducta de las plantas

ETOLOGÍA BOTÁNICA



ROBERTO ARES
ares.roberto@gmail.com

La conducta de las plantas

ETOLOGÍA BOTÁNICA

VAZQUEZ MAZZINI EDITORES

AZARA
FUNDACIÓN DE HISTORIA NATURAL

Fundación de Historia Natural Félix de Azara
Departamento de Ciencias Naturales y Antropológicas
CEBBAD - Instituto Superior de Investigaciones
Universidad Maimónides

Hidalgo 775 - 7° piso (1405BDB) Ciudad Autónoma de Buenos Aires - República Argentina
Teléfonos: 011-4905-1100 (int. 1228)
E-mail: secretaria@fundacionazara.org.ar
Página web: www.fundacionazara.org.ar

Ilustraciones de tapa, contratapa e interior: Iván Moricz Karl
Revisión de textos: Mónica Ávila
Diseño gráfico: Fernando Vázquez Mazzini

Las opiniones vertidas en el presente libro son exclusiva responsabilidad de su autor y no reflejan opiniones institucionales de los editores o auspiciantes.

Reservados los derechos para todos los países. Ninguna parte de esta publicación, incluido el diseño de la cubierta, puede ser reproducida, almacenada o transmitida de ninguna forma, ni por ningún medio, sea este electrónico, químico, mecánico, electro-óptico, grabación, fotocopia, CD Rom, Internet o cualquier otro, sin la previa autorización escrita por parte de la editorial.

Primera Edición: 2019

Impreso en la Argentina.
Se terminó de imprimir en el mes de Noviembre de 2019, en la Ciudad de Buenos Aires.

VAZQUEZ MAZZINI EDITORES
Tel. (54-11) 4905-1232
info@vmeditores.com.ar
www.vmeditores.com.ar

Ares, Roberto
La conducta de las plantas : etología botánica / Roberto Ares. - 1a ed. - Ciudad Autónoma de Buenos Aires : Fundación de Historia Natural Félix de Azara, 2019.
384 p. ; 23 x 16 cm.

ISBN 978-987-3781-44-5

1. Botánica. I. Título.
CDD 580

Agradecimientos

Los dibujos a lápiz que ilustran la tapa, contratapa y secciones corresponden al artista húngaro Iván Moricz Karl. Pertenecen a su colección que realizara en el paraje El Boquete en el Lago Lolog (San Martín de los Andes).

La revisión del texto de este libro estuvo a cargo de Mónica Ávila de la Fundación Azara.

Como en otras oportunidades deseo agradecer a la Fundación Azara y a Vázquez Mazzini Editores con quienes mantengo una fructífera relación por más de una década.

A mis amigos de Esteros de Iberá (www.ecoposada.com.ar) con quienes compartimos un emprendimiento de conservación y ecoturismo.

Como en todas las oportunidades que puedo dedico mis trabajos a Cora Rimoldi, mi esposa y amiga desde hace casi 50 años. También, para mis hijas Carla y Andrea que me llenan de orgullo.



Índice

Prólogo - Hoja de Ruta 11

1. La evolución de las plantas en el tiempo profundo 17
1.1. Desde la química hacia la biología 19
1.1.1. La evolución antes de la vida (4.500-3.500 Ma) 19
1.1.2. Los primeros indicios de la vida (3.500 Ma) 20
1.1.3. Las bacterias y arqueas (3.500-3.000 Ma) 23
1.1.4. El aporte de los virus (3.500 Ma) 27
1.2. La geología en auxilio de la biología 29
1.2.1. Corteza y tectónica de placas (4.500-3.500 Ma) 29
1.2.2. Recambio de rocas continentales (3.500-2.500 Ma) 32
1.2.3. El interior del planeta y la tectónica de placas 34
1.2.4. Un mutualismo global: la geología y la vida 37
1.3. Las primeras plantas unicelulares 40
1.3.1. La fotosíntesis inicial (3.500-2.000 Ma) 40
1.3.2. El oxígeno en la atmósfera (2.500-800 Ma) 42
1.3.3. Las células eucariotas (2.000-1.500 Ma) 44
1.3.4. Las células vegetales (1.500-1.000 Ma) 46
1.3.5. El reloj circadiano 49
1.4. La vida pluricelular 50
1.4.1. Primeros agrupamientos de células (1.300-800 Ma) 50
1.4.2. La glaciación global Bola de Hielo (750-600 Ma) 53
1.4.3. El período ediacarano y cámbrico (600-500 Ma) 55
1.5. Las primeras plantas en tierra 58
1.5.1. Llegan las algas, musgos y hepáticas (500-450 Ma) 58
1.5.2. Llegan las raíces y hongos (450-400 Ma) 63
1.5.3. Las plantas diseñan la geografía del planeta (400 Ma) 66
1.6. Plantas vasculares, madera y semillas 69
1.6.1. El transporte del agua (400-350 Ma) 69
1.6.2. Sobre madera, tronco y árboles 72
1.6.3. Las semillas, una cápsula del tiempo 75

1.6.4. Los bosques del Carbonífero y Pérmico (350-250 Ma) 77
1.6.5. Estudio de caso: coníferas y escarabajos 79
1.7. Plantas con flor: (1) genética y flores 81
1.7.1. La explosión de diversidad 81
1.7.2. Las innovaciones (i): las piezas básicas 83
1.7.3. Las innovaciones (ii): duplicación del genoma 86
1.7.4. Las innovaciones (iii): la belleza manipuladora 88
1.8. Plantas con flor: (2) hojas y fotosíntesis 90
1.8.1. Las innovaciones (iv): las nervaduras de las hojas 90
1.8.2. Las innovaciones (v): la forma de las hojas 92
1.8.3. Las innovaciones (vi): la fotosíntesis C4 94
1.8.4. Las innovaciones (vii): las praderas 97
1.9. Extinciones en masa y Antropoceno 101
1.9.1. Las extinciones en masa 101
1.9.2. Las extinciones masivas: Pérmico 103
1.9.3. Las extinciones masivas: Cretácico 104
1.9.4. El Antropoceno 106
1.9.5. La sexta extinción en masa 108

2. La especiación de las plantas en el tiempo real 111
2.1. La borrosidad de las especies 113
2.1.1. La difícil separación entre especies 113
2.1.2. La contabilidad de las especies 116
2.1.3. Un estatus indefinido para los híbridos 118
2.1.4. Más borrosidad 120
2.2. Evolución a escala de tiempo humana 121
2.2.1. La evolución: sobre la orientación y sus límites 121
2.2.2. La evolución: sobre la velocidad y complejidad 124
2.2.3. La genética: sobre el poder limitado de los genes 128
2.2.4. La epigenética: sobre la memoria y herencia 131
2.2.5. La evolución a escala de tiempo humana 134
2.3. Conducta: sexualidad de las plantas 138
2.3.1. El intercambio de genes 138
2.3.2. La transferencia horizontal de genes 140
2.3.3. Los atractivos de las flores para los polinizadores 143
2.3.4. Historias Naturales: lucha y cooperación entre sexos 145
2.4. Las plantas exóticas 151
2.4.1. La acusación contra las exóticas 151
2.4.2. La defensa a favor de las exóticas 156
2.4.3. Estudio de caso: plantaciones forestales 160
2.5. Evolución antropogénica 162
2.5.1. La vecindad humana 162
2.5.2. Evolución rápida: mala hierba, tolerancia y resistencia 166
2.5.3. Estudio de caso: evolución rápida en *E. coli* 170

2.5.4. La evolución dirigida en la agricultura 172
2.6. Las colecciones botánicas 175
2.6.1. Los beneficios de las colecciones 175
2.6.2. Las objeciones a las colecciones 178
2.6.3. Las colecciones globales 179

3. Las relaciones de simbiosis multinivel de las plantas 183
3.1. El lenguaje y la biblioteca química 185
3.1.1. Sobre la cantidad de interacciones bioquímicas 185
3.1.2. Ejemplos de uso de la biblioteca química 187
3.2. Conducta: la cooperación 190
3.2.1. Una visión para la simbiosis cooperativa 190
3.2.2. Las variantes de la cooperación 191
3.2.3. Los líquenes: simbiosis de hongos y fotosintetizadores 194
3.2.4. Plantas usadas como automedicación 197
3.3. Conducta: el antagonismo 199
3.3.1. Las barreras defensivas 199
3.3.2. Las barreras defensivas químicas 203
3.3.3. Historias Naturales: el manual de estrategias de defensa 208
3.3.4. Las estrategias de defensa: el mimetismo 215
3.4. Conducta: cooperar o traicionar 220
3.4.1. El dilema de la teoría de juegos 220
3.4.2. Estudio de casos: *Cuscuta* y *Orquídeas* 223
3.4.3. El antagonismo multinivel 226
3.4.4. Historias naturales: plantas, orugas, avispas 228
3.5. Conducta: las flores y el néctar 239
3.5.1. En una nube de fitohormonas... 239
3.5.2. El néctar y su cóctel químico 241
3.5.3. Los problemas para la polinización 245
3.6. Conducta: flores y polinizadores 248
3.6.1. Los polinizadores (i): insectos 248
3.6.2. Estudio de caso: las higueras y las avispas 252
3.6.3. Los polinizadores (ii): aves y mamíferos 254
3.6.4. Historias Naturales: el polinizador abejorro *Bombus* 256
3.7. Conducta: semillas y dispersores 260
3.7.1. Las semillas en la cápsula del tiempo 260
3.7.2. La disperción en el espacio y tiempo 263
3.7.3. Dispersores: los invertebrados 266
3.7.4. Dispersores: los vertebrados 268
3.8. Conducta: plantas y hormigas 271
3.8.1. Las relaciones entre plantas y hormigas 271
3.8.2. Estudio de casos 274
3.8.3. Historias Naturales: las acacias y las hormigas 276
3.9. Conducta: las plantas y el fuego 279

4. Las simbiosis de las plantas en la rizósfera 285
4.1. El ciclo de vida del suelo 287
4.1.1. El origen y clasificación de los suelos 287
4.1.2. La química de suelos y la biominería 288
4.1.3. Historias Naturales: suelos manipulados 293
4.1.4. El ciclo del carbono 294
4.1.5. La salud del suelo 296
4.2. El ecosistema del suelo 300
4.2.1. La biodiversidad de un ecosistema 300
4.2.2. Las raíces en el centro de la rizósfera 303
4.2.3. La química del suelo en la rizósfera 306
4.2.4. La megafauna: el impacto en el suelo y las plantas 307
4.3. Conducta: raíces y bacterias 309
4.3.1. Sobre la fijación del nitrógeno 309
4.3.2. Las bacterias socias y enemigas de las raíces 311
4.3.3. Cómo afecta el cambio climático a la rizósfera 316
4.4. Conducta: raíces y hongos 318
4.4.1. El confuso ambiente de los hongos 318
4.4.2. Mutualistas, digestores, benéficos y patógenos 320
4.4.3. Conducta en la rizósfera: las redes de micorrizas 325
4.4.4. Conducta en la rizósfera: menú de estrategias 326
4.4.5. Estudios de casos 329

5. Una revaluación de las plantas 333
5.1. Conducta: plantas en movimiento 335
5.1.1. Respuesta a la luz y el ciclo solar 335
5.1.2. Respuesta al tacto y sonido 339
5.1.3. Tropismos: humedad, temperatura, gravedad 341
5.1.4. Estudio del caso: las plantas carnívoras 346
5.2. Conducta: aprendizaje y memoria 351
5.2.1. Historias Naturales: aprender no es opcional 351
5.2.2. La memoria en las plantas 354
5.2.3. La toma de decisiones 357
5.2.4. El reconocimiento del parentesco 359
5.2.5. La posibilidad de inteligencia en las plantas 362
5.3. La ingeniería climática de las plantas 365
5.3.1. Las plantas y el paleoclima 365
5.3.2. Los desajustes fenológicos 369
5.3.3. Los bosques y la geoingeniería botánica 373

Bibliografía 377

Prólogo
Hoja de Ruta

(1)

Una década atrás trabajaba en un proyecto cuyo objetivo era encontrar evidencias donde las aves mostraran rasgos de transferencia cultural del conocimiento. Es decir, donde aprendieran por experiencia u observación y enseñaran en forma consciente o no. Esta "cultura de las aves" (libro "Aves, vida y conducta") se hacía evidente en el esfuerzo de enseñanza de padres a hijos, o entre miembros de una comunidad. Los resultados de aquella experiencia los puedo resumir de la siguiente forma: "ciertos miembros de ciertas especies de aves mostraron rasgos de cultura". Al decir "ciertos miembros" asumo que en una población algunos individuos son más inteligentes que otros. Sin importar la definición de inteligencia, habrá individuos que superan al promedio, sea en la forma o la velocidad de solucionar problemas. Al decir "ciertas especies" asumo que hay especies más inteligentes que otras. Pienso en un diagrama donde se representa a las especies en función de la inteligencia. Es probable que se obtenga una distribución en forma de campana de Gauss, con algunas especies extendiéndose hacia el extremo de mayor inteligencia. Los loros y cuervos se ubican en aquel lugar. En tanto, dentro de cada especie tendremos un diagrama similar que identifica a los individuos y su inteligencia. Para la "cultura de las aves" encontrar un puñado de ejemplos era suficiente ya que el objetivo era comprobar que las aves pueden tener cultura, no que todas la tienen. En las especies de vida rápida o solitarias, el aprendizaje es más improbable. La vida lenta o comunitaria ofrece más oportunidades para la transmisión cultural. En aquel proyecto las herramientas de trabajo fueron las usadas por el naturalista de campo (fotografía y vídeo) y el análisis de escritorio.

(2)

El presente trabajo también tiene un título que hay que justificar mediante una búsqueda acumulativa de evidencias. La "Conducta de las Plantas" incluye una doble provocación al asumir que las plantas tendrían conducta y en el uso del concepto de "etología botánica". La palabra etología se aplica para el estudio de la conducta de los animales, pero debería extenderse al estudio de las plantas. Es imposible obtener definiciones finales para términos como comportamiento, conducta, inteligencia, cultura. Evito caer en

la tentación de elegir definiciones a medida de lo que se quiere probar. Por eso adopto un camino de aproximación débil. Parece que el término comportamiento se refiere a cambios (fisiológicos y morfológicos) realizados en respuesta a los estímulos (ambientales, físicos y químicos.). No importaría que sean conscientes o voluntarios. En cambio, la conducta parece que apunta a una respuesta permanente, consciente y voluntaria. La cultura es un paso superior donde hay un aprendizaje (experiencia propia) que se propaga (transmisión cultural) mediante la enseñanza (voluntaria o involuntaria). Si estos conceptos simples son compartidos puedo decir que las plantas tienen comportamiento y no tienen cultura. Quedará por ver si tienen conducta, dependiendo de cómo se interpreta la consciencia y voluntad. ¿Qué tienen para decir las plantas? Las plantas nos hablan a través de sus "acciones" y las reconoceremos a lo largo del libro.

(3)

Creo que conviene evitar definiciones rigurosas para conceptos borrosos (conducta, inteligencia). Las zonas grises pueden ser beneficiosas y serán iluminadas por los estudios científicos que actúan como spots que se integran (se suman) con otros a largo plazo. El concepto de cultura se expande a ciertas aves, mientras el concepto de aprendizaje se corre, paso a paso, hacia la base del árbol de la vida (sugiero leer el ítem 5.2.1). Junto con las definiciones rigurosas conviene eludir las generalizaciones. Lo encontrado en una especie no puede ser generalizado al resto de las plantas. Pero una vez encontrado algo en una especie es posible que lo mismo sea compartido por especies relacionadas dentro del árbol filogenético. La ausencia también entrega información sobre cómo surgió o se perdió esa capacidad. Este libro se apoya en estos procesos de detección (de una funcionalidad), separación (quienes lo comparten) y acumulación. Es un camino desde abajo hacia arriba (bottom-up). Mi sugerencia es partir desde una posición de negación: las plantas no tienen comportamiento, ni conducta, ni inteligencia. Luego, paso a paso, acumular dudas sobre esta afirmación (que es tan temeraria como la opuesta) y ver hasta donde se desliza la frontera de nuestra credibilidad. Como siempre, el resultado es una decisión personal; los mismos argumentos pueden o no convencernos de algo. Cada uno decide, no se trata de la ley de gravitación de Newton, donde no hay libre albedrio.

(4)

La "conducta de las plantas" es un metaestudio (estudio de estudios), que trabaja "por acumulación" en cantidad de evidencias (por fuerza bruta), desde abajo hacia arriba (desde lo particular a la integración posterior). Para este libro se leyeron miles de artículos científicos solo de la década 2010-2019. De ellos, más de 1.000 están resumidos en su contenido principal y se identifican en el texto mediante el símbolo ///. Cuando se encuentra este símbolo lo que sigue es el resumen de un trabajo científico determinado. La escueta información presentada prioriza los datos de las especies bajo estudio (los protagonistas), la forma de investigación (las herramientas usadas) y las conclusiones obtenidas. La identificación de la planta estudiada (género y especie) encapsula las conclusiones, las limitan a esa especie, pero también las afirman. Fijan una piedra sólida donde apoyarse. No tiene valor decir "las plantas tal cosa"; sino "esta especie tal cosa", la generalización no funciona. Por ejemplo, decir "las plantas hacen fotosíntesis" es mentira, porque hay plantas que perdieron esta capacidad. Una especie que pierde una característica que identifica a las

plantas, sigue siendo una planta porque está dentro del árbol filogenético.

(5)

La superstar entre las plantas de investigación científica es *Arabidopsis thaliana*. Se la considera "la planta modelo", tal como el insecto modelo es la Mosca de la Fruta (*Drosophila melanogaster*); la bacteria modelo es Escherichia coli; y el nematodo modelo es *Caenorhabditis elegans*. Pero, estos modelos no son representativos de las plantas, insectos, bacterias o nematodos. Los organismos modelo llevan décadas en laboratorios y se sabe poco sobre su vida en los ambientes silvestres. Del mismo modo, que las *fashion model* humanas no representan al *Homo sapiens* promedio. Muchos sujetos de laboratorio nunca vivieron en la naturaleza y difieren de sus parientes silvestres por poseer rasgos que facilitaron su domesticación y adaptación al entorno de laboratorio. Con el tiempo este proceso acentuó las diferencias genéticas y epigenéticas. Si embargo, hay muy buenas razones para adoptar a Arabidopsis como planta modelo, algo que se inició en 1962. Tiene un pequeño tamaño (10-30 cm de altura) por lo que es de fácil manejo en laboratorio. Toma un corto período entre generaciones (5-6 semanas). En laboratorio no tiene estacionalidad y llega a 6 generaciones al año. Se autopolinizan y producen mucha semillas (1.000 por planta). El genoma está condensado (130 megabases) y tiene un reducido número (5) de cromosomas. Pero hay cosas que no tiene. Al ser de crecimiento rápido elude las presiones del largo plazo, por lo que favorece la vida rápida por sobre las defensas. Esto limita los rasgos a ser estudiados. Como se autofertiliza, sus flores son de poco interés para los polinizadores. Arabidopsis tiene un sistema de raíces simple propio de un estilo de vida ruderal (en hábitats alterados por los humanos como los bordes de caminos). No forma sociedades con los hongos (micorrizas) o bacterias (rizobacterias), lo cual hubiera sido de importancia agrícola. En suma, Arabidopsis permitió a la ciencia un avance sustancial en el conocimiento de la biología y etología de las plantas. Fue y será de mención permanente.

(6)

En este libro, antes de encarar el estudio de la conducta de las plantas, actualizamos el cómo funcionan (Sección 1) y el cómo cambian (Sección 2). Ambos aspectos tienen un enfoque evolutivo, donde cada característica se observa inmersa en el tiempo profundo desde el inicio de la vida. A poco de empezar la vida (3.800 Ma, millones de años atrás) aparecieron los organismos que producían fotosíntesis (ítem 1.1). La fotosíntesis oxigenó los océanos y junto con la tectónica de placas cambió la corteza del planeta para siempre (2.500 Ma, ítem 1.2). La primera célula vegetal (1.500 Ma, ítem 1.3) apareció cuando una célula eucariota con mitocondrias adquirió la capacidad de fotosintetizar (cloroplastos). Las algas verdes fueron las plantas más evolucionadas hasta hace 500 Ma cuando comenzaron a ocupar los terrenos húmedos fuera del agua (ítem 1.5). Entonces evolucionaron las plantas que aún no tenían la posibilidad de transportar agua en su interior. Hace 400 Ma se observan las plantas vasculares con conductos que transportan agua y producen semillas, con lo cual pueden despegar en altura (ítem 1.6). Son las gimnospermas. Desde hace 150 Ma se expanden las plantas con flor (ítem 1.7), las angiospermas. Hace 30 Ma evolucionó una nueva versión de fotosíntesis que resultó más eficiente, lo que dio origen a los pastos y praderas (ítem 1.8). Una historia evolutiva de 3.500 Ma hace pensar en una evolución lenta, pero es lo contrario (Sección 2).

(7)

La clasificación de las plantas en especies es una tarea borrosa y quizás innecesaria (ítem 2.1). Para seguir la velocidad de cambios en las especies en una escala de tiempo humana son imprescindibles las herramientas de la genética y epigenética (ítem 2.2). Las plantas están empezando a develar una sexualidad muy activa y es el primer aspecto reconocible de conducta (ítem 2.3). Es la selección sexual en las plantas que se manifiesta en una lucha entre sexos y dentro del mismo sexo. Hay evidencias de evolución y adaptación rápida en el laboratorio o la vida silvestre, en las plantas exóticas (ítem 2.4), en la reacción a la presencia humana o al cambio climático (ítem 2.5).

(8)

Las plantas son expertas en bioquímica. Decenas de miles de compuestos diferentes entran en juego durante la vida de una planta (ítem 3.1). Los compuestos químicos son usados durante la cooperación (ítem 3.2) y el antagonismo (ítem 3.3). Los compuestos más variados son los metabolitos secundarios (producto de la desintegración de los metabolitos primarios). Se combinan con otras herramientas para entregar un menú de estrategias usadas en la relación con el resto de los seres vivos. En las hojas, flores y raíces se encuentran los escenarios del drama donde intervienen las plantas; los polinizadores (mariposas y polillas); los herbívoros (orugas); los parásitos de los herbívoros (avispas), los hiperparásitos de las avispas parásitas, los parásitos de las plantas (áfidos) y los microbios que trabajan en todos los escenarios (bacterias, hongos, virus, nematodos) (ítem 3.4.4). En ese entorno las plantas agudizan las herramientas de las hojas, flores y frutos (ítem 3.5) para interactuar con los polinizadores (ítem 3.6) y con los dispersores de semillas (ítem 3.7). Todo un abanico de conductas que incluyen a las hormigas (ítem 3.8).

(9)

El mundo de la superficie (Sección 3) se replica bajo tierra (Sección 4). El suelo es una reserva natural muy poco conocida y con pobre preservación (ítem 4.1). Allí se desarrolla un ecosistema oculto y complejo (ítem 4.2), donde las raíces son el centro de una economía de cooperación y traición. Los socios y enemigos son las bacterias (ítem 4.3) y los hongos (ítem 4.4). Hay una cierta división del trabajo. Las bacterias aportan el nitrógeno obtenido de la atmósfera, los hongos los micronutrientes obtenidos por digestión externa y las raíces los azúcares y aminoácidos producidos por fotosíntesis. Es un ambiente de comercio regido por la desconfianza, los egoísmos y manipulaciones. Está lejos de ser un ecosistema bucólico.

(10)

A su propia velocidad, las plantas detectan, reaccionan y se mueven (ítem 5.1). Responden a la luz gracias a compuestos sensibles a varias longitudes de onda de la luz. Sienten el tacto y el sonido. Se mueven bajo influjo de la gravedad, la temperatura y humedad, la salinidad y concentración de metales. El movimiento es evidente en las plantas cazadoras (ítem 5.1.4). Pero además se sabe que aprenden y memorizan; reconocen el parentesco de los vecinos y toman decisiones (ítem 5.2).

(11)

La acumulación de argumentos habilita a pensar que algunas plantas puedan tener conducta e inteligencia. Ambos conceptos requieren una extensión desde los términos usados en la vida animal. Es posible preguntarnos si las plantas muestran solo habitua-

ción o se trata de aprendizaje. Tendrán solo sensibilización o podemos llamarlo memoria. Responden solo por tropismo o muestran alguna intención. Son solo respuestas adaptativas o podrían considerarse decisiones. Se trata de solo una programación evolutiva o quizás de inteligencia vegetal. Las plantas y animales se enfrentan a retos similares: encontrar recursos y compañeros, evitar depredadores, resistir patógenos y soportar el estrés climático. Cada uno lo resuelve a su manera. Quizás, la inteligencia sea una propiedad de la vida para sobrevivir. En términos darwinianos es la capacidad de adaptación, pero la adaptación darwiniana requiere mucho tiempo (generaciones). En cambio, la inteligencia actúa en el transcurso de la vida de un individuo. La respuesta a la pregunta inicial sobre si tienen conducta las plantas es trascendente porque determina la actitud humana frente a ellas. En cierta oportunidad (libro "Un único Planeta") argumenté a favor de asegurar el derecho a la evolución natural para todos los organismos vivos. La evolución natural es quizás la única ley biológica universal. Si se asegurara este derecho tendría un costo enorme de adaptación para las culturas humanas y quizás sería imposible de cumplir. Pienso en como asegurar el derecho a la evolución natural (sin intervención humana) del virus de la gripe, de las plagas agrícolas, de las flores en los prados. Por eso es por lo que cualquier ética frente al resto de los seres vivos tendrá objeciones. Por ejemplo, cómo puede un vegano, cargado de buenas intenciones frente a los animales, garantizar una ética hacia las plantas agrícolas.



1

La evolución de las plantas en el tiempo profundo



1.1. Desde la química hacia la biología

1.1.1. La evolución antes de la vida (4.500-3.500 Ma)

Antes del origen. El origen del universo se estima en 13.800 Ma (millones de años), cuando ocurrió el Big Bang. El de la Tierra se estima en 4.550 Ma, junto con la formación del Sistema Solar. La primera etapa del planeta se llama eón Hadeano (4.550-4.000 Ma) y se supone que fue inhóspito para la vida. Hace 4.400 Ma la Tierra chocó con un cuerpo del tamaño de Marte y de la reconfiguración se formó la Luna. Después las condiciones mejoraron y comenzó a formarse la biósfera (agua y atmósfera), aunque no podría soportar la vida. Los primeros 1.000 Ma del planeta están envueltos en una nebulosa con datos físicos y geológicos indirectos. Hay innumerables hipótesis. Los restos más antiguos tienen 4.400 Ma (Australia y Canadá) pero son solo granos del mineral zircón (silicato de zirconio, $ZrSiO_4$) incrustados en rocas más jóvenes. Las rocas más antiguas conocidas tienen 3.800 Ma (Groenlandia). En Argentina, las rocas de mayor antigüedad son del Cratón del Río de la Plata y tienen 2.200 Ma.

De la Química a la Biología. La geología es el soporte para la biología y es una de las fuerzas de la evolución. La geología es química inorgánica y desde allí surge la química orgánica y la vida. Algunos aspectos sobre la evolución química-biológica son más probables que otros.

(1) Una Selección Natural rudimentaria pudo existir en el "caldo primordial" (el compuesto donde se originaron las moléculas de la vida). La evolución de este "ecosistema" de moléculas anteriores a la vida (prebióticas) requería una forma de selección. La evolución desde moléculas simples a complejas (ácidos nucleicos y proteínas) debía seguir el camino de ensamblados sucesivos. Como las cadenas más largas requieren más reacciones químicas, deberían ser menos frecuentes. La selección debió favorecer a las reacciones más rápidas, que se volvían más abundantes y con tendencia a la complejidad. Este proceso desembocó en moléculas que permitían el ensamblaje de copias de sí mismo (la reproducción).

(2) En el umbral de la vida, los ancestros fueron consumidos y se borraron las huellas de los pasos previos. Las moléculas que podían replicarse y que resultaron vencedoras debían ser más rápidas y precisas para dominar al resto. Absorbieron todos los recursos, eliminando las secuencias prebióticas. La vida altera su entorno, le da forma. Entonces, las células primitivas debieron dejar rastros químicos que nunca habrían existido sin vida. Es la firma de la vida, son los proxys que busca la ciencia para entender qué pasó (y cuándo).

(3) El origen de la vida fue el origen de la información. Es un abismo evolutivo que pasa desde el dominio de la química (sin memoria) al de la biología. La biología debió proporcionar un código para fabricar moléculas y este código debía ser capaz de autoduplicarse. Sería un inicio experimental, con muchas formas diferentes y algunas más exitosas que otras. Todas coexistieron y seleccionaron hasta que una dominó sobre el resto. Si no se consideran ingredientes externos sorpresa, el origen de la vida desde la química hace más probable un origen

múltiple en lugar de un único evento. La vida pudo surgir en muchas formas diferentes, distribuida a nivel global y con pequeñas extinciones locales.

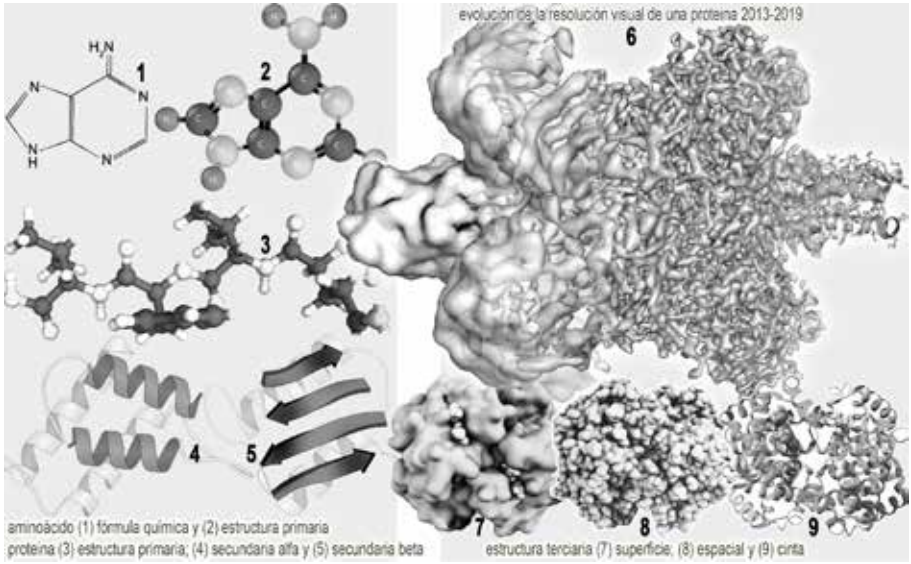
(4) Entonces, no fue una "chispa de vida" en algún lugar específico. Las partes evolucionaron a ritmos diferentes, en diferentes lugares y en simultáneo. Pudieron existir procesos útiles y exitosos que nunca llevaron a la vida establecida. Al inicio de la vida las proteínas debían ser más cortas y simples (10 a 20 aminoácidos). Un trabajo en laboratorio probó un modelo de proteína corta de 12 aminoácidos con solo 2 tipos de aminoácidos en lugar de los 20 actuales. Los metales más usados debieron ser el hierro y azufre.

El lugar del origen. Lo más probable es que la vida temprana surgiera en el agua, porque toda la vida actual depende del agua. Pero no está claro si fue en el océano o en charcos de agua dulce. Otras hipótesis dicen que la vida surgió en un ambiente sin agua y que luego se adaptó a ella; o que llegó en cuerpos desde el espacio (panspermia natural o dirigida). Todas las hipótesis tienen sus adeptos con pros y contras, pero algunas reciben más consenso. El origen oceánico tiene dos limitaciones: las moléculas esenciales se dispersarían en la inmensidad, y el agua salada inhibiría algunos de los procesos necesarios. La evidencia fósil más antigua ocurre en agua dulce, en los respiraderos hidrotermales, hoy habitado por bacterias y gusanos especialistas.

Los estanques tibios. Otro buen lugar es el formado por las lluvias en el suelo cercano a los volcanes. Son piscinas de agua dulce calentadas con energía geotérmica, donde se concentraban las moléculas esenciales. Los bordes alternaban tiempos húmedos y secos, de forma que los períodos secos ayudaban a unir las membranas y formar compartimentos cerrados. Eran "protocélulas" encerradas en una membrana, individualistas y competidoras, pero con una unidad comunal donde intercambiar innovaciones. La concentración aumentaba en los estanques y se unían a medida que el nivel de agua variaba por las precipitaciones, evaporación y drenaje. La combinación de condiciones húmedas y secas era necesaria para formar cadenas, y en condiciones favorables, las cadenas se replicaron en forma espontánea. Este concepto de "estanques tibios" pone el origen de la vida en un planeta en formación, con continentes emergentes, y sin el ozono protector para filtrar los rayos ultravioletas. El umbral de la vida puede fijarse en la generación de polímeros de ARN, los componentes esenciales de los nucleótidos.

1.1.2. Los primeros indicios de la vida (3.500 Ma)

Por favor, defina vida. Un libro de 1998 resumió 48 definiciones científicas de vida originadas en el siglo 20. Un solo ejemplo: el panel de exobiología (vida extraterrestre) de la NASA definió vida como "un sistema químico autosostenido capaz de experimentar la evolución darwinista". Una definición simple, ¿pero es cierta? La vida tiene atributos: muestra orden y estructuras internas; crecimiento y desarrollo en forma predecible; un ambiente interno estable y regulado (homeostasis); consumo de energía (metabolismo); detección y reacción a los estímulos; herencia y reproducción (información genética); y evolución (cambio en la composición genética). Pero, cada atributo tiene un



112. Los ladrillos de la vida. Son 20 los aminoácidos (1-2) usados en los seres vivos. Una cadena de aminoácidos (3) forma las proteínas con una estructura primaria. La estructura secundaria tiene tramos de cadena alfa (4-espiral) y beta (5-cinta). El esfuerzo de plegado de la proteína es realizado por las moléculas de agua que empujan y tironean. El resultado final es una estructura terciaria. La tecnología de imágenes permitió mejorar la observación de las moléculas (6), pasando del formato superficial al de pliegues (7-8-9) entre 2013 y 2019.

comentario. Los cristales están organizados y crecen. El fuego consume energía y se reproduce. Las bacterias pueden entrar en letargo sin mostrar metabolismo. Una flor recién cortada ¿no tiene vida? Hay máquinas humanas que responden a los estímulos. Los virus tienen información genética (ARN o ADN) pero no se reproducen por sí mismos. Los simbiontes no pueden reproducirse fuera de los anfitriones. En suma, definir vida es una tarea borrosa. /// Incluso la vida que estudiamos pudo ser de otra manera. Una investigación produjo una doble hélice de "ADN" con productos químicos diferentes a los que forman la vida. Esto muestra que no hay una razón química para suponer que la única vida es con el ADN conocido (adenina con timina y guanina con citosina). Parece que hay muchas maneras de construir un gen y que el resultado es fruto de un accidente de la química, ocurrió algo dentro de lo que estaba disponible.

El mundo ARN. La fase de evolución química fue anterior al "mundo del ARN" (Ácido RiboNucleico), que es anterior al "mundo del ADN" (Ácido DesoxirriboNucleico). En el hipotético mundo ARN, estas moléculas sirvieron como catalizadores químicos y almacén de información genética. El ARN y ADN están formados por nucleótidos unidos en cadena (el ADN es una cadena doble). Es una mezcla química de compuestos simples (ácido fórmico, ácido acético, nitrito de so-

dio, compuestos de nitrógeno) Se producen en condiciones físicas fluctuantes de temperatura y pH, y con ciclos de humedad y sequía. Por ejemplo, en zonas geotérmicas o volcánicas. El ARN está en todos los dominios de la vida, por lo que es una condición previa a la vida. La teoría del "mundo ARN" dice que al inicio había ácidos nucleicos (material genético), aminoácidos (proteínas) y lípidos (energía). Luego vino el "dogma ADN" cuando el "mundo ARN" encontró en el ADN una molécula genética más estable. El ADN actúa como una reserva de información, pero no es un buen catalizador de reacciones como el ARN. Desde el ADN se hace una copia (ARN-mensajero) que se usa para sintetizar las proteínas en los ribosomas. El ribosoma es un orgánulo celular, construido de ARN-ribosomal y proteínas, que trabaja como una fábrica en serie. La función de fábrica queda ilustrada en el hecho que una célula de mamífero típica puede llevar 10 millones de ribosomas. Una hipótesis dice que hay una variedad de ribosoma para cada tipo de ARN-m. Por ejemplo, los ribosomas que contienen la proteína RPS25 forman las proteínas para la vitamina B12, usada en los glóbulos rojos y nervios. Estos ribosomas son especializados y ayudarían a establecer la identidad de una célula.

¿Qué quiere el ADN? La teoría del "Gen Egoísta" (1976) dice que la evolución actúa sobre los genes y no sobre los individuos. Los genes llevan el control y son egoístas en el sentido de que quieren maximizar su reproducción. Desde este punto de vista se diría que el ADN (que contiene los genes) quiere replicarse a sí mismo. Pero, hay una interpretación diferente. La química señala que las moléculas "quieren estar en su conformación de energía más baja". Incluso un electrón en un átomo no descansa hasta estar en su "menor valencia", en la órbita atómica más baja desocupada. Así, una molécula cambiará de conformación hasta llegar a la posición de descanso. La posición de reposo del ADN es plegada y se sabe poco de cómo se desenrolla y descomprime para su replicación en ARN-m. Puede concluirse que el ADN lo que quiere es quedarse enroscado en su nudo. El ADN no quiere replicarse o traducirse; es una memoria masiva de largo plazo; no es el motor dinámico de los procesos evolutivos. En cambio, el ribosoma tiene una posición de reposo que es: "listo para traducir ARN-m en proteínas". Los ribosomas están en todos los organismos vivos y son casi idénticos. Hay 3 tipos de ARN: el ARN-mensajero (tiene la información para armar la proteína), el ARN-ribosomal (forma la estructura física del ribosoma) y el ARN-transferencia (reúne y transporta los aminoácidos para armar las proteínas). Entonces, puede ser que los ribosomas estén actuando en forma egoísta tratando de reproducirse. Para hacerlo el ARN-r debe contener la información para replicarse cuantas veces quiera y gobernar al ARN-t que lleva los materiales de producción. Sería el modelo del "ribosoma egoísta".

LUCA: el ancestro común. El "último ancestro común universal" LUCA (*Last Universal Common Ancestor*) es el primer ser vivo del cual descienden todos. Este ancestro tiene entre 3.800 y 3.500 Ma, y emergió como el ganador final en la evolución inicial. Todos los demás fueron metabolizados y consumidos por la vida. Es casi seguro que la vida surgió de un único ancestro común en lugar de varias fuentes. LUCA no es el primer organismo vivo que existió; no es el organismo actual más parecido al antepasado común; tampoco era el único organismo que existía. El concepto de LUCA se puede aplicar a otros niveles. Por ejemplo, el sistema bioeléctrico para el control de la natación de los proto-

zoos por medio de los cilios es el LUCA del sistema nervioso. Es decir, más allá de la diversidad del sistema nervioso todos conservaron las variaciones de electropotencial para ciertas funciones nerviosas superiores.

LUCA: *los features.* Algunas características son más probables que otras. LUCA era un procariota (unicelular, sin núcleo) similar a una arquea no dependiente de la luz ni de sustancias orgánicas. Estaba empaquetado dentro de una membrana que proveía de un microambiente para la construcción de proteínas complejas. Utilizaba el ADN en lugar de ARN y las proteínas estaban construidas por 21 aminoácidos. Tenía respiración anaeróbica (no había oxígeno libre, ni ozono) y dependía de químicos inorgánicos y CO_2. Es probable que viviera en un ambiente de agua líquida; pH neutro; alta salinidad, alta temperatura (era termófilo) y alta presión. Un estanque creado por el vapor volcánico y flujo hidrotermal sería un buen lugar. Utilizaba ATP (adenosín trifosfato) para transporte de energía y el balance indicaba menor concentración de sodio y mayor de potasio en el interior de la célula. Participaba del intercambio horizontal de genes en mayor medida que las actuales bacterias. Debió ser un organismo bastante avanzado, con un éxito excepcional.

LUCA: la genética. El genoma no solo es una receta para fabricar seres vivientes, también sirve de registro histórico. /// Un estudio analizó el genoma de 1.800 bacterias y 130 arqueas con unos 6 millones de genes. Se encontraron 355 genes muy antiguos que quizás estaban en LUCA. También se estimó que LUCA tendría unos 1.000 genes. Casi todas las células vivas bombean iones a través de la membrana para generar un gradiente electroquímico, y lo usan para formar la molécula de energía ATP. Pero, esta funcionalidad no estaba presente. Así que debía aprovechar un gradiente existente en forma natural entre el agua de los respiraderos y el agua de mar. Cuando evolucionó la capacidad de generar gradientes, pudo separarse de los respiraderos. El estudio genético no encontró genes involucrados en la fabricación de aminoácidos; por lo que dependía de los producidos en forma espontánea en las charcas.

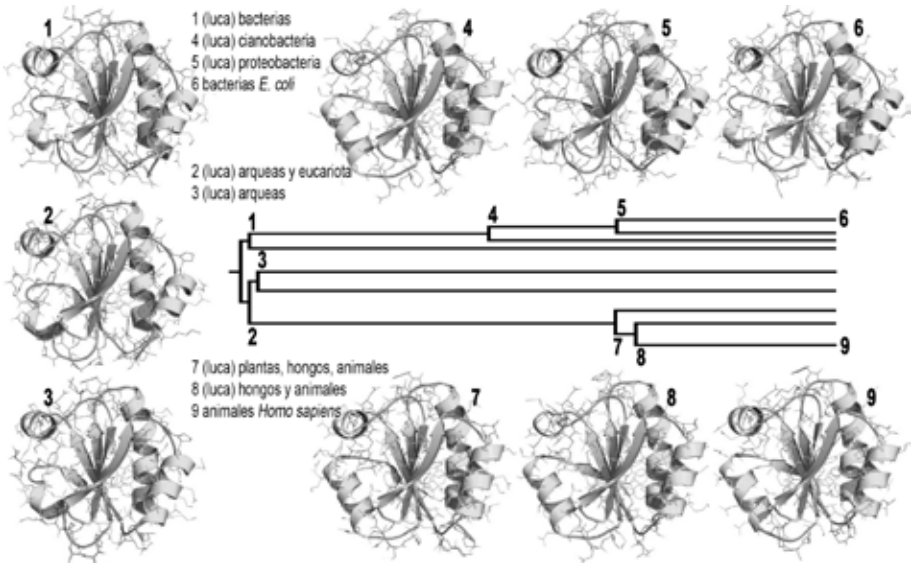
1.1.3. Las bacterias y arqueas (3.500-3.000 Ma)

La separación de *Archaea* y *Bacterya*. La hipótesis con más consenso sobre la organización de la vida es de 3 dominios: *Archaea, Bacterya* y *Eukarya*. A su vez, *Eukarya* incluye los reinos de plantas, hongos, animales, y protistas, que agrupa a todo lo que queda afuera. Es probable que en el futuro se agregue a los virus, junto a las bacterias y arqueas. Una hipótesis dice que los dos dominios procariotas (bacterias y arqueas) eran una sola línea que evolucionó desde LUCA. La membrana celular sería inestable porque tenía dos tipos de lípidos. La separación permitió tener una membrana homogénea en cada línea evolutiva. Los estudios del reloj molecular sugieren que la separación de dominios fue posterior a 3.800 Ma, aunque los fósiles moleculares disponibles son de 200 Ma. Las razones son varias: la baja biomasa para fosilización; la falta de partes duras en los fósiles moleculares y la rápida descomposición. Además, hay cierta imposibilidad de trabajar en laboratorio, solo se cultiva el 10% de las especies procariotas, ya que la amplia mayoría solo sobrevive en su ambiente nativo (p.e., en el sistema di-

gestivo, o en un respiradero profundo). Es la "materia oscura" microbiana (símil de la materia oscura del universo en astrofísica). Las condiciones de separación entre dominios no son conocidas por el momento.

El genoma microbiano. /// Un estudio del genoma colectivo de todas las formas de vida muestra una expansión entre 3.300 y 2.800 Ma. En este período se creó el 27 % de las familias de genes existentes. Por ejemplo, aparecieron la mayoría de los procesos de fotosíntesis y respiración celular. Esto permitió cerrar el circuito de recolección (fotosíntesis), almacenamiento y consumo (respiración) de energía en la biósfera. Los genomas estudiados parecen un mosaico de genes de diferentes fuentes. Incluso entre dos cepas de la misma especie, la mitad de los genes puede diferir. La causa es la transferencia lateral de genes donde parte del material genético de un microbio pasa a otro. Puede ocurrir por expulsión-absorción; por el transporte en virus; o por sexo bacteriano. La transferencia es generalizada, entre especies, phylum o reinos. Es decir, no hay un patrón simple que delimite las relaciones entre las especies microbianas. Esto dinamita el diagrama del árbol de la vida como un arbusto ramificado y ordenado. /// Una técnica de estudio es generar el metagenoma. Es decir, la secuenciación de todo el ADN disponible en un microambiente. Es como tener una mezcla de muchos rompecabezas y tratar de separar las piezas de cada uno. Un análisis de 1.500 metagenomas de diferentes ambientes (suelo, océano, aguas industriales, heces de babuino) encontró 7.280 genomas bacterianos y 623 de arqueas. Un tercio eran desconocidos. Una estimación indica que hay 1.000 millones de especies microbianas, con un 98 % aún no identificado. /// Otra técnica de estudio es seleccionar una proteína que se encuentre en todos los dominios de la vida y armar un árbol evolutivo de semejanzas. Un estudio trabajó con una proteína antioxidante (tiorredoxina), se analizó la estructura cristalina y se armó un árbol filogenético. Se encontró que todas las ramas evolutivas tienen estructuras similares, pero las secuencias de aminoácidos son muy diferentes. La estabilidad es de largo plazo, lo que respalda el modelo de evolución por "equilibrio puntuado" donde las estructuras cambian rápido y permanecen constantes durante largos períodos de tiempo (evolución por pulsos).

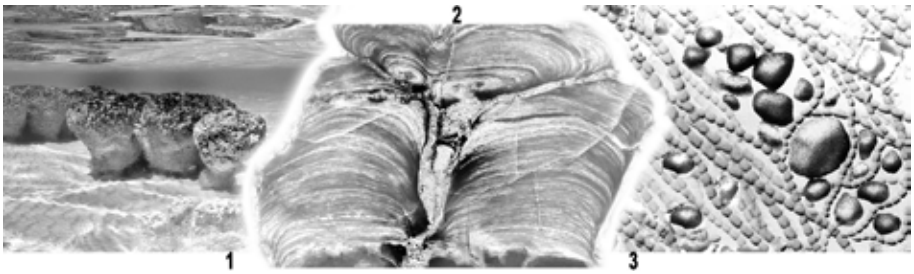
La atmósfera primitiva. Hace 3.500 Ma el planeta tenía océanos líquidos pero el sol era menos brillante y cálido que el actual. La paradoja del "sol débil temprano" dice que el sol era 25-30% más débil al inicio de la vida. Sin embargo, la atmósfera no estaba congelada. Para explicar esta ausencia de hielos se sugirió que los gases efecto invernadero estaban dominados por el metano (CH_4), mucho más potente que el CO_2. Una atmósfera de metano, nitrógeno, agua y CO_2 no puede existir sin la vida que haga un aporte permanente, ya que el metano reacciona y desaparece. El metano debería ser producido por las arqueas. En paralelo, los proxys fósiles de microorganismos muestran una variedad de vida. Algunos realizaban una forma primitiva de fotosíntesis, otros emitían metano, otros lo consumían para construir la pared celular. El oxígeno habría sido venenoso para estos organismos, así que hoy día son raros y están refugiados en lugares donde hay luz, pero no hay oxígeno. Hace 3.500 Ma había solo 1 ppm de oxígeno en la atmósfera (hoy son 210.000 ppm, 21%). El abundante hierro soluble se combinaba con el poco oxígeno y formaban óxidos. Esto dañaba el tejido biológico y hacía que las cianobacterias



113.1. El árbol de la vida. Linneo (1735) definió 2 reinos, Animalia y Vegetabilia. En 1866 se cambió el nombre de Vegetabilia por Plantae y se agregó Protista. En 1925 surge en concepto de Eucarya y en 1969 se dividió Plantae en Fungi y Plantae. En 1990 se divide Protista y aparecen Archaea y Bacteria. /// Un estudio trabajó con la proteína antioxidante Tiorredoxina para obtener el diagrama evolutivo. La estructura cristalina muestra topologías similares, pero con secuencias de aminoácidos muy diferentes. Se interpretó como una muestra de estabilidad a largo plazo, donde las estructuras cambian rápido y luego permanecen constantes. El proceso se conoce como evolución por pulsos o "equilibrio puntado".

crecieran lentamente. El agua de mar actual contiene poco hierro, pero hace 3.500 Ma era abundante y provenía de explosiones hidrotermales.

Las arqueas (antes llamadas archeobacterias o reino Monera) incluyen organismos que viven en condiciones anaeróbicas y que producen metano. Pero viven en todos los ambientes, también en los extremos (extremófilas). Las arqueas y bacterias a nivel molecular son similares a los eucariotas. Por ejemplo, replican el ADN y sintetizan proteínas con una maquinaria similar a los eucariotas y tienen un citoesqueleto similar. /// Un estudio con arqueas que procesan metano y cianobacterias que hacen fotosíntesis permitió guiar el reloj molecular de los productores de metano. Se concluyó que las arqueas estaban presentes hace 3.500 Ma, aunque la historia evolutiva es muy oscura. La causa es que intercambian ADN con organismos poco relacionados mediante transferencia lateral de genes. Las arqueas, al contrario de las bacterias, no son patógenas para plantas y animales, pero son infectadas por virus. Se estimó que están infectadas en promedio por 2 o 3 virus (patógenos o benéficos). Se conocen unas 10 familias de virus bacterianos con 6.000 especies, pero hay 17 familias de virus arqueanos. Se cree que algunos



113.2. Estromatolitos. Los arrecifes (1) fósiles (2) son las primeras evidencias de la vida. Hace 3.500 Ma eran comunidades de bacterias y arqueas que formaron fósiles en forma de capas de sedimentos (2). Los sedimentos se amalgaman desde depósitos minerales incentivados por las células (3).

linajes de virus son previos a la divergencia. Es decir, los ancestros de bacterias y arqueas podrían haber sido infectados por los ancestros de los virus modernos. Con el tiempo, las bacterias desarrollaron defensas (membrana celular compleja), pero las arqueas carecen de defensas estructurales para los virus.

El ecosistema estromatolito. La primera evidencia geológica fósil de la vida son los estromatolitos ("alfombra de piedra"). Son rocas sedimentarias de arrecifes construidos por colonias de bacterias fotosintéticas. Fueron estructuras tridimensionales de diferentes formas y tamaños, pero todas formadas de esteras (capas delgadas milimétricas). Se pueden ver formas que recuerdan a bacterias y arqueas que vivieron en aguas dulces o de mar somero. Estas comunidades eran bentónicas (de fondo), sésiles (inmóviles) y de poca profundidad (para recibir luz para la fotosíntesis). Los estromatolitos más antiguos (3.500 Ma) contienen el mineral geyserita, que solo se forma en los bordes de las piscinas terrestres de aguas termales y géiseres. Esto apunta al origen de la vida en tierra, no en el océano. En los estromatolitos los seres vivos acumulaban materiales inorgánicos; barro, arena y calcita se adherían a los filamentos pegajosos de las células. En tanto, algunas células promovían la precipitación del carbonato de calcio ($CaCO_3$) como calcita o aragonita. En todos los casos la tasa de crecimiento era muy lenta (milímetros al año).

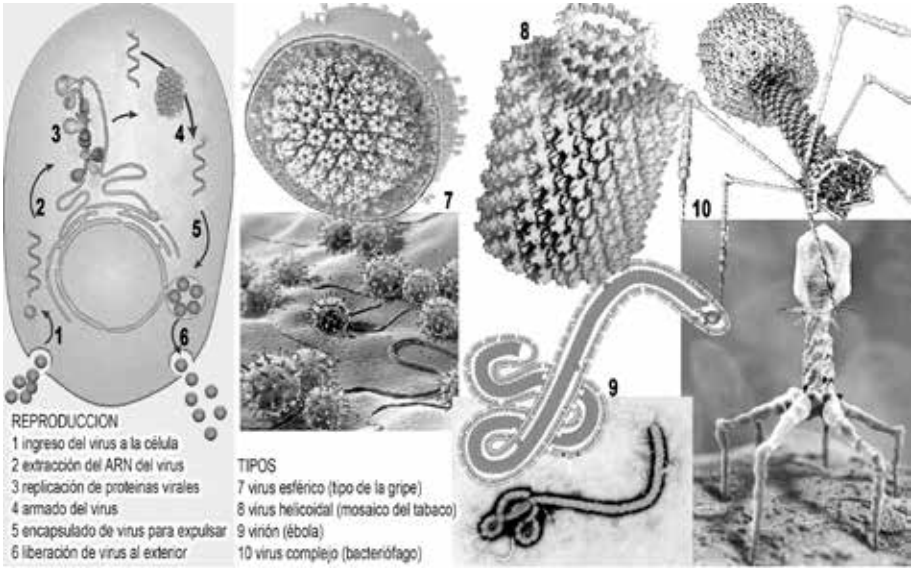
La evolución de los estromatolitos. Los constructores de arrecifes cambiaron de comunidad con el tiempo, pero llegan al presente. Las bacterias fueron dominantes entre 3.500 y 1.200 Ma; luego se agregaron las algas hasta 600 Ma y más tarde se sumaron todo tipo de animales. Por ejemplo, entre 600 y 540 Ma la comunidad de arrecife estuvo dominada por las esponjas, cianobacterias calcáreas y algas. Luego se agregaron corales, peces y bivalvos. Las comunidades variaban al ritmo de las extinciones en masa en los océanos. Los estromatolitos actuales ocurren cuando las altas tasas de sedimentación o los bajos niveles de nutrientes excluyen a las macroalgas. También en condiciones saturadas de carbonatos que favorecen la deposición microbiana.

1.1.4. El aporte de los virus (3.500 Ma)

La "vida" de los virus. Los virus se componen de 2 o 3 partes: el material genético (ARN o ADN); una cubierta proteica (cápside) y en algunos virus hay una bicapa de lípidos de protección (envoltura vírica). Esta capa permite al virus subsistir fuera de una célula e infectar a otros seres vivos. Los virus comparten características comunes entre sí: son pequeños (menos de 200 nanómetros); se pueden replicar solo dentro de una célula huésped; y ningún virus conocido contiene ribosomas. La falta de ribosomas le impide producir proteínas desde el ARN o ADN, por esto necesita una célula que lo hospede y que permita la reproducción. Esta particularidad es usada para argumentar que los virus no tienen vida. Los virus, para "tener vida", deberían poder reproducirse; mantener homeostasis; responder a estímulos; tener procesos metabólicos; y evolucionar. Los virus cumplen en parte algunas de estas propiedades, pero nunca todas a la vez. Se reproducen, pero de manera indirecta gracias a la maquinaria de una célula externa. No llevan a cabo procesos metabólicos y no pueden generar ATP. No poseen ribosomas y no pueden formar proteínas. De acuerdo con una definición estricta de la vida, son inertes. Son parásitos intracelulares obligados.

Los virus como cuarto dominio. Poco después de que surgió la vida celular, la mayoría de los virus lograron encapsular su genoma dentro de capas de proteínas protectoras. Los pliegues de estas proteínas (cápside) evolucionaron hasta superar la resistencia de las bacterias. Un sello distintivo del parasitismo es que se volvieron infecciosos. La evolución de los virus es darwiniana: se reproducen en células que evolucionan e impulsan la evolución de los virus y lo hacen en una forma muy rápida (p.e., virus de la gripe). Los virus gigantes son tan grandes como bacterias y tienen genomas de ADN más complejos que algunos organismos microbianos simples. Muchos de los genes solo existen en los virus y codifican proteínas únicas; los virus son creadores de novedades genéticas. Se definieron 4 familias de virus gigantes y se cree que las diferencias entre estas hacen que no tengan un origen en común. Estos aspectos apuntan a que los virus son seres vivientes. /// Un estudio analizó las estructuras tridimensionales de las proteínas como si fueran fósiles moleculares. Se supuso que las estructuras más frecuentes y en más grupos son las más antiguas. Se analizaron proteínas de más de 1.000 organismos (arqueas, bacterias, virus, y eucariotas). El árbol de la vida resultante tenía cuatro ramas, una de ellas eran los virus. Los virus gigantes (con ADN) aparecieron temprano en la evolución, cerca de LUCA. También hay evidencias que fueron mucho más complejos y tuvieron una dramática reducción en sus genomas. Lo que explicaría su eventual adopción de un estilo de vida parasitario.

Sobre el origen de los virus. Hay tres hipótesis clásicas sobre el origen de los virus. **(1)** Hipótesis de reducción (regresiva o degeneración). Dice que los virus pudieron haber sido células pequeñas que parasitaron a otras células más grandes (endosimbiosis). Luego degeneraron hasta quedar reducidas a unos cuantos genes cubiertos por proteínas. Pero no hay parásitos que se asemejen a ningún tipo de virus. **(2)** Hipótesis del escape (progresiva o vagancia). Dice que algunos virus fueron el resultado de una evolución de fragmentos de ADN o ARN que



114. Los virus para reproducirse (1-6) necesitan de una célula que los hospede y les facilite la maquinaria productora de proteínas (ribosomas). Esta necesidad es una de las objeciones para definir a los virus como seres vivos. Los virus están formados por estructuras proteicas repetidas y que forman distintas topologías (7-10).

lograron escapar de un organismo más grande e ingresar a otro. Esta hipótesis no logra explicar diversas estructuras de los virus. **(3)** Hipótesis del origen anterior (contemporáneo). Dice que los virus y bacterias evolucionaron en forma paralela a partir de moléculas complejas y ácidos nucleicos, en forma autorreplicantes. Pero esta hipótesis no explica que los virus necesitan la presencia de una célula huésped. Ninguna de estas tres hipótesis es aceptada por todos. Una solución salomónica sería suponer que todas pudieron ocurrir, que aparecieran varias veces y mediante múltiples mecanismos.

Sobre la evolución de los virus. Uno de los problemas para el estudio del origen y evolución de los virus es el alto índice de mutaciones. Una propuesta sugiere pensar en la biodiversidad de los virus como la virósfera. El Comité de Taxonomía de Virus ICTV indica 7 órdenes de virus usando formas y tamaños, estructura genética y medios de reproducción. A inicios del 2019 se informan de 5.000 virus, pero podría haber millones. Los hay desde aquellos que tienen un puñado de genes hasta algunos con más genes que una bacteria. /// Un estudio analizó el ARN de los virus en 186 especies de vertebrados. Además de encontrar 214 nuevos virus, se observó que coinciden las líneas filogenéticas de los virus y de los vertebrados. Los mismos tipos de familias de virus de los mamíferos están en los peces. Por ejemplo, en el celacanto (un pez viviente que lleva 400 Ma sin evolucionar) el gen

HERC5 codifica una proteína que puede bloquear el virus SIV (equivalente al HIV en los simios). Este gen está en una carrera evolutiva con el virus desde hace 400 Ma. A medida que evolucionaron los retrovirus surgieron variantes de HERC para combatir estas infecciones. /// En otro estudio se analizaron 19 familias de virus. Se encontró que había una frecuente transmisión de virus entre especies. Sin embargo, la divergencia conjunta entre hospedador y virus no era frecuente. Es decir, los virus no mantienen una relación simbiótica de fidelidad (mutualismo) con las células. No hay mutualismo y parecen seguir una carrera impulsada por la alta mutación en los virus y las respuestas inmunitarias de los anfitriones. /// Un ejemplo de fósil químico de la lucha contra los virus es el gen Drosha que codifica la enzima RNasa-III (ribonucleasas-III). Esta enzima combatió a los virus en un antecesor unicelular de animales y plantas; y se encuentra en los sistemas defensivos de todos los reinos de la vida. Un estudio encontró que RNasa tiene diferentes formas de actuar. En las bacterias se usan contra el material genético de los virus. En las plantas seccionan el ARN del virus invasor lo que impide que se propague. En tanto, los vertebrados desarrollaron un camino diferente, ya que rechazan los virus con las proteínas Interferón. Sin embargo, el gen Drosha aún existe y también actúa ante una invasión de virus del mismo modo que hace 1.000 Ma.

1.2. La geología en auxilio de la biología

1.2.1. Corteza y tectónica de placas (4.500-3.500 Ma)

El origen de la Luna. Un choque planetario hace 4.400 Ma entre un objeto (Theia) y la proto-Tierra produjo dos cuerpos, la actual Tierra y la Luna. Los objetos que chocaron eran diferentes y un poco de cada uno está en la Tierra y la Luna. Esto debería garantizar diferencias en los isótopos de los elementos químicos de ambos cuerpos. Pero no hay diferencias, a pesar de que es poco probable que los isótopos de ambos objetos fueran iguales. Una forma de solucionar el problema es que el choque fuera muy destructivo y la Tierra y Luna se formaran desde una nueva nube. La colisión habría derretido el manto de la Tierra y creado un océano de magma que se enfrió, solidificó y generó la primera corteza terrestre. Se tardaron 600 Ma en reciclar todo el material (hoy la tectónica de placas lo recicla en 100-200 Ma). El material fundido tenía un movimiento lento o estancado, como en Venus. La lentitud se debía a un manto muy caliente, lo que hacía que la subducción de la corteza fuera más lenta.

El origen del agua. Sin agua no hay vida y su proveniencia puede ser un aporte de los meteoritos. Si los meteoritos son posteriores a la formación de la Tierra debería encontrarse que el agua tendría grandes diferencias de isótopos de oxígeno. Los meteoritos con agua tienen mezclas inusuales de isótopos de oxígeno. Una solución posible es que la mayoría del agua sea anterior y solo del 5 al 30% llegara luego de que el planeta estuviera formado. Si el agua llegó del espacio interestelar, es más antigua que

el sistema solar y debió sobrevivir a la entrada. Es posible que existiera una ventana de oportunidad después de que el sol se hubiera enfriado lo suficiente, pero antes de que se formaran los planetas.

Los primeros minerales y rocas. Los metales pesados (hierro y níquel) cayeron al centro de la Tierra y formaron un núcleo. El núcleo aspiró otros elementos metálicos (platino, iridio y oro) y cuando terminó de formarse había secuestrado más del 98% de estos elementos. Las capas externas del planeta (manto y corteza), apenas tenían platino y oro. El grupo de elementos que se combinan muy fácil con el hierro (siderófilos) tienden a formar aleaciones densas. No se unen con los compuestos a base de oxígeno y silicio. Los elementos siderófilos son abundantes en el núcleo y escasos en el manto y la corteza. Se encuentran en las rocas de las minas profundas, o en volcanes recién erupcionados. El oro y el platino cuando se funden, tienden a formar aleaciones con hierro. /// El análisis de los elementos dentro de las rocas facilita la reconstrucción del período inicial. Por ejemplo, el tungsteno (W) parece ser un elemento siderófilo clave en la historia geológica. Un trozo de corteza de 3.300-3.800 Ma (Groenlandia) contiene una variedad de isótopo del tungsteno. El isótopo W-182 se formó por la desintegración radiactiva del hafnio (Hf-182) en los primeros 50 Ma de la Tierra. Los meteoritos podrían ser una fuente de estos elementos siderófilos entregando 0,5-1% de la masa total del planeta. Permanecieron salpicados en las capas superiores sin ser llevados al interior del planeta. /// El lecho de roca más antigua conocido se dató usando isótopos de tierras raras Neodimio (Nd) y Samario (Sm). Se obtuvo en Canadá y se determinó una edad entre 4.280 y 3.800 Ma. Las fechas más antiguas provienen de rocas que se interpretan como antiguos depósitos volcánicos. /// En Australia se midieron fechas más antiguas (4.360 Ma) pero para granos minerales de zircón aislados, no son rocas. El zircón (silicato de Zirconio) es el mineral más antiguo conocido. Es abundante, muy duro y resistente a la intemperie, similar a los diamantes. Son el único registro anterior a 4.000 Ma y pudieron ser datados mediante el estroncio, ofreciendo pistas sobre la cantidad de sílice que existía al momento de formarse.

La corteza terrestre. En el planeta temprano las erupciones formaban una densa corteza. La base de esta corteza se calentaba desde el manto hasta que comenzó a fundirse, generando magma. Este proceso condujo a una estratificación inestable de la corteza, porque las rocas de granito con baja densidad estaban cubiertas por el basalto de alta densidad. Debido al calor las dos capas se doblaron y podían fluir, lo que generaba la inestabilidad. Las superficies inferiores de rocas de granito querían elevarse y las superiores de basalto hundirse formando "burbujas ascendentes" (penachos) que llevan al "vuelco gravitatorio". Los granitos se elevaron y formaron una corteza flotante más estable, mientras que la mayor parte de la densa corteza de basalto se hundió en el manto. Se podría suponer que había continentes y océanos, pero los continentes no eran estables y no había placas. La estabilidad de los continentes y las placas con su dinámica (la tectónica), aparecieron en una forma no determinada. Tampoco está claro si ese proceso siempre ha sido el mismo y si los continentes duran para siempre o se reciclan. La Tierra se calienta desde el núcleo por la radioactividad. Hoy, ese calor se libera por la circulación del material del fondo oceánico en el manto. Pero, el planeta primitivo era más caliente y más radiactivo, similar a la luna Ío de Júpiter. Entonces, el

calor interno se volcaba al exterior mediante los volcanes (teoría "Tierra de Tubo de Calor"). Si bien la mayor parte de la corteza fue aplastada, fundida, levantada y erosionada, algunas regiones (los cratones) no han cambiado mucho. La corteza cratónica es muy gruesa (200 km) y se pudo formar cuando la acumulación de calor llevo a un período volcánico único. Nunca más ocurrió porque la tectónica de placas hoy día disipa el calor.

Arranca la Tectónica. El movimiento de la tectónica depende de la diferencia de densidad y temperatura de las rocas. Un manto demasiado caliente no podía soportar la tectónica de placas estable y de larga vida. La tectónica, entendida como placas rígidas y frías que interactúan, pudo ser un proceso por episodios, con múltiples arranques y paradas. Los episodios pudieron ir creciendo en duración y tamaño, hasta estructuras estables y grandes que pudieron ocurrir hace 3.000 Ma. Por ejemplo, hoy día en las cordilleras dorsales centrooceánicas las rocas están calientes y su densidad es baja, por lo que flotan. A medida que se alejan de esas crestas, se enfrían y la densidad aumenta. Cuando se vuelven más densas que el manto caliente subyacente, se hunden y son "arrastradas" al manto. En el planeta primitivo el manto era muy caliente, había mayor actividad volcánica y las placas no se hundían. El motor de la tectónica de placas no existía. Los cratones, los primeros continentes gruesos y boyantes, se formaron en un sistema inmóvil. Se extendieron y se produjeron episodios intermitentes de placas que se enfriaban y se hundían. Existe alguna evidencia que la tectónica de placas trató de ponerse en marcha en Marte como en la Tierra, pero no duró mucho tiempo.

La medición del tiempo. Un proxy que permite medir las edades es un isótopo de Neodimio (Nd-142) que se crea por la desintegración radiactiva de Samario (Sm-146). El Sm-146 tiene una vida media de 103 Ma y se desintegró casi totalmente. Solo se sabe de él por las rocas muy antiguas y muestras de la Luna y Marte. Un estudio concluyó que la corteza basáltica original sobrevivió hasta 3.000 Ma, cuando comenzó a cambiar la química de las rocas. Otro proxy es el Rubidio (Rb-87), que se desintegra en Estroncio (Sr-87). El Sr-87 tiene una vida media de 48.800 Ma, por lo que es muy estable. En tanto, el Sr-86 no es radiactivo. La relación entre estos isótopos permite medir la edad de las rocas. Siempre que la corteza terrestre se vuelve a fundir o se forma por deposición de magma, la cantidad de Rb-87 y sílice aumenta, pero la de Sr-86 no lo hace. Entonces, la relación Rb-87/Sr-86 se puede comparar con el contenido de sílice y determinar las edades y la composición de las rocas.

El caso de las minas de oro. La cadena montañosa de granito Kaapvaal, es el cratón más antiguo y la reserva de oro más importante de Sudáfrica. La acumulación de oro pudo ocurrir en una ventana de oportunidad hace 3.000 Ma, previo a que la vida produjera suficiente oxígeno como para detener el proceso. El metal se acumuló en una cuenca aurífera proveniente de la lava que se formaba en las montañas. Es el resultado del transporte de los guijarros erosionados hasta un lago poco profundo. Se cree que hace 3.000 Ma la atmósfera estaba libre del oxígeno y con gases de azufre (sulfuro de hidrógeno). El sulfuro de los volcanes disolvía el oro en ausencia de oxígeno. De haber existido oxígeno hubiera destruido los compuestos de azufre. La química básica dice que la vida orgánica anóxica reduce el oro a su forma elemental y que la fotosíntesis es incompatible con el azufre.

1.2.2. Recambio de rocas continentales (3.500-2.500 Ma)

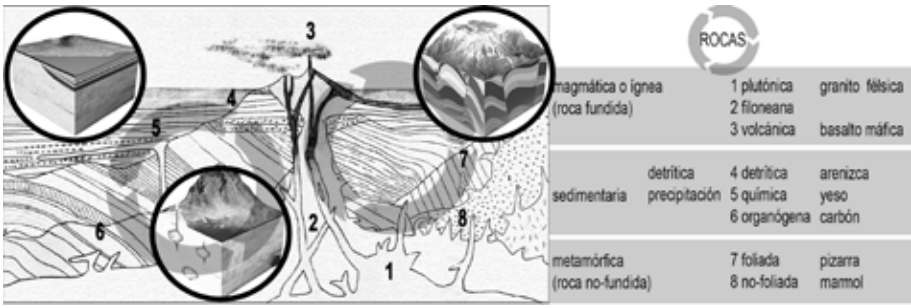
El ciclo de vida de las rocas. La evolución de los minerales en la Tierra tuvo varias etapas. La "Tierra Negra" ocurrió entre 4500-2500 Ma y fue dominada por el basalto. La cantidad de minerales naturales llegó a los 1.500. La "Tierra Roja" se produjo desde los 2.500 Ma con la gran oxidación del hierro debido a las cianobacterias. Se produjeron 2.500 minerales nuevos. Hace 700 Ma ocurrió la "Tierra Blanca" con una cobertura global de hielo. Desde hace 450 Ma se forma la "Tierra Verde" donde la vida forma más de 1.500 nuevos minerales. La actual "Tierra Cemento" es antropogénica y el aporte de nuevos minerales es continuo e incontable. Las rocas se originan, cambian (evolucionan), se mezclan y diversifican. Se pueden definir 3 grandes tipos: ígneas, sedimentarias y metamórficas.

(1) Las rocas ígneas (magmáticas) provienen del magma (roca fundida) que se enfría y solidifica cuando se aproxima a la superficie. Si el enfriamiento es lento y bajo la superficie, se forman las rocas plutónicas con cristales grandes. Son rocas intrusivas porque se abren paso en la roca existente y las calientan. Si el enfriamiento es rápido en la superficie mediante una erupción volcánica, los cristales son muy pequeños y se llama rocas volcánicas (efusivas o extrusivas). Hay cerca de 700 tipos de rocas ígneas (diorita, pórfido, gabro, basalto, granito).

(2) Las rocas sedimentarias se forman por acumulación de sedimentos provenientes de la erosión y se apilan en estratos superpuestos. Pueden aparecer con pliegues debido a los terremotos (fuerzas orogénicas). Contienen partículas de diversos tamaños, transportadas y acumuladas por el agua, hielo o viento. Con el tiempo son sometidas a procesos físicos y químicos (diagénesis) que las consolidan. Los organismos vivos contribuyen a las rocas sedimentarias con los fósiles. Se clasifican en rocas detríticas (fragmentos de rocas), organógenas (restos de seres vivos mineralizados) y químicas (sustancias disueltas). Las sedimentarias cubren el 75 % de la superficie terrestre.

(3) Las rocas metamórficas son rocas que fueron modificadas por acción de la temperatura (200-1.000°C) y la presión (más de 1.000 atmósferas), lo que produce cambios en la composición química. Una zona de metamorfosis es la que toma contacto con las rocas plutónicas. Por ejemplo, la piedra sedimentaria caliza (formada por calcita, el carbonato de calcio de las conchas marinas) se convierte en mármol. En general cuanto más pequeño es el grano de una roca, más débil resulta.

Las rocas máficas y félsicas. Las rocas se pueden dividir en máficas (de color oscuro; de alta densidad como el basalto y que forman la corteza oceánica actual) y félsicas (de color claro, baja densidad, ricas en silicio SiO_2 como el granito y abundantes en la corteza continental actual). En los continentes las rocas máficas fueron mayoría al inicio y hace 3.000-2.500 Ma se produjo una conversión lenta a mayoría de rocas félsicas. No se trata de un cambio en las rocas, sino de un recambio de rocas. Las rocas máficas más pesadas se hundieron y las félsicas flotaron. Las rocas félsicas solo se forman en presencia de agua y calor, lo que ocurre en las zonas de subducción de placas. La subducción transporta rocas y agua desde los océanos hacia el manto, donde se funden. La presen-



122. El ciclo de las rocas. Se identifican 3 grupos de rocas. El acceso a la superficie del grupo de rocas magmáticas (1-2-3) llevan luego a la meteorización y el depósito en rocas sedimentarias (4-5-6). Más tarde se generarán las rocas metamórficas como resultado de las fuerzas de compresión y temperatura (7-8).

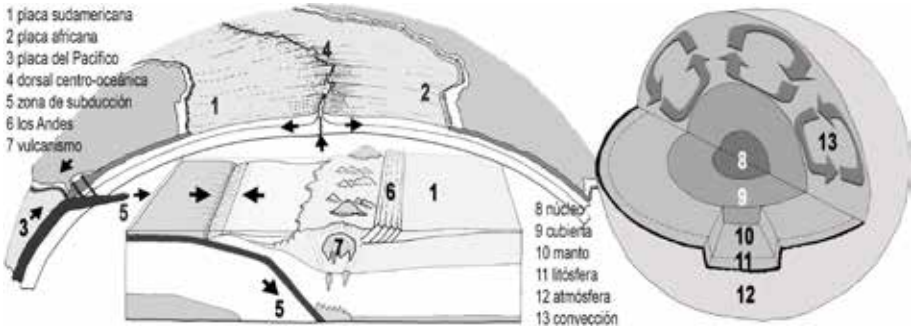
cia de rocas félsicas indica la presencia de la tectónica de placas y zonas de subducción. /// Un estudio buscó saber cuándo se inició el proceso de conversión estudiando las rocas sedimentarias con lutitas. Las lutitas se forman por la descomposición (detritus) de las rocas continentales. Contiene dióxido de silicio (SiO_2) que actúa como indicador de la existencia de continentes. Como la intemperie causa estragos en el SiO_2, un sustituto es la proporción de isótopos de titanio en la pizarra. Se concluyó que la tectónica de placas estaba surgiendo hace 3.500 Ma. El 55-60 % de la corteza continental era ya de rocas félsicas, lo que significa que las zonas de subducción estaban activas. /// Sin embargo, otro estudio indicó que hace 3.000 Ma no había rocas félsicas. La solución salomónica sería suponer que la tectónica de placas pudo iniciarse más de una vez. De esta forma hasta hace 3.000 Ma la subducción pudo ser intermitente e impulsada por impactos de cuerpos extraterrestres, lo que produjo las rocas félsicas puntuales. En el joven planeta los continentes se reciclaban (se hundían), pero hoy casi no se reciclan. Es probable que fuera necesario el reciclado de toda la corteza continental original para la formación de los continentes ricos en silicio actuales. Los continentes con rocas más livianas permitieron que se elevaran por encima del nivel del mar.

El cambio químico continental. El proceso pudo ser el siguiente. **(1)** Hace 3.000 Ma el manto del planeta tenía 1.550 °C (200 °C más que hoy) lo que generaría un material más uniforme y menos denso. El fósforo habría estado diluido en estas rocas. Cuando el planeta comenzó a enfriarse, el fósforo comenzó a concentrarse y se cristalizó en el mineral apatita (en las rocas ígneas). La erosión de la apatita descompuso la roca en fosfatos y comenzó a nutrir la vida. En paralelo hay una disminución de hierro y azufre y un aumento de oxígeno en la atmósfera. Esto se observa en los eventos de aumento de oxígeno de hace 2.400 y 800 Ma. Más fósforo significa más vida y más oxígeno. **(2)** Las rocas máficas eran ricas en olivino y en contacto con el agua consumían el oxígeno y lo bloqueaban. Entonces, el poco oxígeno que producían las cianobacterias quedaba fijado en las rocas. Cuando cambió el balance

químico de las rocas, el olivino se redujo y el oxígeno comenzó a acumularse llegando al máximo de hace 2.400 Ma. **(3)** La tectónica de placas engrosó la corteza continental. Hace 3.000 Ma tenía 20 km de profundidad y aumentó a 40 km hace 1.000 Ma. Hoy disminuyó a 30 km. Como el material era más denso que el actual, la subducción llevaba las placas al fondo del manto (2.800 km). Se formó un "cementerio" de losas sobre el núcleo de la Tierra. El enfriamiento permitió que la tectónica se mantuviera en movimiento. La primera corteza continental era más parecida a los planetas vecinos (Marte, Mercurio, Venus e incluso la Luna). El cambio a una corteza más liviana (de máfica a félsica) ocurrió cuando se agregó granito. Para formar granito (pobre en magnesio) se requería agua en la base de la corteza. El aporte de agua se produjo por la subducción de placas junto al agua de los océanos. El aporte de granito fue en forma paulatina. Hace 3.000 Ma se tenía 11 % del peso en óxido de magnesio, pero hace 2.500 Ma había caído a 4%. La corteza actual tiene 2-3%. **(4)** Antes del reemplazo los continentes se reciclaban hundiéndose. Luego se fragmentaron y conservaron durante las colisiones. El reemplazo de rocas en la corteza permitió que los continentes pudieran elevarse por encima de la corteza oceánica. Este cambio parece ser previo y haber contribuido al gran evento de oxigenación y al origen de la vida basada en el oxígeno (2.400 Ma).

1.2.3. El interior del planeta y la tectónica de placas

La subducción. En 1964 un terremoto de 9,2 grados sacudió Alaska. Desniveló el terreno hasta 12 m de altura y fue un importante aporte a la teoría de tectónica de placas. Este evento descartó que el terremoto se debía a una falla superficial en la corteza continental y se interpretó como una zona de subducción entre placas. Algunos sugieren que la tectónica de placas es un ingrediente necesario de la vida, porque ayuda a regular el sistema climático mediante el reciclaje de carbono en el manto. Dicen que sin tectónica de placas no habría vida. /// La subducción es responsable de la acumulación de minerales, y junto con la alta presión y temperatura producen el movimiento y acumulación de elementos químicos. En las minas se encuentran los restos de subducciones y la composición mineral es una huella dactilar sobre la presión y temperatura del momento. El estudio de los minerales en minas de oro en África con 2.200 Ma permitió analizar el estado de oxidación del hierro (Fe2+/Fe3+). La proporción de hierro indica que la temperatura del manto era mayor a la actual y que la tectónica ya estaba ocurriendo. También muestra que la Tierra tuvo una "pausa geológica" hace 2.300-2.200 Ma. Hay pruebas que el magma y los volcanes disminuyeron, junto con la sedimentación. Se pausó el movimiento de las placas tectónicas. Coincidió con un pico de oxígeno atmosférico y el primer evento de glaciación global. Parece que el manto de la Tierra estaba mucho más caliente, los volcanes enfriaron al manto y los procesos geológicos se ralentizaron. Este período "latente" duró unos 100 Ma y pudo coincidir con el inicio de una tectónica de placas moderna. A la salida de este período (2.200-2.000 Ma) se vio un rebrote de la actividad volcánica y un cambio definitivo e irreversible en la composición de la corteza continental.



123. La Tectónica de Placas tiene un origen incierto en el período 3.500-3.000 Ma. Fue necesaria para el cambio químico en las rocas continentales (3.000-2.300 Ma) y la formación de una atmósfera rica en oxígeno. El oxígeno fue el aporte de las cianobacterias fotosintetizadoras.

Los supercontinentes. La acumulación de continentes en un solo bloque influencia la circulación del material en el manto de la Tierra, lo que impacta en el campo magnético. Los ciclos de supercontinentes se inician con Columbia (desde 2.000 Ma a 1.500 Ma). Luego, Rodinia se formó de fragmentos de Columbia hace 1.100 Ma y se fragmentó hace 800 Ma. Pannotia reunió fragmentos de Rodinia hace 600 Ma, hasta que Pangea reunió a todos los fragmentos en un solo supercontinente hace 300 Ma. En paralelo, se observan construcciones de cordilleras, extinciones masivas y surgimientos de especies, variaciones del nivel del mar, cambios en la química del océano y el clima. /// Un estudio sostiene que la tectónica de placas moderna comenzó hace 800 Ma. Indica que debería definirse por la existencia de subducción, cuando una placa tectónica se desliza debajo de otra. El ángulo de subducción es clave porque lleva agua y CO_2 hacia el manto caliente. El agua y CO_2 se acumulan, aumenta la presión y se libera al explotar a través de la litosfera en una tubería de magma. Estas explosiones (kimberlitas) pueden contener diamantes y se forman solo dentro de los antiguos continentes. La mayoría de las kimberlitas tienen menos de 1.000 Ma, lo que sugiere que la moderna tectónica de placas es reciente. Para otros, la tectónica no solo abarca la subducción profunda, sino también la subducción superficial y otros estilos de reciclaje de superficie (tectónica de tapa estancada). Al principio, con el planeta más caliente y la litosfera más delgada, las placas no eran tan densas como para hundirse, ni tan fuertes como para mantenerse juntas.

El vulcanismo. Los volcanes son el resultado de la convección en el manto y la subducción. Hoy día, en el planeta hay 1.500 volcanes activos, definidos como los que tienen al menos una erupción en 10.000 años. Se pueden clasificar en dos tipos: los efusivos que producen flujos de lava y gas, y los explosivos que producen cenizas y gas. La diferencia es controlada por la viscosidad del magma: cuanto más viscoso, más difícil es conseguir gas y más probable es una explosión. La viscosidad depende de

la concentración de sílice. /// Por ejemplo, la erupción de la isla Krakatoa (Indonesia) envió un masivo penacho de cenizas a la estratosfera, volviendo los atardeceres de color rojo. Los gases emitidos enfriaron el planeta en más de 1 °C porque reflejaron la radiación solar y perturbaron el clima por años. En cambio, la erupción del Monte Pinatubo (Filipinas-1991) enfrió el planeta en 0,5°C. Para ponerlo en perspectiva, se estimó que las erupciones del Monte St. Helens (1980) y Pinatubo (1991) emitieron CO_2 en una escala similar a la producción humana durante nueve horas. La erupción del Monte Tambora en 1815 produjo suficiente ceniza y aerosoles como para cancelar el verano en Europa y América del Norte. El vulcanismo inyecta dióxido de azufre en forma de partículas (aerosoles) en presencia de agua. Los aerosoles reflejan la luz solar y enfrían el planeta a corto plazo. Pero, el CO_2 liberado por los volcanes puede calentar el planeta a largo plazo.

El frío volcánico. /// Un estudio de 300 erupciones volcánicas desde hace 2.500 años demostró el aporte al clima de las partículas de sulfato en la atmósfera superior. Se encontró que 15 de los 16 veranos más fríos (entre 500 y 1000 dC) ocurrieron luego de grandes erupciones volcánicas. Se usaron más de 20 núcleos de hielo (Groenlandia y Antártida), junto con eventos de rayos cósmicos y anillos de los árboles (dendrocronología). El enfriamiento de origen volcánico provocó pérdidas de cosechas y hambrunas y puede haber contribuido a pandemias y al deterioro social en las comunidades agrícolas. Los registros escritos lo describen como luz solar disminuida, decoloración del disco solar, la presencia de las coronas solares, y los cielos crepusculares rojos.

El campo magnético. El campo geomagnético terrestre es producto de las corrientes de convección que tienen una aleación de hierro y níquel. Se encuentra por debajo del límite entre el núcleo y manto. Es muy variable en magnitudes espaciales y temporales. En el manto la roca es deformable debido al intenso calor y la alta presión. En el límite (2.900 km de profundidad) hay un intercambio de calor entre el núcleo caliente y el suelo oceánico frío que se hunde por la subducción. Las inversiones de polaridad del campo geomagnético son frecuentes y la última ocurrió hace 780.000 años. En el período 200-120 Ma las reversiones ocurrían con una frecuencia de 10 Ma, pero entre 120-80 Ma se detuvieron. Se supone que se reordenaron el manto y la corteza y que el cambio en la densidad en el manto movió los polos geográficos y magnéticos en 30°. La frecuencia de reversión dependió de la distribución de las placas tectónicas. El grado de asimetría de los continentes con respecto al ecuador varió al mismo ritmo que la tasa de inversión magnética. Cuanto más alejado se encuentre el centro de gravedad de los continentes del ecuador, más rápida será la tasa de reversiones, hasta el máximo de 8 cada millón de años. La causa puede ser la subducción de la corteza oceánica hasta el núcleo, donde podría modificar el flujo de hierro, generando asimetría e inversión magnética. Una hipótesis sugiere que se necesitan 120-130 Ma para que las losas del antiguo suelo oceánico se hundan al manto. Los registros de subducción y de inversión magnética parecen estar correlacionados. Las losas caen desde la superficie hasta una profundidad en el manto donde pueden enfriar el núcleo. Esto causa que el hierro líquido en el núcleo externo fluya más rápido y produzca más reversiones del campo magnético.

1.2.4. Un mutualismo global: la geología y la vida

La biósfera de Gaia. La hipótesis de Gaia surge en 1979 del proyecto de la NASA para descubrir vida en Marte. Lo que llamaba la atención eran las diferencias de la Tierra con los planetas más próximos y se postuló que la vida era la responsable de la atmósfera y de mantener las condiciones adecuadas. La vida autorregularía las condiciones esenciales (temperatura, composición química, salinidad en los océanos) por lo que tiende al equilibrio (homeostasis). Sin la vida, la Tierra debería estar en equilibrio químico y con 99 % de CO_2 en la atmósfera (como Marte y Venus). No habría vestigios de oxígeno y nitrógeno, los que habrían reaccionado en su totalidad. Los argumentos principales que se esgrimían eran: la Tierra es un hábitat muy favorable para la vida; la vida alteró el ambiente planetario (química de la atmósfera y el mar); y el ambiente se mantuvo bastante estable a lo largo del tiempo geológico. Por ejemplo, la temperatura global terrestre permaneció dentro de parámetros aceptables para la vida a pesar del incremento en la energía solar. También la composición atmosférica y la salinidad de los océanos permanecen casi constantes. Se trata de un equilibrio que fluctúa entre los márgenes compatibles con la vida. Podría ser que el planeta tuviera desde un inicio las condiciones apropiadas para la vida. Pero Gaia propone lo opuesto: dadas las condiciones iniciales, la propia vida las modificó llegando a lo que es hoy día.

Los nuevos ecosistemas. El movimiento de placas es único entre los planetas rocosos del sistema solar y quizás sea muy raro en el universo. ¿Por qué la vida necesitaría la tectónica de placas? (1) Un primer argumento es que el ciclo del agua incluye el hundimiento en la zona de subducción y la vuelta a surgir en los volcanes. El ciclo constante del agua y la coexistencia de superficies húmedas y secas resultó crucial para la vida. (2) La tectónica permite la regulación de la sal en los océanos. Las sales se lavan desde rocas erosionadas, pero la tectónica puede recuperarlas del mar. Por ejemplo, hace 6 Ma el Estrecho de Gibraltar fue bloqueado por la tectónica. El Mar Mediterráneo quedó aislado y se evaporó en 1 Ma. Se estableció un estrato de 3 km de espesor de sal sólida y bicarbonato, era un desierto tóxico. El 5 % de la sal oceánica global había desaparecido. De esta forma, los océanos regulan la salinidad en lugar de evolucionar a un estado cada vez más salado gracias al aporte continuo de rocas. (3) La formación y ruptura de supercontinentes genera nichos ecológicos nuevos y promueve climas y ambientes propicios para la biodiversidad. Un estudio determinó que las especies marinas tienden a ser más numerosos cuando los continentes se dividen. Se analizaron especies marinas en rocas sedimentarias y se correlacionó el grado de fragmentación continental con la biodiversidad. Durante y después de la fragmentación aumentó la diversidad marina. (4) Otro argumento dice que la disposición de los continentes determina las corrientes oceánicas y la circulación atmosférica. La diversidad marina ocurre en los bordes continentales y en los mares poco profundos. La fragmentación genera poblaciones aisladas en cada continente, con diferentes regímenes climáticos debido al efecto de borde (vecindad a las costas).

Las corrientes oceánicas. Los océanos se estratifican en capas diferenciadas por temperatura y salinidad. Las capas se mue-

ven horizontalmente y casi no se mezclan en forma vertical. El movimiento horizontal es impulsado por un motor cuya energía proviene de la diferencia de temperatura y salinidad (motor termo-halino). El agua salada es más densa (más pesada) y el agua cálida ocupa más volumen (es menos densa). El agua superficial tiene más temperatura y menos salinidad que el agua profunda. Pero, en ciertos zonas del planeta el agua superficial se vuelve más pesada (baja la temperatura y aumenta la salinidad) y se hunde, empujando la corriente fría y profunda. Para que el agua superficial se enfríe y aumente la salinidad se debe quitar calor y humedad. Esto se logra mediante el viento que extrae el calor de la capa superficial y se lleva la humedad. Hoy día, el lugar más evidente es el Atlántico Norte, aunque no es el único.

La topografía de las corrientes. La circulación oceánica depende de la tectónica de placas que cambia los continentes y las cuencas oceánicas. Las corrientes bordean los continentes, interactúan con los vientos, determinan el clima, las precipitaciones (y sequías), e impactan en la vida. Por ejemplo, hay un vínculo claro entre el aumento de la salinidad del Atlántico Norte y el aumento de lluvias en el Sahel africano (sur del Sahara central). Entre ambos acontecimientos hay un retraso de 3 meses. La salinidad del mar depende de la humedad extraída por los vientos (evaporación) y es un mejor predictor a largo plazo. La temperatura está sujeta a variaciones diarias debido al mal tiempo, pero la salinidad funciona como promedio de varios meses. En resumen: (1) la tectónica de placas determina la estructura de los continentes y de las cuencas oceánicas; (2) las corrientes generadas por el motor termo-halino garantizan el flujo de calor desde las regiones tropicales hacia las polares; (3) los vientos extraen calor y humedad de la superficie del océano y cambian el clima en los continentes; (4) el clima genera ambientes y nichos para la evolución de la vida. Un ejemplo se encuentra en las lluvias excepcionales de enero 2015 en el noreste de Argentina. La causa fue el aumento de temperatura de la corriente cálida del Atlántico que proviene del Índico y llega a la costa americana de Brasil. Otro ejemplo es la temperatura de la superficie del Océano Pacífico en la costa con Sudamérica. Un aumento de temperatura determina sequía a Venezuela y lluvias en el noreste de Argentina. Se conoce como El Niño.

El clima. Un ejemplo de cómo la tectónica de placas elabora el clima se encuentra en el Himalaya. Hace 90 Ma el borde noreste de la placa africana chocó con una placa oceánica creando una cadena de volcanes al norte del océano Indico. Hace 80 Ma el avance hacia el norte empujó la placa más arriba dejando al descubierto las rocas del océano. Luego los volcanes se extinguieron. Hace 50 Ma, la India se fusionó con Eurasia en una segunda colisión. Estos choques de placas sobre el ecuador se produjeron en una zona de vientos alisios con lluvias intensas. Ciertos tipos de roca expuestas al calor y lluvia produjeron reacciones químicas que absorbieron CO_2 (meteorización de silicato). Estas rocas incluyen el basalto y las rocas ultramáficas de las placas oceánicas. Funcionan de sumidero de carbono. El CO_2 disminuyó en la atmósfera, la temperatura bajó y se produjeron glaciaciones. Hoy día, un proceso a pequeña escala ocurre cerca de la isla de Java, donde la placa australiana norte se expone y acumula material basáltico. Este proceso absorbe CO_2. En escalas de tiempo geológicas la tectónica de placas controla el clima y la vida se adapta e influye en la atmósfera.

Los minerales. Una "especie mineral" se define como un compuesto cristalino de origen natural que tiene una composición química y estructura cristalina únicas. Un grupo de unos 1.500 minerales son los primigenios en el planeta. Hace 2.400 Ma el evento de oxigenación sumó otros 2.500. Hoy hay unos 5.200 minerales reconocidos por la IMA (*International Mineralogical Association*). Son menos de 100 los que componen el 99 % de la corteza terrestre. El resto le da identidad al planeta, cuya huella identificatoria está dada por la presencia de 2.550 minerales raros. /// Por ejemplo, el mineral *ichnusaite*, fue creado de forma subterránea por la mezcla de torio y molibdeno y solo se ha encontrado una muestra en la isla de Cerdeña (Mar Mediterráneo). El mineral *hatrurita* (calcio, silicio y oxígeno), solo se forma a temperaturas por encima de 1.250 °C y con la ausencia de aluminio. La *edoylerita* es un mineral que se desintegra cuando se expone a la luz. /// Un estudio clasificó los minerales registrados mediante 17 atributos (composición química, modo de formación, ubicación). Mediante una técnica de convivencia de minerales, se pudo predecir la existencia de 1.500 minerales aún no descubiertos. Al menos 14 fueron encontrados con posterioridad al estudio. La misma técnica se aplicó para analizar 350.000 taxones fósiles (orden, familia, género) de animales marinos desde el Cámbrico (540 Ma). Se incluyeron ubicaciones (190.000 puntos en todo el planeta), edades, entornos y afinidades de los fósiles. Cada taxón fósil se convirtió en un "nodo" con los que están conectados cuando vivieron y fueron fosilizados. Se obtuvo una organización de nodos en clúster que representan comunidades antiguas de animales marinos. Los taxones y comunidades se distribuyen a lo largo de las redes y las distancias entre los nodos indican el intervalo de tiempo que separa sus edades. Como resultado se puede cuantificar mejor el resultado de las extinciones en masa. La unión entre el diagrama de taxones y minerales puede informar sobre cómo cambió la vida y el entorno en respuesta a la oxigenación o falta de nitrógeno.

La vida y los minerales. Muchos minerales identifican al Antropoceno. Es la tierra (minerales) creada por el hombre. Hasta el 2017 se contaban 208 minerales antropogénicos. La mayoría se originaron en la minería. Por ejemplo, 6 se encontraron en las paredes de las fundiciones; 3 en un sistema de tuberías geotérmico; 3 en los artefactos de plomo corroído en un naufragio en Túnez; 2 en artefactos de bronce en Egipto; 2 en artefactos de estaño en Canadá; 4 en sitios de quema de sacrificio prehistóricos en las montañas de Austria; uno (calclacita) en un armario de un museo. Deben existir cientos de minerales desconocidos, que se están formando en vertederos de residuos sólidos desde equipos electrónicos. Todo depende del entorno, por lo que dos depósitos crean diferentes minerales desde la misma fuente. Pueden tener los mismos átomos, pero dispuestos en una estructura diferente. Por ejemplo, el carbonato de calcio cristaliza en calcita y aragonita formando conchas de diferentes animales con diferentes rutas biológicas. La tecnología de materiales industriales creó miles de minerales artificiales: carburo de tungsteno (para bolígrafos), granates (para láser), nitruro de boro (como abrasivo). Otros son mineraloides, como el vidrio y plásticos. El Antropoceno aparece como un tiempo de rápida especiación dentro del "reino mineral". Pero, por definición, un mineral debe formarse sin la acción del hombre, por eso los plásticos no se consideran minerales. Los minerales pueden formarse por procesos fisicoquímicos y

biológicos. Por ejemplo, en el guano de los murciélagos, en el esmalte en los dientes. Es muy probable que los planetas sin vida tengan condiciones minerales mucho más simples. Las exploraciones en la Luna o Marte no descubren sorpresas en mineralogía. Un mundo pobre ecológicamente se traduciría en la presencia de menos minerales. Los minerales y la vida están ligados; la vida requiere minerales y crea nuevos nichos en los que nuevos minerales se forman. Es una coevolución, donde el 60 % de los minerales son atribuidos a cambios biológicos en el ambiente.

1.3. Las primeras plantas unicelulares

1.3.1. La fotosíntesis inicial (3.500-2.000 Ma)

Dos tipos de fotosíntesis. La fotosíntesis actual es la que ocurre en presencia de oxígeno (oxigénica). Se combina agua (H_2O) y dióxido de carbono (CO_2) con el aporte de energía de la radiación solar para obtener azúcar y liberar oxígeno molecular (O_2) como desecho. Pero antes la fotosíntesis se realizaba en ausencia de oxígeno (anoxigénica) y se usaba el sulfuro de hidrógeno (H_2S) en lugar del agua, de forma que el desecho era el azufre en lugar del oxígeno. Las primeras células fotosintéticas usaban H_2S porque es mucho más fácil de oxidar que el agua, aunque es más escaso. Esta fotosíntesis usa H_2S, pero también puede usar minerales (hierro) o arsénico. La versión con H_2S evolucionó hace 3.500 Ma y la versión con agua ocurrió más tarde. Un estudio de la genética de las enzimas usadas de la fotosíntesis oxigénica determinó el origen en 3.400 Ma atrás. Pero no hay rastros de presencia de oxígeno en las rocas de esa edad, los rastros fósiles son de 2.600 Ma. Hay una tercera versión de la fotosíntesis, pero habrá que esperar hasta hace 30 Ma cuando se desarrolló la fotosíntesis C4, muy popular en los pastos.

Origen de la fotosíntesis. La evidencia sugiere que el diseño de la maquinaria de la fotosíntesis se originó casi en la raíz del árbol de la vida y fue alguna vez muy simple. La bacteria actual más sencilla que hace fotosíntesis (*Heliobacterium modesticaldum*) no puede usar CO_2 y muere cuando se expone al oxígeno. La maquinaria de fotosíntesis son pasos mediante proteínas en una membrana que extraen energía de la luz y pasan electrones en una serie de escalones. Cada paso libera energía usada en la fabricación de compuestos. En la fotosíntesis oxigénica la clorofila requiere cuatro fotones de radiación solar para romper dos moléculas de agua y liberar una molécula de oxígeno (O_2). Hay consenso en que la fotosíntesis desde el agua fue una singularidad evolutiva, solo se desarrolló una vez. La invención ocurrió en las cianobacterias (antes llamadas "algas verdeazuladas") en un ambiente con escasos nutrientes. Por ejemplo, el fósforo estaba en el mar, pero unido al hierro y abandonado en la profundidad, lejos de los márgenes continentales donde habría cianobacterias. El fósforo es necesario para el ADN y el metabolismo celular. Cuando las bacterias morían caían

al fondo y se apilaban capa sobre capa enriqueciendo el barro con el fósforo. El lodo llegó a comprimirse como piedra de esquisto a partir de los sedimentos laminares. Las cianobacterias emitían oxígeno como subproducto de la fotosíntesis, pero las regiones con oxígeno libre en los océanos no aparecieron hasta 2.600 Ma.

El pigmento clorofila. La clorofila absorbe la luz azul y roja. Está construida de dos partes: un anillo (porfirina) y una cadena (fitol) que repele el agua (es hidrófoba). La cadena se une a la membrana del cloroplasto (el orgánulo donde se realiza la fotosíntesis). El anillo es una estructura de cuatro anillos más pequeños, con una cavidad en el centro para un metal. Este anillo de porfirina tiene varias funciones en la vida y depende del metal. En la clorofila el metal es el magnesio Mg y sirve para la fotosíntesis. En la hemoglobina el metal es el hierro Fe y sirve para el transporte de oxígeno. En la coenzima F-430 el metal es el níquel y sirve para metabolizar metano en las bacterias. En la vitamina B-12 es el cobalto y se usa en el sistema nervioso. /// La clorofila absorbe la luz roja y refleja la verde; en la hemoglobina se refleja el rojo. Algunas cianobacterias (*Acaryochloris*) trabajan más allá del límite rojo del espectro (rojo lejano e infrarrojo 700-800 nm). El uso del infrarrojo cercano le permite vivir en agua más profundas donde la luz visible no llega. /// Las plantas que viven a la sombra necesitan más clorofila; lo cual se traduce en pérdida de productividad. Por ejemplo, un estudio analizó 70 variedades de soja con diferentes cantidades de clorofila. Una disminución de clorofila en un 20 % permite conservar el 9 % de nitrógeno y sin reducir la tasa de fotosíntesis. La clave es convertir el ahorro de clorofila en productividad de la planta.

La clorofila como proxy climático. La clorofila se degrada en metabolitos secundarios y algunos son muy estables funcionando como indicadores del pasado (proxys). /// Un estudio analizó 300 muestras de sedimentos marinos de aguas profundas desde hace 500 Ma. Esto permitió inferir la temperatura del agua de mar, el pH, salinidad y CO_2. Se utilizó el fitano como metabolito secundario (subproducto del metabolismo) de la clorofila, ya que es muy estable (sin cambios químicos). Las plantas y algas prefieren el isótopo C-12 sobre el C-13; de esta manera el C-13 solo se usa si los niveles de CO_2 son bajos en la atmósfera. El carbono almacenado en el fitano es un indicador que señala las fluctuaciones, pero con una pendiente lenta respecto de las actuales.

La ineficiencia de la clorofila. El máximo de energía solar incidente está en el verde, pero la clorofila tiene el máximo de absorción en el azul-rojo y refleja el verde. ¿Por qué el mínimo de absorción está en el máximo de energía? El ojo humano tiene el máximo de sensibilidad en el verde, que es el color de los lentes de visión nocturna. /// Una hipótesis dice que antes de la clorofila se usaba el pigmento Retina, que está disponible en la membrana de una arquea que refleja el rojo y violeta (combinación púrpura). En una competencia entre retina y clorofila, la clorofila es más eficiente, aunque trabaje en un rango diferente del espectro. La retina tiene una estructura más simple y era más fácil de producir en un entorno carente de oxígeno. /// Otra explicación dice que el máximo de radiación solar es demasiado de algo bueno y puede ser perjudicial. Por ejemplo, las cianobacterias que viven justo debajo de la superficie del océano pueden evitar la fuerte radiación solar. Un caso similar son las plantas de hojas de color púrpura, azul o rojo, que contienen más con-

centración de antocianina que de clorofila. La antocianina es un pigmento que absorbe la luz verde, y podría actuar como un protector solar. Demasiada exposición solar puede reducir la capacidad para hacer fotosíntesis (fotoinhibición).

Las cianobacterias. Hace 3.000 Ma no había mucho que hacer en términos de actividad biológica en los océanos. Las bacterias procesaban sulfato y óxidos de hierro, que son rutas menos efectivas que la ruta con oxígeno. Como había poco oxígeno, el hierro se oxidaba por una reacción fotoquímica. La ruta del oxígeno incorporada por las cianobacterias permitió digerir más biomasa. Esto fue un factor de geoingeniería a escala planetaria. La división del agua quizás fue el invento más desafiante de la química en la historia del planeta. Las cianobacterias hoy viven en comunidad con algas verdes. Prosperan en la escorrentía de fertilizantes (nitrógeno y fósforo) cerca de las áreas agrícolas. Poseen compuestos dañinos (tóxicos al hígado y el cerebro). Por ejemplo, en el Lago Taihu (China-2006) una planta de tratamiento de agua debió cerrarse por el crecimiento de las algas. El problema era que los esfuerzos químicos para tratar el agua mataron las cianobacterias y entonces se liberaron sus toxinas en el agua. /// Un estudio analizó el ADN de las cianobacterias recogidas en la Antártida en 1901 y se comparó con muestras actuales. Las cianobacterias eran el principal tipo de vegetación que cubría la zona del campamento antártico hace un siglo. Una muestra fue prensada entre dos hojas de papel y almacenada en un Museo. Se esperaba que las bacterias en la Antártida actual hubieran evolucionado o que fueran nuevas especies, pero no fue así. Quizás estas bacterias evolucionen muy lento porque tienen la capacidad de soportar tensiones extremas.

1.3.2. El oxígeno en la atmósfera (2.500-800 Ma)

La etapa previa (3.000-2.500 Ma). Un estudio analizó datos geoquímicos de 48.000 muestras de esquistos y rocas ígneas que documentan el cambio en la atmósfera. Antes del evento de oxigenación las rocas eran ricas en magnesio; bajas en sílice y contenían el mineral olivino. Cuando el olivino entra en contacto con el agua, inicia reacciones químicas que consumen oxígeno y lo secuestran bloqueándolo. El olivino neutralizaba el oxígeno producido por las cianobacterias. Cuando la corteza continental evolucionó a una composición similar a la actual, el olivino desapareció y los océanos comenzaron a acumular oxígeno que luego pasó a la atmósfera. Hace 2.300 Ma volvió a caer el nivel de oxígeno en un valle que duró hasta hace 800 Ma.

Gran Evento de Oxigenación. Las cianobacterias aumentaron en 10.000 veces el oxígeno en la atmósfera en el período 2.500-2.300 Ma. Este evento coincidió con cambios geológicos (química de las rocas y tectónica de placas), en la atmósfera (oxígeno, ozono y glaciaciones) y en la vida (cianobacterias y eucariotas). /// Un estudio analizó muestras de lutitas (roca sedimentaria formada por restos de erosión) a nivel global en 278 sitios. Se pudo obtener evidencia desde hace 3.700 Ma a la actualidad. Se concluyó que hace 2.400 Ma la masa continental era el 60 % de la actual y en aumento. La superficie emergente comenzó a cambiar el albedo del planeta. Hasta hace 2.500 Ma el planeta era azul oscuro con nubes blancas. El aumento de

la masa continental redujo el albedo, alteró el balance radiactivo en el planeta y generó una serie de episodios glaciales entre 2.400 y 2.200 Ma. El aumento del oxígeno produjo la aparición de la capa de ozono y la reducción de la radiación UV que llegaba a la superficie. El oxígeno producido por las cianobacterias eliminó por oxidación al metano llevando al planeta a la primera era glaciar global. /// El evento de oxigenación produjo que las rocas se oxidaran y se volvieron rojas (antes eran grises). Hace 2.400 Ma la historia de la atmósfera de la Tierra se separa de la historia de Marte. Un signo confiable de la vida es la luz reflejada por las plantas al espacio. La vida basada en la clorofila no absorbe la luz verde y absorbe poca infrarroja. El resultado es un salto abrupto ("borde rojo") en el espectro de reflectancia de la Tierra. Es un fenómeno difícil de replicar sin organismos vivos. Así el albedo y el color que reflejaba el planeta cambió desde este momento.

Proxys del oxígeno. Para conocer el nivel de oxígeno en el pasado profundo se deben usar proxys (datos indirectos). /// Un posible proxy es la concentración de cromo Cr-53 en los sedimentos. En presencia de oxígeno el cromo reacciona con otros metales. Los isótopos más pesados del cromo de origen natural se oxidan y son arrastrados a los océanos. También el manganeso Mn que se encuentra en rocas sedimentarias sirve de proxy. Cerca de Sudáfrica, en rocas marinas de 2.400 Ma de edad, se encontraron grandes depósitos de Mn. El Mn es soluble en agua de mar, y si no hay oxidantes fuertes permanecerá acuoso. Cuando se oxida se precipita, formando un sólido que se concentra en los sedimentos del fondo. En las rocas bajo estudio mediante rayos X se pudo confirmar que los óxidos de manganeso son fósiles químicos. Esto indica que la reacción de fotosíntesis basada en manganeso es previa a la fotosíntesis por división del agua. /// Otro proxy puede ser la sal. Las rocas de sal cristalizadas extraídas a 2 km de profundidad en Karelia (Rusia) contienen halita (sal de roca). Es idéntica a la sal de mesa (cloruro de sodio), pero estos cristales se formaron cuando se evaporó el agua de mar hace más de 2.000 Ma. El nivel de oxígeno se puede inferir de la cantidad de sulfato creado cuando el azufre reaccionó con el oxígeno.

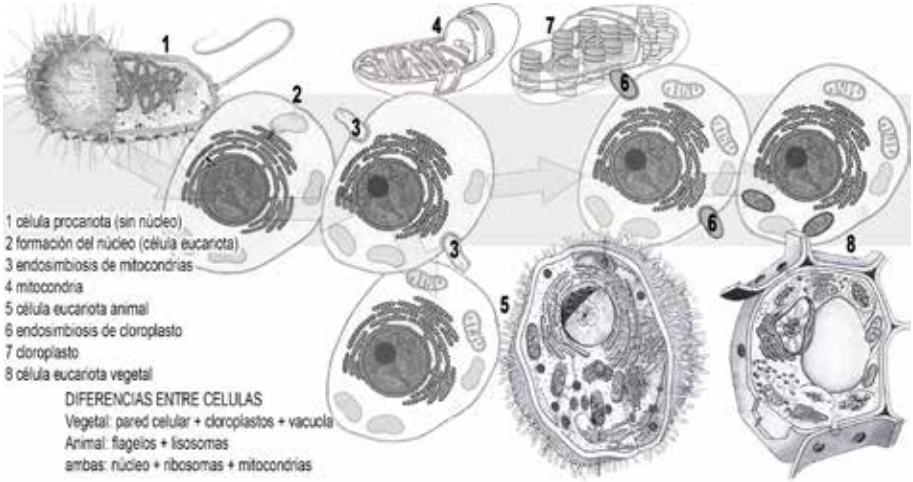
Un largo y aburrido período. Luego del evento de oxigenación y por razones no entendidas, el nivel de oxígeno cayó a una fracción. Entre 2.200 y 800 Ma, el nivel de oxígeno en la atmósfera era muy bajo y la capa protectora de ozono (O_3) no existía. Fue un período de notable estabilidad química en el océano y la atmósfera, pero de muy baja abundancia y diversidad de organismos eucariotas. /// Un estudio analizó una muestra de oxígeno extraída de un depósito lacustre evaporado hace 1.400 Ma en Canadá. El objetivo era obtener una medida de la "producción primaria", que es la biomasa representada por algas y cianobacterias. Se encontró que era muy inferior a la actual, con una biosfera global muy pequeña, e incapaz de soportar la vida macroscópica compleja. Este podría ser el panorama de todo este largo período. Como la vida puede extraer más energía desde el sulfato que del metano, la vida privilegia el consumo de sulfato sobre el metano. El metano es destruido por el oxígeno y el sulfato. Con una atmósfera sin metano ni ozono, el efecto invernadero en ese período era incierto. Un aporte podría provenir del vapor de agua, el óxido nitroso y el CO_2. Lo cierto es que el oxígeno recién se recuperaría en parte hace 800 Ma cuando se inició la vida pluricelular.

1.3.3. Las células eucariotas (2.000-1.500 Ma)

El lento camino a la complejidad. Parece que el origen de la vida necesitaba una lista de ingredientes muy corta y parece que ocurrió tan pronto como fue posible (3.800-3.500 Ma). La vida fue inevitable cuando las condiciones fueron las adecuadas. Pero después, las células simples procariotas necesitaron 2.000 Ma hasta llegar a las formas más complejas eucariotas (2.000-1.500 Ma). La diferencia en complejidad es abismal. Las bacterias son pequeñas, reducidas al mínimo en tamaño y genoma. Las células eucariotas son complejas e inmanejables, son unas 15.000 veces más grandes que las bacterias. Tienen una complejidad manifiesta en el núcleo y los orgánulos. Si bien hay algunas bacterias gigantes (*Epulopiscium*) que son unas 1.000 veces mayores a *E. coli*, tienen 200.000 copias de su genoma completo. Quizás sea mejor verlas como un consorcio de células que se han fusionado en una sola. El salto desde una bacteria o arquea a las células eucariotas es tan grande como el origen de la vida. Lo que parece una anomalía es que no existan hoy día los pasos intermedios entre las bacterias y eucariotas.

Los fósiles. Hay muchas estimaciones del origen de las células eucariotas (entre 2.300-1.700 Ma) y una larga ventana de tiempo donde los fósiles son inexistentes y los eucariotas son invisibles. /// Un estudio rellenó el vacío mediante el reloj molecular de los genes que codifican esteroles (exclusivos en eucariotas). El esterol está en la membrana celular de las eucariotas y permite que una membrana cambie de forma y pueda fagocitar. Solo las células eucariotas pueden engullir y digerir, mientras que las bacterias excretan enzimas para una digestión externa. El estudio concluyó que los organismos eucariotas tienen 2.300 Ma. /// Es lógico que el reloj molecular apunte siempre más atrás que los fósiles, ya que los fósiles se usan de ajuste del reloj (el instante más cercano). Hay fósiles de posibles algas rojas en depósitos de fosforita en la India de 1.600 Ma. Sería el último ancestro común de los eucariotas. Se encontraban en un entorno marino de aguas poco profundas, rodeados de esteras de cianobacterias. Las rocas son de carbonatos de calcio y magnesio, pero las esteras microbianas y los fósiles se conservan en fosfato de calcio. Se encontraron plaquetas regulares en cada célula, que se creen son parte de los cloroplastos. /// Un alga roja (*Bangiomorpha pubescens*) es la más antigua conocida con fósiles de 1.050 Ma, y según el ADN tendrían 1.250 Ma. Es la primera eucariota que podría realizar fotosíntesis (el origen de las plantas). Es un organismo multicelular de estructura filamentosa y quizás es el primero con reproducción sexual. Las algas recientes en términos evolutivos son más pequeñas y tienen una superficie menor dedicada a la fotosíntesis que las algas antiguas.

La membrana eucariota. Las células eucariotas tienen pliegues internos, incluso en el núcleo. Se plantearon dos posibles orígenes para los pliegues. Una se refiere a pliegues internos de una membrana externa (hipótesis clásica). De alguna forma el material genético quedó encerrado en una membrana interior llamada núcleo. Otra hipótesis dice que es una extrusión y que la membrana procariota es la actual membrana del núcleo. La membrana en el exterior se fusionó para formar las partes periféricas de la célula eu-



133. Las células eucariotas surgen de un proceso de endosimbiosis (3). En una célula con núcleo se incorpora la maquinaria para producir energía (mitocondrias). En una segunda endosimbiosis (5) se incorpora la maquinaria para hacer fotosíntesis (cloroplastos). La célula con los orgánulos mitocondrias y cloroplastos son las actuales células vegetales.

cariota. Como prueba se menciona que las arqueas a menudo producen protuberancias extracelulares.

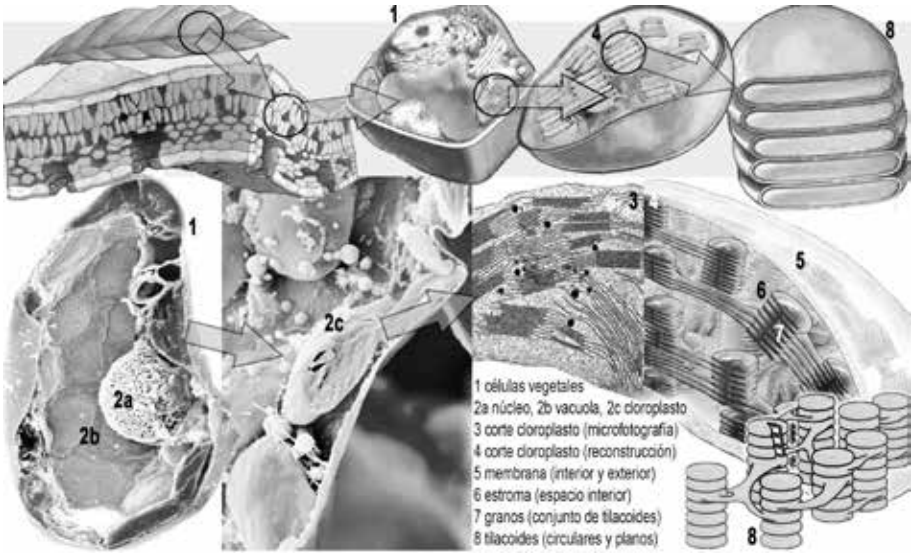
La revolución energética: mitocondrias. Las células simples para crecer y ser más complejas, deben generar más energía en la membrana. El aumento de tamaño es más rápido en volumen que en superficie, de forma que la producción de energía será insuficiente para el crecimiento. Se requería una revolución industrial en términos de producción de energía para crecer. No basta con mutaciones para hacer el salto de procariota a eucariota. Una alternativa es crear pliegues en la membrana y aumentar la superficie. Pero, producir energía mediante la digestión de moléculas requiere reactivos (enzimas) que pueden destruir las propias células. La solución fue adoptar bacterias endosimbiontes dedicadas a producir energía, reducidas a un mínimo. Las mitocondrias antiguas tenían un genoma de unos 3.000 genes pero hoy tienen solo 40 genes. El aumento de mitocondrias aumenta el área de la membrana interna sin crear problemas adicionales. La combustión de azúcares se concentra en las mitocondrias. Hay decenas o cientos de mitocondrias en cada célula y forman una red compleja. /// Un estudio determinó que el 40 % de la energía que se libera en su interior se captura en forma de ATP (adenosín trifosfato). Pero el 60 % restante se disipa en forma de calor. En los humanos, con una temperatura corporal de 37 °C, las mitocondrias operan a mayor temperatura. Un experimento con una sonda química cuya fluorescencia es sensible a la temperatura, midió que las mitocondrias trabajan a 50°C. Siempre resta determinar el significado de "temperatura" en una escala microscópica.

Endosimbiosis v.1.0. La primera endosimbiosis produjo las mitocondrias. No fue un evento múltiple y rápido como el origen de la vida. Las bacterias no tienen la arquitectura correcta para convertirse en más complejas, se necesitó un hecho fortuito. Un paso como este en la vida extraterrestre debería ser muy raro y en la Tierra demoró unos 2.000 Ma. La célula eucariota involucró a una arquea (que no procesaba oxígeno) y que tomó como endosimbionte a una bacteria (habituada a procesar oxígeno). /// Hay arqueas actuales que pueden engullir bacterias. Un estudio analizó arqueas (*Lokiarchaeota*) que se conocen solo por su ADN. Aun no se ha visto a ninguna porque viven en lugares extremos (dorsal Ártica de Groenlandia), sin oxígeno y con un metabolismo muy lento. Tiene unos 5.400 genes que codifican proteínas de las cuales el 26% son de arqueas, el 29% de bacterias y el 3% de eucariotas. Esta mezcla genética no debe extrañar, es común en las procariotas. Se encuentran genes vinculados al citoesqueleto eucariota que permite el cambio de forma como para engullir alimento. En microbiología es normal hacer predicciones a partir del genoma ya que los microbios se resisten a vivir en el laboratorio. El problema es que tener los genes no garantiza tener la función. Poder engullir una bacteria no significa hacerlo, porque se requiere mucha energía para una arquea sin mitocondrias. En las células modernas involucra unos 1.000 genes, todos los cuales consumen energía.

1.3.4. Las células vegetales (1.500-1.000 Ma)

Endosimbiosis v.2.0. Otra endosimbiosis incluyó la capacidad de hacer fotosíntesis. Una cianobacteria pasó a formar parte de la célula eucariota formando los cloroplastos. Es la primera célula del reino plantae (algas verdes y rojas y plantas terrestres) dentro del dominio Eukaryota. La fotosíntesis fue una singularidad evolutiva inventada por las cianobacterias que se convirtieron en los cloroplastos de las algas. Las cianobacterias y los cloroplastos se parecen mucho. Tienen una membrana doble (interna y externa) y tienen nucleótidos, ribosomas, lípidos, y tilacoides. Los tilacoides son sacos de membranas, con forma aplanada y que contienen la clorofila en la membrana. Están apilados y conectados dentro de los cloroplastos y realizan la fotosíntesis. /// Un estudio del reloj molecular indica que esta endosimbiosis ocurrió hace 1.250 Ma. Las algas son las primeras células eucariotas con capacidad de fotosíntesis y son los ancestros de las plantas terrestres que surgieron hace 500 Ma.

Se cierra el círculo. Los distintos grupos de bacterias se complementan mediante un reciclaje mutuo de residuos. Esto maximiza la tasa metabólica del conjunto. Por ejemplo, en los océanos los residuos de carbono de las bacterias más abundantes (*Prochlorococcus*) son nutrientes para otras bacterias (SAR11). En tanto, los desechos de las segundas son aprovechados por las primeras. Esa relación circular es cooperativa y hace recordar a las mitocondrias y cloroplastos. Los cloroplastos recogen la energía solar y forman azúcares mediante fotosíntesis. Estos compuestos se usan en las mitocondrias, donde se "queman" para obtener energía mediante la respiración. La energía se convierte en ATP y calor. Así, la energía solar se transforma en energía química que se acumula en almidones (polisacáridos) y ATP. Las moléculas acumuladas se pueden usar en otro momento y en otro lugar. Esta dinámica parece describir la evolución de la biosfera en general. Las plantas produ-



134. El cloroplasto es la maquinaria celular dedicada a la producción de fotosíntesis. Se adquirió por especialización (endosimbiosis) y se puede considerar el comienzo de las células vegetales. Se forma mediante capas de membrana celular plegadas (tilacoides) donde se ubican las proteínas que absorben la luz (p.e., clorofila). La energía disponible se usa para producir los metabolitos químicos primarios (azúcares y aminoácidos).

cen almidón durante el día, y lo usan como fuente de energía durante la noche. La cantidad de almidón varía en forma cíclica aumentando de día y disminuyendo de noche, lo que constituye el origen del reloj circadiano. Un reloj relaciona la concentración de almidón y de proteínas, lo que determina la velocidad de consumo posible. Es un cálculo analógico basado en cantidad de moléculas presentes.

Las algas. Las algas son productores primarios y están en la base de la cadena alimenticia (fitoplancton). El término "algas" representa a un grupo polifilético (no es un linaje, no es un grupo de parentesco). Se mantiene como denominación en sentido amplio, de manera informal. Todos los linajes se caracterizan por ser autótrofos produciendo el alimento por fotosíntesis; pero algunas algas son también heterótrofas; todas viven en un medio acuático (húmedo o agua); y son eucariotas uni o pluricelulares. Para algunos las algas son protistas, es decir, organismos eucariotas que no son plantas, hongos o animales. Existen 45.000 especies de algas que incluyen: algas verdes (plantas); algas pardas (protistas); algas rojas (plantas o protistas) y varios grupos de protistas unicelulares o coloniales que forman parte del fitoplancton, (dinoflagelados, diatomeas). /// Un estudio del genoma de 28 especies de plantas y algas verdes encontró 597 proteínas exclusivas de fotosintetizadores. De estas, 286 tienen funciones conocidas y 311 no tienen asociado un proceso biológico conocido. El 52% de las proteínas se encuentran en el

cloroplasto. Esto muestra la relación genética entre algas y plantas y la importancia del cloroplasto en la fotosíntesis.

De las algas verdes a las plantas. Las algas evolucionaron de células eucariotas que absorbieron a cianobacterias. Las plantas terrestres evolucionaron desde algas que colonizaron las rocas hace 500 Ma. Hay fósiles de algas verdes del Cámbrico (*Ulvophyceae*), pero llegaron a tierra en el Ordovícico. Las algas acuáticas de hace 450 Ma tenían la genética para formar simbiosis con los hongos y bacterias del suelo. Esta adaptación fue previa, porque las algas podían hacerlo aun cuando estaban en el agua. La asociación entre algas y plantas, hongos y bacterias fue la clave de la colonización de la tierra. Los genes para la simbiosis surgieron en un ancestro común de algas verdes y plantas terrestres. Las hepáticas, en la base de las plantas terrestres, ya tenían esta asociación.

El caso de Elysia. Una babosa marina (*Elysia chlorotica*) caza algas verdes, las perfora y les succiona el contenido. Consume todo menos los cloroplastos que quedan atrapados a lo largo del sistema digestivo. Por otro lado capturó los genes de un alga (*Vaucheria litorea*) que produce enzimas para mantener funcionando a los cloroplastos fuera del alga. Así, dentro de la babosa, los cloroplastos siguen trabajando 9 meses más. Los carbohidratos y lípidos producidos por la fotosíntesis nutren a Elysia. Los genes están en el ADN y se transmiten entre generaciones, pero los cloroplastos deben ser adquiridos. La incorporación genética fue mediante transferencia horizontal, de forma que el genoma es la suma de simbiontes de genes (holobiontes). Este concepto de simbiosis genética también se aplica a los virus y su anfitrión. A largo plazo una simbiosis de parasitismo puede evolucionar a mutualismo a nivel genético. De esta forma, Elysia puede confiar en la luz solar para la nutrición mientras ingiera algas. Si no consigue algas durante una semana, dejan de crecer y mueren. La dependencia es tal que los cloroplastos en cautiverio son un órgano vital renovable.

Otras simbiosis internas. (1) Un protozoo parásito (*Trypanosoma brucei*) vive en la sangre de la mosca Tse-tsé y en los mamíferos. Tiene un alga endosimbionte y, aunque parece un animal unicelular, produce enzimas y lípidos como las plantas. El ADN del parásito tiene 16 genes de plantas, incluido el que codifica una enzima para producir azúcar mediante fotosíntesis. Pero en este caso la enzima descompone el azúcar obtenido de la sangre. Se estima que esta endosimbiosis ocurrió hace 1.000 Ma lo que permitió al organismo hacer fotosíntesis, pero luego se convirtió en parásito y algunos genes del alga pasaron al núcleo del anfitrión. **(2)** Una diatomea de agua dulce (*Rhopalodia gibba*) es un alga unicelular. Forman el fitoplancton con unas 20.000 especies conocidas. En el interior de la diatomea habita una cianobacteria (género *Cyanothece*) que aporta la capacidad para fijar el nitrógeno. Convierte el nitrógeno gaseoso en amonio (NH_4+) y otras moléculas relacionadas. Como las diatomeas tienen cloroplastos producen fotosíntesis. En tanto la cianobacteria perdió esta capacidad en la endosimbiosis, y mantuvo la función de fijar el nitrógeno. **(3)** La Salamandra Moteada (*Ambystoma maculatum*) forma simbiosis con un alga verde (*Oophila amblystomatis*). El alga crece alrededor de los huevos de la salamandra y suministra al embrión oxígeno y azúcar a cambio de productos de desecho (nitrógeno). Además, el alga puede penetrar las células embrionarias formando una endosimbiosis en la salamandra adulta.

1.3.5. El reloj circadiano

El funcionamiento. El reloj circadiano (cerca-diario) es manejado por un complejo de genes y sus proteínas que oscilan siguiendo un ciclo solar. Es un juego de concentración de varias proteínas, en el cual la caída por debajo de un umbral activa la producción y la acumulación por encima de otro umbral, la interrumpe. Las proteínas se desintegran a un ritmo conocido hasta que llegan al umbral inferior. En las plantas hay un grupo de 10-20 genes que forman bucles de retroalimentación en cada célula de la planta. Se sincronizan con los cambios en la luz y temperatura. En las plantas, la muerte (senescencia) o renacimiento es un mecanismo de relojería. El amarillo de las hojas se produce cuando se reciclan las moléculas, conservando los nutrientes para la próxima temporada. El envejecimiento debe coordinar un reloj diario con un reloj que determina los cambios en el ciclo diario. La duración del día y la intensidad de luz permiten pasar del receso al crecimiento (etiolación).

La simplicidad del reloj. El reloj circadiano más simple tiene 5 proteínas y está en una cianobacteria (*Synechococcus elongatus*). Quizás tenga 3.000 Ma de historia. En aquel entonces, los organismos que tenían defensas contra los oxidantes (peroxirredoína) tendrían una ventaja ante el aumento del oxígeno en la atmósfera. Los antioxidantes trabajan como un reloj circadiano porque indican la cantidad de oxígeno liberado por la fotosíntesis. Otra cianobacteria (género *Arthrospira*) tiene proteínas circadianas que se pueden reproducir en un tubo de ensayo y en ausencia de las células vivas. Basta con una solución de proteínas y alimento (ATP), para generar un reloj circadiano que funciona durante semanas.

Cuánto tiempo medir. Los relojes circadianos parecen haber evolucionado al menos cuatro veces en bacterias, algas, hongos y animales. /// Un estudio analizó formaciones rocosas correlacionadas con el clima y modelos del sistema solar. Se encontró que hace 1.400 Ma la Luna estaba a 341.000 km de distancia (40.000 km más cerca). Cuanto más cerca está la luna, más rápido gira la Tierra. En aquel momento el día tenía 18,7 horas. El reloj circadiano de aquel entonces debía tener ese período de tiempo. Aun hoy algunos organismos tienen relojes que marcan otros tiempos. La levadura de cerveza (*Saccharomyces cerevisae*) tienen 8 ciclos respiratorios de 3 horas donde el consumo de oxígeno aumenta y disminuye. Los mecanismos de tiempo que persisten son los que la selección natural filtró, pudiendo haber intentado y rechazado otros tipos y ritmos. Hay casos de organismos marinos que siguen un reloj lunar o un temporizador con la marea. /// Un estudio obligó a vivir a las arañas tejedoras de telas en la total oscuridad. Se averiguó que el ritmo circadiano natural es de 18 horas, por lo que deben reajustar el ciclo en 6 horas cada día. Los relojes cortos pueden ser útiles al alertar temprano por la madrugada antes que empiecen las amenazas.

Los usos del reloj. Una ventaja es crear un cronograma de producción de moléculas. La producción en ráfagas es más eficiente que trabajar poco en forma continua. Las plantas ajustan su ritmo circadiano diario midiendo la cantidad de azúcares producidos por fotosíntesis, una medición indirecta de la luz solar. /// En un estudio se inhibió la producción de azúcares mediante fotosíntesis, y se encontró que se desaceleró el reloj interno entre dos y tres horas. El estudio de la cebada

(*Hordeum vulgare*) determinó que hay cepas con mutaciones en un gen (EAM8) que reduce la expresión del reloj circadiano. Como resultado estas cepas florecen más temprano ignorando el largo del día. Al mismo tiempo, sin el control del reloj circadiano la fotosíntesis se extiende en el verano. Estas mutaciones fueron apreciadas en la historia de la agricultura porque aumentaban la productividad. Las plantas deben conservar las reservas de almidón producidas de día hasta el amanecer. Una forma de trabajo es usar un indicador químico sobre la cantidad existente de almidón y otro indicador químico del tiempo faltante. Las interacciones entre ambas moléculas podrían reflejar un cálculo continuo de cuanto almidón consumir por unidad de tiempo. Los procesos de balance entre dos moléculas con ciclos opuestos son comunes como métodos de regulación.

El caso de Arabidopsis. En la hierba Arabidopsis un tercio de los genes son activados por el ciclo circadiano. /// Un estudio analizó 141 cepas de Arabidopsis de todo el planeta. Se encontró que una variante requería cien veces menos luz roja que el resto para trabajar. Tenía menos receptores fitocromo-A de luz roja y roja lejana. La secuenciación del gen del fitocromo-A mostró una diferencia en un solo nucleótido. Otra cepa tenía cambios en el gen del fotorreceptor de luz azul (criptocromo-2) lo que cambió su ciclo diario. /// La información ambiental (largo de la noche) se traduce en información epigenética que promueve el envejecimiento. En Arabidopsis la señal epigenética ocurre en una histona (HDA9). Así, los colores de otoño aparecen cuando la menor duración del día influye en la expresión de los genes de pigmentos en las hojas. La eficiencia del envejecimiento es crítica para el éxito en la reasignación de nutrientes y puede afectar la viabilidad de la próxima generación. /// El reloj también sirve para anticiparse a los herbívoros. Un estudio trabajó con Arabidopsis y orugas de polillas (*Trichoplusia ni*). Se usaron orugas con el ciclo solar normal (oruga y planta sincronizadas) y otro con el ciclo en contrafase. Se encontró que la resistencia normal de la planta se perdía cuando estaban en contrafase. Se midió la acumulación de jasmonato porque produce metabolitos secundarios que interfieren en la digestión de los insectos. La planta usa el reloj circadiano para producir jasmonato durante el día cuando los insectos están activos.

1.4. La vida pluricelular

1.4.1. Primeros agrupamientos de células (1.300-800 Ma)

El momento de diferenciación. El reloj molecular es una técnica que utiliza la información genética para datar el pasado. Se asume que hay una tasa de mutaciones constante y que la diferencia de mutaciones da una idea de tiempo transcurrido desde la apertura de grupos. Es un método imperfecto, de forma que cuando hay fósiles el reloj molecular se ajusta a la evidencia física. Los estudios de las células eucariotas desde el punto de vista del reloj molecular indican que aparecieron hace 2.000 Ma. Las células vegetales datan de hace 1.250 Ma y los animales y hongos se separaron hace 1.000 Ma. /// Un tipo de

rastro fósil es la tasa de meteorización de las rocas. Un estudio encontró evidencia de que organismos que hacían fotosíntesis vivían en los bordes de los charcos de desecación estacional hace 1.200 Ma. Eran comunidades de cianobacterias y eucariotas multicelulares. El registro de isótopos de carbono indica que eran casos aislados, muy pocos como para afectar la composición atmosférica.

Cooperar para unirse. Para prosperar, los organismos pluricelulares debían solucionar el problema de la comunicación y cooperación de las células para adherirse. Para que los organismos pluricelulares tengan éxito se requiere una diferenciación celular definitiva e irreversible. Cada célula (y sus genes) deben sacrificar su capacidad de reproducción para favorecer a la colonia (el cuerpo). En los animales este evento parece que ocurrió una vez hace 800 Ma y formó algo similar a las esponjas sin mucha especialización. Hoy, el organismo multicelular más simple tiene cuatro células, es un alga verde (*Tetrabaena socialis*). La transición de organismos unicelulares a pluricelulares ocurrió hasta 20 veces en las algas, hongos y plantas. Pero los animales fueron los primeros en tener un éxito multicelular temprano. Así como las bacterias surgieron en un cóctel de moléculas hace 3.500 Ma, los animales nacieron en un mar de bacterias hace 800 Ma. La historia entre 800 y 500 Ma es la historia de la radiación animal, soportados por los fotosintetizadores (cianobacterias y algas). Las algas, que ya estaban presentes en los bordes del agua, pudieron avanzar al interior de los continentes hace 500 Ma. Las plantas terrestres evolucionaron desde un grupo de algas verdes filamentosas y ramificadas. Eran diversas, pequeñas y simples, formando poco más que una espuma de algas. Los fósiles indicadores de plantas terrestres se obtienen hace 470 Ma. Son esporas con paredes resistentes a la descomposición. La demora podría deberse a una atmósfera tóxica o a la necesidad de tiempo evolutivo.

El oxígeno necesario. Hace 800 Ma ocurrió un impulso de oxígeno. Todas las evidencias son indirectas. /// Un estudio recurrió a los cristales de sal (halita) que se produjeron cuando el agua salada (salmuera) se evaporó en un lago de Australia. El proceso atrapó pequeñas burbujas de líquidos y gases de la atmósfera. Se tomaron muestras de rocas con halita de 1 km de sedimentos y el análisis geoquímico determinó un contenido de oxígeno del 10% (la mitad del actual) en la atmósfera. En tanto el análisis de uranio dató las capas que aíslan el depósito de halita entre 830-800 Ma. /// Otro estudio trabajó con esponjas vivas en el laboratorio donde se redujo el suministro de oxígeno para verificar el umbral mínimo de oxígeno necesario. Se llegó al 1 % de oxígeno atmosférico y las esponjas parecían crecer. Las mitocondrias funcionan con bajas tasas de oxígeno ya que pueden fermentar los azúcares en forma anaeróbica. Por ejemplo, entre los peces las carpas pueden funcionar sin oxígeno durante meses si el estanque queda cubierto de hielo. En el Altiplano andino algunas especies sobreviven con 35-40 % menos de oxígeno que a nivel del mar. Lo logran con variantes de hemoglobina de fácil unión al oxígeno. Las mutaciones difieren entre el altiplano de Sudamérica y el Tíbet y entre especies del mismo altiplano, pero el resultado es el mismo. La hemoglobina es una proteína muy plegada, donde la diferencia entre algunos aminoácidos cambia la estructura y las propiedades. Hay muchos cambios posibles que pueden producir el mismo resultado funcional. /// El oxígeno es un limitante para el crecimiento de las poblaciones. Por ejemplo, durante el Cretácico (145-65 Ma) gran parte de los antiguos océanos sufrieron de anóxi-

ca. La materia orgánica no se degradaba y se formaron depósitos de gas y petróleo. En las profundidades del mar no llega la luz y no hay plantas fotosintéticas. Era un mundo hambriento de energía, donde las criaturas tenían vidas solitarias en el vacío, oscuridad y misterio. Este drama fue consecuencia de la estructura de los continentes: una cuenca pequeña donde el agua dulce de los ríos se posiciona sobre el agua salada y densa.

Las evidencias. /// Un estudio trabajó con rocas en Canadá que contienen restos de un arrecife de estromatolitos de cianobacterias. La antigüedad se dató en 810 Ma mediante isótopos de renio y osmio. Se encontraron patrones enredados de carbonato de calcio intercalados con barro petrificado. Los patrones corresponden a una malla de colágeno, algo que solo producen los animales. En la fosilización el andamio de colágeno que une las células de las esponjas se reemplaza por minerales de carbonato de calcio. En tanto el barro llena los espacios intermedios. /// Otros fósiles (809 Ma) muestran placas de tejido de fibras minerales alargadas cuyo diseño debe ser producto de seres vivos manipulando minerales. La mayoría de los microbios modernos hacen conchas de carbonato de calcio, pero las antiguas eran de fosfato de calcio (es el esmalte de los dientes humanos). Hoy en día, el fosfato es limitado.

Un origen para los animales. La secuencia de acontecimientos durante el período 800-500 Ma pudo ser la siguiente. **(1)** El océano fue hostil entre 2.000 y 800 Ma. El oxígeno solo alcanzaba a la capa superior y a más profundidad las aguas eran anóxicas. En la tierra, la erosión por lluvia llevaba el azufre a los océanos. Las bacterias convertían el azufre en sulfuro de hidrógeno, un gas tóxico para las células eucariotas. La anoxia y el sulfuro de hidrógeno confinaron a los eucariotas en la superficie de los océanos. Además, el sulfuro se adhiere al molibdeno, cobre y zinc, formando minerales insolubles y bloqueándolos en el lecho marino, llevando a la escasez de nutrientes. Esto habría limitado el proceso de fijación del nitrógeno. **(2)** Por razones poco claras, hacia 800 Ma el aumento del oxígeno en los mares facilitó la formación de animales pluricelulares. Luego siguieron pulsos de glaciares globales (720-640 Ma) que pudieron cambiar la química en las profundidades de los océanos. La capa de hielo interrumpió el aporte de sulfuros y aumentó la disponibilidad de molibdeno y zinc. Pocos animales eran viables (esponjas y medusas), porque cuanto más grande y grueso era el cuerpo, más problemas tenían para obtener suficiente oxígeno. Eran animales primitivos, sin branquias ni sistema circulatorio, eran pequeños y de cuerpo blando. Dejaron pocas huellas fósiles, pero cambiaron los océanos para siempre. Era un mundo de plancton que cuando moría se depositaba en el fondo y se enterraba. No había suficiente oxígeno para la descomposición. Este entierro de carbono pudo producir las edades de hielo. De ser así, las glaciaciones globales serían una consecuencia del inicio de los animales pluricelulares. **(3)** Durante los 100 Ma que duraron las glaciaciones globales, el clima rebotó entre extremos. Durante los períodos cálidos, la vida compleja prosperó y se bloqueaba carbono, lo que conducía a la siguiente edad de hielo. Durante las glaciaciones, el entierro de carbono cesaba y el planeta se calentaba nuevamente. A la salida de las glaciaciones globales, evolucionaron las criaturas excavadoras con intestino; es el período de Ediacara. Al reciclar la materia orgánica que caía al lecho marino, redujeron el entierro de carbono y estabilizaron el clima. Ya no existirán más glaciaciones globales después de que hayan evolucionado los animales más complejos.

1.4.2. La glaciación global Bola de Hielo (750-600 Ma)

La "Bola de Hielo". Hay evidencias geológicas que muestran un caso de paleoclima extremo entre 717 y 636 Ma. Este período criogénico se conoce como "Tierra bola de hielo" y fue de escala global; con cobertura de hielo casi total; compuesto de varios impulsos sucesivos; y con temperaturas medias de -50 °C. No hay consenso sobre la edad, extensión, cantidad de pulsos glaciares, las causas de cómo se originó y cómo se salió. /// El estudio de los estratos de rocas de origen glaciar (diamictita) en Etiopía entregó la fecha inicial de 717 Ma. Estas rocas son una mezcla de fragmentos transportados por los glaciares y compactados en una matriz de tierra. El nivel inferior de la capa de roca es una piedra caliza proveniente de un mar somero de clima cálido. Como ambas capas se suceden sin interrupción se supone que el cambio de clima fue abrupto.

El inicio de la glaciación. Una posible causa son los cambios orbitales de la Tierra y el hecho de que el Sol era un 6 % más débil que el actual. La hipótesis clásica se refiere a la reducción del efecto invernadero producido por el polvo volcánico que aumenta la reflexión de la radiación solar al espacio. Cuando la cubierta de hielo alcanzó los 50° de latitud (la altura actual del Lago Argentino en Patagonia) el efecto del albedo del hielo agudizó el enfriamiento global. A partir de este punto, la reflexión solar enfría el planeta y el proceso de cobertura total es irreversible. Una causa única y con extensión global fue la distribución del supercontinente Rodinia en la línea ecuatorial. Esto aumentaba el albedo (reflexión de radiación) por acumulación de nieve en la zona ecuatorial generando menor nubosidad. La concentración continental implica grandes mares someros, muy reflectivos y con menor calentamiento. La ruptura paulatina de Rodinia facilitó la erosión y el consumo de CO_2 por la meteorización de los silicatos. Esto quitó carbono de la atmósfera y redujo el efecto invernadero. También se postuló una causa biótica producida por el inicio de la vida multicelular animal.

La causa volcánica. Existen pruebas de que hace 717 Ma un gran evento volcánico ocurrió entre Alaska y Groenlandia. Los volcanes pueden tener efectos opuestos: los gases CO_2 producen calentamiento global, pero los aerosoles de SO_2 (dióxido de azufre) producen enfriamiento global. El SO_2 es más efectivo para bloquear la radiación solar si pasa la tropopausa (límite entre tropósfera y estratósfera). Si pasa este umbral es menos probable que vuelva a caer. La altura del umbral depende del clima, cuanto más frío menor es la altura. Hoy es de 6 km en los polos y 18 km en el ecuador. En un planeta cálido, el efecto de enfriamiento global de los volcanes es poco importante. En condiciones más frías, el planeta se vuelve vulnerable. La ruptura de Rodinia generó nuevas cordilleras en medio del océano. La lava de erupción en aguas poco profundas produjo rocas piroclásticas vidriosas. Los cambios químicos rápidos pudieron liberar grandes cantidades de calcio, magnesio y fósforo en el océano. Hoy se los observa acumulados en la roca como carbonatos. Cuando el material volcánico se deposita en los océanos sufre una alteración química rápida y profunda que afecta a la biogeoquímica.

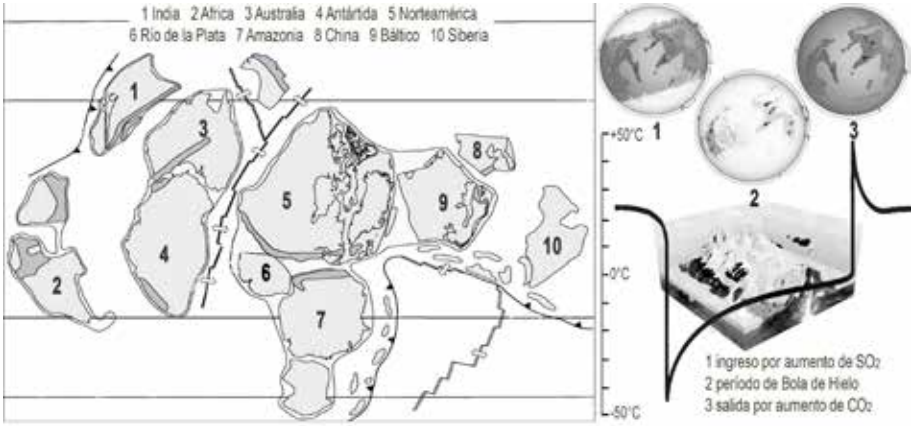
Los pulsos glaciares. La bola de hielo pudo tener una temperatura de -20 °C en el ecuador y cerca de -80 °C en los polos.

Pero, no se puede caer por debajo de -80ºC, porque el CO_2 precipitaría como hielo seco. Esto ocurre en los polos de Marte, donde la atmósfera no tiene gases efecto invernadero y se encuentra en un estado irreversible del cual no tiene retorno. La mitad del agua de los océanos estaba acumulada como hielo, dejando a los mares dos veces más salados que hoy y cerca del punto de congelación. /// Hay pruebas de que los glaciares se derritieron y se volvieron a formar varias veces. Un proxy son los isótopos de carbono en el agua de mar (C-12 al 98,9 % y C-13 al 1,1 %). Los procesos bioquímicos tienden a incorporar el C-12. La vida fotosintética (protistas y algas) tendrá una proporción mayor de C-12 en los restos orgánicos que en el agua. Un análisis encontró 13 picos de los cuales 4 o 5 pueden ser eventos glaciales. Durante el tiempo de la glaciación global se encuentran fluctuaciones violentas lo que es consistente con un congelamiento profundo.

Un refugio para la vida. La glaciación global puso en riesgo la continuidad de la vida. /// Un estudio analizó los isótopos de carbonatos y reveló una falta casi total de actividad biológica. La vida se refugió en lugares extremos. Hoy día hay extremófilos que viven en las fumarolas de las dorsales centrooceánicas sin luz solar o en agua líquida de zonas geotérmicas (Islandia). /// Un caso de interés surge en los lagos bajo el hielo de la Antártida. El Lago Whillans se encuentra a 800 m de profundidad y las muestras obtenidas indican 3.900 formas de vida microbiana. El ambiente no tiene fotosíntesis y se basa en la oxidación de amoníaco y metano. Los sedimentos del lago tienen 120.000 años de antigüedad. /// El estudio de las plataformas de hielo en la Antártida muestra que la vida pudo subsistir en la superficie del mismo hielo. Se encontró que los seres vivos y el lodo se congelan en la base de las plataformas de hielo marino. Luego se transportan hacia arriba en el hielo y se concentran en la superficie. Esa capa de basura se llama "hielo sucio". No está claro por qué estos estanques se mantienen líquidos, pero el flujo vertical de materiales mantiene un ecosistema vivo. Este proceso quizás pudo mantener la vida durante las glaciaciones globales. Pero otra posibilidad es la "Bola de Fango" donde una banda de aguas sin hielo en el ecuador permitió un ciclo hidrológico continuado. Es una hipótesis menos extrema, que permite la alternancia de eventos glaciales e interglaciares con oscilaciones de los márgenes de las superficies glaciales.

La salida de la Bola de Hielo. Las posibles causas que permitieron salir de la glaciación son varias. Pudieron ser emisiones de CO_2 de volcanes o la acumulación de cenizas volcánicas sobre el hielo que disminuía el albedo y aumentaba el calor absorbido. También pudo aumentar la liberación de hidrato de metano en los mares poco profundos. La geología pudo aumentar la liberación de sedimentos (nutrientes) de los glaciares lo que fertilizaría el crecimiento de cianobacterias y algas. La actividad de fotosíntesis oxigenó a la atmósfera. /// Un estudio estimó que los niveles de CO_2 necesarios para descongelar el planeta debía llegar al 13 %, es decir 350 veces el valor actual. Cuando se produjo un efecto invernadero irreversible, el clima basculó y la temperatura subió hasta +50 °C y una parte del mar se descongeló. El hielo derretido formaba una gruesa capa de agua dulce que flotaba sobre los océanos hipersalinos. Pudo llevar 50.000 años la mezcla de las dos capas debido a la diferencia de densidad, salinidad y temperatura.

Las pruebas. Para confirmar la hipótesis de la Bola de Hielo se requieren rocas sedimen-



142. La Tierra "Bola de Hielo" fue un proceso de glaciación global que ocurrió cuando los continentes se agrupaban en Rodinia. Este supercontinente estaba en el Ecuador (izquierda). La glaciación fluctuó entre extremos de -50°C a +50°C (derecha) como efecto de varias causas concurrentes: posición de los continentes; vulcanismo y quizás la vida pluricelular.

tarias glaciares de 700 Ma de edad, con un origen tropical; que los glaciares estuvieran activos en diferentes lugares al mismo tiempo y que no existan otros depósitos de la misma edad que invaliden la globalidad. Algunos se oponen a la hipótesis y cuestionan la viabilidad geofísica de un océano cubierto de hielo. /// Hay datos paleomagnéticos que muestran que las rocas glaciares de Svalbard (Noruega) y Groenlandia se depositaron cuando estaban en latitudes tropicales. Pero se argumenta que el paleomagnetismo no entrega datos contundentes. /// Otra evidencia proviene de sedimentos glaciales que interrumpen sucesiones de rocas de latitudes tropicales. Se pudo reconocer que la presencia de formaciones de hierro en bandas (óxido de hierro estratificado y sílex pobre en hierro) es consistente con el congelamiento global. Las bandas de hierro se produjeron en el punto de inflexión entre un océano anóxico (con depósitos de hierro) y otro oxigenado. La anoxia garantiza que el hierro disuelto (óxido ferroso) se acumule sin un oxidante que lo convierta en óxido férrico.

1.4.3. El período ediacarano y cámbrico (600-500 Ma)

La fauna ediacarana. A la salida de la última glaciación el oxígeno en aguas profundas debió aumentar, así como la abundancia de materia orgánica disuelta liberada por la disolución de los glaciares. Durante este período pudieron ocurrir diferentes faunas locales. La fauna de Ediacara (Australia) se inició hace 575 Ma y se contabilizan unas 110 especies. Todas son de cuerpo blando, todas vivían en el mar y la mayoría eran

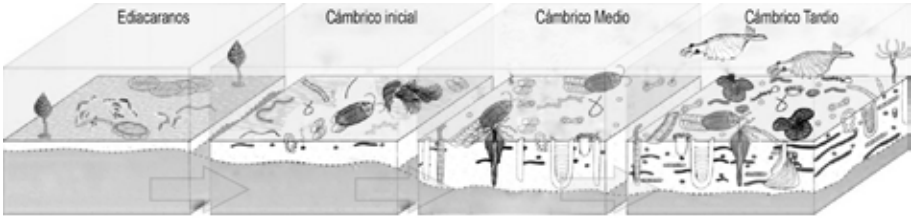
grandes e inmóviles. ¿Qué ocurrió con esta fauna? Hay dos posibilidades: la continuidad de esta fauna con formas diferentes y la interrupción y extinción en masa. Pudo ocurrir que en 575-560 Ma los organismos fueran diferentes a las formas de vida actuales y luego se formaron algunos tipos que llegaron al presente. Al inicio se creyó que los ediacaranos continuaban en el Cámbrico (gusanos, corales, medusas, artrópodos), pero la incertidumbre se hizo evidente. Por eso, puede ser que los ediacaranos fueran un experimento extinto, sin salida y que desapareció a finales del Precámbrico.

Los organismos ediacaranos. Eran criaturas de cuerpo blando, sin capacidad de producir conchas o huesos; eran estacionarios en el fondo marino, no parecen tener bocas, órganos o medios de movimiento; debían absorber los nutrientes desde el agua. En Ediacara los depredadores aún no existían. A medida que se hicieron más altos, diversificaron las formas corporales; algunos formaban tallos para sostenerse. Como no había nichos en la columna de agua (proceso de escalonamiento), la función más probable de los tallos sería lograr una mejor dispersión de los pequeños propágulos. El beneficio que traía la altura no era la comida, sino la dispersión y colonización de otras áreas.

El ecosistema ediacarano. /// Un estudio analizó las rocas en busca de descifrar las condiciones ambientales y alimenticias de los ediacaranos. Encontró que el ecosistema se desarrollaba en regiones marinas pobres en nutrientes y en la plataforma continental. Era una región oceánica con aguas poco profundas que se asocia a corrientes que influyeron en su evolución. Un ambiente de bajos recursos y productividad primaria baja, pero suficiente para la producción bacteriana. Se encontraron pocos indicadores de esponjas, lo que sugiere una posible competencia entre nichos. La biota de Ediacara y la biota de las esponjas habrían ocupado diferentes entornos marinos. Pudieron existir nichos con distintas comunidades.

De Ediacara al Cámbrico. Al inicio del Cámbrico el suministro de alimentos se agotó y aparecieron animales más eficientes para alimentarse. Un puñado de ediacaranos pudo cruzar al Cámbrico, pero todos desaparecieron en 5 Ma. Se considera que fue un experimento fallido y arriesgado con herramientas genéticas tempranas e insuficientes. El ecosistema estaba ecológicamente vacío y facilitó la experimentación ante la ausencia de competencia. En la transición Ediacara-Cámbrico los sedimentos fósiles cambiaron en forma abrupta, en lugar de ser gradual. Antes del Cámbrico, los sedimentos marinos tenían esteras microbianas de criaturas de cuerpo blando. Al inicio del Cámbrico las condiciones muestran la llegada de las madrigueras. /// Un estudio comparó la tasa de evolución durante la "explosión del Cámbrico" con la actual. Encontró que fue cinco veces más rápida, un valor consistente con una evolución acelerada pero razonable. El estudio se centró en los artrópodos (insectos, crustáceos, arácnidos), un grupo muy diverso, tanto antes como ahora. En el Cámbrico aparecieron el exoesqueleto duro, las piernas articuladas, los ojos compuestos multifacéticos, las antenas y las mandíbulas. Hay varias hipótesis para explicar la explosión cámbrica: abundancia de materiales (oxígeno y nutrientes), una revolución genética y una revolución ecológica. Lo más probable es que todas hayan tenido algún grado de participación.

La abundancia de materiales. Es posible que la explosión del Cámbrico se deba a que las cianobacterias y algas antecesoras de



143. La vida hace 550-500 Ma. A la salida de la Tierra Bola de Hielo el primer gran ecosistema global fue el de Ediacara (Australia). Se caracterizó por un despliegue superficial en aguas poco profundas. En el período Cámbrico posterior empezó la vida subterránea y flotante. Hasta hace 500 Ma los ancestros de las plantas llegaban hasta el borde de agua, sin poder abandonar la zona de inundación y humedad.

las plantas aumentaron el nivel de oxígeno en los mares. /// Un modelo estimó el nivel de oxígeno en 0,02 % antes de 800 Ma; luego subió al 20 % por unos 100 Ma durante la glaciación global; para caer a 0,2 % hasta el Cámbrico. La evidencia geológica indica que al inicio del Cámbrico aumentó el oxígeno, el nivel del mar, la erosión y los niveles de nutrientes (calcio, fosfato y potasio) en los océanos. Esta fertilización habría provocado un aumento en la productividad, con más recursos y cadenas alimentarias más largas e intrincadas. Esto no garantiza la biodiversidad del Cámbrico, pero sí garantiza el aumento de la población. Por ejemplo, los océanos polares actuales son ecosistemas marinos muy productivos y poco diversos.

Una revolución genética. La explosión del Cámbrico se podría deber a una revolución dentro de la propia biología. Una o varias innovaciones biológicas pudieron desencadenar la diversificación celular. Una barrera inicial era el desarrollo de la adhesión celular y la maquinaria de señalización necesaria para que las células trabajen juntas. También debía disponerse de la base genética para desarrollar nuevos planes corporales. Por ejemplo, en los animales los genes HOX gobiernan el desarrollo corporal y debieron estar presentes en el último ancestro común de los vertebrados e insectos. Pero una vez disponibles, un pequeño cambio puede hacer aparecer un conjunto extra de alas; patas donde debía haber antenas o cualquier otra variante. Entonces, el detonante de la explosión cámbrica pudo encenderse cuando el genoma se duplicó varias veces y alcanzó un nivel de complejidad suficiente como para crear nuevos planes corporales. Luego de la explosión, los cambios a gran escala fueron "bloqueados" para siempre.

Una revolución ecológica. La salida de la Bola de Hielo abrió un nuevo planeta con nichos disponibles. Luego de múltiples ciclos glaciación-invernadero, las presiones evolutivas partieron desde una población pequeña, donde la "Selección de Parentesco" (de genes, células o individuos relacionados) tiene más probabilidades de evolucionar. Podría haber una etapa de altruismo en el marco de una elevada proporción de genes compartidos (efecto "cuello de botella"). En el Cámbrico hay una "revolución agronómica" que se hace evidente como un cambio en los animales excavadores. Al mover los sedimentos se ablanda y oxigena el subsue-

lo, creando nuevos nichos y transformando el ecosistema marino. /// En Mongolia, unos fósiles del final de Ediacara (555-541 Ma) muestran excavaciones en forma de U. Las huellas indican que eran animales bilaterales (gusanos). La construcción de estructuras semipermanentes debió evolucionar por la presión de los incipientes depredadores. Esta revolución no se produjo en un patrón uniforme, sino en un mosaico de diferentes niveles. De siete tipos de madrigueras en Ediacara se pasa a veintidós tipos en el Cámbrico, donde había madrigueras de todo tipo: profundas, verticales, serpenteantes, en forma de U. Incluso madrigueras que serpentean de un lado a otro, explorando un trozo de terreno. Las más profundas rompían las capas microbianas (esteras estancadas) y estimulaban la productividad. Los depredadores estimularían la diversidad, la esqueletización, la natación activa, las presas acorazadas, los sentidos agudos y variados. El calcio fue clave para las innovaciones de conchas y esqueletos. Combinando calcio con iones carbonato, pudieron evolucionar las armaduras y facilitar la excelente conservación de fósiles. La competencia también eliminaría los planes corporales menos adecuados, dejando solo los antepasados de los *phylum* actuales.

1.5. Las primeras plantas en tierra

1.5.1. Llegan las algas, musgos y hepáticas (500-450 Ma)

Antes del ecosistema terrestre. Hace 500 Ma el período Cámbrico perdía fuerza innovadora. La competencia era severa y se requería estar bien adaptado desde el principio para sobrevivir. Los planes del cuerpo eran complicados y los cambios tenían menos tolerancia. Algunos aspectos generales son los siguientes. (1) La geología muestra que los continentes estaban dispersos y es probable que las costas de cada continente tuvieran su propia fauna. Fue un momento activo en la tectónica de placas y los volcanes. (2) El clima era cálido y estable y el nivel del mar muy alto con grandes extensiones de agua tibia y poco profundas, con acceso a radiación solar, oxígeno y nutrientes. (3) Las floraciones de algas en los océanos sostenían a los organismos filtradores, primero estancos y luego activos. Estos organismos abandonaban el fondo del mar y obligaban a nadar a las larvas para eludirlos. (4) El hábitat cambió de dos a tres dimensiones, agregando madrigueras más profundas y arrecifes. Los estromatolitos de cianobacterias fueron reemplazados por las esponjas como formadores de arrecifes. Los corales renovaron la biodiversidad con la aparición de las estrellas, erizos, ostras y vieiras. (5) Las algas estaban en tierra en una zona de transición con humedad, pero pronto ingresarían a la inmensidad de los continentes.

Inicio del ecosistema terrestre. Las primeras evidencias de las plantas fuera del agua son de depósitos sedimentarios de 472 Ma. Son embriones formadores de esporas de cinco géneros de plantas. Se encontraron en los Andes centrales (Argentina), en lo que era el margen oriental de Gondwana. Otros fósiles de 462 Ma se encontraron en el otro

extremo de Gondwana, lo que podría indicar una dirección de propagación. Las plantas tenían poca tolerancia a la deshidratación y debían habitar la periferia de los cuerpos de agua. En el período 470-450 Ma el nivel de oxígeno aumentó junto con la biodiversidad. /// Los denominados "proxi" geoquímicos en rocas de carbonatos, muestran un aumento lento del oxígeno en la atmósfera desde 14 % (465-460 Ma) a 24 % (455-450 Ma). Solo cuando los mares poco profundos se oxigenaron pudo darse la diversificación. /// Parece que el aumento de biodiversidad coincidió con impactos de asteroides (471-467 Ma). Sobre la base de la abundancia de fósiles y meteoritos de cromita se concluyó que la tasa de impactos fue cien veces mayor a la actual y unas 5-10 veces mayor a cualquier otro momento de los últimos 540 Ma. Cada destrucción local pudo crear las condiciones adecuadas para la diversificación local, generando una gran cantidad de nichos ecológicos vacantes.

1. LLEGAN LAS ALGAS

Las algas en tierra. Hay cinco grupos de algas: algas flageladas y diatomeas (forman parte del plancton, las diatomeas tienen cubierta de sílice y pigmento amarillento); las algas rojas (son pluricelulares, forman arrecifes); las algas pardas (son bentónicas o flotantes con pigmento marrón) y las algas verdes (uni o pluricelulares con clorofila y ancestros de las plantas). Convertir algas verdes en plantas terrestres tiene varios desafíos ligados a la ausencia de agua. El primero es generar una pared celular apropiada. Se necesitaron unos 250 nuevos genes para la formación de esta cubierta celular. Se cree que las algas verdes terrestres podían sobrevivir en superficies arenosas, teniendo la lluvia como fuente de humedad. Pero si las algas verdes fueron terrestres durante mucho tiempo, hoy no muestran una abundancia que lo atestigüe.

El caso de *Chara braunii*. Esta alga verde de agua dulce está muy cerca del origen de las plantas terrestres. Se considera que se separó de la línea que llevó a las plantas terrestres hace 750-550 Ma. Algunas características son: tiene los genes para detectar la fitohormona etileno (pero no puede producirla); tiene células de óvulos grandes y espermatozoides pequeños (origen de las semillas); muestra un crecimiento en punta (el origen de la raíz) que permite anclar el alga al sustrato litoral; tiene partes de la maquinaria genética para la pared celular (origen de la madera); y tienen la mayoría de los genes para la absorción y distribución de nutrientes. No se sabe si absorben nutrientes, ya que está rodeada de agua con sales nutritivas y puede absorber las sustancias con todas las células de su cuerpo. Algo que no tiene son los transportadores para el potasio, como en las raíces de las plantas terrestres. Esto sugiere que el potasio era más abundante en el agua que en el suelo ancestral y había una menor exigencia por obtenerlo.

El caso del alga que come celulosa. /// Un alga que produce glucosa mediante fotosíntesis (*Chlamydomonas reinhardtii*) también tiene un plan B de alimentación. Un estudio la privó de CO_2 y se encontró que puede metabolizar la celulosa de otras plantas. La enzima usada es celulasa que rompe la celulosa en azúcares. Los materiales se pueden obtener de los hongos (*Trichoderma reesei*). La fuente de energía alternativa tiene sentido ya que vive en el suelo, con poco CO_2 y luz solar. Esto habla de plantas (algas) que comen plantas, lo que es una excepción. Además, pone en evidencia que las algas interactuaban con los hongos simbióticos, aun

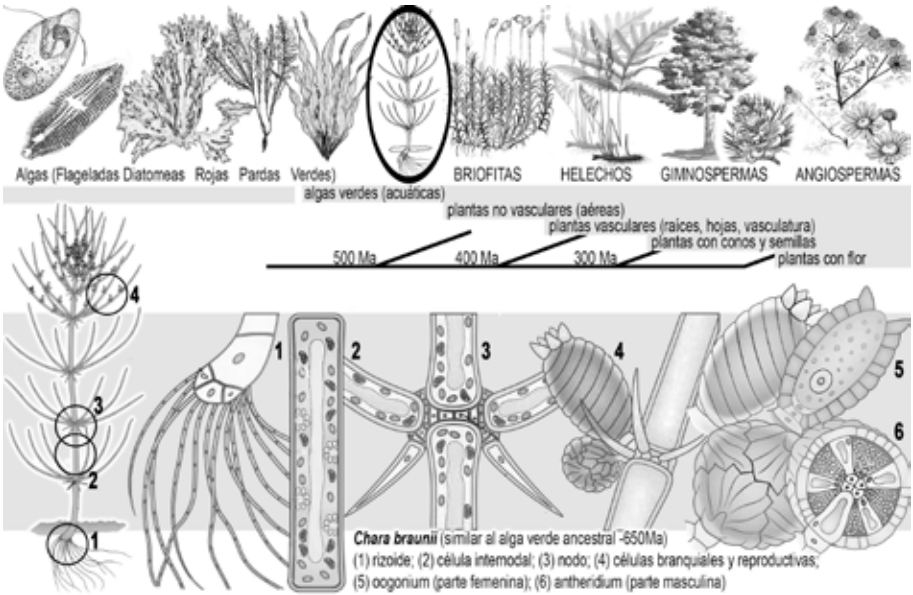
cuando estaban en el agua. Mucho antes de salir a tierra, las algas tenían herramientas para asegurar el éxito.

Algas con etileno. Otro compuesto básico de las plantas es la fitohormona etileno, entre cuyas muchas funciones está la maduración de los frutos. Si una fruta continúa produciendo etileno luego de caer de la planta el proceso de maduración continúa. /// El estudio genético de un alga (*Spirogyra pratensis*) mostró que tenía los genes y la maquinaria celular para disponer de etileno. El etileno es una fitohormona con una vía de síntesis muy estable desde hace 450 Ma. El alga verde habita charcos de agua dulce, poco profundos y que a veces se secan, dejando esteras de algas sobre el barro. El etileno produce que las células estresadas se alarguen ayudando a mantener el contacto con el agua. También, durante un aumento del nivel del agua les permite mantener el contacto con el agua superficial rica en oxígeno.

2. LLEGAN LOS MUSGOS

Los musgos en tierra. Los musgos tienen una cutícula que actúa de recubrimiento de cera en las células epidérmicas. Las plantas vasculares desarrollaron compuestos químicos similares para formar lignina, cutina y suberina. Los musgos no producen lignina, de forma que, la cutícula del musgo es anterior a la evolución de la lignina. Sin embargo, una enzima (CYP98) que es común para producir lignina en las plantas ya está presente en la cutícula de los musgos. Los musgos también tienen estomas, aunque no está claro qué función cumplen, ya que no tienen conductos vasculares. /// Un estudio comparó 142 especies de musgos. Se abordó la evolución del peristoma, la estructura del esporangio que dosifica la dispersión de esporas para evitar que se expulsen todas a la vez. Es equivalente a las flores de las angiospermas. Se encontró que lejos de ser "esfinges" del pasado o "callejones sin salida" evolutivos, son linajes más dinámicos que las plantas con semillas. /// Los musgos son muy resistentes. En la Península Antártica hay bancos de musgos que se nutren de las excreciones de las aves. El estudio de musgos congelados durante 1.500 años de la Isla de Signy (Pasaje Drake) permitió volverlos a la vida sin que se descompusieran en turba. El musgo es como los anillos de los árboles, ya que crecen por capas que registran condiciones ambientales como los períodos húmedos y secos.

El caso del musgo *P. patens*. El musgo usado como modelo para estudios de laboratorio es *Physcomitrella patens*. /// Un estudio analizó los genes (MADS-box) responsables de la fertilización en el agua. Este musgo tiene 6 de estos genes que proporcionan agua suficiente para la natación y producen flagelos móviles para desplazarse. En las plantas con semilla (gimnospermas) estos genes se adaptaron para otras funciones, ya que controlan la división celular y la elongación del tallo. En las plantas con flor (angiospermas) se adaptaron para crea formas peculiares de flores (estambres, pistilos y pétalos). En la medida en que las plantas se adaptaron al ambiente seco, algunos genes MADS-box se volvieron innecesarios y se reutilizaron para otros trabajos. /// Otro estudio encontró que el musgo *P. patens* tiene una fitohormona (ABA) que indica cuando se encuentra bajo estrés de deshidratación. Esto activa un gen (ANR) encargado de generar tolerancia a la desecación. Las plantas con semilla perdieron este gen. El musgo tiene una capa cerosa de células epidérmicas que impide la pérdida de agua. En cambio, las plantas vasculares pueden transportar agua desde el suelo a las hojas. Por esto, en



151. Los grandes grupos de plantas. Las algas verdes son los ancestros acuáticos de las plantas terrestres. Las plantas sin conductos vasculares (briofitas) se desarrollaron en el período 500-450 Ma. Las primeras plantas vasculares (400 Ma) dieron origen a gimnospermas y angiospermas que se separaron hace 300 Ma. El alga verde *Chara braunni* (abajo) es considerada un alga actual con características primitivas.

las plantas vasculares, la fitohormona ABA pasó a restringir la pérdida de agua reduciendo la evaporación en las hojas.

La extinción del Ordovícico. La primera gran extinción de hace 444 Ma puede tomarse como caso típico para asignar hipótesis de por qué ocurrió. Una hipótesis atribuye la extinción a la baja de temperatura. Puede deberse al debilitamiento del efecto invernadero (caída del CO_2) o al aumento de volcanes que actúan como forzadores climáticos. Los volcanes producen calentamiento (aumento del CO_2) y enfriamiento (aumento del dióxido de azufre SO_2). En paralelo, la erosión de las llanuras rocosas puede absorber el CO_2 y enterrarlo como minerales de piedra caliza en los océanos. Todo secuestro de carbono es refrigerante. El mercurio Hg en las rocas es un proxy de vulcanismo, de la misma forma que el iridio es un indicador de un meteorito. /// Un estudio midió concentraciones de hasta 500 veces la concentración de fondo de mercurio, que llegó en 3 pulsos. La primera oleada de erupciones produjo que el clima se enfriara y se formaran glaciares en Gondwana (hemisferio sur). La segunda onda inyectó más SO_2 por encima de la tropopausa, aumentando el albedo y la luz solar reflejada. A medida que crecieron las capas de hielo, se redujo el nivel del mar. Una oleada final aumentó el CO_2 lo que produjo el calentamiento del clima. Muchos de los supervivientes del primer pulso de extinción por el frío, murieron en las aguas

más calientes y pobres en oxígeno al final del período. /// En otro estudio se sugirió que la causa del congelamiento fue la explosión de una supernova cercana que barrió la Tierra con rayos gamma. Esto destruyó la capa de ozono y facilitó la llegada de los rayos UV a la superficie terrestre. Los rayos gamma liberaron compuestos de nitrógeno que llevaron luego a la glaciación posterior.

La extinción y los musgos. En la interfaz del Ordovícico-Silúrico (443,8 Ma) el 85 % de las especies marinas desaparecieron. Hace 460 Ma la concentración de CO_2 en la atmósfera era 14 a 22 veces el nivel actual; la temperatura era 5 °C más alta y el sol era un 6 % más débil que ahora. Sin embargo, durante 10 Ma (455 y 445 Ma) se experimentaron dos grandes glaciaciones. Es posible que las plantas incipientes produjeran erosión química de las rocas de silicato lo que quita CO_2 de la atmósfera. /// Un estudio con el musgo *P. patens* permitió evaluar la hipótesis de las plantas produciendo un cambio climático que colaboró con la extinción del Ordovícico. Se determinó que si este musgo ocupaba el 15 % de la tierra con vegetación, el CO_2 se pudo reducir 8,4 veces por debajo del actual. Esto pudo llevar a una glaciación global. La hipótesis se basa en que el musgo aumenta la erosión del calcio de la andesita en un factor de 3,6 veces y la meteorización de magnesio en 5,6 veces. Esto incrementa la fertilización de los océanos con fósforo, lo que consume el oxígeno de los océanos y produce zonas muertas. El musgo también pudo aumentar las tasas de erosión del hierro y fósforo del granito en 60 y 170 veces. Cada vez que se observa una gran evolución en las plantas, se obtiene un enfriamiento importante. /// Un ensayo con *P. patens* midió el daño que produce sobre el granito. Se determinó que luego de 130 días las rocas cubiertas con musgo fueron más afectadas que las rocas desnudas. El musgo secreta una amplia gama de ácidos orgánicos que pueden disolver la roca, liberando fósforo que termina en el océano y fomenta la floración de algas y fitoplancton. Esto produce un secuestro de carbono en el fondo del mar, la reducción de los gases efecto invernadero y las glaciaciones. Si así fuera, la primera extinción en masa pudo llegar en cámara lenta y con la participación de los musgos terrestres.

3. LLEGAN LAS HEPÁTICAS

Las hepáticas en tierra. Las briófitas, en un sentido amplio y genérico, son las plantas no vasculares (musgos y hepáticas). Es decir, todas las que no tienen semillas o flores. Como no tienen forma de transportar el agua, son pequeñas y viven en la humedad. Las hepáticas son plantas sin raíces, ni tallos, ni hojas, ni flores. Se separaron de otros linajes de plantas al principio de la evolución y se cree que son similares a los primeros linajes de plantas terrestres. /// Un estudio dice que las hepáticas no fueron el primer grupo en conquistar la tierra. Su simplicidad es solo aparente y refleja la pérdida de características, no un estado primitivo ancestral. /// Las plantas hepáticas parecen funcionar mejor con altos niveles de CO_2, muy similares al ambiente cuando aparecieron. Un estudio midió el intercambio de carbono y fósforo entre las raíces de las hepáticas y los hongos. Resultó ser que es más eficiente a 1.500 ppm de concentración de CO_2 atmosférico, que a los 410 ppm actuales. Los 1.500 ppm corresponden a 400 Ma atrás y la mejora está entre 10 y 100 veces más fósforo por unidad de carbono.

La genética de las hepáticas. /// Los estudios de ADN de la Hepática Común (*Marchantia polymorpha*) identificó los genes que son comunes a todos los linajes de las plan-

tas. Se encontró la base genética para la producción de la fitohormona auxina, que regula el crecimiento y el desarrollo. También están los genes que codifican las proteínas que protegen contra los rayos UV. Era una necesidad en una atmósfera con poco ozono. Estos genes pudieron ser transferidos desde los microbios del suelo. Otra genética encontrada son las enzimas para la pared celular vegetal y la biosíntesis de la lignina (la base de la madera). Se identificaron los genes del ácido abscísico ABA para hacer frente a la sequía y desecación regulando la actividad de la planta. Parece que tenían los genes para responder a las infecciones de microbios filamentosos usando proteínas similares a las plantas con flor. Esto sugiere una relación muy antigua entre patógenos y plantas.

El control del agua. Las algas, musgos y hepáticas tienen el problema de no poder hacer frente a la desecación. Una posible respuesta es restringir el rango de vida a los ambientes húmedos. Otra es poner el metabolismo en *stand by* en caso de sequía para renacer más tarde. La primera se aplica en las hepáticas y la segunda en las plantas con conductos vasculares. El control del agua se hace mediante una capa impermeable externa (cutícula) y mediante aberturas variables (estomas) que regulan el intercambio de gases. Los estomas tienen forma de ojal y se construyen con 2 células (células de guardia) que se hinchan o contraen. El cierre o apertura permite entrar CO_2 y salir O_2 y vapor de agua H_2O. /// Las plantas respiran por los estomas. Los estudios ambientales indican que hoy día el 40 % del CO_2 atmosférico pasa a través de los estomas de las plantas cada año. El cierre de los estomas reduce la pérdida de agua, pero también impide la absorción de CO_2. El proceso de absorción de una molécula de CO_2 requiere entre 500 y 1.000 moléculas de agua, dependiendo de la temperatura y humedad. Este costo, sumado a la escasez de agua, obliga a las plantas a contener la concentración interna de CO_2. La pérdida de agua por transpiración junto con la escasez aumenta la temperatura interior de las hojas.

El ácido abscísico (ABA). La fitohormona ABA controla la apertura de los estomas y se activa en caso de estrés por sequía o salinidad. /// Un estudio determinó que en caso de sequía el sulfato de los nutrientes se acumula en los conductos vasculares. El sulfato activa la síntesis de ABA y esta controla el cierre de los poros. En la raíz, una sola capa de células (endodermis) es crítica en el proceso de protección contra la salinidad. Esta capa de tejido actúa como una barrera semipermeable que limita las sustancias que ingresan a la raíz. La endodermis también produce ABA para evitar que una planta crezca en ambientes peligrosos.

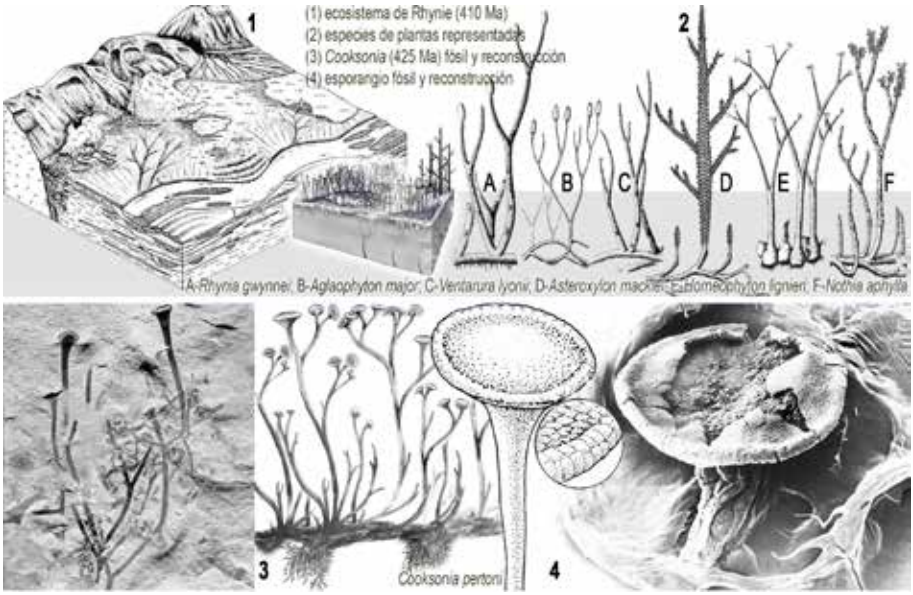
1.5.2. Llegan las raíces y hongos (450-400 Ma)

Las raíces mineras del suelo. Los fósiles muestran que las plantas tempranas no tenían raíces. Tenían ramas postradas que se extendían por el suelo, algunas eran subterráneas, no hacían fotosíntesis y carecían de estomas. La distinción entre una raíz y rama especializada es evolutiva, porque difieren en el patrón de ramificación. Al inicio tenían estructuras de una célula de diámetro (rizoides) que evolucionaron quizás antes que las plantas colonizaran la tierra. Es probable que aparecieran más de una vez. Con raíces más grandes la degradación del suelo era más eficiente y se abrían nuevos hábitats para

los hongos. Las plantas lograron alejarse de la orilla del agua gracias a raíces estrechas y extendidas. En los ambientes áridos se volvieron menos dependientes de los hongos simbióticos. /// Un estudio analizó 369 especies de plantas de 7 biomas (desierto, pradera, mediterránea, boreal, templada, subtropical y tropical). Se encontró que en biomas tropicales y subtropicales el rango de diámetro de la raíz es más grande. Es una estrategia "conservadora" que aplicaban las plantas más antiguas que dependían de los hongos en suelo húmedo. Los diámetros delgados son de biomas "impredecibles" como los desiertos y pastizales, pobres de nutrientes, inviernos fríos y lluvias infrecuentes. Esta estructura identifica a las plantas que exploran el suelo.

La producción de suelo. Al inicio el suelo era un producto mineral, bajo en materia orgánica, rico en arena y bajo en cohesión. Los hongos realizaron el primer trabajo de "meteorización biológica" exudando ácidos orgánicos que disolvían los minerales de las rocas. Son el símbolo del proceso de putrefacción y formación de suelos. Los hongos obtenían su alimento (moléculas orgánicas de carbono) de las plantas que hacían fotosíntesis (bacterias, algas, musgos y líquenes). Esta relación influyó en los ciclos globales de fósforo y carbono. Las hifas de los hongos y las raíces de las plantas se asociaron (micorriza) y se estableció un comercio que intercambia nitratos (nitrógeno) de los hongos por carbohidratos (azúcares) de las plantas. Las plantas no son vegetarianas ni carnívoras, necesitan minerales (potasio, calcio, sodio, etc.) y los hongos los proveen mediante la descomposición. Los hongos son redes masivas de filamentos microscópicos (hifas) en todas direcciones y que absorben agua y producen enzimas (proteasas). Las enzimas descomponen las grasas y proteínas de los organismos muertos. Las hifas de los hongos se conectan a las raíces envolviéndolas, permitiendo el intercambio de nutrientes y químicos.

Los hongos fósiles. /// Un estudio comparó las secuencias de aminoácidos de 119 proteínas de hongos, plantas, musgos, algas y levadura. El árbol filogenético resultante muestra que los hongos terrestres aparecieron hace 1.300 Ma y las plantas hace 750 Ma. Es sabido que el cronómetro molecular suele dar valores muy anteriores a los fósiles y proxys. /// El hongo fósil más antiguo (género *Tortotubus*) tiene 440-390 Ma y es similar a los modernos, lo que le permitía almacenar y transportar nutrientes. Parece haber vivido entre las plantas terrestres, aprovechando el poco suelo que había. Pudo ser un creador de suelo y estabilizador de las plantas tempranas. Vivió por 50 Ma y se cree que se extinguió con los primeros árboles y bosques. Participó de la transformación de una superficie de musgo verde a un ecosistema de plantas y animales. /// Un género de hongo (*Prototaxites*) con edad entre 420-370 Ma tenía una columna exterior que llegaba a 8 m de altura. Al inicio se pensaba que era una planta, pero los isótopos de carbono indicaron lo contrario. Un estudio encontró que el carbono no fue absorbido por fotosíntesis desde la atmósfera, sino que se tomaba del suelo. Las dos vías tienen una proporción de isótopos diferente. Se presume que consumía suelo y que era simbionte con algas fotosintéticas, por lo que sería un liquen. /// Hace 115 Ma en Brasil, un hongo cayó en un río y llegó a una laguna salina donde se hundió en sedimentos finos. El hongo se mineralizó, reemplazando tejidos por pirita, que luego se transformó en mineral goethita. La seta del hongo (*Gondwanagaricites magnificus*) tenía branquias bajo su tapa, en lugar de poros o espinas y



152. El primer ecosistema. Rhynie (Escocia) es el primer ecosistema de plantas terrestres (1). Hace 410 Ma era un ambiente de manantiales volcánicos. En los fósiles hay algas, hongos, líquenes y plantas no vasculares de hasta 50 cm de altura. Hay insectos, ciempiés, ácaros, segadores y trigonotárbidos aferrados a los tallos de las plantas. Comían detritos, plantas y esporas. Las plantas (2) tenían estructuras de ejes aéreos con división de a dos. Por ejemplo, el género *Cooksonia* hacía fotosíntesis y no tenía hojas (3). En el extremo superior (4) estaban los órganos reproductivos mediante esporas (espongiarios). Tenían epidermis cubierta con una cutícula, con poros para la respiración (estomas) y con conductos simples para el transporte de agua (traqueidas). Se unían al sustrato mediante un rizoma que salía de las ramas postradas contra el suelo.

desde esas branquias liberaban las esporas. Los hongos fósiles mejor conservados se encuentran encerrados en ámbar. El ámbar es un escenario favorable para la preservación ya que la resina pegajosa cae desde un árbol sobre el suelo del bosque donde está el hongo y lo encierra por completo.

Llegan los insectos. Es probable que las plantas estuvieran en tierra desde hace 1.000 Ma en versiones muy simples (algas verdes) y en la orilla del agua. Los desafíos eran formidables: controlar la deshidratación, luchar contra la gravedad, respirar aire, soportar extremos diarios de temperatura y la radiación solar. Las plantas e insectos tenían los mismos desafíos. /// Un estudio de 1.478 genes (reloj molecular) de 144 tipos de insectos permitió reconstruir la historia. Los primeros insectos pueden haber aparecido hace 479 Ma desde un grupo de crustáceos y se convirtieron en los primeros animales en volar, hace 406 Ma. Los primeros artrópodos terrestres eran carnívoros (no se conocen herbívoros) y se alimentaban de otros artrópodos descomponedores (ácaros, milpiés y

gusanos de cuerpo blando). /// Para cerrar el circuito de degradación de los insectos, se requería descomponer la quitina. En el período 450-350 Ma varios grupos de bacterias del suelo adquirieron un gen desde los hongos para procesar quitina. La quitinasa es una enzima que rompe el exoesqueleto de los artrópodos. El estudio armó un árbol de los genes de quitinasa basado en mutaciones en sus genomas. Luego se comparó este árbol genético con el registro fósil y se detectaron las transferencias de genes.

Los insectos fósiles. Los fósiles cuentan una historia más reciente. Los fósiles más antiguos son de Australia y tienen 420 Ma. Son marcas de artrópodos en areniscas rojas. Se reconocen señales de euriptéridos (semejantes a escorpiones) con hasta 2 m de longitud. Sus pistas son de 20 cm de diámetro y se extienden por varios metros. Poseían 6 pares de apéndices, pero solo tres funcionaban para caminar (el último adaptado para nadar) y los tres apéndices delanteros adaptados para la alimentación. Un conjunto de huellas corresponde a un animal de 5-6 cm con 10 pares de patas. Podrían ser las huellas del único artrópodo que dejó un fósil (*Euthycarcinoide*) similar a una cucaracha con múltiples patas y de actividad anfibia. Quizás pudo ser ancestro de los hexápodos, que incluyen a los insectos. /// Los insectos herbívoros son muy posteriores, aparecen hace 330 Ma. Se infiere por las hojas fósiles que muestran daños causados por las mordeduras de herbívoros. Como los subproductos de la síntesis de lignina son tóxicos, los herbívoros debieron protegerse mediante enzimas y una microflora intestinal de bacterias simbióticas. Con esto podían descomponer el material vegetal fresco, lo que motivó una carrera de armamentos de simbiosis y alertas múltiples. /// Los insectos alcanzaron el tamaño máximo hace 300 Ma en el Carbonífero y Pérmico. El gran tamaño se atribuye a la alta concentración de oxígeno en la atmósfera (más del 30 %) lo que es esencial en los insectos ya que reciben el oxígeno mediante diminutos tubos de respiración. Un compilado de bases de datos (10.500 fósiles) de las longitudes de las alas de insectos fósiles, permitió correlacionar el tamaño con los niveles de oxígeno durante 200 Ma. Hace 150 Ma la correlación se interrumpe y, aunque hay un aumento del oxígeno, el tamaño de los insectos permanece. Es el momento en que surgen las aves comedoras de insectos y prima la necesidad de aumentar la maniobrabilidad del vuelo, favoreciendo el menor tamaño corporal.

1.5.3. Las plantas diseñan la geografía del planeta (400 Ma)

El ecosistema Rhynie (410 Ma). En Rhynie (Escocia) se conserva el primer ecosistema casi completo en el suelo terrestre. Era un ambiente de aguas ricas en sílice proveniente de manantiales volcánicos que enterraron el ecosistema en cuarzo cristalizado. La temperatura debió llegar a 90-120 °C, pero se habría enfriado a menos de 30 °C al momento de la fosilización. Los restos están intercalados con arenas, esquistos y toba, que hablan de la actividad volcánica local. No es un ecosistema moderno, es diminuto, con 50 cm de altura máxima. Hay líquenes, algas, hongos y las plantas fósiles

siguen en pie en posición vertical, e incluso sus células permanecen visibles. Todos se encontraban en la tierra. No hay restos de vida en los lagos ni en las aguas termales. Entre los animales se conservan insectos, ciempiés, ácaros, segadores y trigonotárbidos (depredadores con forma de araña) que están aferrados a los tallos donde vivían. Los coprolitos (excrementos fosilizados) dan una idea útil de lo que comían, con una variedad de contenidos: detritos, herbivoría y esporas. Un insecto fósil (*Rhyniognatha hirsti*) tenía mandíbulas, una característica de los insectos alados, lo que sugiere las presencia de alas.

Las plantas de Rhynie. Hace 410 Ma las plantas se reproducían por esporas (no había plantas con semillas o flores); no producían madera ni grandes hojas y las raíces eran superficiales. Aportaban oxígeno, partieron las rocas y crearon suelos ricos y profundos, proporcionaron alimento y refugio para los animales, crearon nuevo hábitat y cambiaron la atmósfera y el clima. Se incorporaron nuevos *features* en las plantas. Eran recientes la cutícula cerosa protectora, los poros (estomas) para regular el intercambio de gases (CO_2, O_2, H_2O), los conductos vasculares para el transporte de agua y nutrientes y los tejidos más duros y fuertes para el soporte vertical. Un fósil (*Asteroxylon mackiei*) muestra una planta vascular cuya raíz carece de pelos y de casquete y está cubierta por una capa continua de tejido superficial. Se supone que es un estado de transición.

La simbiosis raíces-hongos. /// Un fósil de una planta vascular (género *Aglaophyton*) muestra una simbiosis entre raíces y hongos (micorrizas). Se observan arbustales (hongos en forma de árbol) en un cilindro de células bien definido en la corteza de sus tallos (no tenía raíces verdaderas). Los hongos son de un phylum (*Glomeromycota*) con 1.000 Ma de antigüedad y que forma simbiosis con todos los grupos de plantas terrestres actuales. En algunos casos, es posible ver mecanismos de reparación de heridas que fueron causadas por una infección fúngica o bacteriana. Así que la relación plantas-hongos es anterior a las raíces.

Los suelos profundos y estables. Antes de la aparición de árboles con raíces profundas (390 Ma), las pequeñas plantas podrían estabilizar gruesas pilas de sedimentos para generar el proto-suelo. /// Un estudio analizó un suelo fósil de 410 Ma en China. Era una planicie de inundación que conservó redes de rizomas de hongos y raíces. Se trata de una extensión vertical de 15 m en arena y roca sedimentaria. La planta responsable (*Drepanophycus*) tenía raíces muy delgadas y poco profundas. La zona era inundada en forma frecuente con arena y limo. Los rizomas no crecieron 15 m hacia abajo, sino que las plantas se extendían hacia arriba en la medida en que se tapaban por sedimentos de inundación. En un instante determinado, solo los rizomas superficiales estaban vivos. Pero la red subterránea de rizomas muertos habría ayudado a estabilizar el sedimento por lo que seguían haciendo un aporte. Las plantas representan el primer caso de geoingeniería (secuestro de carbono de la atmósfera y su almacenamiento).

Los depósitos de lodo. /// Un estudio analizó 700 formaciones rocosas que derivan de depósitos transportados por el flujo de agua. En los sedimentos entre 4.000 y 2.500 Ma la proporción de lodo, limo y arcilla era del 1 %. Pero desde hace 460 Ma comenzó a aumentar. Hace 360 Ma alcanzó el 26 %, con máximos del 90 %. El aumento dramático de las rocas sedimentarias de grano fino no está relacionado con la tectónica de placas

o los cambios climáticos. Se relaciona con la evolución de las plantas. Las raíces separan las rocas, atrapan materiales, desaceleran las aguas y los vientos. Las plantas aceleran la producción de arcillas al secretar ácidos orgánicos que cambian la química del suelo. Son responsables de la construcción de depósitos de llanuras de inundación.

Los ríos sinuosos. Las plantas dan inicio a la orografía de los ríos modernos porque las raíces profundas estabilizaron los cauces de los ríos. /// Un metaestudio de catorce informes de sedimentos fluviales determinó el cambio de estructura hace 420 Ma. Antes de las plantas (450 Ma) el registro geológico muestra ríos muy poco profundos, anchos y con inundaciones que lavaban el suelo sólido estéril hasta el mar. Los ríos eran 1.000 veces más anchos que profundos y los depósitos geológicos eran láminas de grano grueso. Hace 420 Ma se hacen menos frecuentes las capas de sedimentos no consolidado. Aumentan los restos de ríos más complejos con rastros de lodo. Se observa diversidad química, arena de menor tamaño y restos orgánicos. Los ríos cambian a canales sinuosos con un solo hilo de agua, bancos débiles, fuerte actividad eólica, menos humedales y sin turbas. Se inician los meandros con excavación y deposición diferenciada en las curvas y con islas llenas de vegetación. /// Un experimento en un estanque mostró la diferencia entre una corriente en terreno limpio y otro con brotes de alfalfa. Las raíces de la alfalfa fueron suficientes para cambiar por completo el patrón del agua. Se generó un río serpenteante con bancos que migran y son resistentes a la erosión. Antes de las plantas, los ríos eran iguales para todas las regiones (polares, templadas o áridas). Con las plantas, cada región tendrá su tipo de ríos. Más adelante en el tiempo (Carbonífero) los restos de madera condujeron a atascos de troncos que llevaron a nuevos canales fluviales. También en Marte se observan restos de ríos serpenteantes (Delta Eberswalde) con características similares a los ríos modernos de la Tierra. Pero la causa no fue la vegetación, sino el hielo.

El caso del río Mekong. La meteorología histórica y el estudio de sedimentos del río Mekong permitió determinar la relación entre bosques y escorrentía. La Guerra de Vietnam arrastró a la deforestación del 70 % de la selva y el reemplazo por arbustos. Esto redujo la transpiración de las plantas y aumentó la escorrentía en el 15 % (valor actual respecto al anterior a la guerra). Lo opuesto ocurrió en Laos, donde la guerra se tradujo en el abandono de tierras agrarias productivas y la recolonización por el bosque. La tendencia aquí fue la opuesta, con una disminución del 30 % de escorrentía.

La geología modela las plantas. La tectónica de placas es el mayor creador de diversidad a largo plazo. /// Algunos árboles de Chirimoya son originarios de las selvas sudamericanas en la región andina hasta 2.000 m de altura (géneros *Cremastosperma* y *Mosannona*). Un estudio construyó un árbol filogenético desde el ADN y se encontró que la diversificación coincide con la formación de los Andes, del istmo de Panamá y la desecación de los humedales de Pebas (Amazonas). La elevación de los Andes incrementó la acumulación de sedimentos y rellenó los humedales, lo que estimuló la diversificación por generación de nuevos ecosistemas.

1.6. Plantas vasculares, madera y semillas

1.6.1. El transporte del agua (400-350 Ma)

Las plantas vasculares. Al inicio del Devónico (416 Ma) están presentes las plantas vasculares más antiguas. Consisten en un tallo ramificado y pequeñas columnas vertebrales, como hojas. Una planta ubicada al inicio de la filogenia es *Cooksonia*. Tiene un tallo simple, sin hojas, con vasos conductores de agua (traqueidas) y estomas para el intercambio de gases. Los fósiles están en sedimentos marinos, lo que sugiere que crecieron cerca de la orilla. Un poco más cerca en el tiempo, hace 400 Ma, había insectos (trigonotárbidos, ácaros y colémbolos) y las primeras plantas vasculares (*Rhynia aglaophyton*). Aunque en la tierra había verde, no existían abundantes suministros y las plantas no podían sostener una población animal por el momento.

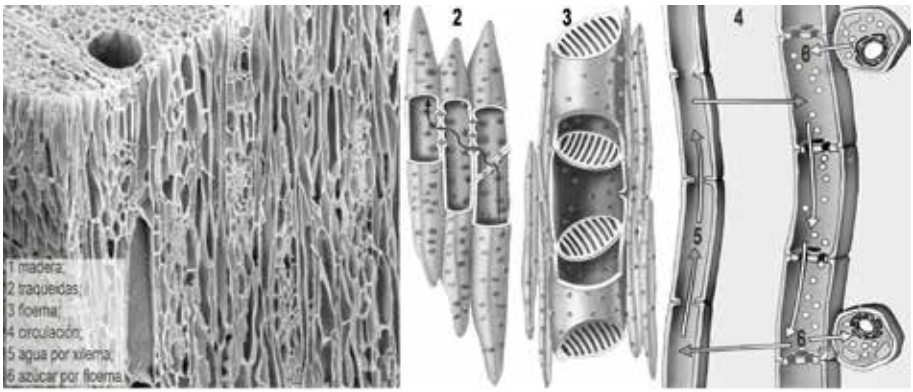
El bosque de Gilboa. Luego del ecosistema de Rhynie (Escocia-410 Ma), el bosque de Gilboa (New York-385 Ma) muestra un salto evolutivo. Era una llanura de inundación cálida y húmeda, ubicada a 10° al sur del ecuador. Los árboles carecían de hojas, por lo que el bosque era aireado, más seco y más brillante que los modernos. El piso estaba cubierto de musgos y helechos. Era un suelo húmedo (una llanura inundable) y las esporas solo fertilizaban en esas condiciones. Los sedimentos se atribuyen a una zona costera. Una de las frecuentes inundaciones arrasó el bosque y dio inicio a su fosilización. Los árboles de Gilboa cambiaron las reglas de juego del ecosistema. Se inició la lucha evolutiva por la altura, por los mejores lugares para la fotosíntesis y por espacios para dispersar las esporas. Los únicos animales eran artrópodos (insectos, ciempiés y ácaros). /// El estudio de fósiles indica que los árboles tenían un tronco erecto, largo y delgado, parcialmente lignificado, y de hasta 10 m de altura. Se parecían a los helechos arbóreos actuales, pero no tienen relación. Se los clasificó en un género (*Eospermatopteris*) con 3 especies. En la base tenían numerosas raíces de pequeño tamaño agrupadas en un bulbo de poca profundidad y 2 m de diámetro. Los tejidos eran resistentes como para bombear agua hasta los tallos superiores. No tenían corteza, lo cual les daba poca rigidez y resistencia al clima. Las ramificaciones superiores no tenían hojas, eran ramas verdes (fotosintetizadoras) que se bifurcaban varias veces en un plano único. Tenía esporangios en los extremos desde donde se liberaban las esporas para la dispersión y reproducción. El suelo estaba dominado por helechos (*Aneurophylates*) que ocupaban el nicho que hoy dominan las enredaderas tropicales.

Transporte de agua: traqueidas. Las primeras plantas terrestres transportaban agua entre las paredes porosas de las células (forma apoplástica). El paso siguiente fue la cubierta externa impermeable con cera (la cutícula) y los estomas para la respiración y transpiración. Más tarde, los tejidos vasculares permitieron guiar los fluidos en el interior de las plantas (agua, nutrientes, azúcares y proteínas). Las moléculas de agua se mantienen unidas por la tensión de cohesión superficial y forman una columna que vence a la gravedad. Puestas en una fina tubería, el agua se mueve si en el extremo superior se evapora por transpiración (presión ascendente). El sistema está limitado

por la presión interior, lo que reduce la altura a unos pocos centímetros. Para aumentar la altura se necesitó producir una pared rígida, y el hueco evolutivo se llenó con el polímero orgánico lignina. La célula crece y produce en su interior el tubo de lignina (la traqueida). Cuando la célula muere, el tubo se vacía y el agua puede circular. La regulación del flujo de agua se realiza mediante los estomas que mantienen un control dinámico de la evaporación, lo que ajusta la presión en el tubo vascular. Los estomas son anteriores a las traqueidas, ya que están presentes en musgos no vasculares. En las raíces, se puede generar una presión adicional forzando al agua a subir si la transpiración no fuera suficiente. Con esta innovación, las plantas fueron capaces de extraer agua de su entorno en lugar de confiar en una película de humedad superficial. Más tarde, el diámetro de las traqueidas aumentó junto con el flujo de agua, pero también se elevó el peligro de cavitación (rotura de la cadena de agua) y la formación de una burbuja.

Transporte de agua: xilema y floema. La evolución de las traqueidas llevó a sistemas diferenciados por funciones. (1) El xilema es un tejido leñoso que conduce agua y sales inorgánicas en forma unidireccional ascendente desde las raíces hacia el resto de la planta. La superposición de capas de xilema de varias temporadas de crecimiento se acumula como anillos de madera y proporciona soporte mecánico a la planta. (2) El floema es otro tejido leñoso que conduce agua y productos fotosintetizados (azúcares y proteínas) en forma bidireccional. Se dirige desde la zona de producción (las hojas fotosintetizadoras) hacia los puntos de consumo y almacenamiento (tronco, frutos y raíces). En las raíces el xilema forma un cilindro central junto con el floema. El conjunto xilema-floema está organizado en haces vasculares, que son los órganos estructurales de los tallos herbáceos y las nervaduras de las hojas. Los conductos están formados por células alargadas con extremos perforados por donde pasan las sustancias disueltas y se conectan en series verticales. Las células vegetales tienen una delgada capa de celulosa, pero los conductos tienen una capa gruesa adicional. El corte de un tronco muestra una zona de crecimiento que produce xilema en el interior y floema en el exterior. Las células blandas del floema son aplastadas y empujadas hacia afuera por el floema nuevo que se va formando. Es la corteza del tronco.

Bombeo de agua (i). Actualmente, el xilema transporta 100 veces más agua que las células traqueidas de las primeras plantas. Pero, aquella primera madera basada en la simplicidad era más liviana y fácil de producir, lo que era bueno para las plantas que duran poco tiempo. La teoría tradicional dice que el agua y los minerales ascienden desde las raíces gracias a la transpiración en las hojas. En tanto los azúcares producidos en las hojas son empujados en el floema por la presión del agua que llega desde el xilema. Es un circuito semicerrado. La estructura del floema en el tallo principal muestra conductos más anchos y largos en la base lo que facilita el movimiento de la savia. /// Un estudio demostró que la transpiración no es obligatoria para bombear el agua hacia arriba por el xilema, aunque puede acelerar el flujo. El estudio trabajó con Girasol (*Helianthus anuus*) y logró disociar el flujo de la transpiración. Las plantas crecieron igual de bien sea con transpiración como sin ella. Parece que el flujo de agua en el xilema (la presión desde la raíz) y el contraflujo por el floema (retorno de agua), es suficiente para mantener el sistema en movimiento. Esto sugiere que la transpiración y la absorción



161. La madera (1) son los restos de los conductos vasculares muertos. La versión inicial son las traqueidas (2), mejoradas luego por el conjunto xilema-floema (3). El circuito de doble conducto (4) permite el transporte del agua (5) desde las raíces a las hojas por el xilema. En tanto el floema distribuye los compuestos químicos sintetizados en las hojas (6) a la zona de acumulación (madera) y consumo (frutos).

de minerales están disociados. /// En el floema la savia lleva los azúcares. Si se tiene una baja concentración de azúcar, la planta se debilita, pero si hay mucha cantidad, el flujo es demasiado espeso. Un estudio de 41 especies de plantas descubrió que la concentración óptima es del 23,5 %. Como referencia, el óptimo para el maíz es de 40 % de azúcar y en la papa llega al 50 %. Las plantas domesticadas están más allá del óptimo natural.

Bombeo de agua (ii). /// Un estudio analizó la proporción de isótopos de hidrógeno en el agua de lluvia, ríos y atmósfera. El deuterio H-2 es el isótopo pesado del hidrógeno y permite hacer un seguimiento del agua. El vapor de agua que se evapora desde las hojas tiene proporciones de deuterio/hidrógeno igual que el agua de lluvia (cerca del 0,015 % es deuterio). Pero el agua evaporada del suelo tiene una proporción menor de deuterio/hidrógeno. Con esta información se midió el ciclo del agua global. Se encontró que el 64 % del agua que cae en los continentes se libera mediante la transpiración de las plantas (55.000 km3) y el 36 % escurre en el subsuelo y arroyos. Los ciclos del agua en el suelo y en las plantas están aislados. Esto es importante porque el agua que entra en el ciclo de las plantas consume CO_2 de la atmósfera, pero el agua que va al suelo no lo hace. /// Otro estudio cuantificó la energía del sol para la evaporación a través de los estomas. Se calculó en el 50 % de la energía solar que se absorbe en la superficie continental del planeta. A las masas terrestres llegan 5.000 TW (terawatts de potencia anuales) desde el sol (unos 70 W/m^2). La transpiración de las plantas ocupa unos 300 TW y los humanos utilizan unos 15 TW anuales.

La falta de agua. Sea empujando desde las raíces o tirando desde los estomas, la columna de agua debe ser continua. Si se interrumpe se pueden generar burbujas de aire (embolias) que bloquean los tubos y los

inutilizan. Una embolia puede ocurrir por congelación, sequía o disolución de gases, y no se puede eliminar. Una embolia en una célula traqueida inutiliza al conducto y el exceso de embolias puede matar la planta. Los arboles con flor son más vulnerables que las coníferas a las sequías, pero desarrollaron nervaduras cortas que interconectan a las largas. Se trata de caminos alternativos para el agua ante la formación de embolias. Entonces, las plantas con flor están mejor preparadas para las sequías. /// La mayoría de los árboles funcionan cerca del punto donde una grave sequía impediría el transporte del agua de la raíz a las hojas. Un estudio analizó 81 especies de árboles. Se encontró que los bosques húmedos son igual de vulnerables que los secos, y todos los árboles viven al límite. No hay lugar para excesos, ya que la captura de CO_2 es una operación arriesgada debido a la pérdida de agua por los estomas. Un árbol sacrifica 400 moléculas de agua para evaporarlas y producir una molécula de carbono. /// En condiciones de baja concentración de CO_2 atmosférico, como las actuales, la eficiencia en el transporte de agua determina el rendimiento fotosintético. Un estudio trabajó en las regiones vitivinícolas y analizó el estrés producido por menos lluvias. El cultivo de las uvas requiere mucha agua, pero la duda es el mínimo que necesitan las plantas para sobrevivir a un año seco y volver a producir el año siguiente. Las pruebas de diferentes variedades de vid indican que son muy resistentes a las embolias y que las plantas viejas son más resistentes aún. Se encontró que las plantas no pudieron recuperarse cuando se llegó al 50 % del nivel de savia en las hojas. Por el momento, en las peores sequías se han visto muy pocas muertes de vid.

1.6.2. Sobre madera, tronco y árboles

1. LOS PRIMEROS ÁRBOLES.

Por favor, defina árbol. Los árboles son una categoría intuitiva y práctica, que se caracteriza por tener un tronco y madera, pero son una categoría artificial. Se identifican por un crecimiento secundario en volumen consistente en un anillo de células que rodean el tallo (cámbium vascular). Estas células dividen el tronco en dos direcciones: hacia el exterior es la corteza y hacia el centro, la madera. Forman los anillos anuales de celulosa y lignina (un polímero largo y rígido). Algunos grupos de plantas perdieron la capacidad de formar madera; en otros reapareció luego de haberlo perdido. (1) No se necesita madera para ser un árbol. Un grupo de plantas con flor (monocotiledóneas) perdieron la capacidad de crecimiento secundario, pero tienen miembros que son arborescentes. No son árboles, pero se parecen. Las palmeras parecen tener un tronco, pero es un pseudotallo de hojas superpuestas y compactadas. Crecen al extender su brote inicial. (2) No hay genes que confieran la capacidad de formar árboles. Tampoco el tamaño del genoma distingue a los árboles. Los genomas más grandes y pequeños son de plantas herbáceas (*Paris japónica* y *Genlisea tuberosa*). La arborescencia quizás puede identificarse por los genes que se activan. Así que la propuesta es usar la palabra árbol como un verbo (arborizar), en lugar de un sustantivo (árbol). Es lo mismo que con el liquen: son hongos que tienen la capacidad de liquenizar. Es decir, formar simbiosis con un organismo fotosintetizador.

El caso de *Lepidodendron*. Estos árboles forman un género relacionado con los helechos. Su tronco casi no tenía lignina, por lo

que era frágil y quebradizo. Tenía compuestos que mataban microbios en la corteza de forma que demoraba la putrefacción. Tenía poco xilema y carecía de floema, por lo que la fotosíntesis provenía de las raíces que emergían del fondo pantanoso y se exponían a la luz. Era una sofisticada solución para un ambiente pantanoso. Desaparecieron hace 310 Ma cuando el terreno se secó y las raíces especializadas se volvieron inútiles. Los suelos secos y compactos fueron el resultado del clima frío y árido del Pérmico. Se debía a la formación del supercontinente Pangea y se caracterizó por una glaciación entre el Carbonífero y el Pérmico.

El caso de *Archaeopteris*. Este género fue de distribución global entre 383-323 Ma. Tenía un tronco similar a una conífera y estaba hecho de lignina, lo que le permitió llegar a 30 m de altura. *Archaeopteris* también mejoró la forma de reproducción mediante el uso de semillas que liberaron a los árboles de las zonas inundadas. Por mucho tiempo se consideró el primer árbol conocido. Tenía hojas parecidas a helechos. Fue la primera planta en desarrollar raíces profundas que carcomían las rocas. Los minerales producto de la meteorización se lavaban hacia los océanos donde fomentaba el plancton y secuestraba el carbono en las profundidades. Esto eliminó CO_2 de la atmósfera e impulsó el desarrollo de las plantas con hojas grandes. Las hojas grandes y planas son más eficientes en la captura de radiación, pero manejan mal la temperatura. El número de estomas está regulado por un gen que responde a los niveles de CO_2 (más CO_2 significa menos estomas). En el Devónico, con altos niveles de CO_2 las hojas grandes tendrían menos estomas y menos transpiración, como resultado, se cocinaban. Las hojas grandes fueron viables en el carbonífero, con menos CO_2 y mejores sistemas de raíces y transporte de agua.

2. LAS INNOVACIONES.

Innovaciones: las células vegetales. Los animales tienen células blandas y flexibles, pero las células vegetales se pegan en una rejilla rígida. Una estructura flexible como los músculos es imposible en las plantas. El plan corporal de una planta se centra en permanecer quieta para maximizar la fotosíntesis. Las paredes celulares son como un exoesqueleto de proteínas, azúcares (carbohidratos como celulosa), pectina y lignina. La interacción entre celulosa y hemicelulosa determina la fuerza y elasticidad de la célula vegetal. La lignina también es hidrofóbica lo que da una carga eléctrica y empuja el agua en el xilema-floema. /// Una forma de describir una célula vegetal es como un globo rodeado por una pared celular fuerte. La presión interna puede superar la presión en un neumático de automóvil y es lo que da forma al tejido vegetal no leñoso. Si se quita la presión, la planta se marchita. La presión genera estrés mecánico en las paredes epidérmicas, que forman la superficie de la planta. Un estudio de simulación encontró que la forma de rompecabezas de las células reduce el estrés mecánico. Si un órgano crece en una dirección (raíz o tallo), las células largas y delgadas reducen el estrés en la pared celular epidérmica. Las fuerzas mecánicas y la forma de las células generan la información necesaria para tener una distribución óptima.

Innovaciones: la madera. La madera se originó solo una vez (clado *lignophyte*) en los helechos. En poco tiempo estas plantas tomaron altura. *Wattieza* tenía un porte de 8 m en el Devónico; *Archaeopteris* llegó a 30 m de altura, y *Lepidodendron* alcanzó los 50 m en el Carbonífero. /// Los primeros árboles fueron también los más complejos. Un fósil de 374 Ma (*Cladoxylopsida*) reveló una red

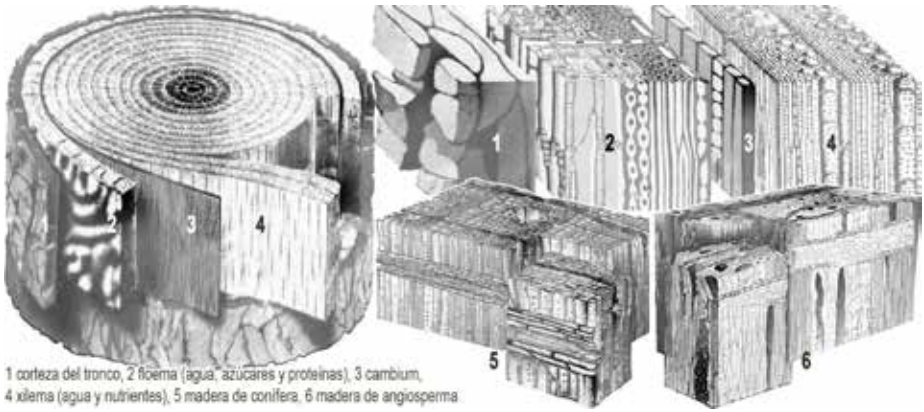
interconectada de hebras de madera dentro del tronco. El xilema actual forma un cilindro al que se agregan anillos de crecimiento anuales. En las palmas, el xilema se forma en hebras incrustadas en tejidos más blandos en todo el tronco. El fósil en cuestión tenía su xilema disperso en hebras en 5 cm exteriores, con el resto del tronco vacío. Los estrechos filamentos estaban organizados e interconectados como una red de tuberías de agua. Cada uno de los cientos de hebras individuales producía sus propios anillos, como una gran colección de pequeños árboles. Las conexiones entre filamentos se dividían en forma autorreparable para adaptarse al crecimiento. El árbol fosilizado colapsó por su propio peso estando vivo y creciendo.

El tronco. Las propiedades de resistencia mecánicas se deben a cuatro moléculas en las paredes celulares: lignina, celulosa, hemicelulosa y pectina. La rigidez y resistencia depende de la microestructura y la composición de la pared celular (número de capas; disposición de fibras de celulosa y el volumen). Por ejemplo, en árboles como arces y robles, las células se multiplican y crecen debajo de la corteza (cámbium), lo que aumenta el diámetro de los árboles. Las células de la madera tienen paredes con una capa primaria de fibras de celulosa y debajo hay tres capas secundarias de lignina y celulosa enrolladas helicoidalmente. Las células del tronco se organizan en un patrón de panal de abejas. En las frutas y tubérculos, las células vegetales son mucho menos rígidas y fuertes, más delgadas y formadas por una sola capa. Tienen celulosa y pectina, pero no tienen lignina. Los árboles leñosos aumentan el diámetro con el tiempo, pero en las palmas arborescentes los troncos mantienen un diámetro similar a lo largo de su vida. A medida que el tallo crece en altura, las palmas soportan el peso extra aumentando el grosor de sus paredes celulares. Las paredes son más gruesas en la base y la periferia de los tallos, donde las tensiones de flexión son mayores.

Innovaciones: la lignina. La lignina tiene características inquietantes. Es casi indestructible, es insoluble, demasiado grande para cruzar la pared celular, demasiado heterogénea para tratarla con enzimas específicas, es tóxica excepto para algunos hongos y bacterias, no puede ser oxidada en una atmósfera con menos del 5 % de oxígeno, puede persistir en el suelo durante miles de años e inhibe la descomposición de otras sustancias. Se estima que los descomponedores (hongos, bacterias) no estaban equipados para enfrentar a la celulosa y lignina hasta hace 300 Ma.

La lignina es anterior a las plantas. /// Se pensaba que la lignina evolucionó como una adaptación mecánica para el crecimiento y el transporte de agua. Sin embargo, un estudio encontró lignina en las algas rojas actuales, que se separaron de las algas verdes (ancestros de las plantas vasculares) hace 1.000 Ma. Los genes, enzimas y procesos para la lignina son complicados, por lo que la evolución convergente no parece una opción. /// Un alga roja (*Calliarthron cheilosporioides*) vive en las costas rocosas del mar. Durante la marea alta soporta olas que golpean con fuerzas de vientos huracanados. El alga tiene placas calcificadas (le dan fortaleza) con uniones no calcificadas (le dan flexibilidad). Un estudio encontró que tiene paredes celulares secundarias como las plantas terrestres. La cantidad de lignina aumenta en algas bajo mayor estrés. Todo esto sugiere que la lignina es anterior a las plantas terrestres y que estas aprovecharon esta herramienta del stock heredado.

La capacidad de regeneración. Una característica clave de las plantas es la capacidad de autorreparación del tejido dañado.



162. El tronco del árbol. El cambium es la capa de células que separa la región interior (xilema) y la exterior (floema). El interior del tronco es la madera muerta con anillos anuales y el exterior es la corteza.

Los injertos de plantas se basan en esta particularidad. Una célula vegetal muerta puede dar la señal a las células circundantes para activar la división celular y reemplazar las células muertas. La habilidad de regeneración se obtiene de la forma en que se estructura el acceso a las células madre. Los animales completan el desarrollo en el menor tiempo posible, pero las plantas se desarrollan siempre. Las células madre vegetales se encuentran en los meristemos (pequeños grupos de células que permanecen embrionarias). Están en los extremos del tallo y la raíz y pueden especializarse en cualquier tipo de célula vegetal. En los animales las células madre son mucho más difíciles de obtener. Los animales que se acercan al crecimiento regenerativo similar a las plantas son los que tienen planes corporales simples (gusano planaria). La capacidad de regeneración siembra dudas sobre cuál es el momento de muerte de una planta. /// En los organismos multicelulares, no todos los genes se expresan en todas las células. No todas las células producen las mismas proteínas y no todas las células tienen el mismo metabolismo. Esta diferenciación es clave, pero en la medida en que las células se especializan, se vuelven unipotentes. Significa que pierden la capacidad de formar otros tipos de células. Un estudio encontró que la clave de la regeneración en las plantas es la desmetilación. Se trata de la eliminación de un grupo metilo en una histona (H3) por una enzima (LDL3). Esto libera en la célula vegetal la capacidad regenerativa y la célula se vuelve totipotente (célula madre).

1.6.3. Las semillas, una cápsula del tiempo

Las fases de reproducción. Todas las plantas tienen un ciclo de vida que comprende dos fases (generaciones). La fase de gametofito tiene un único conjunto de cromosomas (1N o haploide) y produce gametos (polen y óvulos). La fase de esporofitos tiene cromosomas emparejados (2N o diploide) y produce esporas. La fase de gametos es

dominante en las briófitas (algas, musgos y hepáticas) y la fase de esporas es dominante en las plantas vasculares (helechos, coníferas y plantas con flor). Un gametófito puede ser monoico (bisexual) y producir óvulos y espermatozoides a la vez. Si en cambio es dioico (unisexual), producirá solo óvulos o solo esperma. Las semillas son la fase de esporas diploide. Una hipótesis dice que la diploidía permite enmascarar las mutaciones perjudiciales gracias a que duplican genes. Si uno de los genomas parentales contiene mutaciones perjudiciales, el otro tendrá los genomas de redundancia. En esta fase la cantidad de información aumentó sin mejorar la precisión de la replicación. La posibilidad de tener más genes permite codificar nuevas adaptaciones con mayor facilidad.

Innovaciones: las semillas. Las primeras plantas terrestres se reproducían como los helechos. Las esporas germinaban en gametos, que producían huevos y/o esperma; el esperma nadaba en el suelo húmedo hasta el huevo donde formaba el embrión, que a su vez germinaba en la fase de espora. Las esporas no llegan a ser óvulos, porque la espora no está encerrada por completo (en parte está expuesta a la atmósfera). Por esto no resiste la desecación, pero la fecundación es más simple. Las briofitas y musgos ancestrales no tenían las proteínas necesarias para reprimir el crecimiento formando semillas que perduraran en el tiempo. Las plantas con semillas lo hacen mediante un control genético con la fitohormona giberelina (GA). Esta capacidad se logró hace 350 Ma. Hace 380 Ma aparecen los espermatofitos (las plantas con semillas), que tenían óvulos, pero no tenían conos o frutas. Son semillas desnudas (gimnospermas), que no están encerradas. Hace 300 Ma surgieron condiciones áridas, lo que favoreció la latencia de las semillas. Esto permitió que las plantas pudieran colonizar las secas montañas. Las semillas que germinaban en el sotobosque sombrío llevaban una reserva de energía para crecer hasta autosustentarse. Hace 150 Ma las angiospermas comenzaron a encerrar la semilla en un carpelo. El embrión estaba aislado de la atmósfera, protegido de la desecación, lo que demora la germinación por años.

Ventajas de las semillas. En los helechos arborescentes de Gilboa (*Eospermatopteris*), las esporas masculina y femenina eran del mismo tamaño. La fertilización debía ocurrir en terrenos húmedos para lograr nutrientes para el embrión. En cambio, en *Archaeopteris* el gameto femenino era más grande que los masculinos y almacenaba un suministro de alimento para el embrión. Esta diferencia liberó a las plantas del agua y les permitió tener una ventana de tiempo para esperar mejores oportunidades. Las semillas son botes salvavidas arrojados a la deriva, con un futuro incierto, y llevando una planta lista para germinar. Las semillas son como huevos con caparazón duro. Las plantas y animales pasaron de la fecundación externa en el agua (musgos y peces) a un proceso de mayor selectividad, control y protección. Se pasó del azar (fuerza bruta sobre la base de la cantidad) al modelo uno a uno. Un huevo con cáscara les permitió a los animales abandonar el agua y las semillas les permitieron a las plantas llegar a ambientes duros en la tierra firme. Las semillas desarrollaron formas para moverse transportadas por el viento y los animales. Llevan alimento junto con dispositivos para repeler a los herbívoros y están acorazadas para resistir los dientes e intestinos de los animales. En las semillas de las plantas con flor, el cierre es hermético y está construido de 3 tejidos: el alimenticio (endospermo), la protección (cubierta) y el embrión. Cada componente surge de un tejido distinto en la planta fertilizada.

1.6.4. Los bosques del Carbonífero y Pérmico (350-250 Ma)

Innovaciones: hojas grandes. Los árboles son magníficos geoingenieros de carbono. Durante el Devónico los niveles de CO_2 cayeron un 95 % debido a los árboles. Es el inicio del lavado de minerales y carbono hacia el océano donde se enterraban formando sedimentos. El "secuestro" de carbono afectó al clima durante todo el Carbonífero. La agitación climática impulsó cambios en las hojas grandes y planas. Estas hojas son más eficientes para capturar luz y producir fotosíntesis, pero son difíciles de mantener frescas. Necesitan refrigerarse mediante transpiración por los estomas, algo equivalente a la sudoración. Un problema es que el número de estomas está regulado por genes que responden a los niveles de CO_2 (más CO_2 implica menor densidad de estomas). En el Devónico los altos niveles de CO_2 hacían innecesarias las hojas grandes. Pero en el Carbonífero se impulsó el desarrollo de hojas grandes debido a la disminución de CO_2, y gracias a la mejora en las raíces y el sistema vascular para refrigerar.

El fuego. El fuego es un proceso de tres ingredientes: oxígeno, combustible (vegetales) y calor (para la ignición). Sin plantas no hay oxígeno libre ni combustible. La combustión ocurre si la concentración de oxígeno en la atmósfera supera el 13 %. El registro fósil muestra que los incendios comenzaron a ocurrir poco después que la vegetación se estableció en la Tierra hace 420 Ma (Silúrico). Los grandes incendios forestales no se iniciaron con los primeros bosques (360 Ma), porque los niveles de oxígeno en la atmósfera eran bajos. Ocurrieron unos 10 Ma más tarde. En el Carbonífero la concentración de oxígeno llegó al 30-35 %. Esto produjo incendios expontáneos, aun en la vegetación húmeda. Fue un período de fuego fácil, que dio origen al carbón mineral explotado por la minería actual. El período duró unos 20 Ma. Las plantas tenían una relación corteza/madera entre 8/1 y 20/1, lo que contrasta con 1/4 actual. Esto significa un uso extensivo de lignina, llegando al 38-58 % de lignina en la madera. Los insectos no podían digerir la madera y se acumulaba sin descomponerse. El carbón revela cuán común era el fuego, qué plantas existían, cómo era el clima e incluso el contenido de oxígeno y CO_2 del aire.

Los bosques secos. Hacia el final del Carbonífero las selvas exuberantes y los pantanos se redujeron. La tectónica de placas produjo una reducción de las condiciones de efecto invernadero y se originó una edad de hielo con glaciares que se acercaron a los trópicos. Las raíces y hojas grandes secuestraron carbono, lo que ayudó al cambio de clima. Los árboles productores de esporas ya no podían encontrar el agua para reproducirse y las plantas con semillas se expandieron en el Pérmico. Fue el inicio de las plantas modernas.

La preservación de bosques. /// El género *Glossopteris* fue dominante del paisaje de Gondwana. Tenían de 20 a 40 m de altura, con hojas anchas y planas. Un estudio en las montañas transantárticas actuales encontró un bosque de 280 Ma que fue enterrado por cenizas volcánicas. Esto garantizó la preservación hasta el nivel celular, de forma que todavía se pueden extraer algunos

aminoácidos que componían las proteínas de los árboles. *Glossopteris* también se distribuyó en ambientes pantanosos formando las reservas de carbón de Sudáfrica. Arrojó sus hojas que se acumularon en agua ácida con altos niveles de taninos y poco oxígeno. /// Hace 305 Ma aparecieron los ancestros de las coníferas, con troncos leñosos y raíces profundas. Las *Cordaitales* (en la base de las gimnospermas: coníferas, ginkgos y cícadas) llegaron a 50 m de altura y eran similares a las araucarias. En particular, hace 300 Ma un terremoto catastrófico llevó a un bosque por debajo del nivel del mar, donde fue enterrado. Unas 1.000 hectáreas son hoy día una mina de carbón en Illinois (Estados Unidos), hecha de musgos y helechos arbóreos. El bosque habría sido más verde que los actuales, gracias a los abundantes musgos con hojas verdes en todo el tronco y ramas. Es un recordatorio de los grandes bosques convertidos en fósiles de carbón mineral.

Los ciclos solares. Los anillos de los árboles fósiles del Pérmico muestran ciclos de 11 años entre períodos húmedos y secos. Son las fluctuaciones climáticas causadas por el flujo y reflujo de la actividad solar. Cada 11 años la frecuencia de manchas y erupciones solares completa una ronda, lo que altera la intensidad de la luz solar, pudiendo afectar a la composición de la estratosfera y las tasas de formación de nubes. /// Las erupciones volcánicas en Alemania enterraron un antiguo bosque hace 290 Ma. Los anillos de los árboles muestran el crecimiento anual y el ciclo en las tasas de crecimiento. El ciclo tenía una media de 10,62 años, reflejando períodos de incremento y reducción de las tasas de precipitaciones. Hoy día el ciclo solar está entre 10,44 y 11,16 años en los últimos 100 años. Algunos reniegan de esta explicación, dicen que no es posible correlacionar los ciclos de manchas solares y los anillos de los árboles. Aseguran que otros cambios en el sistema climático de la Tierra o daños periódicos por insectos podrían contribuir a la anchura de los anillos de árboles.

Bosques y lluvias: (i) la historia. La evaporación y transpiración de las hojas por los estomas es el primer evento biótico productor de lluvias. Los bosques son los "pulmones del planeta", pero además son las "glándulas sudoríparas". El conocimiento de la relación entre bosques y lluvias es muy antiguo. /// En 1494 (segundo viaje de Colón) las lluvias monzónicas y el calor hacía imposible conservar los alimentos. Colón escribió: "…cada día aparece una nube cargada de una lluvia… hecho que se atribuye a los grandes árboles". Colón recogió en su diario observaciones sobre el clima y mencionó la posibilidad de cambiar el clima mediante la explotación de la madera, eliminando bosques y cambiando el régimen de nubes y lluvia. /// Esta teoría climática se generó en el primer "choque ecológico" en la isla de Madeira (Océano Atlántico). Se convirtió en el primer centro mundial de producción de azúcar, gracias al dinero europeo y los esclavos africanos. Como desde 1450 a 1510 se taló un tercio de la superficie de la isla, la producción de azúcar colapsó por falta de bioenergía (madera) y pérdida de suelo. Años más tarde se reportaba el cambio de clima debido a la deforestación, indicando un clima más templado y con menos calor.

Bosques y lluvias: (ii) la relación. La selva tropical sudamericana desencadena su propia temporada de lluvias utilizando la transpiración. Los vapores de los árboles se oxidan en la atmósfera: reaccionan con el ácido sulfúrico y forman centros de

condensación del vapor de agua (el origen de las nubes). De esta forma contribuyen a enfriar el clima. /// Una forma de seguimiento es mediante el "agua pesada" (agua con deuterio, isótopo del hidrógeno). Como el agua pesada se evapora menos que el agua normal, el vapor del océano tiene menos deuterio que el agua del océano. Pero, el agua que transpira la planta tiene la misma cantidad de deuterio que el agua del suelo. Entonces, el vapor de agua transpirado tiene más deuterio que el vapor de agua del océano. Como los dos isótopos tienen diferentes "firmas" espectrales, se pueden medir desde el espacio. Se encontró que, durante la transición de la estación seca a la húmeda, el agua transpirada es la principal fuente de humedad. Es el combustible para comenzar la temporada de lluvias. El cambio en la cobertura de bosques hace que la temporada de lluvias comience casi un mes después comparado con 1970. Entonces, si la temporada seca se extiende demasiado, el bosque ya no recibirá suficiente agua y los árboles morirán por embolia. Si la deforestación frena el aumento de la transpiración y reduce la estación lluviosa, la región puede pasar a ser una llanura cubierta de hierba como la región pampeana y esta tendrá aún menos lluvias.

1.6.5. Estudio de caso: coníferas y escarabajos

Origen de los escarabajos. Los escarabajos aparecieron junto con las coníferas hace 300 Ma. Hoy son 7.500 especies, cuya mayoría coloniza la corteza y se reproduce en la madera enferma. Hace 220 Ma surgieron los escarabajos comedores de hongos (mycetophagous) y luego los que se alimentaban de algas y animales acuáticos. También aparecen los primeros gorgojos primitivos. La explosión del grupo de coleópteros ocurrió entre 210 y 145 Ma, tanto carnívoros como herbívoros.

Escarabajos enemigos de las coníferas. Al ser de naturaleza social, son depredadores muy eficientes. Las estadísticas indican que desde 1990, las bandadas de una docena de especies de escarabajos de la corteza derribaron 30.000 millones de coníferas desde Alaska a México. Cambiaron las cuencas, ecosistemas y comunidades madereras. Ninguna otra criatura en el planeta puede cambiar un paisaje tan rápido. En el pico del ataque en Alaska la biomasa de escarabajos en el bosque puede haber sido de 20.000 toneladas y arrasaron 10.000 km^2 de bosques. /// En Sudamérica un estudio encontró al menos 6 especies de escarabajos de pinos de Norteamérica que tienen chances de llegar hasta la Patagonia. El estudio examinó 64 especies en total. Un ejemplo histórico a tener en cuenta es la avispa de la madera (*Sirex noctilio*) introducida en Argentina hace más de 30 años, convertida hoy en la principal plaga forestal.

El ataque. El proceso de ataque puede seguirse con el Escarabajo del Pino (*Dendroctonus ponderosae*). Cuando los árboles están sanos las hojas absorben los rayos azules y rojos y reflejan el verde e infrarrojo. Cuando están enfermos tienen menos clorofila y reflejan más luz en todo el espectro. El escarabajo hembra selecciona el árbol bajo estrés por la sequía y libera una feromona que atrae al resto. Durante varias horas, se produce una guerra biológica y química contra las defensas del árbol. El pino reacciona

exudando resina. Cuando la lucha termina los escarabajos ponen sus huevos en los túneles debajo de la corteza. Más tarde, las larvas acaban con el árbol mediante la destrucción de los tejidos vasculares. Los escarabajos transportan bacterias y hongos que infectan al árbol, debilitándolo. Por ejemplo, el Escarabajo del Abeto (*Dendroctonus rufipenni*) puede transportar hasta 10 tipos de hongos, 6 de ácaros y 9 de bacterias.

El fuego es enemigo de los escarabajos. El fuego es un mecanismo de control natural de las plagas de escarabajos. En los bosques naturales, los incendios mantienen el porcentaje de árboles atacables en el 25 %. Pero el equilibrio se desbalancea por la lucha contra incendios. Esto aumentó la población de pinos envejecidos hasta el 50 %. En tanto el aumento de la temperatura (en Alaska llega a 2-3 °C) incrementó la tasa de reproducción de los escarabajos. El ciclo de vida pasó de 2 años a un año. Además, los escarabajos atacan antes siguiendo el cambio climático, cuando las raíces de los árboles todavía están congeladas y no pueden bombear agua para la producción de resina. Esto estimuló a los escarabajos y debilitó a los árboles, lo que redujo la capacidad para producir resina y defenderse. El fuego es beneficioso porque crea un paisaje heterogéneo. Los escarabajos solo pueden reproducirse en un árbol una vez, y cuando el número y tamaño de los árboles varían mucho, es difícil que se desarrolle un gran brote de escarabajos. En un paisaje de árboles uniformes, un estrés repentino o crónico puede volver susceptible de ataque a todo el recurso forestal a la vez.

Los escarabajos en peligro. En tanto hay escarabajos superdepredadores, también los hay en peligro de extinción. /// El 18 % de 700 especies estudiadas de escarabajos de la madera (saproxílicos) en Europa están en peligro de extinción porque los árboles viejos son eliminados del bosque. Necesitan el declive natural de la madera. Son 3.000 especies en total que necesitan de madera muerta y en descomposición en algún momento durante sus ciclos de vida. Son amenazados por la urbanización, el turismo, los incendios forestales y la forestería.

Los escarabajos cultivadores. Con unos 60 Ma practicando la agricultura sustentable de hongos, los escarabajos son expertos en monocultivos. Se trata de una actividad comunitaria y con división de roles (limpieza de túneles, limpieza de suciedad, acicalamiento de otros, etc.). Cuando colonizan un nuevo árbol llevan esporas del hongo para cultivarlo. El Escarabajo de Corteza tiene la capacidad de cultivar hongos en huecos de árboles enfermos. En Argentina la especie nativa Taladrillo Grande (*Megaplatypus mutatus*) afecta a las plantaciones de álamos, Eucalyptus y otras con importancia forestal. Los árboles debilitados producen alcohol y atraen a más escarabajos. Los hongos crecen mejor en un líquido con un nivel de 2 % de etanol. El aumento de las enzimas degradantes del alcohol facilita el crecimiento de los hongos. El alcohol es tóxico para otros microbios que funcionan como "mala hierba" en el cultivo fúngico (p.e., *Aspergillus* y *Penicillium*). Estos hongos generan su propio sustrato alcohólico donde solo ellos prosperan y excluyen a otros. Lo mismo ocurre con la levadura de la cerveza y el vino.

1.7. Plantas con flor: (1) genética y flores

1.7.1. La explosión de diversidad

Las angiospermas ocultas. Es probable que las angiospermas AS (plantas con flor) y las gimnospermas GS surgieran dentro de un grupo de plantas con semillas en el período 350-250 Ma y siguieran líneas independientes. Las AS pudieron originarse en áreas oscuras, húmedas y alteradas, ocupando los nichos de pequeñas hierbas y sin dejar rastros. Los estudios de reloj molecular dan fechas de separación muy antiguas, unos 300 Ma. /// El fósil más antiguo de una AS son granos de polen con 240 Ma (Suiza). Este polen, que se estudió mediante imágenes de alta resolución en 3D, es pequeño, robusto y numeroso y, por lo tanto, se fosilizó mejor que las hojas y las flores. La estructura del polen sugiere que la polinización era mediante insectos (escarabajos). El polen y las esporas están recubiertas de una amalgama de varias cadenas de productos bioquímicos, como ácidos grasos y compuestos fenólicos (esporopolenina). Cuando se los entrelaza forman una masa impenetrable que le da dureza a la capa exterior de las esporas y polen. /// En general, algunas semillas de AS son tan duras que superaron el impacto del asteroide de hace 65,5 Ma. Un estudio permitió indicar que el impacto ocurrió en junio-julio, porque las semillas de lirios de agua estudiados estaban floreciendo en el hemisferio norte.

Flores de hace 174 Ma. /// Un estudio analizó fósiles de 198 flores (*Nanjinganthus dendrostyla*), conservadas en 34 bloques de rocas (Nanjing-China). Se encontró que la característica clave de una AS es la presencia de óvulos cerrados, que son los precursores de las semillas antes de la polinización. Esta flor tan antigua llevó a preguntarse si las AS son monofiléticas, es decir, si este fósil fue un callejón sin salida evolutivo y tiene poco que ver con las AS posteriores.

Las AS se hacen visibles. Para encontrar fósiles de plantas AS hay que llegar a 140 Ma en reductos ecuatoriales donde las GS eran dominantes (cícadas, ginkgo y coníferas). Hoy día las cícadas y ginkgo están encerradas en reductos pequeños y con muchas especies en vías de extinción. La verdadera explosión de especies se demoró hasta 110-90 Ma cuando en los trópicos las plantas del taxón *Rosidae* (robles, hayas, baobabs y arces) lograron el dominio ecológico. Más tarde, hace 70 Ma, el 60-80 % del polen ecuatorial era de AS, pero en los trópicos era la mitad (30-50 %). La causa se atribuye a la limitación estacional de luz y humedad en las latitudes altas (hacia los polos). El polen fósil con 96 Ma indica que, como en la actualidad, el 60 % de las AS eran polinizadas por insectos. Hoy las AS con 350.000 especies tienen más diversidad que las GS con 1.000 especies (la mayoría coníferas). Pero en los biomas boreales (tundra) las AS son minoría como cantidad de especies y biomasa. Sigue generando discusión por qué no lograron las AS superar los obstáculos para vivir en las zonas de latitudes altas.

El caso de *Archaefructus*. Este fósil tiene 125 Ma, pero no corresponde a la AS más antigua. Su importancia radica en que el fósil está completo con raíces, brotes, hojas, flores y semillas en la misma losa. Es una maleza de estanques con las partes femeninas cerradas dentro de una estructura carnosa protectora (el carpelo), lo que identifica a una AS. Los granos tienen variedad

de formas y tamaños, y algunas formas son exclusivas de las plantas con flores. Es una herbácea acuática de agua dulce y se conocen tres especies. Se la considera una planta basal porque no tiene pétalos o sépalos (los sépalos son hojas que protegen la base de los pétalos). Además, los órganos reproductivos (carpelos y estambres) se encuentran en un tallo alargado en lugar de estar en el centro de una flor. Una interpretación diferente dice que el tallo alargado sería una inflorescencia cuyas flores tienen estambres (macho) debajo y flores con pistilos (hembra) arriba. Se discute también si las flores estaban sumergidas o superaban la superficie del agua.

El caso de *Amborella trichopoda.* /// El estudio genético del ADN de cientos de especies de plantas reveló que esta especie viviente es la AS más "primitiva". Viene desde la base de la filogenética de las plantas con flor y se separó del resto hace 130 Ma. Es probable que preserve las características de las primeras plantas con flor. Hoy día, Amborella vive aislada en la isla de Nueva Caledonia (Océano Pacífico) desde hace 55 Ma. Es un arbusto de hojas perennes con diminutas flores de color crema y bayas rojas. Vive en el sotobosque en contacto con algas, líquenes y musgos. Muestra caracteres previos a las plantas con flor modernas. Por ejemplo, carece de conductos como xilema y floema; y los carpelos no están cerrados del todo. Esto es significativo porque se cree que el carpelo se originó a partir de una estructura plana, similar a una hoja, con óvulos en sus márgenes. Esta estructura se cerró y envolvió, creando un ovario hueco y cerrado con uno o más óvulos. Amborella está más cerca de las GS que cualquier otra planta viva. /// El estudio del genoma mitocondrial de esta "especie reliquia" encontró genes de otras plantas y algas verdes, pero no de hongos. Es un caso de transferencia horizontal de genes entre las plantas y algas. El intercambio de genes es de tal magnitud que por cada gen propio tiene seis genes de plantas que crecen cerca. No queda claro si este intercambio es la causa de la aparente estabilidad de la especie. Como vive en un ambiente húmedo plagado de vecinos (plantas, algas y líquenes) se interconectan de forma que pueden absorber material genético de otros organismos.

Las razones. La diversificación de las plantas con flor fue tardía y explosiva. Recién hace 140 Ma hay registros fósiles y muestra una rápida diversidad. Hay varias interpretaciones para esta explosión, pero ninguna satisface a todos.

(1) Sesgo del registro fósil. Darwin se refirió a la explosión de diversidad en las angiospermas AS como un "abominable misterio", debido a la falta de fósiles de flores. La aparición repentina no era compatible con una evolución lenta y acumulativa. Darwin sugirió que quizás evolucionaron en un lugar remoto no explorado todavía. También podría deberse a un sesgo en el registro fósil debido a que eran plantas frágiles en un ambiente de bajo potencial de preservación.

(2) Un cambio ambiental. La explosión de las AS puede relacionarse con la actividad tectónica (división de Gondwana), la configuración de los océanos, la disminución del oxígeno en los océanos, la actividad volcánica (aumento de CO_2), el aumento de temperatura global, el aumento del nivel del mar, y la desaparición de los hielos polares. En esa época las AS se hicieron más resistentes a la sequía, con hojas reducidas en tamaño, una capa externa en las semillas que las protegía de la sequedad, la aparición de haces vasculares más eficientes en la conducción de agua y una vida en selvas con marcada estacionalidad.

(3) Relación con los dinosaurios. Las plantas con flor pudieron evolucionar gracias a los hábitos alimenticios de los dinosaurios. Antes de 140 Ma, los herbívoros eran saurópodos que se alimentaban de coníferas adultas y liberaban espacio para los renovales. Luego la población de herbívoros cambió a los ornithischios que pudieron aumentar la mortandad de renovales jóvenes. Entonces se crearon claros en la cobertura de plantas y surgieron nuevos ambientes. La estrategia de vida corta pudo resultar ventajosa para las AS en aquellos ambientes.

(4) Relación con los insectos. La simbiosis con insectos permite una polinización sobre flores con menos producción de polen. También facilita la dispersión de granos usando una cobertura adherente al cuerpo de los insectos. El polen es de mayor tamaño que el que puede dispersar el viento. Se cree que desde el inicio se tenían mecanismos para impedir la autofecundación. Los insectos permiten un intercambio genético más lejano y entre poblaciones pequeñas.

(5) Relación con los mamíferos. Un estudio analizó los dientes de mamíferos para conocer el tamaño y los hábitos alimenticios. Los primeros en diversificarse fueron los insectívoros, debido a los nichos donde coexistían insectos con flores y frutos. Los mamíferos insectívoros retrasaron la evolución de los herbívoros hasta que las AS lograron el dominio.

(6) Ventajas reproductivas. Otra hipótesis dice que las AS tienen tasas altas de mutaciones y generan una rápida adaptabilidad a diferentes condiciones ambientales. Una adaptación puso ser acelerar la vida, lo que se relaciona con la novedad de la doble fertilización. Esta hipótesis supone que no pudo lograrse la explosión hasta no acumular una cantidad de novedades que fuera disruptiva.

(7) Beneficios colaterales. Las plantas AS crearon nuevos ecosistemas y fueron una oportunidad para otros actores. /// Un estudio sugiere una transformación sustancial de los ecosistemas hace 100 Ma con una transición a bosques húmedos y tropicales. Estos bosques fueron ideales para las plantas hepáticas (epífitas que viven en troncos y hojas) y los escarabajos que diversificaron sus dietas con la explosión de AS. Un tipo de escarabajos aprovechó las flores más grandes y otro tipo la abundancia de estiércol. El origen del estiércol eran las hojas grandes que alimentaban a los mamíferos herbívoros. El estiércol es más nutritivo que la hojarasca usada por sus antepasados. Los escarabajos coprófagos pudieron alimentarse de estiércol de dinosaurios, pero hoy no hay escarabajos peloteros que se alimenten de estiércol de aves o reptiles. Parece que necesitaron del estiércol nutritivo de los mamíferos para cambiar de dieta.

1.7.2. Las innovaciones (i): las piezas básicas

Las novedades en angiospermas. Las angiospermas AS introducen varias novedades frente a las gimnospermas GS, sea en las flores y polinización (mediante animales), en los frutos (carnosos) y semillas, en la fotosíntesis y las hojas (anchas), en la fertilización (doble), en una vida corta (anual), en las praderas y pastos (gramíneas). /// Un estudio trabajó con el genoma de las mitocondrias de 3 plantas (*Magnolia estrellada*; *Calycanthus floridus* y *Liriodendron tulipifera*). El objetivo era reconstruir la evolución

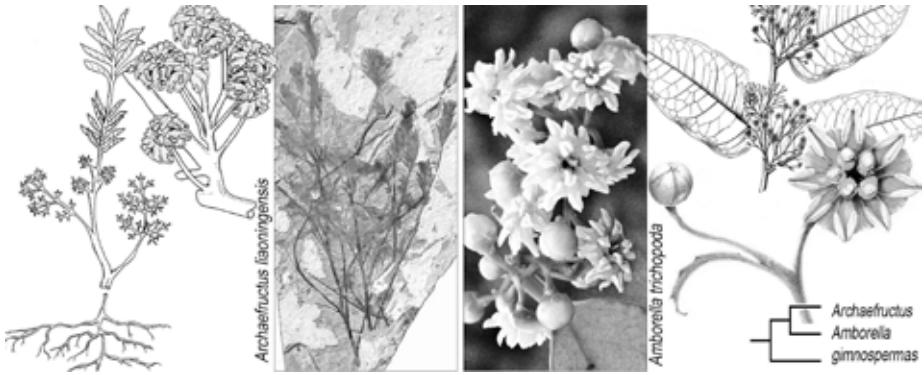
del Tulípero (*L. tulipifera*) durante 200 Ma. Se trata de la evolución más lenta conocida. Se identificaron varias características que se suponen estaban en las plantas con flor ancestrales, entre ellas 41 proteínas. /// Las AS exhiben mayor diferencia entre tamaños de genoma que las GS. Los estudios comparativos muestran que las AS tienen una variación de 2.400 veces entre los extremos en tamaño del genoma. En tanto, en los helechos, la diferencia es de 196 veces y en las GS es de 16 veces. El mayor rango permite un mayor ajuste de la fisiología al ambiente.

(1) La polinización y las flores. Las GS dependen casi por completo del viento para transportar el polen masculino a las plantas con conos femeninos (polinización indirecta). El viento es impredecible y para compensar se necesita producir mucho polen. En las AS las flores tienen la colaboración de insectos, aves y mamíferos (polinización directa). Se generó una coevolución de las flores y los polinizadores, así como con los dispersores de semillas. Se trata de una relación de múltiples variantes y con manipulación mutua. Mientras la GS son unisexuales, las AS pueden ser también bisexuales.

(2) Las semillas. Las semillas están en la base de las GS y AS. El embrión está provisto de tejido nutritivo (endospermo) y protegido por una cubierta. En las GS el endospermo se prepara antes de la fertilización y a un ritmo lento. En las AS el endospermo se desarrolla después de la polinización y en forma muy rápida. El endospermo es un tejido lleno de nutrientes que sostiene el crecimiento del embrión. Dependiendo de la especie está lleno de almidones, proteínas, lípidos o aceite. El endospermo forma la mayor parte del arroz, trigo, maíz y otros granos. Proporciona el 70 % de las calorías que se consumen a nivel global. /// Un estudio trabajó con microscopía (tomográfica por radiación de rayos-X desde sincrotrón) para examinar fósiles de una manera no destructiva. Se estudiaron 250 semillas maduras de unos 75 taxones de AS de hace 100 Ma. Se encontró que los embriones eran pequeños, lo que es consistente con una latencia que permitiera sobrevivir a condiciones ambientales adversas y colonizar hábitats perturbados.

(3) La fertilización. En las GS hay una fecundación simple, pero en las AS hay una doble fertilización. Cada grano de polen produce dos espermatozoides; uno fertiliza el huevo y se convierte en el embrión de la planta, y el otro activa el crecimiento del endospermo como alimento para el embrión. Esto tiene ventajas porque el embrión y el acopio de suministros son simultáneos; el tejido nutritivo se desarrolla solo si hay fertilización con lo que se conserva energía. En cambio, las GS producen semillas (cono del pino) que se cargan de nutrientes antes de la fecundación, lo que alarga el proceso reproductivo y acopia energía independiente de la fertilización. Si no hay fertilización, los recursos dedicados al tejido nutritivo se pierden.

(4) El tronco, ramas y hojas. El sistema vascular transporta agua y minerales. En las GS son traqueidas y en las AS son conductos vasculares más eficientes. Las GS son todos árboles de tronco leñoso (mayoría coníferas) y la AS pueden tener tallo leñoso o ser herbáceas. Las hojas en las AS aumentaron la complejidad de las nervaduras, la distribución de nutrientes y agua y la productividad de la fotosíntesis. En forma individual, las hojas son más eficientes, aunque la cantidad de agujas en algunas coníferas pueden compensarlo con mayor superficie. La mayor productividad puede explicar por qué las AS



172. Las primeras plantas con flor. *Archaefructus* (izquierda) es un fósil completo de una angiosperma cercana al origen del grupo y *Amborella* (derecha) es una planta actual similar a las primeras angiospermas.

son más exitosas en los cinturones tropicales que en las zonas frías.

(5) Estrategia de vida rápida. Las GS son perennes y viven muchas temporadas. Muchas AS adoptaron una vida anual. Esto pudo jugar a su favor a la hora de competir hace 140 Ma. Las GS son leñosas, de crecimiento lento y ciclo de vida largo (estrategia de acumulación). Las AS son en su mayoría herbáceas, de crecimiento rápido y ciclo de vida corto (estrategia de bajo costo). /// Para la agricultura las gramíneas perennes (larga vida) serían un gran ahorro de energía. Los soviéticos estaban tratando de criar un trigo perenne desde la década de 1930. La diferencia entre ambas plantas está en dos genes inductores de flores. Si se apagan los genes la planta anual se convierte en perenne. Una planta anual usa la estrategia de rápido crecimiento y reduce las estructuras permanentes. Busca maximizar la cantidad de semillas en el menor tiempo posible. En cambio, las plantas perennes construyen estructuras como brotes, bulbos o tubérculos que invernan, que contienen células madre que aún no están especializadas. En la siguiente temporada se pueden convertir en tallos y hojas partiendo de una reserva de células madre no especializadas.

(6) El tamaño del genoma. El éxito metabólico de las AS en la productividad fotosintética se debe al menor tamaño del genoma y las células. /// Un estudio comparó cientos de especies y encontró que la reducción del tamaño del genoma comenzó hace 140 Ma. La reducción del genoma contribuyó a la diversidad y le confirió una ventaja metabólica. Podían tener células más pequeñas, lo que permitió reducir el volumen. Permitió tener mayor densidad de estomas y de nervaduras en las hojas. De esta forma el suministro de agua y nutrientes puede ser más eficiente. La baja en la concentración de CO_2 en la atmósfera contribuyó a que estas modificaciones fueran una ventaja competitiva.

1.7.3. Las innovaciones (ii): duplicación del genoma

La "replicación" del genoma. Cuando una célula se divide, el genoma se replica y cada copia se usa en una célula hija. /// Una teoría dice que la replicación es como un espejo que refleja la historia evolutiva, los primeros genes que se replican son los más antiguos. Cada nuevo gen tiende a replicarse después de los ya existentes, causando la acumulación de capas sucesivas de nuevos genes. Cuanto más tarde se copie el material genético, mayor será la probabilidad de que el ADN se dañe y de que se acumulen mutaciones. De esta forma, los genes más antiguos, que son vitales para la vida, se encuentran en regiones protegidas que acumulan menos mutaciones y se replican temprano. Esto también permite que los genes más recientes evolucionen mucho más rápido que los anteriores. Las regiones que se replican tarde son zonas en el genoma que actúan como laboratorios evolutivos, donde pueden adquirir nuevas funciones sin afectar procesos esenciales.

La "duplicación" del genoma. La duplicación del genoma consiste en repetir genes o el genoma completo en la misma célula. La mayoría de los organismos son diploides, tienen dos conjuntos de cromosomas, cada uno heredado de un padre. La poliploidía es una mutación especial en la cual se heredan más de dos conjuntos completos de cromosomas. La poliploidía es rara entre los mamíferos, común entre ciertos grupos de peces y anfibios y omnipresente entre las plantas con flor. Un evento de duplicación del genoma completo (diploidía) provoca la muerte inmediata o la extinción posterior. Pero, si se sobrevive, se tienen genes adicionales para evolucionar, pudiendo conferir ventajas. Se dijo que es como obtener un conjunto extra de legos para hacer algo nuevo sin desmontar lo construido. La mayoría de los genes duplicados acumulan mutaciones muy rápido y aumenta la posibilidad de perderse por selección natural. Algunos genes duplicados adoptan nuevas funciones; otros subdividen la carga de trabajo obteniendo una mayor eficiencia y especialización.

Poliploidía en los animales. En los animales la poliploidía puede ocurrir cuando dos espermatozoides fecundan un óvulo. Para los embriones animales, el resultado suele ser la muerte. Se llama "trastorno general del desarrollo" y suman el 5 % de los abortos involuntarios humanos. Entre los mamíferos hay un solo caso conocido de duplicación exitoso es el roedor Vizcacha Roja (*Tympanoctomys barrerae*) que vive en los Andes de Argentina. Tiene 4 copias del genoma (es tetraploide). Se conocen unos pocos cientos de casos de poliploidía en otros animales.

Poliploidía en las plantas. Las plantas parecen inocuas a la duplicación, quizás porque tienen planes corporales más flexibles y tolerantes que en los animales. Entre el 50 y 70 % de las plantas son poliploides, incluyendo el 99 % de los helechos y el 80 % de las gramíneas (arroz, trigo, cebada, avena y maíz). /// Por ejemplo, el trigo domesticado es el resultado de duplicaciones e hibridizaciones. Un ancestro del trigo silvestre (*Triticum urartu*) era diploide con 14 cromosomas. Hoy se siembra trigo tetraploide de 28 cromosomas (*T. durum*) y hexaploide de 42 cromosomas. (*T. spelta*). /// Las plantas ancestrales tienen un bajo nivel de redundancia genética. Por ejemplo, el genoma de la Hepática Común (*Marchantia polymorpha*)

tiene 20.000 genes. En las AS, la duplicación es un elemento que diferencia a las especies de rápida evolución. Por otro lado, el trigo tiene cerca de 95.000 genes, 5 veces más que la hepática. Los estudios del genoma deben superar la dificultad de la evolución que tiende a eliminar algunas huellas, por lo que la señal se vuelve difícil de distinguir del ruido. /// Un caso interesante es la planta carnívora de vejiga, ya que su ADN está casi libre de ADN basura. No tiene rastros de ADN extraño a pesar de su forma de alimentación y de tener tres rondas de duplicación del genoma.

El caso de Amborella. El estudio del genoma de *Amborella* sugiere que las primeras AS aparecieron con un evento de duplicación completo del genoma (poliploidía). Es posible que la poliploidía sea el equivalente del bigbang para las plantas con flor. /// El evento principal de poliploidía en las AS ocurrió hace 150-125 Ma, coincidente con la explosión de diversidad. Pero hay indicios de eventos anteriores, por ejemplo, en el ancestro de las plantas de semillas, ocurrió hace 319 Ma y en el linaje de plantas con flor, hace 192 Ma. Estos valores surgen del análisis de varios cientos de genes. Las AS ancestrales debieron tener la cartera básica de genes para hacer flores, incluidos 21 genes MADS-box que ayudan a determinar cada parte de la flor. Pero *Amborella* tiene 36 genes MADS-box y otras plantas tienen aún más. Estos genes adicionales allanaron el camino para flores más complejas y coloridas.

El caso de Arabidopsis. El genoma de Arabidopsis muestra restos de tres o cuatro duplicaciones del genoma; en el álamo (*Populus trichocarpa*) hay dos; en las legumbres, los eventos son varios; se mencionan tres eventos en el linaje de las vides; serían uno o dos en el arroz (*Oryza sativa*). /// En Arabidopsis se encontró una duplicación especial (endorreduplicación) cuando hay un daño en los tallos. Entonces una célula procede a duplicar su ADN una y otra vez, sin dividirse en dos células. Esto genera células más grandes con múltiples fábricas de energía para llevar a cabo una variedad de tareas. Así pueden crecer más, producir glucosinolatos (compuesto químico sulfuroso y amargo de la mostaza), producir más flores, tallos y semillas. Poco después de la formación de los genes duplicados, unos grupos metilo CH_3- se unen a la región reguladora de este gen y lo bloquean (es la base de la epigenética). Cuando un gen está "metilado", está protegido de la selección natural, lo que permite que el gen permanezca en el genoma sin actividad.

El caso de la Calabaza (género *Cucurbita*). Estas plantas reúnen el genoma de dos especies *C. maxima* y *C. moschata*. Hoy se considera diploide (tiene dos copias de cada cromosoma), pero entre 20 y 3 Ma las dos especies ancestrales se combinaron. Así se creó una especie con cuatro copias de cada cromosoma desde dos especies diferentes (alotipos). Normalmente, este tipo de genoma experimenta una reducción de tamaño con pérdida de genes, llevando a la planta a diploide. Algunas veces, uno de los genomas dominará sobre los otros, reteniendo más genes (el caso del maíz y algodón). En la calabaza se perdieron genes duplicados al azar de los dos diploides contribuyentes.

El caso del Kiwi. Un estudio comparó los genomas del kiwi (*Actinidia deliciosa*) con el café y las uvas, con quienes comparten un ancestro común y grandes porciones de información genética. El genoma del kiwi contiene cuatro o cinco copias de un gen único

del café y la uva. El kiwi es el resultado de la duplicación del ADN en dos eventos separados hace 57-50 Ma y 20-18 Ma. Los genes multiplicados corresponden a las instrucciones para sintetizar y reciclar la vitamina C, por lo que produce tanta vitamina C como una naranja. La vitamina C ayuda al crecimiento y resistencia de la planta. El evento de duplicación en el kiwi es la duplicación múltiple de los propios genes, en lugar del mestizaje de la calabaza. El banano, la papa y la caña de azúcar son del tipo del kiwi, mientras que el trigo, algodón y las fresas son del tipo de la calabaza.

1.7.4. Las innovaciones (iii): la belleza manipuladora

La primera flor. Que una flor es una estructura de hojas modificadas es un concepto que tiene 200 años. Hoy se sabe que cuando mutan algunos genes involucrados en el desarrollo de las flores, surgen estructuras similares a hojas en lugar de flores. Así que el programa genético de desarrollo de una hoja debió cambiar para generar una flor. /// Un trabajo de reconstrucción de la primera flor se realizó con el aporte de 792 especies. La primera flor ancestral fue descripta como similar a una magnolia que vivió hace 140 Ma. No tenía distinción entre pétalos y sépalos (se llaman tépalos, como en el tulipán). La diferenciación llegó más tarde para ayudar a atraer a los polinizadores. Los tépalos, en grupos de tres, rodeaban los órganos sexuales (estambres y carpelos) colocados en el centro. Eran flores bisexuales, con más de cinco órganos reproductores femeninos (carpelos) y más de diez órganos masculinos (estambres). Las flores unisexuales debieron surgir más tarde como respuesta a los polinizadores animales. La polinización de las plantas por los insectos comenzó hace 300 Ma y se generalizó hace 100 Ma con las flores. La difusión de enfermedades mediante virus a través del polen podría haber comenzado también en aquel período.

El color de las flores. Los pétalos de las flores, las alas de mariposas o las plumas de las aves, tienen colores que responden a pigmentos que absorben la radiación solar o a estructuras que reflejan la luz (iridiscentes). En las plantas, el principal color es el verde de la clorofila y el amarillo y rojo de las hojas en otoño. Se cree que los colores en las plantas (flores y frutos) no se expresaron hasta hace 100 Ma, cuando comenzó la relación con los polinizadores y dispersores de semillas. La percepción de los colores es diferente entre los polinizadores y el hombre, teniendo en cuenta el infrarrojo y ultravioleta. El color negro puede ser deslumbrante visto en el UV. Los colores en las plantas pueden cambiar por factores ambientales (latitud, temperatura o el suelo). /// Un estudio recogió datos de frutos maduros y hojas de 97 especies de plantas en Uganda y Madagascar. Se encontró que los colores son al azar en las frutas de especies relacionadas. Sin embargo, las frutas consumidas por mamíferos (monos y simios) son más verdes. Las frutas preferidas por las aves se reflejan más en el rojo (los rojos son más fáciles de ver contra el follaje verde). Así que el color tiene que ver con el tipo de animal relacionado y no con la familia de plantas.

La iridiscencia de las flores. El azul es un color raro en las flores porque los pigmentos azules tienen una química alcalina y la vida tiene un metabolismo ácido. Algunas flores



174. Las flores. Se muestra la reconstrucción de una hipotética primera flor de hace 140 Ma (izquierda) y las partes de una flor típica moderna (derecha). /// La reconstrucción usó 21 características de flores actuales. Aquella flor era hermafrodita (bisexual) y tenía simetría radial. Tenía más de 2 verticilos (conjunto de 3 hojas que brotan de un mismo tallo) con 3 órganos periantos (conjunto de hojas que forman la envoltura de una flor), y más de 2 verticilos de 3 estambres y 5 carpelos en forma de espiral.

o frutas (arándanos) parecen azules, pero son azul-violeta. El pigmento orgánico del color azul es la antocianina. Solo se mantiene azul en un medio neutro; en uno alcalino se torna violeta, y en uno ácido, es rojizo. /// El color azul-violeta proviene de estructuras de nanoescala (no son pigmentos), pero que crean ilusiones mediante la reflexión de la luz. En los pétalos se debe a redes de difracción irregulares (filas de crestas similares a las pistas de un CD). No es una matriz regular de crestas porque crearía una verdadera iridiscencia, cambiando de color dependiendo del ángulo. Las imperfecciones de las estructuras biológicas, con variaciones de altura y espaciado de las crestas, debilitan o destruyen la iridiscencia. Un estudio encontró que las abejas responden a la iridiscencia imperfecta de los pétalos. En los peces y aves azules el color es por la iridiscencia de las escamas y plumas. Las flores azules en los mercados (rosas), son creaciones agrícolas. Las petunias tienen pétalos rojos o violetas (atractivo para polinizadores) y mutantes azul (menos atractivo). /// La estructura de los cloroplastos puede dar colores iridiscentes. Por ejemplo, una Begonia (*Begonia pavonina*) tiene cloroplastos con discos (tilacoides) que se apilan en una disposición más regular de lo habitual. Este apilamiento forma cristales que reflejan la luz azul, dando a las hojas un brillo iridiscente. Además, concentran las longitudes de onda verdes y rojas por lo que absorben un 10 % más de energía.

La belleza emocional. Las flores son el producto de la evolución para atraer a los polinizadores. En la relación con los humanos sufrió un proceso de autodomesticación, similar a otros cultivos de la agricultura. Es posible que las flores silvestres más bonitas sobrevivieran y prosperaran porque no fueron quitadas como las malezas por los primeros agricultores. Las flores explotan un nicho emocional; son fuente de placer e inductor de emociones positivas (¿solo en los humanos?). Son las mascotas

del mundo de las plantas. Muchas flores domesticadas nunca serán polinizadas, no son seleccionadas para esto. /// Muchos estudios de psicología demuestran la manipulación que hacen las flores de las emociones. En un estudio se les hizo un regalo a 147 mujeres. El 100 % de las recibieron flores, sonrió; las que recibieron frutas sonrieron en un 90 %; de las que recibieron velas sonrió el 77 %. En otro estudio se trabajó con 122 hombres y mujeres y se les hizo un regalo de flores, o un bolígrafo o nada. Se realizó en el ambiente cerrado y reducido de un ascensor. Quienes recibieron flores sonreían más, hablaban más y se paraban más cerca (empatía). En un estudio diferente se entregaron flores a 113 hombres y mujeres. Cuantas más flores se entregaban más sonrisas se recibían. Este es el efecto de las flores sobre las emociones humanas. Quizás, es posible que las flores también exploten las emociones de los animales, obteniendo el servicio de polinización a cambio de un placer estético.

1.8. Plantas con flor: (2) hojas y fotosíntesis

1.8.1. Las innovaciones (iv): las nervaduras de las hojas

¿Cuántos cotiledones? Las angiospermas AS se dividen en dos grupos de uno y dos cotiledones. El cotiledón es la primera hoja que sale de la semilla y es propia de la semilla obtenida desde las reservas del endospermo. Es una herencia materna directa. Las monocotiledóneas (un cotiledón) forman plantas con hojas angostas y nervaduras paralelas (trigo y maíz). En cambio, las dicotiledóneas (dos cotiledones) tienen hojas anchas con nervaduras ramificadas. Entre las primeras están las palmeras y herbáceas. Las segundas forman árboles leñosos que pueden crecer siempre en grosor. Otra diferencia es la estructura de los haces vasculares en las ramas y tronco. En las primeras, los haces están distribuidos en forma de red y en las segundas, están agrupados en forma radial. Durante la evolución, las monocotiledóneas surgieron del grupo ancestral de dicotiledóneas. La división se estimó en 134 Ma basados en el reloj molecular. Forman un grupo monofilético y las ventajas de esta transformación no están claras, aunque se cree que tiene que ver con el hábitat acuático.

La densidad de nervaduras. Las AS mejoraron las herramientas de las GS para el intercambio de gases en las hojas. La clave está en la red de nervaduras para el intercambio de líquidos. Las nervaduras tienen funciones de soporte (mantienen la hoja levantada), de circulación (distribuyen agua desde las raíces), de alimentación (llevan azúcares a distintas partes de la planta) y de comunicación (llevan señales químicas). Las AS tienen mayor densidad de nervaduras lo que refleja cuántos recursos se invirtieron. Esto implica menor distancia entre nervaduras, lo que asegura mejores suministros de recursos a todos los puntos de la hoja. También hay mayor cantidad de bucles (regiones cerradas por nervaduras) que ofrece mayor resiliencia a las hojas. La conectividad repetida implica caminos alternativos para acceder a toda la superficie de la hoja.

La variedad de hojas. /// Un estudio trabajó con 300 especies de hojas fósiles de plantas vasculares en el período 400-252 Ma. Se analizaron los patrones de las hojas y se identificó un aumento gradual en la complejidad con dos fases. La primera fase muestra plantas trepadoras en hábitats húmedos con hojas similares a las plantas con flor modernas en tamaño, forma y nervaduras. La segunda tiene un aumento en la riqueza de especies manteniendo la variedad de tipos de hojas. Existió una caída de diversidad hace 320-300 Ma pero que no afectó a la complejidad de las hojas.

La evolución de las nervaduras. /// Un estudio analizó la densidad de las nervaduras de las hojas fósiles. Se encontró que la capacidad hidráulica foliar de las AS aumentó en varias oportunidades. En el período 130-100 Ma, las hojas tenían una densidad baja, similar a los helechos y GS dominantes. Los valores modernos típicos de los árboles selváticos aparecen después de la extinción de 65,5 Ma. El cambio ecológico del ecosistema se demoró aún más, llegando a una mayor densidad de nervaduras lo que aumentó la provisión de agua y captura de carbono. Para llegar a los gigantescos árboles con flor tropicales actuales se requirieron dos impulsos, hace 100 y 35 Ma. Entonces los árboles con flor superaron un metro de diámetro y llegaron a duplicar la densidad de nervaduras en las hojas. /// Un estudio analizó las hojas del dosel de bosques actuales midiendo la densidad de nervaduras de 132 especies. Se comparó las hojas del dosel con la hojarasca del suelo del bosque. Se encontró que la densidad de nervaduras y el metabolismo (transpiración y fotosíntesis) es mayor en el dosel. También se comparó con hojas del período 132-58 Ma para determinar cuándo las plantas con flor llegaron al dosel del bosque. Se encontró que ocurrió al final de este período.

El tamaño de las hojas. Las hojas tienen dos tendencias contrapuestas; crecer tan grandes como lo permite la disponibilidad de agua y no crecer más de lo que permite el calor producido por la fotosíntesis. /// Un estudio de 7.670 especies de plantas encontró que el tamaño debe prevenir además el riesgo de congelamiento por la noche. Se correlacionó el tamaño de la hoja, las temperaturas diurnas y nocturnas, la lluvia y humedad. Se encontró que evitar las heladas nocturnas es tan importante como evitar el estrés por calor en el día. Este equilibrio depende de dos factores: la cantidad de agua que tiene la hoja para enfriarse por transpiración y la cantidad de aire inmóvil (capa límite) que rodea cada hoja y actúa como un aislante. Las hojas grandes tienen una capa límite más gruesa y son más susceptibles a temperaturas extremas, por esto van bien en climas tropicales donde contrarrestan el calor con la transpiración.

El transporte en el floema. Los azúcares producidos en las hojas se distribuyen mediante las nervaduras del floema. Cuanto más grandes son las hojas, mayor es la presión y más rápido se moverán en la planta. Pero el floema en tallos y ramas actúa como un cuello de botella. Luego de un umbral, aumentar el tamaño de las hojas no aumenta la velocidad de intercambio. Los árboles altos alcanzan el límite con hojas más pequeñas, porque los azúcares tienen que moverse por un cuello de botella más largo. El rango del tamaño de las hojas (menor y mayor) se estrecha con el aumento de la altura. Cerca de los 100 m de altura, el límite superior coincide con el inferior y no se pueden construir hojas viables. Ciertas mutaciones hacen que las hojas engorden por retención de azúcares. Esta acumulación de grasa puede ocurrir por disminución del transporte de azúcar en las hojas, por la limitación en la

conversión de azúcar en almidón o el metabolismo de los lípidos.

Las hojas homeotérmicas. Los mamíferos son endotérmicos (generan calor mediante la quema de azúcares y grasas), pero los árboles no lo son. Sin embargo, las hojas logran manejar la temperatura enfriando por transpiración o calentando por absorción de luz. /// Un estudio examinó 39 especies de árboles de diferentes climas. Se encontró que las ramas y hojas mantienen una homeostasis (temperatura constante) lo que favorece la eficiencia de la fotosíntesis, con máximo en 21 °C. La latitud o la estación del año tienen un papel pequeño o nulo. En climas fríos las hojas se calientan y en climas cálidos se enfrían. /// En Suiza se midió que la temperatura del dosel es 4-5 °C más alta que el aire ambiente. En los estudios se usaron isótopos de oxígeno para estimar la temperatura de la hoja, junto con imágenes térmicas infrarrojas. /// En Nepal, una planta (*Rheum nobile*) que vive a 4.300 m de altura tiene una temperatura en las hojas que se midió en 10-14 °C. Se comprobó que la probabilidad de germinar de los granos era mayor con el polen a mayor temperatura. Por lo tanto, el aumento de temperatura es importante para la reproducción de la planta.

1.8.2. Las innovaciones (v): la forma de las hojas

Hojas de distinta forma. Los ángulos en el borde de las hojas desempeñar un papel en la intercepción de la luz del sol. Las hojas más redondas tienen una mayor intercepción de luz y una mayor ganancia de carbono. Los genes y fitohormonas que crean el patrón de crecimiento juegan a promover y suprimir. Cada punto en crecimiento libera la fitohormona auxina y esto determina la orientación del crecimiento. Si se aplica auxina en forma externa al borde de una hoja de tomate, se perderá el patrón dentado normal. /// El tipo de relación mutua entre dos sustancias que se inhiben entre sí es un mecanismo muy común de control de retroalimentación. La sustancia que predomina es la que determina la acción. Cuando en Arabidopsis se sobreexpresa el gen de la auxina se crean hojas, flores y semillas más grandes. Un estudio trabajó con Arabidopsis para encontrar la causa de la forma de las hojas. Se aisló un péptido (EPFL2) que, junto a su proteína receptora (Erecta), controla la cantidad de auxina en la formación del borde de las hojas. En hojas donde el péptido está inactivo, la hoja se vuelve redonda sin dientes. /// Un estudio analizó 182.000 hojas de 141 familias de plantas en 75 lugares del planeta. Se dividió cada hoja en dieciséis partes para su estudio y se encontró que la forma de las hojas no es al azar; la forma permite predecir el lugar de origen. Un árbol de ambiente frío y con abundante agua tiene hojas más grandes y con más dientes en los bordes. La forma de una hoja está determinada por las diferencias en las tasas de crecimiento en los bordes. Hay formas de hojas que nunca existirán.

Las hojas y el clima. /// Un estudio de 500 hojas de un arbusto australiano (*Dodonaea viscosa*) guardadas en museos permitió saber que el ancho de la hoja se redujo un 40 % en 127 años. Esta variación equivale a un corrimiento de 300 km hacia el sur, ya que las hojas del norte son más anchas que las del sur. Se propusieron 3 posibles explicaciones: la plasticidad fenotípica, la migra-

ción de semillas o una adaptación evolutiva. Si el cambio climático vuelve a una región más cálida y seca, las hojas pequeñas serán favorecidas. /// Un estudio examinó más de 4.000 hojas en un gradiente de elevación de 3.200 m en Perú. Se encontró que el cambio climático hará que las hojas se vuelvan más delgadas, se oscurezcan y absorban más energía. Las hojas más delgadas absorben más energía y serán más oscuras, bajará el albedo y el calor aumentará. Esto también aumentará el sistema de refrigeración de las plantas incrementando la transpiración y evaporación y aumentando el estrés hídrico.

Las hojas y los desiertos. La desertificación es causada por la sequía, el cambio climático, la labranza en la agricultura, el pastoreo excesivo y la deforestación. Pero desertificar no produce un desierto, visto como ecosistema. El exceso de pastoreo se considera una causa de desertificación, pero hay evidencia de que los animales salvajes y domésticos mejoran la fertilidad y la cubierta vegetal. Ante la ausencia de agua una estrategia es reducir el área donde se pierde. Las espinas de los cactus son estructuras fibrosas, que derivan de las hojas. Sus funciones son varias: pueden hacer fotosíntesis, dar sombra de día o aislamiento de noche, difundir la luz en toda la superficie de la planta, pueden condensar agua de la humedad y retenerla, pueden camuflar al cactus, servir de protección mecánica, pueden engancharse en los animales y propagar a la planta, etc. /// Las hojas de las plantas suculentas son gordas y con escasas nervaduras porque almacenan el agua donde se utiliza. Incluso en estas hojas las nervaduras tienen una distribución de dos dimensiones. Un estudio de plantas de clima seco (*Portulacineae* y *Molluginaceae*) midió la capacidad de almacenamiento de 83 especies y la estructura de las nervaduras. Hasta cierto nivel de grosor, las hojas retuvieron la estructura de nervaduras en un plano y hojas planas. Más allá de un umbral las hojas se convierten en 3D con orientación oval o circular en la sección transversal. Las estructuras de nervaduras 3D evolucionaron más de 10 veces y de 2 maneras en forma convergente. /// En los cardos los dientes de las hojas son espinas que funcionan como protección. La auxina se acumula en las puntas y está ausente a los costados. La diferencia de concentración de auxina determina el desarrollo de las protuberancias de la hoja. Como el péptido EPFL2 inhibe la acumulación de auxina, sin péptido la auxina se extiende en forma pareja y no se generan dientes en el borde. /// La estructura minimalista de las plantas del desierto no es obligatoria. El Ruibarbo (*Rheum palaestinum*) crece en las montañas del desierto del Néguev (Israel) con 75 mm de precipitación anual. Esta planta tiene hojas grandes con protuberancias profundas y anchas que actúan de canalización para llevar las pocas gotas de agua a la zona central de la raíz. Se midió que, con esta estrategia, puede cosechar el equivalente de 426 mm/año. Es 16 veces la cantidad de agua cosechada por las otras plantas vecinas.

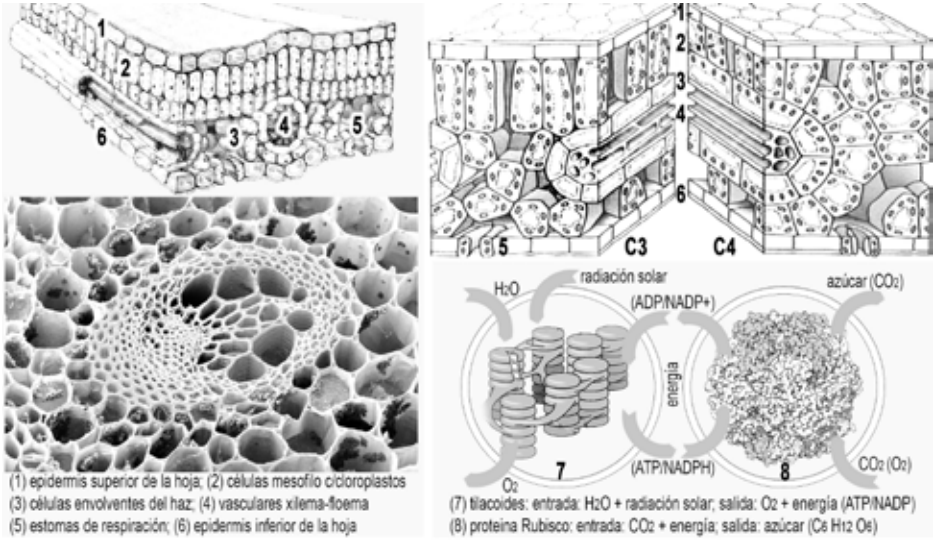
Las hojas en otoño. Una innovación de las AS son las plantas caducas cuyas hojas se pierden en otoño. Pero esas hojas no son cestas de desechos. Previo a la caída de las hojas, se descomponen los materiales como la clorofila, se pierde el color verde y las proteínas se acumulan en los tejidos permanentes para almacenarlos. Una ventaja de perder las hojas puede ser dar protección contra enfermedades y plagas de insectos minadores y formadores de agallas. Cambiar el color de las hojas (de verde a amarillo-rojo) puede ayudar a disminuir el camuflaje de los herbívoros. /// El pigmento amarillo (carotenoides) y rojo (antocianinas) requieren

energía para producirlos. Como no se recuperan sería un desperdicio si no tuvieran una ventaja. Un estudio trabajó para comprobar si el color es repulsivo para insectos (áfidos) que ponen huevos en las hojas. Se analizó el color de las hojas de 262 especies de árboles y el número de especies de áfidos especializados. Además, se documentaron abedules de montaña comparando el brillo de las hojas de otoño y el nivel de daño causado por insectos en la primavera. Se encontró que los colores fuertes tendían a sufrir menos daños. Los áfidos prefirieron las hojas verdes, en lugar de amarillas o rojas. /// Otro estudio trabajó para comprobar si las hojas brillantes sirven como protector contra la radiación solar mientras se desmantelan las proteínas. Se trabajó con árboles mutantes que no podían producir el pigmento rojo. En invernadero las plantas prosperaron, pero bajo luz solar no pudieron acumular las reservas durante el otoño. Estos pigmentos son más frecuentes en suelos de bajos nutrientes.

1.8.3. Las innovaciones (vi): la fotosíntesis C4

La cantidad de clorofila. Las plantas producen cuatro veces más clorofila de la necesaria para la fotosíntesis. Es una estrategia de supervivencia más que de eficiencia. El exceso de clorofila le permite a una hoja trabajar a la sombra, pero el exceso de radiación absorbida puede superar un umbral de daño. El exceso aumenta el calor interno que se controla por enfriamiento mediante la evaporación por los estomas. Esto tiene un costo en agua y reduce la producción de biomasa. Se trata de un balance que justifica que una mutación en la planta de soja que reduce al 50 % la cantidad de clorofila pueda producir 30 % más biomasa. Bajo ciertas condiciones, se puede rechazar hasta el 70 % de la energía solar que se absorbe. Este sistema tiene una inercia, de forma que las variaciones rápidas (nubes) producen una pérdida de energía útil. /// Un estudio determinó que existe un balance en el pigmento carotenoide que puede adoptar dos formas: Vio (violaxantina) y Zea (zeaxantina). En condiciones de poca luz predominan las moléculas Vio y en condiciones de alta luz predomina Zea. La conversión de Vio a Zea cambia varias propiedades de los carotenoides, lo que permite desactivar el proceso de producción de calor. Sin embargo, el cambio no es tan rápido como para seguir el tránsito de una nube pasajera en el cielo.

La proteína RuBisCO. Una proteína clave en la fotosíntesis es la enzima RuBisCO (ribulosa-1,5-bisfosfato carboxilasa-oxigenasa). Es la proteína más abundante en la vida. Durante la fotosíntesis recibe CO_2 y cataliza el primer paso para producir carbohidratos, fijando el carbono que será usado para el crecimiento de la planta. Pero, RuBisCO puede confundir el CO_2 con el oxígeno O_2 y producir una fotorrespiración consumiendo oxígeno en lugar de fijar carbono. La competencia entre fotosíntesis y respiración tiene un impacto negativo no deseado que reduce la eficiencia. La mayoría de las plantas son de este tipo y se las llama C3. Por ejemplo, la soja y trigo desperdician entre el 20 y 50 % de la energía reciclando sustancias químicas tóxicas creadas cuando RuBisCO produce fotorrespiración. Este proceso aumenta con bajos niveles de CO_2 o alta temperatura. Cuando RuBisCO evolucionó no era un problema porque el nivel de CO_2 era muy



183. La fotosíntesis C3 y C4. Hay dos tipos básicos de fotosíntesis, cuya diferencia se encuentra en el empaquetado de los conductos vasculares (xilema-floema). Arriba se observa un corte de la hoja y una comparativa de plantas C3 y C4. Debajo está el circuito de fotosíntesis con dos grandes pasos, la ruptura de la molécula de H_2O para obtener energía y la síntesis de azúcares desde moléculas de CO_2. La versión C4 es más eficiente porque produce menores pérdidas en la fotosíntesis (producción de CO_2 desde O_2).

alto, pero hace 30 Ma los niveles de CO_2 disminuyeron y la baja eficiencia se puso en evidencia. Además, cuando aumenta la temperatura, la enzima aumenta la fotorrespiración y el agua se evapora más rápido, lo que requiere cerrar los estomas. Esto impide la entrada del CO_2 y aumenta la ineficiencia. En resumen, a 25 °C las plantas C3 desperdician el 25 % de lo que producen.

La fotosíntesis C4. Hace 30 Ma las condiciones eran propicias para las plantas C4. En estas plantas se reemplaza la difusión de CO_2 dentro de las hojas por un bombeo de CO_2 a las células que contienen RuBisCO. Se trata de un sistema de "inyección de combustible" (turbo) para el motor fotosintético. En C4, RuBisCO se confinó en una célula especializada, donde se impide que reaccione con el oxígeno, lo que minimiza la fotorrespiración. El proceso se inicia con el ingreso del CO_2 por los estomas en la epidermis inferior de la hoja. Luego se absorbe el CO_2 en las células del interior de las hojas (mesófilas), entre las dos epidermis (superior e inferior). Rubisco está contenida en las células que envuelven las nervaduras de las hojas. El nombre C4 se refiere a una molécula que tiene 4 carbonos y que transporta el CO_2 entre las células mesófilas y las envolventes. Trabajar con una elevada concentración de CO_2 significa que los estomas pueden estar más cerrados y conservar el agua en la hoja resistiendo la sequía (una de las motivaciones para la evolución de las plantas C4).

La evolución de C4. /// Un estudio analizó cuatro factores que pudieron influir en el li-

naje de C4: concentración de CO_2, luz, temperatura y disponibilidad de agua. Se concluyó que la evolución se produjo en dos fases. Con un nivel alto de CO_2 durante el Oligoceno (32-25 Ma) el linaje C4 surgió en regiones más cálidas y secas. La eficiencia hídrica fue la razón inicial de expansión en el noroeste de África y Australia. Pero C4 solo se expandió en el Mioceno (7-6 Ma) cuando el CO_2 cayó lo suficiente y los pastizales entregaron hábitats abiertos con abundante luz. El maíz y la caña de azúcar son plantas C4, pero el arroz no lo es. Los bosques son en su mayoría C3.

La respuesta al CO_2. /// Un seguimiento de 20 años de cultivos de pastos C3 y C4 en 88 parcelas, administró CO_2 adicional para aumentar la concentración a 600 ppm. En los primeros 12 años, las plantas C3 respondieron mejor al CO_2 adicional aumentando un 20% la generación de biomasa. Las plantas C4 no reaccionaron al aumento. En los últimos 8 años el patrón se revirtió, con las plantas C4 creciendo un 24 % más. La razón se atribuye a los nutrientes del suelo. Sin el nitrógeno necesario, la abundancia de CO_2 no puede ser aprovechada por la plantas C3. El suministro de nitrógeno aumentó más con las plantas C4 que con C3 y la razón puede estar en la descomposición y la comunidad de microbios. El futuro para las plantas C3 como el trigo o C4 como el maíz, es incierto ya que la agricultura interviene en los nutrientes y la comunidad microbiana.

El proxy C-13/C-12. El material fósil para analizar la relación entre isótopos de carbono es escaso, pero los dientes de caballos proporcionan un buen indicador. Los caballos estaban globalmente extendidos y navegaban en pastos cuando aparecieron las plantas C4. /// Un estudio trabajó con isótopo de carbono y dientes de caballo. El isótopo C-13 es más pesado que el C-12 y la relación entre ambos es un proxy usado en paleontología. Las plantas C3 son 1,4 % más livianas que la relación de carbono atmosférico (tienen menos C-13), pero las C4 son 2,8 % más livianas. El registro de los dientes fósiles muestra una fuerte inflexión hace 7-6 Ma, lo que se interpreta como que existió un cambio en las plantas predominantes. El cambio de C3 a C4 fue en todos los continentes y coincidió con extinciones de animales que no pudieron hacer el cambio de fuente de alimento. El cambio de C3 a C4 es el triunfo de las praderas de pastos.

Estudio de casos. /// La conquista europea de América dejó grandes áreas de tierras despejadas sin atender. Fue un evento de reforestación que sustrajo CO_2 de la atmósfera. Quedó registrado en el hielo antártico y en la "Pequeña Edad de Hielo" de Europa. Había una población de entre 40 y 100 millones de personas en América que se redujo en un 90 % por las enfermedades. La reforestación pudo absorber entre 2 y 17 $GtCO_2$ del aire, reduciendo el valor en la atmósfera en 6 y 10 ppm en 75 años (1525 y 1600). El CO_2 se hizo más pesado con mayor cantidad de C-13, porque las plantas tienden a absorber más C-12. /// En Madagascar hace 1.000 años se perdieron bosques para ganadería (tala y quema). Los restos se filtraron en cuevas y se conservaron en estalagmitas. Un estudio encontró que en solo 100 años la composición de isótopos en el carbonato de calcio cambió desde árboles y arbustos, a praderas. Los isótopos de oxígeno no cambiaron, lo que señala un clima y tasas de lluvia estables. Se observó un aumento de micropartículas de carbón (quema) y polen de hierbas (aumento de pastizales). La edad de las estalagmitas se midió con el método de proporción uranio/torio, y de los isótopos de carbono y oxígeno. La información de la vegetación se obtiene de la rela-

ción de isótopos C-12/C-13 que absorben las plantas desde el CO_2. Las plantas absorben mayor proporción de C-12, pero los árboles tienen menos C-13 que los pastos.

Las ventajas. Las plantas C4 aventajan a las C3 cuando hay altas temperaturas (más de 25 °C), pocas precipitaciones (baja humedad en el suelo) y altos niveles de radiación solar. Esto último ocurre cuando los incendios forestales eliminan árboles y arbustos que dan sombra. En el Carbonífero se tenían niveles altos de oxígeno y bajo en CO_2, pero la relación entre isótopos de carbono no muestra la existencia de C4. No está claro porque C4 se demoró hasta tan avanzada la evolución para aparecer. /// Un estudio de 400 especies de pastos C4 mostró que solo el 3 % de las especies de plantas tienen linajes C4, pero representan el 25 % de la fijación de carbono en biomasa. La razón es que las plantas C4 crecen entre 20 y 100 % más rápido que las plantas C3; quizás por la eficiencia de la forma, tamaño y estructura de sus hojas y raíces. Además, producen hojas de menor calidad, "más baratas", lo que permite producir un 50 % más de raíces. Así, las plantas C4 tienen ventajas en los suelos secos e infértiles de las sabanas y los pastizales.

Una evolución convergente. La fotosíntesis C4 es una evolución convergente notable ya que implicó cambios a nivel químico en el metabolismo del carbono junto con cambios en la estructura de las células y tejidos. Pero además apareció muchas veces. /// Un estudio analizó la evolución de 3 genes de los cloroplastos en 531 especies de hierbas. Se encontró que los pastos C4 evolucionaron más de 20 veces en forma aislada en 30 Ma. Esta evolución parece ser de un solo sentido, ya que no hay casos de vuelta atrás. /// Otro estudio encontró que hay un paso intermedio entre C3 y C4, llamado fotosíntesis C2. Se demostró que una vez que ocurre C2 el pasaje a C4 es inevitable. Esto explicaría porque muchos de los orígenes están agrupados en la filogenia de las plantas con flor. Muchos cúmulos evolutivos de C4 quizás comparten un ancestro que ya tenía las bases de C2. También explicaría por qué las especies C2 son tan raras. Quizás formen un grupo que evoluciona con una vida útil corta. Algunas especies C2 (*Mollugo verticillata*) han persistido por 15 Ma de antigüedad evolutiva. Podría deberse a que resolvió el problema del paso intermedio de una manera diferente, lo que limita la accesibilidad evolutiva al modelo C4.

1.8.4. Las innovaciones (vii): las praderas

El origen de las gramíneas. Las hierbas son planta sin órganos leñosos; tienen tallos verdes y un ciclo anual brotando de semillas. Hay dos tipos de hierbas, las gramíneas con hojas estrechas y las forbias de hoja ancha. Las gramíneas representan la cultura agrícola humana: trigo, arroz, maíz, sorgo, cebada, etc. La información del genoma dice que se originaron hace 89 Ma y que la duplicación del genoma ocurrió en 70-50 Ma. Los fósiles de espigas de gramíneas aparecen hacia 55 Ma. La diversidad de espigas actual está controlada por genes únicos en las plantas. Gracias a la fotosíntesis C4 y estomas mejorados lograron ocupar el 30-40 % de la tierra.

(1) Innovación: gramíneas C4. La fotosíntesis C4 en las gramíneas aparece hace 25-12 Ma. Es coincidente con cambios cli-

máticos profundos: disminución paulatina del CO_2 atmosférico, incremento de la temperatura, disminución de las precipitaciones, aumento de los vientos e incremento de los incendios (biomas abiertos con mayor iluminación). El clima favoreció a las plantas que crecen bajo tierra, lo que les permitió sobrevivir a las sequías y volver a crecer después del pastoreo o el fuego. La fotosíntesis C4 les proporciona a las gramíneas mayor cantidad de fibras y las vuelve menos palatables a los herbívoros que las gramíneas C3. /// Un estudio analizó 1,1 millones de datos de especímenes de pastos (1.230 especies) de todo el planeta. Mapearon las ubicaciones, precipitaciones y temperaturas. Se construyó el perfil filogenético y se identificaron 21 "nodos de transición" conectados con el clima. Se encontró que en 18 la causa de la transición fueron las precipitaciones en lugar de la temperatura. Los pastos C3 correspondían a zonas con 1.800 mm de lluvia al año. Los pastos C4 progresaron en áreas con 1.200 mm. Las gramíneas C4 pudieron empezar desde pastos C3 en los márgenes del bosque con fluctuaciones de lluvias, luz solar y temperatura.

El caso de *Alloteropsis*. Este género es único porque ciertas variedades pueden ser C3 y otras C4. /// La especie *A. semialata* tiene dos subespecies, una de cada tipo de fotosíntesis. Hay dos hipótesis para esta anomalía, el origen múltiple y la reversión de C4 a C3. Como la fotosíntesis C4 es un rasgo complejo, la reversión parece ser una excepción única, aunque es una explicación parsimoniosa. En cambio, hay más evidencias para el origen múltiple. /// Este género es un ejemplo también de transferencia de genes entre plantas que no están en contacto físico directo, como sería las que tienen una relación huésped-parásito. Se analizaron 4 especies, tres que siguen la vía de fotosíntesis C4 (*A. angusta*, *A. cimicina* y *A. semialata*) y otra la vía C3 (*A. eckloniana*). Se estudiaron los genes (*ppc* y *pck*) que estaban presentes en el ancestro común C3 y que pudieron ayudar en el desarrollo de C4. Se encontró que estos genes se están moviendo entre plantas sin contacto entre ellas. Se cree que los genes son transportados por el aire en los granos de polen y son absorbidos en la fertilización (polinización ilegítima). Ciertas moléculas usadas en C4 se transfirieron desde hierbas que divergieron de Alloteropsis hace más de 20 Ma.

(2) Innovación: los estomas. Las gramíneas mejoraron los estomas (*"boca"* en griego) que están desde el inicio de la evolución de las plantas. Sus estomas tienen una forma diferente al resto. Se alinean en filas alrededor del tallo de las hojas, mientras que la distribución de los estomas en las plantas de hoja ancha es aleatoria. Lo interesante es que las gramíneas usan los mismos genes, pero de formas distintas.

(3) Innovación: protección de sílice. Las estructuras protectoras contra herbívoros son muy antiguas. Hay fósiles de coprolitos (heces de dinosaurios) de 71-65 Ma (India) que muestran tejidos vegetales con sílice. El sílice (arena) es absorbido del suelo y acumulado como una superficie rugosa y dura que lastima los dientes de los herbívoros. Las gramíneas tienen niveles altos de silicio (hasta 10 % del peso) que absorben del suelo. Una parte la usan para producir partículas de sílice que despliegan a lo largo de sus hojas. Esto vuelve a las hojas abrasivas, desagradables y difíciles de digerir. /// Los estudios (microscopía electrónica y espectroscopía de rayos X) muestran que los tejidos mineralizados de sílice se encuentran en el sistema vascular, las células epidér-

micas y los estomas. Otras hierbas, que no son gramíneas, se protegen mediante otros cristales. Por ejemplo, Arabidopsis tienen apéndices superficiales (tricomas) endurecidos con el biomineral fosfato de calcio. Son pequeños y blandos y solo las puntas están incrustadas de mineral. Es un arma defensiva a microescala que resulta útil contra los pulgones.

El caso del alpiste. /// Un estudio trabajó con el pasto australiano Alpiste (*Phalaris aquatica*) que es repulsivo para los grillos. Esta planta se cultiva en secano (sin riego) y se utiliza como forraje para los animales. En el estudio se formaron dos grupos de plantas, uno con una solución de silicio y el otro con agua pura. Las tratadas con silicio absorbieron el contenido que llegó a 1,16 % del peso, contra 0,86 % de las no tratadas. Cuando se les ofreció a los grillos comieron menos y los llevó a perder peso. Cuando estos grillos fueron ofrecidos a la Mantis Religiosa (su depredador natural), el consumo bajo de 5 a 3 grillos por día, debido al menor peso y el silicio acumulado. Se estima que esta técnica fue desarrollada durante el Mioceno, cuando los niveles de CO_2 eran bajos y las plantas usaban silicio como sustituto de carbono.

(4) Innovación: las praderas. Las praderas (pastizales, estepas) son un bioma de hierbas (no leñosas) de clima templado y semiárido. Las plantas dominantes son las gramíneas con una dotación de adaptaciones. Pueden resistir el suelo descubierto, con fuego y pastoreo frecuentes, porque sus hojas crecen desde la base en lugar de hacerlo desde una rama. Siempre que su base esté intacta, se regeneran de inmediato. La mayoría tienen tallos subterráneos (estolones) que producen nuevas hojas a intervalos regulares. Algunas crecen en densos mechones que resisten el viento. Las gramíneas son polinizadas por el viento, lo que es apropiado en un ambiente abierto.

(5) Innovación: simbiosis con el fuego. /// Un estudio analizó el incremento de los incendios forestales de hace 10 Ma mediante los isótopos de carbono de las plantas fósiles. Los incendios frecuentes y estacionales ayudaron a convertir las áreas boscosas en paisajes abiertos. Se analizaron trazadores de hojas y materia orgánica quemada en los paleosuelos. Fue un cambio ecológico de gran magnitud, porque ningún sistema de pastizales abiertos existía antes. En el estudio se usaron hidrocarburos (aromáticos policíclicos HAP) como proxy del fuego. Los HAP son sustancias químicas creadas por la quema de materia orgánica como la madera y las plantas. Se encontró que el paisaje boscoso se abrió en dos etapas. Hace 10 Ma los bosques cerrados fueron reemplazados por bosques abiertos o prados de plantas C3 propensos a los incendios. Hace 8-6 Ma los pastizales C4 se convirtieron en dominantes con el aumento de los incendios. Las hierbas crecen más rápido que los árboles después de un incendio y también ayudan a crear condiciones maduras para incendios posteriores, promoviendo paisajes abiertos.

(6) Innovación: simbiosis con herbívoros. /// Los herbívoros propagan las gramíneas C4, y una de las pruebas proviene de un ambiente más reciente, la salida de la última glaciación. Un estudio analizó los isótopos de carbono en 632 muestras de tejidos de bisontes y mamuts en el extremo norte de América desde hace 18.000 años. Se encontró que la dieta se desplazó hacia las plantas C4 y esto propagó esas plantas hacia el norte. Estos datos se combinaron con información del clima, temperatura y

CO_2, donde se encontró que las precipitaciones fueron el principal factor en la propagación de los pastos C4. /// Otro estudio trabajó con 1.852 especies de árboles de las sabana en África. Determinó que los árboles con espinas se asocian con los mamíferos exploradores y con herbívoros medianos. Las plantas espinosas evolucionaron al menos 55 veces y ocurrió junto con los bóvidos (antílope). La sabana de plantas espinosas adaptadas a los herbívoros es anterior a la sabana de pastos mantenida por el fuego. Las sabanas espinosas ocurren en climas secos y con suelos ricos en nutrientes y las relacionadas con el fuego ocurren en climas húmedos y en suelos pobres. /// Un metaestudio de 252 trabajos que relacionaron diversidad de plantas y herbivoría de mamíferos, encontró que los herbívoros son importantes para mantener la biodiversidad. Las praderas con pastizales altos tienden a estar dominadas por pastos de rápido crecimiento. Los herbívoros mantienen la biodiversidad al evitar que una comunidad asuma el control. /// Las esporas de los hongos que procesan las heces (género *Sporormiella*) funcionan como proxy de la actividad de los herbívoros, fuego y vegetación. Identifica la vegetación arbolada cerrada y el cambio a vegetación inflamable cuando las esporas disminuyen. Un estudio encontró que la herbivoría de los mamíferos ayudó a mantener los ecosistemas abiertos y que la extinción de los grandes mamíferos provocó un cambio importante en la vegetación. Las espinas de tallo en plantas leñosas son indicadores de herbivoría de mamíferos altos. No se incluyen las espinas foliares, pelos urticantes o espinas pequeñas (hasta 5 mm de largo), porque no parecen ser una defensa contra la herbivoría. Las espinas reducen el tamaño de la mordida, lo que reduce la ingesta de alimentos.

El caso de la pradera pampeana. /// Esta región es hoy una pradera típica, pero es reciente. Un estudio trabajó con los dientes fósiles de los mamíferos. Los dientes de la coronilla son largos y se encuentran en las encías de las crías. A medida que la superficie se desgasta por la masticación, emergen de las encías hasta que las coronas se agotan. En cada diente, la dentina y el esmalte se pliegan y superponen creando una superficie con surcos. La masticación de pastos es abrasiva porque tienen silicio que absorben del suelo y forman partículas (fitolitos, piedras vegetales) que ayudan a dar forma y defender a las hojas y a la superficie de las semillas. Cuando las plantas mueren, los fitolitos permanecen y pueden estudiarse. Hace 38 Ma, la región pampeana no era de pastizales. Había bosques tropicales de palmeras y bambúes y algunas capas de cenizas volcánicas llegaban a 6 m de altura. En algunos casos se observa que las raíces comenzaban a desarrollarse cuando las cenizas volvían a cubrirlas. En aquellas muestras no hay evidencia de pastos. Los dientes desgastados por los pastizales aparecen hace 6 Ma y se observa una coevolución con los dientes de los mamíferos masticadores.

Las praderas marinas. Las hierbas o pastos marinos son plantas que evolucionaron en tierra y migraron al mar. No son algas, sino plantas con hojas, flores, semillas y raíces al igual que las plantas terrestres. Por ejemplo, la Zarza Marina (*Zostera marina*) es una hierba similar al césped, con láminas largas y planas, raíces poco profundas y flores. Se extienden y forman prados que fijan los sedimentos, filtran el agua y reducen la erosión. Los bosques de algas marinas son desplazados por las malas hierbas marinas (maleza). Es probable que la vida marina pase a estar dominada por especies oportunistas y de rápido crecimiento a expensas de las especies de vida larga y espe-

cializada. Las praderas marinas cubren solo un 0,1-0,2 % del fondo marino, pero almacenan el 18 % del carbono oceánico. Es el llamado "carbono azul". Un metaestudio de 215 trabajos entre 1879 y 2006 encontró que el área de pastos marinos disminuyó en un 29 %. Se culpa a los sedimentos de los proyectos de construcción, la contaminación y la escorrentía de nutrientes, lo que disminuye la calidad del agua, reduciendo la luz solar.

1.9. Extinciones en masa y Antropoceno

1.9.1. Las extinciones en masa

Por favor, defina masiva. Una extinción no termina con la vida. Es un hecho continuo en la Historia Natural formado por una tasa de "extinción de fondo" con distribución uniforme y eventos de "extinción en masa" concentrados. Para que una extinción sea en masa se necesita que esté concentrada en el tiempo, con altas pérdidas y que la extensión sea global. Una visión simple de la hipótesis de Gaia, pero falsa y que lleva a confusión, es decir que: "la Tierra es un organismo vivo". Más cercano a la verdad es decir que "la vida garantiza la estabilidad de las variables de la biósfera". La biósfera (el ecosistema global) se encuentra en equilibrio inestable, con cambios y ajustes. Si el sistema cambia muy rápido se desequilibra, produciendo las "extinciones en masa" (desde hace 3.500 Ma nunca ocurrió la pérdida total de la vida). Se definieron cinco grandes extinciones (444, 359, 245, 210 y 65 Ma) donde se perdieron altos porcentajes de la vida (25, 19, 54, 23 y 17 % de las familias). La tercera (Pérmico, 245 Ma) fue la más grande y la última (Cretácico, 65 Ma) la más famosa que incluye la extinción de todos los dinosaurios, menos las aves.

Los beneficios de las extinciones. Una consecuencia penosa es la pérdida de "bibliotecas genéticas", pero las pérdidas abren oportunidades. /// Las bacterias también se extinguen, aunque parece que evitan las extinciones masivas. Un trabajo de secuenciación de ADN y el análisis de grandes datos permitió generar un árbol evolutivo de las bacterias de 1.000 Ma. Se estimaron en 1,4-1,9 millones de linajes bacterianos. Se encontraron entre 45-95 mil extinciones en el último millón de años. Se observa una frecuente y constante extinción de especies de bacterias, pero también una tasa de diversificación que aumenta sin interrupción. Se extinguen, pero aumentan en diversidad. /// En otro estudio se analizó la diversidad de los helechos durante 400 Ma (datos fósiles y ADN de especies vivientes). Se obtuvo la diversidad relativa comparada con otras plantas, con el ambiente, la deriva continental y el cambio climático. Se encontró que los cambios ambientales influyeron en las extinciones, pero no en la explosión de la diversidad posterior. La explosión de diversidad de los helechos se aceleró luego de que la diversidad se redujo.

La resiliencia a la extinción. La vida se resiste a extinguirse y siempre lo ha logrado. /// Un estudio de 20.000 fósiles de plantas analizó el impacto de la extinciones

masivas. Los períodos de tasas negativas de diversificación en las plantas, donde se pierden más especies que las creadas, nunca se mantuvo por mucho tiempo. Las plantas fueron buenas para sobrevivir y recuperarse. Para las plantas las extinciones masivas fueron oportunidades de renovación. /// Otro estudio analizó cristales de sal en un núcleo de sedimento del Valle de la Muerte (California). Se observó que contenían pequeñas bolsas de líquido. En ese ambiente de 22.000-34.000 años podían crecer colonias vivas de arqueas. Un reporte señala un caso similar hace 250 Ma, aunque está en duda porque los cristales de sal pudieron disolverse y recristalizarse, atrapando microbios más modernos. En el caso del Valle de la Muerte, los microbios son tan antiguos como el cristal. Lograron mantenerse con vida porque el cristal contenía células muertas del alga *Dunaliella*. Esta alga es el organismo eucariota que soporta la mayor concentración de sal. Contiene glicerina que es un producto de la degradación por metabolismo de las grasas. La glicerina se habría filtrado fuera de las células y las arqueas pudieron vivir consumiendo este compuesto. Se calculó que una célula del alga contiene glicerina para sostener la subsistencia de una arquea durante 12 Ma.

Los proxys. Las causas de las extinciones masivas son varias y quizás han actuado en simultáneo: la caída de material extraterrestre (meteoritos), el vulcanismo (emisiones de mercurio, CO_2 y sulfatos), las fluctuaciones de carbono (glaciaciones), la tectónica de placas (corrientes oceánicas, erosión), explosiones de supernovas cercanas que consumen la capa de ozono, las causas bióticas producidas por la vida. Para determinar las causas de una extinción se necesitan "proxys" (indicadores indirectos) sobre la atmósfera y océanos. El problema con los proxys es que participan de muchas interpretaciones y son difíciles de separarlas. /// Un estudio geoquímico identificó 31 eventos en los últimos 542 Ma donde hay un cambio significativo en la concentración atmosférica de CO_2. Se analizó la abundancia de 2 isótopos del carbono (C-12 y C-13) y la concentración crítica asociada a una extinción en masa. El carbono disponible se relaciona con el bucle entre fotosíntesis y respiración, más una fuga que se entierra en el fondo del océano. La velocidad de los cambios puede ser analizada con un umbral en 10.000 años. Para cambios que ocupan menos tiempo lo que importa es la cantidad de carbono agregado al ciclo (la magnitud del cambio expresado en aumento de CO_2). Para cambios más largos lo que importa es la velocidad a la que se agrega CO_2 y no el volumen total (tiene que ver con la velocidad de adaptación). /// Otro estudio analizó los nutrientes (zinc, cobre, manganeso y selenio) en los océanos antiguos. Pudo concluir que la concentración de minerales coincidía con la productividad. Así, se tiene una alta concentración en la explosión al inicio del Cámbrico y una baja concentración que se correlaciona con las extinciones. En las cinco extinciones los niveles de selenio en el océano cayeron dos órdenes de magnitud respecto de los niveles actuales. El aumento de oxígeno produce la oxidación de los minerales en el suelo. El agotamiento de selenio se observa millones de años antes de una extinción masiva. /// El estudio del oxígeno permitió saber que hace 94 Ma el calentamiento global produjo la desoxigenación de los océanos. Hoy día se mide mediante los isótopos de uranio que predicen el contenido de oxígeno. La probable causa del calentamiento se atribuye a la escorrentía de nutrientes, impulsada por las altas emisiones de CO_2 y las temperaturas más cálidas. Las áreas anóxicas actuales se conocen como zonas muertas. Es más difícil

disolver el oxígeno en el agua cuando los océanos están calientes y el poco oxígeno se consume en la descomposición de la materia orgánica. Este proceso es similar a la eutrofización de lagos y ríos por el aporte de fertilizantes. Hace 94 Ma la causa inicial fue el vulcanismo y el aporte de CO_2, durante cerca de 1 Ma en 2 pulsos. El área del océano que se estima zona muerta fue del 8 al 15 %, en comparación con el 0,3 % actual.

1.9.2. Las extinciones masivas: Pérmico

Las causas. La causa más probable de extinción de hace 251 Ma es el vulcanismo en Siberia, el más grande en 540 Ma. El período magmático comenzó 300.000 años antes del inicio de la extinción del Pérmico y desapareció 400.000 años después. El proceso fue en etapas. Hace 252,2 Ma comenzaron las erupciones de lava; hasta 251,9 Ma la lava se solidificó y acumuló en una densa capa rocosa; la capa de lava se convirtió en una barrera estructural con liberación de carbono acumulado a la atmósfera y hace 251,5 Ma la liberación de gases se ralentizó. Los picos de mercurio en las rocas se relacionan con episodios volcánicos de gran magnitud. El valor máximo de mercurio llega a cientos de veces el valor de fondo. /// Las cenizas volcánicas encontradas en rocas sedimentarias marinas permiten estudiar el mineral de zircón con uranio. En el límite del Pérmico se observa una inyección de SO_2. Las emisiones de azufre de los volcanes crearon una lluvia ácida que llegó a un pH 2 (como el zumo de limón). El azufre en la atmósfera produce reflexión de los rayos solares y el enfriamiento de la superficie. Se nota una contracción de sedimentos que se interpretó como una disminución del nivel del mar. /// Las estimaciones basadas en proxys de suelos antiguos y hojas fósiles muestran que el CO_2 descendió debajo de 100 ppm. Una glaciación global ocurre cuando el CO_2 cae por debajo de 40 ppm. /// En otro estudio se argumentó que el magma pudo encontrarse con reservas de alquitrán y carbón que se quemaron al tomar contacto con el oxígeno del aire. Esta quema inyectaría polvo en la estratosfera con un enfriamiento drástico y muy rápido. Se estimó que la edad de hielo duró 80.000 años y eliminó la mayor parte de la vida marina.

La fase de salida. A la salida de la extinción se encuentra una capa de piedra caliza bacteriana que marca el regreso de la vida. La causa de la recuperación pudo ser un pulso de magma que se elevó desde el manto. Una parte del magma se detuvo antes de erupcionar y se extendió por debajo de la corteza superficial creando una vasta red de rocas. El magma cristalizó, calentó los sedimentos y liberó CO_2 que calentó el planeta. /// El estudio de las cenizas volcánicas en Meishan (China) muestran una piedra caliza con fósiles de antes y después de la extinción. La arcilla de las cenizas entregó muestras de zircón, un mineral con trazas de uranio que se usó para fechar las rocas. Se determinó que el período de extinción abarcaba 20.000 años, con una inyección de CO_2 equivalente a la actual pero que se extendió por 10.000 años.

Las causas bióticas. Siempre es posible una multiplicidad de causas y un escenario donde varias causas son concurrentes. Se lo denomina "escenario de Expreso de Oriente". En esta obra de Agatha Christie todos los sospechosos son culpables. /// Una po-

sible causa biótica culpa a las arqueas productoras de metano (*Methanosarcina*), que habrían florecido en forma masiva gracias al níquel proveniente de los volcanes. Las evidencias son geoquímicas (aumento del CO_2 en los océanos), genéticas (cambio en las arqueas productoras de metano) y sedimentarias (aumento repentino del níquel). Las arqueas habían adquirido la genética necesaria para producir metano por transferencia horizontal de genes, en simultáneo con la extinción. Habrían consumido el stock de carbono de los sedimentos emitiendo el metano que produjo un cambio climático y la acidificación de los océanos. Todos los organismos marinos formadores de conchas se extinguieron porque no pueden formarlas en aguas ácidas. /// Las erupciones volcánicas también pudieron agotar la capa de ozono debido a los gases halogenados (cloruro de metilo y bromuro de metilo). Entonces la exposición a los rayos ultravioletas UV-B (290-320 nm) aumentó las mutaciones genéticas en el polen y las esporas. Esto afectó a varios linajes de plantas y desestabilizó las cascadas tróficas. Parece que hubo pulsos de actividad volcánica durante miles de años, por lo que el suceso pudo ser repetido una y otra vez. Para saberlo, un trabajo irradió a bonsái de pinos (*Pinus mugo*) con UV-B durante 2 meses y con un nivel 13 veces más fuerte que los actuales (equivalente a eliminar la capa de ozono). Se observó que los conos de semillas se marchitaron y dejaron a los arboles estériles. Cuando se eliminó la radiación se recuperaron, en años posteriores. /// Otro estudio con coníferas modernas encontró que el estrés ambiental produce polen con más de 3 % de granos malformados. Los pinos del Pérmico estaban en problemas mayores porque tenían estructuras de semillas menos protegidas. Estaban más expuestas a los rayos UV.

1.9.3. Las extinciones masivas: Cretácico

Las causas. Hay dos fuertes hipótesis para esta extinción de hace 65,5 Ma: el impacto en Chicxulub (México) y las erupciones en Decán (India). /// El estudio de los cristales incrustados en los flujos de lava provenientes de las erupciones volcánicas determinó que el período se inició 250.000 años antes del impacto y siguieron por 500.000 años más. En los proxys de rocas, el iridio marca el impacto de Chicxulub y el mercurio el vulcanismo de Decán. La mayor parte del mercurio en el ambiente se originó en los volcanes y las erupciones de Decán liberaron entre 99 y 178 Mt de mercurio en total. Las capas fosilizadas de plancton previas al impacto muestran conchas delgadas y agrietadas, lo que sugiere que el CO_2 volcánico convirtió a los océanos en demasiado ácidos. Tras el inicio de las erupciones, la temperatura en la Antártida subió 7,8 °C y unos 150.000 años más tarde, una segunda fase de calentamiento coincidió con el impacto de Chicxulub. Parece que las plantas y animales ya estaban bajo estrés cuando ocurrió el impacto. Es probable que cada uno de estos eventos hubiera causado una extinción, pero la combinación de ambos la volvió una gran extinción. /// Un asteroide de 10 km de diámetro produjo un cráter de 180 km de diámetro, y dispersó el iridio. El hollín que acompaña al iridio en las muestras se atribuyó primero a incendios forestales locales, pero ahora se lo menciona como originado en la quema de petróleo crudo. La hipótesis de incendios luego del impacto involucra a los hidrocarburos subterráneos. Se estimó

que el carbono quemado en el Golfo de México fue de 1,8 a 60 Mt. Dependiendo de la cantidad de hollín, la luz del sol se habría reducido entre 50 y 90 %, y la temperatura global se habría enfriado entre 6 y 18 °C. Las temperaturas más frías redujeron las precipitaciones, lo que llevó a una sequía generalizada. El hollín pudo permanecer en el aire durante 10 años. Los aerosoles de hollín causaron climas más fríos en la mitad de las latitudes altas, y sequía con un enfriamiento más suave en las latitudes bajas. Esto interrumpió la fotosíntesis en los océanos por dos años, seguido por el enfriamiento de la superficie en los años siguientes.

La recuperación. /// Cuando se perforó en la zona del cráter en Chicxulub, se descubrieron restos fosilizados de microbios. Estas especies colonizaron las aguas sobre el cráter en pocos cientos de años, aunque la vida se había perdido en 1.500 km de radio por la radiación térmica. Se encuentran restos fosilizados de plancton en un momento donde el océano era tóxico para la vida. Un tipo de plancton (*Thoracosphaera* y *Braarudosphaera*) se instaló sacando provecho de la falta de competencia y una especie nativa recolonizó la zona tras el impacto. /// Otro estudio en Montana se centró en los mamíferos fósiles de 200.000 años después del evento. Se determinó que tenían dientes para crujir insectos (agudos y puntiagudos), mientras que los comedores de plantas (dientes con grandes cuencas para moler y triturar) son muy escasos. El sentido del olfato podría ofrecer una ventaja competitiva y un fósil muestra uno de los bulbos olfativos más grandes encontrados en los mamíferos. Pueden haber sobrevivido comiendo raíces y tubérculos difíciles.

Consecuencias en las plantas. /// Un estudio del polen y esporas fósiles de todo el planeta permitió comprobar que los bosques fueron destruidos en forma global. Las primeras plantas que regresaron son los helechos porque no brotan de semillas, sino de las esporas, que son más pequeñas (una célula). Vuelan con el viento y todo lo que necesitan para crecer es una mancha húmeda. El registro fósil muestra la capa de carbón de los bosques quemados y luego las esporas de los helechos. Esto afectó a todas las aves arbóreas, de forma que las que sobrevivieron fueron las terrestres con patas más largas y resistentes. /// Otro estudio reconstruyó la ecología de una comunidad vegetal de 2,2 Ma de duración, desde 1,4 Ma antes de la extinción hasta 0,8 Ma después. El estudio abarcó 1.000 hojas de plantas fosilizadas (Dakota del Norte). Se midió la masa, el área y la densidad de las redes de las nervaduras de las hojas. Esto permitió determinar si la hoja era gruesa y costosa o débil y barata. Es decir, cuál era la estrategia ecológica de las plantas. Se concluyó que las angiospermas AS de hojas caducas habían reemplazado a las de hojas perennes de crecimiento lento. Las AS perennes tienden a preferir la sombra, crecen más lento y lucen hojas de color oscuro. Se trató de un cambio de plantas de crecimiento lento a especies de crecimiento rápido. La recuperación no es aleatoria y la forma en que una planta adquiere recursos predice cómo puede responder a una perturbación importante.

La Patagonia. /// Un estudio de 3.646 hojas fósiles muestra el cambio ecológico. Los insectos minadores de hojas (las orugas que causan un daño específico) desaparecieron durante el evento de extinción. Se tardó 4 Ma en recuperar la biodiversidad anterior de insectos. Los daños y los excrementos de los insectos son patrones distintivos. Antes del evento los daños en las hojas eran de insec-

tos especializados y después eran de insectos generalistas. Las hojas fosilizadas en los milenios posteriores al Chicxulub muestran que la diversidad de los daños disminuyó en un 21,7 %. Pero, la recuperación fue el doble de rápido que en el hemisferio norte. Los daños se recuperaron al 15,4 % luego de 750.000 años y al nivel anterior en 2 Ma. Ninguna de las especies de insectos comedores de hojas del Cretácico Patagónico parece haber sobrevivido al impacto. Luego de la extinción, las primeras flores fósiles son de 1 Ma más tarde (formación Salamanca en Chubut). La familia del espino (*Rhamnaceae*) evolucionó en los trópicos de Gondwana, y sobrevivió a la extinción en la Patagonia desde donde recolonizó la región. La edad de los fósiles se dató por radiometría (isótopos radiactivos), por paleomagnetismo, y correlaciones con otros fósiles. La identificación de las flores fosilizadas se realizó por la organización de pétalos y estambres.

1.9.4. El Antropoceno

Sobre si existe el Antropoceno. En 1873 se acuñó el término antropozoico, pero fue ignorado hasta el año 2000 que se propuso Antropoceno para una nueva era geológica. La denominación se superpone con el término Holoceno, que se inició hace 11.700 años, al inicio de último período interglaciar cálido. Para hacer una transición Holoceno-Antropoceno se requieren indicadores globales, de origen humano y que nunca ocurrieron antes. Hay 4 características que distinguen al Antropoceno. (1) La homogeneización (globalización) de las especies por invasión de especies transportadas por humanos. (2) Una sola especie es el mayor depredador en todos los ecosistemas y se apropia de gran parte de la productividad biológica mundial. (3) Existe un creciente direccionamiento del sentido de la evolución de las especies por parte de los humanos. (4) Se incrementa la interacción de la biosfera (la vida) con la "tecnosfera" (todo lo fabricado por el hombre). Un estudio estimó que la tecnosfera del planeta pesa unos 30 Gt, son más 50 kg/m^2 de la superficie de la Tierra.

Sobre cuando empezó. Para definir la fecha de transición entre Holoceno y Antropoceno se requieren "puntos de oro". Son secciones estratigráficas que pueden funcionar de límite a nivel global. Un trabajo de recopilación de muestras de núcleos en estratos muestra que hay 65 puntos de oro posibles. El estudio considera ambientes en los que se registra mejor la muy corta historia del Antropoceno. Se consideran depósitos naturales y generados por humanos, sedimentos que se acumulan en lagos, estuarios y deltas, turberas, minerales en cuevas (estalactitas), hielo polar y fondos marinos, huéspedes biológicos como los corales y los árboles. La presencia de capas anuales o anillos de crecimiento entrega precisión geológica sin precedentes.

Los indicadores químicos. /// En un estudio se analizó cómo se transfieren 77 elementos químicos entre el suelo, las rocas, agua y atmósfera. Es lo que se llama ciclo de los elementos. Intervienen agentes naturales (erupciones, erosión y la vida) y humanos (minería, construcción y agricultura). Se encontró que, de los 77 elementos, 62 ciclos están intervenidos por las acciones humanas. En muchos casos esos elementos no son el objetivo, pero son parte de los movimientos de sedimentos y rocas que se

hacen para la minería y construcción. Son 35 Gt/año de materiales removidos del suelo. Los metales especiales (tierras raras como el indio, galio y germanio) son más de 30 de los 60 metales en la tabla periódica. Se los utiliza en pequeñas cantidades y los incentivos para el proceso de recuperación son insuficientes. El reciclaje suele ser ineficiente o inexistente por la conducta social, el diseño del producto, las tecnologías de reciclaje y la termodinámica de la separación. La tecnología moderna construyó una paradoja, cuanto más intrincado es un producto y más diversos los materiales usados, mejor será su rendimiento, pero será más difícil reciclarlo.

Los indicadores geológicos. Las minas son estructuras humanas que tienen proyección geológica. /// Por ejemplo, la mina de potasio Boulby (Inglaterra) tiene innumerables redes de túneles bajo el mar. Llega a 1350 m de profundidad, y se adentra 8 km en el suelo del Mar del Norte. Es una formación de potasa y halita (roca de cloruro de sodio NaCl) producto de la evaporación del mar hace 200 Ma. Las máquinas perforadoras se arman bajo tierra y luego de años de trabajo se abandonan allí. Lentamente, la presión aprieta el túnel, y la sal fluye encerrando las máquinas. Así se genera un fósil del Antropoceno: una máquina reliquia en un capullo de halita. /// Cerca de Brunswick (Alemania) se encuentra la mina de sal abandonada de Asse-2, que se usa como almacén improvisado para cientos de miles de bidones de residuos radiactivos. Estuvo activa en las décadas de los años 1960 y 1970, y en 1988, el agua subterránea comenzó a filtrarse. Un trabajo rutinario consiste en recoger la salmuera en las cámaras y almacenarla en bidones de residuos, mientras la estructura se vuelve inestable. Hay dos alternativas: rellenar las cámaras y abandonar la mina o extraer los residuos y trasladarlos. La eliminación de los residuos será compleja, tomará décadas y expondrá a los trabajadores a la radiactividad. Si los residuos se mantienen y la mina se inunda, el agua subterránea puede contaminarse. La mina Asse-2 es una advertencia y un microcosmos sobre cómo desechar el combustible nuclear. El gobierno alemán decidió retirar el material de la mina y encontrar una solución de almacenamiento antes del 2033. Será un viaje lento y unidireccional a un ataúd de granito. La huella del Antropoceno será una cueva inundada y radioactiva.

La huella de materiales. En 2008, se extrajeron 70 Gt de materias primas a nivel global. De ellos 10 Gt fueron comercializados entre países, pero 29 Gt se usaron para permitir el procesamiento y exportación de estos materiales. Varios organismos internacionales (la OCDE, la UE, el PNUMA) habían declarado el desacople en algunos países entre PBI y la huella de metales. Esto significa que el PBI puede seguir aumentando sin que aumente el uso de metales. El desacoplamiento se considera necesario para el desarrollo sostenible y una economía baja en carbono. Los críticos dicen que el cálculo está mal realizado al no usarse la "huella de materiales" total. En ese caso el desacoplamiento es menor o no ocurre. La huella de minerales incluye los metales, pero además considera la biomasa, combustibles fósiles y minerales de construcción. En 2008, China tuvo la mayor huella de material 16,3 Gt, con el 60 % en minerales de construcción. Australia tuvo la huella material per cápita más alta con 35 t/hab (toneladas por habitante), pero como la mayoría se exporta muestra un desacoplamiento relativo. La India tenía el valor mínimo con 3,7 t/hab. Chile tiene el mayor valor en minerales per cápita para exportación. Sudáfrica fue el único país que mostró un desacoplamiento absoluto usando el medidor de huella de materiales.

1.9.5. La sexta extinción en masa

Pérdida o ganancia de biodiversidad. Por orden de impacto las causas humanas en la pérdida actual de especies son: destrucción de los hábitats (agricultura y deforestación), especies invasoras, contaminación, superpoblación humana y sobreexplotación de los recursos naturales (caza, pesca y minería). Algunos piensan que el Antropoceno debe ser evaluado también por la ganancia de biodiversidad. Las ganancias son ecológicas ya que el número de especies aumenta en la mayoría de las regiones, aunque el número de especies nativas ha disminuido. En todos los ecosistemas hay especies que funcionan bien en el mundo modificado por los humanos. El planeta es como un experimento enorme, nunca se ha visto algo como los humanos. Pero, la mayoría de sus acciones son similares a los procesos ecológicos normales. Es un experimento inusual, pero parte del mismo sistema global. El mundo biológico es dinámico: nuevas especies aparecen y prosperan en nuevos lugares todo el tiempo.

La 6ta extinción: (1) antropogénica. La (posible) Sexta Extinción tendría una causa nueva, es el primer evento global de extinción que tiene solo una causa biótica. Se puede dividir en 3 fases. La primera comenzó hace 100.000 años cuando los primeros Homo sapiens se expandieron fuera de África. En cada lugar donde migraron los humanos, otras especies se extinguieron producto de la caza, la dispersión de organismos causantes de enfermedades o la introducción de plantas y animales exóticos. La segunda fase se inicia hace 10.000 años con la agricultura, la domesticación de especies y la deforestación para cultivos. La tercera ocurre desde hace 250 años, con la revolución industrial y el consumo masivo de combustibles fósiles. Un proceso de aceleración ocurre desde la Segunda Guerra Mundial. La vulnerabilidad de cada especie depende de: la dirección de movimiento (norte-sur o abajo-arriba) y la velocidad de deriva del ecosistema, del grado de fragmentación y las barreras naturales en el territorio, y de la tolerancia de las especies al cambio climático. La velocidad con que se corren las isotermas es superior a la migración de muchas plantas y sin el soporte vegetal muchos animales estarán atrapados. /// Una causa importante parece ser la desestabilización de la cadena trófica. En modelos matemáticos de simulación se encontró que podría darse el caso de que la conservación de una especie en peligro ponga en peligro a otras. Esto significa que la supresión de una especie en declive puede ser mejor que los esfuerzos de conservación. El trabajo de conservación debe actuar sobre todo el ecosistema.

La 6ta extinción: (2) la magnitud. La IUCN (*International Union Conservation Nature*) señala que se perdió el 1-2 % de todas las especies. Indica también que la tendencia es imparable. Por ejemplo, al caracol de Malasia (*Plectostoma sciaphilum*) se lo conocía solo en una colina de piedra caliza. La colina fue totalmente destruida por la minería y hoy está en la lista de especies extintas. La IUCN, en el 2015, llevó la Lista Roja (animales y plantas en peligro de extinción) a 22.784 especies amenazadas sobre un total de 77.340 especies evaluadas. La principal causa (85 % de las especies) es por pérdida y degradación del hábitat. Ciertas plantas, como hierbas silvestres y orquídeas, pueden estar en peligro por la recolección excesiva con fines medicinales u hortícolas. Son 14

las nuevas especies que ingresaron en la categoría de "peligro crítico (posiblemente extinta)", incluyendo 10 especies de orquídeas endémicas de Madagascar.

La 6ta extinción: plantas raras. Mucho antes de que las especies se extingan, su rareza puede provocar profundos cambios en el ecosistema. La rareza puede ser suficiente para impulsar los cambios permanentes en la biosfera. La ecología indica que los ecosistemas pueden colapsar en escalas de tiempo desde 100 a 10.000 años, un proceso que no se conserva en el registro fósil. Se dice que los océanos están llenos de "fantasmas" ecológicos, especies muy raras aún no extintas. /// Un estudio propuso 6 umbrales en la trayectoria de extinción de las plantas: 1- las plantas mueren más rápido de lo que pueden ser sustituidas; 2- las plantas desaparecen de algunas localidades, pero el potencial permanece en semillas o esporas; 3- se pierden las plantas individuales y semillas o esporas en esas localidades; 4- Las plantas o semillas están en extinción localizada; 5- Los últimos lugares de albergue pierden sus plantas individuales, pero hay semillas o esporas en el suelo; 6- La especie se perdió en la naturaleza, sin individuos, semillas o esporas y los únicos sobrevivientes están en colecciones botánicas. /// Las especies raras de plantas (población de pocos individuos) puede explicarse por la baja tolerancia a diferentes climas o suelos. Sin embargo, también puede explicarse por la forma de interacción con otros organismos o el suelo. Un estudio encontró que las especies raras son más perjudicadas por los organismos del suelo que las especies comunes. Parecen acumular más patógenos alrededor de sus raíces que las especies comunes. /// La presencia o ausencia de especies raras pueden indicar la salud o colapso de un ecosistema. Son las primeras especies en desaparecer en un ecosistema bajo estrés. Un estudio en lagos de China mostró cambios en la abundancia de especies de algas (diatomeas) y moscas acuáticas (quironómidos). Se identificaron 3 grupos de organismos. Los de lenta reproducción pero muy competitivos, los poco competitivos pero de rápida multiplicación (tipo "malas hierbas") y los de baja reproducción y débiles en la competencia (son los primeros en desaparecer). Por ejemplo, la escorrentía de fertilizantes en los lagos afecta al último grupo que será reemplazado por el segundo grupo. En una transición crítica (cambio de estado en forma irreversible) el lago se asfixia por algas, con ausencia de plantas y animales.

Las pérdidas de ecosistemas. La categoría "extinto" usado para las especies se cambia por "colapsado" para los ecosistemas. Un ecosistema colapsado es imposible que pueda volver al estado original. La Unesco tiene una lista de 48 lugares declarados Patrimonio Mundial que considera en peligro. Algunos ejemplos de la lista de Unesco son los arrecifes de coral del Caribe (Belice), el P.N. Everglades (Florida), los bosques tropicales de río Plátano (Honduras). Por ejemplo, el Mar Aral (Uzbekistán) se encuentra colapsado porque quedó reducido al 10 % de superficie. Perdió las especies de peces endémicos y está impregnado de agroquímicos en el suelo desértico. Un ecosistema en riesgo de colapso tiene diversas características: escala (global, regional, local), área de aplicación (terrestres, marinos y subterráneos), pérdida de área del ecosistema (nivel de criticidad), evidencias de la degradación, cambios ocurridos en los servicios ecosistémicos (conversión o pérdida de funciones), grado de conocimiento de las causas. Un balance global del estado de los ecosistemas se espera para el año 2025. Se quieren detectar los ecosistemas que están

en buen estado para reconocer las "mejores prácticas" en el manejo de ecosistemas.

Biomas antropogénicos. Los anthromes son los ecosistemas modificados por humanos. Incluye los urbanos, las tierras de cultivo, los pastizales, etc. A la pérdida de ecosistemas y la aparición de anthromes, se suma el ecosistema de los ambientes interiores (edificios, comercios, industrias). Se estima que oscilan entre el 1,3 % y 6 % del área terrestre sin hielo. Es un área tan extensa como otros biomas pequeños, como pastizales inundados y bosques de coníferas tropicales. Claro que, este bioma, a diferencia del resto, se está expandiendo. Por ejemplo, el bioma interior de Manhattan (New York) se estimó en tres veces la superficie que ocupa. Miles de especies viven en el bioma de interior y muchas son endémicas. La ecología del interior de las casas se parece a la ecología de las islas. Cuando las especies penetran en el interior, tienden a colonizar su nuevo hábitat "insular" y se dispersan por el hogar. Las casas pueden ser un pasivo intermediario para los insectos que viajan a través del paisaje circundante. Cuanto más numerosos sean los puntos de entrada de ventanas y puertas, más diversa es la comunidad que se desarrolla dentro.

2

La especiación de las plantas en el tiempo real



2.1. La borrosidad de las especies

2.1.1. La difícil separación entre especies

Formas de separar entre especies. No debería esperarse que la naturaleza esté segmentada y sea ordenada. Sin embargo, esto es lo que se busca en las clasificaciones. De todas formas, es mejor una mala clasificación que ninguna. Con la obra de Linneo (1753) las especies se ordenaron por el fenotipo: lo que se ve (colores, formas, estructuras, etc.). Es el concepto morfológico de las especies (una versión 1.0). El concepto biológico es la definición "clásica" de 1942 y podría ser una versión 2.0. Se caracteriza porque define a las especies como poblaciones naturales que se cruzan entre sí y no se reproducen con otras especies. Esta definición está limitada por innumerables excepciones. Los organismos unicelulares se reproducen por división asexual, sin cruzamiento. En las plantas la segmentación sexual no encaja en forma ordenada; hay plantas bisexuales (autofecundación) y aquellas que se propagan por esquejes. Luego siguió el concepto filogenético de especie (versión 3.0), que considera el árbol evolutivo y reemplaza el concepto de especie por el de linaje (línea de descendientes). El concepto más reciente se refiere al genético (versión 4.0). Consiste en analizar el ADN de las poblaciones para determinar la pertenencia a una especie en base a la diferencias del genoma. Esta definición, aunque parecía que resolvería el problema desde la base, depara innumerables sorpresas.

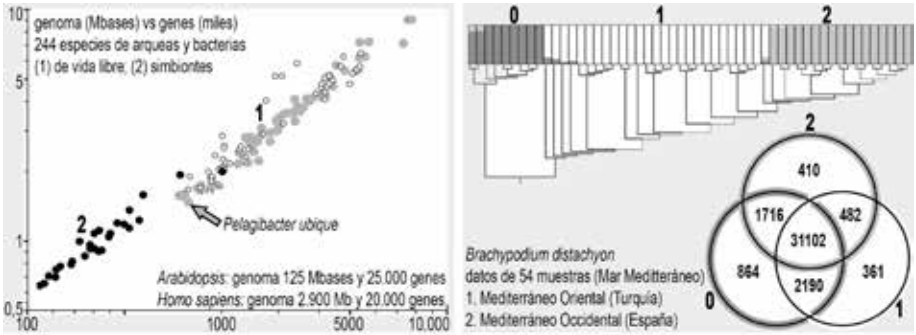
Por favor, defina especie. Un balance de las definiciones de especies introducidas durante el siglo 20 contabilizó cerca de 30 alternativas. A diferencia de la clasificación (taxonomía), la denominación es gobernada para los animales por la ICZN (*International Commission on Zoological Nomenclature*) y para las plantas por la IAPT (*International Association for Plant Taxonomy*). Aunque ninguna asume responsabilidad sobre cómo se definen las especies. Existe un acuerdo amplio entre los taxonomistas de que una especie debe representar un "linaje evolutivo" distinto. Pero no hay acuerdo sobre cómo definir un linaje. En los animales se prefiere el concepto filogenético, que permite unir poblaciones si comparten un ancestro y tienen una herencia genética. Este concepto dice que dos poblaciones son distintas si tienen un ancestro común, pero difieren física o genéticamente. En las aves una mayoría prefiere el concepto biológico.

Fallas en la definición. La "paradoja de la especiación" dice que es un proceso gradual y continuo, que conduce a entidades biológicas distintas, pero entretanto produce poblaciones cercanas difíciles de separar como especies. La idea de "especies difusas" dice que, aunque los límites sean borrosos, nada impide que existan fronteras. El esquema tradicional en árbol donde una especie se divide en dos (dicotomía), lleva a la paradoja donde el primer miembro de una nueva especie es hijo de un miembro de otra especie. Además, los híbridos entre especies cercanas pueden dar lugar a una tercera especie. Es el concepto de "no-especie" que se aplica a las plantas híbridas. El concepto de "especie ecológica" enfatiza las adaptaciones a zonas ambientales particulares. En el extremo se mencionó el concepto de "especie cínica", donde una especie es "lo que un taxonomista dice que es".

Las incertidumbres. El examen genético compartido colectivamente de las bacterias *E. coli* muestran que solo el 20 % del genoma es común a todas las poblaciones. Esto dificulta aplicar el concepto genético de especie. Además, las especies simbiontes comparten los bienes y dividen el trabajo, de forma que resulta imposible separarlas. Quizás convenga describir las interacciones sin mencionar especies y hablar de comunidades. En este caso se estudiaría la dinámica del sistema en su conjunto y se trabajaría sobre la evolución de la estructura comunitaria. Por ejemplo, algunas enfermedades tienen culpables específicos (neumonía o meningitis), pero otras (obesidad o diabetes tipo-II) parecen estar asociadas a una disfunción a nivel comunitario del microbioma. Las comunidades bacterianas se asemejan a las partículas en la Física Cuántica, que no son accesibles a nuestros sentidos, y para las que no funciona la intuición cotidiana.

Sobre las idas y vueltas. La Mosca de la Fruta (nombre común) es conocida como *Drosophila melanogaster* (nombre científico). Sin embargo el género *Drosophila* resultó ser una mezcla caótica de especies. Para poner orden el nombre debe cambiarse a *Sophophora melanogaster*. Se trata de un problema importante ya que existe un vínculo emocional con el antiguo nombre. Otro ejemplo es el Mosquito *Aedes aegypti* que se cambió a *Stegomyia aegypti*. Claro que, aparte de los taxonomistas, prevalecen los nombres científicos tradicionales de moscas y mosquitos. El problema en la base de la clasificación (las especies) se propaga en la pirámide hasta los reinos (supergrupos). Se mencionan 5 o 7 de estas grandes ramas. Linneo mencionaba 3 reinos: plantas, animales y minerales, aunque los minerales dejaron de usarse muy rápido. La clasificación usada aquí es la de tres dominios (arqueas, bacterias y eucariotas). La historia de cuántos reinos o dominios existen está lejos de cerrarse.

Estudio de caso: las aves. Las divisiones atrapan a las especies en medio de un largo proceso de evolución temporal y de dispersión de individuos. No es como en una guía de campo donde hay categorías limpias. Las aves tienen un gran vínculo afectivo con la comunidad y entregan ejemplos contundentes. /// En la Guía de Sibley de aves para el norte de América, en el año 2000, se tenían 13 páginas con 107 especies de curracas del género *Dendroica*. En la guía actual no hay ninguna y no fue una extinción en masa. Ocurrió que cambiaron el género a *Setophaga*. La filogenia es la responsable de la desaparición de *Dendroica* a nivel de género. Se unieron dos géneros y *Setophaga* era el nombre más antiguo, por eso perduró. /// Desde los años de 1950 se reunieron unos 800 híbridos de dos especies de ictéridos (similares a tordos) que viven al este y oeste de Norteamérica. Estas especies se hibridizan en la zona de superposición de distribuciones. En 1983 ambas especies se fusionaron en la clasificación con argumentos reproductivos porque podían generar híbridos. Pero, en 1995 se volvieron a separar con argumentos filogenéticos. Esto muestra la volatilidad taxonómica. /// En el siglo 19 la clasificación morfológica daba cerca de 19.000 especies de aves en todo el planeta. A fines del siglo 20 la definición biológica entregaba unas 10.000 especies. Pero en el siglo 21 los métodos genéticos vuelven a proponer números cercanos a 18.000. La genética se puede asimilar a acercarse demasiado a una pintura: en lugar de tener más detalles se produce una dilución en una nube imprecisa. El concepto biológico de especie es intuitivamente agradable, porque permite a las especies expresar sus opiniones mediante sus carac-



211. Desde el genoma al pangenoma. /// El tamaño del genoma y la cantidad de genes para 244 especies de arqueas y bacterias (izquierda). La bacteria *Pelagibacter ubique* es el organismo de vida libre con el genoma más pequeño (1,3 Mb millones de bases, 1.354 genes). Los organismos simbióticos son más pequeños porque pierden genes. No hay una relación directa entre la cantidad de genes y la complejidad del organismo. /// Un estudio analizó 54 muestras obtenidas en el Mar Mediterráneo de la gramínea silvestre *Brachypodium distachyon* (derecha). Se muestra el diagrama filogenético y los genes compartidos entre grupos (pangenoma). Se estima que el pangenoma de la especie tiene 60.000 genes de los cuales 20.000 deben estar compartidos por todos. /// Otro caso es el estudio que trabajó con el pangenoma de 725 tipos de tomate (silvestre y domesticado). Entregó 4.873 genes adicionales a los obtenidos en el primer estudio del 2012 con casi 32.000 genes.

terísticas físicas y de conducta (etología). La genómica para la taxonomía a nivel de especie parece estar en su infancia. No hay un contexto en el que poner los datos y el arte de clasificar se vuelve muy borroso. No parece posible poner límites definitivos en un ambiente borroso.

El espejismo de un genoma por especie. El siglo 21 se inició con grandes proyectos para secuenciar "el genoma" de algunas especies emblemáticas. Cada genoma secuenciado era una celebración científica, una ilusión de tener la capacidad de entender los secretos del "genoma de cada especie". El paso de los años permitió comprender que no hay "un genoma" por especie. En el 2005 se disponía del genoma de unas 250 especies bacterianas y se interpretaba como "especie" un grupo de organismos que comparten más del 97 % de sus genes. /// Un estudio trabajó con ocho cepas de una bacteria (*Streptococcus agalactiae*). Se encontraron las variaciones predecibles por la genética convencional, pero además se obtuvo un promedio de 33 genes nuevos en cada genoma adicional secuenciado. /// Una cianobacteria marina (género *Prochlorococcus*) es el organismo fotosintetizador más abundante del planeta. Se estima que ocupan el 5 % de los organismos fotosintéticos. Para el 2005, el análisis de 12 cepas mostraba un genoma de 1.800 genes, con 1.100 genes comunes a todas. Con cada cepa aparecían cientos de genes nuevos. El total de genes (pangenoma) era de unos 6.000. Unos 8 años más tarde la cantidad de cepas estudiadas llegaba a 45 y el total de genes se estimó en 80.000, con un núcleo compartido de solo 1.000 genes. Es mucha información que da

forma a un colectivo, lo que cambia la forma como se piensa un organismo y especie.

El pangenoma (supragenoma). Se entiende por pangenoma al conjunto completo de genes de todos los individuos de una especie. La pangenómica valora esta diversidad y considera que no es incidental. Como resultado, el tamaño del genoma central (genes compartidos por todos los individuos) disminuye, mientras el tamaño del pangenoma (el conjunto de todos los genes) aumenta. Se propuso que en lugar del concepto de especie se use el concepto de "unidad taxonómica operativa" que contiene genes centrales (presentes en todas las cepas secuenciadas), genes variables o prescindibles (que se encuentran solo en algunas cepas) y genes únicos (restringidos a una sola cepa). En el *Homo sapiens* se realizaron muchos estudios con miles de secuencias. El Proyecto "1000-Genoma" del 2012, llegó a un catálogo de 2.504 individuos de 26 poblaciones.

La extensión del pangenoma. /// El pangenoma puede ser abierto (aumenta con cada cepa secuenciada) o cerrado (tiende a un valor límite asintótico). Los taxones con pangenomas abiertos pueden tener una alta tasa de transferencia de genes. Algunas bacterias pueden tener un pangenoma abierto porque tienen amplia interacción (*Estreptococos*, *Salmonella*, *E. coli*). Otras bacterias (*Bacillus antracis*, *Mycobacterium tuberculosis*, *Chlamydia trachomatis*) podrían tener un pangenoma cerrado porque viven en nichos aislados con acceso limitado al acervo genético microbiano global. Un ejemplo extremo de estabilidad es una bacteria (*Buchnera aphidicola*) que vive como endosimbionte de los áfidos. Tiene un genoma que no sufrió reordenamientos de cromosomas, duplicaciones o transferencia horizontal de genes en los últimos 50 Ma. /// Un estudio encontró que la gramínea *Brachypodium distachyon* tiene un genoma de 31.100 genes. Pero el pangenoma de gramíneas de 54 sitios a lo ancho del Mar Mediterráneo dio 60.000 genes. Solamente unos 20.000 genes eran comunes a todas las muestras (ecotipos). Se determinó que las diferencias en los patrones de floración dependen de los grupos de genes que comparten.

2.1.2. La contabilidad de las especies

El número de especies. En 1758, Linneo publicó la 10° edición de *Systema Naturae* con cerca de 10.000 especies. El ritmo promedio actual es de 18.000 especies nuevas cada año. Luego de 250 años de historia de clasificación taxonómica se llegó solo al 20 % de lo estimado. /// Uno de los muchos estudios que extrapolaron el número de especies entregó el valor de 8,7 millones de especies eucariotas (plantas, hongos y animales), con 1,5 millones conocidas. Las plantas tuvieron el doble de la tasa de producción de especies comparado a los animales. Los organismos eucariotas multicelulares produjeron nuevas especies a una tasa casi 10 veces mayor que la más simple (procariotas y protistas). El sexo parece funcionar como el catalizador en la formación de especies, lo que explicaría su éxito como estrategia evolutiva. Entre los vertebrados, son más diversos los que llevan un estilo de vida terrestre; y entre los insectos los que son herbívoros. /// En los extremos, los insectos acumulan el 80% de las especies conocidas, con 480 Ma de evolución y 1,2 millones de especies. En el otro extremo,

una arquea (*Methanopyrus kandleri*) tiene 3.500 Ma y una sola especie. Hoy vive recluida en extremos de 80-110°C (tiene el récord de 122°C), con alta concentración de CO_2 e hidrógeno que convierten en metano, y a profundidades de 2.000 m. Debería llamar la atención el hecho que hoy exista una sola especie *Homo*, cuando a lo largo de la historia evolutiva fueron varias en paralelo. Por ejemplo, al menos dos especies del género Homo habitaron el este de África hace 2 Ma (*H. rudolfensis* y *H. habilis*). Pero hace 1,7 Ma había 3 especies, sumado el *H. erectus*. Se contabilizan unas 16 especies del género *Homo* en total. Hace 40.000 años es probable que convivieran 3 especies.

Las nuevas especies. Algunas especies se ven solo una vez o se conocen por un solo ejemplar. Una planta (*Thismia kobensis*) recolectada en 1992 en Nishi (Japón) se alimenta de lo que producen los hongos (micoheterotrofo). En el 2010 fue reportada como extinta en la zona. Es una especie de un único ejemplar en un museo. Un arbusto (*Adenocarpus faurei*) fue descripto en 1926 en los valles de Oued Sidi Khaled (Argelia) a 1.000 m de altura. No se lo volvió a ver. Otras especies están escondidas a la vista. En el 2015 se nombraron 30 nuevas especies de moscas capturadas en los jardines en Los Ángeles. Darwin recogió escarabajos en Argentina y quedaron guardados. Uno de ellos (*Darwinilus sedarisi*) fue clasificado 180 años después, en 2014. Más de 1.000 nuevas especies de escarabajos se describen cada año solo en la colección más importante de Inglaterra. El Museo Smithsonian (Washington) tiene 30 millones de insectos sobre los que hay que trabajar. En el mundo hay cerca de 3.000 millones de especímenes en los museos. /// Un caso interesante es un árbol (*Incadendron esseri*) "descubierto" en el 2017. Tiene 26 m de altura y 60 cm de diámetro, pertenece a la familia del caucho y produce látex. Se encuentra a lo largo de un antiguo camino inca que recorre desde el sur del Perú hasta Ecuador, entre 1.800 y 2.400 m de altura. Lo sorprendente es que no estaba nomenclado. Es un árbol abundante en el paisaje, y aun así era "desconocido" para la ciencia.

La inflación de especies. El enfoque genético en base al ADN permite definir una especie en forma rápida y sin experiencia taxonómica. Permite una aceleración en el inventario de especies a riesgo de sobreestimar la cantidad. La paradoja es que la resolución del genoma volvió más difícil y no más fácil la distinción de los límites entre especies. /// Una paradoja de la división más fina entre especies es que puede convertir a una población sana en dos poblaciones vulnerables. Por ejemplo, en África los cazadores de safari matan nueve tipos de antílopes buscando un trofeo de cada especie. Pero con la taxonomía genética serían 25 las poblaciones o especies a convertir en objetivo de caza. En Asia central las Ovejas Silvestres (*Ovis ammon*) pasaron de ser una, a ser nueve especies. Entonces, en Kazajistán de una población sana se llegó a cinco poblaciones de especies de ovejas de montaña que necesitan protección.

La hiperinflación de especies. /// Un estudio analizó 200 especies de aves con el lente de la morfología (características físicas) y sugirió que la biodiversidad en las aves está subestimada. Se llegó a un número de especies cercano a 18.000. Otro estudio genético en las aves llegó a un techo de 20.000 especies como máximo. Algunos denominan a esto la "inflación taxonómica" que multiplica la cantidad de especies y, dicen que, en biología, como

en economía, "la inflación causa devaluación". Otros dicen que debería superarse el debate entre los que agrupan especies (los "lumpers") y los que dividen especies (los "spliters") y centrarse en el concepto de "gremios". Los gremios son colecciones de especies que ocupan el mismo nicho en un entorno y son una forma de medir la biodiversidad. /// Con los insectos y sus simbiontes el problema se multiplica. Un estudio del ADN en insectos concluyó que la cantidad de especies llegaría a 40 millones. Pero, los grupos asociados a insectos (parásitos o simbiontes) también sufrirían una inflación de especies. Cada especie de insectos puede tener una especie única del ácaro, otra de nematodo, un hongo unicelular (*microsporidia*) y un unicelular protista. Además, es probable que albergue 10 especies de bacterias únicas. Sobre la base de estas estimaciones, el estudio entregó un total de 2.000 millones de especies. Se sugirió también que el "diagrama de torta" de los grupos taxonómicos es muy diferente de las estimaciones actuales. En lugar de ser dominada por los insectos, sería dominada por las bacterias (70 a 90 % de todas las especies).

2.1.3. Un estatus indefinido para los híbridos

La clasificación de los híbridos. /// Un estudio analizó los registros de pruebas de hibridación en las plantas y animales. Encontró que el 31 % de las combinaciones de plantas produjeron descendencia fértil. Por ejemplo, los helechos tienen una hibridación poco exitosa. La tendencia de las plantas a hibridarse llevó a algunos botánicos a concluir que las "especies" en plantas son agrupaciones arbitrarias. /// Un estudio analizó los rasgos de 700 especies de plantas. En más del 80 % de los géneros, las especies aparecen en agrupamientos en lugar de en un continuo. En las aglomeraciones es más difícil trazar fronteras y esto facilita la hibridación. Así que un enfoque más propicio sería depender de las historias familiares por linajes antes que definir las especies. Otro ejemplo es el Pez Cola de Espada en los ríos mexicanos. Se encontró que el ADN era un mosaico de diferentes especies, lo que indica mestizajes múltiples recientes. El concepto de ADN como mosaicos llega al clímax con la transferencia horizontal de genes que convierte a un genoma en la sumatoria de partes. También en los humanos hay híbridos. En 2010 se descubrió que los humanos se habían cruzado con los neandertales, lo cual parece contradecir el concepto de especie.

Estudio de casos. /// Las plantas del género *Mimulus* son unas 150 especies y por el valor ornamental se volvieron globales. La especie *M. guttatus* es nativa de Norteamérica y *M. luteus* de Sudamérica. Los híbridos producen semillas estériles, pero se pueden reproducir en forma asexual (clones). Una nueva especie encontrada en Escocia de describió en el 2012 y se llamó *M. peregrinus*. Esta nueva especie es endémica y tendría unos 150 años de existencia. Otra población en las islas Orcadas (norte de Escocia) indica que proviene de la misma hibridación, pero en forma independiente. Con posterioridad todos los miembros de esta historia pasaron a formar parte de otro género (*Erythranthe*). /// La hierba bienal del género *Tragopogon* tiene especies que se están hibridando (*T.*

pratensis y *T. porrifoliusse*) desde hace al menos 250 años. A pesar de tener fertilidad parcial no hay evidencia de que los híbridos se estén estableciendo como una especie nueva. Esto contrasta con el hecho que ambas especies formaron nuevas especies mediante la hibridación con la otra especie (*T. dubius*). Como se observa el proceso de especiación desde híbridos no es predecible, por el momento. /// El análisis del genoma de la Palmera Datilera (*Phoenix dactylifera*) de África es un híbrido entre las de Medio Oriente y una especie silvestre (*P. theophrasti*) de la isla de Creta. Un estudio encontró que el 5-18 % del genoma de la palma datilera se deriva de la palma silvestre de Creta. Aunque la especie silvestre se parece a la palmera datilera cultivada, los frutos son delgados y fibrosos y no se pueden comer. La evidencia arqueológica indica que la hibridación tuvo lugar hace 3.000 años.

El caso del gorrión italiano. /// Un caso de interés didáctico es el Gorrión Doméstico (*Passer domesticus*) originario de Medio Oriente. Siguió la migración humana y se aparearon con el europeo Gorrión Español (*Passer hispaniolensis*). El resultado produjo el híbrido Gorrión Italiano (*Passer italiae*), que vive en Italia. El gorrión italiano tiene 61, 9% de ADN del doméstico y 38,1 % del español. Hoy día los gorriones italianos están aislados genéticamente de sus progenitores. En el sur de Italia, donde conviven los gorriones italianos y españoles, se estudiaron 1.000 híbridos y ninguno fue de primera generación. Esto indica que los impedimentos para la reproducción (hibridación) entre especies son altos. El aislamiento reproductivo le da al gorrión italiano estatus de especie independiente. Pero, hay un paso adicional. El gorrión italiano en las islas de Creta, Córcega, Sicilia y Malta son poblaciones de eventos de hibridación separados y con composición genética muy diferente. Se encontraron limitaciones a las combinaciones genéticas, ya que el gorrión italiano siempre hereda ciertos genes del gorrión común, quizás porque son necesarios para hacer al híbrido funcional. Es probable que sea el origen del aislamiento reproductivo entre las especies.

El caso de los lagos africanos. /// Más de 1.000 especies de peces cíclidos viven en el lago Malawi (África), más que en cualquier otro lago del mundo. Una hipótesis es que las fuerzas ambientales impulsaron la diversificación, otra dice que la causa subyacente fue biológica. Una causa biológica posible es que algunas hembras no reaccionen al color de ciertos machos, lo que puede conducir al aislamiento sexual. Referido a las fuerzas ambientales, un trabajo examinó los registros del sedimento del lago que cubre 1,3 Ma de evolución. Se encontró que los niveles del agua bajaron más de 200 m unas 24 veces. Estos cambios modificaron el hábitat, las costas rocosas, el pH, los niveles de sal e incluso la formación de lagos pequeños. Cuando se recuperó el gran lago, las especies se mantuvieran aisladas en forma biológica. /// En el lago Victoria hay unas 500 especies de peces cíclidos y mucha tienen menos de 15.000 años. Ahora hay especies que se están fusionando porque las hembras no reconocen los colores de los machos por el oscurecimiento del agua debido a la actividad humana. Los híbridos podrían llegar a reemplazar a las dos especies originales. Pero los cíclidos no son el único grupo de animales con esta particularidad; en el Lago Tanganica hay una gran variedad de caracoles con una población similar.

2.1.4. Más borrosidad

El orden en los elementos químicos. La Tabla Periódica de Mendeléyev, que ya tiene 150 años, encaja en la mente humana de ejes cartesianos. Ese mundo ordenado en un rectángulo de casillas, donde cada elemento químico ocupa su lugar sobre la base del número de protones en el núcleo. Eran 63 elementos cuando se formuló. Todos los elementos con más de 104 protones son superpesados e inestables. En 2015 la IUPAC (*International Union of Pure and Applied Chemistry*) incorporó 4 nuevos elementos químicos llegando a un total de 118. Fueron una creación humana, de laboratorio y con vidas muy cortas. Se predijo que los átomos con hasta 172 protones pueden formar físicamente un núcleo que está unido por la fuerza nuclear pero solo por fracciones de segundo. Son muy inestables y se descomponen de inmediato. Los más pesados no tendrían tiempo para atraer y capturar un electrón, pasando su vida como congregaciones de protones y neutrones. Esto claramente desafía la definición de átomos. Podría significar el límite de la tabla periódica tal como la conocemos. Además, los radionucleidos artificiales de la era nuclear cambian el modelo de isótopos naturales de los elementos.

El desorden de la naturaleza. El resto de la naturaleza funciona de forma más desordenada y con límites difusos. Supónganse un par de ejes cartesianos que se salpica con innumerables puntos. Luego se trazan líneas para aislar las agrupaciones naturales de alguna forma. Siempre habrá puntos que caen cerca o sobre los límites y entonces se genera la paradoja de la segmentación y definición. Pueden ser especies de seres vivos, tipos de suelos, tipos de ecosistemas, clases de rocas o minerales. En todos los casos hay puntos identificados por varios parámetros y con conflictos en las fronteras de la clasificación. Es la consecuencia de la necesidad de "segregar" para explicar.

Los ecosistemas. Las fronteras borrosas en las clasificaciones se observan en especies vivientes, en minerales, rocas y suelos. También hay una borrosidad a nivel de ecosistema. /// En un estudio con lagartijas se examinaron más de 50 características de los nichos ecológicos (tipo de hábitat, estilo de caza, rendimiento reproductivo y defensas). Se incluyeron 134 especies de lagartijas y resultó que 100 pertenecían a pares convergentes de nichos. Por ejemplo, los camaleones africanos tienen equivalentes ecológicos en las Américas y Australia. El resultado sugiere que las lagartijas están obligadas a vivir estilos de vida particulares. El número limitado de nichos implica que los ecólogos podrán construir una "tabla de nichos", similar a la tabla periódica de los elementos en química. Con esta tabla se podría observar el hábitat y describir cuántas especies de lagartijas puede soportar. La tabla destacaría los nichos "vacíos" donde las especies deberían estar y, ante la ausencia, se podría identificar si se extinguieron o el nicho no se llenó aún. /// Un intento de clasificación de ecosistemas colisiona con la fugacidad. Un ejemplo único de ecosistema se dio en un glaciar en Patagonia. El glaciar Casa Pangue (Chile) depende del Cerro Tronador (Rio Negro) y es el más grande de Patagonia Norte. En 1989 estaba cubierto por detritus con un espesor entre 1 y 3 m. La información de aquella época indicaba que el suelo era tan firme y estable que permitió la formación de "morenas en tránsito". Se trata de suelo

fértil sobre un glaciar que facilita el desarrollo de un bosque regional (selva valdiviana) dominado por los árboles del género *Nothofagus*. Este bosque supraglacial se movía pendiente abajo en forma muy lenta (22,5 m/año). Los árboles llegaron a tener 70 años y 40 cm de diámetro, y fueron estudiados por dendrocronología. El bosque desapareció en la década de los años 1990, debido a la pérdida de estabilidad del suelo y muerte de los árboles. Fue un caso de ecosistema único en el mundo y a escala de tiempo humana.

2.2. Evolución a escala de tiempo humana

2.2.1. La evolución: sobre la orientación y sus límites

(1) Sobre qué o quiénes evolucionan. La evolución se encaró por mucho tiempo en forma reduccionista. Primaban los intereses individuales y los genes egoístas. Desde los años de 1970 fue cambiando hacia el holismo, donde las poblaciones y colonias pueden responder como "superorganismos". El cambio coincide con la hipótesis de la asociación simbiótica para explicar las células eucariotas que tienen mitocondrias y cloroplastos obtenidos por endosimbiosis. Además, cada organismo resulta ser un grupo altamente organizado de células individuales que evolucionan en concierto. La selección natural puede tener lugar a diferentes niveles: genes, individuos, poblaciones, especies, ecosistemas. Por ejemplo, Darwin indicó que el altruismo requiere de una selección entre grupos (sacrificio del individuo para el bien del grupo).

(2) Sobre la orientación y predictividad. La Selección Natural (como parte de la Teoría de la Evolución), ¿es un proceso determinista que orienta una evolución aleatoria? La evolución se basa en tres pilares: variación (mutaciones de genes), selección (aceptación o rechazo de las mutaciones) y herencia (de genes y caracteres epigenéticos). La evolución no puede ver el futuro, utiliza mutaciones aleatorias por lo que está ciega hacia adelante. Hay dos posturas. La postura impredecible (contingente o irrepetible) indica que, volviendo el tiempo atrás, el desarrollo será diferente. El estudio de la evolución sería como el estudio de la historia: algo que solo podemos entender en retrospectiva. Dicen que, si se tiran los dados de nuevo, caerán en diferente forma. La otra postura dice que la casualidad tiene un papel menor y es posible predecir el curso de la evolución porque la selección natural le otorga direccionalidad. El azar es el socio creativo que presenta todas las ideas y la selección natural escoge lo que funciona. Aunque las mutaciones pueden ser aleatorias, la evolución no lo es. Condiciones similares producen soluciones similares (evolución convergente). A diferencia de la historia, la evolución tiene la fuerza determinista de la selección natural. Sin embargo, la evolución produce tanto lo esperado como lo inesperado; produce tanto lo convergente como lo divergente.

Estudios de casos. /// Un estudio trató de encontrar si la evolución sigue una secuencia de eventos más probable. Se analizó

la genética de una proteína (EF-Tu) en 50 bacterias lo que retrajo el tiempo a 700 Ma atrás. Entonces se "construyeron" bacterias *E. coli* con EF-Tu en la versión primordial. Esto llevó a que las cepas tardaran 45 minutos para duplicar la población contra 20 min de las cepas modernas. Las poblaciones se cultivaron por 2.000 generaciones y se observó una evolución hasta lograr una tasa de duplicación de 25 min. La mejora de tiempo se logró aumentando la expresión de los genes antiguos para la proteína EF-Tu gracias a una mutación. Pero en las *E. coli* modernas, los 700 Ma de evolución produjeron cambios en 21 aminoácidos. En este experimento cinco culturas bacterianas siguieron el mismo camino evolutivo. /// La evolución del virus de la gripe no es aleatoria, es hasta cierto punto predecible. Pero es una cuestión de suerte saber cuál de los 7 posibles sitios de mutación ocurrirán. Predecir el curso de la evolución del virus de la gripe es casi imposible a más de un año o dos de distancia. Es la razón por la cual los fabricantes de vacunas tienen márgenes de error y producen nuevas vacunas antigripal todos los años.

El caso de los insectos palo. /// Los insectos palo (género *Phasmatodea*) se mimetizan con ramas y hojas. Un trabajo analizó 34.000 insectos palo (tres variedades) capturados durante 25 años en el mismo lugar de California. Se encontraron tres variantes de colores ligadas a diferentes plantas donde se camuflan. Se dividió el período en dos mitades y se usaron los datos de la primera mitad de tiempo para predecir los cambios en la segunda mitad. Se encontró que la estrategia de tener el mismo color que el resto no es buena. La razón es que los depredadores aprenden a reconocerlos. Por esto se tiene un intercambio cíclico entre insectos con y sin rayas, en la medida que una variante se hace más popular. Las predicciones de poblaciones eran buenas (90 %) a 3 años y bajaba (80 %) a 10 años. Pero, en otra predicción para otra variante de insecto palo no se tuvo éxito. Quizás porque intervenían otros argumentos como la abundancia en años cálidos, la tolerancia al calor, las infecciones por hongos y el éxito de apareamiento.

(3) Sobre la convergencia evolutiva. La evolución convergente muestra las limitaciones de creatividad de la evolución. /// Las plantas de café y chocolate desarrollaron la cafeína de forma independiente. Pero ambas partieron de proteínas existentes para producir la cafeína. En la evolución se pueden intercambiar bloques de aminoácidos dentro de una proteína reemplazándolos por otros. /// Un estudio trabajó con mamíferos terrestres que colonizaron el océano en tres oportunidades: ballenas, morsas y manatíes. El estudio genético mostró que muchos genes cambiaron en forma diferente en cada linaje, lo que aporta a la aleatoriedad. Pero en 15 genes los cambios fueron los mismos, lo que aporta a favor de una solución única. Esto pone en evidencia una creatividad predecible o una escasez de opciones viables. El análisis similar de los genomas de perros, elefantes y vacas entregó una convergencia similar en sus mutaciones. /// Los ecosistemas podrían responder de forma similar. Una hipótesis dice que, frente a presiones similares, las poblaciones producirán resultados convergentes. Pero el proceso no es omnipresente y la evolución puede tomar caminos impredecibles. Por ejemplo, en Nueva Zelanda, no hubo mamíferos terrestres, pero las aves no evolucionaron formas similares a mamíferos. Es un ejemplo de ausencia de evolución convergente. Otro ejemplo, es el linaje del ornitorrinco, un mamífero monotrema que tiene pelo, pico, y pone huevos. Este linaje, como el humano, es único en el registro fósil.

El caso de las plantas carnívoras. /// Un estudio trabajó con especies de plantas carnívoras de jarra australianas (*Cephalotus follicularis*), asiáticas (*Nepenthes alata*) y norteamericanas (*Sarracenia purpurea*). Parecen similares, pero la carnivoría se desarrolló en forma independiente y la maquinaria para digerir insectos resulta similar. Cada especie cooptó proteínas antiguas cuya función era la protección contra enfermedades para crear enzimas que digieren los insectos. Una enzima es la quitinasa que descompone la quitina, el principal componente en el exoesqueleto de los insectos. Otra enzima es la fosfatasa que le permite a la planta obtener fósforo del cuerpo de los insectos. La sustitución de aminoácidos produce una evolución convergente entre especies. La convergencia ocurre sobre diferentes genes que resuelven el mismo problema o sobre los mismos genes que trabajan diferente. /// En la versión de planta de jarra de Australia (*C. follicularis*) se identificaron genes que se activan de forma diferente en las hojas tipo jarra y en el resto. Están los genes que producen el néctar y los que codifican las sustancias cerosas que dificultan la salida de la trampa. Se identificaron 35 proteínas mediante espectrometría de masas. Muchas están relacionadas con las usadas para la defensa en otras plantas. Hay enzimas que son usadas para descomponer la quitina que sirve para defensa contra los hongos y en las carnívoras se usan para digestión de insectos. La capacidad de digestión solo es de utilidad si una planta puede atrapar al insecto. La evolución lleva a diversas soluciones para atrapar insectos, pero fue convergente a la hora de generar las moléculas para digerir al insecto.

(4) Sobre las limitaciones de la evolución. Las plantas parecen no haber explorado todas las alternativas de nichos evolutivos. Se puede decir que en la evolución no todo lo posible, ocurrió. Por ejemplo, las bacterias lograron fijar el nitrógeno atmosférico en nitrato y romper la molécula de agua en la fotosíntesis. Sin embargo, mientras la fotosíntesis fue adquirida por las plantas (cloroplastos), ninguna eucariota puede fijar nitrógeno (requieren la simbiosis con bacterias). Esta es la parte "aleatoria" de la evolución. Se puede pensar en una matriz donde las columnas se ocupan con los seres vivientes (mamíferos, invertebrados, plantas, bacterias) y en las filas se colocan las características (fotosíntesis, poder volar, detectar magnetismo). Cuando se llenan las casillas se verán las zonas vacías de cada rama de la vida.

Ejemplo: no hay plantas que vuelan. Las plantas nunca evolucionaron la flotabilidad en el aire. Quizás ocurrió y no lo sabemos por ausencia de fósiles. Sin embargo, la tecnología biológica para llenar este vacío está disponible. Muchas algas o plantas como el Camalote (*Eichhornia crassipes*) tienen flotadores (neumatocistos) llenos de oxígeno o CO_2 para flotar en el agua. En tanto, las algas pueden producir hidrógeno. Así que parece posible llenar un neumatocisto grande y delgado con hidrógeno, de forma que fuera más liviano que el aire y pudiera volar. Puede ser que este tipo de planta con membranas delgadas no sea viable (podría ser vulnerable), o quizás una etapa intermedia nunca pudo sostenerse. Además, las algas que producen hidrógeno solo lo hacen cuando hay falta de azufre en el agua. En cualquier caso, las moléculas de gas hidrógeno son tan pequeñas que se fugarían del neumatocisto. La evolución tiene límites físicos-químicos y mecánicos, pero también puede no recorrer todos los caminos posibles. /// El alga verde (*Aegagropila linnaei*) habita en los lagos y tiene una forma de bola. Cuando el alga hace fo-

tosíntesis se cubren de pequeñas burbujas de oxígeno lo que produce que la bola flote en el agua. En un experimento donde se las mantuvo bajo una luz roja tenue durante varios días se encontró que respondían a un reloj circadiano. Si la luz seguía su reloj interno flotaban mucho más rápido. Cuando se detuvo la fotosíntesis, el alga no flotaba.

Ejemplo: no hay plantas bioluminiscentes. Hay bacterias y animales que son bioluminiscentes (insectos, calamares, peces). Esta característica se usa para el reclamo sexual, como cebo o para despistar. La bioluminiscencia requiere dos moléculas (la proteína luciferina y la enzima luciferasa) que se combinan con oxígeno y liberan energía en forma de luz. En los hongos el proceso es similar. La luciferasa-fúngica puede actuar con múltiples derivados de la luciferina-fúngica, dando lugar a cambios en la intensidad y color de emisión. Los hongos que brillan atraen a insectos (escarabajos, moscas y hormigas) que diseminan las esporas. El proceso está bajo el control del reloj circadiano por lo que se encienden bajo ciertas condiciones. Cerca de 70 especies de hongos (de 100.000) producen luz verde y uno de ellos (*Neonothopanus gardneri*) es de los más grandes y brillantes. Vive pegado a las hojas en la base de las palmeras en los bosques de cocoteros de Sudamérica. Pero no hay plantas bioluminiscentes y los intentos se refieren a la planta de tabaco incorporando genes de bacterias o luciérnagas mediante ingeniería genética. Una característica natural de este tipo podría haber sido útil para guiar a los polinizadores nocturnos. /// Un caso de interés es entre el calamar (*Euprymna scolopes*) y las bacterias luminosas (*Vibrio fischeri*). Las bacterias se alojan en un órgano oculto en una cavidad corporal ya que necesita la simbiosis gobernada por un gen específico. Si una cepa de bacteria sin brillo se aloja en el calamar, este niega el sustento a la bacteria e impide la simbiosis. La bioluminiscencia sirve para ocultar la sombra del calamar en las aguas someras y evitar así a sus predadores. Se produce con el conjunto de proteínas (luciferina-luciferasa gobernadas por los genes operon-lux) y se activa cuando se logra el quorum (densidad de bacterias). La bioluminiscencia se originó cerca de 30 veces en forma independiente en bacterias e invertebrados, pero nunca en las plantas. El origen de la bioluminiscencia en las bacterias se cree que proviene de un mecanismo de desintoxicación de oxígeno.

2.2.2. La evolución: sobre la velocidad y complejidad

(5) Sobre si es rápida o lenta. Una noción mal arraigada es que los cambios evolutivos son imperceptibles en el corto plazo y se acumulan en millones de años. La verdad parece lo opuesto: los organismos evolucionan muy rápido, pero sin orientación. A largo plazo la mayoría de los cambios evolutivos se anulan mutuamente y aparecen como largos períodos de estabilidad. La evolución aparece como lenta porque la selección es débil (no se eliminan todos los organismos poco adaptados). Como la evolución es un proceso aleatorio (sin ningún propósito), en lugar de ir lento a un destino, va muy rápido a ninguna parte. /// Un estudio comparó 100 genomas históricos y modernos de la hierba Arabidopsis para medir la velocidad de evolución. La muestra más antigua era de un herbario de 1863. Esta planta llegó a América desde Europa cerca del año 1600. Fue

introducida en forma casual mezclada con semillas de plantas comestibles. El estudio encontró 5.000 nuevas mutaciones desde su origen europeo. Uno de los cambios fueron las raíces cada vez más profundas y de crecimiento rápido. Es un ejemplo de la "paradoja genética de la invasión", que se refiere a la capacidad de las especies invasoras para colonizar aun con baja diversidad genética. Algunas de las mutaciones en 400 años otorgaron ventajas durante la colonización. /// Otro trabajo analizó el genoma de 138 familias de plantas. Se encontró que el ADN de las pequeñas tiene una tasa de mutación más rápida. Así, una familia de plantas herbáceas (*Tropaeolaceae*) de 5 cm de altura mutó 10 veces más rápido que una familia de árboles (*Akaniaceae*) de 45 m de altura. La tasa de mutación más alta se atribuye a que el genoma se copia con mayor frecuencia. Las plantas más pequeñas circulan por el "carril rápido" evolutivo y la razón puede estar en los cambios genéticos que se acumulan en la punta del brote. Este punto tiene la mayor tasa de división celular. Las plantas altas y grandes tienen menor tasa de división celular y menos cambios en el ADN.

(6) Sobre si puede aprender. La evolución por selección natural pudo haber comenzado ciega, pero también quizás mejoró. Antes de la vida una selección natural primitiva pudo seleccionar las moléculas más efectivas. Las reacciones más rápidas se volverían más abundantes con una tendencia hacia la diversidad y una química más complicada. La acumulación de alternativas permite una mejora en la evolución. Las máquinas aprenden paso-a-paso, llegando a la inteligencia artificial. Una red neuronal ajusta las conexiones entre las neuronas (más fuertes o débiles) en la dirección que maximiza las recompensas. Para la evolución la "hipótesis de evolvabilidad" (capacidad de evolucionar) dice que la evolución usa la variación, selección y herencia, que pueden ser alterados por la evolución pasada. Si la selección pasada trabajó bien puede hacer más fácil la solución de nuevos problemas y producir una mejora gradual. La selección natural ajusta la genética en la dirección que aumenta la aptitud física. Esta hipótesis dice que la capacidad de mejorar sería un producto inevitable de la variación y selección al azar. La evolución podría aprender a producir una mejor solución de problemas con la experiencia. Es la evolución de la capacidad de evolución. Para otros esta alternativa es imposible porque parece requerir previsión.

La Resonancia Mórfica. Esta teoría postula que los individuos de una especie forman parte de un mismo campo "morfogenético". Este campo permite que, si un individuo aprende una nueva habilidad, les será más fácil aprenderla a todos los otros individuos del mismo campo. Dice que la habilidad "resuena" en cada uno, sin importar la distancia a la que se encuentren. Cuantos más individuos la aprendan, tanto más fácil y rápido le resultará al resto. Es el principio de memoria colectiva, con una propagación entre generaciones mediante este campo mórfico. Por ejemplo, los genes producen proteínas mediante un código que indica la "estructura primaria" (secuencia de proteínas). Pero la forma en que se pliega la estructura primaria es el primer problema para la teoría genética. No se puede predecir la estructura tridimensional de la proteína a partir de la secuencia de aminoácidos. Hay cientos de formas posibles de pliegues, pero solo una funciona. Según esta teoría, la resonancia y los campos mórficos jugarían un papel en el plegamiento de las proteínas.

(7) Sobre la tendencia a la complejidad. Como lo que "no se usa, se pierde",

parece que la evolución tendería a quitar en lugar de añadir, conduciendo a una mayor simplicidad. Por ejemplo, algunas criaturas en apariencia primitivas resultan ser descendientes de otras más complejas. Así el antepasado de las estrellas y erizos de mar parece que tenía un cerebro, aunque los actuales no lo tienen. La tendencia a la complejidad puede surgir cuando la selección es débil y lo que "no se usa, no se pierde". Otra vía de aumento de complejidad ocurre por duplicación del genoma o adquisición de genes. Un gen que tiene varias funciones podría duplicarse y luego dividir el trabajo. Esta complejidad adicional implica que cada gen puede estar encendido o apagado en momentos o lugares diferentes. Tan pronto surge un beneficio, la selección favorecerá su propagación y en este caso es el aumento de la complejidad. Las plantas con flor son un ejemplo de la duplicación completa del genoma en varias oportunidades. Esta idea podría explicar por qué la evolución parece acelerarse después de las extinciones en masa. Tales eventos reducen el tamaño de la población, debilitando la selección y aumentando las posibilidades de mayor complejidad primero-genómica y luego física y de conducta.

Digresión: la evolución tecnológica. Cuatro años después de la publicación de Darwin surgió la idea de la evolución para las máquinas. En cualquier tecnología hay diferentes diseñadores, con ideas hasta antagónicas. La selección se realiza por rendimiento y algunas ideas perduran para diseños futuros. Esto suena plausible y parece funcionar para tecnologías existentes. Pero no aplica para nuevas tecnologías disruptivas. El motor a reacción no surge de la acumulación de mejoras en el motor a pistón. Todas las tecnologías tienen un propósito (resuelven un problema) y todas hacen uso de lo que ya existe. Las nuevas tecnologías se forman por combinación de las existentes. Es la evolución combinatoria. El colectivo de la tecnología se crea a sí mismo (es autopoiético). Toda tecnología se coloca encima de una pirámide de ancestros y formará la capa de soporte para la próxima. El valor de una tecnología no solo es por lo que resuelve, sino por donde conducirá el progreso. En tecnología, ocurre lo opuesto que en biología: la variación y selección se activan solo una vez que existe una tecnología.

(8) La evolución de la biodiversidad. La biodiversidad entre los trópicos es mucho mayor que en las regiones templadas y las posibles causas son varias. Un sospechoso es la falta de luz y calor en las latitudes altas, lo que implica menor productividad primaria. También podría ser que la temperatura influencie la tasa de evolución y especiación. Otro sospechoso es la mayor tasa de mutaciones por la radiación solar en las latitudes tropicales. /// Un estudio analizó la velocidad de evolución, la tasa de extinción y la tasa de migración de nuevas especies. Una posibilidad es que la diferencia de biodiversidad sea el resultado de una mayor tasa de generación de especies entre los trópicos (sería la "cuna" de la biodiversidad). Otra alternativa es que la tasa de extinción sea más baja (sería el "museo"). El estudio trabajó con bivalvos marinos y se encontró que el 75 % de los géneros evolucionaron en los trópicos y luego se extendieron (la cuna). También se verificó que las tasas de extinción tropical son más bajas que en las regiones templadas (el museo). /// Otro trabajo comparó los genes de 45 plantas tropicales con plantas de regiones más frías. Se encontró que las especies tropicales tenían más del doble de la tasa de evolución molecular. Una causa podría ser que mayor temperatura produce mayores tasas metabólicas y

de mutación. Pero, si fuera la temperatura, los desiertos tendrían más especies; así que se necesita de la protección del bosque para atemperar la excursión térmica. En un estudio en la montaña Kilimanjaro (este de África) se examinaron 8 grupos de plantas y 17 de animales desde la sabana a 1.000 m hasta 4.550 m de altura. Se encontró que la biodiversidad se correlacionaba con la temperatura, de forma que más caliente coincide con mayor diversidad.

Digresión: la falta de tiempo. Otra hipótesis adicional aboga por que los ambientes más fríos son también más jóvenes y tienen poco tiempo de evolución como para mostrar suficiente biodiversidad. /// Un estudio catalogó la distribución global de 14.912 especies de hormigas. Se analizaron 9.000 publicaciones y bases de datos de museos y *online*. Se combinaron los datos con un diagrama filogenético de las relaciones ancestrales entre especies. Se incluyeron datos de 500 especies extintas de hormigas. Se determinó que la velocidad a la que surgen nuevas especies es muy variable, pero es igual en el ecuador que en latitudes altas. En las zonas frías debería aumentar la biodiversidad si se le otorga el tiempo necesario.

(9) La evolución de las poblaciones. Hay casi 1.200 especies de árboles en los bosques templados y fríos del hemisferio norte, pero se contabilizaron 1.440 especies de árboles en solo 25 hectáreas de bosque tropical cerca de Manaos (Brasil). Una base de datos global de 657.630 árboles tiene 11.371 especies en las regiones tropicales. En comparación los bosques templados de Europa contienen solo 124 especies. ¿Cómo pueden coexistir tantas especies arbóreas en áreas tan pequeñas en el trópico? /// Un estudio trabajó con un árbol tropical (*Handroanthus guayacan*) y encontró que la población aumentó en los lugares donde el árbol es raro y no en donde es común. Se concluyó que hay una "retroalimentación negativa" que frena el crecimiento de la población en los lugares más poblados. El estudio se realizó con una ventana de 10 años, con métodos satelitales y sobre un espacio limitado a una isla en Panamá. Se encontró que los individuos de una especie se interfieren más con los de la misma especie que con los de otras especies. Las especies más raras tendrán menos probabilidad de impactar en forma negativa con sus congéneres. /// Los enemigos naturales (comedores de semillas, hojas o patógenos) mantienen a las poblaciones más abundantes bajo control. En la misma línea de pensamiento, un bosque silvestre nunca será un monocultivo. A medida que la población de una especie crece, también lo hacen las plagas especializadas. Cuanto más común es una planta, más es atacada. Entonces, las poblaciones dependen de la densidad. La población aumenta donde hay mayor competencia. Pero lo contrario no es cierto. Las poblaciones más pequeñas no tienen las tasas de crecimiento más altas, incluso pueden ser las más bajas. Se atribuye a la dificultad para encontrar un compañero, la endogamia o las disfunciones sociales en poblaciones pequeñas, lo que limita la evolución. /// Un estudio en Belice formó parcelas, unas fueron tratadas con fungicidas (Amistar) y otras con insecticida. Las parcelas de control se rociaron con agua. En el transcurso de 17 meses, el equipo descubrió que la riqueza de especies se redujo en 16 % en las parcelas rociadas con fungicida. No hubo cambios en la biodiversidad en las rociadas con insecticida, aunque cambió la composición de especies. Así que los hongos son un soporte para la biodiversidad, por lo que el ecosistema del suelo puede ser una causa de biodiversidad de especies.

(10) Sobre la no vuelta atrás. Se dice que la evolución siempre va hacia adelante, no vuelve atrás. /// Un estudio de 4 años en estanques de Texas analizó la abundancia de 60 especies de libélulas. Se recolectaron 18.000 insectos, anfibios y peces entre 2011 y 2015 en 45 estanques. Los factores que influyen en las especies que aparecen en un estanque son: los peces, la cubierta del dosel, la temperatura del agua y la frecuencia con que el estanque se seca. En los 4 ciclos anuales se encontraron diferencias sistemáticas en la diversidad de libélulas. Los estanques que carecían de peces (depredadores superiores) mostraron muchos más cambios en las especies de libélulas entre estanques (variación espacial) y entre temporadas (variación temporal). Sin un filtro fuerte, la comunidad de libélulas tuvo una deriva y no regresó al mismo lugar cada año. Esto sugiere que es necesario considerar la variación temporal y espacial para determinar la biodiversidad total de un hábitat. El estrés ecológico podría tener efectos diferentes en los hábitats con y sin filtros.

2.2.3. La genética: sobre el poder limitado de los genes

1) Sobre que hace un gen. A principios de siglo se pensaban que había genes que volvían al cerebro humano especial. Ahora sabemos que tenemos la mitad de los genes que una planta de arroz. La razón por la que el cerebro humano es más grande es porque determinados genes se mantienen activos por más tiempo. Algunos experimentos de anulación de genes indican que el cambio en un gen tiene efectos imprevisibles en otros sistemas. Los rasgos están ligados, y quizás sea imposible aislar los efectos de un único gen. Esto pone límites a dichos como "el gen de la agresión". No se podría concluir que se encontró el "circuito de la imagen" en un monitor cuando se anula un elemento y la imagen desaparece. Además, neutralizar el mismo gen en dos especies diferentes puede tener distintos efectos. /// No hay un gen para cada característica, ni en animales ni en plantas. El estudio del genoma humano encontró que de las 3.000 millones de unidades químicas (bases) en el ADN solo el 1% codifican genes. El resto es material genético "basura". Solo hay entre 20.000 y 25.000 genes, muy pocos para responder al lema "un gen-una función". Pero como el 5% del genoma permaneció inalterado es probable que sirva para algo, aunque no se sabe para qué. /// Los genes codifican proteínas que hacen diferentes cosas dependiendo del momento, la cantidad y el tiempo de aplicación. Una sección del código genético puede dividirse en diferentes puntos y generar proteínas diferentes. Puede ser muy difícil precisar qué genes son responsables de cualquier cosa. Un segmento del ADN puede contribuir a más de un gen; es decir, los genes pueden tener límites superpuestos.

El caso de la levadura. Las diferencias genéticas entre diferentes ramas de la vida no son tan grandes como es de suponer. /// Los estudios encontraron que los humanos y el hongo de levadura de panadería (*Saccharomyces cerevisiae*) tienen un ancestro común lejano de hace 1.000 Ma. Sin embargo, los genes humanos pueden sustituir el 47 % de los genes esenciales para la supervivencia de la levadura. Un trabajo reemplazó 414 genes de la levadura con una versión humana. Se encontró que los genes implicados en la metabolización de lípidos pueden inter-

cambiarse en el 90 % de las veces. En cambio, los implicados en el crecimiento celular casi no pueden ser reemplazados. En otro trabajo se intercambiaron genes de levadura con análogos de la bacteria *Escherichia coli*. El 60 % de los genes de *E. coli* podrían sustituir a los de la levadura.

(2) Sobre los genes altruistas. Los "genes egoístas" buscan perpetuarse. Pero ¿pueden perpetuarse los genes altruistas que vuelven estériles a sus portadores? ¿Es una invención evolutiva exitosa el altruismo? Un gen así daña al individuo, pero un individuo así puede beneficiar a la especie. Son genes que solo pueden subsistir en una población si se expresan en algunos individuos, pero no en todos. Es el concepto de "aptitud inclusiva", donde se toma en cuenta, no solo el éxito reproductivo del individuo, sino de todos los individuos que llevan el mismo gen. Las hormigas obreras parecen tener una actitud altruista al ceder la capacidad de reproducción. Sin embargo, como ayudan a transmitir sus propios genes se trata de una actitud egoísta. Este razonamiento pone en serias dudas la existencia del altruismo. Los "genes egoístas" no siempre favorecen a la conducta egoísta y poco cooperativa; pero la evolución nunca favorece a los "genes desinteresados". Por ejemplo, en un depredador un gen podría restringir el número de crías para evitar la aniquilación de la población de las presas. Pero este gen debería sucumbir ante otro gen que maximizara la reproducción. En la hipótesis del "Gen de Troya", la supervivencia (propagación) de un gen puede reducir la aptitud del individuo. Del mismo modo, los individuos egoístas pueden prosperar a expensas de los altruistas del grupo, a pesar de que convierten al grupo en menos competitivos. Si esto conduce a la extinción se llamará "suicidio evolutivo".

(3) Sobre la deriva aleatoria. Si muchos cambios se debieran a la deriva genética aleatoria, se trataría de la "supervivencia de los más afortunados". Hay cambios pequeños que ocurren sin afectar la función, entonces la oportunidad sería más importante que la selección natural en la evolución. Una fuente de variabilidad son los errores de copiado del ADN. Se estimó que hay más de 100 nuevas mutaciones en cada embrión humano. Algunas son perjudiciales y son susceptibles de ser eliminadas por la selección natural. La mayoría son inocuas porque la mayor parte ocurre sobre el "ADN basura" (el 99 % que no codifica genes útiles). La deriva genética puede contrarrestar la selección natural. Muchas mutaciones beneficiosas se pueden perder por casualidad, mientras que las poco perjudiciales podrían propagarse. /// Cuanto más pequeña es una población, mayor es el papel de la deriva genética. Por ejemplo, las poblaciones humanas eran pequeñas hasta hace unos 10.000 años, y pasaron por varios cuellos de botella desde hace 2 Ma. Un cuello de botella se produjo cuando unos pocos individuos emigraron de África hace 70.000 años, y colonizaron otras regiones. Otra ocurrió hace 13.000 años cuando 250 *Homo sapiens* cruzaron por el estrecho de Bering desde Asia y llegaron a América. Es el "efecto fundador" de la estirpe americana.

(4) Sobre la acumulación de cambios. Las mutaciones entregan la materia prima para la selección genética. Si son pocas es posible que la población no sea capaz de evolucionar como para mantenerse al día con los cambios ambientales. Si la tasa de mutaciones es demasiado alta, las mutaciones perjudiciales se pueden acumular y exceder un hipotético "umbral de error catástrofe". /// En un entorno inestable solo las mutaciones benéficas se propagan en

la población y se volverán hereditarias. Se llama "asimilación genética". Un estudio de los años 1950 se realizó con la Moscas de la Fruta (*Drosophila melanogaster*). Cuando la pupa se calienta, algunas crías desarrollan alas sin nervaduras transversales. Estas moscas se seleccionaron para generar una población particular. Se notó que en la generación 14 algunas moscas carecían de nervaduras, incluso sin calentar su pupa. Así, una característica física surgida como respuesta a un estrés ambiental se transformó en hereditaria. ¿Cómo es posible? Podrían ser genes inactivos que fueron activados (herencia epigenética). En teoría, cualquier especie con una población pequeña podría acumular mutaciones malas más rápido de lo que puede eliminarlas. El problema es grave en organismos asexuales, mientras que en los sexuales el intercambio de material genético puede mejorar la situación.

(5) Sobre el genotipo y fenotipo. Para algunos importa más la transmisión de instrucciones (el genotipo) que lo que se hace con ellas (el fenotipo). Para otros, lo que se hace (fenotipo) es lo que determina el destino de las instrucciones (genotipo). ¿Hay que centrarse en los rasgos físicos y de conducta, o en los genes que los subyacen? Los genes llevan información estable que trasciende las generaciones, y los individuos son flashes en el tiempo. Para algunos tiene más sentido estudiar los genes en lugar de sus vehículos temporales. Pero la epigenética da por tierra con esta simplificación. Los genes pueden activarse y desactivarse en respuesta a factores ambientales como el estrés o la dieta. Esto significa que los efectos de algunos genes desaparecen por algunas generaciones y pueden reaparecer en las siguientes. Pensar en un gen como una unidad universal de herencia es simplificar demasiado. Sería más útil pensar en los genes como engranajes pequeños en una máquina mucho más grande. El fenotipo lleva información de memoria y de herencia fuera del genoma.

(6) Sobre la selección de grupos. La selección de grupo se pone en evidencia en la agricultura. Para el agricultor no sirve seleccionar las mejores plantas en forma individual porque obtendría plantas muy agresivas. Lo mejor es elegir plantas que se llevan bien en grupo, cultivándolas en parcelas de prueba y practicando la selección grupal. En laboratorio la selección grupal condujo a cambios evolutivos. Pero en la naturaleza puede no dar los mismos resultados. /// Los grupos cooperativos son vulnerables a los individuos egoístas (tramposos). Por ejemplo, una chinche acuática (*Aquarius remigis*) patina en la superficie de arroyos tranquilos. Los machos pueden ser agresivos o pasivos. Los agresivos impiden alimentarse a las hembras y pueden lesionarlas. Un grupo dominado por machos agresivos produce menos crías. Las hembras prefieren los grupos con machos no agresivos. La selección entre grupos es esencial para mantener baja la población de machos agresivos. /// Un experimento con *E. coli* en laboratorio infectó con virus algunas poblaciones y se imitó la velocidad de propagación en forma artificial. Se encontró que una cepa "prudente" (crecimiento lento) era más exitosa que una cepa "rapaz" (crecimiento rápido). La cepa rapaz a menudo mataba a todas las bacterias y extinguía su estirpe. Las cepas prudentes tenían más posibilidad de propagarse. Si ambas cepas estaban presentes la rapaz prevalecía sobre la prudente. La fuerza de la selección entre grupos permitió que la cepa prudente sobreviviera. /// Una hierba silvestre (*Jacobaea vulgaris*) puede ser tóxica para los caballos si infesta los campos de heno. Un estudio trabajó con 1.750 plantas

en campos cultivables. Se determinó que la calidad de la planta no era el factor más importante a la hora de la polinización, sino que era el tipo de vecinos que tenían alrededor. Por ejemplo, las plantas más altas que tapan la visual de otras son malos vecinos. Por otro lado, intervienen las plantas e insectos que vivieron antes en el mismo lugar. Hay un efecto entre generaciones en la composición química de las plantas. Esto afecta el número y rendimiento de los insectos que se alimentan en una planta individual.

(7) Sobre la selección de ecosistemas. La selección de grupo (población de una especie) puede oponerse a la selección individual. Lo que se necesita como individuo es diferente a lo que se necesita como especie. Resultan entonces diferentes niveles de selección por encima del genético (individuo, población, especie, ecosistema). Así, la selección de ecosistema podría favorecer al ecosistema en detrimento de las especies. Esta selección no puede construir cuernos, pero puede determinar cuántas especies tienen cuernos. /// Un estudio trabajó con el ecosistema formado por cientos de especies microbianas en el suelo. Con cada "generación" se midió la capacidad de soportar una mayor biomasa vegetal y se seleccionó para dar origen a la próxima generación. Después de 16 generaciones, los ecosistemas de suelo selectos podían soportar 3 veces más biomasa. La selección artificial se basó en una propiedad del ecosistema (no de una especie). No hay una especie que pueda hacer el trabajo del ecosistema. Si miramos cada especie no se puede observar el conjunto. La mayoría de las bacterias viven en colectivos multiespecies y su evolución podría estar en un contexto de alto nivel.

2.2.4. La epigenética: sobre la memoria y herencia

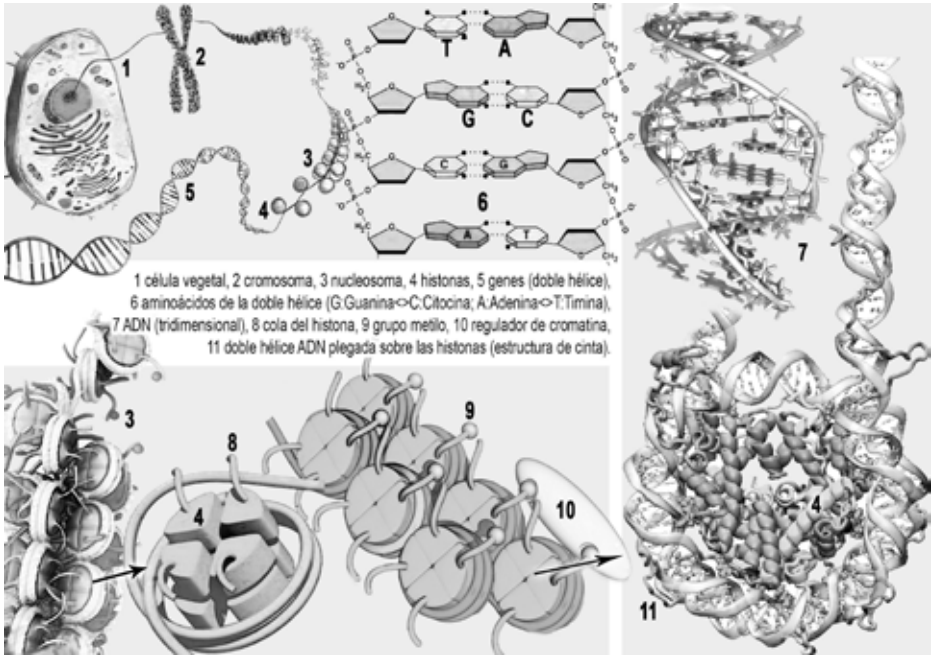
Más allá de los genes. La herencia transmitida entre generaciones puede ser en los genes del ADN: las marcas epigenéticas, los compuestos químicos en el embrión, las hormonas y anticuerpos, los simbiontes (microbios), incluso los recursos ecológicos y lo aprendido por experiencia (cultura). Cada ser vivo tiene acceso a varias de estas vías hereditarias. En particular la herencia epigenética se refiere al grado de actividad de los genes, es decir, cuándo y cuánto producen. Se conoce como expresión genética. Ciertas moléculas unidas a los genes pueden neutralizarlos y esto es transferible por herencia. Un gen neutralizado es como si no existiera. Muchos genes trabajan en parejas, un gen produce un activador y otro un supresor. De esta forma si se inhibe uno es como activar el otro.

(8) La expresión de los genes. Las células del tronco, hojas o flores tienen el mismo ADN, la diferencia no está en los genes, sino en la epigenética que activa los genes. Diferentes genes se pueden expresar en la misma célula en diferentes etapas del desarrollo. Un carácter epigenético se puede ganar o perder en una generación, a escala de tiempo humana. Aparece como una reivindicación de la "herencia de los caracteres adquiridos" de Lamarck. /// Cerca del 9 % de los genes en las plantas tienen una actividad variable (ruidosa). Esta variación es de utilidad en las poblaciones similares para protegerse contra el estrés ambiental. Es un proceso de cobertura de apuestas. Un estudio usó plantas Arabidopsis con genoma idéntico y midió la expresión de todos los genes cada 2 horas durante 24 horas. Son

15.646 genes y en el 9 % (1.358 genes) la expresión fue altamente variable. Se dividieron en dos conjuntos influenciados por el ciclo diario (de noche o de día).

(9) La herencia epigenética. /// Un estudio trabajó con plantas de floración anual (*Polygonum persicaria*) cultivadas en suelo seco y normal. Luego se criaron descendientes de ambos tipos en suelo seco. Las plantas que provenían de padres que soportaron la sequía estaban mejor preparadas, con mayor tamaño, raíces más profundas y hojas más anchas. Esto sugiere que un cambio epigenético fue la causa de la adaptación a la sequía. /// Un trabajo experimental con ratones muestra la epigenética en los mamíferos. En el estudio se enseñó a ratones a asociar el aroma de las flores blancas de azahar (naranjos) con un castigo. Se encontró que sus hijos y nietos se sobresaltaban en respuesta al olor de la flor, aunque nunca la habían olido. Se observó que tenían más neuronas para detectar el aroma de azahar que los ratones de control no expuestos al olor. Es decir, las células del esperma transmitieron en forma epigenética esta información. El gen encargado de detectar el olor a naranjo tenía un sello químico útil para la supervivencia de las crías. /// Un experimento epigenético natural en humanos ocurrió en el invierno de 1944 en los Países Bajos. El bloqueo alemán obligó a los holandeses a sobrevivir con menos de un tercio de su ingesta calórica regular. El seguimiento de los niños expuestos a la hambruna en el útero mostró que crecieron más pequeños y sus hijos también fueron más pequeños. Eran más susceptibles a enfermedades del metabolismo (diabetes, obesidad y cardiovasculares). Esto se atribuye a cambios epigenéticos en las madres transferidas a los hijos. /// Las abejas melíferas obreras se desarrollan desde larvas con genes idénticos a la abeja reina. Si se las alimenta con jalea real serán reinas fértiles. Un estudio encontró que la diferencia es el silenciamiento de un gen que produce una enzima (metiltransferasa) necesaria para agregar grupos metilo al ADN. En estas condiciones las larvas salen en su mayoría de reinas. Para las abejas, lo que comen durante el desarrollo temprano crea un entorno epigenético que las hace reinas u obreras.

Las herramientas. Hay dos vías importantes de implementar la epigenética: agregando grupos metilo que "silencian un gen" o modificando el plegamiento del ADN sobre las histonas. La búsqueda de estos patrones permite adivinar dónde hay partes importantes del genoma. Se describió que es como tratar de determinar una escena de teatro basados en los disfraces de los actores. /// Un mecanismo de regulación de genes es la metilación. Ocurre cuando una molécula de grupo metilo (un derivado del metano -CH_3) se adhiere al ADN en puntos diseminados en el genoma. Cuando una región del gen está metilada, el gen no se puede activar (leer para fabricar el ARN-mensajero) y se dice que se silencia (no se expresa). Como los patrones de metilación se copian durante la duplicación del ADN, resultan hereditarios. Un estudio trabajó con Arabidopsis buscando mejorar la dispersión de semillas. Se seleccionaron las semillas que se dispersaban más lejos y se plantaron por varias generaciones. Luego se estudió el genoma y epigenoma. Se encontró que florecieron más tarde y tenían un mayor número de ramas. Los cambios se identificaron como epigenéticos. La metilación se alteró en unas 50.000 bases en el ADN. También se encontraron diferencias en la actividad genética que controla la floración, que se mantuvo por varias generaciones. /// Otro mecanismo de regulación epigenético es actuar en el plegamiento del ADN que se realiza mediante



224. Desde la genética a la epigenética. La información genética (arriba) se codifica en una doble hélice de 4 tipos de aminoácidos (G-C, A-T). La secuencia final es el ADN del cual solo una fracción pequeña es material que codifica genes. La doble hélice se enrosca sobre histonas que ordenan el empaquetado en el cromosoma. La epigenética (abajo) se basa en la anulación de genes mediante el agregado de moléculas metilo sobre el ADN o histonas. La metilación impide la lectura del gen, convirtiéndose en una memoria o una herencia epigenética.

las proteínas histonas. El ADN se enrosca sobre histonas (proteínas con forma de cilindros cortos) de forma que se genera un rosario de cuencas. Cuanto más empaquetado está el ADN, más difícil será leer los genes y fabricar proteínas. /// Un estudio con Arabidopsis encontró un gen (ROS1) que codifica una proteína que elimina la metilación de varios genes. Funciona de manera opuesta, cuando una sección de este gen está metilado el gen se activa. Puede actuar como una retroalimentación: a medida que aumenta la metilación, el gen se enciende y comienza a eliminar grupos metilo. Este circuito es importante para la homeostasis porque causa una pérdida hereditaria de la metilación cuando se interrumpe.

(10) La memoria epigenética. Una mala temporada puede generar cambios epigenéticos en las plantas que se recuerdan en la próxima temporada (memoria), o se transfieren a la próxima generación en las semillas (herencia). /// Un género de plantas (*Lunaria*) tiene un tipo de flor especial (pelórica) que se transmite entre generaciones. Esta flor tiene variaciones únicas en los pétalos que son irrepetibles. El caso se conoce desde hace 200 años, pero ahora se pudo probar

que no son cambios en el genoma. Ocurre por silenciamiento de un gen por metilación del ADN. /// Otro caso son los injertos de plantas agrícolas que se realizan desde hace 3.000 años. Se encontró que las plantas injertadas pueden compartir rasgos epigenéticos que se intercambian. No hay cambios de ADN, ya que cada planta conserva su genoma original. Es la información epigenética la que se intercambia y determina cómo una planta reacciona a diferentes suelos, climas y enfermedades. La información epigenética es una memoria química, pero se puede intercambiar y compartir como información entre organismos. /// Un estudio recolectó semillas de variedades de Colza (*Brassica rapa*) en los años 1997 y 2004. Las semillas del 2004 habían pasado por años de sequía. Cuando las semillas se germinaron en igualdad de condiciones, las del 2004 florecieron nueve días antes, quizás para prepararse para una sequía. La diferencia entre las semillas estaba en el epigenoma.

(11) La plasticidad fenotípica. Una misma genética tiene el potencial de producir una variedad de fenotipos (morfología, fisiología o conducta) dependiendo del entorno. Esta habilidad se llama "plasticidad" de desarrollo, respondiendo de forma flexible al ambiente. Es como si cada organismo evolucionara a medida que se desarrolla. La plasticidad se caracteriza por la presencia de estímulos, la velocidad de la respuesta y la vuelta atrás del cambio. /// Un metaestudio analizó 80 trabajos en 63 especies y encontró que la plasticidad entre generaciones está bien documentada y será de suma importancia en la adaptación al cambio climático. Otro estudio analizó 3.000 trabajos que reportan cambios fenotípicos, lo que sugiere una variedad muy amplia. Un fenotipo flexible permite sobrevivir en el corto plazo y puede iniciar episodios evolutivos a largo plazo. Hay evidencias de que las formas inducidas por factores ambientales pueden evolucionar un aislamiento reproductivo. La actividad de una enzima depende de la temperatura, ya que cambia la forma de plegado y la interacción con otros compuestos. Esto puede afectar al fenotipo. Así que la plasticidad del desarrollo puede jugar un papel crítico en la adaptación y la especiación.

El origen de la epigenética. La epigenética también se encontró en arqueas (*Sulfolobus solfataricus*) que se alimentan de azufre en manantiales de vinagre y ácido (pH 3,0 y 80 °C). /// Un estudio expuso las arqueas a niveles crecientes de acidez y desarrollaron cepas con resistencia 178 veces mayor que la de sus ancestros. Una de las cepas desarrolló la resistencia a la acidez sin mostrar mutaciones en su ADN. Cuando se eliminaron las proteínas que controlaban la expresión de los genes involucrados, la resistencia desapareció. Si la herencia epigenética está en las arqueas puede ser anterior a los eucariotas o evolucionó en forma convergente. Quizás la epigenética pueda explicar por qué ninguna arquea causa enfermedad a los humanos, como hacen las bacterias.

2.2.5. La evolución a escala de tiempo humana

La vida y el tiempo reales. Algunos argumentan que referirse a "evolución rápida" es engañoso, porque supone que la evolución es lenta. Dicen que la evolución rápida es la norma, no la excepción, aunque probarlo es un desafío. Los escépticos argumentan que los estudios fósiles y genéticos sugieren una evolución lenta. Una posibilidad es que los

nuevos rasgos o especies evolucionan rápido, aparecen y desaparecen a la misma velocidad, dejando pocos rastros. A menos que se siga paso a paso en un estudio a escala de tiempo humana. /// Un mosquito silvestre (*Culex pipiens*) que se alimenta de aves y forma enjambres de apareamiento, desarrolló una subespecie (*C. pipiens molestus*) que se alimenta de sangre humana y se aparean uno a uno. La hembra no necesita sangre antes de poner huevos. Esta subespecie se inició en 1940 con el Blitz (bombardeo nazi a Londres) y ocurrió en el Metro de Londres. En cada línea del metro viven aislados, no se mezclan y tienen genes específicos, lo que puede ser una adaptación a las condiciones de cada línea en particular. Así, los mosquitos en la línea Piccadilly son genéticamente diferentes de los de la línea Bakerloo. /// La polilla Taladro del Maíz (*Ostrinia nubilalis*) es una plaga para las plantaciones agrícolas. En los campos se usan trampas con feromonas para atraer a los machos y reducir la plaga. Es originaria de Europa e introducida en América. En 50 años formaron subpoblaciones que tienen feromonas distintas. Las feromonas están compuestas de moléculas de ácido graso y son imágenes especulares entre sí. En laboratorio, el apareamiento cruzado produce descendientes hembras con una mezcla equitativa de las dos feromonas. La divergencia se atribuye a una mutación en el gen que codifica la enzima (acil-reductasa) que interviene en la producción de feromonas. /// Una especie de margarita de playa (*Arctotheca populifolia*) originaria de Sudáfrica se introdujo en Australia en 1930 para evitar la erosión de las dunas costeras. En Australia la planta perdió las hojas lobuladas y mantienen la forma juvenil (efecto de paedomorfosis). Puede deberse a un cambio adaptativo o una deriva genética. Quizás se "apagó" un gen que pasa de la forma joven a la adulta. Como exótica es más conservadora, con un crecimiento lento y hojas más pequeñas y gruesas (similar a las plantas suculentas). Esto concuerda con adaptaciones a un clima más seco.

El caso de la Flor-Mono. Esta planta (*Mimulus guttatus*) tiene dos ecotipos, uno costero perenne y otro continental estacional. /// Un estudio analizó cómo el clima, sequía y salinidad, conducen a barreras reproductivas entre estos ecotipos. Se encontraron las regiones del genoma que dan el tiempo de floración, la tolerancia a la sal, la producción de antocianinas y la absorción de nutrientes. Se informó que el polimorfismo se debería a la inversión de una sección de 360 genes del cromosoma que se cortó y se dio vuelta. En clima seco continental, la planta está en peligro cada verano y se vuelve anual: florece rápido, produce semillas y muere. En un clima costero la variedad perenne aprovecha la humedad todo el año. La planta sobrevive en dos hábitats muy diferentes gracias a la inversión del grupo de genes. Además, esto impide que los dos tipos se apareen entre sí. Las plantas costeras florecen más tarde que las del interior, por lo que el polen de un grupo no puede alcanzar al otro. /// En un estudio se plantaron 3.200 plantas de flor-mono en campo e invernadero. En el invernadero se las aisló de su polinizador natural el abejorro *Bombus*. Luego de 5 generaciones ambas plantas eran diferentes. Las de invernadero se autofecundaron y tenían flores femeninas más pequeñas y masculinas más densas. Su producción de semillas cayó en las tres primeras generaciones y volvió al valor inicial en la quinta generación. Más allá de esta recuperación en el corto plazo, a largo plazo la autopolinización debería reducir la diversidad genética y la capacidad de adaptación.

El laboratorio en tiempo real. Un seguimiento detallado de la evolución es posible

bajo condiciones controladas. /// Un estudio generó 380 poblaciones de una bacteria (*Pseudomonas aeruginosa*) y se midió la capacidad de evolucionar. Luego de 30 días se secuenciaron los genomas de las bacterias que desarrollaron nuevos rasgos metabólicos, como la capacidad de degradar nuevos azúcares. Se encontró una tendencia a usar mutaciones en genes preexistentes duplicados en el genoma. En los organismos multicelulares los genes se duplican en forma espontánea. Pero en las bacterias se adquieren genes duplicados mediante transferencia horizontal desde bacterias vecinas. Es el equivalente bacteriano del sexo. /// La evolución rápida puede frustrar los esfuerzos de la industria. La biotecnología busca productos químicos fabricados por bacterias transgénicas. Pero muy pocos casos escalan a la producción industrial. La bioproducción en fermentadores a gran escala está limitada por toxicidades y tensiones internas. La evolución es beneficiosa para la célula, pero lo que es bueno para la célula puede no ser bueno para un proceso industrial. En un tanque de fermentación, la evolución puede eliminar la producción. Las células tienden a crecer más lento y detienen la producción.

El caso de las islas Galápagos. Las islas son buenos modelos para seguir la velocidad de la evolución. /// En 1977, una sequía en una isla de Galápagos destruyó las plantas que producían semillas pequeñas. Muchas aves (pinzones de Darwin) que se alimentaban de las semillas murieron. Las que tenían picos más grandes y podían alimentarse de semillas más grandes, lograron sobrevivir. En pocas generaciones el tamaño del pico aumentó un 4 %. En 1983, el retorno de la humedad volvió más abundantes las plantas de semillas pequeñas. Entonces, el tamaño del pico se redujo y la evolución se invirtió. /// En 1981, un macho de pinzón (*Geospiza conirostris*) pasó de la isla Española a la isla Daphne Mayor, a 100 km de distancia. Se apareó con una hembra de pinzón de otra especie (*Geospiza fortis*) iniciando un nuevo linaje. El seguimiento del linaje fue por seis generaciones. Se determinó un aislamiento reproductivo de los híbridos debido a que el canto era inusual y no atraía a las hembras de las especies nativas. También se diferenciaron por tamaño y forma del pico. Las 18 especies de Pinzones de Darwin derivaron de una especie ancestral hace 2 Ma. Existió un considerable flujo de genes entre pinzones y es probable que otros linajes se hayan originado muchas veces y la mayoría se extinguieron.

El caso de las islas Hawái. Hawái es una cadena de islas secuenciales formadas por vulcanismo. La más antigua (Kauai) tiene 5 Ma y la más joven (Hawái) tiene menos de 1 Ma desde que se inició. /// Hace 5 Ma llegó un tipo de araña (género *Tetragnatha*) y hoy forman 16 especies. Todas abandonaron la construcción de telas y cazan insectos usando unas espinas en las patas. Cada isla tiene su evolución de especies de arañas por separado, de forma que las 16 especies descienden de un ancestro común. El estudio de ADN y los roles ecológicos (conducta y alimentación) permitió agruparlas en cuatro tipos ecológicos (ecomorfos): las arañas de las hojas, del musgo, de las ramas y de la corteza de los árboles. En una nueva isla las arañas evolucionan y se diferencian desde una especie única visitante. Por eso, cada ecomorfo en una isla está más emparentado con arañas de otro ecomorfo de la misma isla, que del mismo ecomorfo de otra isla. Las especies colonizan nuevas islas cuando estas se forman y siguen la evolución y adaptación, generando más especies que las que la isla puede mantener a largo plazo. En las islas más antiguas, alcanzan un equilibrio y existe una especie por cada eco-

morfo. La evolución se repitió de la misma forma en cada isla. /// En 1990 llegó a la isla Kauai una mosca parásita. Se observó que rastrea a los grillos machos por su llamada y deposita los huevos en ellos. Las larvas devoran a los grillos vivos, lo que desplomó la población. En el 2003, la población de grillos empezó a recuperarse porque adoptó una mutación que altera las alas y les impide emitir sonidos. Como algunos machos aún tienen la capacidad de emitir llamadas, la población silenciosa se reúne junto a los machos que cantan y atraen a las hembras para reproducirse. Esta estrategia puede conducir a un callejón sin salida evolutivo cuando todos los grillos macho dejen de llamar a las hembras.

La evolución rápida de ecosistemas. Los ecosistemas también evolucionan y algunas fuerzas son antropogénicas, como el cambio climático. /// Los estudios encuentran que los procesos de restauración humanos no permiten volver atrás el reloj. Un metaestudio evaluó 621 humedales restaurados en todo el planeta (biodiversidad y funciones biológicas, geológicas y químicas). Se encontró que debieron pasar 50-100 años para recuperar el 75 % de la biodiversidad y las funciones del ecosistema. Se debe abandonar la idea de recrear un humedal preexistente, porque la cantidad de variables es mucha y se desconoce el camino que va a seguir el ecosistema. Por eso es mejor preservar que restaurar. /// En otro estudio se excavaron 3 parcelas paralelas de 90x5 m y se sembraron con igual tipo de plantas. Se reguló el agua en forma idéntica y se midieron los servicios de purificación del humedal. El trabajo debía ser aplicado a las aguas pluviales de una ciudad (Madison, Estados Unidos) antes de desaguar en el lago cercano. Tres años más tarde, los resultados indicaron que cada estanque siguió un camino de recuperación distinto y no tenían la vegetación esperada. Analizando el subsuelo se encontraron diferencias en la capa de arcilla, lo que afectaba a la absorción. /// La isla de Muhu (Estonia) tiene 198 km^2 y hasta hace 100 años la mayoría de sus hábitats eran seminaturales formados para el pastoreo. Durante la Unión Soviética los pastizales fueron abandonados y cubiertos por enebros (una conífera exótica en la isla). El enebro y el pino eran beneficiosos para la biodiversidad, creando mosaicos y hábitats heterogéneos. Pero cuando excede el 70 %, la diversidad se desploma. Como la tierra tiene un suelo delgado y roca caliza, la forestación con enebro incluyó el surcado y voladura de los agujeros de siembra con explosivos. La tierra se volvió improductiva y redujo la biodiversidad. Para recuperar el estado anterior, el plan actual es el desmonte de enebros y recuperar el terreno de pastoreo. /// En Siberia (Rusia) el ecosistema de permafrost tiene la mayor tasa de calentamiento, pero la composición del bosque no cambió. Los bosques de pinos y abetos deberían aumentar, pero no lo hacen. Un estudio sugiere que a mayor intensidad en la edad de hielo anterior, mayor será el tiempo que necesita la vegetación para adaptarse al clima más cálido. Como el máximo glaciar de hace 20.000 años fue muy frío, el permafrost se extendió sobre un área extensa y obligó a los árboles de raíces profundas (pinos y abetos) a migrar hacia el sur. En tanto, el bosque de alerce en la taiga requiere un descongelamiento en verano de 20-30 cm por la densa alfombra de raíces que protege el hielo inferior de la descongelación. El efecto aislante del bosque de alerces sería una de las razones por las que tomó miles de años el recambio de especies de árboles. En la medida en que los pinos y abetos reemplacen a los alerces, los bosques se harán más densos y oscuros.

2.3. Conducta: sexualidad de las plantas

2.3.1. El intercambio de genes

El primer eucariota. La primera célula eucariota tenía mitocondrias y reproducción sexual. Las bacterias (células procariotas) que fueron anteriores no tienen reproducción sexual, aunque intercambian genes. Así que el intercambio genético fue benéfico y la deriva genética favoreció a la diversidad. La teoría más aceptada del origen del sexo se centra en la endosimbiosis. Las mitocondrias pudieron ser simbiontes que saltaban entre células cercanas. Esto habría beneficiado a la célula anfitriona si la mitocondria transportaba genes del anterior simbionte. Se trata de tomar una capacidad prestada de otro, en lo que se transforma en el inicio de la donación (proto-machos) y aceptación genética (proto-hembras). El sexo evolucionó en el último ancestro común LUCA de los eucariotas. Un ejemplo es el protozoo flagelado *Guardia* que hoy es un parásito patógeno humano. Se lo supone muy relacionado con los primeros eucariotas y se recombina sexualmente, lo que sugiere que el sexo comenzó muy temprano.

La lucha contra los patógenos. El sexo es bueno porque añade variación genética más rápido que las mutaciones (la materia prima para la selección natural). Es una ventaja a largo plazo, lo que no encaja con la evolución que no planifica el futuro. El sexo debe tener ventajas a corto plazo para perdurar y esas ventajas hay que buscarlas en el ambiente interior. El ambiente exterior no cambia tan rápido como para favorecer el sexo; pero el sexo puede servir para reaccionar frente a los patógenos internos. La lucha interna requiere suficiente variabilidad como para evolucionar rápido. Es la "hipótesis de la reina roja" (de "Alicia en el país de las maravillas"), donde se trata de correr rápido para estar en el mismo lugar; es decir, de evolucionar tan rápido como coevoluciona el parásito. El sexo parece ventajoso cuando hay mucha variabilidad en la población, cuando las mutaciones son altas y la presión de selección es grande.

La diferencia genética. La ventaja de la sexualidad se verifica en la aptitud de la descendencia, que se maximiza cuando las diferencias genéticas entre padres no son ni demasiado pequeñas ni grandes. /// Un metaestudio analizó 400 cruces publicados sobre Arabidopsis. Cuando se relaciona la distancia de apareamiento y el estado físico, se forma una campana de Gauss. Se habla de una cantidad ideal conocida "distancia óptima de apareamiento". El óptimo está cerca de la diversidad de nucleótidos, que es la diferencia genética promedio entre individuos de la misma especie. Si se aumenta la distancia genética entre padres mejora el "vigor híbrido" (líneas parentales distintas) pero puede producir incompatibilidad genética.

El tamaño de las células sexuales. Una vez que el intercambio de genes se estableció, se pudo evolucionar la diferenciación entre las células sexuales. La regla es que los gametos pequeños y móviles son machos y los gametos grandes y no móviles son hembras. La "teoría de la selección disruptiva" describe cómo una población pasa desde células sexuales (gametos) del mismo tamaño a gametos de diferentes tamaños. A medida que los organismos evolucionan

para ser más grandes, el embrión unicelular (zigoto) se selecciona para que sea más grande y para almacenar más nutrientes y dar al embrión una ventaja en el desarrollo. Como los organismos tienen un presupuesto limitado de energía, si hay más gametos serán más pequeños, si hay menos, serán más grandes.

Los costos. El sexo tiene un costo reproductivo debido a que una parte de los descendientes no son hembras reproductivas. /// Un pequeño caracol de barro (*Potamopyrgus antipodarum*) tiene dos tipos de hembras que conviven, una asexual y otra sexual. Cuando se toman caracoles de ambos tipos y se les permite reproducirse libremente las hembras asexuales aumentan su población al doble, lo que coincide con el costo de producir machos. /// Otro costo ligado al sexo está en la pérdida de competitividad para vivir debido a las imposiciones sexuales. Un estudio analizó 93 especies fósiles de crustáceos ostrácodos (pequeños bivalvos) de 84-66 Ma. Los machos muestran conchas más grandes y alargadas que las hembras debido a sus genitales más grandes. Se comparó el tamaño y la forma de las conchas y se encontró que las especies con las mayores diferencias entre sexos se extinguieron antes. La tasa de extinción fue 10 veces mayor. Esto sugiere que los genitales grandes pueden ser útiles en la exhibición sexual, pero puede quitar recursos para otras funciones de supervivencia a largo plazo.

El robo de genes. /// Un caso extraño de sexualidad es el robo de genes (cliptogénesis). Por ejemplo, el género *Amborella* crece solo en la isla de Nueva Caledonia (Pacífico Sur). Se la puede encontrar cubierta de musgos, líquenes y otros organismos y parece que intercambia genes con los vecinos. El genoma mitocondrial de Amborella muestra que por cada gen nativo tiene seis copias exóticas de ese gen. Fueron adquiridas de plantas terrestres y algas verdes. Se trata de una transferencia horizontal de genes que no afecta el fenotipo de la planta. Estos genes extraños pueden reemplazar a los nativos y asumir un papel activo en el genoma. /// Otro caso ocurre en un linaje de las salamandras (género *Ambystoma*). Las hembras se aparean con múltiples machos de otras especies del mismo género. Entonces, secuestran copias de los genomas e incorporan genes de múltiples especies en su propio código genético. El proceso se inició hace 5-6 Ma cuando una mutación produjo un linaje de salamandras de solo hembras. Estas hembras pueden aparearse con éxito con machos de varias especies. Usan el esperma para la fertilización de los huevos que solo producirán hembras. Este linaje (se evita usar el nombre de especie por el intercambio promiscuo de genes) tiene un genoma cambiante compuesto de copias del genoma de otras especies.

La duplicación de genes. Cuando una célula se divide el genoma se replica y se distribuye a las células hijas. La duplicación de genes consiste en reiterar los genes varias veces durante el proceso de réplica del genoma. Incluso puede duplicarse el genoma completo. Un evento de duplicación del genoma completo (diploidía) provoca la muerte inmediata o la extinción posterior. Pero si se supera, se tienen genes adicionales para evolucionar. Algunos genes duplicados pueden adoptar nuevas funciones; otros subdividen la carga de trabajo obteniendo una mayor eficiencia y especialización. /// El estudio del genoma de *Amborella trichopoda* sugiere que las primeras angiospermas aparecieron con un evento de duplicación del genoma. La mayoría de los organismos tienen dos conjuntos de cromosomas (diploi-

des), cada uno heredado de un padre. En la poliploidía se hereda más de dos conjuntos completos de cromosomas. Es una mutación rara, pero frecuente (en tiempo geológico) entre las plantas con flor.

Sobre la cantidad de sexos. Los hongos, algas y protozoos en lugar de sexos, tienen tipos de apareamiento. Las células sexuales difieren a nivel molecular pero no anatómico. Los tipos de apareamiento no vienen a pares. /// Por ejemplo, una ameba social (*Dictyostelium discoideum*) tiene tres tipos y cada tipo puede aparearse con miembros de los otros dos. En un hongo (*Coprinellus disseminatus*) se tienen 143 tipos, cada uno capaz de encontrar un compañero entre los otros 142. Un caso extremo de hongo (*Schizophyllum commune*) tiene más de 23.000 tipos de apareamiento, aunque no todos los tipos se pueden aparear entre sí. La cantidad de tipos es función de la tasa de mutación (que introduce nuevos tipos), el tamaño de la población y la frecuencia del sexo. Estos sexos no implican diferencias físicas, ya que las variaciones están en el genoma y pueden ser muchas. Para aparearse, el hongo debe enfrentarse a otro miembro de su especie y dejar que sus células se fusionen. Usan una estructura llamada conexión de abrazadera, lo que les permite intercambiar los núcleos de sus células con la información genética.

Sobre la cantidad de intercambio sexual. Los tipos de apareamiento evolucionaron temprano en la historia de la vida como una barrera contra la endogamia. En animales y plantas al disponer de solo dos tipos permite simplificar las redes de señalización de feromonas. Las poblaciones grandes pueden tener un mayor número de tipos de apareamiento. Los que tienen menos relaciones sexuales requieren menos tipos. ¿Qué tan rara debería ser la reproducción sexual para explicar solo dos tipos de apareamiento? Muy, muy rara, solo una vez cada miles de generaciones. Las amebas y hongos que tienen dos tipos de apareamiento optan la mayor parte del tiempo por la reproducción asexual, más rápida y económica en energía. Algunas especies de levadura tienen sexo una vez cada 1.000 a 3.000 generaciones. Ocurre cuando las condiciones ambientales requieren la mezcla de genes para evolucionar. Se especuló que cuando es difícil encontrar pareja se inició el camino para gametos más pequeños capaces de llegar más lejos.

2.3.2. La transferencia horizontal de genes

Los virus traficantes de genes. Los virus son famosos por provocar enfermedades; pero tienen una buena noticia: funcionan como un transporte para los genes desde un organismo a otro. Esto ocurre durante el proceso de reproducción que se realiza en una célula anfitriona. Los pasos son: (1) fijación del virus a la membrana de la célula (fase de infección viral); (2) penetración perforando la membrana (depende de la estructura del virus); (3) desarmado del virus (liberación del ARN viral dentro de la célula anfitriona); (4) síntesis de compuestos para el virus usando los aminoácidos y ribosomas del anfitrión; (5) ensamblaje de los virus e incorporación de material genético del anfitrión; (6) liberación de los virus rompiendo la membrana celular. Como los virus viajan entre anfitriones pueden llevar genes entre ellos. Esto ocurre cuando se arma el virus (etapa 5) llevando

parte del ARN de la célula, que luego se entrega en el próximo anfitrión (etapa 3). Esta función acelera la evolución y adaptación de los anfitriones.

Fósiles de virus. Los virus no dejan fósiles, pero puede ser que sus genes se incorporen al genoma de un anfitrión y se convierta en un "fósil genético". De esta forma es posible encontrar restos del virus de la hepatitis-B en el genoma del ave Pinzón Cebra (*Taeniopygia guttata*). La infección debió ocurrir hace 19 Ma atrás. Más antiguo aún es el caso de las avispas que tienen restos de una infección por virus de hace 300 Ma, lo que coloca a estos virus cerca del origen de las avispas. El genoma humano tiene un 1 % de material atribuido a genes virales.

Transferencia Horizontal (HGT). Los individuos no pueden considerarse como paquetes de información genética transmitidos en forma ancestral (vertical). La fuga de genes (transmisión horizontal) muestra una biósfera similar a una red de genes circulando. Es el concepto de pangenoma (supragenoma) como compendio de todos los genes en un clado. Hay elementos del genoma que no codifican genes. Son secuencias de ADN que se mueve dentro del cromosoma (transposones), las moléculas de ADN que están fuera de los cromosomas (plásmidos) y partes de virus y otros elementos genéticos. No aportan beneficios y en ocasiones pueden ser nocivos. Los vectores transversales pueden ser virus, insectos (garrapatas o mosquitos) y parásitos como las epífitas, que son potenciales usuarios de la HGT.

La HGT en los virus. /// Un estudio encontró en unos virus gigantes (familia *Marseilleviridae*) varios genes que son específicos de células eucariotas. Estos virus con ADN portan genes en una forma que es anterior al último ancestro común de todos los eucariotas. Es decir, tiene más de 2.000 Ma. /// El virus WO infecta a la bacteria *Wolbachia* que habita insectos, arañas y otros animales. El virus logró capturar la genética que codifica una proteína (latrotoxina) incluida en el veneno de las arañas Viuda Negra (género *Latrodectus*). Esta toxina consiste en un cóctel de unas 86 proteínas. Para propagarse luego de la reproducción, el virus WO tiene que escapar primero de la bacteria y luego del animal. Para lograrlo utiliza el compuesto latrotoxina que produce huecos en la membrana celular de ambos anfitriones. Fue el primer caso conocido de un gen eucariota que fue captado por un virus bacteriano. Pero, los genes eucariotas constituyen casi la mitad del genoma del virus WO, aunque no se conoce cuáles son y qué hacen.

La HGT en las bacterias. En muchas bacterias la HGT es responsable del 10 al 20 % de los genes y puede ser la fuerza dominante de la evolución. La HGT ocurre con mucha menos frecuencia en las plantas que las bacterias, aunque pudo haber sido más común en los primeros eucariotas. En las mitocondrias y cloroplastos muchos genes de origen bacteriano migraron al núcleo mediante HGT intracelular. Este proceso es común en las plantas con flor. /// Una bacteria muy conocida y patógena humana (*Streptococcus pneumoniae*) se reproduce por división celular. Su genoma es una combinación de genes de diferentes donantes. Un estudio de 616 genomas completos de esta bacteria permitió identificar algunos genes transferidos por HGT. /// Un laboratorio natural ocurre en las comunidades bacterianas que viven en la cáscara del queso. Un estudio analizó el genoma de 150 bacterias del queso y encontró más de 4.000 genes que se compartieron entre especies bacterianas. Algunas islas genómicas grandes fueron compartidas por muchas

especies. Un gran porcentaje de genes transferidos son para funciones de adquisición de nutrientes, como el hierro que escasea en la superficie del queso. La HGT puede ser determinante en la competencia por el hierro.

Otra vez Amborella. Además de la duplicación genética, esta planta tiene una alta promiscuidad en el ADN de las mitocondrias. /// Un estudio con Amborella trabajó con 31 genes mitocondriales (heredados verticalmente). En 20 genes se encontró al menos una copia exótica adquirida por HGT. Se encontraron 26 genes adquiridos desde plantas, que incluyen 7 de musgos y 19 de angiospermas. Una posible causa es que se trata de un arbusto que vive en un hábitat debajo de dosel y cubierta de epífitas, musgos y otras briofitas. Esto favorece el HGT directo de planta a planta, en especial por el auxilio de los herbívoros que intercambian tejidos y exudados entre plantas.

El caso de *Lophophytum*. La transferencia no-sexual de genes HGT es común en las plantas parásitas. Se piensa que aumenta la capacidad para invadir anfitriones, para superar las defensas y reducir el riesgo de infección. La estrecha conexión para alimentarse facilita el intercambio de genes, la incorporación y su uso en contra del anfitrión. /// Los estudios encontraron que el ARN-mensajero puede moverse entre la planta anfitriona y la parásita. Por ejemplo, una planta holoparásita de Sudamérica (*Lophophytum mirabile*) vive bajo el dosel y sus raíces aprovechan el suministro de nutrientes del árbol Wilco (*Anadenanthera colubrina*). El flujo de nutrientes lleva ADN y mitocondrias completas. Un estudio analizó el genoma mitocondrial del árbol y la parásita y encontró que 34 de los 43 genes de proteínas mitocondriales de la parásita fueron adquiridos del árbol. Esta parásita reemplazó casi todos sus genes mitocondriales nativos por los equivalentes del árbol y perdió los propios. En cambio, otra planta holoparásita (*Sapria himalayana*) tiene los genes del núcleo y mitocondrias de una parra trepadora (género *Tetrastigma*). Sin embargo, conserva los genes nativos. /// El estudio del genoma mitocondrial de la parásita *Lophophytum* determinó que está fragmentado en 54 cromosomas circulares. Solo 29 de los cromosomas tienen genes intactos y conocidos. Los otros fragmentos de ADN sin genes podrían desempeñar un papel regulador o ser un equipaje vacío. No surgieron por selección natural, pudieron adquirirse en forma aleatoria. Quizás, podrían estar beneficiando la relación anfitrión-parásito.

Otros casos de HGT. /// La pérdida completa del ADN es muy rara, pero parece que ocurrió en una holoparásita (*Rafflesia lagascae*). La planta vive como una vid tropical y perdió el genoma del cloroplasto. Algunas algas (género *Polytomella*) también carecen de este ADN y son células únicas que obtienen su alimento del agua dulce en la que viven. Ambos todavía tienen la cáscara del cloroplasto, pero no contiene clorofila. Una vez que el cloroplasto perdió la fotosíntesis, los genes del plástido se desintegraron. /// El escarabajo Broca del Café (*Hypothenemus hampei*) puede digerir carbohidratos de las bayas de café. Esta característica fue adquirida de una bacteria. El escarabajo pone sus huevos dentro de las bayas, compuestas por un 60 % de carbohidratos. Las larvas se alimentan de estos compuestos. Un estudio verificó los genes que se activan en el intestino del escarabajo y encontró que un gen (HhMAN1) produce una proteína (mananasa) que descompone los carbohidratos. El escarabajo, que es plaga en todo el planeta, lleva este gen, pero otros escarabajos relacionados que no son plaga no lo tienen. Así que

la adquisición del gen pudo ser la clave para volverse global. /// Las llamadas "súper malezas" pueden ocurrir cuando los genes de los cultivos transgénicos se transfieren a las plantas silvestres. Esta transferencia lateral de genes las vuelve resistentes a los herbicidas. Esto se encontró en la hierba *Alloteropsis semialata* cuando se realizó el estudio del genoma. Se encontraron los genes adquiridos lateralmente gracias a la comparación con 150 hierbas (arroz, maíz, mijo, cebada, bambú, etc.).

2.3.3. Los atractivos de las flores para los polinizadores

Las diferencias sexuales de las flores. Darwin estudió la flor de la Prímula Común (*Primula vulgaris*) y expuso la hipótesis de diferenciación sexual dentro de la misma flor. Muestra que hay plantas con dos formas de flores (órganos reproductivos anteras y estigmas con diferentes longitudes) que evolucionaron para promover el cruce con insectos polinizadores específicos. /// Las distintas formas (heteromorfas) evolucionaron en varias familias de angiospermas. Un estudio averiguó la información genética que permite la diferenciación entre sexos en la misma flor. Se lo llamó Locus-S. Fue posible calcular que el origen se produjo debido a un evento de duplicación genética hace 51,7 Ma y que siguió con una reasignación de funciones. El grupo de genes locus-S es responsable de crear los diferentes morfos de las flores. /// Un estudio trabajó con una hierba perenne (*Silene stellata*) que tiene flores de ambos sexos. Permitió observar cómo se diferencian las flores por sexo, de forma que las flores masculinas de mayor éxito (medido por mejor difusión del polen) tenían pétalos más largos y estrechos. Las flores femeninas de mayor éxito (medido por cantidad de semillas) tenían pétalos más anchos y cortos. Se sugirió que esto facilita la interacción con una polilla polinizadora especializada (*Hadena ectypa*). La flor masculina favorece las repetidas visitas de las polillas para recoger polen lo que aumenta su capacidad de reproducción. La flor femenina limita las visitas de la polilla porque además de depositar el polen masculino, pone sus huevos fertilizados. Cuando los huevos eclosionan, las orugas mastican el camino hacia el ovario y se alimentan de las semillas. Así que, la flor femenina desalienta la polinización múltiple.

Los atributos sexuales. Las plantas tienen numerosas formas de organizar sus órganos sexuales: ambos sexos en la misma flor (bisexuales), los sexos separados en diferentes flores de la misma planta, plantas con sexos diferentes, o diferente sexo en diferente etapa de desarrollo. Por ejemplo, una planta perenne (*Arisaema triphyllum*) puede pasar por varias etapas sexuales en su ciclo de vida. Algunas poblaciones pueden tener mayoría de flores masculinas al inicio, a mediana edad las proporciones son iguales y finalizan con mayoría de flores femeninas. Los polinizadores son intermediarios entre flores, las que deben imponer sus atractivos en competencia con otrasn. La forma es una de las herramientas disponibles como atractor para los polinizadores. Se trata de aceptar o rechazar en forma selectiva (insectos, picaflor, murciélagos). Otra herramienta son los colores que distinguen la flor del ambiente, en la superficie de los pétalos forman caminos que permiten orientarse a los abejorros hacia la zona de polen y néctar. El olor entrega información que se comple-

menta con el color. El color trabaja de día y el olor en la noche. Algunas flores (girasol) cambian el color de los pétalos dentro del espectro ultravioleta a lo largo de su vida útil. El cambio de color y olor puede indicar si una flor está receptiva o ya fue fecundada. El néctar es un atractor y una recompensa para el polinizador y es parte del mecanismo de manipulación que tiene la planta para fidelizar. También la temperatura puede ser un indicador del camino hacia la zona de mayor actividad metabólica. Otro indicador es el campo eléctrico, que puede entregar información de la sanidad de la planta.

Atractivos: (i) el color. Las plantas no solo tienen los colores visibles, sino que aportan tonos en el ultravioleta y reflexiones iridiscentes. La iridiscencia sirve como camuflaje atractivo o distractivo. Es un tipo de camuflaje disruptivo que puede funcionar para romper el perfil que de otra manera sería reconocible. /// Con el Abejorro Común (*Bombus terrestris*) se estudió el aprendizaje y reconocimiento de flores artificiales que tenían colores firmes o iridiscentes. Se concluyó que la iridiscencia produce señales visuales que confunden al abejorro. Por esta razón, los colores brillantes de los escarabajos podrían ser útiles como camuflaje. Los colores pueden ser útiles tanto para atraer a unos como para confundir a otros.

Atractivos: (ii) el olor. Con viento los olores pierden sentido y de noche los colores no son efectivos. Para un insecto, poder asociar ambas características no es redundancia, sino un complemento. /// El primer gen de aroma floral identificado fue en una flor silvestre (*Clarkia breweri*). El gen codifica una enzima crítica en la producción de un terpeno (linalool). Esta enzima potencia muchos olores fuertes de las flores, incluida la lavanda. La manipulación transgénica logró que el gen trabajara en una planta de tomate produciendo un compuesto perfumado en la fruta (olor floral, débil y dulce) y la hiciera más atractiva. El mismo gen se colocó en una petunia, pero otros compuestos se unieron al linalool y lo hicieron demasiado pesado para flotar. /// Un tipo de plantas (*Aspidistra elatior*) tienen flores opacas que a menudo están enterradas en la hojarasca. Los posibles polinizadores son las babosas e insectos del suelo. Un estudio encontró que los mejores polinizadores fueron moscas comedoras de hongos (género *Bradysia*). Estas flores pueden haber evolucionado un mimetismo con los hongos, atrayendo a los insectos especializados. Las flores son carnosas y tienen un olor "mohoso", similar a un tipo de orquídeas (género *Drácula*) que mimetiza a los hongos.

Atractivos: (iii) la temperatura. Los polinizadores pueden combinar los patrones de color y forma, con los de temperatura de la flor. /// Un estudio de imágenes térmicas de flores de 118 especies, reveló una amplia gama de patrones de temperatura. Más de la mitad de las especies tenían flores con partes de los pétalos entre 2 y 5 °C superior al resto de la flor. Se observó que para activar los patrones de temperatura se necesitaba la luz solar (metabolismo dependiente de la radiación). También se comprobó que el Abejorro Común (*Bombus terrestris*) aprendió a alimentarse asociando la temperatura. Cuando no había patrones de temperatura no podía distinguir las flores gratificantes. Una vez aprendida la asociación prefirió la flor bajo estudio incluso cuando se eliminó la recompensa.

Atractivos: (iv) el campo eléctrico. En las flores se forman ligeros campos eléctricos que pueden ser detectados por los polinizadores. Las plantas trabajan como

pararrayos conduciendo cargas eléctricas al suelo y los abejorros se cargan en forma positiva por las partículas de la atmósfera. Ambos responden a los campos eléctricos. /// Un estudio en laboratorio enfrentó al Abejorro Común (*Bombus terrestris*) con flores simuladas. Las que tenían un campo eléctrico también tenían néctar. La elección fue correcta en más del 80 % de las pruebas. Sin campo eléctrico funcionaba el azar en la selección. /// En otro estudio se determinó que el abejorro común en el aire seco puede detectar campos eléctricos mediante las antenas o pelos. En el caso de los pelos se mueven más rápido y con mayores desplazamientos que las antenas. El sistema nervioso solo fue alertado de las variaciones del campo eléctrico por los pelos. Esta capacidad puede surgir de la baja masa y alta rigidez de los pelos de abejorro, parecidos a una palanca. /// Los estudios con petunias silvestres mostraron que los tallos de las flores registraron una oleada eléctrica que se descargaba con el contacto del insecto. Este cambio puede informar que una flor dejó de tener néctar, cosa que el color u olor no informan. En otras pruebas se usaron partículas de aerosol cargadas positivamente para seguir la trayectoria. La combinación de una carga eléctrica con un color aceleró el aprendizaje.

2.3.4. Historias Naturales: lucha y cooperación entre sexos

La Selección Sexual. El sexo es responsable de las mejores paletas de colores en las flores, los frutos y las aves. Es una proyección, donde el atractivo sexual (el fenotipo) es el rostro de los mejores genes (el genotipo). En general, la selección sexual (como subconjunto de la Selección Natural) está a cargo de la hembra sobre la base de la exposición de los machos. La competencia entre atractivos sexuales puede arrastrar a una carrera fuera de control hacia los límites de la fisiología. En algunos casos el macho aplica el principio de "desventaja evolutiva", que se interpreta como un "hándicap". Expone la dificultad de mantenerse con vida y soportar la carga de un atractivo sexual especial y peligroso. Algunos investigadores ponen en duda la selección sexual en las plantas. Niegan que las plantas tengan caracteres sexuales secundarios (caracteres no relacionados directamente con la reproducción). Dicen que la selección sexual no trabaja en las especies con fertilización externa (peces, hongos, plantas), o en los animales sin capacidad estética (insectos). Señalan que no hay una elección femenina entre dos plantas masculinas. La otra forma de razonar dice que muchas plantas con flor deben atraer y retener al polinizador y lo hacen con recursos sexuales secundarios. En las plantas, la carrera por la polinización no implica lucha o contacto entre competidores, implica atraer a los mejores polinizadores. Un problema para este argumento es que hay múltiples flores por planta y múltiples óvulos por flor. Como las flores hembra tienen herramientas para elegir el polen, las flores macho tendrían una oportunidad de competencia sexual. En el extremo, hay quienes dicen que, si las plantas experimentan el sexo, quizás puedan experimentar pasión a nivel químico.

La competencia sexual. Una forma de abordar la sexualidad en las plantas es buscar similitudes con la selección sexual en los animales que está mejor entendida.

En los animales hay tópicos de referencia: dimorfismo sexual (forma, colores, tamaño y conducta), mayor exhibición por parte del macho, competencia con o sin contacto físico, los machos viven menos que las hembras (parte del costo de exhibición), hay intentos de apareamiento forzado (violación), hay acciones del macho para eliminar el semen de otro macho (antes y después de la cópula), existe la competición entre esperma de distintos machos y la selección de esperma por parte de la hembra, hay formas de evitar la endogamia, hay aislamiento de apareamiento sexual entre subespecies, existe una inversión parental en el cuidado de crías propias y el infanticidio de crías ajenas. ¿Cuáles de estos tópicos se encuentran en las plantas? ¿Aportan las plantas tópicos propios de su forma de reproducción?

(1) Las flores tienen dimorfismo sexual. Se puede observar en la diferente forma y tamaño, colores y cambio de colores luego de la polinización, *bouquet* de aromas, manejo de los tiempos (duración y *timing*), etc. El dimorfismo identifica a los objetivos propios de cada sexo. /// Las flores macho duran más tiempo. Como en los animales, las flores macho compiten permaneciendo más tiempo presentes en la oferta, aumentando la disponibilidad de su polen. Las flores macho que están presentes cuando se abren las flores hembra pueden tener una ventaja. Un experimento con una planta silvestre (*Collinsia heterophylla*) encontró que los primeros granos de polen tuvieron un 47 % de probabilidad de fecundar al día siguiente. /// Las flores macho se exhiben más. Un arbusto sudafricano (*Leucadendron xanthoconus*) tiene individuos separados por sexo. Las hojas que están cerca de las flores macho se vuelven amarillas ayudando en la exhibición para atraer a los escarabajos polinizadores. Como este conjunto se impone a las hojas verdes que hacen fotosíntesis, luego de la floración, obliga a toda la planta a volverse verde de nuevo. Esta exhibición a ritmo forzado tiene un costo en el crecimiento. /// Hay un "costo de supervivencia". Las flores macho son más grandes, vistosas o duran más tiempo, pero la exhibición acorta la esperanza de vida de las plantas macho. Es el hándicap sexual. El arbusto mencionado más arriba (*L. xanthoconus*) muestra que los ataques de hongos son más efectivos sobre las plantas macho que sobre las hembra. Es como si al reducir la cantidad de hojas verdes se debilitaran sus defensas.

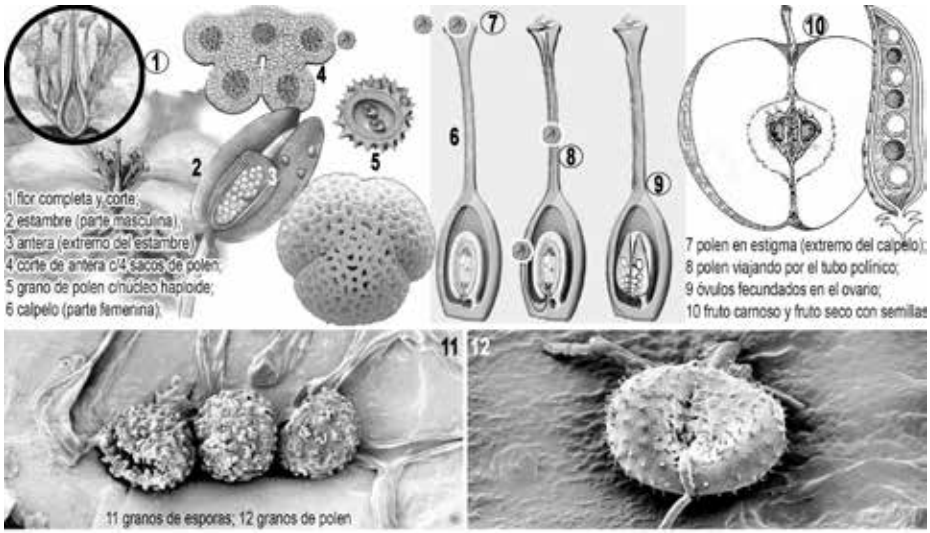
(2) El polimorfismo reduce la endogamia. Una alternativa para reducir la endogamia es colocar las partes masculinas y femeninas (estambre y estigma) en diferentes lugares de la flor o en diferentes flores. Por ejemplo, el estigma se coloca en el extremo de un tallo (estilo) largo y se escoden los estambres que producen polen en el fondo del tubo floral. Otras flores difieren en el tamaño, color y textura de forma que el cruzamiento es posible solo entre las morfologías adecuadas. A pesar de su complejidad, el polimorfismo floral evolucionó en 30 familias de plantas y es manejado por la expresión de los genes locus. /// Las plantas solanáceas (2.700 especies, muchas comestibles) desarrollaron flores con dos tipos de anteras masculinas. Un tipo alimenta a las abejas con polen, mientras la otra es polinizadora. Mientras la abeja se alimenta de una, la otra toca la espalda de la abeja y deposita el polen. Esta estrategia evolucionó varias veces en muchas familias de plantas. Pero, en algunos casos, la evolución lleva el sentido contrario, hacia un solo tipo de anteras. Puede ser causada por la pérdida de polinizadores del tamaño correcto, favoreciendo la autopolinización. Esta reversión puede ser una ruta de escape ante una pérdida de

abejas como la actual, pero depende de la velocidad de evolución.

(3) Las hembras informan sobre la receptividad. Más de 450 especies de flores pueden cambiar de forma, alterar el color y posición en el transcurso de un día. Puede servir como guía a los polinizadores cuando ya fueron polinizadas e indicar que no tienen néctar que ofrecer. /// Por ejemplo, en una leguminosa (*Desmodium setigerum*) se tienen flores pequeñas de un centímetro de ancho, que duran solo un día y comienzan con un tono lila. La polinización produce la caída de pétalos y el cambio de color de lila a blanco y turquesa. El proceso lleva menos de dos horas. Si la flor no recibió suficiente polen, el proceso se revierte para lograr otro intento de los polinizadores. En la medida en que los tubos de polen emergen de los granos, se producen fitohormonas que hacen perder las hojas y cambian el color. /// Se encontró que ciertas plantas (*Viola cornuta*) usan fitohormonas (etileno y ácido giberélico) que activan genes de pigmentos morados (antocianinas) y que cambian el tono de blanco a púrpura. Ante la ausencia de tubos desde polen, los bajos niveles de hormonas podrían conducir a un cambio opuesto, revirtiendo el proceso.

(4) Control femenino de la inseminación. En las flores hembra el órgano reproductor (pistilo) tiene tres partes: estigma, estilo y ovario. El estigma (en la parte superior) atrapa el polen arrojado por las anteras (la parte masculina homóloga). El polen se conduce por el estilo hacia el ovario mediante tubos que se producen a medida. El polen llega al ovario en la base del pistilo y se produce la fertilización. El control de la fecundación se produce en los tres niveles. **Control en el estigma.** En el estigma el polen puede quedar en espera, de forma que la flor hembra recolecta mayor variedad de polen antes de formar los tubos de transporte en el estilo. /// Un estudio con Anémonas (género *Anemone*) observó que la superficie del estigma comienza a tornarse receptiva en los bordes exteriores y madura en una onda hacia el interior. En el centro se tiene la distancia más corta del tubo hasta los óvulos. Este patrón tiende a igualar las probabilidades de los granos de polen en toda el área del estigma. **Control en el estilo.** El control se realiza a lo largo del conducto que debe atravesar el polen. Este pasadizo es creado por células que crecen a una velocidad de 1-2 centímetros por hora. Este tubo tiene que navegar en un laberinto de tejidos hasta llegar al ovario. El tubo de polen puede cambiar el patrón de crecimiento, lo que sugiere que las células detectan y responden a la resistencia física del entorno. Como la flor puede ralentizar el movimiento, se lo considera una forma de elección femenina para dejar fuera de juego al grano de polen no deseado. **Control en el ovario.** La flor puede reconocer y rechazar el polen mediante controles químicos de compatibilidad. Las plantas hermafroditas tienen una estrategia exitosa para disponer de alternativas de fecundación. Pero la endogamia es rechazada por lo general. Se necesitan varios granos de polen para engendrar las múltiples semillas en su vaina y el polen puede provenir de una o muchas plantas. Los tejidos pueden reconocer el parentesco del grano de polen. Esto permite bloquear o reducir la autofertilización. Es un indicador de que la flor hembra mantiene cierto control sobre la fecundación.

(**5) Detección de parentesco en el polen.** Para evitar la endogamia se requiere la capacidad para reconocer y rechazar el propio polen. Es posible mediante un mecanismo molecular (autoincompatibilidad) que involucra muchas proteínas. /// En el



234. Competencia entre sexos. Hay distintos momentos para la competencia entre sexos y entre miembros del mismo sexo. Una competencia es entre flores por el acceso a los polinizadores (1) y entre polen de diferentes flores masculinas por acceder al estigma (7). La flor femenina puede seleccionar el polen masculino en el estigma (7), en el trayecto por el tubo polínico (8) o en la fecundación del óvulo (9). La planta hembra aún puede seleccionar el padre mediante el descarte selectivo de semillas (10).

género *Petunia* hay 18 proteínas masculinas que son reconocidas por 40 proteínas femeninas. Las proteínas femeninas son tóxicas para el polen y así se evita la autofertilización. En la Petunia el polen que cae sobre el estigma recibe una proteína tóxica (SR-Nasa) que detiene el crecimiento del polen. El polen tiene antídotos (genes F-box) contra las toxinas, excepto contra la toxina de la propia flor. El polen puede fertilizarse en un estigma de otra planta, pero no en la propia. Los genes del polen y del estigma trabajan en conjunto. Un estudio analizó la coevolución de este sistema de reconocimiento y encontró que ocurre cuando el costo de la autofertilización (endogamia) es alto. /// Un estudio con la planta de Tabaco detectó las enzimas SRNasas en el pistilo de la flor que pueden destruir el polen "incompatible". Las enzimas se introducen dentro del polen y reaccionan de acuerdo con la compatibilidad. La reacción depende de la capacidad del polen para mantener a la toxina encapsulada. El polen atrapa a la enzima dentro de un compartimento, pero después de 36 horas, en el polen incompatible, el encierro se desintegra y el proceso se aborta. En otro estudio se encontró que hay otra proteína (HT-B) que está presente en niveles muy altos en la polinización incompatible y que puede ayudar a romper las paredes donde está encerrada la toxina. /// En un estudio con plantas relacionas con el Brócoli (género *Leavenworthia*) encontró que se perdieron los genes ancestrales que codificaban el reconocimiento del polen propio. Pero la función fue tomada por otros 2 genes que tenían una función diferente, el reconoci-

miento de patógenos. **Digresión: plantas y monogamia.** Si las plantas pueden detectar el polen propio, ¿también pueden detectar el que está genéticamente relacionado? ¿Se podría pensar en plantas que solo se fertilizan con miembros no emparentados (no con hermanos)? Teniendo una técnica de detección bioquímica del polen, ¿pueden las plantas ser "monógamas" por estación? Es decir, seleccionar solo el polen lo suficientemente distinto como para garantizar una mejor cruza de genes. Para que esto ocurriera la planta debería poder analizar el polen que llega, seleccionar el que parece más apropiado y reprogramar al resto de flores para aceptar solo la genética elegida.

(6) El polen puede competir con otro polen. El polen tiene la capacidad química para competir con otro polen y para afectar a la flor hembra. /// En el primer caso busca ganarle a un competidor y en el segundo cerrarle el acceso a la hembra fecundada. Los granos de polen de los pinos son dispersados por el viento y caen en una gota de líquido exudado por el órgano femenino. Luego liberan proteínas mientras absorben humedad y se preparan para fertilizar los óvulos. Es posible que algunas reacciones químicas influyan en el éxito del apareamiento (selección de la hembra o lucha entre machos). En un estudio de laboratorio se sembró polen de pino en tubos de ensayo con nutrientes simulando los tejidos femeninos. No había compuestos químicos de la hembra que influyeran en el proceso, por lo que se trataba de una competencia exclusiva entre machos. En algunas combinaciones parecía haber una competencia entre granos de polen. En un caso la tasa de germinación perdió un 46 % respecto de cuando germinaba en soledad. La competencia entre polen afecta la germinación.

(7) El polen puede marchitar la flor hembra. Si una flor hembra se marchita luego de la polinización, el polen macho garantiza su paternidad. Esto puede ocurrir si el polen posee una sustancia tóxica que marchita la flor. Podría ser un rasgo de manipulación del macho y parte de una coevolución entre la sustancia del polen y la flor hembra para apartar el polen no deseado. Se trataría de asegurar la paternidad en seres vivos donde el apareamiento no es secuencial. Es más, las hembras podrían reducir los costos al retrasar el inicio de la receptividad aprovechando la mayor exposición temporal de los machos.

(8) Selección de semillas (aborto). La planta hembra puede seleccionar entre polen de distinta procedencia, pero además puede hacerlo cuando la semilla está en proceso de producción. Hay plantas donde algunos óvulos fertilizados se marchitan en lugar de convertirse en semillas, en lo que podría ser una forma de elección mediante aborto selectivo de ciertos embriones. /// Un estudio trabajó con una leguminosa (*Lotus corniculatus*) y encontró que produce menos semillas que los óvulos fertilizados. Para averiguar si los abortos son aleatorios o selectivos, se eliminó una selección aleatoria de flores con óvulos fertilizados. Como resultado los frutos de las plantas contenían más semillas de mejor calidad que los frutos que fueron abortados para el estudio. También ocurrió en ensayos con una planta perenne que habita en el desierto (*Cryptantha flava*). Los procesos naturales de eliminación de semillas produjeron mejores semillas que los procesos aleatorios de laboratorio. Se concluyó que la planta no selecciona al azar y que dispone de mecanismos de selección más eficientes.

(9) Competencia epigenética entre sexos. Entre sexos existe una competencia

epigenética que llega al máximo durante el desarrollo de la semilla. Es el momento cuando surge el conflicto de herencia entre madre y padre. A la parte femenina le interesa producir semillas iguales, pero a la masculina le interesa que su semilla obtenga la mayor cantidad de nutrientes. /// Un mecanismo epigenético (impronta) aprovecha las diferencias en el silenciamiento (metilación) de los genes paternos y maternos. Un gen puede estar silenciado en un progenitor y activo en el otro, y dar semillas diferentes. Por ejemplo, el gen HDG3 de Arabidopsis solo se expresa en la copia del padre. Cuando la cepa pierde su impronta paterna, la planta produce semillas más pequeñas. En un experimento se encontró que alterar el estado (metilación) del gen era suficiente para afectar el tamaño de la semilla y el tiempo de desarrollo.

(10) Control materno y cuidado parental. El tejido materno que rodea al embrión en la semilla es el único alimento en la germinación (desarrollo del cotiledón). Debe durar hasta que la plántula logra hacer fotosíntesis y absorber nutrientes con las raíces. Algunas herramientas de control que dispone la planta madre son las fitohormonas (auxina) incorporadas y la dureza de la cubierta de la semilla que se produce en base a la memoria climática. /// Algunos arbustos (*Leucadendron xanthoconus*) producen frutos que solo se liberan mediante el fuego. Esto consume a la planta madre, pero resguarda a las semillas de la depredación. Esta característica se interpretó como un acto de "altruismo materno". /// Otro caso ocurre con la simbiosis entre raíces y hongos. Se sabe que los árboles adultos aportan nutrientes a los más débiles mediante la red fúngica en el suelo. Es probable que los árboles vecinos tengan una relación genética cercana con el árbol adulto, por lo que sería conveniente mantener la provisión de alimento para los pequeños vecinos relacionados. /// Un cactus (*Mammillaria hernandezii*) tiene la particularidad de mantener parte de las semillas sin ser liberadas. Esto tiene varias consecuencias: ayuda a proteger algunas semillas de los recolectores (hormigas) y permite asegurar la germinación de las semillas retardadas. Un estudio comparó la germinación y encontró que las semillas mantenidas dentro de la planta por un año sobreviven más que las semillas jóvenes liberadas de inmediato. Se determinó que las semillas viejas tenían proteínas especiales como producto de la alternancia entre períodos de lluvia y sequía. También eran menos propensas a ser consumidas o podridas por microbios. Parece que la presencia de agua desencadena la liberación de las semillas atrapadas. Las semillas pueden memorizar de la experiencia mientras están en la planta madre y llegan a estar más preparadas. Se ha interpretado como un caso de protección parental.

(11) La distribución entre sexos. La competencia entre sexos puede ser una causa de segregación espacial entre plantas hembra y macho. /// Un estudio trabajó con la hierba Grama Salada (*Distichlis spicata*) que habita toda América. La simbiosis con hongos en las raíces se estableció con las plantas macho en suelos pobres en nutrientes y con plantas hembra en suelo ricos en nutrientes. Así que las interacciones en la rizósfera resultaron ser específicas por sexo. Puede ser que las plantas femeninas, con la ayuda de los hongos, sean capaces de competir con las plantas masculinas por los sitios ricos en fósforo.

(12) Usan "backup" de polinización. Hay dos grandes variantes de polinización: abiótica (viento y agua) y biótica mediante

polinizadores (insectos y aves). El problema de la polinización biótica es que varía entre sitios y estaciones, por lo que requiere del backup de la autopolinización. Pero, los problemas ligados a la endogamia hacen que se prefiera la fecundación por vectores vivos. Por esto es frecuente una polinización mixta y en muchos casos se nota una evolución tanto de ida como de vuelta. /// Un trabajo de 30 años estudió 741 poblaciones de 105 especies de plantas. Se encontró que el 63 % de las especies tenía al menos una población mixta de apareamiento (viento y polinizador).

(13) Pueden cambiar el sexo. /// Un estudio analizó la conducta de 326 plantas durante 4 años sometiéndolas a trasplantes entre niveles altos y bajos de luz para replicar los diferentes entornos. Encontró que, en hábitats con altos niveles de luz, hay más probabilidad de cambiar su expresión sexual. Se cree que la disposición al cambio de sexo (labilidad) es costosa y está relacionada con la disponibilidad de recursos. La mayoría de las plantas tienen flores tanto masculinas como femeninas (monoicas), y solo el 7 % son dioicas (son de uno u otro sexo). /// Se creía que las palmeras eran dioicas, pero parece que pueden cambiar de sexo durante la vida. Un estudio en Colombia con un grupo de 160 palmas Cera del Quindío (*Ceroxylon quindiuense*) encontró que tenían el doble de hembras que de machos. Durante el estudio 4 plantas macho estaban cambiando a hembras. Una explicación fue que el cambio ayuda a producir más semillas y colonizar otras áreas. Los individuos en transición tenían ramas nuevas superiores con frutas femeninas y ramas viejas inferiores con flores masculinas. Es posible que una planta ejecute un cambio en algunas oportunidades sin que sea un cambio en el sexo. La tendencia hacia la feminidad puede ocurrir porque las palmeras se encuentran en el límite inferior de su rango de altitud preferido. Debido a que las hembras producen semillas, son mejores para colonizar nuevos territorios.

2.4. Las plantas exóticas

2.4.1. La acusación contra las exóticas

Plantas exóticas y plagas. Todo ser viviente corre riesgo de ser denominado plaga, basta que cumpla con alguna de estas condiciones: que compita con los humanos, destruya la propiedad, propague enfermedades o provoque molestias. Las plagas pueden ser especies exóticas o nativas. Las plagas exóticas son un concepto biogeográfico y las plagas nativas un problema cultural. Las plantas exóticas pueden ser introducidas por el hombre en forma voluntaria (control natural de plagas) o involuntaria (comercio internacional). Algunas de las características que se atribuyen a las especies exóticas para su éxito son las siguientes: se adaptan rápido y mejor que las nativas, escapan de sus enemigos naturales (son trasplantadas sin los predadores naturales de origen), usan armas novedosas frente a las nativas desprevenidas, encuentran un terreno virgen o

un nicho desocupado, modifican el ambiente o el equilibrio natural en su favor. Ahora, paso a paso.

(1) No hacen un aporte. Las especies exóticas compiten con la vida silvestre local pudiendo desplazarlas sin aportar grandes ventajas. /// Al sur de Sinaí (Egipto) las plantas endémicas en las montañas tienen polinizadores también endémicos. Esta región proporciona soporte de vida a los beduinos y para mejorar sus ingresos se introdujeron colmenas de abejas melíferas, lo que está reduciendo a las abejas nativas. Un estudio encontró que las abejas introducidas son muy generalistas, visitan el 55 % de las especies de plantas disponibles. Además, muestran altos niveles de superposición con las abejas selectivas, reduciendo sus recursos y la población. /// En la ciudad de Washington se documentaron más de 375 especies de plantas leñosas en los jardines de las casas y 98 especies de aves. Se encontró que los árboles nativos son mejores a la hora de proporcionar orugas a las aves. Los robles, cerezos y olmos nativos son los más productivos. Hay especies como el cerezo japonés y el arce japonés que no son nativos, pero están relacionados con los nativos y entregan un 40 % menos de orugas. Las plantas no nativas y no relacionadas, como zelkova, ginkgo y lila, no entregan recurso alguno para la cría de aves.

(2) Son invasoras. /// Un metaestudio usó 45.000 primeros registros de más de 16.000 especies exóticas en los últimos siglos. El resultado entregó que el 37 % de las observaciones de todas las especies exóticas ocurrió entre 1970 y 2014. Un claro aumento se produjo en el siglo 19 con las plantas vasculares, quizás por la intensificación de la horticultura. En el caso de las algas, moluscos e insectos se disparó luego de la Segunda Guerra Mundial, por la globalización del comercio. /// Las plantas exóticas que tienen éxito pueden expandirse más rápido que las nativas. En los Alpes (Monte Baldo, Italia), un estudio examinó la distribución de 1.300 especies de plantas durante 20 años (1989-2009). Con 130.000 observaciones se encontró que las especies exóticas estaban aumentando su rango de elevación al doble de la velocidad que las nativas. También extendían sus semillas con más amplitud usando los caminos con bordes que proporcionan conductos convenientes hacia la cumbre. El efecto combinado del calentamiento global y las perturbaciones humanas aceleran la expansión. Las principales causas son el turismo (pistas de esquí y carreteras).

(3) Afectan otras especies. /// La hierba perenne Vara de Oro (género *Solidago*) es inquietante como invasora. Albergan a cientos de tipos de insectos, alcanza los 2 m de altura y produce sombra; son buenos reproductores con 10.000 semillas dispersadas por el viento y las raíces emiten sustancias químicas que impiden el crecimiento de otras plantas (alelopatía). Un estudio en Europa encontró que ponen en riesgo la población de hormigas y mariposas nativas. En parcelas bajo estudio las poblaciones de hormigas (género *Myrmica*) se redujeron en 50-80 %, pero una especie de hormiga (*M. scabrinodis*) parece que se adaptó a vivir a la sombra de la invasora. Las hormigas consumen un 3 % de la biomasa de un prado y afectan la composición química del suelo. Más aun, hay 3 especies de mariposas amenazadas (género *Phengaris*) que ponen huevos en nidos de hormigas y se alimentan de las hormigas. Dos de estas especies dependen de esta relación parasitaria. /// Una mosca que se alimenta de semillas (*Japanagromyza tokunagai*) está consumiendo las semillas de múltiples especies de orquídeas. Cuando las

orquídeas florecen, la mosca pone sus huevos en la fruta y los insectos crecen comiendo las semillas de la fruta. Se convierten en pupas dentro de la fruta que es parasitada. Aunque llega a un tamaño normal y se ve saludable, la fruta produce menos o ninguna semilla. La producción de semillas se redujo en más del 95 %. Esta mosca es exótica (sin enemigos naturales) y las orquídeas tienen poblaciones fragmentadas.

(4) Trabajan en equipo. Hay especies invasoras que trabajan en conjunto acelerando la invasión. Un estudio formó 42 comunidades ecológicas artificiales con 3 especies de flores silvestres nativas y una exótica. Luego se agregaron colonias de hormigas nativas y una exótica (la Hormiga de Fuego, *Myrmica rubra*). Las hormigas recogieron y movieron semillas durante el experimento. Las comunidades con la hormiga exótica fueron invadidas por la planta exótica, pero las que tenían la hormiga nativa tenían muchas plantas nativas. La hormiga invasora movió semillas de las cuatro especies, pero la especie exótica aprovechó mejor la dispersión.

(5) Alteran el suelo. Las exóticas pueden modificar la biota del suelo, alterando el ambiente y cambiando el ecosistema. Estos cambios en la química del suelo aumentan la ventaja competitiva de la invasora, a la vez que inhiben o eliminan las especies nativas. /// La hierba invasora Sorgo de Alepo (*Sorghum halepense*) invadió la pradera de pasto alto nativo en Norteamérica dominada por el Tallo Azul (*Schizachyrium scoparium*). Se encontró que el suelo que soportaba la hierba invasora tenía elevados niveles de nitrógeno, fósforo y derivados del hierro, comparado con las nativas. Los responsables son las cinco cepas bacterianas endosimbiontes que se encuentran dentro de los rizomas (tallos subterráneos utilizados para el almacenamiento y la reproducción vegetativa). El problema es que la cantidad de hierro alcanzó niveles que son tóxicos para muchas hierbas nativas. La planta obtiene las bacterias del ambiente, y los propaga en las semillas. Estas bacterias permitieron aumentar la producción en los rizomas, lo que impulsa la invasión de esta especie. /// El Pino Blanco (*Pinus strobus*) invade los viejos campos degradados en las praderas de Minnesota. Está acumulando el doble de biomasa que la siguiente especie más productiva. Este pino es exótico en la zona y está absorbiendo más nitrógeno orgánico del suelo, esto se acumula en biomasa y empobrece el suelo. /// Una planta nativa en Europa (*Centaurea maculosa*) es exótica e invasora en América. Se le atribuyen tres razones para el éxito: la raíz absorbe más rápido el agua, tienen una importante producción de semillas (1.000 semillas por planta, con dispersión por viento y sobrevida en el suelo de 5 años) y es menos probable que los herbívoros las elijan. Pero ahora se le atribuye otra razón adicional. Sus raíces liberan catequina, una sustancia que facilita la absorción del fósforo en ciertos suelos. La catequina parece no importar en Europa, pero en América facilita el éxito de la planta exótica. Lo que era una simple herramienta para obtener fósforo, se convirtió en un arma. Pero algunas plantas nativas logran eludir esta presión, ya que cuando se exponen sus raíces a la catequina exudan oxalato en mayor cantidad (de 4 a 40 veces). El oxalato desnaturaliza a la catequina, de forma que también beneficia a otras nativas vecinas.

(6) Tienen menos enemigos. Las exóticas pueden tener menos enemigos y necesitar menos defensas. /// La Caña Común (género *Phragmites*) está en todo el planeta, pero cada linaje exhibe rasgos únicos. Cuando dos linajes diferentes crecen uno junto al

otro en el mismo ecosistema, las comunidades bacterianas del suelo son diferentes. Cada linaje tiene su propia comunidad microbianas, aún en diferentes condiciones ambientales. Cuando se estudió a los microbios asociados con la caña nativa se encontró que tenían más tipos de bacterias dedicados a las defensas comparado con la variedad invasiva. La exótica no necesitaba cultivar un escudo defensivo con su comunidad microbiana y podía dedicar más energía al crecimiento. /// Que algunas plantas exóticas se vuelven invasoras podría deberse a las enfermedades fúngicas que atacan las raíces de las plantas. En una serie de experimentos en pastizal se plantaron especies raras e invasoras permitiendo que se acumulen las enfermedades fúngicas de cada tipo. Luego se usaron estos suelos para plantar semillas. Se encontró que las plantas invasoras son más capaces de tolerar las enfermedades fúngicas al manipular los patógenos en el suelo. /// Un estudio en California analizó el impacto de nueve especies de pastos exóticos basado en datos de registros de incendios. Encontró que algunas especies de pastos exóticos producen incendios forestales el doble de grandes y tres veces más frecuentes. La razón es que son más finos que las especies nativas, por lo que ocupan espacios entre pastos nativos y se encienden con mayor facilidad. En cambio, las cañas exóticas pueden ser más altas y extender el fuego a los árboles.

(7) Son buenas domésticas. Es probable que las exóticas hayan sufrido algún proceso de domesticación. Casi todos los alimentos son plantas exóticas. Un mercado de frutas y verduras da la impresión de gran abundancia de forma, color, olor y sabor. Pero para un botánico es un espectáculo pobre en variedad. De las 400.000 especies de plantas estimadas, se podían comer unas 300.000, con imaginación y preparación. Sin embargo, se usan solo 200 especies y la mitad de las proteínas y calorías provienen de 3 (maíz, arroz y trigo). Además, hay una pérdida de biodiversidad de variedades comestibles. En Estados Unidos entre 1903 y 1983 la disponibilidad de variedades comerciales de semillas se redujo entre el 80 y 95 %. Por ejemplo, en tomates se pasó de 408 a 79 variedades; en lechugas, de 497 a 36 variedades y en maíz, de 307 a 12 variedades.

(8) Tienen mucho potencial. Las plantas invasoras tienen mucho más espacio potencial para invadir. /// Un estudio analizó la distribución de 13.575 especies de plantas (9.402 nativas, 2.397 endémicas, 1.021 extrañas y 755 invasoras) en Norteamérica. Se registró la abundancia y el rango potencial de migración. Se concluyó que las especies exóticas están mucho más extendidas que las nativas, pero no se han expandido tanto como pueden. Las especies nativas ocuparon un 50 % más de su rango potencial que las exóticas. /// En la Antártida, los datos de la temporada 2007-08 indican que llegaron unos 33.000 turistas y 7.100 científicos. Se estimó que cada turista llevó en promedio unas 10 semillas de plantas. La mayoría de las semillas son de hierbas o dientes de león que son buenos invasores. Los científicos de campo llevaron 5 veces más semillas. En muchos casos eran semillas de Amapola Ártica (*Papaver radicatum*) que puede sobrevivir en el clima frío de la Antártida. Un pasto anual (*Poa annua*) se está extendiendo en torno a 4 estaciones de investigación. La Antártida tiene su propia biodiversidad evaluada en una encuesta exhaustiva en las Islas Orcadas del Sur (Península Antártica). Se encontraron más de 1.200 especies, la gran mayoría en el mar y la mayoría en el fondo del mar. /// La fenología mide los eventos del ciclo de vida y las fenofases de las plan-

tas están asociadas con la primera hoja, primera flor y última flor. Si una especie de planta exótica hojea antes que las especies nativas, es posible que pueda explotar los recursos primero y dejar de lado a sus competidores. Un estudio basado en datos del Proyecto BudBurst reveló que las especies introducidas produjeron la primera hoja 3,74 días antes que sus vecinos nativos, lo que sugiere que el cambio climático está acelerando el proceso.

(9) Extinguen a las nativas. La mayoría de las especies invasoras son plantas, pero no hay registros de plantas nativas en vías de extinción debido únicamente a las exóticas. Como la extinción de las plantas es un proceso lento, hay un desfase entre la introducción de la exótica y la manifestación de los efectos. Esto da lugar a una "deuda de extinción", que identifica a una especie en trayectoria hacia la extinción. Además, es difícil probar que el último individuo de una especie vegetal se ha perdido (la "extinción"). Hay especies que tienen sus bancos de semillas de larga vida en el suelo, o que pueden regenerarse a partir de las estructuras subterráneas. La extinción es el resultado de un nivel sostenido de amenaza en toda la distribución y durante un período prolongado. De allí la dificultad para probar que las plantas exóticas provocan la extinción de plantas nativas. /// Un estudio analizó 247 especies de plantas y vertebrados extintos desde 1500. Las especies invasoras son la principal amenaza de las nativas después de la caza, la pesca y la agricultura. Para los anfibios, reptiles y mamíferos, las especies invasoras son la amenaza número uno. Los culpables son los gatos, ratas y cabras, junto con los microorganismos. El 86 % de las extinciones atribuidas a especies invasoras se produjeron en islas, donde las especies endémicas tienen poblaciones pequeñas y no están bien adaptadas a nuevos predadores o cambios ambientales. En los continentes las exóticas tienen efectos marginales, salvo en Australia. /// En la isla Kauai (Hawái) muchas especies de plantas se extinguieron y fueron reemplazadas por malas hierbas invasoras. Las plantas nativas habían evolucionado para resistir los picos gruesos de los patos voladores gigantes Moa-Nalo. Cuando llegaron los polinesios cazaron los patos y los aniquilaron (primera ola de extinciones). Pero luego los europeos introdujeron conejos y cabras que comieron las hojas de las plantas nativas que no estaban preparadas para los dientes afilados de mamíferos (segunda ola de extinción).

(10) Son difíciles de erradicar. En Argentina el control biológico de plagas se inició en 1900 y hasta 1980 se habían introducido 40 agentes de control. /// Un caso de interés son los cardos exóticos (abrojos), que en Argentina son cuatro géneros originales de Eurasia. Darwin ya los menciona en 1830 como ampliamente distribuidos. Para el control de cardos en Estados Unidos y Australia se llevó una especie de coleóptero (gorgojo o picudo) cuyas larvas se alimentan de la flor y disminuye la producción de semillas. En Argentina se introdujo en los años 1980 y en el 2006 se evaluaron los resultados. El insecto se estableció en el 91 % de los sitios de liberación y se dispersó a una velocidad de 15 km/año. Para conocer el efecto sobre los cardos se marcaron 70 tallos, de los cuales solo 27 llegaron al ciclo completo. De las 6.000 inflorescencias estudiadas, el 9 % fue afectado por el gorgojo y redujo el 15 % la producción de semillas. Un éxito muy limitado. ¿por qué el control logrado en otros países no se produjo aquí? En la dirección opuesta, en 1920 en Australia se tuvo éxito en controlar un cactus americano invasor con una polilla llevada desde Argentina.

2.4.2. La defensa a favor de las exóticas

Los argumentos. La Base de Datos Global de Especies Invasoras enumera 3.163 especies de plantas y 820 animales como invasoras. La investigación detallada de las especies introducidas empezó hacia 1980 y prosiguió con un mensaje monocorde: se las llama especies invasoras, extranjeras (*alien*), exóticas (alóctonas) e incluso "contaminación biológica". ¿Por qué se extendió el "paradigma del nativismo"? La división entre nativas y exóticas no representa una categoría separada desde el punto de vista evolutivo, biogeográfico o ecológico. Las especies no son perjudiciales solo por ser extranjeras. Desde el punto de vista humano, algunas exóticas son una molestia, pero también lo son algunas especies nativas (p.e., las malezas en agricultura). ¿Cuán lejos de su territorio original debe estar una planta para ser exótica? ¿Cuánto tiempo tiene que transcurrir para considerarse nativa? Quizás corresponda una actitud más conciliadora y tratar a cada especie por sus méritos; acostumbrarnos y dejar que se establezcan en convivencia cómoda, como lo hicieron siempre migrando entre territorios.

(1) Mayor biodiversidad. Algunos sugieren que la mayoría de las exóticas aumentan la biodiversidad en lugar de reducirla. Sin duda lo hacen a escala regional con las plantas exóticas de zonas vecinas. Entonces, el argumento de "la biodiversidad buena" choca con el argumento de "especies exóticas malas". /// En algunos lugares (Nueva Zelanda y Hawái), la llegada de exóticas es tan grande que hay más especies que hace 200 años. Sin embargo, estas nuevas especies no necesariamente reemplazan las funciones ecológicas o nichos que llenaron las especies nativas perdidas. La biodiversidad se está convirtiendo en más globalizada. Una mirada local indica un aumento de especies y una homogeneización global de la flora y fauna, con la extinción local de la biota nativa.

¿Biodiversidad sin exóticas? En general, la biodiversidad local de las plantas se considera una base para la estabilidad de los ecosistemas. Pero ¿la biodiversidad es siempre buena? Una forma de medir la biodiversidad es mediante la "riqueza de especies". Solo que, contar el número de especies no tiene en cuenta la historia evolutiva; tener varias especies del mismo género no aporta biodiversidad filogenética. Se requiere mayor productividad y diversidad del ecosistema. Mejor que un índice de "presencia de biodiversidad" sería uno de "falta de biouniformidad". Para la riqueza de especies, si las especies son nativas o exóticas el resultado es idéntico. De hecho, *Homo sapiens* podría ser considerada especie no nativa en América, sería nativa solo en África. ¿Es mejor un ecosistema con dos especies igualmente abundantes u otra donde una especie es dominante y la otra marginal? /// En la década de 1680, un entusiasta de la botánica registró la lista completa de especies de plantas en la zona de la actual ciudad de Halle (Alemania). Desde aquel momento la población humana local aumentó más de 10 veces y unos 20 botánicos siguieron la flora a lo largo de estos siglos. El análisis de esta información indica que el número de especies de plantas aumentó desde 711 a 860. Al mismo tiempo, algunas especies nativas se extinguieron y fueron sustituidas por otras. Hoy se distinguen dos fuerzas: las plantas nativas en peligro de extinción local y las especies introducidas a nivel regional que no

llegaron por el momento a Halle. El resultado indica una diversidad de plantas mayor y una menor cantidad de especies autóctonas.

(2) No producen extinciones. Rara vez las plantas exóticas están vinculadas a la extinción de especies de plantas nativas. Una explicación puede ser que la exclusión de las plantas es lenta y el efecto puede ser a largo plazo (hipótesis del "tiempo de exclusión"). /// Un estudio sobre bases de datos en Inglaterra muestra que la población y distribución de especies de plantas nativas y exóticas no difiere entre 1990 y 2007. Los aumentos de la cobertura total de las especies nativas son más de 9 veces mayores que los de las especies exóticas. Los lugares donde aumenta la diversidad de nativas son los mismos donde aumentan las exóticas. Resulta que ambas son compatibles.

(3) La mayoría no sobrevive. De todas las exóticas solo una fracción sobrevive en un ambiente natural nuevo. Las exóticas sufren un cuello de botella evolutivo ya que se reproducen desde una población pequeña con poca variabilidad genética. /// En Inglaterra un estudio contabilizó 1.875 especies exóticas, de las cuales, el 75% son plantas. Pero desde 1950 ingresaron 650 especies, de las cuales solo el 15 % tienen un impacto negativo en el ecosistema. Las especies nativas amenazadas por exóticas es una pequeña parte, ya que la amplia mayoría no se adapta al nuevo ambiente y de las que lo hacen, la mayoría no son un problema.

(4) La nativa antes fue exótica. Muchas nativas actuales fueron antes exóticas naturales. En el hemisferio norte, luego de la última glaciación, no había plantas y todo el espacio fue colonizado. El cambio climático actual continúa con el movimiento hacia el norte de las especies. /// Una leguminosa nativa de Florida (género *Crotalaria*) produce semillas que alimentan a las polillas nativas. Hace 100 años se introdujo una especie exótica de la planta del mismo género como un cultivo de cobertura. Los beneficios eran importantes: agregar nitrógeno al suelo, suprimir malas hierbas y nematodos y reducir la erosión. Pero se encontró que también envenenan el ganado y desbordan a la especie nativa. Ahora, la polilla también come semillas venenosas, que se acumulan y vuelven a la polilla y sus huevos, desagradables para los depredadores. La polilla está haciendo una transición desde la planta nativa a la exótica.

El caballo, nativo de América. El caballo es considerado una especie exótica en América, pero esto es solo la parte final de la historia. Hace 18 Ma los caballos (subfamilia *Equinae*) se multiplicaron llegando a unas 140 especies, la mayoría extintas. Hoy quedan 7 especies salvajes (cebras, asnos, kiang y una de caballo). Se atribuyó la expansión al nuevo tipo de hábitat: las praderas. Los caballos habían desarrollado dientes más altos que servían para aguantar el desgaste de comer hierba. Habían aumentado el tamaño, lo que servía de defensa en los nuevos espacios abiertos y permitía optimizar la digestión de la hierba poco nutritiva. Pero, cuando se analizaron 138 especies vivas y extintas, se encontró que los cambios de tamaño y dentición fueron muy lentos y no tuvieron un papel esencial en la diversificación. La fuerza de evolución fue la adaptación a ecosistemas fragmentados. La evolución ocurría en Norteamérica y las especies pasaban a Eurasia por el estrecho de Bering y de allí a África. El flujo migratorio ocurrió entre 11 y 4,5 Ma. Más tarde los equinos se extinguieron en América y siguieron su curso en Eurasia y África. Es casi seguro que la especie de caballo moderno

(*Equus caballus*) habitó el norte de América por casi 1,5 Ma antes de extinguirse hace 10.000 años. Regresaron en el año 1493, de forma que los caballos salvajes de hoy son los descendientes de caballos europeos domésticos y asilvestrados en América. Estos caballos tienen el cuerpo más grande pero el cerebro más chico (14 %) respecto a los caballos del Pleistoceno. ¿Son nativos o unos milenios de domesticación en Eurasia son suficientes para olvidar toda la otra historia nativa?

(5) Relaciones positivas. Por defecto, se busca erradicar las plantas no nativas para devolver el espacio natural a su estado original. Pero la mayoría de las comunidades nativas cambiaron y muchas especies nativas son raras. ¿Cómo actuar frente a plantas introducidas que ya formaron relaciones positivas? Por ejemplo, en Davis (California) se encontró que el 40 % de las especies de mariposas nativas depende solo de plantas exóticas. /// La planta Margarita Rastrera (género *Sphagneticola*), originaria de América Central, en la isla Fiji (Pacífico central) es invasiva. Se encontró que tiene efectos benéficos para los insectos nativos, como una abeja polinizadora silvestre que ayuda a los cultivos y la biodiversidad. Se computaron 100 especies de artrópodos asociados con parches de margarita rastrera junto a las carreteras (himenópteros como avispas parasitoides y abejas). Los ecosistemas están en un estado constante de flujo, cambiando y reajustando, y debería tenerse cuidado en "disparar primero y preguntar después", ya que puede hacerse más mal que bien. Quienes no aceptan las especies exóticas desechan el argumento de que "no todas las exóticas son un problema, las hay que son benéficas". Advierten que equivale a decir "no hay que preocuparse por las bacterias debido a que algunas no causan enfermedades".

(6) Cooperan con las nativas. La Madreselva (género *Lonicera*) es originaria de Asia y en América es una planta exótica invasiva. Sin embargo, un estudio encontró que madreselvas y aves pueden formar un mutualismo. La planta aporta más de la mitad de todas las frutas disponibles en otoño para las aves. Quitar la madreselva afectaría a las aves nativas, quienes dispersan las semillas. Además mantienen relaciones beneficiosas con otras plantas. /// Un estudio cultivó plantas frutales nativas (*Solanáceas*) comestibles para las aves y se dispersaron en zonas con y sin madreselvas. En zonas con madreselva el consumo de frutos de la solanácea era 30 % mayor a las áreas sin madreselva. La causa se atribuye a que la presencia de madreselvas aumenta la densidad de aves. Las mismas aves que consumieron madreselva también comieron solanáceas, las que recibieron el servicio de dispersión de semillas (facilitación). Así que algunas especies exóticas podrían estar llenado nichos en ecosistemas degradados y ayudando a restaurar a especies nativas.

(7) Se hibridizan con las nativas. Los estudios indican que las azaleas europeas (género *Rhododendron*) se hibridizan con las americanas, generando poblaciones silvestres que prosperan. Esta hibridación, ¿beneficia o debilita a las especies nativas? Hay ejemplos de especies nativas que son colonizadas por genes de un invasor más numeroso. Pero los genes introducidos solo invaden el genoma de la nativa si confieren alguna ventaja. Por ejemplo, podrían ayudar a prosperar en un ambiente de cambio climático acelerado. No debería asimilarse cambio genético con daño.

(8) Coevolucionan con las nativas. Hay evidencia de coevolución entre especies de plantas nativas e invasoras. /// La Aliaria

(*Alliaria petiolata*) tiene un potente olor a ajo. Se introdujo en América desde Europa hace 150 años. Parte del éxito se debe a que el compuesto sinigrina mata a los hongos que forman simbiosis con las raíces de plantas nativas. Es un químico novedoso en América lo que le da una ventaja competitiva. Un estudio encontró que una planta nativa (*Pilea pumila*) ocupa el mismo hábitat del sotobosque que la invasora. Esta planta desarrolló resistencia a la sinigrina en las áreas donde conviven por más tiempo. /// En otro estudio de 30 años se trabajó con una mariposa nativa (*Euphydryas editha*) en prados de artemisas, bosques de pinos y hierbas de hojas angostas (*Plantago lanceolata*). En particular plantago se introdujo desde Europa hacia América con el heno a principios del siglo 20 y prosperó con el pastoreo del ganado. Resulta que las orugas de la mariposa prosperaron mejor en plantago que en su anfitrión nativo (*Collinsia parviflora*). Al inicio del siglo 21, la mariposa dependía solo de plantago, y collinsia había sido abandonada. Antes del 2010 se retiró el ganado vacuno de los campos y la falta de pastoreo afectó el ecosistema. Entonces, tanto plantago como la mariposa nativa se extinguieron en el lugar. Las mariposas evolucionaron demasiado rápido, ya que el anfitrión nativo collinsia no fue afectado por la falta de pastoreo, y podrían haber sobrevivido con su antiguo anfitrión. Hacia el 2015 las mariposas recolonizaron el prado alimentándose de collinsia, pero se trata de una nueva población. El linaje del siglo 20 se extinguió.

(9) Recuperan el terreno. Las exóticas pueden recuperar un ambiente cuando es abandonado. /// A primera vista la diversidad de la vida vegetal en Puerto Rico es impactante. El "problema" es que se trata de un bosque de malas hierbas, especies exóticas que crecen sin control en tierra antes usadas en la agricultura. Puerto Rico fue deforestada y pasó a ser un experimento ecológico natural. A mediados del siglo 20, se abandonaron propiedades rurales y la mayor parte de la isla fue invadida por las malezas exóticas. Con el tiempo las nativas comenzaron a regresar. Pero cuando las exóticas fueron excluidas de los pastizales abandonados, las semillas de las nativas no germinaron. La sumatoria de causas incluyen las condiciones de un hábitat alterado, el suelo compactado, el aumento de la temperatura del suelo, la reducción de la humedad y la presencia de hormigas colectoras de semillas. Se vio entonces que las exóticas ofrecían las condiciones del suelo para la restauración natural. Hoy día, las exóticas (mango, pomelo, plátano, café y aguacate) se han establecido con comodidad, lo que aumenta el total de especies de árboles de la isla que pasó de 547 a 770. /// Otro caso es un arbusto (*Acacia longifolia*) que es exótico fuera de Australia. Es muy prolífico y fija nitrógeno mediante nódulos en las raíces. Un estudio en las dunas de Portugal encontró que se propaga más rápido que las nativas, porque secuestra nutrientes y agua de lluvia. Para seguir el crecimiento se puede usar la relación entre isótopos de nitrógeno N-15/N-14, que es mayor en el aire que en el suelo. Se encontró que las plantas nativas tienen una relación igual al suelo y que la acacia exótica es igual al aire. Esto se debe a los nódulos de las raíces que fijan el nitrógeno de la atmósfera. Pero hay un arbusto nativo (*Corema album*) que aprovecha el nitrógeno fijado por la exótica. Mediante un espectrómetro de masas se puede medir la relación de isótopos y la distribución espacial de arbustos. Esto demostró que las acacias influyen en el nivel de nitrógeno y el crecimiento de las plantas nativas hasta 8 m fuera de su dosel.

(10) Riesgo de extinción. Hay exóticas que están en riesgo de extinción en su tierra natal. /// Un estudio identificó 49 especies amenazadas a nivel global pero que tienen poblaciones como exóticas fuera de su distribución natural. Por ejemplo, el Cacatúa Cresta Amarilla (*Cacatua sulphurea*) es originario de Indonesia y en el 2007 se estimó una población inferior a 7.000 ejemplares. La declinación constante se debe a la captura para venta como mascota y a la pérdida de bosques en su hábitat natural. Irónicamente, muchas mascotas fueron puestas en libertad en forma accidental o deliberada en nuevos ambientes. Hay unos 200 cacatúas que se encuentran en la isla de Hong Kong, quizás el 10 % de la población total remanente. ¿Deben ser exterminadas por ser exóticas o protegidas por estar en peligro de extinción? Podrían ser una fuente de ejemplares para la reintroducción en su ambiente original.

2.4.3. Estudio de caso: plantaciones forestales

Las plantaciones forestales exóticas. El bosque nativo se define como un área superior a 1 ha (hectárea) con más de 10 árboles por ha que alcanzan los 10 m de altura. Para las plantaciones de árboles (bosques exóticos) la mayoría de la polémica se centra en dos géneros: el género *Pinus* (con 110 especies), y Eucalyptus (700 especies). Uno de los pinos (*Pinus longaeva*) es el ser vivo más longevo, que puede llegar a los 3.000 años de edad. Pero se trata de casi todas células muertas, las células más viejas vivas son de 100 años. Siguen los argumentos en contra y a favor de las plantaciones forestales.

Argumentos en contra: (1) las plantaciones se convierten en un "desierto biológico", porque la fauna nativa no las usa; (2) el capital genético se reduce por ser un monocultivo con casi nula variedad genética; (3) algunas especies pueden ser invasoras, escapando a los campos plantados y desplazando a plantas nativas en los campos aledaños (pinos); (4) hay casos de árboles que secan o esterilizan el suelo, como los pinos que acidifican el terreno; (5) los bosques para explotación industrial en pastizales "devoran" el agua de lluvia por crecimiento y transpiración eliminando agua que debería llegar a los acuíferos subterráneos; (6) las plantaciones toman nutrientes del suelo lo que reduce la fertilidad del campo luego de la cosecha. /// Un estudio en Patagonia luego de 35 años de la primera plantación forestal de Pino Ponderosa (*Pinus ponderosa*) encontró que las áreas forestadas carecen de hormigas. Esto indica que los bosques implantados producen efectos colaterales sobre el ecosistema. Al modificar los ecosistemas naturales se producen alteraciones cuyas consecuencias son aún desconocidas.

Argumentos a favor: (1) la plantación de Eucalyptus en campos exhaustos por el uso de la agricultura permite generar un sotobosque de plantas nativas; (2) los árboles industriales tienen una silvicultura muy bien conocida lo que facilita la producción; (3) producen mayor cantidad de biomasa y uniformidad del tronco para el uso industrial; (4) se adaptan a extremos de temperaturas, alturas y humedades; (5)

tienen pocas plagas; (6) pueden crecer en suelos pobres o con cierta salinidad; (7) tienen buena capacidad de retoño (regeneración); (8) existen árboles transgénicos, de crecimiento muy rápido y que acumulan mayor cantidad de carbono. (9) la madera (renovable) reemplaza a la minera (hierro, ladrillo, cal, cemento) en la construcción de viviendas.

Algunas conclusiones. Se puede concluir que resulta inadmisible deforestar el bosque natural para plantar árboles exóticos (incluido los nativos). Las plantaciones de exóticas para producir madera es un medio eficaz para reducir la presión sobre los bosques primarios (nativos). Parece correcto favorecer especies nativas si se tiene un buen conocimiento sobre su cultivo y fuentes de semillas seleccionadas. Deben preferirse las nativas en reforestación urbana ya que tienen un valor cultural, educativo y sentimental.

Los árboles transgénicos. Hacia el 2015 en Brasil se comenzó a trabajar con una variedad de Eucalyptus transgénico que lleva un gen tomado de Arabidopsis. Esto le permite un crecimiento rápido, por lo que acumula masa 20-30 % más rápido y en 5 años llega a los 25 m de altura, en lugar de tardar 7 años como la especie tradicional. Fueron diseñados para abastecer a la industria de papel. El gen en cuestión produce una proteína que facilita la expansión de la pared celular y aumenta la cantidad de celulosa acumulada (mayor crecimiento). Los árboles transgénicos GMO generan cuestionamientos. Como los árboles son perennes y viven más tiempo que los productos transgénicos agrícolas, pueden ser potencialmente más peligrosos a largo plazo. Podrían afectar a los organismos silvestres debido a la propagación por polen o semillas. La defensa dice que el Eucalyptus es un árbol originario de Australia y no tiene organismos silvestres en Sudamérica. Además aseguran que el Eucalyptus no suele expandirse en terrenos vecinos mediante renovales y no es una amenaza al resto del ambiente.

Las plantaciones forestales de nativas. La implantación de árboles nativos para la reforestación (recuperación de terrenos) también tiene sus problemas. /// En Japón, en las décadas de los años 1950-60, se establecieron plantaciones de cedro y ciprés nativo. No son bosques naturales (son plantaciones de reforestación), pero son árboles nativos y suman el 30 % de la tierra forestal. Hoy día, estas plantaciones están superpobladas con árboles envejecidos y sin malezas. El hacinamiento de los árboles produce sombra y limita el crecimiento de los árboles jóvenes, lo que impide el renacer del sotobosque saludable que utilizaría los nutrientes. Las agujas de los árboles caen y las lombrices y los microbios del suelo las descomponen. Este reciclaje natural devuelve los nutrientes al suelo y son una fuente de nitrógeno y otros elementos químicos. Esta contaminación difusa fluye durante las lluvias por escorrentía y está contaminando los ríos. La solución propuesta es la limpieza de árboles para permitir la renovación generacional, en lo que parece ser la necesidad de silvicultura en los bosques implantados de árboles nativos o exóticos.

2.5. Evolución antropogénica

2.5.1. La vecindad humana

(1) La reducción del suelo fértil. La urbanización (cambio en el uso de la tierra) obliga a una adaptación rápida de las plantas. /// Un estudio trabajó con una hierba anual (*Crepis sancta*) que tiene dos tipos de semillas. Las más grandes tienden a caer al piso y las ligeras tienen alas para flotar en el viento y extenderse más lejos. En Montpellier (Francia) se estudió durante 12 años la evolución de la planta que llevó a aumentar la producción de semillas pesadas. El estudio comparativo entre plantas de ciudad y campo mostró que las plantas urbanas tenían 14 % de semillas pesadas contra 10 % de las plantas del campo. El cambio sucedió en 10 generaciones. Se midió luego la probabilidad que las semillas en la ciudad llegaran a un sitio favorable. Se encontró que las semillas voladoras tenían 55 % menos de posibilidades de asentarse y crecer que las pesadas. Es porque el terreno habitable no cubierto por concreto es solo 1 % de la ciudad. Esta situación genera un mayor riesgo de aislamiento genético y de no alcanzar terrenos nuevos. /// En Japón una planta de pastizal (*Polemonium kiushianum*) solo se encuentra en el monte Aso (isla Kyusyu). En ese monte se criaba ganado que mantenía el pastizal fertilizado y desbrozado. Ahora el ganado se retiró y el hábitat está siendo invadido por los bosques, lo que limita el hábitat de la planta con flor.

(2) La luz artificial. /// Los datos satelitales muestran que la superficie iluminada artificialmente en la noche aumentó un promedio de 2,2 %/año en 5 años. A pesar del cambio de lámparas de sodio a LED más eficientes, el uso de iluminación artificial aumenta. Esto es consecuencia de la "paradoja de Jevons", que asegura que todo aumento de eficiencia es compensado por el aumento del consumo. Este "efecto de rebote" garantiza el crecimiento de luz artificial hasta mantenerse en el 0,7% del PBI mundial desde hace siglos. La luz artificial afecta a las plantas que usan polinizadores nocturnos y la producción de frutos. /// Otro estudio en Suiza iluminó flores en prados con lámparas LED standard para la iluminación pública. Luego se midieron las visitas recibidas de polinizadores. Se encontró que recibían solo el 38 % de visitas respecto a las flores no iluminadas. Se contabilizaron cerca de 300 especies de insectos que visitaron unas 60 especies de plantas en las praderas. Entonces se analizó una especie de cardo (*Cirsium oleraceum*) que tiene flores accesibles con polen y néctar para insectos durante día y noche. Se estudiaron 100 cardos y la disminución de polinizadores redujo la producción de frutos en 13 %. La polinización durante el día no pudo compensar las pérdidas nocturnas.

(3) La isla de calor urbana. En paralelo con el aumento de la iluminación está el aumento del calor. /// Un estudio analizó la isla de calor urbana y su relación con árboles e insectos. Se trabajó con 20 pares de árboles de Sauce (*Quercus phellos*). Un árbol del par fue tratado con un aceite que mata las plagas de insectos y el otro se dejó sin tratar. Los sitios se localizaron en diferentes lugares y se registró la temperatura. Luego de dos años se evaluó la circunferencia del tronco,

el crecimiento de las ramas, la fotosíntesis y la abundancia de insectos (cochinillas, ácaros y arañas). Los resultados dicen que los insectos fueron más abundantes en lugares más calientes, lo que redujo la fotosíntesis y el crecimiento. Los árboles sin plagas tenían mayor crecimiento en las ramas. Los árboles en lugares más calientes tenían menos crecimiento del tronco. El calentamiento urbano redujo el almacenamiento de carbono en 12 %. /// Otro estudio trabajó con insectos escama (*Parthenolecanium quercifex*) que se alimentan de robles destruyendo la capacidad vascular de la planta. Se estacionan en el interior del árbol, defecan en el lugar y acumulan infecciones que matan al roble. En las islas de calor de las ciudades, estos insectos son hasta 12 veces más frecuentes. Hay avispas que ponen huevos en los insectos escama, de forma que las larvas se alimentan de ellos. Pero, en las islas de calor las avispas no mantienen el ritmo de crecimiento de la población. Los insectos escama se reproducen más rápido que sus parásitos y se produce un desbalance.

Estudio de caso: el arbolado urbano. Un estudio en las calles de Paraná (Entre Ríos) encontró que en las que no tienen árboles, la temperatura puede subir entre 4 y 9 ºC por encima de las que tienen arbolado urbano. Un objetivo en las ciudades es usar arbolado nativo, pero no existen árboles nativos de ambiente urbano. El árbol de vereda debe ser producido para este propósito: debe tener entre 1 y 3 años de preparación, tener el tronco limpio hasta 1,80 m de altura, sin ninguna yema para que la copa empiece a esa altura. El árbol urbano cumple varias funciones: produce oxígeno y absorbe CO2, amortigua el viento y el agua de lluvias, disminuye la contaminación visual, amortigua los sonidos y sostiene la biodiversidad. En Buenos Aires (datos del 2018) había 431.326 árboles. Desde 1870 se plantaron plátanos (presidencia de Sarmiento). Luego en la década de 1890 lapacho, tipa, palo borracho, ceibo y jacarandá (Carlos Thays). El fresno americano (133.671) y el plátano (32.531) son las principales especies. Hay unas 300 especies de árboles producto de 200 años con varias olas de arbolado. /// Cuando las temperaturas aumentan, los árboles urbanos se convierten en emisores de sustancias como el isopreno. El isopreno puede reaccionar con compuestos como los óxidos de nitrógeno, para formar ozono a nivel del suelo, un gas incoloro que puede ser peligroso para la salud humana. Otros gases (monoterpenos y sesquiterpenos) también reaccionan con óxidos de nitrógeno y se acumulan en el aire como partículas similares al hollín. En las ciudades, el transporte es la principal fuente de estos óxidos. Un estudio en Berlín encontró que en promedio los árboles contribuían con entre un 6 y 20 % del ozono urbano, pero en el 2006 que fue muy caluroso llegó al 60 %. Agregar árboles mejora la calidad de vida, pero combinados con las emisiones de vehículos automotores aumentan el ozono urbano.

(4) La pérdida de conectividad. Las carreteras suelen abrir una caja de Pandora de problemas ambientales: la fragmentación, la tala y deforestación, los incendios forestales, la caza y la minería ilegal. /// Un mapa global muestra que el planeta está desbrozado por 36 millones de kilómetros de carreteras. Son unos 600.000 fragmentos, donde el 7 % son mayores a 100 km2 y la mitad son menores de 1 km2. Las carreteras dan accesibilidad, pero reducen la capacidad de los ecosistemas para funcionar con eficacia. Las mayores extensiones están en la tundra, bosques boreales y trópicos de África y Sudamérica y solo el 9 % de estas áreas están protegidas. Las carreteras interrum-

pen el flujo de genes en las poblaciones de plantas y animales, facilitan la propagación de plagas y enfermedades, aumentan la erosión del suelo y la contaminación de los ríos y humedales, la libre circulación facilita la tala ilegal, la caza furtiva y la deforestación. /// Un estudio encontró que en los bosques de Sudamérica el 95 % de la deforestación ocurre dentro de los 5,5 km de una carretera. Otro estudio concluyó que los incendios son 8 veces más frecuentes en los bordes de bosques que en las selvas densas. Una carretera desencadena la construcción de nuevas carreteras en un "desarrollo contagioso". La zona más afectada es dentro de una banda de 1 km a ambos lados. El aumento de la conectividad humana reduce la conectividad de plantas y animales.

(5) El efecto de borde. Las islas de bosques obligan a las especies a vivir en los bordes. Esto provoca una reducción de población en las especies sensibles a los cambios de luz, humedad y temperatura. El efecto de borde se extiende unos 250 m en el interior del bosque, por lo que una isla menor a 500 m de diámetro no tiene una "zona núcleo viable". /// En el ecosistema de selva atlántica (Brasil), más del 80 % de los fragmentos son inferiores a 50 hectáreas y la mitad del bosque restante está a cerca de 100 m de un borde. El problema es que el borde difiere en estructura y función de la selva original. Se caracterizan por doseles abiertos, con humedad reducida, aumento de luz, viento y temperatura máxima. Esto se compara con el núcleo, donde los follajes densos pueden filtrar hasta el 95 % de la radiación solar y el ambiente es más estable. /// En las Cataratas de Iguazú al fragmentarse el bosque, la posibilidad de intercambio genético entre las especies se reduce. Por ejemplo, la mariposa Flama (*Dryas iulia*), necesita movilizarse para mezclarse con otras de su especie. Si su hábitat se reduce y se la obliga a la endogamia se vuelve más vulnerable. /// Un estudio trabajó en bosques templados de hoja ancha en 21 parcelas fragmentadas de 500 árboles de roble rojo. En 8 parcelas se tomaron 2 muestras de 210 árboles. Se calculó el crecimiento y absorción de carbono y se encontró que el borde de 20 m es el que más carbono absorbe. En cambio, la selva tropical del Amazonas tiene el efecto opuesto cuando está fragmentado, con una menor biomasa y menos almacenamiento de carbono a lo largo de los bordes.

(6) La vecindad y la extinción. /// Un estudio analizó las áreas naturales intactas, libres de perturbación humana (sin carreteras, agricultura, ciudades) y con baja densidad de habitantes. Se encontró que en el año 2000 ocupaban el 33 % de la superficie terrestre, pero en el 2016 se redujeron al 23 %. Esta "deuda de ecosistemas" se acumula en 3 etapas: (1) la etapa de perturbación y desestabilización del hábitat; (2) la etapa de pérdidas de poblaciones y especies; y (3) la etapa de una nueva normalidad. La diferencia entre las dos biodiversidades se llama la "deuda de extinción". /// Otro estudio revisó 43 reportes desde 1971 sobre la pérdida de biodiversidad después de la fragmentación del hábitat. Se encontró una curva casi idéntica en los diferentes grupos taxonómicos (plantas, invertebrados y vertebrados). Una tasa de pérdida inicial alta, una desaceleración y un ritmo lento hasta el nuevo equilibrio. La pérdida de especies se calcula en términos de tamaño de la población media. La mayoría de las plantas tienen poblaciones más grandes que los animales y la pérdida es más lenta. Sin embargo, la forma de la trayectoria es similar. Una propuesta denominó "especies malezas" a las que prosperan en las perturbaciones antropogénicas, "especies reliquias" a las que

no están bien adaptadas y son empujadas a los márgenes, y "especies fantasmas" a las especies raras que pueden estar en peligro. Como resultado se tendrá una homogeneización biológica global y la simplificación de los ecosistemas.

(7) Las islas. Las islas en represas hidroeléctricas son un laboratorio de ecosistemas. Hay un patrón de extinción a pesar de ser aclamadas como santuarios de conservación. /// En un estudio se examinaron más de 200 islas creadas por las grandes represas, incluyendo Brasil y China. La pérdida de especies se investigó en un período desde 1 a 90 años. En promedio, las islas tienen 35 % menos especies que los sitios continentales cercanos y en el extremo se llegó al 87 % de pérdida de aves. Un estudio revela las pérdidas de mamíferos, aves y tortugas en las islas formadas por la creación del gran Lago Balbina (Brasil). La represa generó un archipiélago artificial de 3.546 islas. El estudio analizó 37 islas y solo unas pocas con más de 475 ha contenían una comunidad diversa de especies de animales y aves. La mayoría sucumbieron a la exposición al viento y fuegos efímeros de la sequía en 1997-98. Los incendios en las pequeñas islas tienen un efecto en cadena para la vida animal. La futura viabilidad demográfica y genética de las pequeñas poblaciones aisladas parece sombrío, ya la tasa de extinción supera el 70 % de las 124.110 poblaciones de especies estudiadas.

(8) La radioactividad. Las plantas de soja parecen protegerse de la radiación, aunque se desconoce cuál es el proceso y si se propaga con las generaciones. /// En 1986 explotó un reactor nuclear en Chernóbil. En el 2018 un estudio analizó muestras de soja obtenida dentro de la zona restringida a 5 km del reactor y otra a 100 km. Los niveles de cesio radiactivo Cs-137 eran 163 veces más altos en el primer lote. Los frijoles eran diferentes a simple vista. Pesaban la mitad y absorbían agua más lentamente. Los frijoles del área de alta radiación tenían 3 veces de una proteína (cisteína-sintasa) que protege a las plantas al unirse a metales pesados. También tenían un 32 % más de un compuesto (betaína aldehído deshidrogenasa) que reduce las anomalías cromosómicas en presencia de radiación. Las proteínas almacenadas estaban desbalanceadas.

El caso del algodón y el picudo. El Picudo Algodonero (*Anthonomus grandis*) es un escarabajo que se volvió un dolor de cabeza en los cultivos de algodón de la región chaqueña. Es muy eficiente en la reproducción ya que una hembra deposita 100 a 200 huevos en su vida en los capullos del algodón y otras malváceas. Desde la deposición del huevo hasta la adultez pasan 15-18 días a 30 °C y pueden existir 10 generaciones anuales. Esto obligaba en el 2014 a una aplicación bisemanal de plaguicida en las plantaciones de algodón si se lo quería controlar. El invierno lo sobreviven sin actividad energética en refugios de hojarascas. Se dispersan mediante el vuelo, por transporte mediante el viento o en las aves y en la maquinaria agrícola. El picudo localiza el algodón detectando olores (bisabolol). Cuanto más se alimentan, más feromonas de atracción producen, con lo que atraen a otros picudos a la zona de cultivo. Los campos abandonados debido al ataque de la plaga del picudo se transforman en refugios naturales. Esta especie de picudo es originario de Centroamérica donde el algodón lleva 8.000 años de cultivo. Se propagó a Estados Unidos y en 1916 obligó a abandonar las plantaciones de algodón en Texas. Sin embargo, logró sobrevivir en otros cultivos. En Argentina la población del picudo tiene dos orígenes. Una proveniente del

comercio de algodón desde Centroamérica, con una ruta Venezuela-1949; Brasil-1983 y Argentina-1993. Otra población es autóctona y es anterior al cultivo de algodón. Esta población nativa estaba controlada dentro de la ecología natural, cuando la deforestación y el cultivo de algodón produjeron que el picudo se convirtiera en plaga agrícola. Las formas de control poblacional del picudo son: el uso de trampas biológicas de feromonas, la destrucción de rastrojos para evitar el rebrote natural, evitar que el picudo se refugie en zonas naturales (montes, pajonales y aguadas), la rotación de cultivos para disminuir la población entre ciclos productivos, no transportar algodón en bruto entre zonas de cultivo, uso de defoliantes-desecantes e insecticidas, rotar familias de insecticidas y no hacer mezclas de insecticidas. Desde el punto de vista ecológico, el picudo se convirtió en un problema cuando se le ofreció un ambiente rico en alimento.

2.5.2. Evolución rápida: mala hierba, tolerancia y resistencia

Puntos de vista sobre malas hierbas. Una mala hierba o maleza (yuyo) es una planta en el lugar o el momento equivocado. Es un concepto cultural dependiente del interés del observador. Para llegar a ser un dolor de cabeza requieren adaptarse a un nivel asombroso de abuso y lugares extremos. Se les asignan virtudes inquietantes: velocidad de evolución, ingenio de adaptación y tenacidad (resiliencia). En algunos casos cortarlas en mil pedazos significa tener mil plantas. Arrancar una maleza puede llevar a generar plantas con raíces más profundas o al mimetismo con plantas útiles. Los herbicidas matan y a la vez seleccionan a las plantas que resisten los químicos, aumentando el problema y haciendo más daño a la agricultura que a las especies. Las plantas no son espectadores pasivos: muchas cambian de tamaño o color en una generación; otras generan sus propios pesticidas, imitan feromonas de insectos o regulan su temperatura, entre muchos más cambios adaptativos.

La antigüedad de las malas hierbas. Las malas hierbas fueron plantas silvestres que siguieron a los cultivos humanos. /// Un estudio arqueológico excavó un sitio de 25.000 años (Ohalo-2) en el Mar de Galilea. Las excavaciones actuales revelaron varias cabañas con matorrales y fogones. Se pudieron recolectar cerca de 150.000 semillas y frutas entre las cuales el 10 % de las semillas son de 13 familias de malezas actuales. Estas plantas silvestres lograron establecerse en espacios cultivados. Este evento no es el inicio de la agricultura ya que no tuvo continuidad. En cambio, implica una toma de conciencia del potencial de los cultivos. Se encontraron una losa de molienda y hojas de pedernal, lo que sugiere que estaban cosechando y procesando granos para el consumo. /// Otro estudio recuperó semillas, frutas y restos vegetales de un asentamiento en Atlit-Yam (Israel). Se dató en 9.000 años atrás y hoy está hundido en la costa del Mediterráneo. Se encontraron evidencias de 35 especies de malezas, lo que sugiere que las plantas herbáceas oportunistas no tardaron en adaptarse a los primeros intentos de producción de alimentos. De estas, 5 especies parecen malezas que solo podían crecer en campos cultivados (p.e., cizaña o

"falso trigo"). Se piensa que los agricultores plantaron campos mixtos en lugar de monocultivos, por lo que, si una mala hierba como la cizaña redujo las cosechas de trigo, todavía habría una buena cosecha de otros cultivos.

Malas hierbas en extinción. Algunas plantas están protegidas en el anonimato. Un descubrimiento fortuito puede convertir a una planta en mala hierba y luego en una planta en extinción. El Tejo del Himalaya (*Taxus wallichina*) produce un compuesto llamado Taxol, utilizado en el tratamiento de cáncer de mama y ovario. Antes de 1960, era considerado un árbol maleza y fue destruido con regularidad. El descubrimiento del compuesto fue un arma de doble filo. Estimuló la protección de especies y llevó a la sobreexplotación. Ahora, el árbol de tejo está al borde de la extinción.

Un ecosistema maleza. /// Un extenso estudio de 355 lotes (campaña 2014 en Argentina) sobre soja de primavera o maíz en verano permitió obtener varias enseñanzas. (1) Se identificaron 158 especies de malezas, muchas de difícil identificación en campo. (2) En cada sitio se identificaron problemas diferentes y magnitudes distintas, no hay una regla única. (3) Se observaron fases de invasiones diferentes y espacialmente heterogéneas. Se lo describió como el dilema "el que busca, encuentra", de forma que, cuando buscamos un problema, lo vemos, pero si no lo buscamos, lo pasamos por alto. En la práctica funciona así: la fase de introducción de una maleza es dificultosa porque se asocia a especies que no se reconocen. Cuando vemos el problema es cuando estalla. (4) Se encontró que conjuntos de malezas se organizan en comunidades o ensambles de diversas especies. Cuando se detecta una maleza, es probable encontrar un conjunto de especies asociadas antes que especies que pertenecen a otro grupo. Se identificaron cinco grandes asociaciones de malezas. (5) Las comunidades dependen de la zona y la zonificación depende del ambiente, temperatura, régimen hídrico, sistemas de producción o labranza. Esto impide abordar distintas problemáticas con las mismas herramientas.

La tolerancia y resistencia. Estas son dos estrategias de defensa de las plantas que diferencian entre evolución y selección. La resistencia de una maleza a los herbicidas o de bacterias a los antibióticos es el resultado de una selección negativa, "quedan los que resisten". En cambio, la domesticación deriva de la selección positiva. Si bien ambos mecanismos (resistencia y domesticación) impulsan la evolución, no son naturales. En estos casos la evolución es rápida pero debido a un impulso externo humano. La aplicación de herbicidas en la agricultura generó diferentes biotipos y nombres descriptivos: (1) las malezas que mueren cuando se aplica el herbicida se llaman susceptibles. (2) Si el herbicida no afecta a ciertas malezas se las llama tolerantes. (3) Si una maleza que era susceptible comienza a resistir la aplicación del herbicida se la llama resistente. (4) Cuando una maleza resiste dos o más herbicidas que tienen el mismo modo de acción (lugar o forma de ataque) se llama de resistencia-cruzada. (5) Si resisten dos o más herbicidas con diferente modo de acción se llaman de resistencia-múltiple.

El caso del arroz. /// Los cultivos agrícolas pueden recorrer un camino inverso: de plantas domesticadas en malezas. El arroz agrícola (*Oryza sativa*) tiene variedades que son malezas que desarrollaron rasgos desagradables: crece en campos agríco-

las, no se cosecha fácilmente y producen malas semillas. Un estudio trabajó con dos variedades de arroz-maleza (pajacho y alcaudón). Se analizaron unos 180 genomas de cultivos y malezas de arroz. El análisis mostró que las dos malezas evolucionaron a partir de dos variedades de cultivos diferentes y en diferentes etapas de la domesticación. La base genética de las variedades de arroz-maleza es diferente y se necesitaron pocos cambios para convertir al cultivo en una maleza. /// El Pasto Dentado (*Eichochloa crus-galli*) tiene un ecotipo que aparece indistinguible del arroz. Como la mezcla del arroz y esta maleza reduce los rendimientos, son quitados a mano por los agricultores, pero un ecotipo evolucionó para imitar el cultivo de arroz. Esta semejanza de fenotipo logra eludir la extracción selectiva por los agricultores. Se trata de un tipo de resistencia evolucionada, de forma que, cuando gestionamos los sistemas naturales de manera selectiva, la evolución es inevitable.

La propagación de la resistencia. Una maleza tolerante puede soportar una determinada dosis de herbicida. Lo mismo ocurre con las bacterias y los antibióticos. En cambio, las malezas resistentes son individuos dentro la población de su especie que resisten la acción y pueden propagar esta característica. De esta forma, tras varias generaciones pasan de ser una minoría a ser mayoría. En el año 2015 a nivel global se registraban 309 biotipos de 183 especies que son resistentes a diferentes herbicidas. Para el glifosato sumaban al menos 13 especies resistentes. La tolerancia suele generarse en los bordes del lote debajo del alambrado, desde donde se propaga. /// El glifosato es una pequeña molécula que dentro de las hojas se une a una enzima en los cloroplastos y la inhibe. Esto interrumpe el proceso de fotosíntesis, lo que provoca desnutrición y muerte de la planta. Como trabaja sobre el proceso de fotosíntesis afecta a muchas plantas (amplio espectro). Las plantas transgénicas resistentes al herbicida glifosato tienen un gen que proviene de una bacteria (*Agrobacterium*) que resiste la unión de la enzima. En Argentina la primera gramínea resistente al glifosato fue el Sorgo de Alepo (*Sorgum halepense*) en el 2005. En el 2015 se reportaron biotipos de sorgo de alepo con resistencia doble a glifosato y haloxifop. Este sorgo es originario de África y se introdujo en América en la época de la colonia. Se lo puede usar como forraje seco para alimentación de animales, pero en condiciones especiales genera una sustancia tóxica para las vacas que lo consumen fresco. Son plantas muy competitivas en climas extremos de forma que producen la pérdida en más del 45 % en el rendimiento de la caña de azúcar o la soja. La remoción mecánica es poco eficiente porque se reproducen por rizomas de forma que se puede cortar y vuelve a salir desde el suelo.

Pérdida de bienes comunes. En los años de 1980 los plaguicidas fueron determinantes en la agricultura intensiva. Eran económicos y efectivos, se aplicaban en forma preventiva y aun sin plagas. Existen cientos de principios activos (materia de origen natural o químico) que se resumen en 16 modos de acción MoA (p.e., inhibidores de enzimas, de fotosíntesis, de la división celular), pero desde hace 30 años no aparece un MoA nuevo. Esto parece ser un bien común que no se puede expandir. /// Por ejemplo, el Penoxsulam es el ingrediente activo en el herbicida de arroz más usado. Sirve para controlar las malas hierbas, pero estas desarrollaron resistencia. La acción consiste en que el Penoxsulam se com-

bina con una enzima y le impide producir aminoácidos. Los animales no tienen esa enzima, por lo que están seguros en dosis controladas. Hay áreas en el planeta donde faltan uno o dos MoA para perder el control químico de ciertas malezas. Por ejemplo, en Illinois, el Amaranto es resistente a 5 de los 6 MoA relevantes en una rotación maíz-soja. Según las nociones de economía básica, cuando un recurso disminuye debería aumentar el precio, como una forma de prevenir el uso excesivo y el agotamiento. Pero con los herbicidas ocurre lo contrario, se pierden recursos (MoA) y los precios bajan. La hipótesis de un mercado racional donde se usa menos de un recurso que disminuye, no sucede. En lugar de un "mercado racional" se aplica la paradoja de Jevons, donde aumentar la eficiencia del herbicida incrementa su uso, lo que lleva al agotamiento del recurso.

El caso del Amaranto. La hierba Amaranto (*Amaranthus palmeri*) se convirtió en la pesadilla de los agricultores. El amaranto resiste al herbicida glifosato desde el 2005 en Estados Unidos. En el 2013 se informó de la presencia al sur de Córdoba (Argentina), resistiendo a varios herbicidas en campos de soja. El glifosato inhibe la fotosíntesis en los cloroplastos. La mayoría de las plantas tienen dos copias del gen que produce esta proteína. Pero el Amaranto resiste al glifosato porque evolucionó entre 5 y 160 copias del gen. De esta forma produce más de estas proteínas y es más difícil que el glifosato las inactive a todas. El amaranto es una planta separada por sexo (masculina y femenina) lo que facilita la diversidad de genes. Es muy prolífica, con hasta 500.000 semillas por planta. Tiene muchas formas de propagación: mediante el estiércol de las vacas o por las aves (por eso se inicia bajo los alambrados), la maquinaria agrícola que recorre varios campos en alquiler, los envases de fertilizantes y por el viento. Germina casi en cualquier momento, por lo que el glifosato aplicado en octubre es inútil en enero. Crece a razón de 2 cm al día y cuando supera los 10 cm los herbicidas pierden eficacia. Una alternativa de control es el uso de un cóctel de varios químicos y la rotación con uso de herbicidas diferentes, la remoción mecánica a mano y la quema de las plantas, aplicar labranza profunda para enterrar las semillas, cultivar coberturas de centeno y preferir el cultivo de maíz en lugar de soja. Una vez esparcida puede llevar a la pérdida del 75 % en el rendimiento de soja. Pero el amaranto es una hierba que dista mucho de ser una mala hierba, ya que una de las especies de este género (kiwicha, en quechua) se usaba en el imperio maya e inca como alimento y se la consideraba sagrada por los poderes curativos. Se encontró en tumbas de 4.000 años y se estima que se usa desde hace 7.000 años.

El caso de la hierba negra. /// Un estudio analizó la resistencia a los herbicidas de la Hierba Negra (*Alopecurus myosuroides*) que se difundió al 88 % de 24.824 parcelas con datos en el Reino Unido. Las conclusiones fueron varias: (1) Las malezas en los campos con mayores densidades son más resistentes a los herbicidas. (2) Una vez que la resistencia evolucionó, no parece desaparecer aun empleando un conjunto de diferentes técnicas de manejo. (3) El costo de gestión de malezas se duplicó por la resistencia desarrollada. (4) La técnica funciona solo si se reducen los insumos de herbicidas. Ni la diversidad de sustancias químicas, ni la diversidad de cultivos parece importar, a pesar de que son métodos aconsejados para reducir la evolución de la resistencia.

2.5.3. Estudio de caso: evolución rápida en *E. coli*

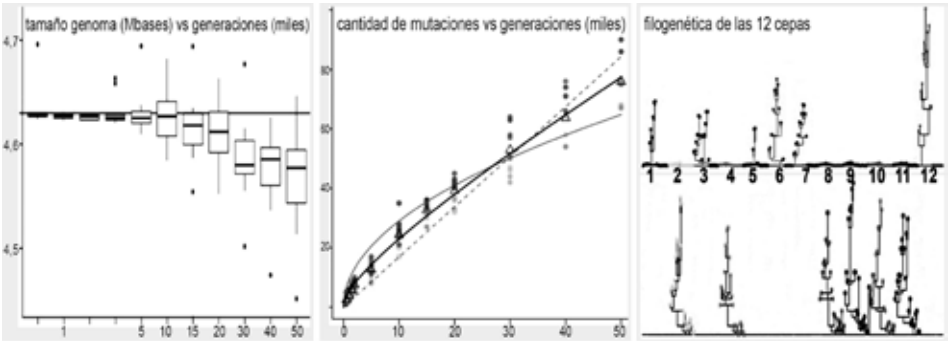
El caso de las 70.000 generaciones. Algunos dicen que la evolución es un proceso determinista, que ambientes similares producen resultados similares. Dicen que, aunque las mutaciones son aleatorias, la evolución no lo es. En cambio, para otros el curso de la evolución sigue giros impredecibles. El experimento evolutivo más largo (desde 1988) se inició con 12 cultivos de la misma cepa de *Escherichia coli*. Desde entonces se acumularon más de 70.000 generaciones.

La evolución permanente. A las poblaciones se les dio un régimen de baja concentración de glucosa (el alimento predilecto), lo que las mantiene bajo control. Cada 500 generaciones (75 días) se congelaron muestras de cada cultura, creando un "registro fósil" artificial. Esto permitió resucitar el pasado y medir el progreso evolutivo mediante la comparación en diferentes momentos. Se encontró que las nuevas camadas siempre crecieron más rápido que las anteriores; es un proceso de adaptación asintótico. Se ajusta al patrón matemático de la "ley de poder": algo puede aumentar para siempre, pero a un ritmo cada vez menor. Esto sugiere que la evolución nunca alcanza un pináculo de perfección donde el progreso se detiene, incluso en los ambientes más simples y constantes.

Rebobinar la evolución. De las 12 poblaciones de *E. coli*, una de ellas en la generación 31.500, desarrolló la capacidad de alimentarse de citrato (ácido cítrico). El citrato no puede ser usado por esta bacteria desde hace 13 Ma. Entonces se tomaron las muestras congeladas y se volvió a ejecutar la evolución. La única vez que se evolucionó de nuevo esta facultad fue con células de la generación 20.000 o posterior. Es evidente que algo ocurrió en ese momento que sentó las bases de la posterior evolución. Se requirieron 3 innovaciones. La primera es la potenciación que ocurrió cerca de la generación 20.000 con 2 mutaciones. La segunda es la actualización, que ocurrió en la 31.000, cuando se copió un tramo de ADN que contenía un gen inactivo para mover el citrato a las células y se insertó la copia cerca del gen original. Entonces se comenzó a producir nuevamente la proteína de bombeo de citrato. Antes no se podía introducir citrato en la célula para ingerirlo. Finalmente, la tercera es el refinamiento, que demoró 2.000 generaciones (un año en el laboratorio) e incluye hacer más copias del gen citrato-transportador para mejorar el proceso.

Por exceso de alimento. En otro experimento se encontró que no solo la escasez de alimento aplica presión evolutiva, sino que la abundancia también puede hacerlo. /// Se hizo crecer una población de bacterias *E. coli* en un ambiente sobresaturado de solución de glucosa. Se generó una competencia por el exceso de azúcar, donde los más fuertes estaban más cerca de la fuente de comida. Entonces, los débiles desarrollaron la capacidad de alimentarse de las sobras de las más fuertes. Como resultado, un grupo de bacterias se alimentaban en forma normal dividiendo la molécula de glucosa en dos, mientras que el segundo grupo evolucionó la facultad de dividir estos restos para obtener la energía.

Recuperación del gen perdido. /// En otro trabajo con *E. coli* se generaron cepas a las cuales se les inhibió un gen que sintetiza una enzima (fosfoglucosa isomerasa) que es crítica para el metabolismo de la glu-



253. Las 70.000 generaciones. Un experimento iniciado en 1988 muestra que la evolución no se detiene luego de 72.000 generaciones de *E. coli* (mayo 2019). /// El tamaño del genoma de las 12 cepas de bacterias se redujo (izquierda) debido a las condiciones controladas del laboratorio. La reducción fue del 1,4% (63 kbases sobre 4.600 kb). La mutaciones acumuladas (centro) llegan a 17.000 y se concentran en 6 cepas hiperactivas. El diagrama filogenético de las 12 cepas (derecha) muestra s 6 poblaciones con evolución muy rápida (acumulan el 96,5% de todas las mutaciones). Debajo se aumentó la escala vertical de las 6 restantes para observar como el diagrama es muy similar.

cosa. Es como matarlas de hambre, por lo que se retrasó el crecimiento en un 80 %. En la medida en que las cepas evolucionaron, pudieron recuperar entre 46 % y 71 % de su tasa de crecimiento. Entonces se usó el análisis genómico y se encontró que las células mutaron y se adaptaron. Se pudieron encontrar tres genes que cambiaron y aceleraron los pasos metabólicos obstaculizados por la ausencia de la enzima. Así que, luego de "perder" un gen clave en el metabolismo de la glucosa, las células recuperaron la capacidad con otras mutaciones.

El papel de los antibióticos. Hay una equivalencia entre la evolución rápida de las malas hierbas a los herbicidas y de las bacterias a los antibióticos. /// Las bacterias se adaptan a los antibióticos en forma muy rápida. Un estudio tomó una placa de Petri de un metro de lado donde se creó un ambiente de crecimiento para bacterias E. coli. Se generó un gradiente creciente de antibióticos con baja concentración en los bordes y máximo en el centro. Se colocaron poblaciones bacterianas en los bordes y se siguió el crecimiento durante 10 días. A medida que *E. coli* mutaba para tolerar mayores niveles de antibióticos, los descendientes penetraban el territorio de la placa. Las bacterias que llegaron al centro toleraban dosis de antibióticos 1.000 veces más altas que las necesarias para matarlas en los bordes. Las bacterias altamente resistentes se propagan más lentamente y los descendientes de los rezagados formaron bolsones de superresistencia a bajas concentraciones de antibióticos. /// En otro estudio de la vida microbiana en los intestinos de las abejas melíferas se encontró cómo se propaga la resistencia. En lugar de que la bacteria que adquiere resistencia supere al resto y se imponga, se observó que los genes de resistencia se diseminaron en toda la comunidad bacteriana. Los genes resistentes a los antibióticos se han extendido a todos.

Condiciones extraordinarias. En la casi ingravidez de la Estación Espacial Internacional (ISS) un experimento cultivó bacteria *E. coli* y se las trató con un fármaco que las mata (sulfato de gentamicina). La respuesta de las bacterias incluyó aumentar 13 veces el número de células y reducir el 73 % el volumen celular comparado con un grupo de control de la Tierra. Las bacterias se comportan de manera diferente en el espacio y se necesitan concentraciones más altas de antibióticos para matarlas. En el espacio no hay gravedad (flotabilidad y sedimentación) y la única forma de ingerir nutrientes o drogas es mediante difusión natural. La pared y la membrana celular se volvieron más gruesas lo que protegía más a las bacterias del antibiótico. La bacteria *E. coli* crecida en el espacio tiende a formarse en grupos, de forma que una cáscara de células externas protege las células internas de los antibióticos.

2.5.4. La evolución dirigida en la agricultura

Las plantas agrícolas (una rama de la domesticación) provienen de plantas silvestres en una historia de evolución distribuida tanto en espacio como en tiempo. Cada grano de cereal de un sitio arqueológico es una memoria de cambios genéticos y ambientales. El inductor es la presencia y recolección humana, que fue extensa y temprana. El trigo (*Triticum boeoticum*) se vio afectado por la recolección hace 30.000 años en Siria; el arroz (*Oryza sativa*) hace 13.000 años en el este de Asia; la cebada (*Hordeum vulgare*) hace 21.000 años en el Levante. Mientras las plantas silvestres facilitan la liberación de las semillas y la latencia hasta la próxima temporada, las domesticadas modificaron el genoma para retener las semillas hasta ser cosechadas. Es así como, el trigo actual está tan modificado que la falta de dispersión humana le impide sobrevivir en la naturaleza. La domesticación obligó a las plantas a atravesar un cuello de botella genético antes de llegar a ser una planta con valor agrícola.

Biotech v1.0: Selección Artificial. La primera etapa de la biotecnología ocurrió mediante la genética clásica de cruzas e híbridos dentro de la misma especie y diferentes razas. Son 10.000 años de selección artificial dirigida sobre los mejores individuos, quitándolos del consumo y reservándolos para la reproducción. Es probable que gran parte sea de autodomesticación, donde los propios seres vivos se adaptaron al entorno humano. El vínculo evolutivo pudo nacer mediante un "evento fundador" formado por pocos individuos con baja agresividad, que se expande en el entorno humano y con ausencia de competidores. /// Un estudio trabajó con el genoma de 200 plantas de Cacao (*Theobroma cacao*). La planta se originó hace 10 Ma, antes de la elevación de los Andes en la cuenca del Amazonas (frontera entre Colombia y Ecuador). El proceso de domesticación empezó en América Central hace 3.600 años con una población de 500 a 2.500 árboles (efecto fundador). Se encontró que la domesticación modificó el sabor con el estimulante alcaloide teobromina y la resistencia a las enfermedades. Entre los costos se encontró que retienen genes que reducen los rendimientos. La selección artificial acumuló "mutaciones perjudiciales", que gracias a las plantas silvestres podrían revertirse mediante ingeniería genética (reposición de genes naturales de la especie). Si bien la tecnología es transgenética la inserción no sería de genes extraños. ///

Hace 10.000 años en un refugio rocoso en Takarkori (Libia) se cultivaba y almacenaban cereales silvestres. Las excavaciones encontraron unas 200.000 semillas en pequeñas concentraciones circulares. Una posibilidad era que las hormigas movieran las semillas, pero la hipótesis fue descartada. Se encontraron vestigios de una canasta tejida con raíces y el análisis de la cerámica muestra que estaban produciendo sopa de cereales y queso. /// El tipo de grano de almidón encontrado en los dientes de personas en el sur de México de hace 8.700 años indica que comían maíz. Las muestras contenían material genético del teosinte (*Zea mays*), el ancestro silvestre del maíz. Pero, la agricultura de tala y quema a gran escala recién empezó hace 8.000 años. El maíz fue incorporado como cultivo básico hace 4.300 años en Honduras.

Productos elaborados. En la primera etapa de biotecnología se produjeron productos elaborados como pan, queso, vino, cerveza, yogurt y vinagre. En todos interviene el azar mediante el auxilio de bacterias y hongos. /// La versión domesticada de la vid para vino (*Vitis vinifera*) tiene más de 10.000 variedades de uvas (800 subespecies). En la República de Georgia las excavaciones en sitios neolíticos de cerámica temprana (8.000-6.500 años) muestran restos químicos de ácido tartárico. Este compuesto funciona como "huella dactilar" para la uva y el vino. También se encontraron tres ácidos orgánicos asociados (málico, succínico y cítrico). Esto indica una domesticación de la vid eurasiática solo para la producción de vino. En Georgia hay más de 500 variedades de vino, lo que sugiere que las uvas han sido domesticadas y cruzadas durante mucho tiempo.

Biotech v2.0: la mutagénesis. La tecnología agrícola ocurre desde los años de 1950 y se llama "Revolución Verde". Consiste en favorecer la producción de mutaciones en los genes y obtener variedades que son seleccionadas más tarde en base al fenotipo obtenido. Las mutaciones se logran mediante radiaciones o productos químicos. El proceso de mutagénesis es una modificación inducida del genoma, que no recibió las objeciones que soporta la transgénesis posterior. En el mismo tiempo se desarrollaron técnicas para separar proteínas, enzimas, vitaminas y antibióticos desde productos naturales.

Biotech v3.0: la transgénesis. Esta tecnología produce organismos mediante la incorporación de genes de otras especies; son los organismos GMO (*Genetically Modified Organism*). Consiste en aislar un segmento de ADN que contiene los genes deseados e implantarlos en el ADN de otra especie. Así, la segunda especie adquiere la característica seleccionada en la primera. En 1876 se realizó la primera cruza natural entre especies de géneros distintos. Un siglo después, en 1986, Monsanto crea el primer vegetal transgénico; era el tabaco con un gen resistente al antibiótico Kanamicina. Desde allí, la historia de los GMO es un abanico donde se hace imposible generalizar. La soja es nueva entre los cultivos agrícolas en Argentina (en China lleva 5.000 años) y ha desplazado a muchos cultivos en solo 30 años. /// La transgénesis también se puede aplicar para incorporar genes de la misma especie. Los parientes silvestres de las plantas de cultivo son las reservas más prometedoras de diversidad genética. Por ejemplo, el Garbanzo (*Cicer arietinum*) fue domesticado en la Medialuna Fértil y hoy tiene una carencia extrema de diversidad genética. Los parientes silvestres de Turquía son una fuente de viejos genes para la resistencia a la sequía, a los escarabajos perforadores de vainas y para la tolerancia al calor. El pariente salvaje más cercano (*Cicer reticulatum*) se

encuentra en Anatolia. Una campaña de recolección en 21 sitios reunió semillas de 371 plantas. El estudio encontró un "cuello de botella genético", donde el 93 % de la variación genética silvestre se perdió en las plantas de cultivo.

Biotech v4.0: manipulación CRISPR. En el siglo 21 se incorporó la edición genética que consiste en la manipulación detallada del ADN que no incorpora genes extraños. El ADN editado puede ser casi idéntico a una variedad mejorada convencional. La precisión de la edición limita los riesgos ambientales y de salud al hacer el mínimo de ajustes al genoma de una planta. Se dice que el resultado es similar a las técnicas de mutagénesis química o por radiación. Los críticos argumentan que los pequeños cambios genéticos pueden tener grandes efectos sobre las características de una planta. Por ejemplo, una papa a la cual se le anula el gen que convierte la sacarosa en glucosa y fructosa, permite que al freírla se produzca menos acrilamida, una sustancia sospechada de ser cancerígena. Además, de 300.000 especies de plantas, solo un puñado está domesticado. La tecnología CRISPR podría domesticar plantas con mucha rapidez. Podría lograrse que las legumbres silvestres (quinua, amaranto) sean más cultivables. Se podría generar domesticación (reducción de la amargura y facilidad de cosecha) en plantas que nunca fueron cultivadas. /// Los granos de sorgo se producen en racimos de flores que se desarrollan en una estructura ramificada en la parte superior (panícula) y que puede producir cientos de flores. Hay dos tipos de flores, y en general solo una es fértil, la espiguilla sésil (SS). El otro tipo de flor (espiguillas pediceladas PS) no produce semillas. En las plantas modificadas se puede lograr que ambas espiguillas produzcan semillas, triplicando el número de granos de cada planta. La modificación se hace en un gen que produce ácido jasmónico durante el desarrollo floral. /// La planta de tabaco a pleno sol tiene que descartar parte de la energía, pero reacciona lento cuando se nubla, por lo que la eficiencia decae. Este proceso fue optimizado añadiendo copias extras del gen que regula esta transición, lo que acortó el tiempo de recuperación de la fotosíntesis. Así, las plantas responden más rápido a las condiciones cambiantes de iluminación. Estas plantas manipuladas tienen crecimiento rápido y llegan a ser 14-20 % más grandes, con mayor superficie de hojas y raíces más gruesas.

El genoma sintético. En el 2010 se presentó el primer genoma sintético para bacterias y en el 2014 un ADN sintético para la levadura (*Saccharomyces cerevisiae*). La levadura, que comparte un tercio de sus 6.000 genes con humanos, tiene varias aplicaciones industriales (fermentación de cerveza y biocombustible desde desechos agrarios). Este ADN artificial reemplazó uno de los 16 cromosomas de la levadura. Sobre el ADN original (316.000 pares de bases) se modificaron secuencias y se eliminaron partes sin uso (47.841 pares de bases innecesarias) llevándolo a 273.871. Se agregaron conjuntos de pares para permitir etiquetar el ADN como sintético o nativo. Este procedimiento de biología sintética va más allá de la modificación genética, ya que diseña un nuevo material genético, reescribiendo la secuencia. Quienes trabajan en el proyecto mencionan que fueron diseñados para que solo sobrevivan en laboratorio con el control externo.

Biotech v5.0: manipulación epigenética. Una nueva técnica de activar y desactivar los genes obtiene variedades nuevas sin alterarlos. La manipulación epigenética trabaja con la misma secuencia de ADN. ///

Un estudio identificó más de 500 genes que pueden ser alterados en forma epigenética en el algodón silvestre y en el domesticado y algunos tienen valor agronómico. El algodón silvestre puede albergar genes útiles ante una sequía que están silenciados en la variedad domesticada. Se encontró que fue un cambio epigenético el que permitió al algodón silvestre pasar de los trópicos a casi todos los climas. Se trata de un gen que tiene un grupo metilo (está metilado), lo que evita que florezca cuando las horas de luz son largas, como ocurre en el verano de latitudes altas. En el algodón domesticado, este gen perdió la metilación, el gen puede expresarse y el algodón se globalizó. /// Un estudio silenció en forma epigenética la expresión de un gen ligado al estrés en la soja. Luego, se cruzaron progenies originales y alteradas y se encontró que "recuerdan" las respuestas inducidas por el estrés y se desarrollan más vigorosas, resistentes y productivas (14 % más de rendimiento). Es una reprogramación epigenética en un gen (MSH1) que existe en todas las plantas. El "recuerdo" se conserva por generaciones siempre que se mantenga el linaje de forma que la metilación sea hereditaria.

2.6. Las colecciones botánicas

2.6.1. Los beneficios de las colecciones

Sobre el origen. Las colecciones de Historia Natural se iniciaron para preservar especímenes, migraron para documentar la diversidad y son un hoy un repositorio de biodiversidad. Son valiosas para estudios de genética de poblaciones y fitogeografía (amplia distribución geográfica y temporal); informan sobre la evolución de la morfología, la distribución, la adaptación (fenología) y la diversificación de rasgos. Al permitir el acceso a cepas, cultivares y líneas celulares idénticas, las colecciones permiten reproducir de nuevo una investigación ya publicada. Las colecciones vivas permiten garantizar que los materiales de estudio se adquieran de forma ética y legal. Los herbarios (pequeños museos de historia natural de plantas) provienen desde la época de Linneo, hace 250 años. Los números para el año 2017 son: cerca de 350.699 especies de plantas conocidas, 1.116 jardines botánicos con más del 30 % de las especies vegetales conocidas (60 % de géneros y 90 % de familias). Contienen el 41 % de las especies amenazadas, están representadas el 60 % de las especies de plantas templadas, pero solo el 25 % de las especies tropicales (con mayoría del hemisferio norte). Las especies de los linajes de plantas más antiguas (no vasculares) están muy poco documentadas en jardines botánicos. Son solo el 5 % de todas las especies almacenadas. Las colecciones de especies vivas difieren de los animales porque los recursos pueden multiplicarse y propagarse. Son colecciones de bancos de semillas, viveros y jardines botánicos.

El caso de la colección soviética. Muy temprano en la Unión Soviética se formó un instituto para albergar semillas de todo el planeta, sean silvestres o cultivadas.

La intención era criar variedades de cultivos adaptadas al imperio soviético en expansión. En los años de 1930 albergaba 250.000 muestras, pero perdió interés por ir en contra de la ideología de Stalin. Cuando Alemania invadió Rusia se apoderó de la colección ya que la ideología de Hitler estaba en línea con este tipo de colecciones. Nunca pudieron tomar el control de la sede central en Stalingrado, pero se apoderaron de 200 estaciones de campo. En 1943 comenzó una recolección relámpago botánica de al menos 18 institutos en Ucrania y Crimea. Las colecciones se llevaron a Austria y se dice que el objetivo era cruzar plántulas de Ucrania, del Tíbet y europeas, para obtener híbridos para más altura y climas más fríos. Después de la guerra, una comisión estatal soviética concluyó que se habían perdido 40.000 muestras de plantas durante la guerra. La historia continuó, pero como parte de la guerra fría.

(1) Seguimiento de poblaciones. /// Un estudio en 35 herbarios analizó 2 millones de ejemplares de plantas y separó 682.000 registros para el análisis. Se observó que las plantas nativas luchan para mantenerse al día por cambios en la temperatura, contaminación y deforestación. Menos del 15 % de las especies cambió el rango de distribución, lo que sugiere que las comunidades ecológicas se están descomponiendo y desmontando. Por ejemplo, el arbusto nativo Manzanita Eastwood (*Arctostaphylos glandulosa*) no se movió en su área de distribución original (este de Norteamérica) desde 1936. Las plantas nativas se movieron más lento en altura que las exóticas. El 25 % se mueven hacia arriba en las laderas, pero pueden encontrase con límites geográficos (cima de la montaña). Las plantas nativas con semillas pequeñas (hierbas), se mueven más rápido que las de semillas grandes (manzanita), quizás porque se dispersan más fácilmente.

(2) Llegada de nuevas especies. /// Un estudio de interés ocurre en el Museo de Historia Natural de Dinamarca desde 1992. Se recogen insectos en el tejado del edificio y en 20 años, se relevaron 250.000 insectos de 1.543 especies de polillas (42 % del total de Dinamarca) y escarabajos (12 %). Se registraron 7 especies nuevas de polillas y 2 de escarabajos para Dinamarca. El hábitat de la polilla experimentó un aumento de 0,14 ºC y el de los escarabajos un 0,42 ºC. Entre ellos está el escarabajo asiático que se extendió a la mayoría del país y se considera invasivo. Se comprobó el efecto del cambio climático sobre las especies que se alimentan de un único tipo de planta. Por ejemplo, el gorgojo que se alimenta solo de un tipo de avellana se registró en la primera mitad del estudio, mientras que otra especie de gorgojo que se alimenta solo de bellotas apareció en la segunda mitad. Los gorgojos se están moviendo hacia el norte.

(3) Adaptación al cambio climático. /// Un estudio de las flores de los últimos 150 años permitió comprobar que las orquídeas florecen 6 días antes por cada 1°C de aumento de temperatura en primavera. Es parte de la adaptación de algunas plantas al cambio global. /// En los años de 1990 se censó una mariposa (*Euphydryas Editha*) en 115 sitios en Norteamérica y se comparó con los registros de museos, colecciones privadas y notas de campo. Se encontró que las poblaciones de México eran más propensas a moverse por el cambio climático que las poblaciones de Canadá, que se extinguieron. También en Europa se analizó la historia de 35 especies de mariposas europeas. El 63 % tenían rangos que se había desplazado hacia el norte. Solo el 3 % había avanzado hacia el sur.

(4) Cambios en la herbivoría. /// Un estudio sobre cuatro especies de plantas (nogal,



261. Los herbarios. Piezas de la colección de 1701 para Linneo (Suecia). La idea de desarrollar estudios y acumular datos a largo plazo es bastante antigua. Por ejemplo, en una finca rural en Inglaterra se estudia la relación de los fertilizantes y los cultivos desde 1843. En Illinois se estudian los cultivos de maíz desde 1896. En Michigan en 1879 se enterraron 20 botellas de vidrio con 50 semillas para ser desenterradas a intervalos regulares y probar su viabilidad. La última botella lleva la fecha de 2020.

roble, trébol y arándano) encontró un aumento en la herbivoría de insectos. Las colecciones de herbarios muestran datos de principios del siglo 20. Comparado con las muestras de principios de este siglo se encontró un aumento del 23 % en los daños de insectos herbívoros. El daño aumentó luego de inviernos cálidos. La urbanización puede tener el efecto opuesto, reduciendo el daño de la herbivoría. El obstáculo fue que las muestras de herbario no son al azar, lo que obligó a incluir tantas variables como fueran posibles (día del año, lugar, densidad de población humana).

(5) Estudio de contaminantes. /// Con plantas de herbarios recogidos entre 1846 y 1916, un estudio permitió detectar la concentración de metales pesados (cobre, plomo y zinc). Para el zinc y cobre las concentraciones fueron constantes, pero las de plomo aumentaron. Se detectó también un aumento de mercurio, pero debido al uso de cloruro de mercurio como insecticida en las colecciones, resultó imposible evaluar con precisión la concentración de mercurio proveniente del agua. /// En el Museo de Historia Natural de Suecia se estudiaron los huevos de aves en busca de la concentración de mercurio. Se usaron datos de grosor del cascarón de huevos colectados entre 1880 y 1967. Se identificó la correlación entre grosor de la cáscara y el inicio del uso de DDT. En los años de 1960, los huevos revelaron una relación entre los hidrocarburos clorados en el DDT y la disminución de las especies de aves.

(6) Como recurso forense. Puede ayudar a determinar cuándo, dónde y cómo (en forma natural, accidental o deliberada) se introdujo una plaga, patógeno o vector. Con la Mosca de la Fruta Mediterránea (*Ceratitis capitata*), se pudo demostrar que la introducción en América ocurrió en diferentes eventos aislados, en lugar de uno solo. /// El estudio de 10.000 aves disecadas permitió analizar el virus de la viruela aviar en las islas de Hawái. Se usaron colecciones que databan entre 1891-1908. Se encontró que las muestras posteriores a 1898 tenían verrugas similares a la que produce la viruela aviar. Pero, el estudio de ADN mostró que las ce-

pas que infectan a las aves en Galápagos y Hawái eran diferentes. /// Un recurso similar se aplicó para estudiar el brote de gripe de 1918 que mató entre 20 y 40 millones de personas. Las aves conservadas en el Museo Smithsonian permitieron recuperar el virus de la gripe. Luego se comparó con tejidos humanos infectados en 1918. Se concluyó que el virus responsable de la pandemia se asimilaba más a las cepas de cerdos que a la gripe aviar. Se descartó la idea que el virus saltó de las aves a los humanos.

(7) Fuente de ADN. Cuando una especie se agota, la falta de diversidad genética puede obstaculizar su salvación a largo plazo. En algunas especies hay más individuos en los museos que organismos vivos. Si fuera posible se podría extraer el ADN de las colecciones y usarlo para aumentar la diversidad en los vivos. Las colecciones pueden proveer ADN de especies silvestres perdidas de plantas agrícolas. Esto es evidente en las colecciones de granos silvestres como la Bóveda Global de Semillas.

2.6.2. Las objeciones a las colecciones

Argumentos en contra. Algunos advierten sobre los peligros de atrapar, matar y conservar especímenes; sobre los costos involucrados (económicos y de impacto en las poblaciones); sobre la extensión de la recolección y el número suficiente. Sobre los costos monetarios, en Texas, se estimó un costo de recolección promedio por espécimen de 40 a 70 $us (dólares), con 20 $us para catalogarlos y 0,25 $us para mantenimiento anual. Quienes objetan las colecciones en herbarios y museos (privados o públicos), dicen que recoger especímenes no es "indispensable" para la conservación. Piden revisar las políticas de recolección de campo, en particular para poblaciones vulnerables. Toda nueva especie descubierta, por sus escasez es vulnerable a la presión humana, incluyendo al estudio científico. Pero, si una especie se redujo a su último individuo, ¿es justificable la caza y colección por estar condenada a la extinción? Argumentan que los científicos no deben errar sobre la precaución; no deben "poner el último clavo en el ataúd de una especie".

Métodos alternativos. Sugieren que se deberían adoptar alternativas no letales: fotografías de alta resolución, grabaciones de audio y toma de muestras de ADN no invasiva. Se admite que a veces se hace necesario atrapar a individuos muy extraños para estudios (moleculares, morfológicos, toxicológicos), que no estarían disponibles con muestras aisladas (polen, sangre, plumas o fotografías). Pero los métodos alternativos pueden no ser factibles, como en los insectos. Aunque, fue posible describir una nueva especie de mosca solo con el uso de fotografías de alta resolución, se cuestionó el uso de imágenes porque pueden falsificarse o ser mal interpretadas. Para muchos, las muestras son indispensables para el estudio de la fisiología, enfermedades o impacto de los contaminantes ambientales. El valor de lo coleccionado hoy solo se conocerá en el futuro. Además, con millones de especies en peligro de extinción, sería trágico si solo quedaran fotografías y secuencias de ADN como evidencia de que estuvieron aquí.

El caso de los cactus. Los coleccionistas privados pueden ser un peligro para la estabilidad del ecosistema. Los cactus son un componente clave de los ecosistemas áridos y la clave es el sistema de raíces poco pro-

fundas pero extensas que absorben la poca lluvia del desierto. Durante las sequías, las raíces se deshidratan y encogen, creando espacios de aire que evitan que el agua se escape hacia el suelo. Los cactus entregan agua y alimento en los frutos y néctar en las flores, en tanto las aves, murciélagos e insectos polinizan las flores y dispersan las semillas. /// Un estudio reunió datos de 1.478 especies de cactus sobre su distribución, tendencia poblacional, preferencia de hábitat y ecología, acciones de conservación, uso y comercio. Fueron 38.000 registros de puntos de ocurrencia que demuestran que están bajo una presión creciente de la actividad humana, con más del 50 % de las especies utilizadas. El comercio ilegal de plantas vivas y semillas para la industria hortícola y colecciones privadas, así como su recolección no sostenible son las principales amenazas, que afectan al 47 % de las especies amenazadas. También, la ganadería de los pequeños agricultores afecta al 31 % de las especies. Un problema grave es que el 86 % de los cactus amenazados que se usan en horticultura se extraen de las poblaciones silvestres. Las zonas de mayor peligro para los cactus son el Perú, Río Grande do Sul (Brasil) y el norte de Artigas (Uruguay). El Cites (*Convention International Trade Endangered Species*) pudo reducir el nivel de amenaza ya que protege de la sobreexplotación en el comercio internacional a 5.600 animales (incluye 1.450 especies de aves) y 30.000 plantas.

La geoconservación. Están aquellos que quieren dar a las rocas la misma protección que a las plantas y piezas de museo. Afirman que la recolección de guijarros y fósiles son tan dañinos como tomar flores silvestres o recolectar huevos. No se trataría de proteger a las rocas por viejas, sino por la información que contienen. Muchas formaciones rocosas son una parte vital de un ecosistema.

2.6.3. Las colecciones globales

La Bóveda Global de Semillas de Svalbard (Noruega) es un paso para asegurar la preservación de variedades de cultivos. Está cincelada en piedra sólida y contiene la colección de semillas más grande y diversa; son 500 millones de semillas (40 toneladas). El museo está congelado en condiciones de montaña ártica, de forma que las semillas seguirán siendo viables durante cientos de años. Contiene más de 880.000 variedades de cultivos o poblaciones de todo el planeta. La mayoría de las semillas se empaquetan en laminados de aluminio hermético y termosellado. Cada muestra contiene cerca de 500 semillas. Hacia 2015 había 1.700 colecciones de diversos cultivos. La cámara acorazada contiene la colección de Savers Exchange, la mayor organización de los jardineros. Una colección de Colombia, llamada Carchá contiene la reserva genética del frijol lima, con orígenes ancestrales andinos de 6.000 años. También está el banco de genes del Instituto Internacional de Investigación del Arroz en Filipinas con 120.000 tipos de arroz. /// Una mención especial es para el Centro de Investigación Agrícola en las Zonas Secas (Icarda) de Siria. Esta institución depositó un duplicado de su colección de semillas de 116.000 variedades con 58 millones de semillas. En el 2015, y como resultado de la grave crisis en Siria, el Icarda solicitó la devolución de 128 cajas de semillas con muestras de 38.073 variedades de trigo, cebada, lentejas, garbanzos, habas,

guisantes y forrajes silvestres. Se enviaron a Marruecos y El Líbano, donde se restablece un banco de genes de trabajo. Se espera que no vuelva a ocurrir una situación donde se retiren semillas de la bóveda.

Semillas recalcitrantes. Los bancos de semillas no son suficientes, porque el 36 % de las especies "en peligro crítico" producen semillas recalcitrantes, que no toleran el secado y no se pueden congelar. El 33 % de todas las especies de árboles y el 8 % de todas las plantas producen semillas recalcitrantes. Por ejemplo, los robles, castañas, palta, cacao y mango. En los bancos de semillas, las semillas se secan y se congelan a -20°C. La crioconservación implica retirar el embrión de la semilla y usar nitrógeno líquido para congelarlo a -196°C. La crioconservación permite el almacenamiento de especies que no soportan los bancos de semillas.

La biblioteca de genes. El Proyecto Earth BioGenome deberá generar la historia y la diversidad de la vida. Hasta el 2018 se secuenciaron unas 15.000 especies, la mayoría microbios. Se suman nuevas tecnologías, los costos disminuyen y se incorporan las iniciativas de científico-ciudadanos. Este proyecto debe hacer uso de los recursos e instituciones existentes cuya misión es procurar y preservar la biodiversidad. Por ejemplo, las colecciones de jardín botánico del mundo contienen más de un tercio de todas las especies de plantas. El consejo también incluirá representantes de varios proyectos actuales de genómica a gran escala, incluida la Red Global de Biodiversidad del Genoma, la Alianza Mundial de Genética de Invertebrados, la Iniciativa i5K para la Secuencia de 5.000 Genomas Artrópodos y el Proyecto Genoma 10K. La biblioteca será un museo digital, de acceso *online*, y de un volumen de información jamás encarado por el hombre.

Los depósitos de suelos. Mediante el uso del archivo histórico de suelos de Hubbard Brook se pudo determinar el vínculo entre los combustibles fósiles y la acidificación de la lluvia y la nieve. En otro caso se determinó el aumento de las dioxinas durante el siglo 20. Una muestra de suelo secada al aire y recogida en 1843 permitió saber que aún se podía extraer ADN de estos suelos, aunque la viabilidad microbiana se redujo. Estos ejemplos y muchos más sugieren que la creación de un Registro (depósito) de Suelos Vivos permitiría almacenar muestras agrícolas criogénicas y secadas al aire; analizaría el ecosistema microbiano y la viabilidad y serviría como fuente de organismos vivos. El objetivo no solo debe ser almacenar el suelo, sino también mantener la viabilidad microbiana, lo que permite la minería bioquímica microbiana y la extracción de ADN. Una catalogación y preservación permitiría acceder a este depósito genético para la agricultura. El secado al aire del suelo puede desplazar la actividad microbiana hacia grupos más resistentes a la sequía. Pueden usarse otros métodos de estabilización de muestras de suelo, como la liofilización que consiste en la deshidratación y congelación, lo que preserva la comunidad microbiana y su capacidad de recuperación.

Casos de interés. El World Soil Museum está en Holanda desde 1966 a pedido de la Unesco. Se exhiben muestras de todo tipo de suelos con datos que incluyen descripciones detalladas del perfil, composiciones químicas y características físicas, información sobre el paisaje y el uso de la tierra. Se muestran 32 suelos que representan los principales en todo el planeta. La colección es de más de 1.100 perfiles de suelo de 70 países. En Colombia se encuentra el museo de suelos más grande de Latinoamérica. Se trata del inventario de tierras que lleva 80

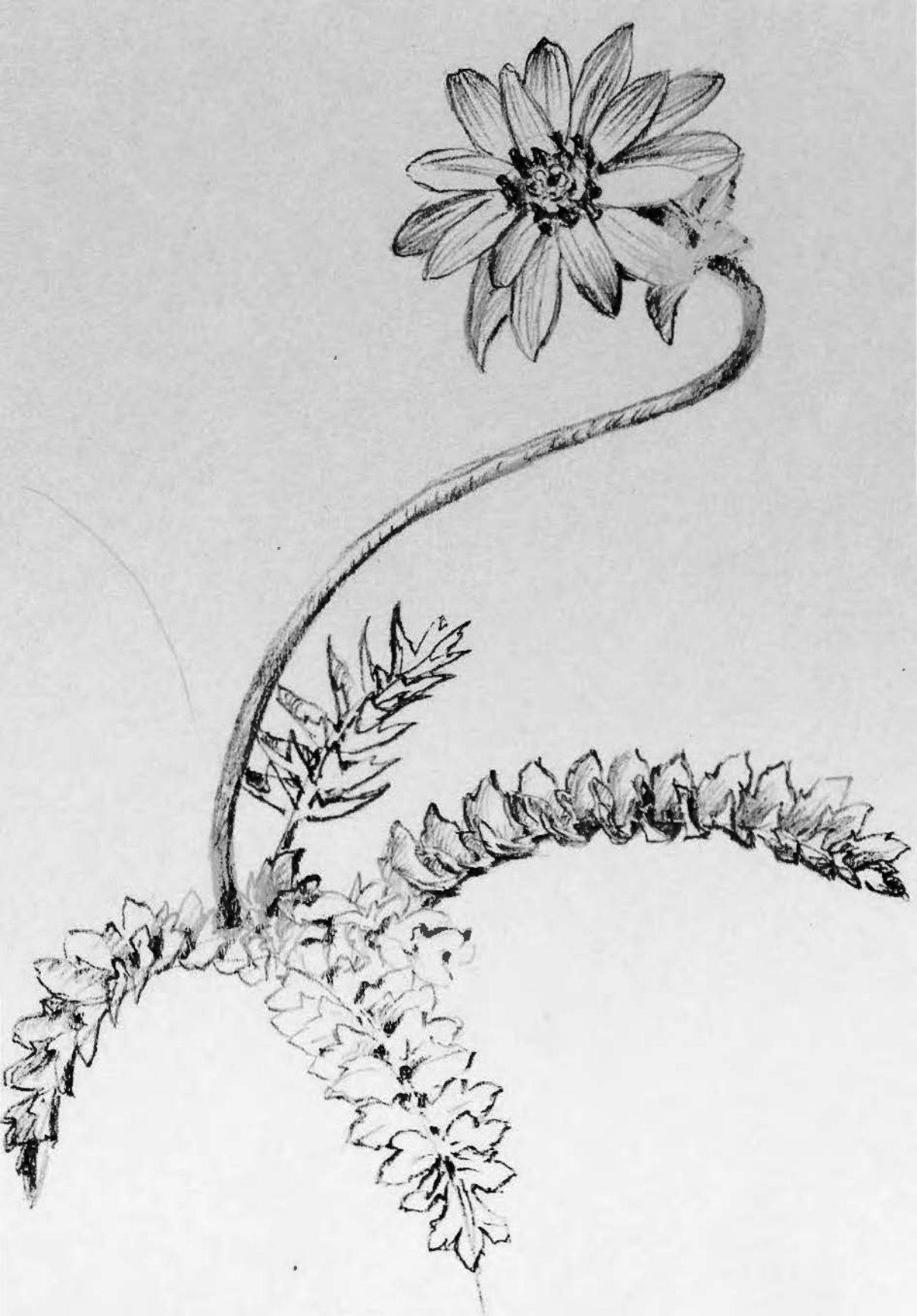
años. Por ejemplo, un monolito (columna de muestra del suelo) fue tomado en Armero una semana después de la avalancha que arrasó al municipio en 1985. En Argentina el proyecto Biospas (Biología del Suelo y Producción Agraria Sustentable) es organizado por varias instituciones desde el 2007. Tiene el objetivo de comparar la evolución del suelo en tres modalidades de uso: (1) campos con siembra directa y rotación de cultivos, (2) campos en régimen de monocultivos y (3) el ambiente natural como referencia. Los resultados parecen mostrar que la calidad del suelo en términos de actividad bacteriana en campos con rotación se asemeja más al natural que al campo monocultivo. El objetivo es incluir las conclusiones en la Agricultura Certificada para que sea de cumplimiento obligatorio. En el suelo se juega el partido de la productividad y conservación. Se necesita conocer mejor: (1) la interpretación de los procesos biológicos; (2) el impacto de los patógenes en tallos y raíces; (3) identificar los indicadores de performance de la gestión ambiental y (4) el uso de microorganismos para aplicaciones agronómicas (fijación biológica, solubilidad de nutrientes, bio-remediación, etc).

Los depósitos de hielos. La paleoclimática recurre a proxys como los arrecifes de coral, sedimentos en océanos y lagos, perforando en glaciares, etc. Pero sin muestras de glaciares y hielos, la climática del pasado sería más difícil. En las capas de hielo las burbujas de la atmósfera quedan encerradas y son recuerdos fósiles. Los núcleos de hielo más antiguos son de la Antártida Oriental con 800.000 años. El Laboratorio de Hielo en Lakewood (Colorado), es la instalación de almacenamiento de Estados Unidos. Actúa como una biblioteca: cuando se requiere se extraen muestras para el estudio. Los glaciares terminarán desapareciendo y se llevarán los registros históricos que atesoran. /// En 10 años, la temperatura en las zonas cercanas a Col du Dôme (Francia-Italia) y Illimani (Bolivia) subió entre 1,5 y 2°C. En 2016 se lanzó un Proyecto para proteger la memoria del hielo del planeta. La extracción de muestras de hielo será almacenada en la Antártida, para referencia de los cambios futuros. Será la primera biblioteca de los archivos de hielo. La primera muestra es el glaciar Col du Dôme, donde se tomaron 3 muestras de hielo de 130 m de longitud. Un núcleo se analizará en el 2019 para comenzar a construir una base de datos abierta a la comunidad científica. Los otros dos serán transportados a una meseta antártica para su almacenamiento en la estación Concordia. Luego serán almacenados en una cueva de hielo a -54°C. El plan continúa con el glaciar Illimani en los Andes bolivianos. Este proyecto contribuye al Programa Hidrológico Internacional de la Unesco. /// Un núcleo de hielo de 138 m de profundidad perforado en el glaciar Nevado del Illimani extrajo un archivo de la contaminación del aire. Con espectrómetros de masas se midió la concentración de plomo y la composición de sus isótopos (8 tipos, los 4 más livianos son estables y los 4 más pesados son radiactivos). Una relación baja entre plomo-208 y plomo-207 después de 1960, indica que el origen del plomo proviene del consumo de combustible en automóviles, en lugar de la minería como fue en siglos anteriores. La contaminación minera fue severa en las culturas precolombinas de Tiwanaku y Wari, durante los incas, en la época colonial y el siglo 20. Pero, desde 1960 la contaminación proviene de nitratos que se forman desde óxidos de nitrógeno emitidos por los motores de combustión.



3

Las relaciones de simbiosis multinivel de las plantas



3.1. El lenguaje y la biblioteca química

3.1.1. Sobre la cantidad de interacciones bioquímicas

Una extensa biblioteca. Las plantas son sensibles a una gran variedad de compuestos químicos (propios, parentales y extraños). /// Un estudio calculó que una planta promedio tiene un vocabulario de 3.000 compuestos químicos usados para comunicación, defensa, reproducción, aprendizaje y memoria. Por ejemplo, las petunias liberan mezclas simples de 7 a 10 compuestos y algunas orquídeas llegan a 100 ingredientes. A principios de los años de 1990 se habían contabilizado unos 700 compuestos volátiles procedentes de 441 tipos de plantas. Hoy se estiman en 25.000 los compuestos que son metabolitos secundarios; es decir, no tienen un rol directo, pero están involucradas en los procesos y pueden tener efectos que se desconocen por el momento.

La complejidad de la biblioteca. El estilo de vida sésil explica porque las plantas utilizan el dominio de la bioquímica. Es un vocabulario molecular complejo donde el compuesto no significa a priori que produzca reacciones positivas o negativas. El tamaño del genoma, la cantidad de proteínas codificadas y los metabolitos secundarios útiles son el resultado de la acumulación de herramientas. La persistencia del inventario de genes, pese al costo de mantenimiento, pone de manifiesto su valor. Parece que la evolución en las plantas aprovechó la duplicación del genoma y la multiplicación de funciones (un gen, varios usos). Esto explicaría algunos casos de evolución convergente, donde diferentes proteínas pueden realizar una misma función. En los ecosistemas la función es más importante que los organismos. No son las especies sino los metabolismos los que mantienen la química estable del ecosistema. Es la biblioteca genética de funciones la que domina en lugar de los organismos específicos. Cada comunidad puede ser diferente, pero hacen lo mismo.

Los metabolitos. Los compuestos químicos pueden ser volátiles (gases en el aire) o solubles (en el tejido vegetal o suelo). Si bien son miles, el número de químicos es finito, aunque se pueden tener infinitas combinaciones de cócteles de compuestos y concentraciones. Dos plantas pueden variar levemente las concentraciones de los compuestos y ser un identificador personal. /// Una planta de los pantanos (*Lysichiton americanum*) emite un olor pútrido característico. Un estudio expuso escarabajos polinizadores a los cuales se les bloquearon la visión y el olor. Cuando no podían ver se guiaban por el olor para encontrarlas. Pero se sabe muy poco de los compuestos usados y su persistencia. Por ejemplo, la planta de ajo (*Allium sativum*) debe su olor inconfundible a los compuestos de azufre. Absorbe sulfato del suelo y lo incorpora en aminoácidos y otras moléculas. Esos compuestos se descomponen en cerca de 50 moléculas con azufre cuando se prepara para el consumo. /// Mediante un experimento se pudieron aislar compuestos en una hierba (*Actaea simplex*) que crece en tres variantes de hábitats, polinizadores y olores. Se expusieron mariposas en diferentes

configuraciones para determinar cuál era el componente químico que las atraía. Se detectaron centenares de compuestos volátiles y se aislaron dos que atraían a las mariposas (metil antranilato MA e isoeugenol). En particular, MA actúa también como repelente para las aves.

El tamaño de lo oculto. La inmensa mayoría de interacciones son desconocidas. /// Un estudio trabajó con 200 proteínas que están en la membrana de las células en Arabidopsis. Las proteínas quinasas forman una familia dedicada a detectar el ambiente. Trabajan en el dominio extracelular (fuera de la célula), reconocen las señales químicas y producen respuestas en el dominio intracelular. En Arabidopsis hay más de 600 quinasas receptoras diferentes, 50 veces más que en los humanos. Las usan para el crecimiento, desarrollo, inmunidad y respuesta al estrés. En el estudio se analizaron 400 quinasas, se hicieron 40.000 pruebas de interacción cruzada y se encontraron 567 interacciones positivas que quizás tengan alguna función. Aunque se desconozca la aplicación de cada una, la cantidad de interacciones positivas muestra el grado de complejidad bioquímica de las plantas y la magnitud de lo que falta por saber. /// La planta de arroz tiene una plaga (*Sogatella furcifera*) que la marchita y daña los granos. También transmite una enfermedad viral que atrofia el crecimiento y evita la polinización. Un estudio pudo encontrar 29 derivados del ácido fenoxialcanoico, de los cuales, cinco podrían activar las defensas de la planta de arroz.

El transporte. Los compuestos químicos orgánicos pueden ser volátiles (gases COV) o solubles (líquidos). Una vez liberados de la planta están sujetos a las condiciones atmosféricas, pero en el interior de las plantas pueden ser un peligro. En lugar de que los compuestos fluyan libremente, se usan proteínas transportadoras para moverlos. /// El género *Petunia* obtiene su olor dulce de una mezcla de benzaldehído (olor de cerezas y almendras) y fenilpropanoides (un compuesto usado en perfumería). Una investigación rastreó los cambios genéticos mientras la planta se desarrollaba desde el brote (niveles bajos de compuestos) hasta la apertura de flor (nivel máximo). En esta etapa final un gen (PhABCG1) entró en saturación y se pudo identificar la proteína transportadora usada para lanzar los compuestos fuera de la célula. No solo se necesitan los compuestos orgánicos volátiles COV, sino los mecanismos de manejo y control.

El ocaso de la biblioteca. La atmósfera intervenida por el hombre reduce la eficacia de los compuestos químicos de las plantas. /// Cuando una planta de frijoles es atacada por arañas rojas, emite compuestos COV que actúan como incentivo en plantas cercanas para producir más néctar azucarado. El esfuerzo combinado atrae a los ácaros que comen arañas. Un estudio midió que en una atmósfera limpia los frijoles se comunican hasta 70 cm de distancia. Pero con una concentración de ozono de 80 ppb (partes por billón) se reduce a 20 cm. El problema es que las áreas urbanas superan el umbral de 100 ppb. /// Otro estudio analizó la reacción de 8 olores. El monoterpeno es producido por naranjas, limones y cannabis y se degradó en hasta 1.200 compuestos cuando se mezcló con ozono. Otro compuesto, el beta-cariofileno es un aroma producido por las rosas y lavanda y es destruido por la contaminación de las ciudades. Lo que explica por qué las flores en los jardines urbanos carecen de aroma. Es el componente que más rápido se destruye de los conocidos. Mezclado con

los escapes de motores diésel se volvió indetectable en menos de un minuto (el menor tiempo medible por los instrumentos). El compuesto benzaldehído fue el que reaccionó más lento con el ozono. Todo sumado, los insectos tendrán menos éxito en seguir los olores y los tiempos de alimentación aumentarán, reduciendo el tiempo destinado a otras tareas del ciclo vital. /// Otra causa de pérdida de comunicación es el aumento de la temperatura ambiente. En las petunias se produce una disminución en la producción de aromas florales. Se trata de todo un ensamble de cientos de sustancias volátiles de varios grupos bioquímicos que atraen y repelen.

El problema de los motores diésel. El dióxido de nitrógeno NO_2 del escape de vehículos diésel reduce el tiempo de permanencia de los aromas florales. /// Un estudio analizó el mirceno producido por las flores de rosas y orquídeas y las hojas de tabaco y tomate. Debido a que se degrada en presencia de los gases del diésel, las abejas pierden la ruta. Se midió que sin mirceno solo el 37 % de las abejas mantienen la orientación. A esto se suma la pérdida de persistencia del olor en el aire, que se redujo de 18 horas en aire rural a 5 minutos en las ciudades. /// La soja (*Glycine max*) puede ser infestada por un áfido considerado plaga (el pulgón *Aphis glycines*). Cuando florece la planta emite un compuesto (salicilato de metilo) que atrae a los escarabajos como la Vaquita de San Antonio (*Coccinella septempunctata*). Un estudio usó cromatografía de gases y espectrometría de masas para medir la concentración de los compuestos. Se encontró que las plantas infestadas liberaban mayor cantidad de compuestos. La respuesta del escarabajo indica que lo utiliza para ubicar a los pulgones y comerlos. Por esta razón se introdujo desde Europa a América, como control natural de plaga. /// Un estudio encontró que la contaminación del aire puede interrumpir esta forma de conexión. El ozono y los óxidos de nitrógeno reaccionan con los COV liberados por las plantas y reducen la capacidad del escarabajo para localizar los químicos.

3.1.2. Ejemplos de uso de la biblioteca química

El caso de Arabidopsis. Las plantas y las bacterias forman simbiosis basadas en mediadores químicos (p.e., ácido málico, auxina y ácido abscísico). /// Un experimento infectó las hojas de la hierba Arabidopsis con una bacteria patógena (*Pseudomonas syringae*). En unos días las hojas mostraban síntomas de la enfermedad. En paralelo, un grupo de plantas habían sido inoculadas en el suelo con una bacteria benéfica (*Bacillus subtilis*) y estaban saludables. La infección generó una señal desde las hojas a las raíces que secretaron malato (ácido málico ionizado). Las bacterias benéficas fueron atraídas y formaron un biofilm protector antimicrobiano en torno a las raíces. Las plantas ilesas crecieron raíces más largas y robustas, lo que puede ser útil para adquirir más nutrientes y reforzar las defensas. Se pudo medir mayor actividad genética en la producción de auxina (hormona de crecimiento) y del transporte del malato. En la medida en que las raíces reclutaban colonias de bacterias benéficas se producía más ácido abscísico, que regula el cierre de los estomas. Después de 3 horas, solo el 43 % de los estomas es-

taban abiertos, contra el 56 % de las plantas de control. Esto beneficia las defensas porque las bacterias patógenas del experimento penetraban por los estomas.

El caso de la flor Mostaza (género *Biscutella*). El dilema de cómo invertir los recursos (defensa o crecimiento) se reproduce en atraer-repeler. El compuesto ocimeno puede atraer aliados y enemigos. Las arañas cangrejeras (familia *Thomisidae*) son depredadoras que acechan a las abejas polinizadoras en las flores. Tienen dimorfismo sexual: las hembras son más grandes y estacionarias (permanecen en un lugar). Puede ser una adaptación para poner más huevos o porque los machos son más pequeños para viajar más lejos. Estas arañas no construyen telas (son cazadoras) y se orientan para encontrar la flor Mostaza por el compuesto ocimeno. El ocimeno es un aceite usado en perfumería por el olor a hierbas y tiene propiedades antifúngica. El nombre deriva del género de plantas *Ocimum*, que incluye a la albahaca. La emisión de ocimeno atrae a las abejas polinizadoras; pero si las arañas se estacionan en las flores habrá menos visitas. También tienen una contribución positiva, ya que eliminan insectos herbívoros y sus larvas. Parece que las plantas usan esta relación ambivalente, porque cuando los insectos herbívoros atacan, emiten mayor cantidad de ocimeno lo que atrae más arañas.

El caso de las hierbas culinarias. Algunas hierbas como la albahaca, savia, romero, tomillo y menta se protegen de las bacterias mediante el ácido rosmarínico. Este compuesto imita una molécula usada por las bacterias para señalizarse y determinar un estimado de la densidad de población. /// En un estudio se analizó a la bacteria patógena (*Pseudomonas aeruginosa*) que usa una "medida de quorum" para determinar el momento de atacar a las plantas. Lo hace cuando la población es suficiente para asegurarse ganar la batalla. El compuesto que genera la planta (ácido rosmarínico) engaña a las bacterias, quienes entienden que el quorum está logrado y generan señales químicas (homoserina lactona) para iniciar la invasión. La planta logra ser atacada por una población pequeña de bacterias y puede defenderse con éxito. Se denomina "bienes públicos" a los compuestos extracelulares en los que la acumulación depende del tamaño de la población. La medida de quórum es un desencadenante en la liberación de otros compuestos. Pero, en la población de bacterias también se generan mutantes que no fabrican bienes públicos, se las llaman bacterias tramposas (parásitas). Un estudio encontró que el número absoluto de bacterias es irrelevante, solo importa la densidad. La detección de quórum ayuda a evitar la superpoblación, incluso en el caso de una sola célula en un espacio cerrado.

El caso del Tabaco Coyote. La fitohormona citoquinina puede modificar el metabolismo transformando una hoja madura que produce azúcares por fotosíntesis en un sumidero donde se consume el azúcar. /// Un estudio siguió el flujo de citoquinina en el tabaco silvestre (*Nicotiana attenuata*) comprobando que un insecto chupador de savia (*Tupiocoris notatus*) inyecta este compuesto en la planta. Se encontró que un ataque limitado (20 insectos en una hoja) no modifica la calidad nutricional de la hoja, aunque el daño por alimentación fue severo. Pero con un ataque extremo, los niveles de proteínas en las hojas disminuyeron, aunque el contenido de azúcar y almidón permaneció igual. Se concluyó que el insecto induce en las hojas el efecto sumidero de azúcares

para atraer el alimento desde la planta a la hoja. /// En otro estudio se encontró que la planta de tabaco no permanece indefensa. En el ensayo se pegaron huevos de mariposas (lepidóptero) en la parte inferior de las hojas. Luego, se contabilizó el acceso de un hemíptero similar a un pulgón (*Geocoris pallens*) que se alimenta chupando los huevos. Se constató que de los compuestos volátiles que emitió la planta de tabaco silvestre, al menos 3 parecían atraer al depredador de huevos. Este pulgón en la fase de ninfa puede consumir hasta 1.600 ácaros y en la fase de adulto hasta 80 ácaros al día.

El caso del Fresno. Un hongo patógeno (*Hymensocyphus fraxineus*), en su estadio asexual, se alimenta de brotes, hojas, madera y destruye los tejidos vasculares del Fresno (*Fraxinus excelsior*). /// Algunos fresnos parecen haber logrado resistir al hongo, lo que motivó un estudio para comparar el genoma de 38 fresnos resistentes. Se encontró que, los árboles resistentes almacenan en sus tejidos menos moléculas de un compuesto (glucósido iridoide) que actúa como defensa contra insectos herbívoros. Pero, también se encontró que los fresnos resistentes al hongo son menos resistentes a los insectos herbívoros, como el Escarabajo del Fresno (*Agrilus planipennis*). Así que, un mismo compuesto químico puede ser bueno para defenderse de unos, pero atrae a otros.

El caso de la Vara de Oro. La planta Vara de Oro Alta (*Solidago altissima*) es parasitada por moscas hembra (*Eurosta solidaginis*) que depositan los huevos fertilizados dentro del tallo. Luego, las larvas de las moscas se alimentarán allí del tejido vegetal. /// Los estudios indican que los compuestos químicos de la saliva inducen a la planta a producir una envoltura protectora (agalla) para las larvas. Esto es un costo que reduce la producción de semillas que son más pequeñas y poco propensas a germinar. Las plantas pueden detectar un compuesto (conoftorina) que es una señal confiable para identificar a estas moscas. Cuando una planta se expone al compuesto produce ácido jasmónico y los compuestos volátiles COV de la vara de oro llegan a los vecinos. La nube de COV los envuelve y si la densidad es alta limita la propagación horizontal. Las defensas químicas obligan a los insectos herbívoros a moverse entre plantas lo que distribuye el daño en forma equitativa. /// En otro estudio se encontró que algunas plantas "se agachan", lo que ayuda a eludir a las moscas que eligen las plantas más altas. Esta respuesta ocurre por el crecimiento gradual curvado hacia abajo del tallo. La planta se pone erguida cuando detecta una sombra.

El caso de las plantas del bosque. /// Un estudio trabajó con un arbusto (*Piper kelleyi*) de los Andes ecuatorianos. Las plantas se colgaron a diferentes alturas en el sotobosque. Se encontró que la cantidad y variedad de productos químicos defensivos dependían de la cantidad de luz recibida. Cuando había menos luz aumentaba la efectividad de las defensas. También se encontró que las plantas con más variedad de químicos redujeron en un 37 % el daño producido por insectos. Los insectos tenían dificultades para consumir plantas con mezclas de compuestos variados en comparación con mezclas similares.

3.2. Conducta: la cooperación

3.2.1. Una visión para la simbiosis cooperativa

Relaciones entre especies. El término simbiosis es genérico y se refiere a cualquier "relación económica" (ganancias o pérdidas) prolongada entre organismos. La relación forma un continuo variable e inestable desde la cooperación al antagonismo (y los extremos se tocan). Desde el punto de vista económico o energético, el mutualismo (donde ambos miembros ganan) puede mantenerse en tanto los costos compartidos son bajos. El parasitismo implica costos altos para uno de los miembros (uno gana y el otro pierde). Los tipos de simbiosis pueden ser obligados o facultativos (optativos); pueden ser permanentes o temporales (durar por un tiempo); puede ser de transmisión horizontal (cada simbionte se ocupa de transferirse) o vertical (se propaga a las crías); puede ser interna (endosimbiosis) o externa (ectosimbiosis). Se propusieron nombres para cada tipo de relación, lo cual puede ser de cierta utilidad descriptiva, aunque no debería apostarse mucho a esta clasificación. El comensalismo ocurre cuando una parte se beneficia y la otra no se beneficia ni perjudica (carroñeros). La foresis se refiere al transporte (los ácaros sobre escarabajos). El inquilinismo se refiere al hospedaje (las plantas epífitas en los árboles). La metabiosis se refiere al uso como herramientas (el cangrejo ermitaño *Eupagurus bernhardus* que se esconde en la concha vacía de un caracol). El altruismo se refiere al sacrificio sin ser recíproco ni obligatorio. El oportunismo es un parasitismo facultativo (no obligado). A poco de andar se entiende que estas relaciones no son permanentes o inalterables.

Menos de dos especies. La simbiosis es un problema para la clasificación taxonómica. La filogenética de los simbiontes muestra casos de especies que viven sin poder separase, incluso por millones de años. Pero el "árbol de la vida" es bidimensional, no reconoce a los simbiontes porque trabaja con especies y linajes individuales. Dos simbiontes pueden estar clasificados en ramas distantes. La simbiosis genera ideas radicales, donde el árbol de la vida debería verse como arbustos entrelazados y anudados. Por ejemplo, las bacterias y hongos asociados a las raíces no deberían estar en filogenias separadas, porque son una unidad de evolución. Los simbiontes parecen formar una especie en condiciones ecológicas específicas. Si se encuentra un microbio que se adhiere a las raíces de plantas diferentes, pero en condiciones similares, se tiene un potencial nuevo linaje. También, la extinción de una especie lleva una carga de pérdida secundaria sobre la biodiversidad que no está contabilizada.

Los holobiontes. El término holobionte abarca a la planta y todos sus microbios asociados y la suma de todos los genes forma el hologenoma. Las plantas se parecen menos a una autocracia que a una coalición de multitudes (bacterias, hongos, insectos). ¿Cómo se explica la evolución de un complejo de múltiples especies y cómo se interpreta la selección natural en este contexto? ¿Cómo puede propagarse en la población los rasgos del conjunto del holobionte y no una línea individual? A futuro deberá considerarse a los simbiontes encerrados en un conflicto perpetuo: cada generación, se unen y tratan de subvertirse mutuamente. Para otros, el holobionte es una comunidad ecológica y no un individuo evolutivo.

Simbiosis piramidal: las cigarras. Las cigarras (género *Cicadidae*) de adultas se alimentan de la savia de los tallos de las plantas. En el estado de ninfa se alimenta de la savia de las raíces por entre 2 y 17 años dependiendo de la especie. Como la savia es rica en azúcares, pero pobre en aminoácidos (proteínas) y vitaminas, necesitan complementar la ingesta con productos que generan las bacterias simbiontes (*Hodgkinia* y *Sulcia*). /// Durante 70 Ma las bacterias sufrieron adaptaciones extremas para vivir dentro de las cigarras. Un estudio con cigarras de Chile encontró que las bacterias perdieron un 95-97 % de sus genes y la capacidad de vivir fuera del insecto. Además, son docenas de complejos de bacterias que se dividen el trabajo de producción. Si una especie de cigarra se divide en dos, se lleva su población parásita propia (transferencia vertical de simbiontes). Son simbiontes inseparables, pero reemplazable por otro con la suficiente evolución. Por lo que la seguridad no queda garantizada, aún en la simbiosis cooperativa.

El caso del piojo de los cítricos. Muchos miembros de simbiosis se complementan en la producción de aminoácidos y nutrientes, porque ninguno tiene la totalidad de los genes necesarios para producir todos los aminoácidos esenciales. /// El Piojo de los Cítricos (*Planococcus citri*) es cosmopolita e infesta a numerosas plantas (cítricos, ficus) de donde toma la savia. Debido a que la savia es pobre en proteínas, pero contiene mucha azúcar, deben eliminar el exceso de azúcar. Esto lo hacen eliminando una melaza que pueden usar otros seres vivos, pero la planta se debilita. En la melaza se refugia el piojo parásito y crece un moho (hongo del género *Cladosporium*). Además, la melaza atrae a las hormigas que protegen este producto y cuidan a los piojos de sus depredadores. Durante el viaje de las hormigas ayudan a diseminar la plaga llevando los huevos del piojo a otras plantas. /// Para producir los aminoácidos faltantes el piojo de los cítricos tiene bacterias simbiontes (*Tremblaya princeps*) dentro de células especializadas. Esta bacteria tiene solo 121 genes que codifican proteínas; es el genoma más pequeño conocido (140.0000 bases). Para sorpresa, la bacteria *Tremblaya* alberga a su propio huésped bacteriano (*Moranella endobia*), más pequeña aún, pero con tres veces más de genes (538.000 bases). Se observa un mosaico genético minimalista por pérdida de genes. El tamaño insignificante del genoma empujó el límite inferior de un organismo viable. /// Si fuera por tamaño del genoma, son comparables con un orgánulo celular. Por ejemplo, las mitocondrias humanas tienen solo 13 genes que codifican proteínas propias, pero emplean miles de otras proteínas para generar la energía para la célula anfitriona. Las mitocondrias evolucionaron solo una vez y solo se puede observar el resultado del proceso. ¿En qué momento de este proceso una bacteria dejó de serlo y pasó a ser un orgánulo? No hay una línea divisoria. ¿Cuánto pueden evolucionar hacia la eficiencia, perdiendo genes y aún mantenerse individuales?

3.2.2. Las variantes de la cooperación

Sobre el mutualismo. En los bosques de Abedul de Escandinavia, las polillas grises ponen sus huevos en las ramas y en primavera las larvas comen las hojas. El abedul comparte compuestos volátiles COV insecticida con la azalea (género *Rhododendron*) lo que funciona como camuflaje olfativo. Cuando se esgrimen ejemplos como este, el mutualis-

mo parece una evolución hacia la armonía, un equilibrio bucólico entre dos socios. Pero, no es así. Por ejemplo, aunque una planta necesite a una bacteria como huésped de las raíces, estas pueden obtener pocas ventajas. Los estudios indican que las bacterias que entran en simbiosis pierden genes. Esto no es inesperado, pero la pérdida al azar puede hacer perder competitividad. Algunos se refieren a un callejón sin salida, más que una cooperación. El simbionte puede encontrar alimento y seguridad a corto plazo, pero a largo plazo puede no ser un buen lugar para permanecer. /// El mutualismo puede no ser una coevolución, sino una adaptación unilateral. Un estudio encontró que los escarabajos y la familia de plantas Araceae comparten moléculas de aroma lo que facilita la atracción y el engaño. Se reconstruyó la filogenética de los genes responsables de los olores. Se encontró que, en los escarabajos, la ruta del olor se originó hace 140 Ma, lo que es anterior a la polinización de las plantas con flor. Las plantas *Araceae* se desarrollaron hace 100 Ma y adaptó los aromas para atraer a los escarabajos para la polinización. No es coevolución, es adaptación unilateral, similar a un engaño.

Sobre el altruismo y egoísmo. El altruismo se distingue por una naturaleza desinteresada y debió evolucionar como resultado de la selección grupal. El egoísmo individual puede vencer dentro de grupos altruistas, porque aprovecha los beneficios sin pagar los costos. En tanto, los grupos altruistas vencen a los grupos egoístas, porque estos últimos se consumen en luchas internas. Sin embargo, el altruismo parece ser menos desinteresado si se observa como una cooperación para obtener una ventaja indirecta o pospuesta. Quedan dudas de que existan conductas altruistas puras. En las plantas se conocen ejemplos de altruismo basados en compartir recursos con los vecinos mediante las redes de raíces y hongos del suelo. Pero se observan reciprocidades (cooperación) o una apropiación (parasitismo). Los insectos coloniales (abejas y hormigas) muestran un elevado nivel de sacrificio, pero los individuos están tan relacionados genéticamente que ayudar equivale a ser egoísta. Un ejemplo en los humanos es la donación de sangre, citada como un acto desinteresado altruista. Un estudio encontró que quienes creen en el potencial beneficio personal de los Bancos de Sangre son más propensas a donar, mientras que los que piensan que son un beneficio en general para la comunidad donan menos. Esta conducta "altruista" que proviene del egoísmo arroja algo de sombra sobre el concepto de lo que es bueno.

Plantas altruistas. La emisión de compuestos volátiles COV beneficia a las plantas vecinas, pero no debería interpretarse como altruismo. Los COV aparecen como una extensión de los químicos internos que fluyen al exterior cuando una mordedura rompe la planta. Los COV son usados por los insectos como referencia, para unos es repulsivo y para otros, atractivo. Además, las plantas vecinas pueden usar esta información que ingresa por los estomas para generar sus propios químicos. En la artemisa, el frijol y el álamo, se encontró que los COV son liberados por las partes dañadas y usados por otras partes de la misma planta. La señalización entre plantas puede ser el resultado de algunas que cooptaron ese proceso, que huelen e interpretan a otras plantas como propias. También, pudo evolucionar porque mejora la "aptitud física extendida" del emisor al beneficiar a los parientes cercanos (selección de parentesco). La comunicación mediante COV es más efectiva entre parientes, con alta relación genética. La ayuda entre parientes divulga menos información

a otras plantas competidoras. En los álamos los conductos vasculares de las hojas no se interconectan con otras hojas. En caso de ataque a una, las vecinas aceleran las defensas alertadas por los COV que ingresan por los estomas.

Cooperación: (1) la reciprocidad. La cooperación puede ser beneficiosa por varias razones. Un caso simple ocurre en los murciélagos vampiros que mueren de hambre después de un par de noches sin comer sangre. Entonces, compartir sangre resulta ser una inversión a futuro. Es un altruismo recíproco. Lo mismo ocurre en las redes de raíces y hongos donde algunas plantas "ceden" alimento a la red, el cual es absorbido por otras plantas necesitadas. La opulencia o necesidad se determina por la presión que hay en los conductos vasculares del árbol. En una red de hongos en el suelo es muy probable que quien es una fuente, más tarde pueda ser un sumidero. Son aportes y consumos cruzados en el tiempo. /// La hierba perenne Olivarda (*Dittrichia viscosa*) mantiene una simbiosis con la mariposa Vanesa Pintada (*Vanessa cardui*). La mariposa se traslada desde el norte de África a Europa en forma anual. Debido a que la esperanza de vida de los adultos es de solo un mes, el viaje de la mariposa es un proyecto de varias generaciones para realizar el viaje de ida y vuelta. Es una carrera de relevos con sucesivas generaciones a lo largo de miles de kilómetros. Cuando regresan a África se alimentan de la olivarda y otras flores silvestres. Como larvas, las mariposas comen áfidos que dañan los cultivos y como adultas ayudan a polinizar las plantas.

Cooperación: (2) "reciprocidad fuerte". En algunos casos se privilegia hacer el bien, porque el grupo se volverá mejor si todos lo hacen. Este impulso está detrás de los actos morales en el hombre. La consciencia juega como calculadora de riesgo subconsciente que ayuda a sopesar pros y contras. Se toman en cuenta las complejas reglas sociales y las emociones (orgullo, honor, vergüenza y culpa) se les da un significado moral. El placer que se obtiene por una buena acción está inducido por un cóctel de neuroquímicos. El nivel de hormona oxitocina se correlaciona con la generosidad y aumenta con la autoestima. Esto puede llevar a la xenofobia: ser menos egoístas con el grupo y más con los forasteros (el origen del racismo). Se lo llamó "efecto mamá-oso" por el impulso de defender a sus hijos contra una amenaza. Una consecuencia es que los conceptos de "bien" y "mal" no son universales, sino culturales. Por ejemplo, el "Juego del Ultimátum" consiste en compartir una parte de un premio sin estar obligado a hacerlo. Un estudio en 15 sociedades humanas distintas entregó ofertas promedio que variaron desde el 15 % (egoístas) hasta el 58 % (altruistas). Esto sugiere que existe un peso de la cultura a la hora de determinar que es bueno y malo.

Cooperación: (3) "efecto fundador". Cuando se funda una nueva población a partir de pocos individuos, la suerte ciega se vuelve importante y beneficia al altruismo. El efecto fundador se asocia con un "cuello de botella" poblacional que es frecuente en poblaciones de islas (p.e., los Pinzones de Darwin). En los humanos se menciona el caso de los Amish (menonitas) de Lancaster (Pensilvania). Es una comunidad religiosa y conservadora formada en 1770 por doce individuos. Otro caso es la isla de Tristan da Cunha (Atlántico Sur) donde hay unos 300 residentes permanentes. Cerca del 50 % sufren de asma. Un estudio encontró que no hay razones ambientales o de higiene para la alta incidencia y se concluyó que la genética debe ser la responsable. Los 282 residentes

estudiados descendían de 15 colonos originales, que tenían prevalencia de asma. El efecto fundador es un buen argumento a favor del altruismo y la colaboración en los grupos.

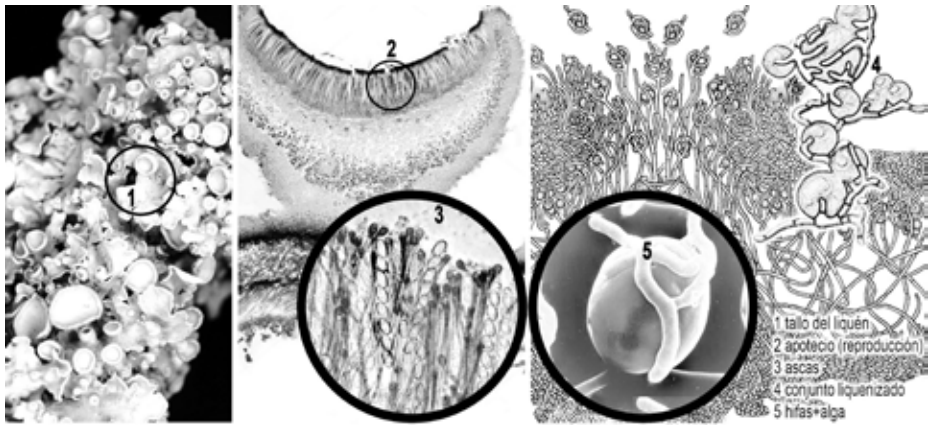
Del mutualismo a parasitismo. Las algas unicelulares (*Cocolitóforos*) del fitoplancton forman floraciones estacionales en el océano. Su cuerpo microscópico está rodeado de una capa mineral (concha calcárea) que a su muerte se hunden al fondo y secuestran el carbono. Las conchas (cocolito) son considerados fósiles traza para identificar la etapa geológica. Son buenos indicadores del cambio de temperatura y salinidad al modificar la composición química de la concha. /// Una especie de alga cocolífera (*Emiliania huxleyi*) inspiró la teoría de Gaia sobre la autorregulación de la biósfera por parte de la vida. El alga interactúa con bacterias (género *Roseobacter*) que se adhieren en forma simbiótica. Las bacterias reciben nutrientes que gotean del alga, y producen una hormona que favorece el crecimiento del alga. Esta hormona es dañina en concentraciones altas, y lleva al alga a la muerte. Parece que las bacterias promueven el crecimiento desmedido del alga para aumentar el suministro de nutrientes. Cuando el nivel de hormonas mata al alga anfitriona, las bacterias se mueven para adherirse a otra.

3.2.3. Los líquenes: simbiosis de hongos y fotosintetizadores

La simbiosis. El liquen es la simbiosis de un hongo y un organismo fotosintetizador (alga o cianobacteria). La estructura del liquen es una red de filamentos del hongo con las células de algas o bacterias unidas a la red. Se reproducen en forma asexual por fragmentación y dispersión. El liquen obtiene alimento gracias a la fotosíntesis. Si el fotosimbionte es un alga, entrega ribitol (un polialcohol) que es transferido al hongo por difusión. En el hongo se transforma en manitol y se devuelve al alga. Si el fotosimbionte es una cianobacteria, en lugar de ribitol se tiene glucosa y luego el proceso es idéntico. A cambio, el alga o cianobacteria consigue protección para evitar la desecación. Los líquenes pueden colonizar climas extremos (desiertos, tundra ártica). Tanto es así, que dos especies de líquenes antárticos fueron capaces de sobrevivir en el espacio sin ningún tipo de protección.

División del trabajo. Un liquen (*Lobaria scrobiculata*) mantiene una simbiosis con una cianobacteria, por lo que requiere agua para activar la fotosíntesis. En cambio, la mayoría de los líquenes con microalgas verdes utilizan la humedad ambiental para activar su fotosíntesis. /// Un estudio del ADN de 22 especies de líquenes encontró que los hongos perdieron un gen crucial como productor de energía, mientras que las algas conservaron una copia completa de este gen. Esto sugiere una división genética del trabajo que hace que el liquen resultante sea más eficiente. Por ejemplo, hay algas (género *Trebouxia*) que no crecen por sí mismas, y esperan a encontrar un hongo para formar la simbiosis.

La taxonomía. El liquen se denomina con el nombre del hongo, lo cual genera controversias. Algunos piensan que deberían tener un nombre diferente. Pero si se adopta esta postura, hay muchos organismos simbióticos que merecen nombres distintos (p.e., las raíces de plantas). Todo un problema para la ta-



323. Los líquenes resultan de la simbiosis entre un hongo y un organismo fotosintetizador (alga o cianobacteria). La reproducción se realiza mediante la dispersión por el viento. Pueden ser hifas de hongo con el alga o bacteria, o solo el hongo que luego se "liqueniza" en la atmósfera al unirse a microbios fotosintetizadores.

xonomía. La teoría "Hologenética de la Evolución" postula que la verdadera unidad de selección natural no es un solo organismo, sino el colectivo de todos los simbiontes. /// Las primeras evidencias de líquenes son del Precámbrico. Pero, recién en el ecosistema de Rhynie (410 Ma) se tiene un liquen bien reconocido (*Winfrenatia reticulata*). Hasta hace poco solo se habían reportado 15 especímenes fósiles de líquenes; resultaba extraño considerando que el ADN dice que evolucionaron varias veces en forma independiente. Un estudio encaró una búsqueda sistemática en ámbar del Báltico (47 a 24 Ma). En estos fósiles guardados en savia de bosques de coníferas, se encontraron 152 nuevas especies de líquenes en 122 especímenes de ámbar. Hoy se estiman entre 1,5 y 3 millones de especies de hongos, pero solo unos 20.000 estarían liquenizados, de los cuales 14 están en la lista roja de peligro de la IUCN. Como el liquen son dos organismos, cuando se habla del hongo se debería decir que el hongo liquenizó (como verbo en lugar del sustantivo). /// Los hongos que pueden ser líquenes son difíciles de reconocer, así que se recurre al ADN. Aparecen en diferentes ramas del árbol filogenético de los hongos. Un estudio encontró cinco orígenes diferentes para la liquenización de los hongos pero otro estudio argumenta por un solo origen. Hay filos con hongos que pueden ser líquenes y otros que no. Entonces, o se trata de evoluciones separadas o de un ancestro cuya descendencia perdió la facultad. /// Los líquenes son conocidos por su capacidad de albergar múltiples algas simbióticas, a veces al mismo tiempo. En muchos casos cambian de simbionte dependiendo del lugar geográfico. Un liquen (*Cetraria aculeata*) tiene poblaciones con diferentes simbiontes genéticamente aisladas entre la zona mediterránea y polar. El estudio genético informó que el original fue la versión mediterránea

y que cambió de simbionte para llegar al Ártico.

La potencialidad de especies. El individuo liquen es diferente a los organismos que lo componen. Siguen su propio camino evolutivo y exhiben características distintas a las de sus antepasados. La secuenciación de ADN del liquen Lobo (*Letharia vulpina*) permitió encontrar que tiene hasta 3 tipos de hongos. Esto significa que dos líquenes pueden tener diferentes mezclas de socios. /// El potencial de especies está oculto detrás de un pobre conocimiento. Por ejemplo, a principios del siglo 21 un liquen de Sudamérica (*Dictyonema glabratum*) estaba bien establecido. Los trabajos de detalle separaron el género *Dictyonema* en dos géneros (*Cora* y *Corella*) con 16 especies. Los nodos madre de ambos géneros estaban en 15 y 13 Ma, lo que sugiere que evolucionaron durante el levantamiento de los Andes. Un estudio más cercano analizó la genética de 356 muestras de museos de este liquen *D. glabratum*. Se encontró que el ADN mostraba una variedad de 126 especies de hongos. Es decir, de una especie bien reconocida se pasó a un potencial de 126 especies. Pero, la estimación es aún mayor para toda la zona de distribución, lo que llevó el número a 452 especies potenciales de hongos en esta especie de liquen.

El tercer pasajero: la levadura. En algunos casos de líquenes hay un tercer miembro de la simbiosis, es la levadura (hongo unicelular). Se cree que la levadura genera un ácido que es necesario para el desarrollo del conjunto. /// Un estudio encontró 52 géneros de líquenes a nivel global que incluyen levaduras (género *Cyphobasidiales*). Por ejemplo, el género *Bryoria* combina las mismas especies de hongos y algas, pero tienen diferentes apariencias y firmas químicas. Así, *Bryoria tortuosa* tiene más levadura que *B. fremontii*, además se ven distintos y el primero es tóxico. Pero, tienen los mismos componentes, así que técnicamente son la misma especie. Se buscó en el ADN la posible diferencia y solo se intuye que la diferencia está en la levadura que sintetiza el ácido vulpínico que es tóxico. Las altas cantidades de levadura en *B. tortuosa* permiten que el liquen produzca el ácido que ayuda a defenderlo contra la invasión de otros microbios. La presencia de levadura podría explicar por qué se fracasó en la recreación de asociaciones de líquenes en el laboratorio.

La fortaleza de los líquenes. Los líquenes tienen la capacidad de hibernar cuando se secan. Al igual que los musgos, se marchitan, pero no mueren. Cuando vuelven a tocar el agua, reviven. Hay plantas que también logran vencer a la desecación. Por ejemplo, una planta del desierto (*Selaginella lepidophylla*) puede deshidratarse por años. Como no controla la pérdida de agua, se desecan y vuelven a vivir cuando se hidratan. La clave está en la trehalosa, un compuesto que impide que mueran por exceso de sales ante la falta de agua.

La debilidad de los líquenes. Los líquenes son específicos respecto del sustrato y de las condiciones del ambiente. Son delicados en cuanto al aire, por lo que se usan como indicador biológico. Cualquier cosa que envenena a los líquenes es porque se está acumulando en el bosque. Por ejemplo, son afectados por el dióxido de azufre (responsable de la lluvia ácida) y reaccionan reduciendo la superficie expuesta a la lluvia perdiendo capacidad de fotosíntesis, con lo que el crecimiento se reduce y mueren. También el dióxido de nitrógeno los mata, pero por sobrefertilización. Son vulnerables porque no tienen estructuras de protección

como en las plantas, sea la cutícula cerosa o los poros que pueden cerrarse. La historia climática también es relevante para los líquenes y hay ganadores y perdedores. Un estudio en los Países Bajos encontró que una especie (*Hyperphyscia adglutinata*) aumentó en abundancia entre 1995 y 2001. En tanto otra (*Lecanora conizaeoides*) disminuyó en más del 60 %. Los argumentos fueron que los afectó la temperatura y la lluvia.

3.2.4. Plantas usadas como automedicación

La química farmacéutica. No existe una división entre un producto químico y uno natural; lo natural es químico. Lo que puede existir es la síntesis natural o industrial. Muchos productos farmacéuticos se derivan de metabolitos secundarios que las plantas usan como defensas contra insectos. Por ejemplo, opio, aspirina, cocaína y atropina son sustancias que alteran la bioquímica humana, igual que la de los insectos. Hay evidencia del uso humano de alcaloides vegetales hace 5.000 años. La historia dice que se usaron como pociones, medicinas, infusiones y venenos. Las empresas farmacéuticas hicieron el forrajeo de medicinas en lugares remotos (bioprospección), pero tiene rendimientos decrecientes, sobre todo en microorganismos.

Variedad de compuestos. Más de la mitad de los medicamentos derivan de plantas, animales o bacterias. La aspirina se extrae de la corteza del árbol de sauce, la penicilina proviene de un hongo y las bacterias del suelo proveen antibióticos. La corteza del sauce contiene ácido salicílico (ingrediente principal de la aspirina); la corteza del tejo del Pacífico (*Taxus brevifolia*) produce paclitaxel (Taxol) que evita que las células cancerosas se dividan; la rosa vincapervinca entrega vinblastina y vincristina usadas para tratar la leucemia. La Mandrágora (*Mandragora officinarum*) es afrodisíaca y las raíces tienen un alcaloide (escopolamina) que actúa como un depresor del sistema nervioso central. Algunos árboles de Cinchona producen una variedad de alcaloides (quinina) contra la herbivoría de las larvas de lepidópteros. La quinina es una sustancia amarga que vuelve desagradable la corteza del árbol y es un agente antipirético (usado en el tratamiento de la malaria). /// El genoma de la Amapola (*Papaver somniferum*) tiene un grupo de 15 genes próximos que participan de la síntesis de la morfina y otras moléculas relacionadas (codeína). Los genes se acumularon durante decenas de millones de años. Pero la producción de morfina evolucionó hace 7,8 Ma cuando la planta duplicó todo su genoma. Fue un proceso de varios pasos entre alcaloides (bencilisoquinolina a morfina).

Automedicación. Los compuestos tóxicos (venenos o drogas) en bajas dosis funcionan como una automedicación, un tipo de comensalismo entre plantas y animales. Puede ser una conducta instintiva (derivada de la selección natural) o una habilidad adquirida por experiencia (cultural). Podría propagarse en la población si un individuo come ciertas plantas en el momento adecuado y le ayuda a sobrevivir. Quedan dudas sobre como la simple observación puede ayudar a asociar una planta con sabor amargo con un alivio físico varios días después de la dosificación. Resulta difícil encontrar un umbral por debajo del cual la automedicación es instintiva y por encima del cual es un aprendizaje.

Ejemplos de automedicación. Ciertas orugas, cuando son infectadas por moscas

parasitarias, comen plantas venenosas, para matar o detener el crecimiento de las larvas. Algunas hormigas incorporan resina de los abetos en sus nidos para defenderse de los microbios patógenos mediante los compuestos antibacterianos (terpenos). Otro caso son las abejas que recogen resinas de árboles para protegerse contra la infección, en una forma de inmunidad social. /// Los chimpancés a menudo tragan hojas enteras y sin masticar. Un estudio recogió muestras de heces de chimpancés para medir la carga parasitaria y determinar los compuestos usados como antiparasitarios. Luego de masticar una planta la carga parasitaria, medida por la cantidad de huevos en las heces, se redujo hasta el 90 % en un día. Una misma planta además de curar puede matar a las cabras domésticas. Se observó que la masticación en chimpancés era mayor durante la estación lluviosa, cuando los parásitos eran más abundantes. /// Los monos aulladores hembras buscan alimentos que cambian la acidez de sus órganos reproductivos después del apareamiento. Al cambiar el equilibrio del pH puede beneficiar la descendencia de ciertos machos. El Mono de Sakí (*Pithecia rylandsi*) vive en el dosel de la selva tropical (Amazonia peruana). Este primate parece usar el lodo para prevenir las molestias estomacales. Podría usarlo para matar parásitos o para obtener minerales. El estilo de vida indica que no consiguen el barro del suelo, sino de la cubierta del montículo de termitas que viven en los árboles. No se trata de simple barro, sino de barro procesado por termitas. Este barro puede absorber cationes (partículas cargadas positivamente), por lo que podría eliminar sustancias tóxicas de la dieta. Una gran parte de la dieta son semillas de frutas inmaduras que están llenas de productos químicos tóxicos. Otros comedores de semillas (guacamayos y loros) van a suelos ricos en arcilla en los acantilados ribereños para darse baños de barro que son calmantes intestinales.

El tanino y los corderos. Para algunos animales el tanino funciona como automedicamento. Por ejemplo, los corderos saben cómo elegir los alimentos nutritivos, pero pueden comer plantas sin valor nutritivo por razones medicinales. Los ratones y conejos producen la proteína prolina en la saliva, la cual se combina con el tanino y reduce sus efectos adversos. /// En un ensayo de campo se infestó a corderos con larvas de parásitos y se les ofreció alimento con taninos. Se midió que la carga parasitaria se redujo. Más tarde, solo los corderos que habían experimentado los efectos antiparasitarios eligieron este forraje. Elegían el forraje amargo solo cuando lo requerían y si no tenían parásitos no lo tomaban. Se observó que otros corderos aprendían más rápido cuando estaban juntos, lo que apunta a una transferencia cultural. Algunos sugieren que los animales practican aspectos simples del método científico. El enigma es cómo los animales aprenden por primera vez que las plantas son medicinales. Se observó que los corderos infestados con parásitos son propensos a probar nuevas plantas. Pierden la "neofobia alimentaria" (temor a nuevos sabores), aumenta la exploración y la probabilidad de un descubrimiento medicinal. Esta conducta exploratoria los lleva a plantas que producen múltiples sustancias antimicrobianas y antiparasitarias a la vez. Por la ingestión de una combinación de medicamentos, minimizan el problema de la resistencia a los antibióticos. Así que, si los animales de pastoreo son capaces de automedicarse, los ganaderos deberían proveerles una amplia variedad de plantas. Algunos aseguran que el ganado de pastoreo salvaje es más saludable que los confinados.

El caso de los Neandertales. /// En la cueva de El Sidrón (España) se encontraron dos cuerpos de neandertales que tienen 49.000 años. Su estudio encontró que uno era adolescente y tuvo un gran absceso dental, un parásito intestinal causante de diarrea y parece haber consumido plantas con propiedades antiinflamatorias. Se encontraron muestras de ADN de plantas de álamo, con propiedades analgésicas naturales de ácido salicílico. También hay rastros de ADN del hongo *Penicillium* en su cálculo dental. Es difícil saber si lo consumieron en forma deliberada por sus propiedades medicinales. Este hongo crece de forma natural en la materia vegetal cuando se pone mohoso, por lo que la ingestión pudo ser casual. Pero solo se encontró en el cálculo dental del adolescente enfermo, y no en el otro individuo que parece haber llevado una vida saludable.

3.3. Conducta: el antagonismo

3.3.1. Las barreras defensivas

PARASITISMO EN LAS PLANTAS

Sobre el parasitismo. El parasitismo es anterior a la cooperación. En las colonias de bacterias hay miembros que traicionan la cooperación y aprovechan lo producido por otras. Las referencias fósiles de parasitismo son pocas: hay plantas fosilizadas que muestran defensas físicas, daños producidos por herbivoría en las hojas, hay restos vegetales en las heces (coprolitos) de los animales. Se observa el desgaste de los dientes de los herbívoros y hay casos de fósiles en ámbar (insectos en hojas). Los parásitos (plantas o animales) tienen mala reputación. Pero una buena biodiversidad de parásitos indica un ecosistema estable y sano, con tiempo suficiente como para desarrollar asociaciones complejas. Los animales herbívoros no deberían considerarse parásitos de las plantas ya que son parte del circuito de alimentación y rara vez llevan a la planta a la extinción.

Las plantas parásitas. Muchas plantas (4.100 especies) pueden parasitar a otras de donde obtienen agua, nutrientes (minerales, azúcares), suelo y soporte. Para capturar agua y nutrientes tienen raíces modificadas (haustorio) que penetran en el anfitrión llegando a los conductos vasculares. Algunas plantas parásitas se alimentan del xilema (géneros *Striga* y *Rhinanthus*), pero la mayoría lo hacen del floema (géneros *Cuscuta* y *Orobanche*). Un tipo diferente de planta parásita son las epífitas que crecen sobre otras plantas. Es un parasitismo mecánico porque no se alimentan del anfitrión. Se llaman plantas aéreas porque no enraízan en el suelo sino en hendiduras de los árboles. En este tipo se encuentran los helechos, musgos y líquenes, las trepadoras (vides) y orquídeas. Se benefician porque viven a mayor altura, reciben más luz en los bosques, y están alejadas de los herbívoros del piso. Un caso de epífita es el Higuerón (*Ficus luschnathiana*) que abraza al árbol anfitrión y lo estrangula con las raíces hasta matarlo. No penetran al anfitrión, no son parásitos alimentarios. Los frutos son higos dispersados por las aves.

/// Un estudio recolectó musgos en el suelo del bosque y a 15-30 m de altura, en el dosel. Se encontró que las cianobacterias son más abundantes en los musgos de altura. El nitrógeno disponible en el dosel proviene de los árboles que tienen musgos, y estos son los más viejos y grandes. Muchos árboles no comienzan a acumular musgos hasta que tienen más de 100 años.

El caso de las vides leñosas. Las vides o lianas tienen altas tasas de fotosíntesis, gran cantidad de hojas y un tejido de soporte poco costoso. Pueden cambiar la estructura de los bosques porque afectan a los árboles grandes y de crecimiento lento. Otros afectados son los helechos, que forman islas de biodiversidad que sostienen a muchos animales en el dosel del bosque lluvioso y tienden a disminuir con el aumento de las vides. Algunas especies de árboles tienen mutualismos con hormigas agresivas que atacan a las vides invasoras. /// Un estudio trabajó en un bosque secundario de 60 años en Panamá. Se tomaron 16 parcelas y en 8 de ellas se eliminaron las vides. Se midió la acumulación de biomasa (diámetro de árboles y vides) y los desechos caídos por 5 años (2011-16). Se encontró que las vides redujeron la acumulación neta de biomasa en un 76 % al año. Las razones son la reducción del crecimiento y la mortandad inducida. La productividad del dosel en hojas cayó un 14 % en parcelas sin vides y la de tallos leñosos aumentó en 65 %. Los árboles fructificaron un 31 % más. Es decir, en las vides se midió menos madera, menos frutas y más hojas. Su eliminación aumentó muy poco la reproducción en las palmas y las plantas del sotobosque.

La inversión en jasmonato. Una planta puede invertir su energía en defenderse o en volverse más fuerte. /// El ácido jasmónico produce un olor característico que va nombre al Jasmín de País (*Jasminum grandiflorum*). Cuando la planta detecta el ataque de un insecto produce esta fitohormona que inicia una respuesta inmune. Después del ataque, el ácido jasmónico se descompone. Esto es necesario porque también inhibe el crecimiento. Se sabe de cuatro enzimas que agregan un átomo de oxígeno al ácido jasmónico y genera una variante inactiva (ácido 12-hidroxi-jasmónico). /// Si una oruga mastica una hoja, la planta produce compuestos tóxicos. En ausencia de herbívoros, la planta produce 13 proteínas jasmonato (derivados del ácido jasmónico) que son represoras de las defensas, lo que ahorra energía. Un estudio generó plantas sin 10 de las 13 proteínas y mantuvieron las defensas activas en forma continua. Tenían una alta resistencia a los insectos, pero con una tasa de crecimiento lenta. Produjeron 30 % menos de semillas y germinaron más tarde de lo habitual. Las semillas eran más pequeñas y de menor calidad, llenas de grasas menos nutritivas y con un color diferente. En la planta la fotosíntesis no estaba comprometida, por lo que producía la misma cantidad de energía, pero la aplicaban en forma diferente. /// Un estudio con Colza (*Brassica napus*) encontró que la herbivoría de orugas en las hojas produce ácido jasmónico. Pero, si el jasmonato se aplica en las flores, la cantidad de néctar aumenta. Entonces, el mismo compuesto sirve para defensa y para aumentar el néctar. Si las flores son tratadas con fenidona, se inhibe la síntesis de ácido jasmónico y la producción de néctar fracasa.

INVERSIÓN EN DEFENSAS

(1) "defensa óptima". Esta hipótesis considera tres factores para decidir si invertir en defensas o crecer. Son: el riesgo de ataque, el valor de lo defendido y el costo de

construir la defensa. El riesgo de ataque se relaciona con la apariencia (facilidad de ser detectado). Las protecciones de alto costo se justifican en plantas perennes (árboles duraderos). Las plantas de estación producen toxinas químicas más económicas. El valor de lo que se defiende lleva a proteger las partes más valiosas. Por ejemplo, los néctarios extraflorales ofrecen un lugar alternativo para el ataque que salvaguarda las flores. Las estructuras reproductivas son más valiosas que las partes vegetativas.

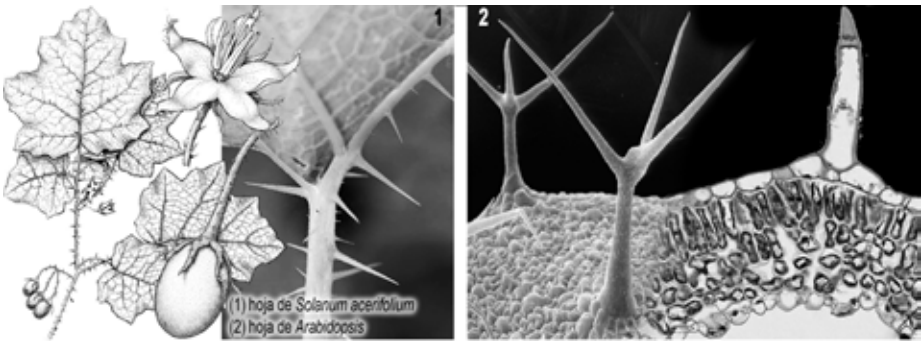
(2) "restricción ambiental". Esta hipótesis relaciona las defensas con los niveles de nutrientes. En este caso la relación carbono/nitrógeno determina el tipo de defensa química (metabolito secundario). Por ejemplo, en suelos pobres en nitrógeno se usarán defensas ricas en carbono (reductores de digestibilidad). En suelos pobres en carbono (condiciones de sombra) se generan más toxinas a base de nitrógeno. Las defensas químicas son posibles con abundante energía de fotosíntesis. Si los recursos (agua y nutrientes) limitan la fotosíntesis se reducirá el crecimiento y las defensas. Las plantas de crecimiento rápido tendrán menos metabolitos secundarios y apostarán a una vida rápida.

(3) "tasa de crecimiento". Esta hipótesis dice que la estrategia defensiva está determinada por la tasa de crecimiento y la disponibilidad de recursos. Más defensas implican menos crecimiento. Las plantas con pocos recursos y crecimiento lento suelen tener hojas y ramas de larga vida. En un estudio se trasplantaron plántulas de 20 especies de árboles entre suelos arcillosos (ricos en nutrientes) y arena blanca (pobre en nutrientes). Las plántulas de suelo arcilloso llevadas a suelo arenoso tuvieron mejor desempeño que la combinación opuesta. Pero en presencia de herbívoros, el resultado fue el contrario. Esto sugiere que las estrategias defensivas están ligadas al hábitat y ecosistema.

TIPOS DE DEFENSAS

(1) constitutivas. Las defensas permanentes constituyen parte de la planta. En cambio, las pasajeras son inducidas por las circunstancias. Hay variedad de alternativas y concentración de defensas constitutivas. Pueden ser defensas mecánicas (pasivas), reductores de digestibilidad o toxinas. Las grandes defensas mecánicas requieren muchos recursos de producción y son difíciles de movilizar. Los productos químicos constitutivos están en altas concentraciones (5 a 40 % del peso seco). Son metabolitos que reducen la digestibilidad de la pared celular de la planta. Como siempre, los efectos dependen de la dosis. Son moléculas grandes y costosas de producir y mantener.

(2) inducibles. Las defensas pasajeras se producen cuando se necesitan y se movilizan al sitio donde son necesarias. Pueden ser metabolitos secundarios o cambios morfológicos y fisiológicos. Los metabolitos secundarios se producen como subproductos durante el metabolismo del los metabolitos primarios. Por ejemplo, las toxinas que interfieren con el metabolismo de un herbívoro están presentes en concentraciones bajas (2% del peso seco). Son solubles en agua para producirlas, almacenarlas y transportarlas con poco costo energético dentro de la planta. /// Un ejemplo de defensa inducida ocurre en el Trébol Blanco (*Trifolium repens*). Produce glucósidos cianogénicos cuando reciben daños en las hojas. Estos químicos son efectivos contra los caracoles que son herbívoros voraces en regiones con inviernos húmedos y suaves. En los ensayos con plantas que producían estos compues-



331. Los tricomas. Las plantas hacen minería absorbiendo elementos químicos y minerales del suelo. Son necesarios para formar los aminoácidos y proteínas. Algunos elementos son acumulados y aislados por su toxicidad. Otros (silicio) ayudan a formar estructuras defensivas (tricomas) en los tallos y hojas contra los herbívoros.

tos se observó mayor sobrevivencia. Pero en ausencia de caracoles tenían menor crecimiento y reproducción. Es el costo de producir defensas.

(3) superficiales. Cuando las plantas arrojan hojas, frutos y semillas dejan un pequeño corte abierto que podría ser propenso a la infección. El corte ocurre cuando algunas proteínas (enzimas procesadoras de la pared celular) degradan la pared celular entre las células facilitando el corte. Las células superficiales que permanecen en la planta generan un recubrimiento de cutina, responsable de la protección contra patógenos. Las células cambian de identidad y se convierten en células epidérmicas. Pero las células que permanecen en las flores y hojas forman capas de lignina con una estructura de panal, que actúa como un refuerzo molecular para mantener la integridad.

Los tricomas. Las barreras pasivas son físicas (pared celular y cutícula, tricomas como espinas estructurales, estomas y ceras, mimetismo pasivo) y químicas (taninos, tarpenos, alcaloides, proteínas antifúngicas o enzimas inhibidoras). Los tricomas son barreras pasivas y permanentes. Están formados por una o más células de la epidermis, que se diferencian del resto cuando las hojas están formadas. Entre especies varía la cantidad de tricomas y la cara de la hoja donde se encuentran y lo hacen en base a las condiciones ambientales y la insolación. Los tricomas pueden estar vivos o muertos y ser glandulares (si excretan sustancias al exterior) o no-glandulares. Los tricomas glandulares muestran una mayor complejidad, pudiendo liberar sustancias defensivas (urticantes o venenosas) o atraer a polinizadores (sustancias aromáticas) en los pétalos. Otros tricomas almacenan aceites o ceras para cubrir las hojas con una pátina protectora contra rozaduras y pérdida de agua. Algunos tricomas no-glandulares están relacionados con la protección a la insolación, por lo que tienen formas variadas y su número suele ser elevado.

Las espinas. La hipótesis tradicional señala a las espinas como una defensa contra los mamíferos herbívoros. Sin embargo, como son anteriores a ellos, se propuso que empezaron como defensas contra insectos. Las espinas del cactus pueden tener una variedad de funciones y en ciertos casos tienen un propósito reproductivo. La Choya (*Cylindropuntia fulgida*) es un cactus arbustivo y ramificado que ancla las espinas dorsales en el animal y un segmento se rompe. Las espinas ayudan a la planta a distribuir piezas de sí misma a nuevas ubicaciones. Al igual que las púas de puercoespín, las espinas de cactus de púas tienen una apariencia escalonada, y es el resultado de la superposición de capas de púas. Otros cactus (*Echinocactus grusonii*) tienen púas lisas que se deslizan para entrar y salir. Esto sugiere que tienen un carácter defensivo y no de dispersión.

3.3.2. Las barreras defensivas químicas

1. METABOLITOS SECUNDARIOS

Producción de metabolitos. Mientras los animales tienen un sistema inmune con células que transporta la sangre, en las plantas cada célula implementa las defensas químicas. La fotosíntesis produce azúcares básicos (glucosa, fructosa y sacarosa) y la unión de glucosas produce almidón que es la moneda de ahorro de las plantas. (1) Los metabolitos primarios son el producto de la fotosíntesis (azúcares y almidón); incluyen los aminoácidos (para armar proteínas y enzimas); los nucleótidos (para ADN y ARN); y los acilglicéridos (glicerina). (2) Los metabolitos secundarios se obtienen cuando se metabolizan los azúcares y aminoácidos. Hasta hace poco se consideraban desechos. Pero, aunque no tienen una función directa en el metabolismo de las plantas, se los reconoce como importantes en la conducta.

Biblioteca de metabolitos. Hay metabolitos que son comunes a muchas especies y otros propios de cada especie. Se estima que cada planta tiene unos 15.000 metabolitos secundarios. Se describieron cerca de 200.000 y se estimó que la biblioteca debe tener un millón de productos químicos orgánicos. Un proyecto creó una base de datos de metabolitos (*WeizMass*) para organizar este tema. Se llama metabolómica al conjunto de todos los compuestos orgánicos de una especie y el estudio se basa en la espectrometría de masas. Esto permite ver los metabolitos aislados entre sí como líneas de barras. El poder de esta enorme biblioteca química vuelve a las defensas de las plantas muy dinámicas debido a la selección negativa de los herbívoros. Los herbívoros parecen más lentos en la evolución ya que tienden a mantener las adaptaciones para las plantas que pueden consumir. En lugar de desarrollar nuevos rasgos, los herbívoros pueden cambiar de plantas.

MS. alcaloides. Son compuestos de nitrógeno derivados de aminoácidos. Se conocen más de 12.000 compuestos que incluyen muchos conocidos: nicotina, cafeína, morfina, cocaína, colchicina, ergolina, estricnina y quinina. Actúan inhibiendo o activando las enzimas, pueden alterar la acumulación de carbohidratos o grasas, pueden afectar la membrana celular o el citoesqueleto (entramado de proteínas que da forma a la estructura interna de la célula) y pueden afectar la transmisión nerviosa en los herbívoros que atacan las plantas. Otro tipo de metabolito secundario de nitrógeno son los glucósidos

cianogénicos. Se almacenan en un estado inactivo en una bolsa de membrana celular y se activan como toxinas cuando se rompe la membrana. Estos glucósidos toman contacto con las enzimas y liberan cianuro de hidrógeno que bloquea la respiración celular. Hay metabolitos secundarios (glucosinolatos y benzoxazinoides) que son exclusivos de las gramíneas.

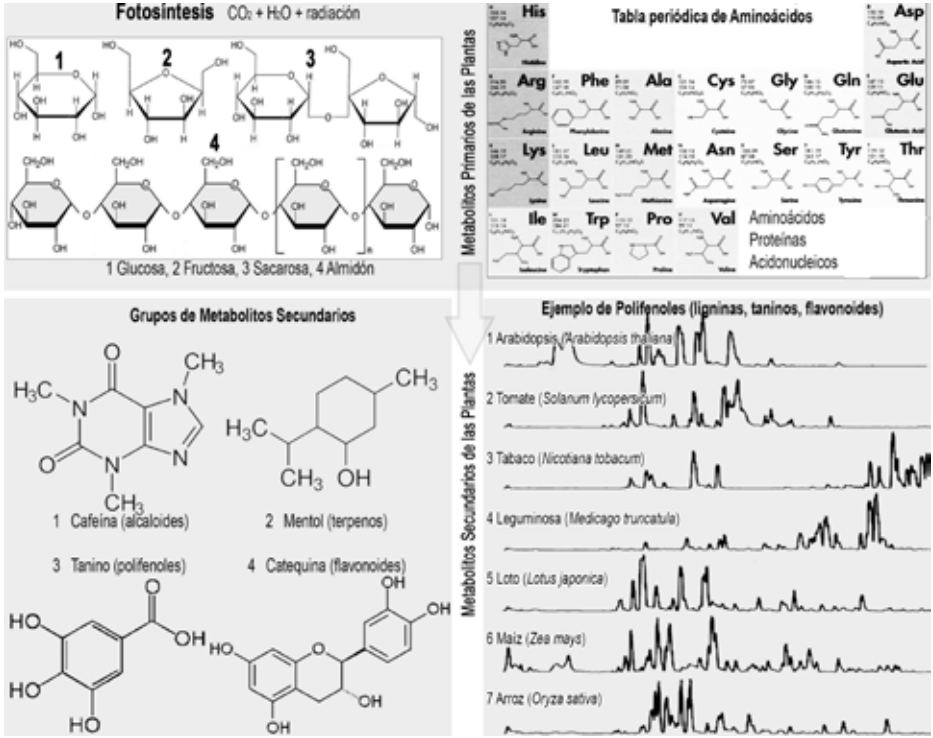
MS. terpenos. Estos compuestos orgánicos son derivados de isopreno. Hay más de 10.000 tipos (limoneno, mentol, alcanfor, etc.). Algunos están distribuidos en el látex y resinas y otros son esteroides (vitamina D, digitalis y saponinas). Los terpenos son los metabolitos secundarios más diversos que producen las plantas. Las causas químicas de esta variedad son: a) las enzimas claves (terpeno sintasas TPS) producen múltiples resultados desde un solo sustrato; b) si se cambia un aminoácido se pueden cambiar las propiedades; c) hay muchas enzimas que modifican los terpenos de diferentes maneras; y d) la coevolución impulsa la acumulación de compuestos que no se pierden.

MS. fenoles. Estos compuestos (unos 8.000) incluyen a los taninos y flavonoides que dan pigmentos rojos, azules, amarillos y blancos. Otros fenoles son la lignina, silibinina y cannabinoides (similares a los que produce la planta *Cannabis sativa*). En particular la lignina es indigerible y muele las mandíbulas de los insectos.

MS. látex. El látex es una suspensión acuosa de grasas, ceras y resinas. Es producido por el citoplasma de las células especializadas (laticíferas) de algunas angiospermas y hongos y resulta tóxico en algunos casos. /// Una planta que produce látex es el Algodoncillo (*Asclepias syriaca*) que es liberado desde canales dedicados cuando es dañada. Un estudio trabajó con un escarabajo (*Lbidomera clivícollis*) que se alimenta del Algodoncillo. Lo que hacen es cortar algunas venas de las hojas antes de ponerse a comer. Esto libera el látex de la hoja e interrumpe la llegada del compuesto al resto de la hoja, aguas abajo. Así pueden comer la parte de la hoja libre de látex. Las plantas que producen látex y los herbívoros que se alimentan de ellas llevan una coevolución desenfrenada. El látex es muy activo desde el punto de vista evolutivo. Muestra plasticidad fenotípica, heredabilidad e inestabilidad evolutiva y obliga a los animales a seguir la tendencia desarrollista.

MS. moléculas ROS. Las Especies Reactivas de Oxígeno son metabolitos secundarios muy reactivos (iones de oxígeno, peróxidos y radicales libres). Las plantas pueden usar ROS como defensa contra bacterias y hongos infecciosos ya que los oxidan y destruyen las moléculas grandes. En época de estrés ambiental, si los ROS se acumulan en las plantas, pueden producir daños, lo que obliga a producir enzimas protectoras (ácido ascórbico o ácido úrico).

El bouquet de metabolitos. /// Un estudio tomó muestras de cien poblaciones de plantas del género *Lithophragma* que tiene doce especies. Se analizaron los compuestos (bouquets florales) y la coevolución con un grupo de polillas. Se encontraron entre 20 y 50 moléculas aromáticas. Los compuestos surgen de una amplia gama de rutas biosintéticas. Una población puede estar dominada por terpenos, otra por compuestos nitrogenados y otras por ésteres o éteres aromáticos. Los diferentes componentes son producidos por distintas partes de la flor. Las plantas pierden algunas semillas debido a las orugas de las polillas. Si otros polinizadores interfieren en la asociación, la planta podría llegar a cambiar la proporción de compuestos y excluir a ciertas polillas me-

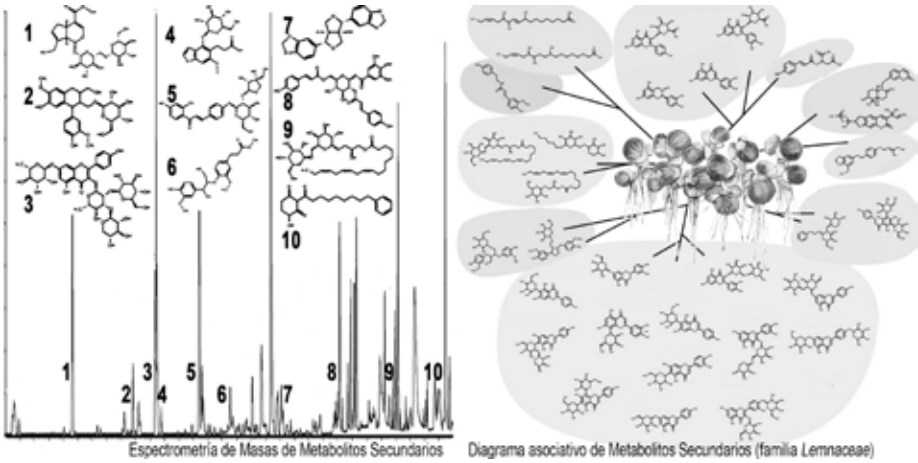


332.1. Metabolitos Secundarios. La fotosíntesis incorpora dióxido de carbono CO_2, agua H_2O y radiación solar para producir azucares y oxígeno O_2. Hay dos grupos de metabolitos primarios producidos desde el azúcar (arriba): las cadenas que forman el almidón (izquierda) y los aminoácidos (derecha) que constituyen proteínas y ácidos nucleicos. El almidón es la moneda de ahorro de las plantas y permanece acumulado. El metabolismo de los compuestos primarios entrega metabolitos secundarios (abajo). Hay centenares de miles agrupados en diferentes tipos (izquierda) y se pueden analizar mediante la espectrometría de masas (derecha). Cada especie de planta tiene una firma de metabolitos distinta y cada individuo modifica esta firma durante el ciclo de vida.

diante el aborto de flores con huevos lo que evita perder semillas más adelante.

2. EFECTOR Y ELICITOR

La inserción de efectores. Cuando un patógeno ataca una célula de la planta la primera acción defensiva será reconocer al patógeno. Se trata de identificar algún compuesto delator. Por ejemplo, puede ser la proteína flagelina que forma los flagelos bacterianos o azúcares específicos de la membrana celular de bacterias o de hongos. Los patógenos insertan un cóctel de proteínas (efectores) en el citoplasma de la célula vegetal, cuyo objetivo es interferir en el metabolismo o las defensas. Las células de la planta no producen estos compuestos y los identifican como extraños. En la planta Arabidopsis los detectores de efectores son



332.2. Variedad de Metabolitos Secundarios. Se estima que una especie de planta puede tener unos 25.000 metabolitos secundarios. Pueden ser estudiados mediante espectrometría de masas (izquierda). El espectrómetro de masas permite separar los compuestos químicos por masa (eje horizontal) e indicar su densidad (eje vertical). Se puede formar un árbol de asociaciones en cada tipo de metabolito para una planta. El ejemplo corresponde a las lentejas de agua flotantes (derecha).

unas 150 proteínas (nucleótidos intracelulares abundantes en el aminoácido leucina). Lo numeroso de efectores y detectores evidencia una carrera entre la acción y reacción.

Se generan los elicitores. Los receptores al detectar al efector generan un compuesto específico (elicitor). Son moléculas que resultan de la interacción entre la enzima del atacante y las proteínas receptoras de la planta. Los elicitores llegan al núcleo y activan los genes específicos del ADN. Se produce el ARN-mensajero que en los ribosomas fabrican proteínas. Son compuestos tóxicos antimicrobianos genéricos (flavonoides y alcaloides) y enzimas (proteasas y lipasas). Estos compuestos atacan al patógeno formando una zona de muerte celular en la planta, en el lugar donde queda contenido el ataque. En la agricultura se pueden aplicar elicitores en forma externa que actúan como las vacunas en los animales. Por ejemplo, estimulan la acumulación de ácido jasmónico, pero el exceso de defensas puede debilitar a la planta malgastando sus recursos. El ácido jasmónico solo se debe acumular cuando el beneficio supera al costo. Los elicitores preventivos pueden ser endógenos o exógenos (aplicación externa de silicio o fosfito de potasio). También pueden ser bióticos (compuestos orgánicos) o abióticos (temperatura, luz UV).

En simultáneo. Ciertos compuestos generados por los elicitores, como las alexinas, son una respuesta rápida que ocurre pocas horas después del ataque. Se activan solo en la zona afectada actuando como toxinas de amplio espectro para hongos y bacterias. La defensa también incluye el ácido salicílico que activa defensas en otros tejidos. Además, se liberan repelentes volátiles (ácí-

do jasmónico o etileno) para contener a los herbívoros. /// Otra posible respuesta puede ser cerrar los estomas para impedir la entrada de microbios. En la planta de tomate un elicitor (quitosano) inhibe la apertura de los estomas. Esto aumenta la resistencia a un tipo de hongo (*Fusarium oxysporum*) que coloniza el xilema, lo obstruye y mata a la planta. Por esta razón, el quitosano se produce industrialmente como funguicida para la agricultura.

El caso del efector inceptin. /// El poroto Caupí (*Vigna unguiculata*) es una leguminosa comercial que puede distinguir la saliva de la oruga del Gusano Cogollero (*Spodoptera frugiperda*). Un estudio aisló estas secreciones y pudo identificar un péptido de 11 aminoácidos (inceptin) que actúa de efector. Cuando el gusano se alimenta del Caupí, el ATP de la célula vegetal se descompone y libera un péptido en la saliva. La planta lo detecta y produce fitohormonas defensivas en una secuencia de ácido jasmónico, luego el etileno y al final el ácido salicílico. Estas fitohormonas se producen como resultado del estrés (herbivoría, daños mecánicos y patógenos).

El caso de la proteína quinasa. Los nematodos infectan a las plantas, pero estas pueden generar resistencia. Para que una planta sea resistente debe reconocer al nematodo detectando moléculas específicas ///. Un estudio de la respuesta inmune en Arabidopsis encontró un gen (NILR1) que facilita la detección de nematodos. Este gen produce una proteína receptora (quinasa) que se localiza en la superficie de las células vegetales y reconoce moléculas únicas de los nematodos. Es interesante que en condiciones de infección normal la mayoría de los nematodos serán hembras, pero si la planta es resistente aumenta el número de machos. Esto mejora la genética mediante cruces y permite una adaptación a la resistencia de la planta.

3. EL ARN COMO UN ARMA

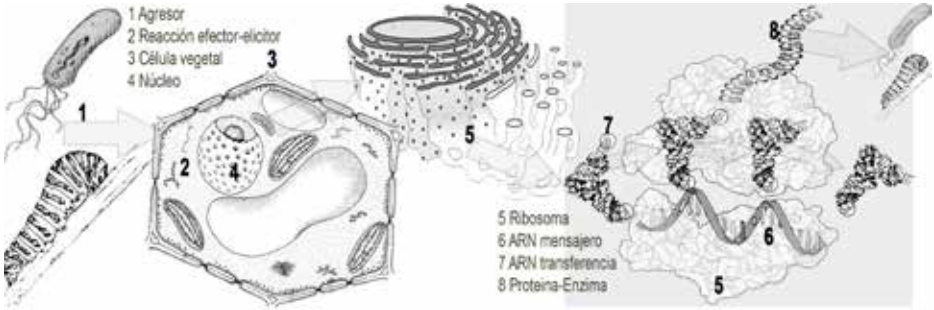
El ARNs no-codificante. El ARN, entre sus múltiples variantes y aplicaciones, es también una herramienta química de defensa. /// Un estudio analizó al hongo (*Botrytis cinerea*) que causa la enfermedad del Moho Gris en frutas, vegetales y flores. El trabajo se realizó con las plantas Arabidopsis y con el tomate. Se encontró un intercambio de pequeños trozos de ARN no-codificantes (ARNs) entre el patógeno y la planta. El ARNs del hongo interfiere con la actividad de los genes de la planta de forma que puede suprimir la inmunidad de las células vegetales. En tanto, el ARNs de la planta transferido a los patógenos puede inhibir la capacidad de causar infección. El estudio confirmó que el ARNs encontrado en la planta pertenecía a la secuencia del hongo. Se detectaron 832 tipos de ARNs y se estimó que 73 pueden silenciar genes en la planta interfiriendo al ARN-mensajero, lo que impide la síntesis de proteínas defensivas. Debido al potencial daño del ARNs, la planta debe autoprotegerse empaquetando el ARNs en sacos como burbujas (exosomas) que se envían a los sitios de infección. En este ejemplo tanto el patógeno como la planta usan armas similares para el ataque y la defensa.

El ARN viral. Cuando las plantas detectan el ARN de los virus pueden iniciar las defensas mediante enzimas. Las enzimas vegetales capturan el ARN-viral y lo fraccionan en pequeños trozos de ARN-interferentes. /// Un estudio encontró que los pimientos (*Capsicum annum*) pueden tener resistencia a varios virus que logran mediante una mutación sobre una proteína (eIF4E) que produjo una

estructura molecular diferente. En Arabidopsis se encontró que si se deshabilita el gen que produce esta proteína se dificultaba la replicación viral. Por ejemplo, cuando el virus del mosaico ataca a la hierba perenne Plantago (*Plantago asiática*), la planta lo aísla en una célula vegetal y salva la integridad del resto.

3.3.3. Historias Naturales: el manual de estrategias de defensa

(1) Reconocer para actuar. Si una bacteria produce un compuesto que interfiere con los procesos normales de la célula vegetal, se la llamará bacteria patógena. La bacteria no es mala ni buena, solo que para esa planta es dañina. Aun así, la planta tiene formas de defensa química, por lo que la bacteria patógena pierde parte de la virulencia. Una forma eficiente de defensa es la selectividad. Se requiere reconocer a los efectores del ataque con receptores específicos para cada química. Esto genera elicitores que desencadenan una resistencia química o física también específica. /// Un estudio con una bacteria (*Ralstonia solanacearum*) encontró una proteína (PopP2) que actúa de efector que puede manipular la inmunidad de la hierba Arabidopsis. Este efector impide que se sinteticen las moléculas defensivas, pero Arabidopsis puede genera un señuelo como receptor de inmunidad. El efector ataca al señuelo y se genera una molécula que la planta reconoce como una alarma (el elicitor) y se activa la síntesis de tóxicos (fitoalexinas). El uso de un señuelo es un sistema de monitoreo difícil de superar para el patógeno, ya que el propio efector activa la respuesta inmune. /// Otro estudio con bacterias (*Pseudomonas syringae*) encontró que la forma de inyectar proteínas tóxicas en las células vegetales es mediante un apéndice similar a una jeringa. Es un canal formado por un complejo hueco de 20 proteínas que une a la bacteria (el citoplasma) y la célula vegetal (atraviesa la membrana y la pared celular). El canal permite el pasaje de 15 a 30 efectores que pueden interrumpir las respuestas inmunitarias desviando nutrientes, lo que facilita la colonización. Las plantas pueden interferir este proceso liberando proteínas de "resistencia" que desactivan a los efectores. Son una familia de proteínas ricas en el aminoácido leucina que detectan efectores, se les unen y bloquean la replicación del patógeno. /// Otras bacterias (género *Xanthomonas*) atacan a las plantas del tomate y pimiento mediante un cóctel de 35 efectores que debilitan las defensas. Las plantas envejecen más rápido, pierden sus hojas y producen menos frutas. Por ejemplo, se encontró que una proteína (XopH) actúa consumiendo los suministros de fósforo en las células vegetales. Cuando agota el fósforo debilita la planta y facilita la entrada de las bacterias invasoras. Las plantas que se adaptaron pueden reconocer a la proteína. El resultado es que el tejido enfermo muere, se clausura el área infectada y se evita que las bacterias patógenas se diseminen. /// En otro estudio se encontró que la molécula de ATP (adenosín trifosfato) se convierte en una señal de lesión o infección cuando se encuentran fuera de las células. El ATP es una molécula básica en el transporte de energía dentro de la célula, pero cambia cuando está fuera. Esto solo ocurre cuando hay un daño, lo que motiva que se desencadenen las respuestas de defensa.



333.1. Reconocimiento (efector y elicitor). La infección de una bacteria o la mordedura de una oruga herbívora (1) produce moléculas específicas (efectores) en las células vegetales (3), sea en la superficie o en el interior. Los receptores detectan al compuesto atacante y se generan señales (elicitores, 2). En el núcleo (4) se activan los genes y se produce el ARN-mensajero (6) que se transporta hasta los ribosomas (5). Allí el ARN-m utiliza el ARN-transferencia (7) para construir las proteínas (8). Estas moléculas de alguna forma repelen la agresión.

(2) Introducir un arma nueva. Se trata de forzar un desbalance en el equilibrio. Puede ser por evolución de un nuevo compuesto, una ganancia de genes externos, por un organismo exótico o por ingeniería genética. /// Las plantas exóticas introducen nuevas armas en un ecosistema bien establecido. El Escarabajo Rojo (*Dendroctonus valens*) es una especie perforadora de la madera. En su Norteamérica nativa consume árboles muertos y moribundos, pero en China es exótico y consume pinos sanos (*Pinus tabuliformis*). El escarabajo lleva bacterias, hongos y ácaros que penetran la madera y los tejidos vasculares. Un hongo (*Leptographium procerum*) se propagó junto al escarabajo y cambió los compuestos volátiles COV de los pinos. El escarabajo detecta a los pinos por una fragancia (3-careno) que da un aroma dulce a la savia del pino. Se encontró que los árboles infectados producen 20 veces más de esta fragancia y los escarabajos son atraídos por este exceso. Así, el hongo exótico afecta a los pinos y atrae a los escarabajos dañando el sistema vascular. /// La agricultura tradicional utiliza el cruzamiento para aumentar la resistencia a los parásitos. La biotecnología acelera el proceso transfiriendo o retocando genes entre distintas especies. Por ejemplo, mediante la cruza entre la versión cultivada de la Yuca (*Manihot esculenta*) y su pariente silvestre (*M. glaziovii*) fue posible transferir una resistencia natural a una enfermedad viral. Hace 50 años este proceso llevaba décadas de trabajo. La ingeniería genética encontró los genes que producen una proteína (eIF4E) en la yuca. Mediante la biotecnológica (tecnología CRISPR) se editó la secuencia de genes para evitar su expresión (silenciamiento de genes) y resistir al virus.

(3) Generar tolerancia. En lugar de luchar se puede generar tolerancia, de forma que se acepta el problema y se minimizan las consecuencias. /// El árbol Morinda (*Morinda citrifolia*) de las islas Seychelles (Océano Indico) tiene una mosca parásita (*Drosophila sechellia*) que se alimenta y deposita sus huevos en los frutos. El árbol tiene una forma de defensa que consiste en producir

un tóxico en la fruta. El tóxico actúa sobre todos los animales, pero en particular para todas las especies de moscas del género *Drosophila*. Sin embargo, las hembras de *D. sechellia* producen seis veces más huevos de lo normal si se les administra morinda. La producción de huevos está controlada por la dopamina, de forma que un aumento de dopamina aumenta el tamaño de los ovarios y la cantidad de huevos. En esta especie de mosca la dopamina le ayuda a sobrellevar los efectos tóxicos de la fruta y aumentar la producción de huevos. /// La Caléndula (*Calendula officinalis*) libera el compuesto limoneno que actúa como repelente de la Mosca Blanca (*Trialeurodes vaporariorum*). El limoneno repele a la mosca sin matarla, por lo que es un producto químico que no genera resistencia. Este producto tiene un uso externo en agricultura ya que no afecta la calidad del resultado. Se puede ver como una competencia entre plantas ya que cuando repele a la mosca lo que hace es aumentar el ataque sobre la planta vecina.

(4) Escalar si el otro escala. La "carrera de armamentos" es una estrategia para nivelar las oportunidades. Ocurre en la simbiosis entre distintas especies o en la selección sexual entre ambos sexos. Puede ser una carrera de virulencia (ataque y defensa cada vez mayores) o de desarme (reducción o eliminación de las armas). La carrera puede ser simétrica (presión de selección en la misma dirección) o asimétrica. Por ejemplo, la competencia de los árboles por lograr el dosel del bosque es una carrera simétrica. En la asimétrica se produce una coevolución; los hongos evolucionan para infestar y las plantas para neutralizar. La escalada produce una presión selectiva que puede cambiar una simbiosis en el transcurso de generaciones. Incluso puede hacer cambios en la relación simbiótica durante diferentes etapas del ciclo de vida. Los cambios progresivos nunca deben permitir tomar el control total ya que en ese momento la relación se termina. Por ejemplo, los murciélagos tienen ecolocalización y pueden detectar a las polillas en vuelo. Las polillas desarrollaron la forma de detectar las señales de ecolocación y pueden hacer maniobras de huida o responder con clics ultrasónicos para confundir al murciélago. Los murciélagos respondieron cambiando la frecuencia fuera del rango de audición de las polillas y modulando el volumen en la medida que se acercan a la presa.

(5) Crecer más grande. El estrés puede producir un cambio del metabolismo y afectar el crecimiento. La planta puede acelerar el fortalecimiento en lugar de producir defensas. /// La oruga de una polilla (*Tecia solanivora*) es plaga de la papa comercial (*Solanum tuberosum*) en los Andes colombianos. Infesta el tubérculo de la papa, se alimenta y lo abandona para convertirse en pupa. La saliva contiene compuestos del intestino anterior que provocan un cambio de metabolismo. Cuando la saliva es detectada en un tubérculo, los otros aceleran el crecimiento, mientras el infestado no aumenta de tamaño. La planta aumenta las defensas químicas en las hojas mediante toxinas de sabor amargo (ácido clorogénico y glicoalcaloides). Esto asegura la producción de azúcar y la provisión a los tubérculos no afectados. El exceso de fotosíntesis crea almidón que se usa para producir tubérculos más grandes. Las mediciones determinaron que cuando las larvas infestan menos del 10 % de los tubérculos, la planta produce tubérculos de hasta 2,5 veces más grandes. Con el 20 % de papas infestadas, el aumento es del 100 %. Con un daño mayor al 50 % de las papas, el rendimiento es el mismo. Para el agricultor, un poco de infección aumenta la productividad de esta planta, de forma que

"un poco de lo malo puede ser bueno" (todo es cuestión de dosis).

(6) Aislar al parásito. /// En registros fósiles de helechos arborescentes en bosques pantanosos de hace 300 Ma, se observan indicios de una oruga dentro de sus hojas (frondas). Hoy día, los insectos modernos depositan sus huevos en la hoja o tallo y las plantas sellan la herida con células protectoras que también son nutritivas para las orugas. Algunos de los helechos fósiles tenían cicatrices dejadas por orugas que habían atravesado las frondas. Las orugas masticaron la hoja a su paso y dejaron heces (puntos oscuros) que contenían células llenas de resina idénticas a las células de las plantas circundantes. /// La planta Vara Amarilla (*Solidago altissima*) es infestada por una mosca (*Eurosta solidaginis*). La mosca macho usa feromonas que atraen a la hembra, se aparean, y la hembra pone los huevos fertilizados en el tallo de la planta. Cuando eclosionan las larvas se alimentan del tejido del tallo y la planta lo detecta. Se cree que la saliva de las larvas genera elicitores que desencadenan la construcción de una envoltura protectora de tejido vegetal. Este desvío de energías redunda en una baja en la producción de semilla. /// En el bosque andino-patagónico el hongo Llao Llao (*Cyttaria hariotii*) parasita troncos y ramas de los árboles del género *Nothofagus* (raulí, ñire, coihue, pellín, lenga). Este género es originario del sur de Gondwana (hace 70 Ma). El hongo es un parásito obligado que ataca el interior del árbol destruyendo los conductos vasculares que transportan la savia. El árbol genera nudos (tumores) con caminos alternativos para evitar la obstrucción de los conductos. El hongo no es atacado directamente y logra expandirse a otras partes del árbol. El hongo fructifica en verano en cuerpos de color amarillo-naranja brillante y sabor azucarado y la levadura se une al sustrato dulce (hidrato de carbono simple) en la superficie del hongo. Con el trascurso de los meses el hongo se seca y dispersa las esporas. En tanto, la levadura comienza a fermentar y transforma los azúcares en alcohol. Esto atrae a insectos (escarabajos, mariposas y moscas) que se convierten en vectores para la dispersión de la levadura. Los dispersores obtienen beneficios nutricionales de las levaduras (proteínas, lípidos y vitamina-B).

El caso de los nematodos. Los nematodos son pequeños gusanos redondos y sin segmentar. Son parásitos de las raíces y brotes de las plantas. Cuando eclosionan de los huevos se guían por los exudados de las raíces para invadirla. Perforan la superficie, migran hasta los tubos vasculares e inducen la formación de un nudo o quiste que cubre al nematodo. El nudo está formado por varias células gigantes unidas (cenocitio) y el quiste (sincitio) mediante la agregación de células y la disolución de las membranas. Estos lugares de alimentación son su única fuente de nutrientes por el resto de sus vidas. Los nematodos que forman nudos se reproducen en forma asexual y los del quiste en forma sexual. /// Una especie de nematodo (*Heterodera schachtii*) ataca a la remolacha azucarera y las coles. Ingresa por las raíces como larva, se abre camino hasta los conductos vasculares, apuñala las células vegetales logrando que se disuelvan y fusionen entre sí. La invasión provoca una respuesta inmune en la planta que destruye unas 200 células locales usando los compuestos reactivos ROS. En la zona de infección se genera la muerte celular formando una macrocélula (quiste). No está claro si los nematodos son los que liberan las sustancias que estimulan la producción de ROS, o es una respuesta natural de la planta. La fitohormona es la citoquinina. El nematodo

pierde su capacidad para moverse y se vuelve dependiente del quiste tumoral. Como resultado la remolacha produce tubérculos más pequeños, con menos raíces laterales y menor producción de azúcar (se llama "fatiga de la remolacha").

(7) Manejar los tiempos. Esta estrategia consiste en romper la periodicidad anual, anticipar o demorar los tiempos. /// Las hayas (género *Fagus*) son árboles que producen 30.000 frutos cada 4 años. Logra la madurez sexual a los 80-150 años, dependiendo de la cantidad de luz. Si viven 400 años y generan frutos en 60 oportunidades, producen 1,8 millones de frutos secos. Esta estrategia es eficiente para eludir a los ciervos y cerdos salvajes que se alimentan de sus nutritivos frutos secos (50 % de aceite y almidón). Los árboles se sincronizan para producir frutos cada varios años de forma que los rebaños de ciervos herbívoros no se establecen todos los años. Los cerdos salvajes hembra preparan sus cuerpos para una triple tasa de natalidad en esos años. Cuando llegan los frutos, los verracos engordan, y se le conoce como un año "mástil". Los agricultores desde hace miles de años conocen este fenómeno y liberan a sus cerdos domésticos en los bosques. /// La hierba Arabidopsis tiene un moho patógeno (*Hyaloperonospora arabidopsidis*) que es exclusivo de la planta. El hongo produce esporas por la noche que aparecen en las hojas con las gotas húmedas de rocío. A medida que el rocío se seca al sol, las esporas se liberan. El sistema de defensa de la planta se activa a primera hora y se anticipa al ataque de las esporas. Los genes que gobiernan esta respuesta a patógenos se activan incluso en ausencia de estímulos. /// Algunas plantas pueden permanecer en estado de latencia bajo tierra. A corto plazo pierden la oportunidad de crecer y reproducirse, pero a largo plazo evitan el peligro y extienden sus vidas. La asociación con hongos les permite obtener carbohidratos y nutrientes durante los períodos de inactividad. Puede ser eficaz ante los rigores del cambio climático: sequía, lluvias severas, incendios forestales y olas de calor. La latencia es más común cerca del ecuador, donde las enfermedades, competencia, herbívoros y el fuego son más graves. En áreas propensas a incendios, parece haber una ventaja para las plantas que brotan después del fuego. Muchas especies de orquídeas y helechos exhiben esta conducta.

(8) Entregar un peón. Las plantas tienen partes de menor importancia que pueden entregarse (p.e., nectarios extraflorales) y otras que se pueden entregar cuando pierden su valor original. /// Un estudio trabajó con diferentes combinaciones duales de orugas, áfidos y bacterias. Se encontró que la concentración de jasmonato fue más alta en las flores que en las hojas. Las plantas priorizan sus órganos reproductivos cuando son atacados. También se encontró que el ataque dual de orugas y bacterias deja a las plantas menos capaces de defenderse contra el ataque de los pulgones. /// Otro caso ocurre con una polilla (*Antipila nysaefoliella*) que come las hojas del árbol Tupelo (*Nyssa sylvatica*). A fines del verano el valor de cada hoja decae y el costo de protegerla no se justifica. Los estudios muestran que el árbol eleva el umbral para encender el sistema de defensa química, que se activa cuando el insecto minador de hojas ataca la planta.

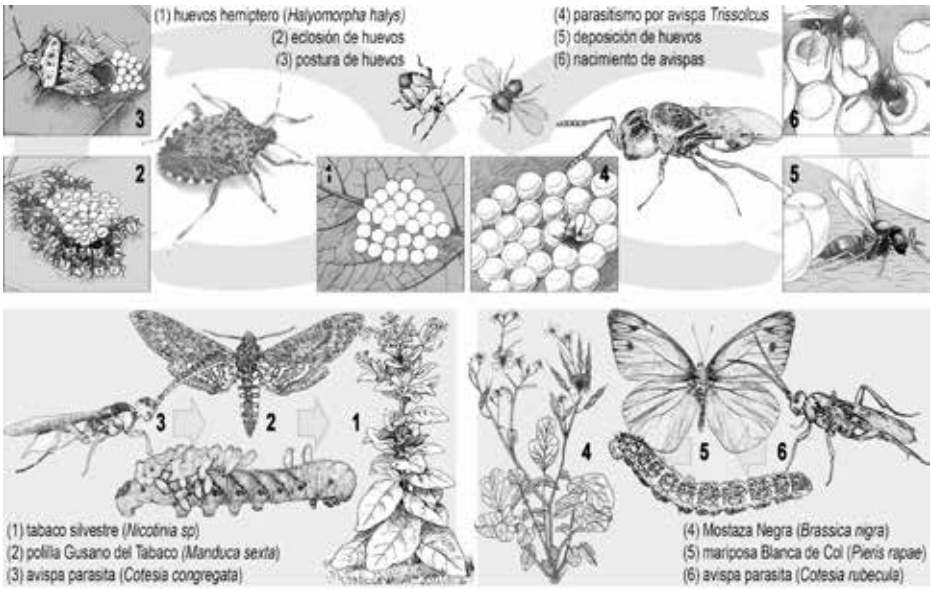
(9) Capturar los genes necesarios. Una forma de adquirir una habilidad es cooptarla de otro. Una alternativa es la transferencia horizontal de genes que provienen de otras plantas, insectos o microbios. /// Por ejemplo, los insectos que se alimentan de las plantas necesitan enzimas microbianas

(pectinasa) para degradar las paredes celulares. El insecto palo (*Timema cristinae*) produce estas enzimas gracias a que capturó los genes mediante una transferencia horizontal. Un estudio del ADN encontró que la bacteria de origen (gamma-proteobacteria) se encuentra en las hojas. El estudio genético de 1.000 especies de insectos, incluyendo 50 de insectos palo permitió calcular que la transferencia de los genes de la bacteria ocurrió entre 110 y 60 Ma atrás.

(10) Confundir al oponente. /// El escarabajo de la papa (*Leptinotarsa decemlineata*) es un herbívoro que ataca a las plantas de tomate, berenjena y papa. No tiene glándulas salivales por lo que regurgitan secreciones con bacterias intestinales para comenzar la digestión de las hojas. Un estudio encontró que los compuestos químicos de defensa de la planta son diferentes para el escarabajo y para las bacterias. Contra el escarabajo el mediador es el ácido jasmónico que suprime la digestión y el crecimiento del insecto. Lo que hace es inducir la producción de inhibidores de proteínas digestivas (proteasa y polifenol oxidasa). En cambio, contra las bacterias patógenas el mediador es el ácido salicílico. El estudio de las bacterias en las tripas del escarabajo encontró 22 tipos de compuestos y algunos suprimían la respuesta de la planta contra los escarabajos. Las bacterias defienden al escarabajo en una estrategia de "desvío de las defensas". /// Otra variante consiste en "generar una confusión sensorial". La Mosca Blanca (*Trialeurodes vaporariorum*) utiliza su sentido del olfato para ubicar las plantas del tomate. Se alimenta empujando su boquilla (estilete) hacia la hoja hasta llegar al floema desde donde se extrae la savia. Además, puede ser un vector para los virus que atacan a la planta. La mosca segrega una melaza por el ano que deposita en las hojas y donde se desarrollan hongos (fumagina). Esto impide la fotosíntesis en esa parte de la hoja y la planta se debilita. Un estudio las expuso a un aroma embriagador de pepino, calabacín, berro, sandía, col y frijol. Se determinó que los insectos se desorientaron por un tiempo de unas 15 horas. Resulta más efectivo que las plantas tengan un cóctel de compuestos a uno solo muy poderoso.

(11) Combinar fuerzas. Una estrategia exitosa con una especie puede no serlo cuando son varias /// Hay cientos de especies de áfidos y casi todos se alimentan de savia del floema. Un estudio trabajó con dos especies (género *Rhopalosiphum*) que atacan las plantas de trigo. En ausencia de virus, el áfido *R. padi* es el primero en invadir las plantas de trigo y luego llega *R. maidis*. Si en cambio *R. maidis* llega primero, el éxito de *R. padi* se ve obstaculizado. Pero, cuando *R. padi* es portador del virus de la cebada (BYDV), todo cambia. La acción del virus produce varios resultados: induce un aumento en los nutrientes (azúcares, esteroles y aminoácidos), puede cambiar la anatomía de las hojas, facilita el ataque de pulgones (medido en tiempo en alcanzar los conductos vasculares) y hacen que los áfidos se alimenten por más tiempo. El virus parasita al áfido, pero ayuda a su propagación; por esto la relación virus-áfido es un mutualismo visto desde el punto de vista de la planta.

(12) Recurrir a un aliado. El néctar contiene múltiples metabolitos secundarios como alcaloides (nicotina y anabasina), glucósidos iridoides (catalpol) y terpenos (timol). Ayudan a reducir la infección de parásitos en los abejorros y abejas, que son los aliados de las flores. Cultivar plantas en los campos agrícolas es como poner un botiquín natural a mano para los polinizadores. /// Un estudio inoculó un parásito intestinal (*Crithidia*



333.2. Las avispas como aliadas. Los hemípteros (*H. halys*) infestan a los frutales (arriba-izquierda). Las avistas (*Trissolcus sp.*) parasitan con sus huevos a los huevos de los hemípteros (arriba-derecha). La planta puede atraer a las avispas mediante olores cuando es atacada por hemípteros y así logra un control biológico y natural de la plaga. Las avispas también parasitan a otras plagas de las plantas como las orugas herbívoras de mariposas y polillas. /// Los huevos de las avispas se depositan en el interior de las orugas. Luego se produce una manipulación química del ciclo de vida de las orugas. Por ejemplo, la avispa *C. congregata* (abajo-izquierda) manipula el ciclo de la oruga para extender los tiempos mediante una sexta etapa larvaria supernumeraria. Pero en el caso de la avispa *C. rubecula* (abajo-derecha) se detiene el crecimiento de la oruga en la tercera o cuarta etapa larvaria. Estos cambios en la fisiología de la oruga afectan la saliva de la oruga, por lo tanto a la herbivoría y a la respuesta de las plantas.

bombi) en abejorros para ensayar ocho sustancias del néctar. Se encontró que los metabolitos secundarios redujeron entre 61 y 81 % la carga de parásitos. En particular el Geranio produce un compuesto en los pétalos que ataca al Escarabajo Japonés (*Popillia japonica*). Este escarabajo es exótico en América y se cree que llegó en 1912. El estudio encontró que después de 30 minutos de la ingesta, la sustancia química paraliza al herbívoro. Aunque el químico se neutraliza en pocas horas, durante este tiempo el escarabajo queda a merced de sus propios depredadores. Es una estrategia de "actuar y sentarse a esperar". /// Otro caso ocurre con la planta de arroz (*Oryza sativa*) que es infestada por una chicharra (el hemíptero *Nilaparavata lugens*) que se alimenta de la savia de los tallos. Pone sus huevos en las hojas taponando los conductos vasculares. Además, transporta virus que infectan la planta. Entonces, la planta emite una sustancia COV (S-linalol) que atrae a las avispas parásitas (*Anagrus nilaparvatae*) que ponen

sus huevos dentro de los huevos de las chicharras. Un estudio trabajó con plantas que no producían S-linalol y tenían más del doble de chicharras hembra. También tenían menos avispas y menos arañas depredadoras. El efecto de atracción duró entre 6 y 24 horas después de la infección.

(13) Usar armas protegidas. Las defensas tóxicas también pueden atacar a las plantas. Hay varias formas de protegerse de los propios tóxicos. Por ejemplo, mantener el tóxico aislado en una vacuola o guardarlo en un estado inactivo y activarlo cuando llega el momento. /// El tanino se acumula en una vacuola en los cloroplastos hecha de tres capas de doble membrana para evitar accidentes fatales para la célula. Tal es el peligro de este compuesto. Los taninos inhiben la digestión en los herbívoros y desnaturalizan (desactivan) las proteínas. Las plantas producen taninos para disuadir a bacterias y hongos y protegerse contra los rayos UV. Otro caso es el látex que se almacena en canales dedicados (laticíferos). /// Muchas plantas (manzanas, almendras, etc.) contienen un compuesto que puede producir cianuro y ser tan malo para el depredador como para la propia planta. Por eso se almacena unido a un azúcar, lo que lo vuelve seguro. Algunas plantas también almacenan una proteína que puede separar el azúcar del cianuro, lo que activa el tóxico (es la "espoleta de detonación"). Un problema es que el calentamiento global puede volver a algunos alimentos más tóxicos por activación prematura de las toxinas. Por ejemplo, la yuca (mandioca) es un alimento que consumen 500 millones de pobres en el planeta. El aumento de CO_2 aumentará el nivel de cianuro en las hojas de la yuca. Las hojas y raíces contienen glucósidos que se descomponen cuando se mastican o se trituran, lo que libera el tóxico (cianuro de hidrógeno). Un estudio encontró que el 9 % de los nigerianos sufren alguna forma de intoxicación por cianuro por comer este tubérculo.

(14) No reconocer al tóxico propio. /// La canavanina es un aminoácido que no se usa en las proteínas, pero es similar y se confunde con la arginina. Algunas leguminosas usan la canavanina como almacén de nitrógeno en las semillas y como arma de ataque. La canavanina es tóxica para las orugas de insectos herbívoros. En los insectos el ARN de transferencia que se une al aminoácido arginina no puede distinguirlo de la canavanina. Cuando la canavanina reemplaza a la arginina en las proteínas, se desnaturalizan porque tiene una estructura terciaria modificada y con una actividad biológica reducida. Las leguminosas que producen canavanina atacan a los insectos herbívoros y se protegen gracias a que son inmunes. Las plantas tienen ARN-transferencia que no se une a la canavanina y por lo tanto no lo pueden usar para sintetizar proteínas en los ribosomas. Sin embargo, algunos herbívoros desarrollaron una forma de protección similar a las plantas.

3.3.4. Las estrategias de defensa: el mimetismo

Las variedades de mimetismo. En la misma forma en que la simbiosis tiene una variedad de alternativas, cuya clasificación no describe el grado de complejidad, en el mimetismo ocurre lo mismo. Se diferencia entre mimetismo (ser vivo que se asemeja a otro ser vivo) y cripticismo (ser vivo similar a algún objeto). El automimetismo es una variante donde una parte del cuerpo se mimetiza con otra más vulnerable. Por ejem-

plo, las mariposas y peces que presentan manchas en forma de ojos en las alas y la cola y que asemejan la cara del animal. Otra variante es cuando un miembro más débil se mimetiza con el más fuerte. El mimetismo agresivo ocurre en algunos depredadores y parásitos que se mimetizan de especies inofensivas. En las aves existe el mimetismo auditivo (imitación del canto o llamadas). En las orquídeas algunas flores se mimetizan con la forma de la hembra de los insectos para atraer a los machos. Los colores llamativos y algunos mimetismos advierten de la toxicidad. Sin embargo, si cada depredador individual tiene que probar para aprender, no está claro cómo tuvo la oportunidad de evolucionar un juego de colores. /// Un estudio con el ave Carbonero Común (*Parus major*) permitió observar que, si un individuo rechaza un alimento, el que observa también aprende la lección. Es un ejemplo de "transmisión social". Sin esta variante, la evolución de una coloración de advertencia en los insectos y plantas sería imposible. En una obra anterior del mismo autor de este libro se trataron varios ejemplos de transmisión cultural en aves (p.e., Gallaretas).

Los fósiles. El mimetismo debe ser muy antiguo porque la selección natural aprovecha estas oportunidades. Un cambio mimético que resulta beneficioso se propaga. /// En un ámbar de 100 Ma de Birmania se plasmó un posible caso del mimetismo de insectos con plantas hepáticas. Se encontraron larvas de insectos (crisopas) adaptadas para imitar a las plantas hepáticas. Tienen placas laterales en el tórax y abdomen que simulan hojas. Es el único caso conocido entre las crisopas con esta particularidad en las larvas. Esta modificación coincide en forma grosera con algunas hepáticas de la época. Es una estrategia única y que no persistió en el linaje. Las hepáticas eran muy diversas y abundantes en el bosque conservado en ámbar. Crecían en las hojas y corteza de los árboles y las larvas vivieron en árboles cubiertos de hepáticas. /// En otro caso, un insecto fósil de 126 Ma (*Cretophasmomima melanogramma*) de Mongolia parece simular una planta pariente del ginkgo (*Membranifolia admirabilis*) del mismo lugar. Las alas tienen líneas oscuras paralelas y en la posición de descanso tendrían forma de lengüeta que oculta el abdomen. Esto sugiere un mimetismo entre el insecto y la hoja. La diversificación de las aves y mamíferos pequeños que se alimentaban de insectos pudo haber desencadenado la adquisición de esas defensas primarias.

(1) Sobre el uso de colores. Hay muchas oportunidades de usar el mimetismo: atraer o repeler, desorientar o ponerse en evidencia. Un cactus (*Avonia papyracea*) parece tener dos mimetismos diferentes: desde lejos tiene apariencia de excrementos de pájaros y desde cerca parece escamas de serpiente. Un grupo de plantas con hojas suculentas del sur de África (familia *Aizoaceae*) antes de la floración, asemejan un montón de guijarros verdes o grises. También la planta suculenta Piedra Viva (género *Lithops*) con 109 especies, es parecida a las rocas que la rodean. Otro caso es una planta (*Corydalis hemidicentra*) cuyas hojas coinciden con el color de las rocas donde crece. Diversas poblaciones en distintos lugares se ven diferentes. Parece que pueden producir los colores correctos mezclando algunos pigmentos. Solo en la región del Himalaya, en China, este camuflaje evolucionó en más de 15 familias. Otras plantas pueden combinarse con el fondo, producir marcas de coloración con apariencia de bordes y límites falsos, otras pueden cubrirse de arena. En todos los casos la estrategia tiene un costo ya que la fotosíntesis se basa en el color verde y simu-

lar otro color significa renunciar a parte de la alimentación.

El caso de las polillas. Una polilla (*Biston betularia*) tiene dos formas (pálida y oscura) dependiendo del bosque de abedules (limpio o contaminado). Es un caso famoso acerca de como la selección favorece a quien trata de pasar inadvertido para las aves. Se llama "melanismo industrial" y consiste en tomar una forma oscura en áreas donde la contaminación (hollín) oscurece los árboles. La forma pálida (moteada) está camuflada para simular el liquen que crece en la corteza de los árboles de aire limpio. /// A fines del siglo 19 la versión oscura de la polilla era la más abundante, pero a fines del siglo 20 se recuperó la versión clara. Esto se debe a la disminución de la contaminación industrial en Inglaterra por la legislación de aire limpio que redujo los niveles de hollín. Un estudio pudo medir que la tonalidad correcta tiene un 21 % más de posibilidades de sobrevivir a la captura por las aves. Es natural: hay dos tipos de colores y la que es menos consumida prevalece.

(2) Sobre el uso de formas. Una forma de camuflaje consiste en simular huevos o daños en las hojas para evitar el desove de los congéneres. Los insectos prefieren hojas intactas para la postura a fin de evitar la competencia entre orugas (etapa larval de los insectos). Por ejemplo, el Mburucuyá (*Passiflora incarnata*) muestra manchas de color amarillo que se interpretan como similares a huevos de mariposas (género *Heliconius*). Esto induce a las hembras a buscar otro lugar de desove. Otro caso ocurre en una planta (género *Caladium*) de Sudamérica, a la cual se le atribuye modificar el patrón de sus hojas para que parezcan signos de una enfermedad. Se asemeja a los daños que produce la oruga de una polilla y serviría como disuasión a la postura de huevos. /// Un estudio analizó 119 especies de Escarabajos Pulga (sobre 9.900 en total). Se encontró que producen agujeros en las hojas con formas similares a sí mismos. Un depredador podría confundir los agujeros con escarabajos y tener una oportunidad de no ser comido. Los agujeros son pequeños, lo que evade las defensas químicas de la planta. La estrategia parece haber evolucionado en forma independiente en diferentes líneas. /// En otro estudio se trabajó una margarita (*Gorteria difusa*) que florece en 14 formas distintas, algunas marcadas con puntos negros que pueden ser miméticos de insectos. La variedad de puntos de la flor podría reflejar diferencias geográficas o evoluciones paralelas y convergentes por diferentes mutaciones. Los machos de una especie de mosca (*Megapalpus capensis*) intentan aparearse con esta flor porque imita a las hembras. La ausencia de manchas lleva a una menor visita de moscas macho. Un estudio encontró que los machos son bastante perceptivos y aprenden de sus errores. En cada oportunidad será más difícil que caigan en la trampa. En otro estudio, las avispas engañadas por una orquídea australiana olvidaron su lección después de 24 horas. Lo que sugiere una memoria de medio plazo. /// Una palma (*Reinhardtia gracilis*) tiene hojas con puntas irregulares con agujeros en el centro. Un estudio observó que los insectos apenas tocaron la palma, mientras comían plantas de otras especies. Sin embargo, cuando se ofrecieron trozos pequeños de hojas, los saltamontes preferían la palma. Se concluyó que, aunque parecían ser más sabrosas, la forma de hoja las protege.

(3) Sobre el mimetismo químico (olores). Una planta suculenta (*Stapelia asterias*) del desierto al sur de África, tiene flores con pétalos rojos peludos y arrugados

que recuerdan a la carroña. Además, expele un fuerte olor a carne podrida. Las moscas son atraídas por la flor para alimentarse y desovar. Las moscas engañadas abandonan la flor, pero con el polen a cuestas. También la Col Mofeta (*Symplocarpus foetidus*), tiene un aroma repugnante que atrae moscas y escarabajos que actúan de polinizadores. Un caso diferente ocurre con las orugas de unas mariposas (género *Arhopala*) que se desarrollan en plantas específicas (género *Macaranga*). Estas plantas viven en simbiosis con las hormigas plantares. Las orugas no son atacadas por las hormigas y se cree que se mimetizan químicamente para ser aceptadas en este entorno protegido. /// Un estudio analizó una enredadera (*Ceropegia sandersonii*) que tiene flores que engañan con su olor a las moscas polinizadoras. El olor de la flor simula las feromonas de las abejas y atrae a las moscas (género *Desmometopa*). Las moscas son los polinizadores y comen las entrañas de las abejas. La forma de la flor hace que la mosca quede atrapada en su interior y solo puede escapar cubierta de polen cuando la flor muere. El estudio comparó los compuestos del aroma de la flor con las feromonas de las abejas durante ataques simulados. Ambos tienen varios compuestos en común y las moscas se sintieron atraídos por una mezcla de los compuestos compartidos. Una de las sustancias químicas emitidas por las abejas es un anestésico (heptanona). Casi la mitad de los compuestos liberados por las flores coinciden con los de las abejas. /// Una planta (*Aspidistra elatior*) endémica de una isla en Japón (isla Kuroshima) imita a los hongos y atrae a mosquitos como polinizadores. Durante dos años se siguieron las visitas a las flores en su hábitat nativo (día y noche). El Mosquito Hongo puede ser engañado por la forma de seta de la flor y por el olor a humedad que emiten.

(4) Sobre la imitación del fenotipo. /// Algunas plantas pueden mimetizarse completamente con otra planta. El centeno (*Secale cereale*) fue cultivado en agricultura hasta que el trigo lo reemplazó. Entonces comenzó una evolución que imita las características del trigo. El centeno ahora es una planta anual, perenne y muy resistente. La evolución se logró porque el centeno se convirtió en "mala hierba" dentro del cultivo del trigo y era quitado por el agricultor. Las plantas más parecidas al trigo tenían una selección positiva, y quedaban en la plantación. Es una variante de generación de resistencia a un "herbicida mecánico" (selección artificial). Un caso similar ocurrió con los imitadores del arroz. Esto llevó a la generación de plantas de arroz con hojas púrpuras mediante la manipulación genética para diferenciarlos. Pero, la hibridación entre plantas púrpuras y el resto provocó un nuevo tipo sin productividad y el proyecto se abandonó.

El caso de Passiflora. /// La enredadera herbácea Pasiflora (género *Passiflora*) y las orugas de mariposas (género *Heliconius*) llevan una variada coevolución antagónica. Algunas especies de la planta producen compuestos químicos contra las orugas, otras tienen defensas mecánicas y algunas, camuflajes. En particular, una especie (*Passiflora adenopoda*) desarrolló puntas mecánicas (tricomas enganchados) que pueden perforar las orugas de las mariposas (*Heliconius charithonia*). La mariposa, que se alimenta de polen y néctar, desarrolló formas para superar estos tricomas y poder alimentarse de la planta. /// En cambio, otra especie (*Passiflora cyanea*) recurre a la mímesis para eludir a las mariposas (*Heliconius ethilla*). La planta tiene néctarios extraflorales que son similares en forma y color (miméticos) a los huevos de la mariposa. De esta forma las hembras evitan poner sus huevos en la misma planta,

porque las larvas jóvenes son a menudo caníbales. Esto evidencia que las mariposas usan señales visuales para seleccionar la planta adecuada. Hay una hipótesis que dice que la pasiflora podría dificultar la detección mediante variaciones en la forma de las hojas. El néctar de los néctarios extraflorales atraen además a las hormigas que se alimentan de huevos y orugas de las mariposas.

El caso de Voqui Blanco. Esta enredadera (*Boquilla trifoliolata*) se encuentra en la Patagonia Andina. Se camufla de una forma única, imitando las hojas de los diversos árboles en los que se apoya. No es una planta parásita, sino que usa al anfitrión para despegar del suelo del bosque. Desarrolla una variedad de formas miméticas (tamaño, grosor, forma y color de las hojas) y se adapta a los distintos árboles por donde trepa. Además, imita el follaje variado más cercano en forma adaptativa. /// Un estudio observó 12 especies de árboles anfitriones, con 45 cepas de la enredadera. Se midieron 11 rasgos (ángulo, grosor, longitud, perímetro, área, color, etc.) y se encontró que 9 de los 11 rasgos indicaban una simulación del anfitrión. Se contabilizó que el mimetismo redujo la tasa de herbivoría de hojas. La mayor herbivoría ocurría en las plantas que se treparon en anfitriones sin hojas. Una hipótesis dice que recibe los compuestos volátiles del anfitrión, lo que induce un cambio fenotípico en sus hojas. Otra posibilidad se refiere a la transferencia horizontal de genes.

(5) Sobre el uso de cobertura. Algunas plantas tienen superficies pegajosas a las que se adhiere la arena y otros materiales. Una hipótesis dice que el recubrimiento protege a la planta contra insectos herbívoros. /// Un trozo de ámbar con 35 insectos de hace 100 Ma muestra que la técnica de cubrirse con materiales es muy antigua. Los insectos se cubrieron con residuos de plantas, granos de arena, restos de sus presas, fibras de madera y polvo. Parece que una oruga de crisopa (orden *Neuroptera*) cazó un pseudoescorpión, usó sus piezas bucales para succionarlo y puso los restos de la presa en su espalda. En el ámbar, el contorno de la crisopa es irreconocible y se parece a un pseudoescorpión muerto. En otro fósil, una oruga se cubrió con granos de arena, tal vez para protegerse contra las picaduras de arañas. Los hay que están cubiertos con residuos de plantas. /// Un estudio trabajó con una Verbena (*Abronia latifolia*) que vive en las playas y se cubre de arena. Se les quitó la arena y se colocaron orugas comedoras de hojas. Se encontró que el 80 % de las orugas preferían el follaje limpio. Al comer arena se dificultó su desarrollo. Las disecciones revelaron que sus tripas estaban llenas de arena no digerible. La arena áspera también erosionó las mandíbulas de las orugas. /// Una planta (*Aquilegia eximia*) tiene una superficie pegajosa y se la ve cubierta de carroña porque atrapa pequeños artrópodos en su tallo, hojas y flores. También alberga a insectos omnívoros y carroñeros que comen a los artrópodos muertos. Su principal depredador herbívoro es la oruga de una polilla (*Heliothis phloxiphaga*). Un estudio colocó trozos de tallo y hojas en una placa de Petri cubierta con una malla y pegamento, en prados cerca de donde crece la planta. Los platos atraparon un 21 % más artrópodos que los de control. Las plantas parecen atraer artrópodos con productos volátiles. Luego se comparó el efecto de la carroña de artrópodos en las plantas y se encontró que las plantas con artrópodos muertos tenían un 74 % más de insectos depredadores. También se midió un 80 % menos de daño por orugas.

3.4. Conducta: cooperar o traicionar

3.4.1. El dilema de la teoría de juegos

La "Tragedia de los Comunes" o "Dilema del Bien Público" es una vieja parábola (1833) con un enfoque malthusiano sobre la imposibilidad del crecimiento permanente. Cuenta de un pastor de ovejas que decide introducir una oveja adicional en un prado comunal. Así obtiene un pequeño beneficio marginal, con un efecto negativo casi imperceptible en el pasto. Pero, como el resto de los pastores sigue el ejemplo, el resultado es el agotamiento del pasto (el bien público). El razonamiento usado es el siguiente: "lo poco que yo lo uso, no lo agota", "si no lo uso yo, lo usará otro" y "de todas formas el bien es renovable". En 1968 se reformuló como un aviso sobre los peligros de la superpoblación: el control poblacional para defender el ambiente, una responsabilidad ambiental individual y una justificación de la propiedad privada o de la estatización de recursos comunes.

Cooperar o traicionar. En una población simbiótica cooperativa un miembro puede cooperar conservando el bien público o ser egoísta y traicionar consumiendo sin hacer un aporte. Cuando se trabaja con un bien limitado, para que algunos se beneficien, otros deben renunciar a una parte. Es el clásico dilema entre cooperar o traicionar que se estudia en la Teoría de Juegos ("dilema del prisionero"). Se refiere a los intereses egoístas a corto plazo del individuo que son incompatibles con los intereses colectivos a largo plazo.

Una comunidad de tramposos colapsa. /// Un estudio con Levadura de Panadería (*Saccharomyces cerevisiae*) encontró que si la colonia está dominada por tramposos es más probable que se extinga. Se encontró un gen (SUC2) que produce la enzima invertasa que descompone la sacarosa liberando glucosa y fructosa que pueden ser usadas por la levadura en la colonia. Los "tramposos" son células que no tienen el gen y se midió que si superan el 90 % de la población es probable que la colonia se extinga cuando hay escasez de sacarosa. Esto lleva a ciclos de cooperación y explotación. La población fluctúa en espiral hacia una posición de equilibrio con una mezcla estable de cooperadores y tramposos.

El bien público entre bacterias. En la rizósfera hay una comunidad de múltiples plantas (raíces), hongos y bacterias que mantienen un intercambio de metabolitos. En este mundo es ventajoso dividir el trabajo de los procesos metabólicos en lugar de hacer todas las funciones bioquímicas. Se puede ahorrar energía y ser más eficientes. Lo que produce un miembro se considera un bien común que se comparte en el medio extracelular. Esto facilita la existencia de los egoístas que no contribuyen a la producción de metabolitos. /// Un experimento con comunidades unicelulares en placas bidimensionales encontró que las bacterias que traicionan pueden ser excluidas. Solo pueden existir en el límite de las colonias. Las bacterias que cooperan forman el grupo central de células y excluyen a las egoístas. Por ejemplo, una especie de bacteria (*Pseudomonas aeruginosa*) produce un péptido (pyoverdina PVD) que se une al hierro (es sideróforo). El hierro es un nutriente esencial y difícil de obtener. Las bacterias

tramposas no producen PVD, pero tienen el receptor para recolectar la molécula con el hierro. Para las bacterias que cooperan la secreción de PVD tiene un costo de aptitud física cuando el suministro de carbono o nitrógeno es limitado. Las que traicionan ahorran energía, pueden crecer más y más rápido. Pero también se sabe que esta estrategia no es evolutivamente estable, el sistema colapsa, porque cuando los tramposos se engañan entre sí, no tienen futuro.

El caso de los plaguicidas. Los agricultores tienen el dilema de controlar o no las plagas. El bien común es el plaguicida y la pérdida, que genera resistencia en las malas hierbas e insectos herbívoros. La toma de decisiones sobre aplicarlo o no utiliza indicadores como la percepción de amenaza de la plaga (historia de años anteriores, comentarios de vecinos), la disponibilidad de plaguicidas efectivos, los costos, la esperanza de obtener ganancias con la cosecha, etc. Todos los agricultores de una región tienen indicadores similares y pueden crear una respuesta coordinada aun sin cooperar en forma explícita. Si un agricultor decide aplicar un plaguicida, pero los vecinos no lo hacen, sus acciones se diluyen ya que la plaga puede prosperar en campos vecinos.

El caso del Picudo Algodonero. Este escarabajo (*Anthonomus grandis*) ataca al capullo del algodón. Pasa el invierno en los campos en barbecho (sin cosechas) y retorna a las plantaciones en la próxima siembra. Un agricultor que no fumiga puede afectar a sus vecinos al convertirse en hospedador de la plaga. En cambio, si se está inmerso en campos que usan plaguicidas, un agricultor puede beneficiarse no aplicándolo (obtiene el beneficio sin pagar el costo). Pero, si nadie aplica el plaguicida, todos sufrirán las consecuencias de la plaga. Una "estrategia estable" sería coordinar esfuerzos mediante organizaciones paritarias (aunque algunos puedan traicionar las decisiones conjuntas más tarde). El beneficio que obtiene un agricultor depende de las acciones de los demás. El principio de "percepción de riesgo" es crucial: si se subestima el riesgo, la plaga puede florecer y si se exagera, la plaga puede generar biotipos resistentes. La resistencia es el resultado del uso generalizado y desmedido. Entonces el bien común (plaguicida) sucumbe ante el intento de maximizar el beneficio. Sea un plaguicida (herbicida) o antibiótico, la situación es similar.

El caso de los áfidos. Los áfidos son parásitos que se alimentan introduciendo una pieza bucal en el tejido vascular de las plantas. Pero necesitan formar simbiosis con bacterias porque la savia de las plantas no tiene todos los aminoácidos que requieren. Las bacterias están contenidas en células especializadas y tienen acceso a los huevos del pulgón. Así hay una herencia por transmisión vertical de bacterias simbiontes a las crías de áfidos. Las cepas bacterianas se benefician al ayudar a los áfidos a poner mayor cantidad de huevos. Aun en un sistema como este, puede surgir el engaño entre diferentes cepas de bacterias compitiendo entre sí. Los ganadores pueden no ser los más beneficiosos para el anfitrión, a menos que el anfitrión pueda favorecer a una cepa en especial. Este problema de competencia entre simbiontes se alivia por el hecho de que solo una fracción pequeña de bacterias simbióticas llega a la siguiente generación. Este cuello de botella significa que una mutación que ofrece una ligera ventaja en una cepa no mejora en mucho las posibilidades de llegar a la próxima generación.

El caso del muérdago. Se llama hemiparásita a la planta que puede generar algo de

fotosíntesis (p.e., muérdagos) y holoparásita a la que abandonó este proceso por completo (p.e., *Cuscuta*). Hay unas 1.300 especies de muérdagos que evolucionaron en cinco diferentes grupos de plantas. En Argentina el muérdago criollo Liga (*Ligaria cuneifolia*) se une a diferentes árboles (espinillo, tala) y es polinizado por picaflores y otras aves. Los muérdagos elaboran sus propios azúcares por fotosíntesis, pero toman agua y minerales desde el sistema vascular de la planta soporte. Perdieron la genética para respirar, así que no pueden metabolizar la glucosa y producir ATP (adenosín trifosfato), una molécula central en el sistema energético. Es un caso único entre los eucariotas pluricelulares. Para sobrevivir realizan glucólisis, que consiste en la oxidación de la glucosa liberando energía y dos moléculas de piruvato como residuo. Este proceso es doce veces menos eficiente que el que se realiza en las mitocondrias mediante ATP. De todas formas, una planta parásita se apropia de los azúcares (glucosa) aunque el sistema es poco eficiente y ofrece pocos excedentes. Para los animales, el muérdago resulta ser una fuente confiable de alimentos todo el año (hojas carnosas, néctar y bayas). Tiene una fruta sabrosa, llena de aminoácidos, grasas y azúcares. La dispersión de semillas la realizan las aves porque al frotarse contra las ramas se le adhieren las pegajosas semillas. De las semillas salen las raíces capaces de absorber la savia de las ramas del árbol anfitrión. Las aves dispersoras de semillas que son especialistas en frutos de muérdago permanecen en el área y son malos dispersores. Las semillas no viajan a zonas nuevas no infestadas, tienen una dispersión concentrada y afecta al mismo árbol aumentando la carga de muérdago en sus copas. Son las aves generalistas las que mantienen las interacciones ecológicas a largo plazo del muérdago con árboles no infestados.

El beneficio de las parásitas. Las plantas parásitas en general y el muérdago en especial son buenos para controlar las poblaciones de ciertos árboles e impulsar la diversidad. Pueden retrasar el crecimiento de los árboles, aunque rara vez los matan. /// Un estudio extrajo 5.500 plantas de muérdago de 17 parches de bosques de eucaliptus. Unos tres años más tarde, donde se eliminó el muérdago se había perdido más del 30 % de las aves, la mayoría insectívoros terrestres. Las hojas de muérdago son muy nutritivas y al desprenderse enteras fomentan la proliferación de microbios e insectos en el suelo. /// En otro estudio se trabajó con la hemiparásita Cresta de Gallo (*Rhinanthus minor*) que roba nutrientes de las raíces vecinas. Se manipuló la población en las praderas de heno para evaluar el impacto sobre la biodiversidad del pastizal. Se encontró que su presencia incrementa la abundancia de animales (caracoles, mariposas, avispas y arañas) y reduce la biomasa vegetal de las plantas dominantes. El número de invertebrados casi se duplicó, de forma que la manipulación de una sola especie de planta no-dominante causó cambios sustanciales en cuatro niveles tróficos. /// En los arrecifes de coral viven protistas que son parásitos intracelulares de los corales (*Apicomplexa*). Se identificó un miembro que produce clorofila, pero no hace fotosíntesis. Los estudios indican que ciertos organismo (se los llamó *Corallicolido*) tienen los cuatro genes necesarios para producir biosíntesis de clorofila. Evolucionaron de ancestros fotosintetizadores de vida libre, pero no se sabe cómo pasaron al parasitismo. Estos organismos solo se conocen por el estudio del ADN ambiental ya que no tienen vida fuera de las células.

El Roble y sus dos parásitos. Una avispa parásita (*Belonocnema treatae*) pone sus huevos en la parte inferior de las hojas del

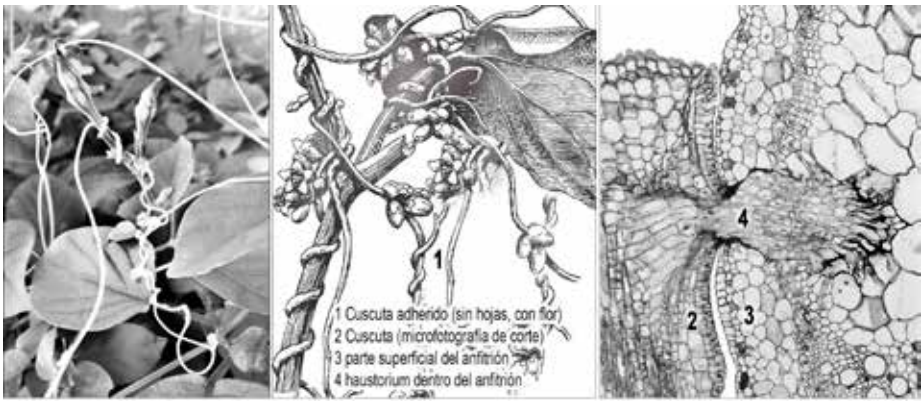
Roble (*Quercus lobata*). Junto con los huevos deposita una mezcla de veneno y proteínas por lo cual el árbol genera una esfera de material rígido que protege los huevos. Encerrada en esta agalla, la larva se alimenta de los nutrientes de la red vascular de la hoja. El interior de las agallas es un ambiente abiótico predecible. En tanto, una vid parásita (*Cassytha filiformis*) envía sus raíces entre las agallas. Si la vid tiene éxito, ataca a la avispa y la mata. /// Un estudio analizó 51 muestras disecadas de agallas atacadas por la vid. En 23 había una avispa adulta momificada en el interior. Pero en 101 agallas intactas, solo dos contenían una avispa muerta. Lo que prueba la causalidad. Este caso describe dos especies diferentes de parásitos de un árbol que interactúan en forma antagónica. Se estima que hay 1.300 especies de avispas que forman agallas y más de 4.000 de plantas parásitas, por lo que este caso es la punta de un iceberg de interacciones multinivel.

3.4.2. Estudio de casos: *Cuscuta* y *Orquídeas*

1. LAS CONEXIONES DE CUSCUTA

Lo básico de *Cuscuta*. Este género de plantas parásitas tiene un nivel muy bajo de clorofila y no tienen hojas, son tallos desnudos. Hay unas 200 especies donde algunas (*Cuscuta reflexa*) hacen algo de fotosíntesis y otras (*C. europea*) dependen por completo del parasitado. La germinación puede ocurrir sin un anfitrión, pero debe encontrar uno muy rápido. Tiene 5 a 10 días de reservas de alimento en el embrión (cotiledón). La fotografía *time-lapse* muestra cómo se retuercen en un barrido circular (nutación) buscando a tientas y siguiendo pistas químicas. El movimiento circular ocurre cuando una brote no crece de manera uniforme en toda la circunferencia, sino que las células en un lado se alargan más rápido que del otro. Cuando se adhiere a una planta, despliega apéndices (haustorios) que penetran el sistema vascular. Cuando dos brotes se cruzan extienden los haustorios de forma que se genera una red de ramas (un caso de autoparasitismo) de tres dimensiones. Esta red puede abarcar varios anfitriones y propagar virus. Si bien adquieren los recursos casi sin costo, también resultan escasos, por lo que deben dosificarlos. Un lugar para ahorrar es en las semillas que son diminutas y adaptadas a la dispersión por el viento.

La lucha por aferrarse. /// Un estudio colocó una planta de cuscuta con una planta de tomate conectadas por un tubo que permitía el paso de compuestos volátiles COV. Se determinó que cuscuta no crece al azar ya que encontró la planta de tomate accediendo por el tubo. Se encontró que el compuesto de guía es un terpeno (mirceno) que además del tomate está en la resina de las coníferas. /// En otro estudio con cuscuta (*C. pentagona*) se le permitió elegir entre una planta de tomate y otra de trigo. Se observó una preferencia hacia el tomate (*Solanum lycopersicum*), quien activó sus defensas (ácido jasmónico y ácido salicílico). Es probable que el tomate detecte señales de las proteínas de cuscuta y genere elicitores que desencadenan la producción de los ácidos. En la planta de tomate un parche de células se alargó y formó una costra que intentó detener al intruso. Además, el tomate tiene una respuesta pasiva mediante tricomas en el tallo que reducen la adherencia de la cuscuta. Hay evidencia de que individuos de esta especie de cuscuta luchan entre sí por los recursos.



342.1. La parásita *Cuscuta* es una enredadera sin hojas que se adhiere al tallo del anfitrión y se extiende en su interior (haustorium a la derecha). Cuscuta se aferra a varias plantas vecinas e intercambia compuestos (metabolitos, proteínas y ARNm) con los anfitriones. /// Por ejemplo, los glucosinolatos (GS) de Arabidopsis se pueden propagar por las parásitas (*Cuscuta gronovii*), lo que extiende la protección contra los áfidos (*Acyrthosiphon pisum*) a otra plantas conectadas. En una planta hemiparásita (*Castilleja indivisa*) se transportan alcaloides (lupanina) desde el lupino (*Lupinus texensis*). Esto reduce el daño de los herbívoros, aumenta las visitas de los polinizadores y la producción de semillas.

El intercambio de ARN. /// Un estudio trabajó con Arabidopsis y Cuscuta. Se pudo medir un flujo de nutrientes y un intercambio de ARN-mensajero y virus. La función del ARNm es llevar las instrucciones de los genes desde el ADN a los ribosomas donde se producen las proteínas. En la conexión Arabidopsis-cuscuta casi el 50 % del ARNm de Arabidopsis pasó al parásito y el 25% del ARNm de cuscuta pasó a Arabidopsis. El movimiento es masivo y bidireccional, en lo que se interpreta como un nuevo mecanismo de comunicación entre plantas. Se supone una forma de hackeo sobre Arabidopsis, una forma de acceder a información ribonucleica de la planta. Conocer el ARNm del otro permite saber qué proteínas están fabricando en los ribosomas y para poder implementar contramedidas para evitarlo.

Transporte de compuestos. /// Un estudio trabajó con la hierba Arabidopsis y plantas de tabaco y se las conectó mediante cuscuta. Las plantas se expusieron a orugas de una polilla nocturna (*Spodoptera litura*) y se siguió la producción de compuestos defensivos. En Arabidopsis los compuestos aumentaron ocho veces y en la planta de tabaco las orugas redujeron su biomasa en 32 %. Estas magnitudes son similares a las medidas en plantas de tomate conectadas mediante las micorrizas en el suelo, donde se midió una disminución de biomasa en las orugas del 20 %. Se encontró que la ruta de comunicación es el ácido jasmónico y que la señal entre plantas Arabidopsis conectadas mediante cuscuta se transmitió en 30 minutos. El estudio no determinó si la parásita es un transmisor pasivo o hace algún tipo de traducción. /// También se pudo medir que la señal se propaga, pero se va perdiendo. Por ejemplo, se midió que la señal viajó un metro en 90 minutos, atravesando seis anfitriones conectados

a la parásita. Las defensas se elevaron ocho veces en la primera planta y solo dos veces en la sexta planta. La biomasa de las orugas que se redujo un 32 % en la primera planta, bajó al 20 % en la sexta. Para una planta parásita resulta de interés mantener a sus anfitriones saludables, por lo que este servicio gratuito (o de bajo costo) es un beneficio para ellas. No debe verse al parasitismo solo desde el punto de vista de los costos, puede haber beneficios encubiertos. El parasitismo es una fase de la cooperación. Si el parasitismo fuese absolutamente perjudicial el anfitrión desarrollaría alguna contramedida.

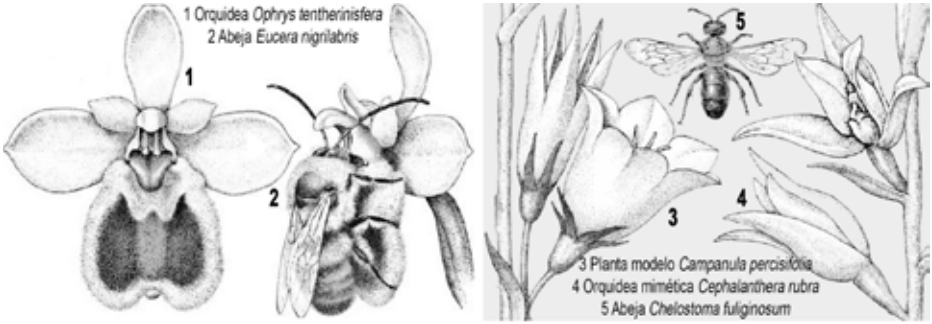
Captura de metabolitos secundarios. /// Un estudio encontró que Arabidopsis produce un metabolito secundario (glucosinolato) que es responsable del sabor picante de la mostaza. Este compuesto se propaga a una especie de cuscuta (*Cuscuta gronovii*) y le ayuda en la protección contra un áfido parásito, el Pulgón del Guisante (*Acyrthosiphon pisum*). Otro caso es la leguminosa Lupino (*Lupinus texensis*) que produce alcaloides (lupanina) que se transportan a una planta hemiparásita (*Castilleja indivisa*). El resultado de los estudios indica que una hemiparásita produce una disminución en el daño de los herbívoros, un aumento de las visitas de los polinizadores y un incremento en la producción de semillas.

2. EL ENGAÑO EN LAS ORQUíDEAS

El caso de las orquídeas. Las orquídeas son maestras en el arte del engaño y el parasitismo. Para reproducirse colocan el polen en estructuras pequeñas (polinias), que mediante almohadillas adhesivas se unen al cuerpo de los insectos polinizadores (abejas, escarabajos, moscas). En un fósil en ámbar de 45 Ma se encontró una hembra de mosquito que llevaba la estructura polinaria de una especie extinta de orquídea (*Succinanthera báltica*). La polinaria estaba unida a la base de la pata trasera del mosquito. Con el tiempo, las orquídeas llegaron a ahorrar el néctar de recompensa convirtiéndose en parásitas.

El engaño en las formas. /// Un tipo de orquídea (*Cephalanthera rubra*) no produce néctar para atraer a las abejas solitarias silvestres que la polinizan (C*helostoma fuliginosum* y *C. campannularim*). Lo que hace es mimetizarse con las flores de otro género de plantas (*Campanula*). Las abejas no distinguen los diferentes tonos de color rojo como para diferenciarlas. /// En los Andes ecuatorianos, una orquídea (*Drácula lafleurii*) tiene una flor que imita el tamaño, forma, color y aroma de los hongos del bosque. Las moscas hembra que ponen huevos en los hongos son atraídas por estas flores y se convierten en polinizadores involuntarios. Esta orquídea tiene patrones manchados que simulan otras moscas, lo que atrae a más moscas que terminan engañadas. /// La Orquídea Abeja (*Ophrys apifera*) tiene una flor con la forma y el olor de una abeja hembra. Atrae a los machos que intentan la copulación, introducen el abdomen en el cáliz de la flor y se llevan el polen. Con la Orquídea Lengua (*Serapias parviflora*) los machos llegan al extremo de eyacular sobre los pétalos.

El engaño en los olores. /// Un estudio trabajó con la Orquídea Mediterránea (*Ophrys speculum*) que produce olores que mimetizan a una avispa hembra (*Campsoscolia ciliata*) con la que los machos intentan aparearse. El estudio encontró entre 100 y 150 compuestos volátiles emitidos por las flores. Se midió la respuesta en impulsos nerviosos en las antenas de la avispa macho a los compuestos aromáticos. Se identificaron diez compuestos detectados por las antenas. Así que, esta orquídea usa un cóctel de químicos comunes en lugar de unos pocos compuestos raros. Incluso, una diferencia de olor pequeña puede ser bien



342.2. El engaño en las orquídeas. A la izquierda la flor de la orquídea engaña al macho de las abejas simulando ser una hembra. A la derecha la orquídea se mimetiza con una planta usada por las abejas para alimentarse.

apreciada ya que indica una posible diversidad genética que elude la endogamia. /// En otro estudio se analizaron las feromonas de quince poblaciones de la abeja silvestre (*Colletes cunicularius*) y una orquídea que las imitan (*Ophrys exaltata*). Se encontró que el olor de la orquídea era algo diferente a la abeja hembra. Esto supone que los machos prefieren hembras diferentes en su olor para evitar la endogamia. En los ensayos con diferentes olores se encontró que preferían un 50 % más a las abejas con olores algo distintos. Se midió extremos de 5 veces mayor. Esto ocurre también con los ratones. Entre ellos, se encontró que las hembras extrañas son más populares cuando la endogamia es alta. /// Otro estudio trabajó con una orquídea (*Chiloglottis trapeziformis*) que imita el olor de una avispa hembra (*Neozeleboria cryptoides*). En este caso se encontró que los machos aprenden de las malas experiencias y en veinte minutos de exposición, ignoraron el engaño. Sin embargo, luego lo olvidan, como es de esperar. El problema es que, en esta especie, a las avispas hembra no les crecen alas y necesitan de los machos para que les lleven comida, como un racimo de escamas de insectos ricos en mielato. El engaño floral puede ser perjudicial para las avispas hembra, de forma que el costo del engaño sexual para el polinizador podría ir en detrimento de la orquídea y de la avispa.

3.4.3. El antagonismo multinivel

El caso de la planta de maíz. El maíz (*Zea mays*) juega partidas simultáneas con varios vecinos. (1) El primer nivel de interacciones ocurre con un escarabajo que es plaga, el Gusano de la Raíz del Maíz (*Diabrotica virgifera*). La oruga ataca la planta, lo que induce a liberar en el suelo compuestos químicos (benzoxazinoides BX) que son metabolitos secundarios de las gramíneas. Esto tiene una doble acción: se une al hierro, lo que facilita su absorción y además actúa como insecticida. La planta almacena el compuesto en una forma no tóxica, pero si la oruga daña la planta, el compuesto se des-

compone en moléculas tóxicas. (2) La oruga desarrolló una forma de controlar y resistir al compuesto BX. La oruga lo utiliza como guía para localizar a la planta y además, reconoce el compuesto de hierro y lo absorbe para su propio crecimiento. De esta forma, la planta y la oruga no se sacan ventajas. (3) El segundo nivel involucra un nematodo benéfico (*Heterorhabditis bacteriophora*). Esos pequeños gusanos cilíndricos son atraídos por la raíz del maíz mediante un compuesto químico (betacariofileno BCP). Los nematodos son insecticidas biológicos que pueden invadir los insectos que son plaga e introducir bacterias dañinas. Las bacterias matan al insecto y los nematodos comen del cadáver. (4) Las orugas del escarabajo *D. virgifera* pueden secuestrar los compuestos tóxicos BCP de la raíz en una forma no tóxica y luego activarlos cuando llegan los nematodos. Para estabilizar al compuesto, se le añade una molécula de azúcar. Cuando se activan las toxinas pueden matar a los nematodos y las bacterias. Así, la oruga del escarabajo tiene un arma contra sus verdugos. (5) El tercer nivel involucra a otra plaga del maíz: la polilla del Barrenador del Tallo (*Chilo partellus*) que deposita sus huevos en la planta. En condiciones normales la planta atraerá a avispas parásitas como defensa mediante sustancias volátiles COV. Un tipo de avispa (*Trichogramma bournieri*) parasita al huevo y otra (*Cotesia sesamiae*) parasita a las larvas. Esta doble amenaza se suele usar como control biológico de la plaga del barrenador en agricultura. Se trata de una interacción sofisticada que recluta parasitoides en anticipación a la eclosión de los huevos. Esta capacidad de liberar en forma inducida los compuestos se perdió en algunas variedades comerciales de maíz híbrido. Se trata de un rasgo perdido en la evolución rápida por selección humana que era valioso para la planta.

El caso de la planta de orégano. Otro caso de simbiosis multinivel ocurre con la planta de orégano silvestre (*Origanum vulgare*). (1) La Hormiga Roja (género *Myrmica*) cava túneles que pueden afectar las raíces del orégano. Entonces la planta libera un gas tóxico (carvacrol) que es el principal componente de su defensa y le da el olor característico al orégano. Este compuesto ataca a otras hormigas y entonces evolucionaron formas de neutralizarlo. (2) En este caso el orégano incrementa la dosis de carvacrol, lo que logra atraer a las mariposas azules (género *Morpho*). Estas mariposas ponen sus huevos en las flores del orégano. Cuando la oruga de la mariposa lleva dos semanas de vida cae al suelo y es transportada por las hormigas al interior del hormiguero. (3) Allí, la oruga se transforma en un parásito que se alimenta de las larvas de hormigas durante 10 meses y aumenta 50 veces el peso hasta convertirse en crisálida. De esta forma todos acotan los daños. La planta de orégano controla la población de hormigas a costa de perder algunas flores. Las mariposas encuentran un hogar seguro para dejar sus huevos y obtener alimento gratis. Las hormigas pierden huevos, pero obtienen un área de cría libre de otras hormigas.

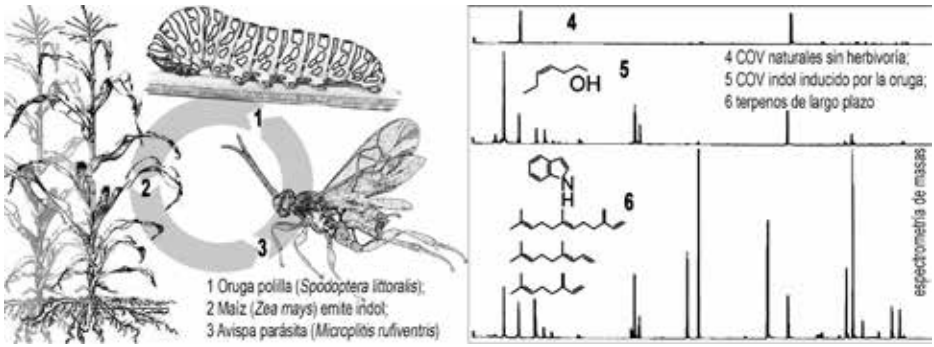
El caso de los cítricos. (1) En el género citrus el primer nivel de interacción está formado por los árboles cítricos y las crías del piojo parásito Psílido (*Diaphorina citri*). Las plantas generan una savia que es el único alimento para los piojos. Luego del ataque, las hojas liberan un compuesto defensivo (salicilato de metilo). Otros piojos sienten el olor y son atraídos a la planta afectada en busca de comida, parejas y lugar para depositar huevos. /// En un estudio se encontró que el mismo compuesto se libera en la planta de frijoles Haba (*Vicia faba*) cuando es abordada por insectos herbívoros. El compuesto

repele a los áfidos y atrae a sus enemigos. Lo interesante es que también ocurre si hay plantas que están conectadas mediante una red de hongos micorrizas en las raíces. El mismo compuesto fue detectado en los nogales cuando están estresados por sequía y temperaturas extremas. (2) El segundo nivel involucra a una bacteria que no puede cultivarse, aunque es bien conocida (este tipo de bacterias se llaman canditatus). Puede infectar a los cítricos y secuestrar una parte del salicilato de metilo. Más tarde, lo libera simulando el ataque de los piojos en otros árboles. Los piojos son atraídos y vuelan hacia la fuente del olor, pero son engañados porque las bacterias infectaron las hojas y la planta bajó la calidad nutricional. Los piojos abandonan el árbol y vuelan a otro, pero llevan en su cuerpo las bacterias que propagan la infección de una enfermedad incurable. (3) La tercera etapa involucra a una avispa (*Tamarixia radiata*) que deposita sus huevos en los piojos que serán alimento para sus larvas. Estas avispas también se sienten atraídas por el mismo olor que emiten los cítricos infectados de bacterias y piojos. Así que, una misma señal química conecta el parasitismo en cadena de cuatro especies en niveles diferentes de la cadena alimenticia. En los ecosistemas estas interacciones múltiples son muy comunes y mucho más extensas. Lo que produce entusiasmo es la posibilidad de ponerle nombre y apellido (género y especie) a cada uno de los involucrados.

3.4.4. Historias naturales: plantas, orugas, avispas

Sinopsis de la historia. La historia básica dice que las plantas se defienden del ataque de las orugas herbívoras de polillas liberando Compuestos Orgánicos Volátiles COV. Estas moléculas fluyen desde las células vegetales cuando una oruga daña la hoja. La pluma de gases atrae a las avispas que reconocen los compuestos y ponen sus huevos en las orugas. Los huevos eclosionan, parasitan a las orugas y las matan, lo que reduce la población de orugas. Hasta aquí la versión simplificada, pero la realidad es mucho más compleja. La planta libera COV con centenares de compuestos, algunos son detectados por hojas cercanas y plantas vecinas que reaccionan a este flujo. Además, la planta vuelve a sus hojas menos comestibles mediante compuestos solubles en el interior de la hoja. La menor calidad de las hojas convierte a las orugas de herbívoras en "caníbales". Los COV resultan ser específicos para distintos tipos de avispas, lo que indica que la planta diferencia entre herbívoros por la saliva. Las orugas se defienden "automedicándose" toxinas para combatir a los huevos de las avispas. Las avispas son portadoras de virus que infectan a las orugas y las plantas. Hay avispas que (híper) parasitan a los huevos de las avispas que parasitan a las orugas que parasitan a las plantas. Las aves se alimentan de orugas y el cambio climático está afectando la relación de todo el conjunto. Ahora, paso a paso.

(1) La planta y el gusano. El grupo de las plantas del tomate (género *Solanum*) tienen un enemigo en la oruga de la polilla llamada Gusano del Tomate (*Manduca sexta*). Esta oruga es una plaga herbívora y un organismo modelo por la facilidad de trabajo en laboratorio. La herbivoría produce la mezcla de la saliva con los fluidos en la hoja, desprendiendo COV. Los compuestos atraen a una avispa (género *Polistes*) que es un depredador natural de la oruga. Como consumen gran cantidad de orugas se la considera una

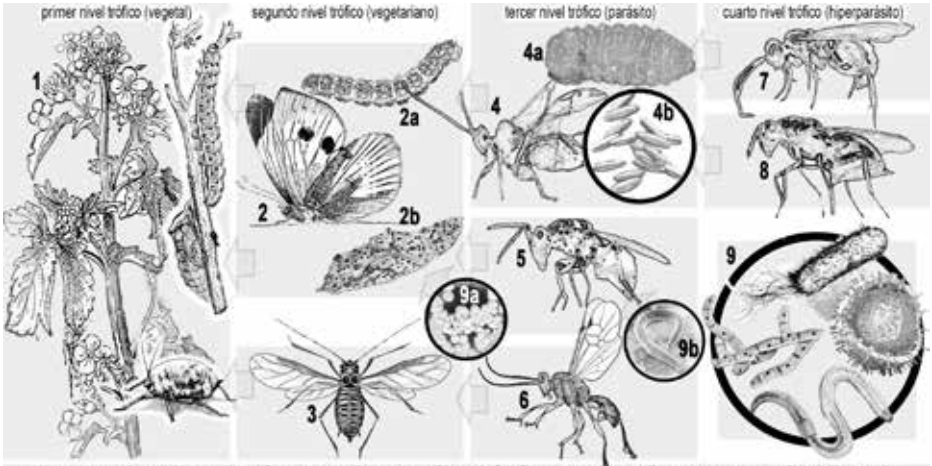


344.1. El modelo básico. La oruga herbívora de una polilla (1) mastica la planta de maíz (2). La planta libera metabolitos secundarios que atraen a las avispas (3). Las avispas ponen sus huevos en la oruga y reducen la población de polillas. Los metabolitos en condición normal (4) se ven incrementados en condiciones de ataque a mediano (5) y largo plazo (6).

avispa beneficiosa. De esta forma queda establecido que el concepto de beneficioso o perjudicial corresponde estrictamente al punto de vista humano /// Un trabajo con la planta de tomate comercial (*S. lycopersicon*) cuantificó el tamaño y crecimiento cuando es atacada por *M. sexta*. Se midió la concentración de recursos (azúcar y almidón) y nitrógeno (proteínas y nitrógeno total). Se encontró una reducción en la asignación de recursos al ápice en crecimiento y un almacenamiento de proteínas en el tallo. En este caso se privilegia la acumulación de reservas a la inversión en crecimiento. La herbivoría lleva a bombear almidón y proteínas a zonas inaccesibles para los herbívoros. Desde allí se pueden volver a movilizar para apoyar el rebrote una vez pasado el ataque. /// Un estudio trabajó con un pariente del tomate (*Solanum carolinense*) y las mismas orugas de *M. sexta*. Se encontró que cuando las orugas comieron brotes, los nuevos brotes generaban más espinas. Se analizó la densidad de espinas y cómo afectaba al movimiento de las orugas. Se experimentó con diferentes densidades, se quitaron y agregaron espinas y se estudiaron otras especies del mismo género de plantas (*S. aethiopicum* y *S. atropurpureum*). Se concluyó que las espinas fueron un impedimento para las orugas porque ralentizaron el movimiento e interfirieron con sus patas. /// Un árbol asiático (*Glochidion acuminatum*) tiene flores pequeñas del tamaño de un grano de arroz y es polinizado de noche por polillas (género *Epicephala*). La polilla hembra propaga el polen y deposita los huevos en la flor femenina. Un estudio trabajó con las flores que se pierden antes de que los frutos maduren. Se encontró que las flores con un huevo tenían la misma probabilidad de caer que las sin huevos. La probabilidad aumentaba en la medida en que aumentaba la cantidad de huevos (2 o 3). Estos árboles parecen seleccionar las semillas para ser abortadas de forma que castigan a las polillas que no buscan flores vírgenes para polinizar. Es común que el mutualismo tenga una carga y hace pensar que no se basa en la generosidad recíproca. Se trata de una lucha de premios y castigos para mantener la reciprocidad.

(2) Las orugas se vuelven caníbales. La conducta de herbivoría de la oruga produce un cambio en la conducta de la planta que genera toxinas en las hojas. Esto puede cambiar la conducta alimentaria de las orugas. /// Un estudio encontró que las defensas del tomate (*S. lycopersicum*) afectan la conducta de la oruga de la polilla Gardama (*Spodoptera exigua*). Se expuso a la planta al metil-jasmonato, un COV derivado del ácido jasmónico, que sirve como alerta de ataques herbívoros y se absorbe por los estomas. Entonces la planta produjo toxinas en las hojas que las hacen menos nutritivas para las orugas. Se aplicaron orugas en las hojas y dos días después se encontró que se alimentaban de larvas muertas. Una semana más tarde las plantas inducidas con jasmonato habían perdido menos biomasa. Se concluyó que las orugas prefieren la herbivoría de hojas al canibalismo, pero si la calidad de las hojas se deteriora pueden recurrir al consumo de carne. /// En otro ensayo de laboratorio se arrojó baba de caracol (el moco lubricante que exuda mientras se desliza) en la planta de tomate. Fue suficiente para aumentar la producción de enzimas que oxidan los ácidos grasos (lipoxigenasa LOX). Aunque no existió daño físico, las plantas detectaron la química específica e iniciaron una defensa contra los herbívoros. Cuando se colocaron orugas en las hojas no las comieron, porque la resistencia química había bajado la calidad de las hojas. Esto puede justificar el cambio alimentario de las orugas.

(3) Llegan las avispas parasitoides. Los compuestos COV son de amplio espectro y pueden traer consecuencias positivas y negativas para la planta, parásitos y aliados. /// Cuando el maíz recibe a la oruga herbívora Rosquilla Negra (*Spodoptera littoralis*) atrae a una avispa parásita (*Cotesia marginiventris*). Lo que ocurre es que se activa un gen (TPS10) que produce terpeno-sintasa, una enzima que genera un aroma de nueve compuestos. En laboratorio las avispas encerradas en un cilindro olfatómetro reconocieron y volaron en dirección al aroma. Las avispas jóvenes "ingenuas" necesitaron una primera exposición a la esencia de maíz y a las orugas, lo que formó la asociación entre ambos. Sin esta experiencia no pudieron distinguir entre plantas y no se movieron. La conclusión es importante: las avispas también necesitan tener un aprendizaje de asociación para funcionar correctamente. /// Cuando la planta de repollo es mordisqueada por la oruga de la Mariposa Blanca (*Pieris rapae*) la reacción es de manual. Se liberan COV que atraen a una avispa parasitoide (*Cotesia glomarata*) que deposita huevos en la oruga. Cuando las larvas eclosionan se alimentan de la oruga y la mantienen viva hasta cumplir con el ciclo de reproducción. Cuando llega la fase de pupa, el proceso de parasitismo termina. Pero en este caso también se atrae a otra avispa (*Lysibia nana*) que pone sus huevos en las orugas de la avispa que crecía dentro de la oruga de la mariposa. Se trata de una matrioshka de parásitos. /// Hay avispas que parasitan directamente a las plantas. Por ejemplo, una avispa parásita (*Iraella luteipes*) produce agallas en los tallos de la planta de amapola. Para el control biológico de esta avispa en agricultura se usó un hongo patógeno (*Beauveria bassiana*). Este hongo es un biopesticida de amplio espectro contra insectos. Cuando las esporas del hongo toman contacto con la cutícula del insecto, se adhieren e hidratan. Las esporas germinan, penetran la cutícula, se transforman en hifas que crecen y descomponen el insecto en horas. Entonces, del cadáver emergen esporas que propagan al hongo.



(1) la planta de referencia Mostaza Negra (*Brassica nigra*); (2) la mariposa Blanca de Col (*Pieris brassicae*) como (2a) oruga de mariposa y (2b) crisálida-capullo; (3) el áfido Pulgón de Col (*Brevicoryne brassicae*); (4) la avispa parásita de la oruga 2a (*Cotesia glomerata*) y la fase de (4a) pupa y (4b) huevos; (5) la avispa parásita de 2b (*Pteromalus puparum*); (6) la avispa parásita del áfido (*Diaeretiella rapae*); (7) la avispa hiperparásita (*Lysibia nana*) de la pupa 4a; (8) la avispa hiperparásita de los huevos 4b (*Baryscapus galactopus*); (9) los microorganismos parásitos en todos los niveles (bacterias, hongos, virus, nematodos); (9a) el hongo entoparásito (*Beauveria bassiana*) de la pupa 2b; (9b) el nematodo parásito (*Pheromermis sp*) de las avispas.

344.2. Una nube compleja de interacciones. En este compilado el primer nivel trófico está ocupado por la planta de mostaza (1). En el segundo nivel trófico están las mariposas (2), polillas y áfidos (3). Este nivel es parasitado por avispas que ocupan el tercer nivel trófico (4-5-6) y a su vez son hiperparasitadas por otras avispas que se ubican en el cuarto nivel trófico (7-8). Cada nivel parasita al inferior y forma una alianza alternada (el enemigo de mi enemigo es mi aliado). Además, cada nivel trófico es un verdadero ecosistema que incluye bacterias, hongos, virus, nematodos, etc. (9). Estos patógenos colaboran o parasitan a cada nivel, y en el caso de la planta altera las emisiones volátiles de las hojas y flores. Esto afecta las defensas y actúa como un indicador de infección, lo que aumenta el reclutamiento de vectores y la dispersión de la enfermedad. Se trata de un mutualismo entre insectos y patógenos.

(4) La reorientación de la conducta. /// La hierba Arabidopsis puede modificar el balance de aromas entre flores y hojas, de forma que uno sea preponderante sobre el otro. Un estudio determinó que cuando es atacada por orugas herbívoras que se alimentan de hojas, se reduce el aroma floral lo que vuelve más evidente el aroma foliar. Como resultado es menos atractiva para los polinizadores y más para las avispas parásitas que ponen sus huevos en las orugas y matan a los parásitos. Más tarde la estrategia se compensa produciendo más flores y atrayendo más polinizadores. Es una alternativa en el dilema clásico de cómo usar los recursos, si para la defensa o para fortalecer las plantas. /// Las avispas que parasitan a las orugas también producen cambios en otros anfitriones. Un estudio trabajó con una avispa parasitoide (género *Zatypota*) y una araña social (*Anelosimus eximius*). Esta araña es una de las 25 especies que forman grupos. Las arañas cooperan en grandes colonias, capturan presas juntas, comparten la crianza y rara vez se alejan de los nidos. Es difícil explicar cómo evolucionó la sociabilidad en estos animales individualistas. Se piensa que ocurrió cuando comenzaron a perder la aver-

sión a las crías extrañas. Las avispas ponen un huevo en el abdomen de una araña y la larva se alimenta de la hemolinfa (la sangre de las arañas). El parásito logra controlar la conducta de la araña y cambia radicalmente. La obliga a abandonar la colonia y a producir un capullo para la larva de avispa. Se trata de un secuestro completo de la conducta de la araña, ya que realiza dos acciones que no son parte del repertorio de las arañas.

(5) Las orugas se automedican. Las orugas pueden hacer un cambio nutricional incorporando tóxicos que las protegen de los huevos parásitos. Son los primeros casos conocidos de automedicación en insectos. /// Un estudio trabajó con una polilla (*Grammia incorrupta*) cuyas orugas son parasitadas por avispas y moscas. Si la oruga detecta los huevos cambia su régimen de comidas pasando a consumir mayor cantidad de alcaloides naturales (pirrolizidina). Son moléculas sin valor nutricional, por lo que las orugas crecen más lento, pero sirven de veneno para los huevos. Se midió que cuando las orugas no estaban infectadas con huevos, el consumo del alcaloide reducía la supervivencia en 16 % (se confirma que es tóxico). Pero si estaban infectadas, aumentaba 17 % (confirma que mejora la supervivencia del infestado). Las orugas parasitadas consumían más del doble de alimentos ricos en alcaloides de lo normal. La cantidad de alcaloide aumentaba con la cantidad de huevos (hasta tres). Con un huevo bastaba con la ingestión de comida nutritiva (proteínas y carbohidratos) para aumentar las defensas del sistema inmunológico. Con más huevos, consumían más alcaloides. /// En otro caso, las orugas de la polilla (*Platyprepia virginalis*) cambian la alimentación desde una leguminosa (el lupino arbustivo *Lupinus albus*) a la cicuta venenosa (*Conium maculatum*). En este caso el veneno parece otorgar tolerancia y no resistencia, ya que, en muchos casos, la oruga y el parásito sobreviven. No queda claro si es automedicación de la oruga o una manipulación del parásito mediante sus propias toxinas. La automedicación en animales "superiores" puede ser aprendida por observación o enseñada, pero en las orugas debe ser innata. Parece que comen plantas ricas en toxinas, pero cambian la cantidad cuando están parasitadas. El sistema inmune de la oruga debería reconocer la presencia del parásito y por esto, cambiar la percepción del sabor para volverse más receptivo a la toxina.

(6) La planta pierde un arma. Un compuesto usado para la defensa puede perder efectividad y, en ese caso, también perder la genética involucrada. /// Algunas plantas con flor (familia *Apocynaceae*) producen un alcaloide como metabolito secundario (pirrolizidina) que es útil contra orugas de mariposas (familia *Danainae*). Este tipo de alcaloide fue de utilidad hasta que, en algún momento, dejó de repelerlas y comenzó a atraerlas. Ocurrió que la mariposa evolucionó la resistencia y el uso del alcaloide para su propia defensa contra otros depredadores. Se trata de un caso similar al mencionado más arriba, en el que la pirrolizidina se usaba como automedicación. La variedad de este tipo de alcaloides es llamativa, se conocen 660 tipos en 6.000 especies de plantas. La familia de plantas bajo estudio produce alcaloides derivados de esteroides como defensas contra orugas de mariposas. Pero el gen que gobierna la producción se perdió en cuatro ocasiones durante la evolución debido a la pérdida de efectividad. Sin embargo, algunas plantas de la misma familia todavía producen el alcaloide, por lo que debe tener una utilidad con otros insectos o para otras aplicaciones no conocidas aún.

(7) Los olores alertan a polillas y avispas. /// La oruga de una polilla nocturna

(*Spodoptera littoralis*) afecta a los cultivos hortícolas (maíz, algodón, tomate). La oruga mastica las hojas y abre heridas por donde penetran patógenos (hongos y bacterias) que infectan la planta. Cuando la oruga muerde la planta, se liberan compuestos volátiles y no-volátiles. Las polillas hembras adultas detectan estos compuestos, reconocen a las plantas heridas y evitan poner sus huevos donde hay orugas de la misma especie. En simultáneo, las hembras inhiben la producción de feromonas sexuales y llamadas a los machos. Los machos tampoco responden si escuchan llamados. Las plantas mordidas rechazan a las polillas y, en algunos casos, pueden engañarlas si se las estimula a producir los compuestos en ausencia de herbívoros. /// La saliva de la oruga (*S. littoralis*), cuando se alimenta de las hojas del maíz (*Zea mays*), activa los receptores de la planta. En unas horas, el maíz emite un aroma COV específico (indol) para este tipo de plaga. Los COV atraen avispas (*Microplitis rufiventris*) hembra para depositar los huevos. La oruga sigue viviendo en forma pasiva solo para alimentar a la larva de la avispa. El maíz produce indol, pero ciertas variedades transgénicas perdieron la facultad de hacerlo. Un estudio encontró que las avispas prefieren las orugas que se alimentan de maíz sin indol. Esto debería ser un incentivo para que las polillas prefieran el maíz que produce mucho indol y que repele las avispas. Pero hay un costo asociado. El indol hace crecer a las orugas más gordas, menos sanas y con síntomas de muerte prematura. El indol también puede afectar el atractivo de las orugas como anfitrión de parasitoides al cambiar su olor corporal.

El caso del isopreno. Los COV son metabolitos secundarios y como los microbios pueden alterar el metabolismo de las plantas, entonces pueden influir en la conducta. Lo hacen agregando nuevos compuestos o variando la composición de los nutrientes, lo que afecta el bouquet de los COV. Por ejemplo, el aumento de nitrógeno en las hojas aumenta las emisiones de isopreno, pero el aumento de fósforo reduce la emisión de isopreno y monoterpeno. La herbivoría de las orugas reduce la fotosíntesis y aumenta la emisión de isopreno. /// Un estudio trabajó con una variedad transgénica de Arabidopsis que produce isopreno. Se analizaron los efectos sobre las orugas herbívoras de una polilla (*Plutella xylostella*) y de las avispas parásitas (género *Diadegma*). Se observó que las avispas hembra detectaron a las orugas gracias al isopreno que liberó la planta, pero el isopreno no afectó a las orugas por separado. /// Otro estudio encontró algo similar entre la planta del tabaco y la oruga del escarabajo Picudo del Tabaco (*Trichobaris championi*). El isopreno atrae a las avispas (*Diadegma semiclausum*) que parasitan a la oruga. El isopreno se usa como control natural de plagas, pero además abre una perspectiva ecológica nueva. Por ejemplo, una planta que controla la población de las orugas herbívoras atrayendo a las avispas, lo que hace es transferir el problema a sus vecinos. Es un nuevo nivel de competencia, que se suma a la competencia ecológica por la luz, agua y nutrientes. Al producir isopreno, o cualquier COV repulsivo, la planta no solo se beneficia, sino que aumenta el daño a los vecinos.

(8) La planta cambia de horario. Las polillas nocturnas polinizan a la planta silvestre Tabaco Coyote (*Nicotiana attenuata*), pero ponen huevos y sus orugas comen hojas. La planta produce nicotina, que es un fuerte repelente. Pero, además, puede cambiar el horario de apertura de flores y usar otro polinizador, pasando de la polilla nocturna al picaflor diurno. /// Un estudio de campo infestó a las plantas con orugas y en ocho

días el 35 % de las flores habían comenzado a cambiar la hora de floración. En las plantas de control no infectadas solo el 11 % cambió el horario en forma espontánea. Las flores producen acetona de bencilo BA dentro del bouquet de COV, lo que atrae a las polillas. Las flores nocturnas que no producen el compuesto nunca atraen polillas. Las flores diurnas nunca produjeron el compuesto. También se encontró que el cambio fue inducido por la oruga. La saliva libera grasas y aminoácidos en las heridas, en tanto la planta libera ácido jasmónico. La reacción entre ambos produce acetona de bencilo y el cambio de horario. Aun sin la presencia de orugas, solo agregando saliva en las heridas artificiales, se induce la floración diurna. El problema es que los picaflores son menos confiables que las polillas para la polinización. Una razón es que tienden a beber de múltiples flores de la misma planta produciendo autofertilización. Además, tienen un movimiento de corta distancia cerca de los nidos. Pero, no son herbívoros. /// Otro estudio trabajó con maíz y la oruga de la polilla diurna Gardama (*Spodoptera exigua*). Se observó que la química que atrae a una avispa parásita (*Cotesia marginiventris*) aumenta durante el día. Sin embargo, cuando el herbívoro es una oruga nocturna (*Mythimna separata*) las COV son diferentes y atraen a otras avispas parasitarias (*C. kariyai*).

(9) Olores como huellas dactilares. Los COV tienen cierto grado de "selectividad", porque se trata de una defensa ajustada y no genérica y universal. /// Un estudio trabajó con la Colza (*Brassica rapa*) y doce herbívoros (orugas, pulgones, babosas, etc.). Se encontró que las plantas adaptan el cóctel de olores al tipo de atacante, lo que ayuda a atraer al enemigo natural del herbívoro. Se verificaron variaciones en los componentes teniendo en cuenta si eran herbívoros exóticos o nativos, especialistas o generalistas, chupadores o masticadores. Las diferencias de olores son sutiles pero detectables mediante un espectrómetro de masas de alta precisión. Las reacciones no están definidas por una sola sustancia volátil, sino por la relación entre los componentes. Un problema se agrega cuando aparecen herbívoros exóticos ya que pueden inducir olores similares a los nativos provocando confusión. /// Un estudio examinó 28.000 genes de Arabidopsis y su respuesta a los ataques. Se detectaron 2.778 genes que responden en forma selectiva con el tipo de insecto. La planta reconoció y respondió de manera diferente a cuatro especies de insectos, afectando la expresión de sus genes. Por ejemplo, solo en tres tipos de orugas compartieron cerca del 20 % de los cambios en la expresión genética. La herbivoría de las orugas aumentó la emisión de jasmonato y etileno, en tanto que la velocidad de respuesta dependió de la oruga que atacaba. /// Un nematodo (*Heterorhabditis bacteriophora*) es usado en la agricultura para controlar la plaga de una oruga de escarabajo (el Gusano de la Raíz del Maíz, *Diabrotica virgifera*). En un ensayo se colocó a las orugas del escarabajo para elegir entre dos macetas con raíces de maíz. Se encontró que el 60 % preferían el suelo con raíces de maíz que contenían carcasas de orugas infestadas con nematodos. Las carcasas infestadas emitían olores específicos de los nematodos que atraían a las orugas vivas. También se aisló uno de los productos químicos (hidroxitolueno butilado BHT) que atrae a las orugas. Las moscas y polillas también fueron atraídas por cebos químicos específicos para cada especie de presa. Se cree que el BHT puede ser una imitación de los olores que los gusanos de la raíz usan para encontrar plantas para masticar.

(10) Los áfidos también juegan. Los áfidos (pulgones) son parásitos que se alimentan de la savia de las plantas. /// La planta de Brócoli (*Brassica oleracea*) se defiende de los áfidos (pulgones) que chupan sus jugos y de las orugas que mastican las hojas. Ambos compiten por la extracción de nutrientes y la planta tiene que seleccionar cómo defenderse. Por ejemplo, cuando los áfidos activan las defensas, se liberan químicos que atraen avispas que parasitan al áfido. Sin embargo, si los áfidos y orugas atacan en simultáneo, la planta pierde este recurso de defensa. Lo que ocurre es que la presencia de orugas reduce o inhibe el ataque de las avispas parásitas del áfido. /// Desde que aparecieron los áfidos (hace 100 Ma) forman endosimbiosis con bacterias (*Buchnera*) que producen los aminoácidos esenciales no disponibles en la savia. Un estudio tomó muestras de la saliva de más de 100.000 áfidos cuando se alimentan de las plantas. Se usó espectrometría de masas y se detectaron 105 proteínas de áfidos y bacterias. La mayoría de los áfidos tienen bacterias y en su saliva llevan una proteína (GroEL) producida por ellas. La planta reconoce al áfido cuando detecta esta proteína de la bacteria y genera una respuesta inmune contra el áfido. Como los áfidos son parasitados por las avispas, utilizan otra bacteria (*Hamiltonella defensa*) que produce cierta protección. La protección deriva de un virus que ataca a la avispa. De esta forma el virus dentro de la bacteria, dentro del áfido, convierte al áfido en resistente a la avispa. En tanto, la planta detecta al áfido gracias a las bacterias simbiontes. Una matrioshka de simbiosis. /// En ocasiones los áfidos se separan de la planta. Se desenchufan en forma voluntaria del sistema vascular en una operación desesperada para un pequeño insecto que no tiene alas para moverse. Un estudio con plantas de alubias analizó las posibles causas de este abandono. Se experimentaron varias alternativas: no fue por las sombras de predadores, no fue por sacudida de la planta (solo se liberó el 25 % de los pulgones), tampoco por compuestos químicos (CO_2, olores de mamíferos como el octenol), ni por secreciones nasales de los bovinos. Se encontró que el 60 % de áfidos reaccionaron cuando se expusieron al aliento de mamíferos (más del 90 % de humedad y temperaturas de 35 °C). La respiración de un mamífero parece asustar a los áfidos que abandonan el suministro de alimentos y caen al suelo.

(11) Los hongos y bacterias también juegan. /// En un experimento se cultivaron plantas en invernadero y se las expuso a dos tipos de herbívoros: orugas de polillas que comen hojas y larvas de escarabajos que comen raíces. Luego se cultivaron nuevas plantas en el mismo suelo y se las expuso al mismo tipo de insecto. Se encontró que la composición de los hongos en el suelo dependía de la historia vivida por la planta anterior. La comunidad fúngica afectó el crecimiento de las plantas y por lo tanto de los insectos. El crecimiento y la palatabilidad de las nuevas plantas reflejaban la condición de la planta anterior. En este caso los hongos son la clave de la historia. /// Cuando el Álamo Negro (*Populus nigra*) está infectado por un hongo patógeno, los compuestos interfieren el sistema inmune e inhiben los compuestos volátiles COV. Entonces la planta pierde una herramienta de lucha contra las orugas. Por esta razón ciertas polillas (*Lymantria dispar*) prefieren los álamos infectados con el hongo para poner sus huevos y el árbol sufrirá un doble ataque (hongos y orugas). /// Otro estudio trabajó con plantas de frijoles en un suelo con una red de hongos (*Glomus intraradices*). Se plantaron grupos de cinco plantas, una donante y cuatro receptoras. Algunas plantas

receptoras estaban aisladas, otras estaban en contacto con hongos y otras con las raíces. Luego se infestaron las plantas donantes con pulgones y se sellaron con bolsas de plástico, las que permitían el paso del CO_2 y agua, pero bloqueaba otras moléculas. Días más tarde se colocaron áfidos (parásitos) y avispas (parasitorides) para seguir la reacción. Se encontró que solo las plantas que tenían conexiones micorrizales con la planta infestada repelían a los pulgones y atraían las avispas. Lo que sugiere una comunicación mediante la red de micorrizas NM. /// En otra experiencia se encontró que en una planta sana vecina se activaron cuatro genes relacionados con la defensa seis horas después del ataque de una oruga Masticadora de Hojas (*Spodoptera litura*). La señalización se realizó mediante ácido jasmónico o ácido salicílico usando la red MN. La activación de las defensas en las plantas sanas las debilitó, porque produjeron un menor aumento de peso, pero también recibieron un menor ataque de las orugas. Esto ayuda a explicar por qué los enjambres de insectos son capaces de identificar los árboles débiles. Es posible que las orugas y escarabajos determinen la debilidad de un árbol por la ausencia de señales. El silencio químico y eléctrico podría indicar que la raíz está separada de la red de hongos, que perdió la capacidad de comunicarse, y que es incapaz de repeler un ataque. La comunicación mediante hongos es una ventaja sustancial, pero tiene sus problemas: los virus usan las mismas vías de conexión para propagarse. /// Las avispas cazadoras de abejas (género *Philanthus*) generan sus propios antibióticos. Se asocian con bacterias (género *Streptomyces*) que producen un cóctel antibiótico de hasta 45 sustancias. Estas avispas crían bajo el suelo donde tienen que protegerse del moho. Las hembras adultas tienen las bacterias en sus antenas y las depositan en las larvas. La mayoría de las sustancias antibióticas son poco selectivas, lo que permite que las enzimas se unan a diferentes precursores químicos. El resultado es una multitud de sustancias antibióticas que se encuentran en cantidades variables en las diferentes especies de avispas. La propagación es lenta porque las avispas viven en pequeñas poblaciones y buscan arenales abiertos para construir sus madrigueras.

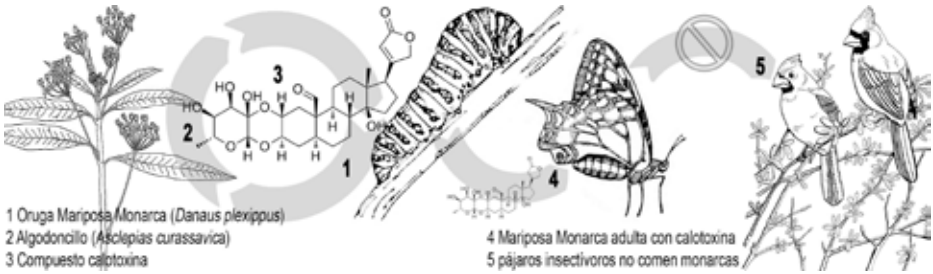
(12) Los virus también juegan. /// Un grupo de virus (familia *polidnavirus*) reside en los ovarios de las avispas hembra. Estos virus tienen menos de 200 genes. Las avispas desovan en las orugas de las mariposas y polillas que parasitan las plantas de tomates. Junto con los huevos van los virus, quienes infectan a la oruga y suprimen su sistema inmune. Esto reduce la resistencia y facilita el ciclo de vida de la avispa. Sin el virus, las células defensivas de la oruga matarían a los huevos de la avispa. El virus, que se reproduce dentro de los ovarios de la avispa, ayuda en el ciclo de reproducción de la avispa, lo que asegura su propio futuro. /// Otro trabajo encontró que este virus atenúa también las defensas de la planta de tomate. Lo que ocurre es que el virus suprime un compuesto efector (glucosa oxidasa) en la saliva de las orugas. En condiciones normales esta molécula activa elicitores que desencadenan el sistema defensivo de la planta. Pero con los virus presentes la actividad del efector se aplaca, lo que perjudica a la planta y beneficia a la oruga, a la avispa y al virus.

El caso de los virus CMV. /// Un virus que infecta a la planta del tomate es el Mosaico del Pepino CMV (género *Cucumovirus*). El virus produce un cambio en el olor que emite la planta y se vuelven más atractivas para los abejorros polinizadores. En ausencia de

abejorros, la planta infectada produce frutos con menos semillas. En presencia de abejorros producen tantas semillas como las no infectadas. Lo mismo se encontró con la planta de Calabaza infectada por CMV, pero donde los polinizadores son pulgones. Una misma relación tendrá su lado bueno y malo, solo es necesario buscar con más cuidado. /// Un estudio trabajó con una especie de Calabaza (*Cucurbita pepo*) y con el virus CMV. El vector que permite la expansión del virus son los áfidos (*Myzus persicae* y *Aphis gossypii*). Se encontró que el virus produce dos resultados en las plantas. El primero induce emisiones COV similares a las plantas sanas, pero en mayor cantidad. Esto aumenta el atractivo de las plantas para los áfidos. El segundo reduce la calidad de la planta, de forma que los áfidos deben emigrar con rapidez y exportan el virus. El virus CMV parece atraer vectores engañados que llegan y se van con ellos a cuestas. Si los virus tienen efectos beneficiosos, puede indicar que la relación es antigua y si hay efectos perjudiciales, indicaría una relación reciente.

(13) Las hormigas también juegan. /// Un estudio encontró que las orugas *M. sexta* comen los pelos de la planta del tabaco y tomate (tricomas). Su consumo cambia el olor de las orugas y de sus excreciones y se vuelven detectables por las hormigas y otros depredadores. Esto ocurre porque algunos tricomas secretan metabolitos secundarios desde la nicotina. Las hormigas pueden ser buenos aliados de las plantas. /// Una especie pariente del tomate (*Solanum dulcamara*) produce una sustancia azucarada en los nectarios extraflorales. Esta sustancia atrae a las Hormigas de Fuego (*Myrmica rubra*) que se alimentan de babosas y orugas de escarabajos. Las hormigas no atacan a los escarabajos, pero sí a las orugas, de forma que se reduce el daño a las hojas.

(14) Las aves también juegan. Un riesgo que deben afrontar las orugas son las aves. /// Un estudio permitió verificar que el Carbonero Común (*Parus major*) responden a los COV que emiten los árboles que son atacados por orugas. Se presentaron árboles sanos y otros infestados con orugas. Se quitaron restos químicos de las orugas para eliminar un posible atractivo que ejerzan las orugas sobre las aves. Solo se dejaron las señales químicas de los árboles. Se encontró que los carboneros pudieron identificar los árboles infestados por orugas solo con el olor. Incluso fueron atraídos por esos árboles cuando, antes de la experiencia, se quitaron las orugas y las hojas dañadas. Los árboles dañados y sanos diferían en los COV y en la coloración de las hojas. Se eliminó también la posibilidad de que se guiaran mediante la visión de las hojas dañadas. Se comprobó que era el aroma el atractor. /// En otro estudio con plantas de maíz se colocaron dispensadores de olor sintético para indicar que las plantas estaban siendo atacadas. Se encontró que las aves que se alimentan de insectos parasitoides o depredadores respondieron a los COV de las plantas dañadas. Parece que las aves usan primero el olor como señal para localizar una planta y luego la vista para la detección final. /// Otro estudio de largo plazo (50 años) con el carbonero permitió conocer datos sobre selección natural, herencia y plasticidad fenotípica. La adaptación les permitió mantener el ritmo de cambio del entorno. Se verificó que tienen una flexibilidad de conducta que les permite ajustes en el corto plazo ("plasticidad fenotípica"). Se atribuye a que predicen la abundancia en la población de orugas, de forma que ponen sus huevos en relación con la temperatura y población de orugas. Hoy día ponen sus huevos dos semanas antes que hace cincuenta años. La adaptación del carbonero parece estar ga-



344.3. El caso de la calotoxina. Las plantas generan diversos compuestos defensivos. Por ejemplo, la calotoxina es producida por el Algodoncillo (*Asclepias sp*). El compuesto es acumulado por la oruga de la mariposa Monarca. Cuando llegan a la etapa adulta, las mariposas llevan el compuesto acumulado en el cuerpo y las protege de los pájaros insectívoros. /// En otros casos el compuesto defensivo es desactivado por la oruga. Un estudio encontró que una planta con flor (*Euphorbia pulcherrima*) almacena látex en canales como defensa contra orugas herbívoras. Pero, la oruga de la polilla (*Theroa zethus*) genera un compuesto ácido (mezcla de ácido fórmico y butírico) en una glándula de la cabeza. Esta mezcla deforma las paredes celulares de la planta e impide el flujo del látex para ser usado como defensa.

rantizada, pero es más complejo predecir la adaptación de las plantas, orugas y avispas. /// El arbusto Algodoncillo (*Asclepias curassavica*) es de América tropical. En sus hojas produce metabolitos secundarios derivados de esteroides (p.e. calotoxina). La Mariposa Monarca (*Danaus plexippus*) se alimenta y pone los huevos en esa planta en forma obligada. Las monarcas evolucionaron la forma de tolerar este tóxico, de forma que las orugas acumulan la calotoxina y se propagan a la mariposa. Los pájaros predadores evitan las señales visuales de las monarcas porque son tóxicas y producen trastornos gástricos y vómitos. Pero el calentamiento local produce cambios químicos en la planta, aumentando los niveles de calotoxina. Esto puede ser una trampa ecológica para la mariposa monarca si se supera un valor de tolerancia.

(15) El desbalance climático. /// Los estudios sobre algunos árboles (roble, plátano, fresno) muestran que la salida del invierno se adelantó hasta 7,5 días debido al calentamiento o la luz artificial en las zonas urbanas. Los árboles son engañados por la luz artificial en la parte roja del espectro. Esto afecta a las polillas que ponen los huevos para aprovechar la sincronía de la eclosión de sus orugas y la foliación de hojas tiernas. Incubar una semana más tarde significa que las orugas tienen que comer hojas más duras llenas de tanino. Esta es una defensa natural de las plantas contra las plagas y significa que habrá menos orugas disponibles para los pájaros. Si las orugas no responden al cambio van a perder la ventana de oportunidad. /// En Inglaterra se midió por 40 años (1976-2014) la población de mariposas (género *Lasiommata*). El resultado indicó una caída del 86 % en la población. Se atribuye a la alteración del ciclo de vida oruga-mariposa-oruga. Resulta que las orugas no encuentran el alimento apropiado, porque las plantas están anticipando la fecha de foliación y floración y las orugas mantienen su fecha histórica. Esto pone en duda la adaptación completa del triángulo plantas-orugas-aves.

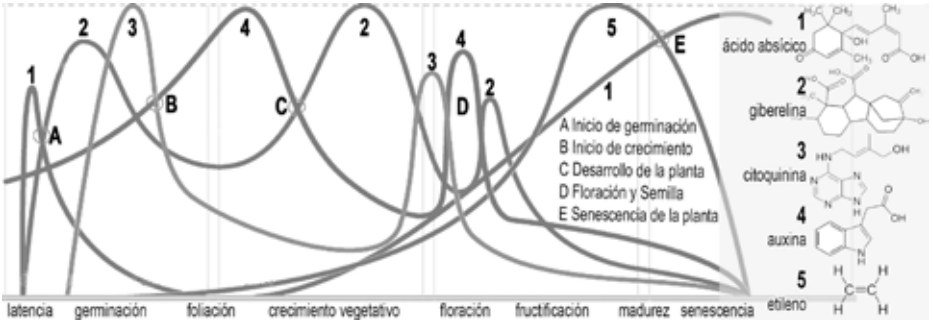
(16) La coevolución rápida. Es probable que cada especie hospedadora tenga su especie de parásito y la evolución de uno arrastre al otro. /// Las plantas de manzanas es un cultivo exótico en América. En 1866, se informó que el gusano de la Polilla de la Manzana (*Cydia pomonella*) atacaba los frutos. Los estudios posteriores mostraron que no es una especie distinta, sino una cepa de la Mosca del Espino (especie nativa) que había cambiado la dieta. Los estudios genéticos indican que están en un proceso de división en dos especies, la que se alimenta en el espino y la que lo hace en la manzana. Se diferencian en el tiempo de cría porque cada una se sincroniza con el árbol anfitrión. Esta mosca tiene avispas parásitas cuyas larvas se alimentan de orugas y las avispas también se están especiando. Se concluyó que la especiación de la mosca impulsa la especiación de la avispa.

3.5. Conducta: las flores y el néctar

3.5.1. En una nube de fitohormonas...

El crecimiento y floración. En una célula vegetal hay una nube de fitohormonas, con balances de opuestos de todo tipo. Una célula puede tomar una "decisión", hacer o esperar algo (foliar, florecer, germinar, desfoliar). Pero la decisión del conjunto dependerá del resultado promedio en incontables células vecinas. Aun así, la decisión involucra a toda la flor o semilla y que una planta florezca dependerá de la sumatoria de todas las flores. Una de las funciones del balance entre opuestos es la necesidad de memoria, por ejemplo, de temperatura mínima para iniciar el proceso de reproducción. En las hierbas se llama vernalización. Los requisitos de frío (duración y rango) dependen de la geografía y el clima. /// Los estudios con la hierba Arabidopsis encontraron que el proceso tiene diferentes etapas. (1) El gen FLC reprime la producción floral desde el otoño para evitar el desperdicio durante el invierno. (2) Luego de veinte días de temperaturas cercanas al punto de congelación, se activa un gen (Coldair) y luego de cuarenta días de frío, se silencia el gen FLC. Cuanto mayor es el período de frío, mayor es la proporción de células que tienen el gen FLC inhibido. (3) Esto retrasa el arranque del crecimiento y floración. Este estado puede ser heredado por las semillas cuando las células se dividen. El gen Coldair ayuda a crear una memoria hasta la primavera cuando se activan los genes que inician el crecimiento. (4) Para iniciar el crecimiento se necesitan reservas de energías suficientes. El azúcar T6P (trehalosa-6-fosfato) tiene una concentración muy baja y parece ser clave en la medición de las reservas de energía. Al menos se conocen dos vías de control: la duración del día y disponibilidad de energía.

El inicio de la floración. El *timing* es importante porque demasiado pronto podría encontrar a las flores sin los polinizadores. Pero demasiado tarde y una helada temprana podría dañar las semillas. Esta indefinición se regula mediante un control de los genes que están activos y apagados. Son varios los genes y sus proteínas cuyo balan-



351. El ciclo de vida de las plantas visto desde las fitohormonas. Las hormonas más importantes tienen ciclos y la abundancia relativa entre ellas determina la etapa reproductiva. Por ejemplo, la germinación (A) está definida por el cruce de abundancia del ácido abscísico y giberelina. Similar es la definición de las etapas de crecimiento, floración y senescencia. Esta última (E) está definida por el cruce entre el ácido abscísico y el etileno.

ce implica el cambio de estado, en el cual las células dejan de producir hojas y pasan a producir flores. /// En Arabidopsis se encontró que la proteína EBS (Early Bolting Short Days) tiene injerencia en la floración y germinación; si se elimina la proteína el proceso se adelanta. Cuando llega el momento de florecer, la EBS cambia la forma del plegado y se activa la floración. Esta proteína sirve para mantener los dos procesos apagados y cuando se desactiva, los libera.

Sobre la proteína FT. /// Los estudios con Arabidopsis encontraron que cuando se percibe la longitud apropiada del día en las hojas, se activa (expresa) el gen FT (Flowering Locus). La proteína FT se transporta a la punta del brote, donde otras proteínas desencadenan la formación de flores en lugar de hojas. /// Otro estudio con cinco especies de calabazas (género *Cucurbita*) originarias de América demostró que la proteína FT se transporta por el floema hacia las puntas en crecimiento (meristemos). Una especie silvestre (*C. moschata*) florece solo en días cortos, pero cuando se la infectó con un virus que llevaba el gen FT, floreció sin importar la duración del día. Luego se realizó un injerto entre dos especies (*C. moschata* y *C. máxima*) y se encontró que la señal se propagó desde las hojas de una a los meristemos de la otra. Se concluyó que la proteína FT es un desencadenante de la floración (es un florígeno). /// En otro trabajo se midieron plantas de Arabidopsis al aire libre y en interiores. Se encontró que las plantas al aire libre produjeron menos hojas y florecieron antes. Ambos grupos mostraron picos nocturnos de actividad en el gen FT, pero las de aire libre también tenían actividad matinal. La diferencia parece estar en las lámparas fluorescentes de laboratorio que no emiten las mismas longitudes de onda que la luz solar. Por ejemplo, generan menos luz desde el rojo lejano.

Sobre la fitohormona giberelina. /// Esta hormona interviene en la formación de flores en las plantas anuales, junto a señales ambientales (temperatura, fotoperíodo). Pero en las plantas perennes la giberelina retiene la floración. Lo que hace es promover una primera etapa (dejar de producir tallos y ho-

jas) e inhibir una segunda etapa (formación de flores). En Arabidopsis se analizó el gen ELA1, que produce la enzima citocromo que descompone la giberelina. Los niveles altos de esta hormona hacen que la planta termine la fase vegetativa del desarrollo y en este punto, el gen ELA1 causa que la giberelina se descomponga y comience la floración. /// Un estudio encontró que un gen (GA20ox1) tiene injerencia en el enanismo de las plantas y lo hace actuando sobre la giberelina. Este gen fue mutado en los años de 1960 en la agricultura para evitar que las plantas (arroz, cebada) se doblasen con facilidad por la carga de las espigas. Un estudio con Arabidopsis silvestres enanas obtenidas en 23 lugares del planeta encontró los mismos cambios en el gen GA20ox1. La particularidad es que en la vida silvestre esta mutación no se propagó.

3.5.2. El néctar y su cóctel químico

Los olores de antaño. Hace 100 Ma los olores de la flores estaban presentes, pero no los colores en los pétalos. Unas flores fosilizadas en ámbar de Birmania (*Cascolaurus burmensis* y *Tropidogyne pentaptera*) muestran los tejidos responsables de producir los aromas florales, aunque no están las moléculas químicas. Los tejidos secretores de olores son: nectarios (glándulas que producen fragancias y néctar); tricomas glandulares (pelos con células que producen fragancias); eláforos (glándulas sebáceas aromáticas) y osmóforos (glándulas de fragancia floral). Algunas flores en ámbar estaban en el proceso de emisión de compuestos. Más cerca en el tiempo, en un trozo de ámbar de hace 30-20 Ma de la República Dominicana, se estudiaron flores que tenía una abeja sobre los estambres. Había flores de algodoncillo (*Discoflorus neotropicus*) y de acacia (*Senegalia eocaribbeansis*).

1. NÉCTAR: RECOMPENSA Y MANIPULACIÓN

La fórmula del néctar. El néctar es una recompensa y un medio para la manipulación. Es una solución acuosa, rica en azúcares (fructosa, glucosa y sacarosa), con aminoácidos libres y proteínas. La proporción depende del polinizador destinatario. Por ejemplo, las plantas polinizadas por picaflores tienden a tener néctar con mayores cantidades de sacarosa. Hay una correlación entre el tamaño del polinizador y el néctar. A mayor tamaño del polinizador se produce más néctar, pero con menor concentración de azúcar. /// Un estudio analizó el néctar de una planta parásita perenne (*Cytinus hypocistis*) que es visitada por hormigas. El contenido de azúcar tenía niveles más altos de fructosa y glucosa que de sacarosa. En el néctar hay levaduras que consumen azúcares y las flores visitadas por hormigas tienen mayor densidad de levadura. Las levaduras están presentes en la superficie de las hormigas y cambian la composición del azúcar en el néctar de la flor. /// Otro estudio analizó a una planta herbácea (*Chelone obliqua*) que vive en humedales y es polinizada por abejas. Se estudió un grupo de metabolitos secundarios del néctar floral (glucósidos iridoides). Estos metabolitos tienen una doble acción: disuasoria para herbívoros (ciervos) y un efecto medicinal para las abejas (reduce la carga de parásitos). Se encontró que las abejas infectadas preferían las flores con las concentraciones más altas, donando más polen y mejorando la reproducción.

Los néctarios extraflorales. Estos nectarios no están relacionados con la polinización. Sirven para atraer a los insectos herbívoros y para proteger las partes delicadas de las flores. Se encuentran en hojas e inflorescencias. Se sabe que contienen nectarios más de 3.941 especies, incluidos algunos helechos. /// Los estudios con Arabidopsis y Tabaco permitieron conocer cómo se produce y transporta el néctar. Se aprendió que la sacarosa se produce en el nectario y que una proteína (Sweett9) la transporta al espacio extracelular de los nectarios. Esta proteína evolucionó al inicio de los primeros néctarios en las plantas con flor y fue clave para manejar a los polinizadores y aumentar la diversidad genética de las plantas. En las plantas donde se impidió la síntesis de la proteína, no hay secreción de néctar, y los azúcares se acumulan en los tallos. /// Un estudio trabajó con una hierba (*Iris bulleyana*) del Tíbet que tiene pétalos grandes, coloridos y atractivos para los polinizadores. El 98 % de las flores silvestres estudiadas fueron dañadas por herbívoros, pero el 85 % del daño se circunscribió a los nectarios. Por ejemplo, las Moscas Sierra (*Diprion pini*) usan la flor para aparearse, en tanto consumen de los nectarios, sin dañar el estambre y estigma de la flor. Cuando la mosca dañó los pétalos, la flor recibió menos visitas de polinizadores y produjeron menos semillas. Los nectarios evitan la perdida de semillas reproductivas.

La técnica de "zanahoria y palo". Hace 2.000 años, el naturalista romano Plinio identificó el néctar del Rododendro (*Rhododendron ponticum*) como la fuente de una intoxicación. Hoy se sabe que son innumerables las sustancias que son agradables o tóxicas dependiendo de la dosis. Muchos son metabolitos secundarios (alcaloides, terpenos, glucósidos iridoides y moléculas basadas en fenol). Por ejemplo, al menos 15 géneros de plantas contienen cafeína, útil para la defensa contra herbívoros y para la manipulación de polinizadores. La nicotina es un alcaloide tóxico para las orugas. /// En cambio, la planta silvestre Tabaco Coyote (*Nicotiana attenuata*) repele a las abejas carpinteras con la nicotina. Estas abejas consumen néctar, pero no polinizan. Un análisis del néctar encontró 35 compuestos aromáticos secundarios. Luego se probaron 16 compuestos en ensayos con halcones, picaflores y hormigas. Algunos resultaron atractivos y otros, no. Ciertas combinaciones atraían a los polinizadores (picaflores) mientras otras desanimaban a los ladrones de néctar (hormigas). Junto con la nicotina se produce bencilacetona, una molécula de olor atractivo para los polinizadores. La estrategia química de "palo y zanahoria" atrae a los polinizadores cuando están lejos y los repele cuando están presentes. Esto disminuye el consumo por cada visita, aumenta la cantidad de visitas y la circulación de polen, la mezcla genética y producción de semillas viables.

La manipulación. Los abejorros y abejas pueden aprender a relacionar las señales secundarias (olor y color) con la calidad del néctar. Esto les permite evitar plantas florales "tramposas", sin néctar o de mala calidad. Esta capacidad de aprendizaje fuerza a las plantas a ser "honestas" acerca de la recompensa. Un análisis genético reveló diferencias entre la abeja y el abejorro. Por ejemplo, el abejorro tiene más genes para el gusto, y la abeja tiene más genes para el olfato. Es lógico porque el abejorro prueba con su lengua cada flor y la abeja selecciona por el olor. Las flores pueden manipular a los abejorros y las abejas mediante un néctar que contenga compuestos tóxicos. Se los puede encontrar también en las raíces, hojas, tallos y semillas. Se sospecha que algunos actúan como una droga para el cerebro

de los insectos, de forma que genera lealtad en los polinizadores. El efecto beneficia a la planta ya que proporciona un polinizador más fiel.

2. NÉCTAR: CAFEÍNA Y NICOTINA

La cafeína. Al menos quince géneros de plantas contienen cafeína. /// Los estudios encontraron que la molécula de cafeína es un ejemplo de convergencia evolutiva. Son idénticas en los linajes del cacao, en las flores de los cítricos, en el café (*Coffea*) y té (*Camelia*), pero es producida por diferentes vías biosintéticas. Estas vías de producción habrían evolucionado desde enzimas ancestrales que fueron cooptadas desde otras funciones. Las hojas de la planta de café contienen los niveles más altos de cafeína y cuando caen al suelo evitan que otras plantas crezcan. Dispone de una enzima (metiltransferasas) que transforma la xantosina en cafeína, mediante la adición de grupos metilo. Las plantas de té y cacao sintetizan la cafeína mediante enzimas diferentes de las usadas en el café. Esto sugiere una evolución convergente en los ancestros de cada rama. /// La cafeína tiene un sabor amargo y a las abejas les resulta repulsivo. Sin embargo, cuando se les ofrece una solución de néctar con o sin cafeína, prefieren la que contiene cafeína. La cafeína tiene un doble efecto: su sabor amargo expulsa a los insectos herbívoros, pero en pequeña dosis en el néctar, aumenta la memoria de las abejas. En pruebas de laboratorio, las abejas recordaron las flores con cafeína más que las usadas de control con solo azúcar. Se contaron tres veces más abejas recordando el aroma floral 24 horas después del ensayo y el doble después de tres días. Además, las abejas se volvieron más eficaces en la búsqueda de néctar. Cuando volvían a la colmena realizaban su danza con más frecuencia y enviaban cuatro veces más obreras a esa flor. Esta fidelidad extrema también es un problema. La tendencia a regresar a la flor con cafeína persiste, aunque no haya néctar. Las lleva a sobrevalorar las plantas con cafeína. Se calculó que, si el 40 % de las plantas de un ecosistema produjeran cafeína, las colonias de abejas producirían un 15 % menos miel. Un aumento de manipulación puede perjudicar la polinización, haciendo más mal que bien.

La nicotina. El néctar con nicotina también mejora la habilidad de los abejorros para reconocer colores y memorizar flores. /// Un experimento encontró que pueden asociar el color y el néctar con nicotina y que mantienen la memoria después de quitar la toxina. La nicotina es adictiva y un automedicamento. El Abejorro Común (*Bombus terrestris*) es exótico en la Patagonia Andina y es infectado por un parásito protista (*Crithidia bombi*). Cuando se les dio a elegir entre una solución de azúcar con y sin nicotina eran propensos a tomar néctar con nicotina. Esto les permitió retrasar el progreso de la infección por unos pocos días, pero no aumentó la esperanza de vida. Los abejorros sanos que consumieron nicotina también mostraron una esperanza de vida más corta. /// La oruga de la polilla Gusano del Tabaco (*Manduca sexta*) puede reutilizar la nicotina para generar un malaliento tóxico (halitosis). Tiene un gen (CYP6B46) encargado de desviar el 0,65 % de la nicotina ingerida desde el arbusto Tabaco Coyote (*Nicotiana attentuata*). Un estudio encontró que la nicotina pasa a la sangre (hemolinfa) y resulta en una respiración que aleja a las arañas (*Camptocosa paralela*). Estas arañas prefieren las orugas que comen plantas sin nicotina. La nicotina afecta a las larvas y las vuelve perezosas. Mientras es polilla, solo come néctar y cuando vuela en forma activa, se metaboliza la nicotina y ataca a los músculos. El néc-

tar no tiene antioxidantes para remediarlo. Una solución es usar una vía alternativa para metabolizar el néctar, de forma que se producen antioxidantes en lugar de energía. Los gorriones parece que aprendieron esta propiedad ya que usan colillas de cigarrillos en sus nidos para protegerse de los ácaros. Se sabe que la nicotina actúa en las mismas partes del sistema nervioso que los plaguicidas neonicotinoides usados en agricultura y que también afecta a la abeja melífera.

3. PEQUEÑA BOTICA DE FITOTOXINAS

(1) Oleandrina. El néctar del laurel Adelfa (*Nerium oleander*) tiene toxinas que se concentran a medida que se seca y puede llegar a eliminar una colonia completa de abejas. La principal de las toxinas es la oleandrina. La concentración del tóxico es mayor en las raíces, y se degrada hacia las hojas, tallos y flores. No producen néctar y atraen a los polinizadores con los colores. Como los polinizadores son engañados al no encontrar néctar, reciben pocas visitas. (**2) Amígdala.** El néctar del almendro produce una toxina llamada amígdala en una concentración de 4 a 10 miligramos/litro. Como referencia, la cafeína en los cítricos tiene de 11 a 17,5 mg/lt, en el pomelo llega a un récord de 94,2 mg/lt. El almendro es la única planta que produce amígdala y da origen al nombre del género *Amygdalus*. Se encuentra muy concentrada en las semillas (almendras) amargas e inmaduras. Es mortal para pequeños mamíferos y peligrosa para el consumo humano. Al metabolizar la amígdala se produce el cianuro. A pesar de la peligrosidad, las abejas prefieren el néctar con este tóxico, lo que sugiere que no les es tóxico y sería estimulante. Además, parece que la toxina evita que bacterias habiten el néctar que podría bajar su calidad. **(3) Retonona.** El pueblo Zoque (México) celebra una ceremonia todos los años. Trituran raíces de plantas venenosas Barbasco (género *Lonchocarpus*), obtienen la sustancia tóxica rotenona y la vierten a un río que corre en la Cueva del Azufre. Esto envenena a los peces (*Poecilia mexicana*) que flotan hacia la superficie y son vistos como un regalo de los dioses. La rotenona trabaja sobre las mitocondrias, bloquea la respiración celular y provoca la parálisis y muerte. Los peces, en las partes envenenadas del río, están generando resistencia, con efectos que dependen del tamaño y sexo y producen un desbalance poblacional. (**4) Morfina-Codeína.** La Amapola es la planta del opio (*Papaver somniferum*) y produce opiáceos (codeína y morfina) y una sustancia no adictiva (noscapina). Los efectos son: alivio del dolor, euforia, somnolencia y adicción. La morfina apareció hace 7,8 Ma cuando la planta duplicó todo su genoma. Algunos de los genes excedentes tomaron funciones que ayudan a producir morfina. Antes de que se duplicara todo el genoma de la planta, un grupo específico de genes se fusionó de manera que terminó produciendo los compuestos de morfina y codeína. Se identificaron 15 genes que sintetizan los compuestos alcaloides. **(5) Anabasina.** El arbusto Palán-palán (*Nicotiana glauca*) del noroeste de Argentina, tiene un alcaloide relacionado con la nicotina, la anabasina. Se encuentra en forma natural en las hojas y néctar (concentración de 2,5 mg/litro). Se la usó en la cultura indígena. **(6) Grayanotoxina.** El Rododendro (*Rhododendron ponticum*) es un arbusto cuyas flores generan toxinas en el néctar que no afectan a los abejorros, pero matan a las abejas. Los apicultores tienden a mantener las colmenas cerradas durante la época de floración. La miel hecha de rododendros es incluso insegura para los humanos. La toxina principal es la grayanotoxina, que se une a los canales de sodio de la membrana de las células nerviosas y musculares, lo que

se traduce en inoperancia de las neuronas y músculos. Una subespecie de la abeja melífera parece haber evolucionado una resistencia a esta toxina. Incluso el néctar tóxico tiene propiedades medicinales antimicrobianas que pueden ser usadas por los animales polinizadores. **(7) Gelsemina.** La planta Gelsemio (*Gelsemium sempervirens*) produce en el néctar el alcaloide gelsemina. Se comprobó que tiene un efecto terapéutico sobre los abejorros ya que redujo hasta un 65 % la infección del parásito protista intestinal (*Crithidia bombi*). Este parásito se propaga a través de las heces depositadas en las flores y llega al nido de los abejorros. **(8) Cocaína.** En las abejas se encontró que la cocaína produce el mismo efecto que la nicotina: cierta adicción y entusiasmo a la hora de volver a la colmena.

Evolución de los venenos en animales. Un estudio trabajó con 3.500 toxinas de 85 familias de genes antiguos y modernos de animales (vertebrados e invertebrados). El resultado muestra dos grupos: (1) los animales antiguos tienen una baja variación de toxinas, y están bajo el influjo de la "selección purificadora"; (2) los linajes recientes se diversifican rápido bajo la influencia de la selección positiva. Es la teoría de dos velocidades de evolución. Los grupos antiguos tienen veneno optimizado y son adecuados para un nicho ecológico estable; la acumulación de variantes se ralentiza preservando las toxinas. Los grupos jóvenes que ingresan a un nicho ecológico nuevo tienen influencia de la selección positiva con amplia diversidad de variantes y coevolución. Esto muestra una rápida diversificación del arsenal, seguido por períodos largos de selección purificadora. Las especies que están en la etapa de purificación y fijación pueden reingresar al período de expansión si experimentan un cambio ecológico o ambiental.

3.5.3. Los problemas para la polinización

(1) La disminución de insectos. Una flor de sandía necesita alrededor de una docena de visitas de insectos portadores de polen para desarrollar una verdadera fruta, y una fresa necesita unas 25 visitas para alcanzar el tamaño de la baya principal. Así que, la frecuencia de visitas es muy importante para mantener el sistema de polinización. /// Un estudio de 27 años en 63 áreas protegidas en Alemania capturó insectos en botellas de alcohol. Entre 1989 y 2016 la biomasa de los insectos recolectados cayó en un 77 % entre mayo y octubre. El estudio incluyó mariposas, abejas y polillas. Las probables causas son la pérdida de hábitats cercanos, el cambio climático, las prácticas agrícolas con pesticidas, eventos de sequías o la falta de luz solar. A medida que los insectos disminuyen, también lo hacen sus ecosistemas. Si los insectos disminuyeron, también deberían haber disminuido las flores, aves, reptiles, etc. El paisaje agrícola moderno, para los insectos, es un ambiente hostil, lo malo es que suceda en las reservas naturales adyacentes como la estudiada. Las caídas más graves (82 %) se produjeron a mediados del verano, cuando los insectos suelen ser más abundantes. Así que, menos insectos significan menos visitas de polinización y menos frutos.

(2) La propagación de bacterias. Las abejas comerciales pueden dispersar bacterias parásitas en las flores que visitan y estas pueden propagarlos a otros polinizadores silvestres. Las flores se convierten

en plataformas parasitarias y las flores muy visitadas se vuelven más sucias. El aumento de la cantidad de flores proporciona más opciones y las vuelve más sanas. /// Una investigación encontró cuatro parásitos comunes de abejas y abejorros que se dispersan a través de las flores y causan letargo, disentería, colapso de colonias y muerte de la reina. De esta forma los abejorros silvestres se infectan con parásitos de abejas melíferas comerciales y viceversa. El comercio internacional de flores se convierte en un mecanismo de exportación de parásitos. /// Un estudio utilizó moscas infectadas con una bacteria (*Rickettsia*) para seguir la vía de la infección. Se permitió que accedieran a plantas (algodón, albahaca y belladona) y veinte días más tarde se encontraron bacterias confinadas en el floema de las hojas. Luego se liberaron moscas no infectadas en las plantas infectadas y diez días más tarde se encontraron las bacterias en las moscas. La misma cepa de *Rickettsia* también se encuentra en áfidos, saltamontes y ácaros. /// Un estudio determinó que las abejas pueden distinguir entre plantas sanas e infectadas con bacterias (*Erwinia amylovora*). Se realizó el conteo de visitantes, se cuantificó el polen transportado y se midió la preferencia por las flores sanas. La medición de compuestos volátiles COV de las flores reveló un cambio en varios de ellos. Esta preferencia por flores sanas aumenta el número de visitas y puede promover una propagación bacteriana secundaria.

(3) La propagación de hongos. /// Una especie de hongo (*Microbotryum violaceum*) localiza la región del polen en las flores, la destruye y la reemplaza con sus esporas. Entonces los polinizadores llevan esporas del hongo en lugar de polen de la flor. Cuando este hongo infecta a la planta (*Viscaria vulgaris*) las flores se abren más tiempo, hay más insectos y por más tiempo, que llevan más esporas. Más avanzada la etapa de floración, los insectos parecen aprender y evitan estas flores. En un arbusto (*Moussonia deppeana*) la infección por hongos hace que las flores estén abiertas durante dos días más que las flores sanas. Esto atrae a más picaflores, los polinizadores. La planta reduce el tamaño de la flor y el aroma, con lo que se reduce las probabilidades de infección. /// En el caso de la planta de arándanos, el hongo que la infecta (*Vaccinium corymbosum*) convierte las frutas en carcasas pálidas y marchitas (momificadas). Luego, los brotes de la planta desarrollan manchas grisáceas que reflejan la luz ultravioleta, huelen a flores y dejan escapar un líquido azucarado. Los polinizadores son atraídos por estas "pseudoflores", recogen esporas y las llevan a otra planta. Las plantas infectadas se debilitan combatiendo a la enfermedad y producen flores más pequeñas y menos néctar. Los hongos producen un líquido azucarado que no está concentrado y pueden oler como las flores reales e incluso como las feromonas de los insectos.

(4) La pérdida de aroma. Un estudio trabajó con el árbol de Cacao (*Theobroma cacao*) que tiene la mayoría de las flores saliendo del tronco. Sus polinizadores son unas pequeñas moscas y mosquitos que se arrastran en la flor por la madrugada. Se encontró que la flor no produce néctar como recompensa. Un problema para resolver es el volumen de polen necesario: se requieren 100-250 granos de polen para fertilizar las 40-60 semillas que conformarán una vaina de cacao. Esto obliga a muchos viajes de polinización. El problema es que el polen es inútil en la misma planta o en plantas hermanas que crecen en grupos como racimos. El agrupamiento se debe a que provienen de semillas dispersadas por los monos en el

mismo lugar. El árbol produce muchas flores, pero solo un 3 % en promedio llegan a ser semillas. /// Un trabajo de campo en una antigua plantación de cacao en Costa Rica probó perfumes de plantas de diferentes variedades. Una fragancia superó a todas las demás, atrayendo a muchos mosquitos y abejas sin aguijón. El brebaje provenía de plantas mexicanas similares a los ancestros salvajes del cacao. Se cree que el proceso de domesticación maximizó algunas propiedades deseables del cultivo, pero que se perdieron algunas en el aroma. Esto podría explicar por qué muchas variedades de plantación atraen pocos insectos polinizadores.

(5) La competencia con exóticas. /// En las islas Seychelles (Océano Índico) un experimento de campo eliminó casi 40.000 arbustos invasores en cuatro parches de bosque de montaña. El monitoreo encontró que los polinizadores interactuaron un 20 % más con las plantas nativas en estos parches. Más tarde las plantas nativas produjeron más flores y frutas. /// En otros estudios se encontró que algunas plantas exóticas aumentaban la visita de polinizadores que extendían el beneficio a las nativas que estaban en desventaja. Tal el caso de la Madreselva (género *Lonicera*) que siendo exótica alimenta a las aves y las retiene en zonas donde también se benefician las nativas. Las mismas aves que visitan a la madreselva también visitan a las solanáceas.

(6) El cambio climático. /// Un estudio reunió datos de 423.000 abejorros capturados durante el siglo 20 en el hemisferio norte. Corresponden a 67 especies, la mitad de las especies conocidas. Los registros de captura permitieron evaluar los rangos de distribución. Entre 1974 y 2010, algunas fronteras sur de los abejorros retrocedieron 300 km hacia el norte. Por ejemplo, un tipo de abejorro (*Bombus affinis*) debió corregir un cambio de 2,5 °C de temperatura máxima. En las montañas se observó un corrimiento de 300 m hacia arriba. Sin embargo, el límite norte en la mayoría de los abejorros se mantiene sin cambios. Esto significa que la zona de distribución se cierra. /// Otro caso se tiene con una orquídea (*Caladenia huegelii*) que tiene un rango de distribución muy limitado en Australia y una gama aún más limitada de polinizadores ("menos de una especie"). Esta orquídea usa señales químicas y visuales para engañar solo a los machos de una especie de avispa (*Macrothynnus insignis*) mimetizando a la avispa hembra. Las pruebas de ADN mostraron que las avispas macho polinizadoras son un grupo pequeño aislado. La distribución de orquídeas y abejorros se superpone muy poco y es probable que las poblaciones de orquídeas persistan solo por longevidad de la planta en lugar de la reproducción.

(7) La contaminación del aire. /// Un trabajo sugirió que hace un siglo el olor podía viajar 1.000 a 1.200 m, pero en el ambiente contaminado de las ciudades llega a solo 200 a 300 m. Los compuestos volátiles se unen a contaminantes como ozono, hidroxilo y nitrato, lo que destruye los aromas. En cierto sentido, las flores ya no huelen a flores, lo que reduce el alcance y persistencia de la fragancia e inhibe la capacidad de los insectos polinizadores para seguir los rastros de olor. Esto obliga a los polinizadores a buscar más tiempo y confiar más en la vista.

3.6. Conducta: flores y polinizadores

3.6.1. Los polinizadores (i): insectos

1. VARIEDAD DE POLINIZADORES

Los medios de polinización. Las primeras plantas (briofitas) dependían del agua como medio de dispersión de las esporas. Las plantas vasculares posteriores, que controlaban la desecación y ganaban altura, empezaron a usar el viento para dispersar las esporas. Las gimnospermas GS (cícadas y ginkgos) tienen esperma flagelado lo que les permite trasladarse. Los primeros medios bióticos de dispersión de polen fueron los insectos. En tanto, las angiospermas AS desarrollaron una relación fructífera con múltiples animales para la polinización. Aunque numerosos linajes han vuelto a la polinización por el viento. /// La polinización por el viento evolucionó a partir de la polinización animal en al menos 65 ocasiones. Por ejemplo, una planta (*Thalictrum pubescens*) es polinizada por insectos y por el viento y se cree que está en un estado de transición. El viento es un agente de dispersión más consistente que los insectos cuya población fluctúa en el tiempo y el espacio. El mecanismo que impulsa la reversión involucra la vibración con el viento de los estambres que contienen polen. Esta función puede ocurrir cuando las visitas de los polinizadores son pocas. Se trata de estambres largos y flexibles que se sacuden con el viento. /// Un estudio con una planta perenne (*Silene tatarica*) encontró que un espécimen aumenta su aptitud reproductiva cuando es más alta. Se especula que la altura está involucrada en la atracción de los polinizadores. Los grupos más altos y los especímenes más altos son más visibles para los polinizadores.

¿Cuántos polinizadores? /// Un estudio evaluó que en Perú hay al menos 470 especies de animales polinizadores, incluyendo 389 especies de insectos, 135 de picaflores y 26 mamíferos (murciélagos, primates y marsupiales). En Paraguay se reportaron al menos 478 especies de abejas y abejorros, 500 de moscas, 171 de mariposas, 227 de escarabajos polinizadores, 7 de murciélagos y 15 de picaflores. La polinización no solo beneficia a los frutales (frutilla, maracuyá, cítricos) sino también a la yerba mate y la soja. La soja no requiere polinizadores, pero en presencia de insectos la producción aumenta el 10 %. /// En otro estudio se analizaron 1.739 cultivos (480 campos con 17 especies). Se encontró que los insectos no-abejas hacen el 39 % (25 al 50 %) del total de visitas a las flores. Sin embargo, el resultado de la polinización fue el mismo para abejas y no-abejas. La cantidad de fruta aumentó con el aporte de los insectos silvestres sin importar la tasa de visitas de las abejas. Esto significa que hacen un aporte que no pueden hacer las abejas. Además, son menos sensibles a la fragmentación del hábitat.

Las preferencias. Los polinizadores pueden ser generalistas o especialistas, pueden estar presentes por temporada o todo el año, pueden esparcir el polen a corta o larga distancia. /// La flores pueden cambiar de vector de polinización dejando rastros en el genoma o los fósiles. Un estudio trabajó con el ADN de dos géneros de plantas de la misma familia. Un género (*Antirrhinum*) tiene flores grandes, vistosas y son polinizadas por las abejas y el otro (*Plantago*) tiene flores

pequeñas y polinizadas por el viento. El estudio del ADN mostró que comparten la misma ascendencia de flores polinizadas por abejas. Pero en Plantago se perdió la genética para producir flores polinizables por abejas y evolucionó una reducción de los pétalos. No se trata de un proceso de modificaciones o retoques sino de la pérdida completa de la genética. Este cambio debió producirse en un entorno escaso en polinizadores bióticos, lo que impulsó la polinización eólica. /// Las flores del Tabaco Coyote (*Nicotiana attenuata*) varían el aroma y néctar y hay plantas que no llegan a secretar néctar alguno. Un estudio desacopló el aroma floral y el néctar usando plantas transgénicas que no producían bencilacetona, el componente principal del aroma floral y del néctar. Se usaron polillas (*Manduca sexta* y *Hyles lineata*) y picaflores (*Archilochus alexandri*) como polinizadores. El olor (atrayente) y el néctar (recompensa) tuvieron diferentes efectos en la transferencia de polen. El olor y néctar influyeron en la postura de huevos de las polillas hembra. El néctar afectó más a las polillas que el olor, de forma que usaron el néctar para evaluar el tamaño de la planta y su salud.

2. INSECTOS POLINIZADORES

(1) Las moscas. Aunque no es buena polinizadora, la Mosca de la Fruta (*Drosophila melanogaster*) puede tener capacidad de detección de olores para guiarse en el ambiente. Sus diminutas alas translúcidas parecen tener un doble propósito: el vuelo y olfatear el aire. El batido de las alas altera las "plumas del olor" floral en el aire de forma que la impulsan hacia las antenas que están colocadas sobre su cabeza, bien delante de las alas. Las alas no se mueven arriba y abajo, sino que tienen una inclinación hacia adelante. El movimiento parece "recoger" flujos de olor y llevarlos hacia las antenas. /// Un estudio comparó los efectos de la polinización por abejorros y moscas. Se trabajó con el Nabo (*Brassica rapa*) durante nueve generaciones. Se encontró que las plantas polinizadas por los abejorros eran más grandes, con flores más fragantes y con más componentes de color UV. Las flores polinizadas por moscas usaron más la autopolinización, como forma de autoayuda ante un polinizador poco eficiente.

(2) Las mariposas. Los lepidópteros (*alas con escamas*) incluyen a mariposas y polillas. /// En sedimentos de hace 200 Ma se encontraron evidencias de polillas y mariposas primitivas (suborden *Glossata*). El 99 % del material fósil eran restos de plantas, la "basura de un estanque" (polen, esporas, trozos de plantas y patas de insectos). Se creía que las mariposas habían evolucionado unos 70 Ma más tarde, junto con las plantas con flor. Pero estos fósiles muestran mariposas antes de que hubiera flores, aunque la probóscide de succión se usaba para extraer gotas de agua de las semillas de coníferas. Glossata dio origen a Lepidóptera y evolucionó adaptándose a los óvulos de coníferas y sus gotitas de polen. /// Otro grupo de insectos, las crisopas, produjeron "mariposas" hace 165 Ma. Son similares, pero no son las actuales mariposas. Se extinguieron hace 120 Ma, unos 45 Ma antes de las mariposas modernas. La mayoría de los linajes actuales se originaron después del evento de extinción de hace 65,5 Ma. Un dato interesante es que las mariposas nocturnas desarrollaron órganos auditivos antes de que aparecieran los murciélagos, su principal depredador. Las crisopas fueron polinizadoras de coníferas, que no tienen flores, pero fabricaban conos con tubos largos con acceso a néctar y polen. Las crisopas modernas tienen piezas bucales masticadoras porque tienden a comer otros insectos.

/// En la actualidad la Azalea (*Rhododendron calendulaceum*) tiene una flor adaptada a las alas de las mariposas. Las flores son grandes, tienen partes masculinas (antera) y femenina (estigma) alargadas y separadas entre sí. Esta distancia garantiza que un polinizador pequeño contacte a la antera y estigma en la misma visita. Las mariposas, son más grandes y es muy probable que el polen se transfiera mediante las alas, en lugar de sus cuerpos.

(3) Las polillas. Las polillas son polinizadoras nocturnas a gran distancia. /// Un estudio usó un método de detección de ADN del polen para identificar los diferentes tipos de polen que llevan las polillas. Se encontró que más del 50 % de las especies de plantas detectadas en el polen no se sabía que eran visitadas por polillas. Se detectaron granos de polen de cultivos como arvejas, soja y nabo. El 35 % de todas las polillas capturadas llevaban polen. /// Un caso de interés ocurre con las poblaciones silvestres del Tabaco Coyote (*Nicotiana attenuata*) que se encuentran en zonas aisladas. Como necesitan un polinizador de larga distancia para acceder a otras poblaciones, la polilla adecuada es el Gusano del Tabaco (*Manduca sexta*). La polilla además de polinizar pone los huevos en las hojas y las orugas se alimentan de la planta. Se encontró una variación de aroma floral y néctar entre plantas del tabaco, llegando a plantas individuales que no secretan ningún néctar. Este engaño es un mutualismo poco sincero, donde hay plantas y polillas engañadas. /// Un caso diferente ocurre en la planta de yuca que mantiene una polinización mutualista, especializada y obligada con las polillas. Las polillas hembra usan sus piezas bucales modificadas para insertar el polen en el estigma de las flores. Además, desovan en el ovario, donde las larvas se alimentan de algunos de los óvulos en desarrollo. Una especie de polilla (*Tegeticula intermedia*) traiciona este mutualismo obligado al no polinizar la planta, aunque pone sus huevos allí y las larvas toman semillas como alimento.

(4) Las avispas y las orquídeas. El reloj molecular dice que las orquídeas aparecieron hace 84-76 Ma. Hoy son 22.000 especies, pero tienen un registro fósil muy pobre. Hace 15-20 Ma una abeja entró a una flor, recogió polen y quedó atrapada en ámbar. El estudio de ese polen muestra que es casi idéntico al actual, mostrando una larga relación mutualista. /// La fuerza del engaño de las orquídeas puede llegar a extremos. Por ejemplo, una orquídea (género *Cryptostylis*) atrae a los insectos macho con señales sexuales falsas que imitan a las producidas por insectos hembra. La avispa Duquesa (*Lissopimpla excelsa*) no puede resistir el apareamiento con las flores y se convierte en un polinizador cuando quiere reproducirse. Se contabilizó que los machos que visitan a las orquídeas eyaculan el 70 % de las veces en las flores. Podrían sufrir costos reproductivos elevados por pérdida de apareamiento con sus hembras. /// Un estudio encontró que hay cerca de 200 especies de insectos que son engañados para aparearse con orquídeas. También se encontró que más del 90 % de estos polinizadores engañados son avispas, abejas y hormigas. Las hembras de estos polinizadores pueden producir descendencia sin espermatozoides de los machos, pero todas serán crías macho. De forma que las avispas macho adicionales pasan a formar parte de los polinizadores de orquídeas. Mientras se produzcan apareamientos sexuales normales entre avispas, el costo del engaño de las orquídeas puede mitigarse.

(5) Los comedores de carroña. /// Una planta de Sumatra (*Amorphophallus titanum*) tiene el récord de altura de la flor

con 2,7 m. Forma un flor (inflorescencia) que tiene poca duración. En el primer día de floración se abren las flores femeninas y comienza a autogenerar calor por termogénesis y a producir compuestos malolientes. Esta imitación del olor de la carroña atrae a los escarabajos polinizadores. La primera noche de floración ofrece el olor más intenso en las flores femeninas. Al final del segundo día de floración, el olor se reduce y se abren las flores masculinas. El olor atrae a los escarabajos que llegan con polen desde otras flores masculinas, lo entregan en las femeninas y se vuelven a cargar en las masculinas de la misma flor. /// Los odorantes que atraen a los insectos son los sulfuros. Por ejemplo, el trisulfuro de dimetilo produce un olor a podrido, similar a un animal y el disulfuro de dimetilo se parece al ajo. Otros compuestos incluyen el ácido isovalérico, una sustancia que da el olor de pies sudorosos y el tiolacetato de metilo, que huele a una mezcla de ajo y queso. /// Otra planta que recurre a los olores pútridos es un género parásito (*Rafflesia*) del sudeste asiático. Tienen el récord de tamaño de la flor con 1 m de diámetro y 10 kg de peso. Emite un hedor a carne podrida que resulta irresistible para los polinizadores comedores de carroña (moscas), incluidos pequeños animales del bosque (musarañas) para la dispersión de frutos.

(6) Los escarabajos. Los fósiles de escarabajos ancestrales son de especies que preferían espacios estrechos bajo la corteza de coníferas. Hace 300 Ma sus características eran muy diferentes a las actuales. Pero hace 100 Ma estaban bien establecidos. /// Hace 105 Ma un escarabajo (*Darwinylus marcosi*) cayó en una mancha de resina, liberó el polen que había comido antes y se fosilizó en el ámbar. En aquella época las angiospermas AS (plantas con flor) recién empezaban y el paisaje estaba dominado por gimnospermas GS. Este escarabajo ingirió polen de GS, lo masticó con sus mandíbulas y se cubrió de polen que llevó a otras plantas. Cuando el polen se extrae mediante la trituración, la digestión intestinal es muy nutritiva. Es el único caso conocido de un polinizador del mesozoico con piezas bucales para morder y masticar. En cambio, los insectos con probóscides largas son muy comunes y evolucionaron entre 10 y 13 veces. Las gotas de polinización de las GS son un líquido similar al néctar de las AS. Se encuentran en orificios en las estructuras portadoras de óvulos. El fósil en ámbar revela que estos escarabajos lograron la transición para alimentarse y polinizar de AS. En el período entre 125 a 90 Ma las AS toman el control de los ecosistemas tropicales. Los insectos polinizadores de las GS que no pudieron hacer la transición se extinguieron. La mayoría de las GS actuales (coníferas y ginkgo) son polinizadas por el viento.

El caso de las amapolas. /// La Amapola Común (*Papaver rhoeas*) tiene pétalos muy delgados que causan una gran dispersión de luz. Un estudio encontró que contienen muchos pigmentos que están presentes en las dos capas de células externas y no en la capa media. Además, se observó que las células pigmentadas tienen invaginaciones similares a complicadas piezas de rompecabezas. Esto crea huecos llenos de aire lo que produce reflexión de la luz solar. La marca negra de la flor es el producto de concentraciones muy elevadas de pigmento rojo. Algunas amapolas reflejan los rayos UV y otras no, lo que se ajusta a los polinizadores preferidos. En Europa las flores reflejan el UV y son polinizadas por abejas. Las amapolas en el Medio Oriente son polinizadas por escarabajos que ven el color rojo y las flores no reflejan los UV. Las manchas negras en el centro de algunas amapolas imitan al escarabajo hembra.

3. EL CASO DE LAS CÍCADAS.

Los fósiles. Las cícadas son plantas GS perennes que se originaron hace 280 Ma y llegaron al apogeo entre 200-65 Ma. Las actuales tienen menos de 12 Ma. No surgieron nuevas especies en los últimos 2 Ma y el 60 % está en peligro. Varias especies tienen una diversidad genética muy baja. La misma suerte corren los escarabajos (gorgojos o picudos) que las polinizan. Las cícadas pudieron ser las primeras plantas polinizadas por insectos, mucho antes que las flores. Por ejemplo, un fósil en ámbar de 99 Ma (Birmania) guarda un escarabajo (*Cretoparacucujus cycadophilus*) junto con granos de polen. El escarabajo tiene parches mandibulares para el transporte de polen de cícadas y mandíbulas grandes con cavidades erizadas. /// En otro fósil en ámbar de la misma edad se observan trips cubiertos con granos de polen. Estos insectos tienen pelos con una estructura anillada que aumenta su capacidad de recolectar el polen. Los granos son pequeños y adherentes para facilitar el transporte. Se estima que el árbol puede ser cícada o ginkgo. Estos insectos debieron alimentar a sus larvas con polen, lo que sugiere que formaban colonias en los árboles para refugio y protección.

La polinización. Las cícadas actuales son polinizadas por insectos trips (orden *Thysanoptera*) que se alimentan del polen de los conos masculinos. El polen es el único alimento para los trips, y estos son los únicos polinizadores de las cícadas. Se piensa que las primeras plantas con flores AS fueron polinizadas por el viento y los olores se usaron como disuasión para los herbívoros. La cícada, que no tiene flores, usa olores atractivos y repulsivos con los que manipula a los trips. Los conos atraen a los trips mediante un aroma (beta-mirceno) que es atractivo en pequeñas cantidades, pero tóxico en elevadas proporciones. Con cualquier sustancia ocurre lo mismo (incluso el agua o el oxígeno), lo particular es que la proporción es manejada por la planta. /// Un estudio encontró el siguiente proceso. (1) Los conos masculinos emiten pocas cantidades de beta-mirceno y atraen a los insectos. Los trips se acomodan en las grietas del cono masculino que está cargado de polen nutritivo que sirve de alimento para trips adultos y larvas. (2) Luego, la parte masculina de la cícada comienza a calentarse mediante el metabolismo del azúcar, almidón y grasas. El calor (12 °C encima de la temperatura ambiente, de unos 37 °C) provoca la liberación masiva de beta-mirceno que aleja a los trips del cono masculino. Esto ocurre durante el día, ya que por la noche se enfrían. Así es como la planta gobierna el acceso de los insectos. (3) En tanto, los conos femeninos emiten cantidades moderadas del olor como para atraer a los trips. La parte hembra no tiene polen así que los insectos son engañados por el olor. Esta estrategia de polinización del "tira y afloja (push-pull)", podría ser un paso intermedio en la evolución hacia la polinización de las plantas con flor.

3.6.2. Estudio de caso: las higueras y las avispas

Higueras y avispas. Las higueras (cerca de 800 especies del género *Ficus*) dependen de las avispas para la fertilización. La simbiosis se inició hace 90-70 Ma como producto de un único evento y desde allí es una compleja coevolución. Hay fósiles en ámbar muy posteriores (34 Ma) de avispas con bolsas de polen de higos en la parte inferior del cuerpo. Hoy



362. Ciclo de reproducción del higo y la avispa. La avispa hembra, con huevos fertilizados y cargada de polen, ingresa al higo (1). Fertiliza las flores y pone los huevos (2). Los huevos se desarrollan (3). Los machos eclosionan y fertilizan a las hembras aun encerradas (4). Las hembras eclosionan (5), se cargan de polen y abandonan el higo (6). El ciclo se reinicia (7).

día el ciclo reproductivo es interesante por la complejidad. /// Un estudio analizó cuatro especies de higueras tropicales y encontró en las fragancias comparten varios ingredientes. Cada especie tiene su aroma distintivo con diferentes proporciones de ingredientes. Las avispas parecen diferenciar entre estos aromas, lo que lleva a repensar una taxonomía basada en el olfato de las avispas.

(1) El ciclo de vida. El higo es un fruto y una inflorescencia con tres tipos de flores (macho, hembra corta y hembra larga). La superficie exterior contiene las flores plegadas hacia el interior (está cerrada sobre sí misma). Las flores forman dos capas: la interior (central) y la periférica. El ciclo de vida de la avispa y el higo están coordinados. (1) La avispa hembra con sus huevos fertilizados y cubierta de polen ingresa al higo por una abertura natural en la parte inferior. La avispa penetra hasta el interior del higo donde se revuelve, poliniza las flores hembra centrales y coloca sus huevos para luego morir. (2) Un mes más tarde se completó el desarrollo del fruto y de los huevos. Cuando eclosionan las larvas se alimentan de algunas semillas centrales. Las semillas periféricas quedan para la reproducción del árbol. (3) Las primeras avispas en salir son machos y fertilizan a las avispas hembra que aún están en el capullo. Los machos mueren y las hembras eclosionan. Las hembras fertilizadas se cubren de polen de las flores macho y forman un hueco por donde se escapan. Tienen un par de días para encontrar un higo en estado reproductivo y lo hacen gracias al aroma que emiten.

(2) Las avispas parásitas. Las avispas parásitas se suman al ciclo de vida normal entre higos y avispas. Estas avispas ponen sus huevos desde el exterior del higo y pueden alcanzar la capa de flores cortas (periféricas). Esto justifica que las avispas polinizadoras pongan los huevos en los óvulos

internos. De esta forma impiden la competencia entre larvas. Las parásitas obligan a las polinizadoras a usar los óvulos centrales y abandonar los periféricos para las semillas. Aunque producen daños colaterales, las avispas parasitarias ayudan a mantener una relación mutualista estable entre la planta y las polinizadoras.

(3) Polinizadores oportunistas. Algunas avispas polinizadoras no llevan polen, no polinizan los higos, pero ponen huevos. En ese caso, el árbol dejará caer los higos no polinizados matando las larvas y reduciendo el linaje de estas avispas tramposas. /// La higuera hace una selección de higos y de avispas que colaboran. Pero, en cada generación, aparecen nuevas avispas tramposas. Un estudio encontró que este oportunismo varió entre 0,3 % y 5 % de las posturas y que la selección contra los tramposos es muy fuerte. Es probable que en cada generación aparezcan nuevas tramposas, desde las no-tramposas. Se midió que las avispas que no llevan polen son más numerosas cuando la selección de higos es débil. Las sanciones parecen ser una fuerza necesaria para mantener las relaciones de beneficio mutuo.

(4) La producción agrícola. Los higos comestibles actuales (*Ficus carica*) se producen en plantas femeninas que engañan a las avispas (*Blastophaga psenes*). Cuando las avispas penetran a los higos, la longitud del ovopositor (2 mm) no permite alcanzar a los óvulos (3 mm) y no pueden poner los huevos. Los higos producen solo semillas y no hay crías de avispas.

3.6.3. Los polinizadores (ii): aves y mamíferos

1. PICAFLORES

Las aves polinizadoras. Cerca del 10 % de las especies de aves son polinizadoras. Abarcan el 5 % de las especies de plantas a nivel global y el 10 % en las islas. Los picaflores americanos son el paradigma de las aves polinizadoras. /// Un estudio que trabajó con quince especies de plantas (género *Rhododendron*) encontró que las aves son más grandes y activas que los insectos en temperaturas frías. El indicador que relaciona la captura y entrega de polen muestra que los polinizadores que tienen poco aseo son mejores en el intercambio de polen. En líneas generales las flores seleccionadas para interactuar con murciélagos se abren de noche, están más expuestas, duran una noche, son de color claro (amarillo) y perfume fuerte (agrio, añejo). Son flores robustas, en forma de campan, tienen mucho néctar diluido y gran cantidad de polen. En cambio, las especializadas en picaflores son diurnas y de color rojo, con dominancia de sacarosa en el néctar.

El caso de Heliconia. /// Por ejemplo, las flores de una planta herbácea perenne (*Heliconia tortuosa*) aceptan picaflores como polinizadores y pueden reconocerlos y favorecer a los mejor adaptados. Un estudio atrapó 148 polinizadores (de seis especies de picaflores y una de mariposa). Se midió el éxito reproductivo y se encontró que el mejor resultado correspondía a las especies de pico largo y curvo (géneros *Phaethornis* y *Campylopterus*). Luego se experimentó para saber si la planta puede detectar el polinizador y se encontró una correlación entre la forma del pico y la cantidad de flores. Los picaflores de pico largo engullen más néctar y eso impulsa la reproducción de la planta. Cuanto más néctar se extrae, más tubos de

polen (flores) se crean en la planta. También se encontró que estos picaflores viajan largas distancias, de forma que la planta recibe polen que no es de un familiar cercano. El polen lejano y no relacionado reduce la endogamia y mejora la reproducción. Evitar la endogamia, sea en plantas o animales, no es una actitud consciente, la selección natural elimina a las crías endógenas.

El caso de la planta Iris. /// Esta planta (*Babiana ringens*) es del sur de África y es polinizada por el pájaro-sol, una versión africana del picaflor. La planta desarrolló una percha para que se posen los pájaros-sol, tomen el néctar y las polinicen. Cuanto mayor es la percha, más aves visitan la planta. En los lugares donde la percha es menor, como hay menos visitas, las flores admiten la autopolinización. Se observó que la planta puede adoptar diferentes estrategias de apareamiento en distintos lugares dependiendo de la disponibilidad del pájaro-sol.

2. MURCIÉLAGOS

Los murciélagos polinizadores. Los murciélagos son mejores polinizadores de larga distancia que los picaflores. Los picaflores llegan a una media de 200 m en tanto que un murciélago nectívoro (*Leptonycteris curasoae*) del norte de Sudamérica tiene el récord que llega a 50 km de su dormidero. Las plantas de los bosques tropicales tienen baja densidad por lo que están obligadas a llegar a grandes distancias. Además, la fragmentación de los bosques potencia este requerimiento. Los murciélagos polinizan unas 528 especies de plantas en todo el planeta.

Las guías para murciélagos. /// Una leguminosa americana (*Mucuna holtonii*) tiene flores que son polinizadas de noche por un murciélago (*Glossophaga commissaris*). Cuando la flor tiene néctar se abre y los murciélagos las detectan por ecolocalización. De la flor emana un ligero olor a ajo (azufre) que atrae al murciélago. Los murciélagos utilizan la ecolocalización de alta frecuencia para la orientación. Los que se alimentan de néctar producen un sonido tenue que prioriza los detalles por encima de la distancia, lo que es necesario para los murciélagos insectívoros. Las plantas de floración nocturna están siempre en lugares expuestos al paso de los murciélagos y lejos de los escondites de depredadores arbóreos (serpientes y zarigüeyas). Cuando la flor queda sin néctar cambia de forma y pierde la señal que detecta el murciélago. Es decir, la forma es un indicador de si tiene néctar o no y podría ser una coevolución. Un estudio analizó la "firmas acústicas" de 65 especies de plantas polinizadas por murciélagos. Encontró que estas flores distribuyeron diez veces más polen mediante murciélagos que con picaflores y que llegan más lejos. /// También una planta trepadora (*Marcgravia evenia*) desarrolló hojas y flores cóncavas que son una baliza acústica para los murciélagos. Esta planta se reproduce tan poco que requiere polinizadores con gran movilidad. Un estudio midió el tiempo que un murciélago (*Glossophaga soricina*) tarda en encontrar la flor y se estimó que la forma especial de la flor redujo el tiempo a la mitad. Existe un costo para la planta, ya que la orientación de las hojas reduce la fotosíntesis, pero aumenta la eficacia de la polinización.

Estudio de casos. /// La planta suculenta Agave Azul (*Agave tequilana*) es la planta fuente del tequila y depende por completo de los murciélagos de Nariz Larga (*Leptonycteris nivalis* y *L. yerbabuenae*). Este cactus abre sus flores largas y estrechas solo por la noche y atrae a los murciélagos con la fragancia de la fruta podrida. /// Para una flor, la selectividad del polinizador es mejor que la generalidad. Por eso adoptan estrategias

que eviten la promiscuidad de los murciélagos. Por ejemplo, algunas plantas del trópico sudamericano (*Inga marginata* y *Bahuinia ungulata*) son polinizadas por murciélagos y florecen en la misma época. Pero producen néctar en diferentes momentos y el polen lo depositan en diferentes partes del cuerpo del murciélago. /// Los pelos en las lenguas de los murciélagos que consumen néctar funcionan en forma especializada. Los vasos sanguíneos en los pelos de la lengua se llenan de sangre y sobresalen. Los espacios entre los pelos puntiagudos actúan como canales, evitando que el néctar se deslice. Cuanto más lento es el flujo, más líquido puede beber. La densidad de pelos y el espacio entre ellos es un balance entre la cantidad de néctar y el control de la pérdida. En promedio, cada pelo tiene unos 0,3 mm de ancho y una separación óptima de 0,13 mm.

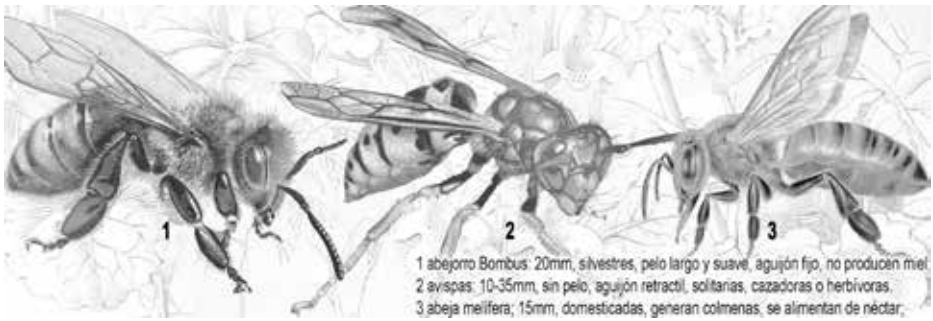
3. OTROS POLINIZADORES

Mamíferos no voladores. Al menos 85 especies de plantas son polinizadas por otros mamíferos. Por ejemplo, el Lémur Rufo (*Varecia variegata*) de Madagascar puede ser el polinizador más grande conocido. Tiene la habilidad de abrir las flores de un árbol que asemeja a una palmera (*Ravenala madagascariensis*) para extraer el néctar. Puede extraer el néctar, dejando las flores intactas y llevando el polen en su pelaje. Otros animales polinizadores son las zarigüeyas y ardillas. Algunas especies de lagartos también se reportaron como polinizadores, especialmente en las islas.

Polinizadores no-nativos. /// Un estudio trabajó con polinizadores en dos islas de Nueva Zelanda. En una isla la población nativa de polinizadores desapareció debido a las especies introducidas. En la otra las especies nativas están intactas y los vertebrados (aves y murciélagos) son los encargados de la polinización de las plantas. Lo interesante es que, en la isla colonizada los vertebrados exóticos (otras aves y ratones) adoptaron la función de polinizador y las plantas siguen su ciclo anual sin diferencias. Así, los victimarios ocuparon el rol ecológico de las víctimas en un nuevo balance del ecosistema. Si se eliminaran ahora estos invasores podría ser un problema para el ecosistema autóctono. /// En la Isla Norte de Nueva Zelanda, en la década de 1870, se introdujeron las ratas. Entonces, dos especies de aves se extinguieron en esa isla (*Anthornis melanura* y *Notiomystis cincta*). Esto afectó a las plantas, como un arbusto con flor (*Rhabdothamnus solandri*) que depende de ellos para una buena polinización. Un estudio comparó la producción de frutos en la Isla Norte con tres pequeñas islas donde las ratas no llegaron. Solo el 22 % de las flores produce fruta en la Isla Norte y el 58 % en las otras islas. Las frutas de la Isla Norte eran más pequeñas y producen un 84 % menos de semillas. Es una señal de que las flores no están siendo plenamente polinizadas. En la Isla Norte hay menos de la mitad de los jóvenes renovales de arbustos en comparación con las islas más pequeñas.

3.6.4. Historias Naturales: el polinizador abejorro *Bombus*

Los himenópteros. Los polinizadores principales son los himenópteros: abejorros y abejas (además de avispas y hormigas). **(1) Los abejorros** (género *Bombus*) son abejas silvestres. Tienen pelo suave y el color es a franjas (amarillas, naranjas, blancas, pardo o negro). El pelo es abundante en todo el cuerpo por lo que soportan mejor el frío y



364. Los himenópteros, son los polinizadores más conocidos. Los mejores y más deseados son los abejorros silvestres (*Bombus*) por su relación natural con las flores.

la lluvia. Miden unos 20 mm. El aguijón es fijo, pero no está enlazado a los intestinos por lo que sobreviven luego de picar, aunque no suelen hacerlo. Viven en grupos de un centenar de miembros y buscan alimento sin ayuda de los demás. Usan cera para los nidos, se alimentan de néctar, pero no producen miel. Tienen una trompa (probóscide) para libar el néctar. **(2) Las abejas melíferas** (*Apis mellifera*) son polinizadores industriales, permiten la domesticación, viven en espacios construidos por el hombre y son transportadas de un lugar a otro. Se las distingue porque tienen pelo y son de color pardo y amarillo. Miden unos 15 mm. Tienen un aguijón fijo de forma que, si pican, no pueden retirarlo y mueren. La glándula de veneno está enlazada a los intestinos. Generan colmenas de miles de individuos y se comunican para indicar la fuente de alimento mediante un famoso baile. Usan cera para los nidos, se alimentan de néctar y producen miel. Tienen un apéndice en forma de trompa (probóscide). **(3) Las avispas** son un grupo extenso y variado. En general se llama avispas a todos los himenópteros que no son abejas y abejorros. No tienen pelos y son de color negro con franjas amarillas brillantes. Miden de 10 a 35 mm. El aguijón es retráctil y liso para extraerlo cuando muerden (no pican). Son solitarias o viven en grupos pequeños. Usan barro para sus nidos (no usan cera) y no producen miel. No se alimentan de néctar, son cazadoras de insectos o herbívoras de flores y hojas. Aunque interactúan con las flores, normalmente no son polinizadoras.

Abejorros generalistas. Los abejorros evolucionaron hace 30 Ma cerca del Himalaya. Prefieren los climas fríos, porque producen mucho calor con los músculos de vuelo, de donde proviene el zumbido. Incluso hay abejorros sobre el Círculo Polar Ártico (*Bombus polaris*) que puede vivir cerca del punto de congelación. Gracias a un método biomecánico producen termorregulación a 38 °C. Los abejorros silvestres son polinizadores generalistas a largo plazo, pero fieles (especialistas) en forma secuencial mientras una planta está en flor. Luego cambiarán a la siguiente especie en flor. La fidelidad en serie beneficia a la planta para acceder a otra de la misma especie, pero se requiere coordinar a diferentes especies de plantas para florecer en diferentes tiempos. En tanto, las abejas melíferas son promiscuas y

mucho menos efectivas como polinizadores. Los abejorros no danzan como las abejas melíferas, así que cada uno busca alimento de forma independiente. No están limpios como las abejas, pero el desorden los vuelve más efectivos a la hora de atrapar el polen. Mejor para las flores. El género *Bombus* tiene reinas que hibernan en el suelo durante el invierno, emergen en primavera y generan una colonia de cien individuos que se expande en el verano.

Abejorros infieles. La ausencia repentina de la especie dominante puede cambiar toda la cadena de fidelidad en la polinización. /// Un estudio trabajó en praderas a 2.900 m de altura, demasiado altas para que estén las abejas melíferas. Se formaron 20 parcelas de 20 m^2 con flores silvestres y se usaron redes para estudiar 736 insectos en total y quitarlos del sistema. Se contabilizaron 30 especies de polinizadores y 43 de plantas con las que interactuaban. Se encontró que el 78 % de los abejorros en los grupos de control eran fieles a una sola especie de flor, pero que cayó la fidelidad al 66 % en las parcelas cerradas. Además, bajó la productividad con un tercio menos de semillas. En tanto, se atraparon las abejas mientras polinizaban la planta (*Delphinium barbeyi*), se anestesiaron y registraron los tipos de polen. El resultado indica que al eliminar al polinizador principal el resto de polinizadores abandonan su estrategia anterior. El número de abejas que portaban al menos dos tipos de polen aumentó en un 17,5 %. Se alteraron los patrones de forrajeo de los polinizadores remanentes (abejas, mariposas, escarabajos). Cuando falta el dominante, el recurso de néctar abundante y gratificante queda libre y atraerá a los otros polinizadores. Esto deja a las plantas más raras sin polinizadores y se interrumpe la fidelidad floral. Esto genera dudas sobre la capacidad de recuperación de un ecosistema de plantas silvestres ante una extinción.

Abejorros eficientes. /// La planta Campanilla (*Campanula americana*) sirvió para un estudio de cuanto polen se toma, se consume y se deposita en otra planta. Es decir, una medida del costo y la eficiencia de la polinización. El estudio siguió a abejorros y abejas. El resultado muestra que los abejorros dejaron y se llevaron la misma cantidad de polen de cada flor. Esto resultó en una fertilización altamente eficiente. Las abejas preferían las flores masculinas y depositaban menos polen del que tomaban. Esto resultó en una polinización ineficiente e incluso una productividad negativa de semillas. Se demostró la eficiencia de los abejorros y la reducción de aptitud de la planta como resultado del robo de polen en las abejas.

Abejorro o picaflor. Las variantes de flores para diferentes abejorros tienden a tener posición vertical; coloración azul o púrpura y contener pequeñas cantidades de néctar concentrado. En tanto las variantes para picaflores tienen una orientación horizontal, coloración roja o naranja y grandes cantidades de néctar diluido. /// Una hierba perenne (género *Mimulus*) con dos especies resulta un caso ideal para estudiar el aislamiento reproductivo. La flor de la especie *M. lewisii* es polinizada por abejorros y la de *M. cardinalis* por picaflores. Los abejorros son generalistas, pero pueden ser selectivos si reciben las señales correctas. Desde la perspectiva de la planta, el polinizador ideal es el especialista que asegura que cada planta reciba solo polen de su propia especie. Las plantas deben adaptar las flores para manipular a los polinizadores y convertirlos en especialistas. Un estudio encontró que la transición evolutiva de una flor a la otra consistió en desalentar a los abejorros con cam-

bios de color y forma que no pueden reconocer. Como los abejorros no pueden aprender y recordar el color rojo, estas flores quedan para los picaflores y los abejorros las evitan. Esta coevolución permite a las flores tener polinizadores más selectivos.

El *Bombus* en la Patagonia. /// El árbol Muermo (*Eucryphia cordifolia*) es endémico de la Patagonia andina. Es el sostén para una mosca (*Aneriophora aureorufa*) y un abejorro autóctono (*Bombus dahlbomii*). Este abejorro poliniza a la enredadera Copihue (*Lapageria rosea*) y la hierba Amancay (*Alstroemeria aurea*). La mosca y el abejorro son similares externamente, aunque no hay similitudes en la conducta. La mosca se beneficia con este mimetismo ya que simula ser un abejorro más grande. Este sistema se tambalea porque el Bombus nativo está en peligro de extinción por el cambio climático y por dos especies de abejorros exóticos (*B. terrestris* y *B. ruderatus*). El cambio climático expulsa a los bombus nativos del hábitat y los arrastra a lugares menos propicios. Esto afectará a la mosca porque reduce la eficacia de su mimetismo. Los Bombus exóticos se introdujeron en Chile como polinizadores agrícolas para las plantas de tomate en la década de 1980. Luego se expandieron a la zona andina en ambos países. El bombus nativo tiene otros enemigos introducidos, los nuevos patógenos. El exótico *B. terrestris* está infectado con un protista parásito (*Apicycstis bombi*) que en su Europa natal solo afecta a unos pocos ejemplares. Pero en Patagonia el organismo unicelular protista se volvió más virulento. Produce infección intestinal al bombus nativo y eleva la tasa de mortalidad impidiendo la fundación de nuevas colonias.

La flor y el largo de la lengua. Los abejorros tienen un largo de lengua variable por especie, con formas y proporciones características. El largo de la lengua se relaciona con la profundidad de la flor. Las flores largas (madreselva) son demasiado profundas, por lo que requiere abejorros de lengua larga que son especialistas en pocas especies de flores. El abejorro nativo de Patagonia (*B. dahlbomii*) tiene lengua larga (es especialista), mientras que el exótico (*B. terrestris*) es de lengua corta (es generalista). Los especialistas dependen de unas pocas flores y son más vulnerables al cambio. /// Un estudio de abejorros silvestres analizó a dos especies (*B. balteatus* y *B. sylvicola*). Se usaron especímenes capturados entre 1966 y 1980 y se midió el cambio en la longitud de la lengua. Los datos se compararon con mediciones de 2012-14 y se encontró que la longitud de la lengua había disminuido en 24 % en 40 años (40 generaciones). El cambio no se debe a una disminución del tamaño corporal o por competencia, es el resultado del cambio de temperatura. Esto redujo el número de flores profundas, forzando al abejorro a forrajear en forma menos selectiva. Las flores preferidas no son menos profundas, ni las plantas con flores pequeñas son más prolíficas. El cambio climático lo está arrastrando el generalismo.

Mejor un abejorro que una abeja. Los servicios de polinización son ofrecidos por más de 20.000 especies de abejas, mariposas, moscas y muchas especies de vertebrados. Sin embargo, la atención se centra en una especie: la Abeja Melífera (*Apis mellifera*). Para algunos es un enfoque desafortunado, porque las abejas melíferas hacen solo el 50 % del trabajo de polinización y pueden dañar a los polinizadores silvestres. Un resumen de las características negativas de las abejas melíferas es el siguiente. (1) En caso de pérdida, las abejas se reponen y manejan en forma comercial mediante la

crianza artesanal e industrial. Son animales agrícolas criados artificialmente, pero a diferencia del ganado vacuno que se contiene con alambrados, las abejas pueden vagar en libertad e interferir con los ecosistemas silvestres. Salvar a las abejas no ayuda a los polinizadores silvestres (abejorros, polillas y moscas). (2) Mientras algunos vegetales florecen algunos días o semanas al año, las abejas están activas durante todo el año y viajan kilómetros en busca de comida. Esto significa un "derrame" masivo de abejas en campos silvestres. Por ejemplo, al sur de la península ibérica se midió que las poblaciones de abejas en los bosques silvestres aumentan ocho veces después de la temporada de flores en los naranjos. Las abejas generan una actividad extractiva que elimina el polen y el néctar que son un recurso natural para los polinizadores silvestres. (3) Las colmenas intensivas, la sobrepoblación y las dietas homogéneas deprimieron el sistema inmune de las abejas y elevan las tasas de patógenos. Así, las enfermedades se transfieren desde las melíferas a las especies silvestres. Por ejemplo, en el Reino Unido el Abejorro Amarillo perdió el 80 % de su rango de distribución en 50 años y en 70 años se extinguieron dos especies de abejorros y seis están en peligro.

3.7. Conducta: semillas y dispersores

3.7.1. Las semillas en la cápsula del tiempo

Tiempo de germinar. La semilla o grano tiene una definición en sentido amplio. En muchos casos los granos son frutas (trigo y girasol). Un grano se interpreta como cualquier semilla o fruto duro y seco, incluyendo las semillas de oleaginosas. La latencia de una semilla puede regularse mediante mecanismos genéticos (o epigenéticos) y físicos (como el tamaño de la semilla y espesor de la cutícula exterior). /// Un metaestudio analizó la latencia de las semillas de 14.000 especies de plantas recopiladas durante 40 años. Se encontró que las plantas con mayor margen de regulación del momento de germinación tenían más probabilidades de escindir en nuevas especies. Tener la capacidad de ajustar su desarrollo al ambiente parece ser crucial para la diversificación.

La genética. /// Un estudio con Arabidopsis encontró que la temperatura umbral de germinación es de 14-15 °C; a menor temperaturas las semillas permanecen latentes. La planta madre percibe la temperatura en el momento de formar las semillas y las produce acorde con las condiciones detectadas. En las semillas, muchos genes quedan silenciados (reprimidos) hasta que la planta es adulta y se interpreta como una memoria celular. Una forma de silenciamiento es epigenética mediante un grupo de proteínas (PcG/PRC) que modifican los histonas donde se pliega el ADN. Esto no altera el ADN, pero afecta la expresión de los genes, es decir la tasa de producción de proteínas. /// Los estudios pudieron determinar algunos genes que participan en la germinación. Por ejemplo, en condiciones oscuras o con som-

bra (baja calidad de la luz) aumenta el nivel de la proteína MFT. Esta proteína demora la germinación y la semilla puede sobrevivir en latencia durante años. Otras fitohormonas que participan son la pareja ABA (ácido abscísico) que bloquea la germinación y GA (giberilina) que promueve la germinación. Cuando las condiciones cambian (se abre un claro en el bosque) las semillas se activan. Una semilla puede percibir la calidad de la luz (luz solar directa, debajo de un dosel, o en la oscuridad si está enterrada). La detección estacional del ciclo anual se hace mediante dos genes (FLC/FT) que funcionan como sensor de temperatura y de duración de luz diurna.

La cutícula. La semilla está cubierta con una capa cerosa (cutícula), compuesta de cutina (un ácido graso impermeable al agua). La cutícula aumenta la viabilidad de la semilla impidiendo la pérdida de agua, resistiendo la oxidación y los rayos ultravioletas, protegiendo contra insectos y patógenos, evitando que los órganos se fusionen durante el desarrollo y ayudando a mantener la latencia. En las semillas maduras el embrión tiene una capa cerosa similar a la cutícula de las hojas, pero diez veces más gruesa. Los genes implicados en la síntesis de la cutina provienen de genes que evitaban la desecación en el origen de las plantas. Otra función de la cutina en semillas, hojas, tallos y flores es el "efecto de loto" por el cual brota agua de la superficie llevándose polvo y esporas microbianas.

Semillas duras o blandas. La dureza se vincula a la capa de cutina. Esta capa controla la latencia demorando la germinación y sirviendo de defensa frente a los herbívoros. /// Un estudio trabajó con semillas de leguminosas (*Robinia pseudoacacia* y *Vicia sativa*) que producen semillas dimórficas (duras y blandas). Se las expuso a un herbívoro, el Hámster Enano (*Phodopus roborovskii*), ofreciéndole las semillas encima del suelo o enterradas en grava seca o húmeda. Los hámsters detectaron las semillas en la superficie de grava seca y las blandas enterradas en grava húmeda. Pero las semillas duras enterradas en grava seca o húmeda no fueron detectadas. El análisis con cromatografía de gases dio una respuesta: la emisión volátil desde las semillas era muy baja. Se observó que cuando entran en contacto con la grava húmeda, las semillas blandas absorben agua, reanudan el metabolismo y las emisiones aumentan. Pero, las semillas duras no reaccionaron. Las semillas duras se dan en quince familias de plantas y es frecuente en los desiertos donde los granívoros presionan la evolución. Los roedores dispersan semillas por lo que las plantas generan semillas duras para dispersar y blandas para alimentar.

La memoria de temperatura. Los mismos genes que en las hojas y raíces se usan para tolerar el frío, se usan en las semillas para controlar la germinación. Esto argumenta a favor de que las semillas evolucionaron después de que las plantas pudieron soportar el estrés ambiental. Se trata de una readaptación en el uso de los genes. /// En un estudio, se expuso a Arabidopsis a temperaturas más altas y se encontró que las semillas brotaron más temprano. El aumento de temperatura incrementa la concentración de la proteína FT. Esto reprime la producción de taninos en la fruta, haciendo que las capas de las semillas sean más delgadas y permeables. La semilla se vuelve más fácil de atravesar adelantando la germinación. De esta forma, la planta madre puede manipular la germinación de la semilla.

La germinación por fuego. /// También el fuego es un germinador. Ocurre cuando es

un evento con cierta periodicidad (sabanas, pastizales y bosques de coníferas). La quema del tejido vegetal libera compuestos en el humo que rompen la latencia y estimulan la germinación. Algunos compuestos (butenólidos y cianhidrinas) actúan en la germinación y crecimiento de las plántulas. En algunos casos, cuando son solubles en agua, se pueden usar para fumigar en forma directa a las semillas. /// Un estudio encontró que una proteína (Karrikin) solo es producida por la combustión de carbohidratos vegetales durante un incendio. No se encuentran como proteínas en las células, pero luego de producirse actúan como reguladores del crecimiento para iniciar la germinación. Hay plantas que requieren de este aviso (karrikin y humedad) y son las primeras en ocupar el terreno arrasado por el fuego. Las semillas de estas plantas pueden permanecer latentes por décadas antes de germinar.

El tamaño de las semillas. Las semillas son el embrión de las plantas. La viabilidad del embrión aumenta si la semilla contiene más reservas de almidón y proteína para alimentar a la plántula. Pero, el aumento de las reservas implica aumento de tamaño, y una dispersión menos eficiente. En el extremo, las orquídeas carecen de endospermo en las semillas y solo pueden germinar si están inmersas con hongos que las sostengan en el crecimiento inicial. /// Un estudio analizó las semillas de cuarenta plantas de islas que podrían compararse con similares en el continente. Se encontró que las semillas eran más grandes. Se argumentó que los nutrientes son abundantes o que tienen menos competencia o depredadores. Sin embargo, el estudio concluyó que las semillas más grandes son más pesadas y caen más cerca. Evitan así el transporte a larga distancia (el mar). También las plántulas son más grandes y podrían tener ciertas ventajas.

Los vecinos de germinación. Las semillas tienen formas de conectarse con otras semillas (químicos, contacto, vibraciones). /// Las semillas de Pimiento (*Capsicum annuum*) crecen mejor cuando se cultivan con plantas de Albahaca (*Ocimum basilicum*). Un estudio encontró que, en ausencia de una planta vecina, las tasas de germinación resultan más bajas. Cuando las semillas de pimiento se separaron de las plantas de albahaca mediante un plástico, germinaron como si estuvieran solas. Se pudo confirmar que la señalización es mediante las raíces. Se concluyó que hay un mecanismo de comunicación no químico y se estimó que son señales acústicas nanomecánicas desde el interior de las semillas. Así como la Albahaca es un vecino benéfico, el Hinojo (*Foeniculum vulgare*) es perjudicial para la germinación de las semillas de Arabidopsis.

El caso del trigo. La harina de Trigo (*Triticum* spp.) proviene de tres especies, veinte subespecies y miles de variedades obtenidas luego de miles de años de cultivo. El desarrollo de la agricultura industrial se centró en cultivares con alto rendimiento, tallos cortos con menos probabilidades de colapsar, y menor exposición de los granos a plagas y moho. /// El trigo Emmer silvestre es la forma original de casi todo el trigo domesticado. Las semillas silvestres son demasiado pequeñas para ser de utilidad. El estudio genético del trigo silvestre y agrícola permitió identificar los genes implicados en la domesticación. En el trigo silvestre las semillas se caen de la planta y se dispersan, pero el cambio de dos genes (TtBtr1) produjo que las semillas permanecieran unidas al tallo. Este trigo Emmer salvaje puede ser de utilidad como fuente de variación genética para mejorar la calidad nutricional, la tolerancia a las enfermedades y a la falta de agua. /// El trigo tiene 14 cromosomas, es

tetraploide (4 juegos de cromosomas). El genoma del trigo es mucho más complejo que la mayoría de los otros cultivos y tiene un tamaño cuatro veces mayor al humano. Para los cereales, la selección positiva humana tiene efectos sobre las hojas, tallos o raíces. En cambio, el tamaño de las semillas debió surgir por selección natural. El agricultor podría seleccionar plantas más grandes, lo que implicaba semillas más grandes. La domesticación favoreció el aumento general de las semillas. Por ejemplo, las semillas de maíz domesticado son quince veces más grandes que la forma salvaje; las de soja son siete veces más grandes; en la cebada la diferencia es del 60 % y el trigo es 15% mayor. Estos cambios son importantes si se traducen en rendimiento (kilogramos por hectárea) y esto pudo surgir por selección inconsciente en los campos agrícolas.

3.7.2. La disperción en el espacio y tiempo

La dispersión. Las semillas son una forma de movimiento para las plantas. Tanto en el espacio (dispersión), como en el tiempo (latencia). La dispersión es una forma de evitar herbívoros especialistas que aprovechan las agregaciones de plantas y a los patógenos e insectos específicos. La forma más antigua y generalizada de dispersión es mediante el agua o viento. En condiciones de inundación las semillas grandes son transportadas por la corriente a zonas también inundadas. En las orillas (línea de flotación) las plantas producen semillas que flotan. En tierras altas las semillas se dispersan con el viento superando obstáculos hacia tierras secas lejanas.

Dispersión en los bosques. Un caso de dispersión cercana son los bosques tropicales. /// Un estudio en una isla de Panamá evaluó datos de seis censos forestales sobre un área de 50 hectáreas con 300 especies de árboles. Se estudió la distribución espacial de 65 especies con 50 individuos adultos y 50 jóvenes. En el 75 % de las especies no había correlación en la distribución, estaban al azar. Como la dispersión de semillas en un bosque tropical suele ser muy limitada, cabría esperar que la descendencia creciera cerca de los árboles originales. Deberían estar agrupados, pero no es así. Parece que, en los bosques ricos de diversidad, cada árbol tiene vecinos aleatorios. Esto lleva a que las especies se conviertan en generalistas, porque no saben con qué vecinos estarán compitiendo. /// En los bosques, las plantas parásitas tienen semillas pequeñas dispersadas por el viento. Pero, algunas que viven en el oscuro sotobosque, abandonaron la dependencia del viento y pueden usar insectos del suelo. A las plantas parasitarias no les sobran recursos (aunque le resulten gratuitos) y no generan frutos atractivos. Como las semillas son pequeñas pueden pasar por el tracto digestivo de mamíferos sin ser digeridas. El cambio evolutivo a planta parásita, además de la pérdida de fotosíntesis, implica un cambio ecológico con los otros organismos.

Dispersión a larga distancia. Darwin formuló la hipótesis de "dispersión por salto" referido al transporte de especies mediante balsas de vegetación, icebergs, semillas en las aves, etc. Esta hipótesis es claramente válida para especies insulares y se la estudia en biogeografía. /// Un laboratorio natural se generó cuando el volcán de la isla Krakatoa (Indonesia) erupcionó en 1883. Las

olas llegaron a Bantam a 50 km de distancia y arrasaron los bosques hasta 300 m hacia el interior. Lo único que resistió fueron los árboles altos de higuera, aunque quedaron con sus ramas desnudas. En Krakatoa, un año después, no había vida y la isla estaba enterrada bajo una capa de ceniza de 60 m de profundidad. En poco tiempo, varias especies de higueras crecieron gracias a las semillas defecadas por aves y murciélagos errantes. Pronto produjeron higos que atrajeron a otros animales que llevaron otras semillas y desde la negra lava surgió la vida. /// Un estudio analizó la diáspora de semillas que llevan las aves migradoras de larga distancia entre Sudamérica y Norteamérica. Se tomaron plumas de veintitrés aves de ocho especies (playeros, falaropos, chorlitos) que anidan en los ríos árticos. Se encontraron veintitrés fragmentos de musgos y hepáticas. Al llegar, las aves mudan de plumas y dejan las muestras de las plantas. Los musgos son muy resistentes y es probable que sobrevivan al viaje desde Sudamérica y que puedan prosperar porque se autofecundan y crecen como clones. /// En otro estudio se determinó que las aves dispersan plantas, huevos y hongos. Se recolectaron treinta y cuatro excrementos de aves de donde se reprodujeron cincuenta y cuatro plantas desde semillas de seis especies. Algunas semillas ya estaban colonizadas por hongos, por lo que también los hongos aprovecharon el viaje.

En el Ártico. Otra alternativa de dispersión a larga distancia se refiere a los "puentes terrestres" que ocurren entre islas contiguas. En el Ártico, las rutas del hielo marino sirven para la dispersión y hay más de 36.000 islas en el archipiélago ártico canadiense. El Caribú se mueve caminando sobre los puentes de hielo y las semillas viajan enganchadas en los pies y pelaje. También el lento movimiento del hielo puede llevar semilla desde el norte de Rusia hasta Islandia en unos pocos años. /// Una prueba se obtiene de los granos de polen extraídos en el fondo de los lagos. Un estudio encontró que 102 especies llegaron a la frontera norte de América transportados por el viento o animales migradores sobre el hielo. Desde 1979 la pérdida de hielo redujo un 15 % las rutas de migración, lo que impide la mezcla genética. Incluso algunas plantas como el Abedul Enano (*Betrula nana*) pueden viajar en el hielo en los pies de los animales y su pérdida dificultará la recolonización de las islas. Una pequeña buena noticia es que la pérdida de hielo frena el acceso de las especies exóticas.

La dispersión en el tiempo. Las plantas integran señales estacionales (temperatura y la duración del día) para optimizar la fecha de floración, dispersión y latencia de las semillas. El objetivo es asegurar la germinación en condiciones óptimas. La condición es que la semilla sea muy tolerante y algunas lo son. Una semilla de 2.000 años recuperada de la antigua fortaleza de Masada (Israel) pudo germinar como una palmera datilera. /// En las tierras heladas de permafrost en el río Kolyma (Siberia) se encontraron semillas de una planta con flor (*Silene stenophylla*). Estaban enterradas en madrigueras fósiles de la Ardilla Terrestre (*Urocitellus parryii*). El depósito data de 31.800 años atrás (Pleistoceno) y consiste en 70 cámaras enterradas entre 20 y 40 m por debajo de la superficie actual. Estas cámaras contenían más de 600.000 semillas y frutas. Se pudieron cultivar 36 plantas a partir de fragmentos del tejido placentario de tres frutos inmaduros. Esta resistencia del tejido de las semillas congeladas es una buena noticia para el proyecto de semillas en Svalbard (Noruega) y otros proyectos que almacenan semillas

en hielo para proteger la extinción de las plantas modernas.

Dispersión por presión hidrostática. Los movimientos rápidos de las plantas son consecuencia de convertir energía potencial en cinética. La energía potencial es energía elástica reprimida que se logra mediante deformaciones por cambios de humedad y temperatura. /// Las semillas de trigo tienen cerdas delgadas y unidas. Mientras están húmedas las cerdas se mantienen derechas, pero cuando se secan se enrollan y forman un mecanismo de resorte que las envía a 50 cm de distancia. También el Ricino (*Ricinus communis*) acumula explosividad debido a la pérdida de humedad del fruto. Este arbusto leñoso y hueco produce la ricina, una toxina que se extrae de las semillas. El fruto tiene forma de globo con púas. Tiene tres cavidades, cada una con una semilla. Al secarse los frutos, la cubierta espinosa se tensa produciendo un efecto de resorte que lanza la semilla a 10 m de distancia. En la Petunia (*Ruellia ciliatiflora*) se tienen vainas seminales alargadas. Cada cápsula tiene veinte semillas como discos y cuando la vaina se separa, las semillas saltan girando a 100.000 rpm (un récord en la vida). /// En un musgo (*Brachythecium populeum*) el tejido que rodea las esporas absorbe agua, se dobla y deforma. A medida que se secan levantan las esporas hasta quedar atrapadas por el viento. Otro musgo (*Sphagnum affine*) tiene cápsulas de esporas hinchadas que se deshidratan, se encogen y aumentan la presión del aire dentro de las cápsulas a varias atmósferas. Cuando la cápsula explota sale una nube de esporas que se orienta con la brisa. Se comprobó que los poros son pseudoestomas que se secan, arrugan y contraen, expulsando la tapa y arrojando las esporas. Algunas algas pardas y hongos trabajan de la misma forma, mediante presión hidrostática. La Cola de Caballo (*Equisetum*) tiene esporas que también reaccionan cambiando de forma cuando pierden humedad. En un momento dan un golpe que las lleva por el aire. Los helechos del género *Polypodium* son un caso similar. /// El cambio de presión en un líquido puede formar burbujas de gas (cavitación). En las plantas, la cavitación se produce cuando la presión del agua cae a niveles muy bajos durante las sequías. Los conductos vasculares de agua (xilema y floema) forman burbujas en las células (cavitan) lo que impiden el flujo de fluidos. La cavitación es de utilidad en la dispersión de esporas de los helechos. La burbuja que contiene las esporas se seca y la cavitación destructiva, expulsa las esporas a distancia.

Dispersión por termogénesis. Este efecto consiste en producir calor por el metabolismo de azúcares en las mitocondrias, en lugar de producir ATP. En apariencia es un despilfarro de energía, pero hay varias aplicaciones. El calor sirve para volatilizar los metabólicos secundarios COV y permitir su dispersión (género *Araceae*). Los polinizadores pueden orientarse con el calor o puede ser una recompensa junto al néctar para insectos que requieren temperaturas altas. Es lógico que estas plantas dejen de emitir calor luego de ser polinizadas. /// Puede ser que la flor necesite mayor temperatura para desarrollarse, como la Col Mofeta (*Symplocarpus foetidus*). Al final del invierno produce calor, derrite la nieve y se transforma es la primera flor en ser polinizada. Puede regular la temperatura de la flor entre 15-22 °C durante más de dos semanas, aunque la temperatura del aire sea 30 °C inferior. Esta planta contrae las raíces y crece hacia abajo de forma que es difícil de reconocer en el suelo. /// El calor se usa para dispersar semillas en el muérdago (*Arceuthobium ameri-*

canum). Las semillas son expulsadas a una velocidad de hasta 20 m/seg. Los estudios mediante imágenes térmicas indican que la dispersión es provocada por el calor interno producido por termogénesis con un calentamiento de 2 °C. La reacción dispara un gel pegajoso que expande la fruta y lanza las semillas en forma explosiva.

Dos estrategias en la misma planta. La mayoría de las plantas producen semillas y frutos de un solo tipo (homomorfismo). Pero algunas producen dos o más morfos (heteromorfismo) en la misma planta (tamaño de la fruta y semilla, forma, color, mecanismos de dispersión, latencia, germinación). Se llama "plasticidad fenotípica" y es la capacidad de un genotipo para producir fenotipos diferentes en condiciones ambientales distintas. Se describió como una estrategia de cobertura de apuestas para entornos impredecibles, donde la flexibilidad es una ventaja de aptitud. Esta estrategia se presenta en hábitats estresantes y perturbados (ambientes áridos y semiáridos) y en especies anuales. La estrategia aumenta el éxito reproductivo a largo plazo al reducir el riesgo de extinción, pero disminuye la aptitud inmediata, ya que solo una parte de los propágulos se adaptan de manera óptima al entorno. /// Un estudio trabajó con una planta (*Aethionema arabicum*) única por su estrategia de dispersión de semillas y frutos, ya que produce dos tamaños de fruta. Una fruta es grande y se abre mediante división y la otra es pequeña y permanece cerrada hasta germinar. Son diferentes frutas y diferentes semillas. Las frutas grandes tienen múltiples semillas cubiertas de limo y en las pequeñas, una sola semilla descubierta. Las semillas grandes y viscosas se adhieren al suelo impidiendo la dispersión; mientras la fruta pequeña se dispersa por el viento o las corrientes de agua.

3.7.3. Dispersores: los invertebrados

Los escarabajos. /// Una hierba de Sudáfrica (*Ceratocaryum argenteum*) evolucionó un mecanismo que engaña a los escarabajos peloteros. Las semillas se ven y huelen como excrementos de antílopes Bontebok (*Damaliscus pygargus*). Estos escarabajos retienen el estiércol, lo convierten en bolas y los entierran para sus huevos. Las semillas son redondas y marrones y emiten químicos volátiles COV como las heces del antílope. La similitud sorprende, más cuando el pasto no es alimento de los antílopes. Un estudio dispersó 195 semillas en el suelo atadas a hilos fluorescentes para ver qué les sucedía. Un 30 % fueron llevados y enterrados en 24 horas. /// Una cícada australiana (*Macrozamia miquelii*) tiene unas 150 semillas grandes en un cono. Originadas hace 350 Ma, es posible que los dinosaurios fueran unos de los dispersores. Pero hoy día no hay megafauna en Australia. Los dispersores existentes son aves que comen y defecan pronto, por lo que son malos dispersores a distancia. Un estudio determinó que las semillas llegan a 1,5 m de distancia. ¿Por qué no evolucionaron semillas más pequeñas y menos costosas? Una posible respuesta es que viven en grupos de 1.000 a 5.000 plantas por hectárea. Las cícadas son plantas sin flor, pero la polinización no es por el viento, sino por escarabajos especialistas que viven con ellas. Para la cícada es bueno vivir donde hay otras cícadas y donde están los polinizadores. Además, las cícadas tienen una producción de conos y semillas sincronizados, lo que atrae a más polinizadores y dispersores.

Los insectos. /// Una hierba de bosque de la familia de las azaleas (*Monotropastrum humile*) depende de hongos (género *Russulaceae*) para obtener nutrientes. Su fruta carnosa no tiene un color distintivo, no tiene olor y está llena de cientos de pequeñas semillas (0,25 mm de diámetro) cubierta con una capa dura. Cuando la fruta madura cae al suelo, una cucaracha forestal (*Blattella nipponica*) consume la pulpa durante la noche. Luego, excreta las heces de forma que cada pellet fecal de 1 mm contiene tres semillas intactas y el 50 % son viables para germinar. /// Un estudio trabajó con tres especies de plantas que no producen fotosíntesis (*Yoania amagiensis*, *Monotropastrum humile* y *Phacellanthus tubiflorus*). Son muy diferentes entre sí y tienen una evolución distinta, pero las tres convergieron adoptando los insectos como dispersores de semillas. Al renunciar a la fotosíntesis, tienen semillas pequeñas y viven en el suelo del bosque oscuro, donde el viento es ineficaz como dispersor. El principal dispersor es un grupo de grillos que, además de comer la fruta, permite que la semilla se conserve ilesa en el excremento. Las frutas no son nutritivas porque una planta parásita no dispone de muchos recursos.

Las hormigas. Las plantas compiten por luz, agua y nutrientes, se esfuerzan en atraer polinizadores y dispersores y por alejar herbívoros. La dispersión por hormigas evolucionó más de 100 veces y es usada por más de 11.000 especies. /// Un estudio encontró que las hormigas prefieren las semillas más grandes y que las plantas con semillas pequeñas deben evitar la dispersión simultánea con las grandes. Las plantas de semillas pequeñas deben anticiparse para recurrir al forrajeo de hormigas. En cambio, las plantas que no se dispersan mediante hormigas no muestran restricciones sobre el momento de liberar semillas pequeñas. /// Unos 18 géneros de hormigas son cosechadoras de semillas. Algunas especies pueden almacenar más de 300.000 unidades en sus graneros subterráneos. Se piensa que son capaces de romper las semillas, pero una especie (*Pogonomyrmex badius*) desarrolló una estrategia de agricultura inteligente. Consiste en plantar la semilla, esperar a que germine y luego comer los despojos blandos. Otra especie (*Philidris nagasau*) hace crecer las semillas de una planta (género *Squamellaria*) y cosecha sus frutos. Como las hormigas, algunos gusanos marinos (*Hediste diversicolor*) juntan semillas de una hierba (género *Spartina*) que es abundante en los hábitats costeros. Pero como las semillas tienen una dura cáscara, entonces entierran las semillas y esperan a que germinen, alimentándose después de los brotes. Los brotes son ricos en proteínas, grasas y aminoácidos y el proceso de germinación mejora la digestibilidad y la calidad de los alimentos. Esta conducta se verificó dando de comer diferentes dietas a poblaciones separadas de una misma camada. Es una adaptación sofisticada porque deben esperar a cosechar en lugar de consumir de inmediato. Se cree que también cultivan bacterias en sus madrigueras. Se sospecha que las lombrices podrían ser también cultivadoras de brotes. /// Las Yungas es una región selvática subandina entre Argentina y Bolivia, donde las aves y hormigas dispersan las semillas del árbol Clusia (*Clusia trochiformis*). Las aves se alimentan del fruto, defecan las semillas y las hormigas las transportan a sus nidos o las dejan en su camino. Un estudio analizó 3.000 ha de selva tropical de montaña, rodeadas de cultivos de coca y barbechos degradados. Se depositaron 1.440 semillas en 72 depósitos de seis sitios. Se estudiaron tres tipos de hábitats: el interior del bosque y el hábitat degradado cerca y lejos del borde del bosque. Las hormigas recogieron un

60 % de las semillas. Luego de un mes más del 80 % de las semillas estaban en un radio de 2,5 m y muchas cubiertas de hojarascas, protegidas de predadores y con humedad. En los hábitats degradados, las semillas reubicadas por las hormigas fueron menos depredadas y germinaban cinco veces más que las no transportadas.

Los avispones carnívoros. Hay plantas (*Stemona tuberosa*) en las que intervienen hormigas y avispas combinadas en la dispersión de las semillas. En los hormigueros, la parte carnosa exterior (eleosoma) se consume y las semillas se descartan y eclosionan. Esta capa contiene más proteínas, ácidos grasos, aminoácidos, carbohidratos solubles y micronutrientes que las semillas. Hay casos donde el vector de dispersión es la avispa carnívora Avispón Asiático (*Vespa velutina*) que toma una semilla y la arrastra lejos (más de 100 m). Luego arranca la parte externa carnosa de la semilla y la deja en el suelo. Las hormigas las recogen y las llevan a sus nidos donde germinan. El papel de las hormigas es secundario, ya que las mueven de lugar algunos pocos metros; su trabajo es enterrar las semillas y sacarlas del suelo expuesto. /// Un estudio sobre avispones los etiquetó y les ofreció diversas alternativas de olores a elección. En laboratorio se extrajo el olor de las semillas mediante un baño con diclorometano y se les colocaron olores artificiales de otras partes de la planta. Los avispones solo se interesaron en las semillas enteras o en la parte carnosa, no en las semillas. Lo que les atraía eran los olores de hidrocarburos (alcanos) que no se dispersan lejos en el aire. En el avispón se encontraron dos genes sensoriales químicos (VveICSP) que se expresaron en sus antenas y cuyas proteínas se unieron a los hidrocarburos. Se sabe que los olores de las semillas son similares a la "sangre" (hemolinfa) de las hormigas, por lo que es probable que los avispones confundan las semillas con las hormigas. Los avispones no son herbívoros, así que no consumen las partes de las semillas, aunque podrían servir para las avispas jóvenes.

3.7.4. Dispersores: los vertebrados

Las aves. /// Un estudio encontró que, en bosques tropicales, la dispersión de semillas mediante las aves involucra al 92 % de las especies arbóreas y leñosas, 182 géneros de plantas comestibles (incluidas las especias), 153 medicinales, 146 ornamentales y 84 géneros con usos económicos o culturales. Se cree que las aves polinizan el 3-5 % de las 1.500 especies de cultivos o plantas medicinales. /// Cuando se estudió el pato Ánade Real (*Anas platyrhynchos*) se contaron las semillas que come bajo el agua, que no se digieren y sobreviven al paso del intestino. Se cree que los patos dispersan las semillas principalmente en el exterior, en las plumas, en el barro de los pies o en el pico. El estudio de 200 muestras de heces en humedales encontró semillas de 21 plantas con flor. También encontraron esporas viables de helechos acuáticos (*Salvinia natans*) y semillas de dos especies de plantas exóticas. /// Las aves comen frutos y diseminan semillas, de la misma forma comen insectos y dispersan los huevos. Un estudio analizó a los insectos palo cuyos huevos tienen la forma, tamaño, color y textura de las semillas de las plantas. Están cubiertos con una capa de oxalato de calcio (el material de los cálculos renales). En un experimento se mezclaron huevos en alimento para aves. Se encontró que el 20 %

(70) huevos pasaron el tracto digestivo de las aves y dos de ellos pudieron eclosionar. /// En muchos lugares la megafauna son las aves. En la selva tropical de Sudamérica las grandes aves (tucanes) son las transportadoras de semillas. Un estudio recolectó 9.000 semillas de palma (*Euterpe edulis*) en 22 fragmentos de bosques para verificar el resultado de la ausencia de grandes aves. Las palmas producen semillas de entre 9 y 14 mm de diámetro. Se encontró que donde no había tucanes las semillas eran más pequeñas. La presencia de aves pequeñas no puede garantizar la propagación de las semillas grandes. Pero las semillas pequeñas retienen menos agua y no germinan bien en períodos de sequía. Con climas más secos y sin grandes aves, las palmas tendrán problemas. /// El Cedro Blanco (*Dysoxylum malabaricum*) es una especie tropical de la India de la familia de la caoba. Las semillas son distribuidas por el ave Cálao Gris Malabar (*Ocyceros griseus*) que come la fruta carnosa y excreta las semillas. Un estudio sobre 216 km^2, analizó pruebas genéticas de 448 plántulas y 235 árboles adultos. Se encontró que las plántulas crecen a no más de 200 m del árbol madre (la mayoría entre 40 y 100 m). Se sospecha que las aves regurgitan las semillas para no volar con el estómago lleno. Esto significa que es poco probable que estos árboles puedan repoblar parches despejados en un hábitat fragmentado solo mediante la dispersión natural de semillas. /// Una fruta (*Pollia condensada*) tiene un color estructural logrado mediante depósitos en capas de celulosa en la pared celular que produce un reflejo selectivo de la luz. Como cada célula genera su color en forma independiente, el resultado es un efecto de pixelado. El grosor de las capas determina qué longitud de onda de la luz se refleja. Las capas más delgadas reflejan el azul y las más gruesas el verde o rojo. Se piensa que esto es un mecanismo para la dispersión de semillas atrayendo a las aves, sea como medio para decorar sus nidos o impresionar a su pareja. El color no se desvanece, de forma que muestras de herbario del siglo 19 son tan coloridas y brillantes como las actuales.

La megafauna. Los animales grandes comen frutas con grandes semillas. Pero los herbívoros (vacas, ciervos) también aspiran pequeñas semillas mientras pastan en la vegetación corta. Incluso una rana arborícola sudamericana (*Xenohyla truncate*) es el único anfibio que se alimenta de frutas. Algunos peces de río pueden consumir semillas cuando caen al agua desde las plantas ribereñas. /// En Marruecos los bosques del árbol Argán (*Argania spinosa*) son saqueados por las cabras que suben a los árboles para comer frutas y hojas. Las cabras escupen o defecan las nueces de los frutos, que pueden recuperarse del estiércol y se pueden abrir para producir aceite de argán. Este aceite se exporta para productos de belleza y alimentos. La comida que traga una cabra llega al rumen, el primero de los cuatro compartimentos estomacales. Al igual que otros rumiantes (ganado y ciervos), la cabra regurgita el material, el bolo alimenticio, de este compartimento para masticarlo de nuevo. La cabra puede escupir una semilla tragada horas o días después. Se comprobó la viabilidad de las semillas regurgitadas y más del 70 % podría crecer. Eso significa que las semillas escupidas son también un factor ecológico. /// En la cuenca del río Madre de Dios (Perú) cerca del 60 % de las especies de árboles dependen de los mamíferos nativos (monos y tapires) y aves (tucanes) para la dispersión de frutos. Las altas temperaturas hacen que los tallos de las plántulas se desarrollen de la misma manera que lo harían a la sombra o en la oscuridad. Esto sugiere que las plantas pueden asociar el clima cálido con un riesgo

de sequía y así crecer y florecer rápidamente para reproducirse antes de morir.

Los elefantes. /// El árbol con flor viviente más antiguo es el Baobab (*Adansonia digitata*). También es el árbol de floración más longevo y grande. El volumen de su madera puede alcanzar 500 m^3. Hoy día los más viejos tienen 2.500 años de vida, pero en este siglo los más viejos y grandes están muriendo. Desde 1960 la población de baobabs en África se redujo a la mitad. En Zimbabue, los elefantes comen su fruto y defecan las semillas. Hay menos árboles jóvenes y una causa es que las semillas necesitan elefantes para germinar. /// En Tailandia un estudio analizó el consumo de frutas, la dispersión de semillas mediante el estiércol y su viabilidad. El árbol estudiado es de la familia de la chirimoya (*Platymitra macrocarpa*). Sus frutos son comidos por elefantes, ciervos, osos y gibones. Se calculó que los elefantes consumieron solo el 3 % de la fruta disponible, pero fueron responsables del 37 % de las semillas que produjeron plántulas viables. En contraste, el ciervo consumió el 23 % de la fruta, pero representó el 17 % de las plántulas, debido al daño que produjeron los escarabajos a las semillas que excretaron. /// El Durián (*Durio zibethinus*) está relacionado con las plantas de algodón y cacao. Contiene muchas copias de genes que sintetizan compuestos de azufre volátiles (disulfuros). Esto le da un olor maloliente que aumenta con la maduración del fruto. En una fruta madura, la expresión de un gen clave supera las 2.000 veces comparado con otras partes de la planta. En un ejemplo de colaboración múltiple, la polinización de la flor la hacen los murciélagos y la dispersión de las semillas es mediante los elefantes.

Los primates. La pulpa de los frutos tiene azúcares, grasas, proteínas, vitaminas y minerales y se promociona con colores y aromas atractivos. /// Un estudio trabajó con los patrones de olores de frutas maduras e inmaduras en la selva amazónica peruana. Se encontró que las frutas dispersadas por los primates tienden a cambiar de olor al madurar y que puede ser una guía para estos animales. En contraste, las frutas dispersadas por las aves no cambian sus perfiles de olor al madurar. La razón es que mientras los primates usan el olfato, las aves usan la visión. Los olores de los frutos maduros dispersados por las aves son muy similares a los de las frutas verdes. /// Un estudio analizó la reflectancia de la luz en frutos de 97 especies de plantas. Se encontró que los frutos consumidos por mamíferos (monos y simios) tienen mayor reflectancia en la parte verde del espectro. En cambio, las frutas consumidas por aves reflejan más en el rojo. Los rojos son más fáciles de detectar contra el follaje verde. Las plantas cuyos frutos reflejaban la luz UV también lo hacen en las hojas, lo que argumenta a favor de factores ambientales que afectan toda la planta, como la protección contra rayos UV del sol.

Los dispersores secundarios son aquellos que transportan semillas en el interior de las presas, por lo que dependen de dos vectores combinados. Darwin escribió que los peces de agua dulce comen semillas de plantas terrestres y acuáticas, luego son devorados por las aves y así las semillas pueden ser transportadas de un lugar a otro. En sus experimentos puso semillas en peces muertos, alimentó con ellos a las aves y luego de varias horas, las aves excretaron o regurgitaron las semillas. Varias de esas semillas retuvieron el poder de germinación. /// Los cormoranes vomitan gránulos cubiertos de mucosa con trozos de pescado, semillas de plantas e invertebrados que los

peces comieron antes de ser capturados. El éxito depende de la capacidad de la semilla o el huevo para sobrevivir a la digestión de un pez y un ave. Un estudio recolectó 112 excrementos de cormoranes y se encontró que la mitad tenía semillas o huevos. Además, se logró que germinaran tres semillas y que eclosionara un huevo. La dispersión secundaria puede transportar semillas más lejos que el viento o el agua. Además, los cormoranes depositan las semillas en hábitats húmedos receptivos. /// Los vientos alisios arrastran las aves migratorias que van desde Europa a África y terminan en Canarias. En las Islas Canarias se encontraron semillas en el tracto digestivo de aves cazadas por los Halcones Eleonora (*Falco eleonorae*) durante su migración hacia África. Se tomaron muestras de 408 especímenes y se encontraron rastros de 21 especies. En el interior de cinco aves de tres especies se contabilizaron 45 semillas. Los mejores dispersores son las aves frugívoras (fruta), granívoras (semillas) y aves acuáticas.

Las serpientes. Hay más de 3.500 especies de serpientes y muchas deben tener la particularidad de ser dispersores secundarios. /// Un estudio encontró que las semillas sobreviven intactas al sistema digestivo de la serpiente de cascabel. Se examinaron 50 especímenes y se encontraron restos de roedores en 45, con un total de 971 semillas en el tracto gastrointestinal de las serpientes. Las semillas lograron germinar en colonias de serpientes de cascabel. /// Las serpientes también son responsables de la falta de dispersores. El pimiento silvestre de las islas de Tinian y Saipan es una variante de Pimiento (*Capsicum frutescens*). Entrega un compuesto picante (capsaicina) que es típico del chile tabasco. Las semillas que son comidas por aves y excretadas brotaron más pronto y con mayor frecuencia que las frutas enteras. Pero en la isla de Guan no hay plantas de este pimiento. La razón es que las aves del bosque nativo fueron casi aniquiladas por las serpientes invasoras (*Boiga irregularis*).

3.8. Conducta: plantas y hormigas

3.8.1. Las relaciones entre plantas y hormigas

Hace 150 Ma. A pesar de las similitudes, las termitas y las hormigas no están relacionadas. Las termitas surgieron desde un linaje de cucarachas hace 150 Ma. Las hormigas y abejas aparecieron en la misma época desde un linaje de avispas, pero solo se diversificaron hace 100 Ma. /// Las cucarachas evolucionaron durante la desintegración de Pangea (200 Ma) y antes del inicio de la división de Gondwana (145 Ma). La fragmentación de los continentes tuvo un impacto importante en la biogeografía de las cucarachas (vicarianza). Un trabajo sobre el genoma mitocondrial de 119 especies de cucarachas vivas dice que el último ancestro común es de hace 235 Ma. El primer fósil es de 140 Ma. La eusociabilidad de las termitas y hormigas es una evolución convergente. /// Las hormigas comenzaron la diversificación junto con las plantas con

flor y los insectos herbívoros. El registro de 43 fósiles permitió calibrar el reloj molecular del ADN de 139 géneros de hormigas y reconstruir parte de la historia evolutiva. La subfamilia Leptanillinae es la más antigua, seguida por las hormigas cazadoras y las carpinteras. Los estudios sugieren que los primeros linajes de hormigas formaron pequeñas colonias de depredadores subterráneos, solitarios y especializados. La conducta social avanzada se logró cerca de hace 100 Ma.

La eusociabilidad. Todas las hormigas y termitas son sociales y ubicuas. Es un fenómeno del grupo de invertebrados artrópodos. Se caracterizan porque varias generaciones coexisten en una colonia, mantienen un cuidado cooperativo de las crías y una división del trabajo reproductivo (especialización en castas). El proceso detrás de las castas de insectos eusociales es un ejemplo de cómo un solo genoma puede dar lugar a individuos que difieren en la conducta, morfología y fisiología. El mismo conjunto de genes está en las diferentes castas y las particularidades provienen de la expresión de los genes. /// Se cree que la eusocialidad apareció primero en termitas, cuyos fósiles en ámbar son muy diferentes de las actuales. Se encontraron seis especies de termitas preservadas en ámbar divididas en trabajadoras, reproductoras y soldados. Los fósiles en ámbar congelaron conductas eusociales como la presencia de diferentes castas (reinas y trabajadoras), grupos de hormigas trabajadoras en una pieza de ámbar, compañeros de anidación forrajeando juntos y dos trabajadoras de diferentes especies en combate.

La simbiosis de plantas y hormigas. /// Un estudio analizó el ADN de 1.700 especies de hormigas y 10.000 géneros de plantas. El objetivo era delinear la historia evolutiva que llevó a las hormigas a usar las plantas para forrajeo y refugio y a las plantas, a usar a las hormigas para defensa y dispersión de semillas. Parece que primero las hormigas usaron a las plantas como alimento y mucho después las plantas lograron evolucionar una simbiosis cooperativa. Las hormigas primero se alimentaron de hojas en forma arbórea, luego incorporaron las plantas a su dieta y finalmente comenzaron a anidar en ellas. Cuando las plantas produjeron nectarios extraflorales, las hormigas pasaron a ser defensoras de las plantas para preservar su alimento. Las plantas pasaron de ofrecer refugios naturales a huecos a medida. Las hormigas pasaron a ser polinizadoras de flores, dispersoras de semillas y cultivadoras de plantas. En algunos casos las plantas que crecen en hábitats pobres de nutrientes obtienen nutrientes desde las hormigas. Hay 103 géneros de plantas que forman mutualismo con las hormigas (plantas mirmecófitas). /// La planta (*Borderea chouardii*) se encuentra en peligro crítico de extinción porque habita solo dos acantilados adyacentes de los Pirineos. La estrategia reproductiva es única y riesgosa con las hormigas nativas. Los estudios determinaron que hay dos especies de hormigas que son los polinizadores y una tercera especie que dispersa las semillas.

Plantas protegidas por hormigas. /// La planta de porotos Pallar (*Phaseolus lunatus*) es originaria de América y fue domesticada en Perú por el pueblo moche. Los nectarios extraflorales secretan el néctar que atrae a las hormigas, quienes protegen a la planta contra los herbívoros. La producción del néctar depende de la luz detectada mediante los fitocromos (detectan la luz roja). El fitocromo puede influir en la regulación del

ácido jasmónico que inhibe la secreción de néctar cuando hay oscuridad, pero la estimula cuando hay luz solar. /// Una planta de la selva amazónica peruana (*Cordia nodosa*) da cobijo a las hormigas (*Allomerus octoarticulatus*). Como otras 400 especies de plantas, tiene estructuras especiales en forma de domo o cámara (domatio) para albergar hormigas. También puede albergar a insectos trips, pero en una relación parasitaria. Un estudio determinó que dos genes en las hormigas afectan la relación de simbiosis. El estudio alimentó a las colonias con una sustancia que aumenta la actividad de los genes. Se encontró que la expresión genética aumentaba la cantidad de trabajadores que atacaban a los herbívoros, lo que resultó en menos daño a los árboles. Así que, el mutualismo entre árboles y hormigas tiene una base molecular genética.

Plantas alimentadas por hormigas. Algunas plantas, en su mayoría epífitas con pocos recursos y sin suelos secos, necesitan a las hormigas para obtener nutrientes. Las plantas producen tubérculos, rizomas u hojas engrosadas en las que anidan las hormigas. Las hormigas depositan excrementos y orina, de las cuales las plantas absorben nutrientes. /// Un estudio siguió el rastro de radioisótopos de azufre, fósforo y carbono desde los excrementos hacia los tejidos de la planta. En las cámaras con desechos que habitan las hormigas crecen raíces aéreas (adventicias) desde el tronco que absorben los nutrientes. En las plantaciones de manzanos orgánicos en Dinamarca se usan estas relaciones en beneficio de los frutales. Se trasplantan hormigas desde el bosque y se crean nuevos hormigueros en los huertos. La asociación permite que las hormigas tomen el néctar de los manzanos y que los protejan de las plagas. En tanto, la orina o heces de las hormigas, con aminoácidos y urea, sirven para fertilizar las plantas. /// Durante una sequía extrema en la isla de Borneo (2015-16) se estudiaron ocho parcelas dispersas en el bosque. En la mitad se excavaron los montículos de termitas y se eliminaron. En las 4 parcelas intactas, la humedad del suelo a 5 cm de profundidad fue 36 % mayor que en las parcelas sin termitas. Lo que ocurre es que las termitas excavan para obtener agua, lo que redunda en la salud de las plantas. Se pudo corroborar que las enredaderas trepadoras estuvieron mucho más activas.

Plantas cultivadas por hormigas. /// Hace 3 Ma se inició una estrategia por la cual una especie de hormiga (*Philidris nagasau*) se dedica a la agronomía de plantas frutales epífitas (género *Squamellaria*) en las ramas de varios árboles. Se inicia cuando las hormigas comen la pulpa de la fruta del árbol y recogen las semillas. Luego las insertan en grietas de la corteza del árbol. Patrullan los sitios de plantación mientras las heces fertilizan las plántulas. Durante el crecimiento, las plantas forman estructuras huecas en la base (los domatio) que sirven de nido para las hormigas. Cada colonia cultiva decenas de plantas con senderos que las unen en varios árboles adyacentes. Estas plantas dependen de las hormigas para cultivar sus semillas. Las hormigas no pueden sobrevivir sin esta comida y el refugio en el árbol. /// Otro ejemplo de mutualismo obligado ocurre con una epífita (*Myrmecodia tuberosa*) que tiene un tubérculo con cavidades que usan las hormigas (género *Iridiomyrmex*). Las semillas de la planta son recolectadas y protegidas por las hormigas. Así, almacenadas en los tubérculos, terminan germinando fuera del suelo.

3.8.2. Estudio de casos

El caso de la planta de café. /// Un estudio trabajó con la Hormiga Tejedora (género *Oecophylla*) que vive en las coronas de los árboles y arbustos de cafetos. Cada árbol puede tener hasta 60.000 hormigas. Un experimento en invernadero construyó plantaciones de café con una colonia de hormigas tejedoras. Se colocaron en agua, para impedir que las hormigas migraran por tierra y se construyeron puentes colgantes entre algunos árboles. Las hormigas fueron alimentadas con un aminoácido (glicina) que tenía el isótopo de nitrógeno N-15. El seguimiento del N-15 en los árboles mostró las visitas de las hormigas. Se pudo observar que los nutrientes de los desechos de las hormigas son absorbidos por las hojas y transportados a otros lugares del árbol, en donde son detectados.

El caso de la hormiga Azteca. Una relación múltiple se presenta entre la planta de café, las hormigas, moscas y escarabajos. (1) El primer nivel ocurre con un grupo de hormigas (género *Azteca*) que viven entre México y Argentina. En el sur de México se usan en las plantaciones de café. Viven en nidos construidos por los agricultores en los laterales de los árboles que dan sombra a las delicadas plantas de café. Las hormigas comen néctar azucarado y a cambio eliminan la plaga de Broca del Café (*Hypothenemus hampei Ferrari*), un insecto global similar a un gorgojo. (2) El segundo nivel ocurre con las moscas parasitarias, enemigas de las hormigas aztecas. La mosca adulta pone sus huevos en el cuerpo de la hormiga, la larva de la mosca consume el contenido de la cabeza y mata a la hormiga. Se cree que las moscas detectan las feromonas de las hormigas para localizarlas. Las hormigas segregan esta mezcla química cuando son heridas o descubren a un intruso. (3) El tercer nivel ocurre con un grupo de escarabajos (género *Myrmecophillic*) que responden a las feromonas. Se mimetizan para vivir cerca de las hormigas. Algunos imitan el olor o el aspecto de las hormigas, otros se mueven rápido y otros usan las secreciones de hormigas repelentes para crear un campo de fuerza alrededor de ellos. Lo que hacen es comer a las hormigas parasitadas porque se vuelven dóciles y de esta forma reducen el éxito reproductivo de la mosca, beneficiando a las hormigas y a la planta. (4) Un cuarto nivel ocurre con las plantas de café y las hormigas herbívoras que se alimentan de savia y néctar en la copa de los árboles. Las hormigas no bajan a tierra y por esto tienen entre 1.000 a 10.000 veces más bacterias en el intestino que las del suelo. Llevan su propio biosistema.

La personalidad de la colonia. En la vida silvestre sudamericana las hormigas del género *Azteca* se asocian con árboles del género *Cecropia*. Las hormigas azteca son feroces: espantan a las hormigas cortadoras de hojas, desmiembran saltamontes y mueren pájaros carpinteros y monos. Si el follaje se daña, el árbol genera una señal química que alerta a las hormigas. /// Un estudio analizó varios rasgos de la "personalidad" en la relación simbiótica: conducta de patrullaje, respuesta al intruso, respuesta al daño en las hojas y tendencia exploratoria. Una conclusión fue que cada colonia de hormigas difiere en los rasgos, lo que demuestra una personalidad a nivel colectivo. A cada colonia podría asignársele un puntaje conductual desde dócil a agresivo, de acuerdo con la proactividad, receptividad y agresividad.

Se simularon amenazas al árbol y se midieron las reacciones. Con el mismo estímulo, algunas colonias respondían y otras, no. Las colonias agresivas fueron siempre más agresivas y las dóciles siempre más dóciles. La agresividad no se pudo correlacionar con el tamaño o la edad de la colonia. Algunas explicaciones a esta variabilidad incluyen la epigenética, las condiciones ambientales, la disponibilidad de recursos o el estado del árbol. Una conclusión adicional fue que la personalidad se correlacionó con la salud de las plantas y se encontró que los árboles con colonias más agresivas mostraron menos daño de las hojas. Así que, la personalidad de una colonia en su relación con el árbol es un fenómeno ecológico de interés.

Las plantas, áfidos y hormigas. Los áfidos forman unas 4.000 especies de pequeños pulgones. Unos 250 son considerados plagas para los cultivos agrícolas. Cuando se instalan en un árbol toman la savia desde el floema y los pulgones excretan desechos acuosos que, al concentrarse, forman un tipo de miel (melaza). Estos desechos les permiten mantener una simbiosis con las hormigas que toman la melaza y a cambio protegen a los áfidos de otros enemigos. /// Una especie de áfido (*Nipponaphis monzeni*) coloniza cavidades (agallas) de un árbol de hoja perenne (*Distylium racemosum*). Las agallas funcionan como protección contra enemigos y el clima. Además, pueden succionar la savia del floema perforando las paredes internas con sus estiletes. Los áfidos se aíslan durante dos años hasta que las agallas maduran y cuando tienen alas migran a otra planta. Los áfidos inducen la absorción de sus desechos, en una manipulación de la fisiología de la planta. En paralelo las hormigas manipulan a los áfidos. Muerden las alas de los pulgones con lo que evitan que los áfidos abandonen las agallas. También producen químicos que sabotean el crecimiento de las alas de los áfidos. Las feromonas de las hormigas funcionan como tranquilizantes para la granja de áfidos. Incluso las hormigas pueden comer algún áfido de vez en cuando, por lo que se considera una relación de sometimiento. En tanto, las hormigas combaten depredadores (mariquitas) que intentan devorar a los áfidos. Se piensa que los áfidos detectan las feromonas de las hormigas para mantenerse dentro de la zona de protección. /// Otro caso está representado por un áfido (*Macrosiphoniella yomogicola*) que tiene dos formas diferenciadas por los colores rojo y verde. Una especie de hormigas (*Lasius japonicus*) prefiere la melaza rica en nutrientes producida por los verdes. Un estudio encontró que la colonia está más vigorosa con 65 % de áfidos verdes y 35 % de rojos. Si se quitan las hormigas, la forma roja llega a una tasa de reproducción mucho más alta que la verde. Por lo que las hormigas manipulan las poblaciones para mantener la mejor proporción. Se supone que la forma roja puede proporcionar un beneficio que la verde no puede, como la supresión del desarrollo de brotes más bajos en las plantas hospedadoras. En este caso, las hormigas invierten en un beneficio a futuro al sacrificar el placer inmediato.

Las hormigas cortadoras de hojas. Las hormigas *Attini* son una tribu de más de 200 especies en Sudamérica, que incluye las hormigas cortadoras de hojas. Cosechan hojas que llevan al hormiguero, pero no las comen, sino que las usan para alimentar a hongos. Las reinas jóvenes llevan un poco de hongos de su nido cuando vuelan para establecer un nuevo nido, lo que demuestra el grado de mutualismo. /// Gracias a un estudio del ADN, se estima que comenzaron a cultivar "jardines" de hongos hace 60-50 Ma desde un ancestro común. Es el pasaje

de un cazador-recolector a un granjero de subsistencia con hongos. Al principio eran granjas a pequeña escala que mantenían con restos de plantas. El pasaje a una relación de mutualismo ocurrió hace 30-25 Ma, durante un cambio de clima a uno más árido con largos períodos secos estacionales. Coincide con la evolución de las gramíneas y la fotosíntesis C4. Con el tiempo surgieron cuatro líneas diferentes hace 15 Ma. El primer paso en la coevolución fue adoptar hongos de crecimiento lento. Los hongos debieron tener dificultades para sobrevivir fuera de la atención de las hormigas y las hormigas perdieron la capacidad de producir el aminoácido arginina. Esto las transformó en herbívoros agresivos que causan defoliación en ecosistemas naturales. En el proceso las hormigas perdieron muchos genes, pero los hongos aumentaron la probabilidad de supervivencia con el aporte de nutrientes. /// Un estudio de 25 años de duración analizó los cambios genéticos de esta coevolución. La cascada evolutiva se inicia hace 25 Ma en un linaje de hormigas que comenzó a cultivar hongos que producen bulbos diminutos, ricos en proteínas. Esto motivó colonias más grandes. Hace 15 Ma, surgieron las cortadoras de hojas, con el aporte diario de material fresco para los hongos domesticados. Llegaron a ser colonias de millones de individuos. Los hongos actuales no pueden producir enzimas para digerir plantas leñosas y dependen de las hojas verdes traídas por las hormigas. Los hongos producen proteínas esenciales para el crecimiento de las hormigas y estas evolucionaron enzimas para digerir la producción de los hongos. No pueden comer otra cosa. Incapaces de sobrevivir aisladas, hormigas y hongos forman las mayores colonias de hormigas agrícolas. /// Cada colonia debe protegerse de hongos tóxicos mediante bacterias que producen funguicidas. Las hormigas cortadoras de hojas mantienen la granja con hongos parásitos (*Escovopsis*). Las hormigas generan un biofilm de bacterias en sus cuerpos que producen antifúngicos. Si la colonia se estresa (sequías), el parásito toma el control y la colonia es abandonada. Así que, cada colonia puede albergar una cepa de bacteria algo diferente, que produce compuestos algo diferentes, para luchar contra un hongo invasor algo diferente.

3.8.3. Historias Naturales: las acacias y las hormigas

El tanino como defensa. Las defensas de las acacias (750 especies) son multinivel: espinas (defensa mecánica), taninos (defensa química), hormigas (defensa biótica mutualista) y sonidos (aposematismo). El tanino es uno de los miles de metabolitos secundarios de las plantas. Se lo encuentra en forma abundante en la corteza de árboles y en las frutas inmaduras (capa celular más externa). Es tóxico, por lo que protege a las plantas de los herbívoros, pero en baja concentración le da al vino tinto el valor de reducir los infartos cardíacos. El tanino es una sustancia astringente que produce desecación en el sistema digestivo y dificulta la defecación. Los herbívoros que aprendieron esto evitan masticar las hojas. /// Cuando las jirafas en la sabana africana muerden el follaje de las acacias, las hojas bombean taninos lo que les da mal sabor. Ocurre en minutos, lo que para un árbol es una reacción instantánea y tiene un efecto de disuasión. Las jirafas reciben el mensaje y siguen adelante. Las acacias desprenden a la vez gas etileno por los estomas de las hojas.



383. Las plantas y las hormigas. A la izquierda las espinas foliares de las acacias que son refugios para las hormigas. A la derecha los nectarios extraflorales que aportan néctar que fidelizan a las hormigas. Las acacias otorgan refugio y néctar (azúcar y proteínas) a cambio de protección. /// Por ejemplo, un estudio con el Aliso Blanco (*Turnera subulata*) en Brasil encontró que la hormiga más frecuente (*Camponotus blandus*) se alimenta de artrópodos muertos de donde obtienen proteínas. El estudio usó como herbívoro agresor a orugas de Escarabajo del Maní (*Ulomoides dermestoides*). Las hormigas podían consumir a las orugas o expulsarlas al piso. Se determinó que las hormigas fueron más agresivas en hábitats pobres en proteínas externas a los nectarios y donde la única fuente son los nectarios.

Es probable que sea de utilidad para otras ramas en un esfuerzo de supervivencia, pero los árboles vecinos se benefician de la señal. Las jirafas aprendieron que cuando un árbol tiene mal sabor, los de alrededor también lo tienen y saltean unos 100 m. La excepción ocurre cuando se levanta viento e impide esta comunicación entre árboles. Las jirafas también lo aprendieron y caminan en dirección contra el viento. /// Las acacias producen tanino en cantidades letales. En 1990 se comprobó la muerte de 3.000 antílopes en Sudáfrica por causas ligadas al tanino. Las jirafas conocían el peligro y lo evitaron. Los antílopes comían las hojas y al cabo de algunos días el tanino se acumulaba y los mataban. También los robles acumulan tanino ante un ataque de orugas. Algunos animales soportan el tanino (ratones y conejos) porque producen prolina en la saliva. La prolina tiene afinidad por los taninos y los neutraliza.

Mordisqueo y vibraciones. /// En un estudio con Hayas (*Fagus sylvatica*) y Arces (*Acer pseudoplatanus*) se encontró que los árboles son capaces de diferenciar el mordisqueo de un ciervo de un daño al azar. La señal de identificación es la saliva del ciervo lo que aumenta la producción de ácido salicílico y el posterior aumento del tanino. El estudio cortó brotes y goteó saliva de ciervos y se midieron las concentraciones de hormonas y taninos. En paralelo, los brotes aumentan las fitohormonas de crecimiento. Si el daño es producido sin la intervención animal, no hay producción de ácido salicílico, taninos o fitohormonas. /// Otro estudio encontró que las vibraciones por masticación en las acacias podrían ser una fuente de información confiable para las hormigas defensoras. Se midieron las vibraciones en acacias inducidas por el viento y por una cabra comiendo. Luego se ideó un dispositivo mecánico cali-

brado que reproducía el movimiento asociado con un mamífero que masticaba. Se encontró que las hormigas responden a estas vibraciones que simulan un herbívoro, pero no al viento. Además, las hormigas se dirigieron directamente hacia la fuente de las vibraciones por lo que pudieron distinguir el tipo y lugar de origen.

Las acacias albergan a las hormigas. Las acacias generan espinas foliares usadas por las hormigas defensoras para hacer sus nidos. /// En África, la Acacia (*Acacia drepanolobius*) dispone de espinas en forma de bulbo huecas (domatía) con volumen interno de siete cm^3 que, además de defensivas, sirven para albergar la Hormiga Guardiana (*Crematogaster mimosae*). Tiene tantas espinas como para acomodar a una colonia de 30.000 miembros. Como otras acacias esta planta tiene taninos en las hojas. Las hormigas obreras patrullan los árboles en un área de 10 m^2, defendiendo el espacio de otras hormigas, vertebrados, plantas epífitas y hongos, que eliminan de forma constante. /// Una hipótesis dice que las acacias producen sonidos mediante las espinas huecas y abiertas. Silban cuando sopla el viento y esto puede funcionar durante la noche cuando las otras defensas son invisibles, aunque existen. El silbido puede ser útil para los herbívoros que lo asocian con las espinas y hormigas. La atracción y el aposentismo son fenómenos opuestos, donde se tiene una asociación positiva y negativa.

Manipulación cruzada. Las acacias ofrecen alimento a las hormigas desde los nectarios extraflorales y desde las puntas de las hojas con glóbulos que contienen glucógeno, proteínas y lípidos. /// Una hipótesis dice que las acacias provocan adicción en las hormigas, por lo que en lugar de mutualismo sería servidumbre. Las acacias que no tienen hormigas recurren a metabolitos secundarios que empeoran el sabor y repelen a los herbívoros. Por ejemplo, en una especie de acacia (*Acacia cornígera*) la hormiga protectora (*Pseudomyrmex ferrugineus*) es manipulada por el árbol mediante químicos en el néctar. Las sustancias químicas impiden la digestión del néctar de otras plantas. Así, las hormigas aprenden a permanecer en su planta hospedadora. Existe otra recompensa para las hormigas y la provee una especie de insecto escama. Este insecto se alimenta de la savia del árbol y produce un excremento dulce (mielada). Las hormigas guardianas se alimentan de la mielada, lo que fortalece la relación mutualista entre el árbol y los insectos. /// En Kenia hay cuatro especies de hormigas que compiten por la posesión de la acacia espinosa (*Crematogaster mimosae*, *C. sjostedti*, *C. nigriceps* y *Tetraponera penzigi*). Las especies tienen diferentes niveles de agresividad y mutualismo. La más común es *C. mimosae* con el 50 % de los árboles. En algunos casos se observan tácticas para evitar la invasión de otras hormigas a los árboles. Por ejemplo, *C. nigriceps* poda los brotes, lo que reduce el crecimiento lateral y evita el contacto con otros árboles. En cambio, como *T. penzigi* no utiliza los nectarios extraflorales los destruye con lo que reduce el atractivo de estos árboles a otras especies.

La manipulación durante la polinización. Otro participante necesario del ecosistema son los polinizadores. Las hormigas guardianas agresivas no sirven como polinizadores y son un problema para que se acerquen los verdaderos polinizadores. Algunas plantas usan barreras físicas o superficies resbaladizas para proteger las flores de las hormigas. Pero las acacias no tienen barreras, tienen flores abiertas. La estrategia de las acacias consiste en producir más néctar en los nectarios extraflorales y retener a las

hormigas allí. Además, las flores producen sustancias químicas en el polen que repelen a las hormigas mientras están en el proceso de polinización. Más tarde, se reduce este repelente, las hormigas retornan y protegen a la flor fecundada. El compuesto repelente que libera la acacia es específico para las hormigas, ya que atrae a las abejas. Se cree que algunos repelentes son químicos que imitan a las feromonas que las hormigas usan para señalar el peligro. Es una relación de protección, control y manipulación cruzada. Las hormigas pueden enjambrar, morder y picar, pero las acacias pueden controlarlas.

La herbivoría es necesaria. La relación entre acacias, hormigas y herbívoros es antigua, estable y necesaria. Los herbívoros son un peligro para las acacias, pero ¿qué ocurre si faltan? /// Un estudio trabajó en parcelas cerradas para evitar el ingreso de herbívoros mediante cerco eléctrico de 8 kV (usado en África para disuadir a los elefantes). Durante 10 años se comparó estas parcelas con el campo abierto. Una primera impresión diría que la ausencia de elefantes y jirafas debería mejorar el crecimiento de las acacias. Sin embargo, es lo contrario. El estudio encontró que los árboles vallados, al no recibir ataques de los herbívoros desarrollaron menos espinas y tenían menos néctarios activos en la base de las hojas para alimentar a las hormigas. La población de hormigas se redujo y su conducta se relajó. Se iniciaron ataques de otras hormigas herbívoras y no-mutualistas. También apareció un escarabajo comedor de madera que genera cavidades que sirven de hogar para las hormigas parásitas. Se incrementaron los áfidos que alimentan a las hormigas guardianas. Como resultado, las acacias valladas tenían el doble de probabilidades de morir, y crecieron un 65 % más lentamente. Así que, el ataque de los mamíferos herbívoros sobre las acacias, lejos de dañarlas, mantiene al sistema establecido.

3.9. Conducta: las plantas y el fuego

1. HISTORIAS RECIENTES DEL FUEGO.

Una historia compartida. Las plantas y el fuego tienen un origen común y las plantas aprendieron a aprovechar el fuego. /// Por ejemplo, en la Antártida de hace 100 Ma se vivía un período de alto riesgo de incendios. Era un evento de efecto invernadero global extremo, con alta concentración de oxígeno, CO_2 y alta temperatura (6 °C mayor a la actual). Los bosques cubrían grandes partes de todos los continentes, incluso en las regiones polares. Las coníferas habían desarrollado conos donde las semillas maduras se mantenían almacenadas hasta un incendio forestal. Los fósiles de conos muestran que estaban sellados con resina que se fundía a alta temperatura y permitían la dispersión posterior al incendio. Cuando se liberaban las semillas las condiciones eran óptimas: un área libre de animales que puedan alimentarse de ellas, un suelo fertilizado por la materia orgánica quemada, poca hojarasca y sin la sombra del dosel.

El fuego y las sabanas. Los ecosistemas evolucionan en consonancia con el fuego.

El planeta hace 8 Ma tenía menos CO_2 lo que estimuló el desarrollo global de la sabana tropical dominada por las hierbas. Este cambio en la pirogeografía configuró la zona con vegetación inflamable actual. Los pastos tropicales son muy productivos en climas cálidos y húmedos y con poco CO_2 tienen una ventaja fisiológica sobre la vegetación leñosa. Los pastos producen combustibles finos, bien aireados y con fuego frecuente y periódico. Esto perjudica a los árboles al crear un cuello de botella poblacional porque mueren los renovales jóvenes. Los árboles de la sabana debieron desarrollar un crecimiento rápido para escapar de la trampa de fuego. En la sabana los fuegos son rápidos y queman solo las partes superficiales, sin afectar a los árboles. En los bosques densos el fuego es lento. Hay un punto de inflexión entre ambos mundos que se ubica en una cubierta arbórea de 40-45 %. Por debajo los incendios se propagan fácilmente y evitan que nuevos árboles se establezcan. Por encima los árboles mantienen un dosel grueso que actúa como una barrera para evitar que el fuego se propague. Las gramíneas crecen y secan rápido, casi sin raíz y toda su biomasa es inflamable, llena los espacios libres entre plantas y genera esta alfombra continua de combustible. El fuego podría llegar a difundir la hierba con la apertura de nuevas áreas a colonizar.

El fuego de origen extraterrestre. /// Un trabajo que incluyó 170 mediciones en sitios de todo el planeta concluyó que hace 12.800 años la Tierra colisionó con fragmentos de un cometa en desintegración. La caída de fragmentos produjo incendios en un 10 % de la superficie terrestre y dejó firmas químicas (CO_2, nitrato, amoníaco). El análisis del polen sugiere que los bosques de pinos fueron quemados y reemplazados por álamos. Esta quema de biomasa pudo acelerar las extinciones del Pleistoceno, de la megafauna, con cambios culturales humanos y la disminución de la población. El impacto habría agotado la capa de ozono, causando efectos negativos sobre la salud. En esta etapa de la Tierra se estaba saliendo de una glaciación, el clima se calentaba y los glaciares se retiraban. Pero los incendios masivos llevaron a un enfriamiento rápido, a la pérdida de vegetales y cambios en las corrientes oceánicas que duraron unos 1.000 años. Luego el clima comenzó a calentarse nuevamente y emergió una cultura humana diferente.

El fuego y la evolución humana. /// Una hipótesis propone que los homínidos se convirtieron en usuarios del fuego debido a un clima más propenso a incendios en África hace 2-3 Ma. El ambiente más seco generaba incendios naturales que pudieron ser aprovechados para tener mayores recursos y energía. Entonces eran capaces de viajar más lejos. Los trabajos estudian isótopos de carbono en los paleosuelos ya que las plantas leñosas y las hierbas tropicales usan diferentes vías fotosintéticas lo que resulta en distintas variantes del carbono. La composición isotópica del carbono puede indicar el porcentaje de plantas leñosas frente a las gramíneas tropicales. /// Un análisis en Etiopía y Kenia de hace 3,6-1,4 Ma, muestra un patrón de plantas leñosas reemplazadas por hierbas tropicales y propensas a incendios. Esto se debe a la reducción del CO_2 atmosférico y el aumento de la aridez. Al quemar la cubierta del suelo y exponer madrigueras y pistas de animales, el fuego reduce el tiempo de búsqueda y despeja la tierra para un rebrote más rápido. Los alimentos alterados por el fuego toman menos esfuerzo para masticar y los nutrientes en las semillas y los tubérculos pueden ser más fácilmente digeridos.

2. FUEGO, ALIMENTACION Y AGRICULTURA

El fuego y la alimentación humana. El uso del fuego para cocinar apareció en un momento entre 1,8 y 0,5 Ma. El cerebro necesita mucha energía y tiene un alto costo, que solo podría compensarse con mejoras en la alimentación. En *Homo erectus* los dientes y vías digestivas disminuyeron de tamaño al mismo tiempo que aumentaba el tamaño del cerebro. Los chimpancés poseen capacidades cognitivas para comenzar a cocinar: tienen preferencia por alimentos cocinados, paciencia para esperar que los alimentos se cocinen y capacidad de planificar y transportar los alimentos a un sitio para cocinarlos. La cocina es un proceso comunal que requiere cambios de conducta social.

El fuego y la agricultura. El fuego fue una herramienta de trabajo desde el nacimiento de la agricultura. /// El estudio de restos fósiles de polen y carbón vegetal permitió reconstruir la evolución de la vegetación de la isla Gran Canaria entre 4.500 y 1.500 años atrás. Se encontró que la desaparición de los bosques se debe en parte al aumento de los incendios y el cultivo de cereales. El polen fósil permitió conocer los cambios de los bosques desde hace 9.600 años (Holoceno). Se demostró la importancia de la vegetación termófila (enebros y palmas), en la parte norte de la isla desde hace 4.500 años. Los árboles comenzaron a desaparecer hace 2.300 años, coincidiendo con incendios causados por erupciones volcánicas de baja intensidad. Los primeros habitantes llegaron hace 1.900 años, coincidiendo con el aumento de arbustos y plantas herbáceas. Hace 1.800 años se observó un aumento en el cultivo de cereales que se mantuvo estable. El bosque no se recuperó. Se cree que los habitantes quemaron grandes extensiones de tierra para obtener tierras de cultivo.

El fuego y el suelo. El fuego es responsable en forma natural de la emisión de 1 GtC al año (mil millones de toneladas de carbono). Este carbono liberado desde la vegetación quemada aparenta ser poco comparado con las 60 GtC emitidas por descomposición de materia vegetal en el suelo. Sin embargo, el fuego puede aumentar la liberación de carbono del suelo. /// En un experimento se incendiaron nueve hectáreas de una cuenca hidrográfica para evaluar cómo un fuego grande y caliente actúa sobre el suelo. Se midió que las principales características eran la velocidad del fuego, la dirección del recorrido del calor y el contenido inicial de humedad del paisaje. Menos importante eran la temperatura del fuego y la densidad de la vegetación. El fuego fue más intenso en las áreas con mucha vegetación (combustible), pero la capa superior del suelo en estas regiones permaneció fría. La vegetación densa era más húmeda y protegía el suelo. En cambio, las áreas con suelo más caliente estaban bajo la luz solar directa y tenían una vegetación escasa y seca, sin la protección de la humedad. Son incendios rápidos que tienen poco efecto en el suelo. Esto permite planificar cuándo y dónde generar pequeños incendios controlados para reducir la vegetación seca y restaurar el ecosistema. Como colorario se propuso quemar las áreas heterogéneas en dos etapas. Primero quemar el área más seca cuando tuviera algo de humedad. El área húmeda no propagará el fuego. Luego se debe quemar el área húmeda cuando se haya secado lo suficiente. El resultado es un menor daño al suelo y la conservación del carbono acumulado allí. /// Los incendios forestales pueden tener efectos dramáticos en cuencas hidrográficas. Pueden liberar muchas sustancias del

suelo en las fuentes de agua potable, lo que lleva a la contaminación. La naturaleza y cantidad de las sustancias dependen de la severidad del fuego. Estos cambios incluyen una mayor movilización de nutrientes, sedimentos y carbono orgánico disuelto. Cuanto más cálida es la tierra, más compuestos que contienen carbono y nitrógeno se liberan de los suelos.

La quema de pastizales. /// Un estudio encontró que se necesita una frecuencia de quema de pastizales cada 3 años para mantener la pradera. Se usaron datos de 40 años en una pradera de pastos altos nativos en Kansas. La falta de quema hace al campo susceptible de convertirse en zona de arbustos. Con intervalos mayores a diez años, los efectos son drásticos en ausencia de pastoreo, ya que el paisaje puede pasar de pradera a bosque. Los pastizales entregan varios servicios ecosistémicos: filtro de agua dulce, previenen la erosión del suelo, proporcionan hábitat a las aves de pastizal, mitigan la pérdida de nutrientes, permiten la cría de ganado y dan estabilidad económica al granjero. Si la vegetación leñosa aumenta, también aumentarán los incendios forestales peligrosos. La quema es la herramienta más eficaz para gestionar la tierra. Un problema del régimen de quemas es la generación de humo.

3. BOSQUES Y CONTROL DEL FUEGO

Los incendios forestales. Gracias a los humanos, la temporada de incendios forestales es casi todo el año. /// Una evaluación en el período 1992-2012 permitió contabilizar que los incendios forestales iniciados por humanos fueron el 84 % de todos los incendios forestales estudiados (1,5 millones). Esto triplica la duración de la temporada de fuego y es casi la mitad de la superficie total quemada. Además, el fuego produce una retroalimentación negativa, por la variación del albedo en la atmósfera. Las partículas del humo liberadas por el fuego actúan aumentando la dispersión y absorción de la radiación solar. Se produce un forzamiento radiativo negativo (reducción de la radiación que llega a la superficie terrestre), lo que da lugar a temperaturas más bajas en la superficie del suelo. Esto puede reducir la temperatura y las precipitaciones a corto plazo. En su mayoría las partículas suprimen la formación de nubes y precipitaciones, de forma que los incendios podrían conducir a más sequías. Además, los incendios forestales modifican servicios ecosistémicos, tales como la captura de carbono, la fertilidad del suelo, el valor de pastoreo, la biodiversidad y el turismo. /// Las lluvias de primavera pueden impulsar los incendios forestales de verano. La lluvia significa más vegetación que puede catalizar los incendios cuando se secan. Los anillos de árboles y las capas de carbón en el suelo muestran que los grandes incendios ocurren a pocos años de períodos húmedos. La oscilación húmedo-seco puede cambiar de acuerdo con la geografía, la elevación, el terreno y el tipo de vegetación.

El fuego a futuro. La tasa de incendios tendrá su propia evolución con el calentamiento global. /// Un estudio en Patagonia analizó los anillos de crecimiento de 432 árboles en 42 sitios y durante los últimos 500 años. Se determinó la relación entre el clima seco y los incendios y la aceleración desde 1960. Las condiciones climáticas variaron a un estado de baja presión atmosférica en la Antártida con disminución de la capa de ozono. Esto llevó a un aumento de temperatura y disminución de humedad en Patagonia. Se produjo un aumento de los incendios en la Patagonia andina y la estepa. Si bien el hue-

co de ozono puede tender a cerrarse en el futuro, el incremento del CO_2 en la atmósfera neutralizará el efecto. Se espera que el clima seco y cálido en Patagonia extienda el período de incendios durante este siglo. /// En el 2016 los incendios forestales en Chile fueron los mayores de la historia (quizás en los últimos 400.000 años). Se atribuyeron a las sequías de años anteriores. Se combinaron una baja humedad en el suelo y la vegetación, una muy baja humedad del aire y altas temperaturas. El viento es el principal factor que transportó el fuego en la región sur. Los incendios afectaron a plantaciones de pinos no nativos que sumaron el 40 % de las áreas quemadas. Algunos insinuaron la negligencia de las compañías eléctricas en el mantenimiento de líneas de transmisión que podrían haber generado chispas en contacto con la vegetación inflamable.

El valor del fuego: *laissez faire*. Hay quienes dicen que todo el ecosistema estará mejor si dejamos que el proceso de fuego natural regrese. El fuego aporta los siguientes servicios ecosistémicos: aumenta la disponibilidad de agua y la humedad del suelo, mejora el hábitat de las plantas dentro de la cuenca, aumenta la resistencia a la sequía de los árboles restantes, aumenta la resistencia al fuego del bosque debido a que se crean cortafuegos naturales, crean una vegetación más diversa, ayuda a proteger los árboles de las plagas de monocultivos, crean una variabilidad natural en tamaño y densidad de árboles. /// Un estudio trabajó con 2.800 ha de bosque de coníferas mixtas en el oeste de Norteamérica. En 1910 se inició la política federal de extinción de incendios y un siglo después se hizo un balance. Debido a la eliminación de incendios los grupos de árboles se hicieron más gruesos. El aumento de la fotosíntesis empezó a usar más isótopos de carbono pesado C-13. Esto indica un aumento del estrés por sequía. El aumento del CO_2 se estimó en 40 % desde la era industrial y la proyección a futuro indica que el exceso de fotosíntesis lleva a un exceso de sequía. La ausencia de incendios provocó cambios estructurales con especies tolerantes a la sombra e intolerantes al fuego que desaparecieron. En las coníferas el anillo de crecimiento anual tiene dos capas una "madera temprana" de color claro y otro de "madera tardía" de color oscuro. El tamaño del anillo refleja la temperatura y humedad del suelo. La química del anillo se basa en el C-12 (preferido) y el C-13 (bajo estrés). /// Desde 1973 en el P.N. Yosemite (California) se suspendió el programa de control de incendios en una parte del parque. Esto creó un bosque muy diferente: un bosque de baja densidad y lagunas pequeñas. Un gran incendio cada década afecta al 25 % de la cuenca, con grandes daños y cicatrices en los árboles. Los claros causados por el fuego actúan como cortafuegos natural y dan resistencia a nuevos incendios. Todo el ecosistema parece beneficiarse del fuego natural con una estructura de la vegetación y bosque más diverso. Ciertos árboles se regeneran gracias a incendios periódicos naturales que son rápidos y queman solo las partes superficiales, sin afectar a los árboles. /// El monte nativo de la zona serrana en Córdoba es el resultado de la adaptación al clima seco. Esta vegetación protege el suelo, pero los desmontes y sobrepastoreo erosionan y desertifican. Cuando los niveles de humedad del suelo caen por debajo del 30 %, la vegetación se seca liberando etileno (muy combustible) y elevando el riesgo de incendio. Se trata de un fuego superficial que no pone en riesgo la regeneración casi inmediata. Pero los colonos reprodujeron un entorno europeo mediante el desmonte de arbustos nativos y sembrando pinos. Bajo extrema sequía, los pinares se deshidratan y

son un material combustible. Cuando el fuego llega a los pinares densos, eleva la temperatura de forma que se expande y quema el bosque a niveles profundos, comprometiendo su regeneración. Si bien es necesario un mayor conocimiento de la ecología del fuego, el mantenimiento de bosques nativos, el uso periódico de quemas controladas y cortafuegos ayuda a controlar los incendios devastadores.

4

Las simbiosis de las plantas en la rizósfera



4.1. El ciclo de vida del suelo

4.1.1. El origen y clasificación de los suelos

El inicio del suelo. La rizósfera es la zona del suelo inmediata a las raíces. Es un hervidero de compuestos químicos. El suelo es una creación de las plantas, hongos y bacterias y sin esta vida, no tiene valor. El origen del suelo ocurre primero con medios físicos (agua y temperatura) que fracturan la roca madre y luego con las raíces (ácidos orgánicos) que desintegran los fragmentos. Las partículas inorgánicas del suelo son arena, limo o arcilla, y la proporción determina la textura. Las diferentes texturas tendrán diferentes tamaños de poros entre partículas. Los poros grandes ocurren en suelos arenosos, lo que permite un mayor flujo de agua que en los suelos arcillosos. La vegetación pionera en un terreno inerte son los líquenes, musgos y hongos. La materia orgánica que se acumula forma nuevos minerales en el proceso. Se puede crear suelo mediante la agricultura no extractiva, permitiendo la acumulación. Por ejemplo, las Islas Aran (Irlanda) eran en su mayoría rocas. Sus habitantes la cubrieron con una delgada capa de pastos y arena del mar. Con los años se volvió arable y hoy crecen cultivos. Hay 5 factores que determinan la velocidad de producción de suelo: el clima (temperatura, lluvias, latitud), los organismos vivos, la topografía (drenaje, pendiente), los materiales (roca de origen), y el tiempo.

La madurez del suelo. El suelo es la piel del planeta y ocupa un espesor que va desde milímetros (en pendientes montañosas) hasta metros (en las llanuras aluvionales). En el Amazonas los suelos tienen hasta 8 m de profundidad y en Australia se midieron rastros de carbono a 40 m, cerca de la roca madre. En forma natural lleva cientos de años producir un centímetro de suelo, dependiendo del clima y el material. Se tarda miles de años en acumular un suelo productivo agrícola. Por ejemplo, hace 12.000 años Norteamérica y Europa estaban cubiertas por hielos, glaciares y no había suelo. En la madurez, el suelo llega al equilibrio, cuando la acumulación coincide con el desglose. La producción de humus deberá ser igual a la extracción por parte de las plantas. Los suelos tienen un ciclo de vida: nacen, maduran y pueden morir por erosión o al ser enterrados. La paleontología estudia los suelos fosilizados luego de morir para formar rocas sedimentarias. /// Un estudio analizó la tasa de descomposición de la hojarasca en diferentes condiciones: clima, suelo, microbios y tipo de hojas. Se formaron muestras de hojarascas, incluyendo hierba, raíces, hojas y agujas, de 27 lugares en América. La camada originada en un lugar se dividió y distribuyó en todos los destinos. Pasados diez años se realizó el balance. Los climas más cálidos tendieron a acelerar la descomposición. A medida que aumenta la temperatura, independiente de la muestra, se descompone más rápido. Las agujas de coníferas contienen más lignina y mostraron una descomposición más lenta que las plantas más frondosas (menos lignina y más nutrientes) que atraen a los microbios.

Los ingredientes del suelo. El suelo está formado por capas de acumulación (horizontes). Los componentes del suelo son: (1) materia mineral obtenida desde la meteo-

rización de las rocas, (2) materia orgánica en descomposición, (3) organismos vivos (bacterias, arqueas, hongos, animales y plantas), (4) fluidos (agua) y gases en intercambio con la atmósfera, (5) humus (materia orgánica descompuesta) lo que da el color oscuro o negro. La fertilidad del suelo está determinada por la fracción de arcilla (roca sedimentaria de grano fino) mezclada con humus. Las propiedades físicas del suelo dependen de la fracción de arena (grano grueso) y limo (barro de grano intermedio). Los residuos frescos (vegetales y animales) en descomposición se producen en la fracción de arena. En tanto, el limo y el humus se producen en la fracción de arcilla. El humus es la parte más reactiva de la materia orgánica y su capacidad para retener agua y nutrientes es muy superior a la arcilla, su contraparte inorgánica.

La taxonomía del suelo. La ciencia del suelo incluye dos ramas: la edafología (estudia la influencia sobre los seres vivos) y la pedología (estudia la morfología y clasificación). El primer criterio de clasificación de suelos se realizó en 1862, y supera el punto de vista estrictamente geológico. La clasificación se puede encarar desde diferentes puntos de vista: una clasificación química, mineralógica, climática, por la capacidad de uso, desde el punto de vista ingenieril o por el análisis genético. La FAO generó la Clasificación Mundial de Suelos en 1974 con 106 Unidades de Suelo. Tenían fases de suelo (salino, lítico, pedregoso); clases texturales (grueso, medio, fino) y clases de pendientes (plano ondulado, apaisado, montañoso). El mapa de suelos de la FAO era bueno a nivel continental, pero no a escala local. Hoy día se consideran dos sistemas jerárquicos: *Soil Taxonomy* y *World Reference Base Soil Resources*. En ambos se utilizan siempre propiedades cuantificables, no se usan criterios cualitativos. En el Soil Taxonomy se clasifican, usando 12 nombre terminados en "sol" (del latín *solum*): Gelisoles (suelos congelados), Histosoles (orgánicos húmedos), Spodosoles (cenizas de madera), Andisoles (cenizas volcánicas), Oxisoles (degradados), Vertisoles (arcilloso, tierra negra de Argentina), Aridisoles (muy secos), Ultisoles (muy ácidos), Melisoles (profundo fértil), Alfisoles (algo degradado), Inceptisoles (suelo joven), Entisoles (recién formado). En Estados Unidos se definió una clasificación en la secuencia orden, grupo, familia y serie (equivalente a especie en los seres vivos). La clasificación se basa en parámetros físicos, el material principal, los microbios (ecología), la topografía, el clima y la edad. Se catalogaron más de 20.000 tipos de suelos y en el 2003 se informó que el 4,5 % de los suelos estaba en peligro de extinción. En las áreas agrícolas el peligro de pérdida llega al 80 % debido al cambio de uso de la tierra. En China se informó que 17 tipos de suelo se habían extinguido y 88 están en peligro.

4.1.2. La química de suelos y la biominería

LOS COMPONENTES QUÍMICOS.

Elementos químicos básicos. Los animales no hacen fotosíntesis y necesitan consumir moléculas complejas para vivir (aminoácidos y vitaminas). Las plantas necesitan elementos químicos (nutrientes) para abastecer la fotosíntesis. No necesitan el suelo, solo nutrientes, por eso pueden recibirlo por hidroponía (cultivo sin suelo). Con la excepción de carbono, hidrógeno y oxígeno, que son suministrados por el CO_2 y agua, los

demás nutrientes que requieren las plantas se derivan del componente mineral del suelo y del reciclaje de materia orgánica. Los nutrientes se absorben de la solución acuosa en el suelo en presencia de oxígeno para apoyar el metabolismo. Los nutrientes se agrupan en macroelementos (N, P, K, Ca, Mg y S) que se miden en gramos o porcentaje y los microelementos (Fe, Zn, Cu, Mn, Mo, B y Cl) que se miden en miligramos o partes por millón. Hay 77 elementos químicos que circulan entre las rocas, el suelo, el agua y la atmósfera, en circuitos cerrados. Es lo que se llama el ciclo de los elementos y están activados por fuerzas naturales (erupciones volcánicas, terremotos, erosión por agua o viento y por la vida) y la intervención humana (minería, construcción y agricultura). La vida hace uso en total de 30 elementos químicos. Los elementos químicos se intercambian entre los seres vivos y la naturaleza siguiendo ciclos de dos tipos: biológico (ciclos rápidos y considerados cerrados) y geológicos (ciclos lentos, considerados abiertos a la escala humana). Los ciclos involucran la atmósfera (gases y polvo), hidrósfera (océanos, ríos, humedales), el terreno (rocas y suelo) y los seres vivos. Los elementos básicos de la vida (carbono, hidrógeno y oxígeno) pasan fácilmente desde el aire y agua a los tejidos vivos. Otros, como el nitrógeno, son un aporte de las bacterias fijadoras o de los descomponedores. El fósforo está firmemente guardado en la roca y solo la meteorización hace un aporte natural al suelo. El resto proviene del reciclaje.

El caso Sahara-Amazonas. Hace 150 Ma África y Sudamérica iniciaron un proceso de separación formando el Océano Atlántico. Hoy día mantienen un canal de comunicación unidireccional gracias a los vientos alisios ecuatoriales (este-a-oeste). Estos vientos alimentan al Amazonas y el Caribe con fertilizantes transportados en las tormentas de polvo desde el Sahara. /// Los estudios indican que se mueven 770 Mt de polvo al año (la mitad del valor global) y 160 Mt de aerosoles que cruzan el Atlántico en seis días. Unas 28 Mt caen en el Amazonas en el invierno y 43 Mt en el Mar Caribe en el verano. En el Amazonas caen 22.000 t de fósforo, un mineral inprescindible y escaso. Así es como, el estéril Sahara alimenta al exuberante Amazonas de nutrientes minerales, cosa que solo es posible gracias a la desertificación. El Amazonas es un sistema lixiviado donde los nutrientes en el suelo son lavados por las lluvias y transportados al Atlántico. Por esto, aunque es muy productivo, es muy pobre en nutrientes. Para mantener el balance de nutrientes se requiere el aporte externo desde el Sahara y sin este aporte transoceánico los suelos del Amazonas estarían exhaustos por la pérdida vegetal.

El caso Río de la Plata. La principal exportación de Argentina es el suelo que escapa por el Río de la Plata. Este remolino contiene desechos agrícolas, desde las ciudades y minerales de los Andes. La naturaleza de los materiales que pasan por los ríos muestra la conexión entre el aire, las montañas y rocas, el suelo y las plantas y animales. Es la intersección de dos ciclos de carbono: geológico y biológico. Los ríos exportan el carbono y las represas lo bloquean. Los sedimentos fluviales llevan carbono al océano, lo que aumenta con la agricultura (desechos agrícolas y erosión del suelo). /// Hay dos formas de seguir a los elementos en los ríos: biomarcadores e isótopos de carbono. Cada grupo de especies produce una gama específica de moléculas (son biomarcadores) y el carbono tiene tres isótopos C-12 (98,93 %), C-13 (1,07 %) y C-14; todos tienen seis protones y el resto son neutrones. El C-14 (con 8 neutrones) se forma en la atmósfera por

interacción del nitrógeno con la radiación cósmica. Es muy pesado y como es radiactivo, se desintegra, por lo que se usa para determinar la edad del vegetal. La proporción entre C-12/C-13 en los biomarcadores vegetales permite responder las preguntas: ¿Cuánto carbono proviene de las plantas y de las rocas?, ¿de dónde viene el carbón vegetal? y ¿cuántos años tienen?

Los nutrientes en la agricultura. Una buena productividad agrícola se relaciona con la biomasa de la planta y la cantidad de proteínas en los granos. Por ejemplo: del nivel de nutrientes depende la cantidad de proteínas, así una cebada será útil para destilación (cerveza, whisky o ginebra) o como forraje (alimentación de animales). Pero el exceso de fertilizantes puede tener un impacto negativo en el ambiente debido a la escorrantía y eutrofización de los cursos de agua. Los fertilizantes básicos son el nitrógeno, potasio y fósforo. Los cereales (trigo, maíz) consumen entre 20-30 kg de nitrógeno por tonelada de planta y entrega 15-20 kg por tonelada de grano. Para el fósforo absorben 4-5 kg/t y entregan 3-4 kg/t en los granos. En el caso de la soja se absorben 75 kg/t de nitrógeno y 7 kg/t de fósforo y entregan 55 y 6 kg/t en los granos. Por esto, la agricultura es una industria extractiva y se favorece dejar los restos de la cosecha para reponer una parte de los nutrientes. El nutriente sodio es único ya que es necesario para los animales y tóxico para las plantas. El aumento de sodio puede aumentar la tasa de descomposición de hojarasca por artrópodos del suelo, lo que lleva a una influencia en cascada sobre la mineralización de nitrógeno, fósforo y otros nutrientes claves. /// Un estudio de la empresa Nidera confirma la concentración de nutrientes. El estudio se realizó en Alcorta (Pcia. Santa Fe) y se reportó en 2015. Se midieron los niveles de materia orgánica, fósforo y zinc en tres tipos de suelos: campos agrícolas con 100 años de explotación, zonas de alambrados con al menos 50 años de protección y campos silvestres. El resultado indica que las tres variables disminuyen desde los campos silvestres, a la zona de protección por alambradas, a la zona de cultivos.

El nitrógeno. El ciclo del nitrógeno muestra que se extraen 210 Mt/año de la atmósfera y se fijan en compuestos básicos. Las plantas en la agricultura absorben el 50 % y el resto se pierde en la atmósfera (gases como el óxido nitroso) o se escurren por los cursos de agua. Las formas más útiles del nitrógeno para las plantas son el nitrato (NO_3) y el amoníaco (NH_3). El nitrato tiene un problema, porque no se adhiere como el amoníaco, se disuelve y se lava con la lluvia. Los procesos son reversibles, de forma que el gas nitrógeno es fijado por bacterias asociadas a las raíces, aunque es lento. Un proceso industrial (Haber-Bosch) permite hacerlo más rápido y fue un factor importante en la Revolución Verde agrícola de los años de 1960. /// En la cuenca del río Mississippi el nitrógeno lleva 80 años como fertilizante externo. Está almacenado en el suelo, se está lixiviando y continuará haciéndolo en el futuro. Un estudio de 2.000 muestras de suelo indica que el nitrógeno está debajo de la línea del arado (25-100 cm). El modelo indica que la lixiviación continuará por 30 años después de interrumpir la fertilización. /// Otro estudio en Francia usó isótopos estables (no radioactivos) de nitrógeno (el N-15 es menos abundante que el N-14) para hacer un seguimiento en las plantas. Se midió el N-15 usado en los fertilizantes aplicados en 1982 a los cultivos de remolacha azucarera y al trigo de invierno. Durante treinta años, se midió la cantidad de N-15 absorbido por las plantas y se cuantificó la cantidad que quedaba en el

suelo. Las medidas de filtraciones de agua a 2 m de profundidad revelaron la cantidad de nitrato fugado hacia el agua subterránea. El 61-65 % del fertilizante N-15 aplicado en 1982 fue absorbido por las plantas, pero el 32-37 % se mantuvo en el suelo en 1985 y el 12-15 % en el 2015. El 8-12 % se filtró hacia las aguas subterráneas durante los 30 años, y continuará su goteo por 50 años más. En otros lugares, con suelos diferentes, los valores serán distintos, pero el proceso es el mismo. /// En un estudio del Inta del 2015 en la cuenca del Arroyo Pergamino (Pcia. Buenos Aires) se informó del balance de nutrientes (nitrógeno y fósforo). Se estudiaron las etapas de siembra y fertilización, cosecha (volatilización por desnitrificación y exportación en granos) y lo perdido en los arroyos (por lixiviación al subsuelo, escurrimiento a los arroyos y el ganado). El resultado muestra un balance neto negativo (la exportación y pérdida supera a la reposición).

LA MINERIA BIOLÓGICA.

Casos de minería en las plantas. Las plantas hacen su propia minería del suelo, fragmentando rocas o absorbiendo minerales peligrosos. /// Un tipo de musgo (*Funaria hygrometrica*) tolera y absorbe el plomo (Pb) del agua contaminada. En un estudio se expuso el musgo por 22 horas al plomo. Luego se midió con espectrómetro de masas e indicaba que las células del musgo habían absorbido plomo hasta el 74 % de su peso seco. Más del 85 % del plomo se había acumulado en las paredes de la célula, con cantidades más pequeñas en las membranas y dentro de los cloroplastos. /// Un estudio usando rayos X encontró pequeñas cantidades de metales preciosos (oro) dentro de los eucaliptos. Los árboles crecen sobre un depósito a 35 m de profundidad y pudieron llevar el oro a la superficie mediante las raíces. Como los metales pesados pueden ser tóxicos, se cree que los árboles bombean el oro a las hojas y la corteza, desde donde los expulsan al suelo. /// En el desierto de Tanami (Australia) una hierba (género *Spinifex*) aparece sobre los montículos de termitas. Esta planta no crece por encima del suelo, por lo que evita los incendios, viento y sol. Entonces, produce raíces profundas de hasta 50 metros en busca la napa de agua subterránea. En el proceso obtiene productos químicos de la roca que se acumulan en sus hojas y raíces. Lleva a la superficie una firma del subsuelo. /// El árbol Tipuana (*Tipuana tipu*) de Bolivia, absorbe metales pesados (cadmio, cobre, níquel y plomo) que están presentes en la atmósfera y son arrastrados por la lluvia al subsuelo. Luego son transportados por el xilema y acumulados en la madera. El estudio de los anillos permite conocer el nivel de contaminación a lo largo de los años. Un análisis de dos árboles de 35 años en San Pablo (Brasil) extrajo una sección cilíndrica de tejido de madera en todo su radio, con lesiones menores para la planta. Se nota la disminución de plomo por la prohibición de su uso en la gasolina. También una tendencia a la baja en la contaminación por cadmio, cobre y níquel por la desindustrialización de la ciudad. /// En Potosí (Bolivia) los cultivos de papas son regados con aguas de la región minera. La falta de agua de calidad para el riego en toda esta región árida lleva a los agricultores a usar aguas contaminadas. Las plantas absorben arsénico (de 9 a 72 veces por encima del nivel de riesgo mínimo) y cadmio (de 3 a 30 veces mayor). /// Existen plantas (género *Alyssum*) que pueden prosperar en suelos enriquecidos de níquel (Ni). En estas plantas, si se corta el tallo, brota un líquido verde brillante con 9 % de Ni. Son arbustos perennes que llegan a tener niveles de níquel tóxicos para los animales. En una mina de Ni abandonada (Port Colborne, Canadá) se experimentó con

estas plantas extrayendo 100 kg de Ni de 500 kg de cenizas. En Albania el suelo es rico en Ni y pobre en rendimientos agrícolas. Se espera que la protección de áreas con este tipo de plantas mejore la calidad del suelo extrayendo el metal.

La minería como defensa. /// Un estudio trabajó con una planta de la familia de la mostaza (*Streptanthus polygaloides*). Esta planta acumula níquel y se las expuso a babosas. Se usaron plantas con una concentración baja y alta del metal. Se encontró que las plantas bajas en Ni estaban más dañadas que las otras. Además, las altas concentraciones de Ni redujeron la supervivencia de los herbívoros. En otro estudio se inoculó un patógeno bacteriano y se comprobó que solo las plantas con baja concentración de Ni contenían patógenos vivos. Esto lleva a suponer que la alta concentración de metales es una estrategia de disuasión y debe considerarse una categoría de defensa química. Esta defensa tendría tres particularidades: se adquiere del suelo (no se sintetiza por metabolismo), no se degradan como los compuestos químicos (dificulta las defensas del herbívoro) y son menos costosas para el metabolismo de las plantas, pudiendo reducirse las otras defensas. Por ejemplo, un estudio encontró que el zinc (Zn) que se acumula en ciertas hierbas (*Thlaspi caerulescens*) lleva a una disminución en la concentración de metabolitos secundarios (glucosinolatos). /// Los herbívoros pueden evitar las defensas basadas en acumulación de metales. Hay tres técnicas: consumir tejidos menos defendidos, diluir los tejidos defendidos ingiriendo otras plantas con bajas concentraciones y desarrollar adaptaciones fisiológicas. En este último caso se trata de generar tolerancia a las concentraciones elevadas. Por ejemplo, un insecto (*Melanotrichus boydi*) se especializa en plantas con hiperacumulación de Ni. Llega a contener 750 µg de Ni por cada gramo de masa seca de insecto. Un saltamontes tiene el récord de 3.500 µg/g. Las plantas (*S. polygaloides*) tienen 1.000 µg/g de masa seca.

Casos de minería en termitas y hormigas. /// El mineral *ilmenita* proviene de la roca *kimberlita*, que alberga diamantes. La mina de diamantes Jwaneng (Botsuana) está 40 m bajo tierra, pero se pudo descubrir cuando se encontró el mineral ilmenita en la superficie, en los montículos de terminas. Las termitas necesitan barro húmedo para la construcción de nidos y hacen túneles hasta la capa freática. Sujetan trozos de arcilla o roca mojada en sus mandíbulas y los llevan a la superficie. Así es como llegó la ilmenita a la superficie y se pudo localizar la reserva de diamantes. /// Un estudio de 25 años midió la disolución del mineral silicato de calcio y magnesio (Ca-Mg) por hormigas, termitas, raíces de árboles y suelo desnudo. Se encontró que las hormigas son los agentes biológicos más poderosos de la descomposición mineral. La dilución de estos minerales consume piedra caliza, dolomita y CO_2 de la atmósfera. Los nidos de hormigas aumentan las tasas de disolución de Ca-Mg en dos órdenes de magnitud por meteorización biológica respecto de la natural abiótica. Desde hace 65 Ma el clima se está enfriando por varias causas (regulación hidrológica, cambio de vegetación y tectonismo). Parece que la meteorización por las hormigas podría ser parte de la causa del enfriamiento.

Casos de minería en los hongos. Es probable que los hongos asociados a las raíces hagan minería de roca dura mediante las secreciones de ácidos orgánicos en la punta de la hifa. Así se forman túneles que liberan iones de potasio, calcio y magnesio del mineral. /// Un estudio de los trozos de rocas

permitió ver que el tratamiento es muy diferente cuando son hifas de hongos (túneles cilíndricos) que cuando se trata de grietas de meteorización. La minería fúngica tiene muchas ventajas: los túneles fúngicos y los ácidos facilitan el acceso de las raíces, se agregan nuevos materiales a la competencia en el suelo, algunos feldespatos contienen bolsas de apatita como fuente de fósforo que se libera, se proporciona acceso a los minerales incluso en suelos acidificados por la lluvia ácida. Las hifas tienen pocos micrómetros de diámetro y podrían estar moviéndose dentro de la roca a 0,3 a 30 micrómetros por año. Si es así, se forman 150 km al año por cada metro cúbico de suelo. Extendida al planeta, la minería fúngica empequeñece a la humana y lleva 450 Ma de trabajo.

4.1.3. Historias Naturales: suelos manipulados

Tips sobre suelos históricos. Para muchos arqueólogos, el ascenso de los imperios (como el romano) coincide con el incremento de la productividad agrícola y el descenso con el agotamiento por falta de fertilidad de los suelos. En 1609, el literato peruano Garcilazo de la Vega, escribió los "Comentarios Reales" donde describió las prácticas agrícolas de los incas prehispánicos. Usaban fertilizantes orgánicos como el guano de llamas y aves. En el 2011 se publicó un estudio arqueológico que correlaciona el polen de maíz de hace 2.700 años, con la cantidad de ácaros provenientes del excremento de llamas en una zona cercana a Machu Picchu. Así, esta sociedad pasó de consumir la quinua al maíz (que contiene mayores calorías) gracias a la agricultura con fertilizantes. En 1800, Humboldt introdujo en Europa el guano de las islas del Pacífico como fuente de fertilizantes. La extracción de guano se disparó y duró casi un siglo. Las reservas fósiles de 5 Ma eran sólidas como rocas, pero para inicios del siglo 20 estaban agotadas. En 1847 se había encontrado que los nutrientes podían aplicarse en forma mineral, lo que estableció la industria minera de fertilizantes. La agricultura es una industria extractiva como la minería, pero se diferencia en que es renovable si se reponen los nutrientes básicos. El problema es cuál es el origen de estos nutrientes: ya no hay guano o huesos y los aportes desde la minería tienen menos rendimientos y mayores costos. El futuro dependerá del reciclaje permanente de los elementos (estiercol, aguas residuales) que equilibre las pérdidas de los ríos y el aporte de las montañas.

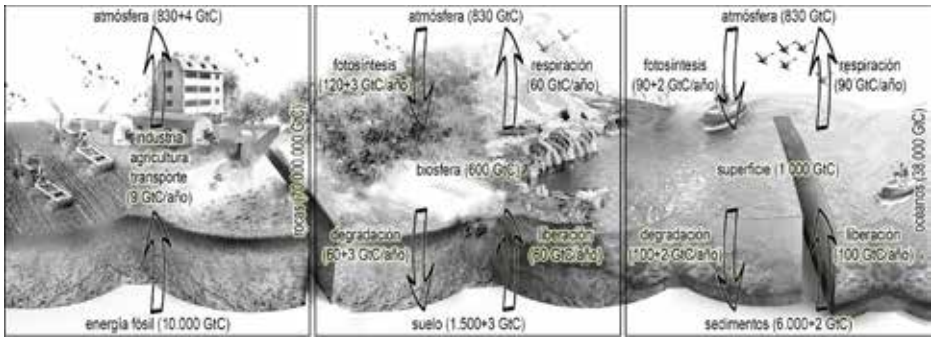
La ocupación de América. /// En la costa del Pacífico, en Canadá, la ocupación humana desde hace 13.000 años (llegada del hombre a América desde Asia) mejoró la productividad de los bosques. Hoy día, el cedro rojo occidental crece en los antiguos sitios habitados y son más altos, anchos y saludables que en el bosque circundante. La razón son los restos de conchas marinas y el fuego que llevan quinientas generaciones transformando el paisaje. Un estudio analizó quince sitios con métodos ecológicos y arqueológicos. Se encontró que la pesca de crustáceos intermareal se intensificó durante los últimos 6.000 años, lo que llevó a la acumulación de conchales extensos y profundos (de hasta 5 m de profundidad). Estos restos liberan nutrientes de origen marino que se descomponen lentamente entregando calcio como residuo. El uso de fuego aumentó el pH del suelo, los nutrientes y mejoró el drenaje del suelo.

El suelo de los mayas. Los mayas desarrollaron la agricultura del maíz en los suelos de Tikal (Guatemala). Hay evidencia de erosión en los suelos con pendiente, lo que sugiere que la agricultura pasó desde la base hacia los suelos empinados y menos adecuados. Si la agricultura causó una erosión sustancial, la pérdida de suelo pudo poner en riesgo la seguridad alimentaria. La química del suelo permite conocer más sobre esta evolución agronómica. La vegetación forestal usa la ruta fotosintética C3, mientras que el maíz usa la vía C4. La diferencia de materia orgánica del suelo difiere en cada caso, lo que permite evaluar las plantas que había en ese suelo en una de las etapas.

La *terra preta*. Se estima que la Amazonia albergó hasta un millón de personas hace 500 años. Los lugares estuvieron rodeados por cercas, cimentadas en zanjas, con caminos. Las excavaciones muestran vertederos, restos de cerámica, hachas de piedra pulimentada y restos de *terra preta* (suelo negro). Se identificaron varias prácticas de manejo de los parches: la eliminación de plantas no útiles y la protección de las útiles, la selección de fenotipos de plantas y animales y el trasplante de plantas útiles, el manejo de los incendios y el mejoramiento del suelo. Estas prácticas de manejo interfieren con los procesos ecológicos naturales, lo que resulta en la domesticación de parches de bosque dominados por especies útiles. /// En el trópico sudamericanos los suelos son pobres en nutrientes. La materia orgánica se descompone rápido y los nutrientes son lixiviados por el agua de lluvia. Los parches de tierra negra fértil ocupan menos del 1 % del territorio, tienen varios kilómetros cuadrados de superficie y más de un metro de espesor. Estos parches son de origen indígena. Por ejemplo, de 16.000 especies arbóreas amazónicas, solo 227 representaban la mitad de todos los árboles. De ese número, 85 especies exhiben características físicas de domesticación parcial o completa por los nativos. El cultivo de plantas por los grupos nativos moldeó el paisaje de los bosques amazónicos durante 8.000 años. Así, unos 20 tipos de árboles frutales y de nueces cubren grandes porciones de bosques que crecen en suelos oscuros con viñas, palmeras, árboles de frutos secos y fruta y plantas con espinas. El dosel es más bajo y la maleza más densa que en un bosque natural. La biodiversidad es similar. Hay muy poca roca y metal y la madera y huesos se descomponen con facilidad. Se observa que fueron más susceptibles a la sequía, aunque son sitios que quizás fueron seleccionados por esta característica. Hay diferencias en las propiedades espectrales (luz reflectante) impulsada por la estructura del bosque y las especies arbóreas. La alta heterogeneidad espacial sugiere que la ocupación precolombina por los pueblos indígenas fue compleja y varió sustancialmente en esta región ecológicamente diversa.

4.1.4. El ciclo del carbono

La circulación del carbono. El carbono de la atmósfera interviene en la fotosíntesis como CO_2 (dióxido de carbono) para formar la glucosa ($C_6H_{12}O_6$). Este carbohidrato básico (azúcar) se usa para reserva (almidón) y para la respiración. La respiración de las plantas (oxidación con O_2) y los organismos del suelo producen el retorno del CO_2 a la atmósfera. A nivel global, en el hemiciclo atmósfera-a-biósfera se absorben por fotosíntesis 120 GtC/año (GigaTonelada de Carbono al año). En paralelo, se liberan por respiración



414. Movimiento de carbono. A la izquierda se muestra el flujo de carbono antropogénico. Son 9 GtC/año que se liberan desde el carbono acumulado en el subsuelo como combustibles fósiles. En el centro se muestra el flujo en la biosfera (las plantas) y a la derecha el flujo en el océano (el plancton). Las plantas tienen secuestrados cerca de 600 GtC y el plancton unos 1.000 GtC. Por año, la fotosíntesis en las plantas terrestres procesa 120 GtC de los cuales se liberan 60 GtC por respiración y se degradan 60 GtC. En los mares se absorben por fotosíntesis 90 GtC al año.

60 GtC/año, con lo que se "fijan" 60 GtC/año en la madera. Cuando las plantas mueren, la descomposición libera 60 GtC/año de carbono. El balance queda neutralizado en un equilibrio natural. En los océanos hay otro equilibrio similar con el fitoplancton.

El carbono en el suelo. En el suelo (la pedósfera) hay más carbono que en los vegetales vivos (la biósfera). Una estimación asigna 1.500 GtC en el suelo y 600 GtC en la biosfera. El intercambio de carbono entre el suelo, la biósfera y la atmósfera es de 60 GtC/año. Hay un incremento neto de 3 GtC/año en el suelo por absorción del exceso emitido por el hombre a la atmósfera (10 GtC/año). /// La caída de la Unión Soviética creó el más grande sumidero moderno de carbono en las tierras agrícolas abandonadas. El abandono de tierras de cultivo ocurrió cuando el sistema de agricultura colectivizada introducida por Stalin se derrumbó. Los agricultores salieron de la tierra y migraron a las ciudades, de forma que se abandonaron 455.000 km^2 de tierras que enterraron 42,6 MtC al año desde 1990. Este sumidero de carbono surgió a costa de enormes dificultades sociales y económicas. /// En un metaestudio se evaluaron 53 trabajos sobre el ciclo de carbono orgánico del suelo. Se trabajó antes y después del pasaje de bosque a agricultura. Se encontró que los bosques capturan 25 % más carbono que la agroforestería (combinación de agricultura y explotación forestal) y que esta almacena 34 % más que la agricultura pura. La conversión desde bosques a agroforestería provocó pérdidas de carbono orgánico en las capas superiores, sin provocar diferencias en las capas más profundas. La conversión del suelo desde agricultura a la agroforestería aumentó las existencias de carbono orgánico en todos los niveles de profundidad.

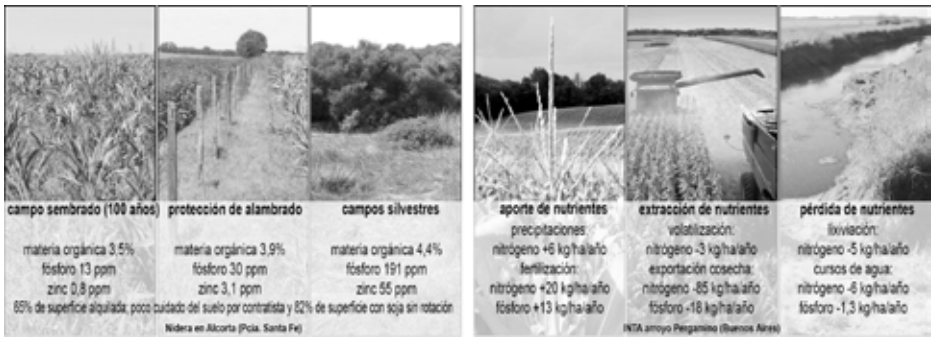
Las raíces secuestran carbono. Las raíces de las plantas tienen veinte veces más probabilidades que las hojas de convertirse en materia orgánica del suelo. La hojarasca (hojas muertas, tallos y raíces) se descomponen

gracias a una biomasa viva de microbios que representa del 1 al 5 % del carbono total del suelo. Son organismos que crecen, viven y mueren a un ritmo rápido. Mediante la actividad anabólica, los microbios sintetizan moléculas complejas lo que contribuye al almacenamiento de carbono. La mayor parte del carbono nuevo en el suelo ingresa por las raíces vivas y queda enterrado cuando mueren las plantas. /// La edad promedio del carbono enterrado aumenta con la profundidad. En las islas y lagos del bosque de Suecia se estudió la acumulación de carbono en el suelo. Pero, contra lo previsto, se pudo observar la acumulación de depósitos de carbono joven en las profundidades. La única forma de que exista una inversión en la acumulación en capas, corresponde a los azúcares enviados por los árboles mediante las raíces. /// El estudio del ADN de los hongos micorrízicos, permitió rastrearlos a mayor profundidad. El estudio indica que entre 50-70 % del carbono en el suelo proviene de las raíces y los hongos. El estudio se hizo en 30 islas en los lagos nórdicos que sufrieron incendios en los últimos 5.000 años. Estos bosques boreales tienen el 16 % de todo el carbono de los suelos del planeta.

Cambios en el ciclo de carbono. Los microbios del suelo húmedo son más sensibles a la humedad y emiten más carbono (respiran más) que los microbios de regiones secas. /// Un estudio calculó que los microbios del suelo añaden entre 44 y 77 GtC/año a la atmósfera mediante la respiración. El aumento de temperatura debería aumentar la respiración, pero los microbios responden de manera diferente a los cambios de humedad, por lo que el resultado final es incierto. /// En un trabajo de campo se formaron recintos para encerrar árboles individuales. Se los llenó de una brisa de CO_2 hasta 700 ppm. Una década más tarde se encontró que los árboles crecieron más rápido, pero el carbono en el suelo se redujo 15 % cerca de la superficie. Los microbios y hongos del suelo se volvieron más activos en un proceso forzado, donde las raíces exudan azúcares que alimentan a los microbios. Pero mientras consumen lo que entregan las raíces, también consumen el carbono acumulado en el suelo. /// Un metaestudio usó datos de siete experimentos con arbustos y suelo afectado por sequías y calentamiento. Se encontró que la pérdida de carbono del suelo resultó ser más sensible a los cambios en la humedad que a la temperatura. En suelos húmedos el carbono se acumula como turba y el posterior secado permite la pérdida de carbono. En suelos secos, la sequía limita la biota, lo que impide la descomposición y pérdida de carbono. /// Otro metaestudio se basó en 439 trabajos sobre la respiración del suelo publicados entre 1989 y 2008. Se consideraron los datos de CO_2, temperatura y precipitaciones. Se encontró que la respiración aumentó 0,1 % al año desde 1989 y que se correlaciona con la temperatura, pero no con la lluvia. Se calculó que la cantidad de CO_2 que fluye en los suelos son 25 GtC por año.

4.1.5. La salud del suelo

La extinción del suelo. Como el consumo de suelo por la agricultura es más rápido que la reposición natural se puede pensar que el suelo es un recurso no-renovable, y a escala humana "se pierde para siempre". Según la ONU, más de un tercio del suelo global está en peligro de extinción y al ritmo actual todo el suelo cultivable desaparece-



415. Los minerales en el suelo. El suelo es un ecosistema que se mantiene gracias a los elementos químicos (nutrientes) y minerales básicos. La actividad agrícola es un proceso de minería extractiva. Las reservas básicas de minerales son menores en los campos agrícolas, comparado con el terreno protegido por el alambrado y los campos silvestres (izquierda). Los campos agrícolas necesitan el aporte periódico de nutrientes debido a la pérdida por extracción y lixiviación (derecha).

ría en 60 años. /// El proyecto *Global Soil Map* tiene como objetivo generar una base de datos en tiempo real de la condición de los suelos. Se trata de pasar de un mapa con resolución de 1.000 m a otro de 100 m. Se requieren encuestas de campo, información de drones, imágenes satelitales; análisis de laboratorio; etc. Se busca tener en tiempo real la salud del suelo: niveles de arcilla, limo y carbono orgánico; acidez; y densidad general. /// Un caso de suelo en extinción ocurre en California. En 1997 se designó como "suelo estatal" al San Joaquín (*durixeralfs abruptas*). Pero este honor no fue acompañado con ninguna protección legal y el problema es que forma una capa superficial dura (compacta y densa) que repele las raíces y el agua. En las zonas agrícolas está "anidando" entre franjas de tierras agrícolas de primera calidad. Los agricultores frustrados recurren al uso de explosivos para eliminarlo. Un método dramático de extinción del suelo.

Las causas de la pérdida. El suelo, que no es basura, se deteriora por causas naturales y humanas. **(1) La erosión.** Un estudio calculó que se pierden 36 Gt de suelo al año debido al cambio de uso del suelo. Se analizó el período 2001-2012 y se encontró un aumento de 2,5% entre extremos, principalmente por la tala de bosques y posterior erosión por agua. Un nivel de erosión moderada-alta afectaba al 10% de la superficie en Sudamérica en 2012. El deterioro es por agua, nieve, viento y gravedad. Son causas que se agravan en los suelos sin cobertura con el suelo expuesto. La falta de protección produce pérdidas de materia orgánica y minerales, así como el calentamiento y reducción de la vida subterránea. Las sequías favorecen las pérdidas por el viento. Las inundaciones y deslizamientos arrastran el suelo al fondo de los valles o sobre los ríos y embalses. /// En un estudio realizado en Costa de Marfil se midió la pérdida natural del suelo. Un bosque en pendiente pierde 0,03 t/ha/año (toneladas de suelo por hectárea al año). Luego de la deforestación, las laderas desnudas pasan a perder 138 t/ha/año y cuando se cultivan bajan a 90 t/

ha/año. Esta pérdida de suelo puede llevarlo a la desaparición. **(2) La compactación** se refiere al aumento de la densidad aparente. Se produce por el tráfico de maquinaria agrícola, la operación en suelos húmedos y el uso de siembra directa (falta de laboreo mediante arado que airea el suelo). El suelo compactado tendrá menos rendimientos porque la falta de porosidad afecta al crecimiento de las raíces. La falta de aireación reduce la absorción de nutrientes y la estructura cerrada impide la infiltración del agua. **(3) La salinización** es el proceso de acumulación de sales. Afecta al rendimiento de cultivos, produce corrosión de metales y la pérdida de calidad del agua. Una causa es el riego con aporte externo de sales y el ascenso de sales desde el subsuelo por exceso de humedad. El exceso de sales puede llevar a la desertificación que también se produce por sobrepastoreo y deforestación. El exceso de pastoreo reduce la masa de raíces, aumenta la escorrentía, y aumenta la temperatura del suelo. Por ejemplo, en Pakistán, el río Indo y su acuífero subterráneo alimenta al 90 % de los cultivos. El problema es que el Indo transporta 22 Mt de sal por año desde las montañas y solo descarga la mitad en el Mar Arábigo. El resto queda en el suelo y son casi 100 gramos/m^2 de sal al año que se acumulan en el terreno irrigado. Esto resultó en un 50 % de suelo en proceso de pérdida grave. Se está produciendo una "cicatriz agrícola" en el planeta. **(4) La contaminación** en niveles bajos puede ser procesada por la biota del suelo. Se puede hacer remediación (descontaminación) reavivando las funciones naturales de la geología, la química y biología. **(5) La acidificación** se produce por lixiviación de materiales por la lluvia o por la recolección mediante cosechas que se llevan elementos base. Los fertilizantes nitrogenados y la lluvia ácida aceleran la acidificación. La región pampeana es neutra, mientras que la Patagonia y Amazonia son suelos ácidos. Los bosques de coníferas son ácidos.

Las estrategias de conservación. La erosión del suelo puede reducirse con las prácticas agrícolas de conservación del suelo que podrían ahorrar 1 Gt de suelo al año. La reducción de pérdida de suelo gracias a la agricultura de conservación llega al 16 % en Sudamérica y Argentina tiene la producción más avanzada mediante agricultura de siembra directa. La proyección de la pérdida acumulada (deuda global) de carbono debido a la agricultura desde su origen es de 133 GtC para los 2 m superiores de suelo. La tasa de pérdida se aceleró en los últimos 200 años. Si el suelo se seca, el viento puede levantarlo y moverlo, siendo un aporte a otra región. El pastoreo y las tierras de cultivo contribuyeron casi por igual a la pérdida de suelo. Los hotspot son las regiones de cultivos industriales y de pastoreo semiárido. Algunas acciones para la conservación del suelo en las actividades agrícolas son las siguientes.

(1a) La agricultura de contorno. Implica la labranza y siembra a lo largo del contorno del terreno, en lugar de arriba-abajo de la pendiente. Los surcos y las hileras de plantas actúan como diques que frenan el flujo de agua e impiden que se formen arroyos. **(1b)** Las terrazas. Son crestas de tierra construidas con un canal de agua a lo largo del lado superior. Se diseñan para interceptar la escorrentía en una pendiente. El agua se canaliza a una velocidad más lenta, a lo largo del canal de vegetación.

(2a) El cultivo en franjas. Se trata de alternar tiras de grano fino (centeno) o cultivos forrajeros (trébol) con cultivos de grano grueso (maíz). Así se controla la erosión reduciendo la velocidad del viento y el agua. Las filas de forrajes y cereales tienden a atrapar los sedimentos. Es más eficaz cuan-

do se coloca a lo largo del contorno de la tierra. Funciona mejor si las tiras se colocan en ángulo recto a la dirección de los vientos dominantes. **(2b)** La barrera verde contra el viento. Se pueden formar cortavientos o cinturones de protección para cultivo o ganado. La protección reduce la velocidad del viento al 50 % en una distancia de cobertura de 15-20 veces la altura de los árboles. También funciona como trampa de nieve en el invierno y mantiene el contenido de humedad. Es también un refugio de la vida silvestre.

(3a) Franjas de protección o corredores biológicos. Es un área de terreno adyacente a un curso de agua cubiertas de vegetación natural. Mantiene el suelo en su lugar, evita el lavado por escorrentía, purifica el agua por sedimentación. Es un refugio para la vida silvestre. Las zonas con tampones de árboles ralentizan la escorrentía. Entre la zona de árboles y las tierras de cultivo se puede dejar una zona de amortiguamiento. Se cortan las raíces para evitar la expansión de los árboles a la zona de cultivo. Un problema es que la sombra de los árboles altos evita que la luz del sol llegue a los cultivos. **(3b)** Vías de césped. Son canales con vegetación permanente para transportar la escorrentía superficial sin causar erosión. La hierba desacelera el flujo de agua y protege el suelo de la erosión, sin alterar el curso natural del agua.

(4a) Estabilizadores de riberas. Se usan para contener las olas, la corriente o la nieve. Se pueden hacer mediante diques naturales (rocas sueltas en un despeñadero), gaviones (jaulas de alambre rellenas de rocas) o reforestación (trampa de sedimentos con plantas y arbustos). **(4b)** Control de sedimentos. Se puede hacer mediante una malla protectora (tela de filtro) y la barrera de piedra triturada que se coloca sobre una corriente. La piedra impide el movimiento de las partículas grandes y desacelera la velocidad. Se pueden usar también estanques de sedimentación para la deposición de sólidos en agua.

(5a) La siembra directa con mínima o ninguna labranza mediante arado demostró ser una buena herramienta para conservar el suelo. Pero también se la acusa de compactar el terreno. **(5b)** El uso de agricultura de precisión permite reponer los fertilizantes en forma puntual a cada palmo de suelo. Esto garantiza que no se usen compuestos añadidos en exceso y se mantenga la base biológica original. **(5c)** La rotación de cultivos. Consiste en rotar cultivos complementarios. Algunas ventajas son: reduce el riesgo de que se establezcan plagas y enfermedades, reduce el uso de plaguicidas. Los cultivos forrajeros (leguminosas como el trébol o alfalfa) se usan como abono verde para reconstruir suelo, las legumbres fijan el nitrógeno, las raíces profundas crean túneles para el aire y el agua, protegen la superficie contra la erosión hídrica y eólica. **(5d)** La plantación de cultivos de cobertura (que no se cosechan). Se usan para absorber el impacto de la lluvia, reducir la velocidad de la escorrentía, mantener el suelo en su lugar y fomentar una mayor infiltración. Permite reducir la temperatura, impedir la proliferación de malezas y mantener activo el ecosistema del suelo. Se plantan en áreas de erosión, como pendientes, bancos de arroyos y ríos, alrededor de los pozos para proteger los suministros de aguas subterráneas contra la contaminación. Si un cultivo de cobertura se aplasta demasiado tarde, el cultivo podría producir semillas. El resultado es un cultivo de malas hierbas que competirá con los cultivos comerciales de la próxima temporada. Y si se aplana pronto, puede volver a crecer. Otro aspecto para considerar es que el cultivo de cobertura crea una superficie más oscura y absorbe más calor.

4.2. El ecosistema del suelo

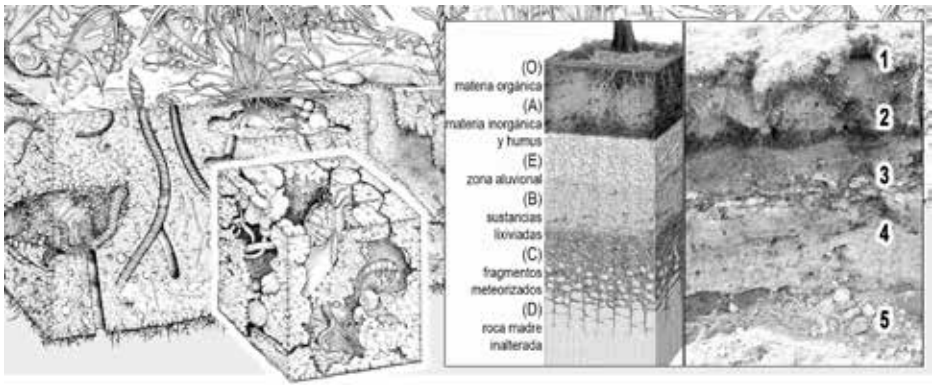
4.2.1. La biodiversidad de un ecosistema

Un ecosistema. El suelo debe pensarse como una reserva natural (no como un recurso a ser explotado) y renovable (se puede crear y regenerar suelo muy lentamente), pero escaso y en disminución (se extrae y se pierde, como en la minería). El suelo es valioso por la vida que contiene (sin vida carece de valor) y evoluciona como un ser vivo (las especies cambian, los procesos perduran). El suelo gana o pierde fertilidad como respuesta a la forma de manejo. Los cambios hacen que no se puedan encontrar las mismas condiciones que años pasados. Un objetivo es disponer en tiempo real un indicador de la salud del suelo que incluya sólidos (arcilla, limo, carbono), gases, líquidos (acidez y densidad total) y composición de la vida.

Las funciones (i). Los servicios que proporciona el suelo son: (1) produce biomasa ya sea como alimentos (agricultura), madera (forestación) y ambientes naturales; (2) es un banco de almacenamiento de carbono orgánico, lo que ayuda a contener el cambio climático; (3) evita inundaciones al filtrar, almacenar y dosificar el agua de lluvia; (4) descontamina, filtrando materiales peligrosos; (5) soporta el hábitat biológico microbiano (bacterias, virus, hongos, etc.) donde se descompone la materia orgánica; se calculó que un gramo de suelo puede contener más de 100 km de filamentos de hongos (hifas); (6) contiene una reserva genética aún no evaluada y estudiada mediante el metagenoma; (7) proporciona anclaje para las raíces de las plantas, aunque las plantas pueden vivir sin suelo (hidropónica); (8) produce nutrientes y los conserva; (9) es un patrimonio cultural y científico ya que mantiene un registro de las condiciones ambientales del pasado; (10) es una fuente de materia prima abiótica como la arena y greda; (11) es la plataforma de estructuras artificiales (edificios, carreteras).

Las funciones (ii). Los habitantes del suelo consumen el mundo "marrón tierra". Los herbívoros digieren en sus entrañas, pero los microbios descomponedores dependen de enzimas para una digestión parcial fuera de sus cuerpos. Es una estrategia lenta que ayuda a la acumulación de carbono en el "marrón tierra" que se considera duradero frente al efímero "verde vegetal". Los microbios y raíces del suelo tienen varias funciones: desintoxicación de contaminantes, mineralización con nutrientes, simbiosis con raíces, descomposición de plantas, liberación de gases, fijación de nitrógeno, etc. /// Un estudio recolectó muestras de suelo en los bosques con comunidades de plantas muy estables. Se estudiaron los microbios mediante ADN y se relacionaron con diferentes grupos de factores ambientales. Se encontró que la biota es afectada en el siguiente orden: (1) propiedades relacionadas del suelo (acidez, carbono estable, fácilmente accesible, nitrógeno y fósforo); (2) relacionados con el clima (temperatura y precipitación medias); y (3) factores relacionados de las comunidades vegetales (la cantidad y composición de los residuos vegetales).

Un microclima. Preservar el suelo incluye favorecer el microclima gestionando la escorrentía superficial, evitando el suelo desnudo y las pendientes, impidiendo la compactación y saturación de agua que elimina



421. El ecosistema del suelo tiene un microclima encerrado en los poros (izquierda). Se forma por el ciclo de humedad-sequía, el ciclo de congelación-derretimiento, la actividad de las lombrices e insectos (hormigas), cuevas de mamíferos cavadores, actividad de los hongos y bacterias y la penetración de las raíces. En el suelo se pueden distinguir capas (horizontes) de diferentes materiales y con características fisicoquímicas diferentes (derecha).

la atmósfera de los poros. En la agricultura la estructura de los poros depende del tratamiento. Por ejemplo, los cultivos de cobertura generan suelos más complejos y variados en sus estructuras de poros. La conductividad hidráulica es una propiedad del suelo que indica la rapidez de transporte del agua en los macroporos sin llegar a la saturación. La atmósfera tiene 400 ppm de CO_2, pero en el suelo puede ser 10 o 100 veces mayor. Los huecos del suelo están saturados de vapor de agua y CO_2 y la porosidad es necesaria para la difusión de los gases. La textura y estructura del suelo afectan a la porosidad. Los suelos compactados cortan el flujo de gases y la deficiencia de oxígeno activa la vida anaeróbica. Además, cada planta necesita una cierta temperatura del suelo para prosperar. Si la temperatura cambia muy rápido las semillas no germinarán o sus raíces morirán. Por ejemplo, cuando se compacta el suelo, su temperatura puede cambiar más rápido (aumenta la conductividad térmica). La humedad también afecta la temperatura del suelo; mayor humedad implica que se calientan más lento.

El metagenoma. El suelo es un ecosistema, tiene un microclima y un metagenoma, visto como la suma del genoma celular y el análisis geoquímico. Las comunidades microbianas cambian en composición y función metabólica con la profundidad. Se estimó que un gramo de suelo vegetal puede contener 1.000 millones de células (microbios, virus, hongos) de 1 millón de especies. Así que, dada la imposibilidad de conocer cada una de las especies en el suelo, se espera agruparlas de acuerdo con lo que comen y excretan (gases y desechos). /// Un estudio analizó los genomas de 505 microbios de 104 linajes diferentes, de los cuales muchos son simbióticos porque la escasez de recursos los obliga a depender unos de otros. Los organismos que generan energía química (oxidación de hidrógeno o hierro) y acumulan carbono, se consideran "productores primarios". Se encontraron tres mecanismos

de fijación de carbono y se identificaron cientos de organismos simbióticos. Algunos microbios eliminan metano (metanógenos) y otros lo consumen (metanótrofos). Se trata de un agrupamiento por funcionalidades. /// En otro estudio se secuenció el "ADN del suelo" para analizar los patrones ecológicos y las comunidades microbianas. Se examinaron unos 1.900 tipos de suelo, que contienen 8.000 grupos bacterianos. Se encontró que algunos grupos de bacterias siempre aparecen en el suelo, sin importar el lugar del planeta. Pero otras bacterias son locales y dan identidad a ese suelo. /// Otro trabajo produjo una lista reducida de microbios que manejan el ciclo de nutrientes, la fertilidad del suelo y otras funciones ecológicas importantes. Se recolectaron muestras de 237 suelos en todo el planeta (desiertos, pastizales, humedales). La secuenciación del ADN identificó las bacterias y determinó qué especies están presentes en diferentes tipos de suelo. Se concluyó que solo el 2 % de todos los taxones bacterianos (500 especies) representan casi el 50 % de las comunidades bacterianas del suelo. /// Un estudio analizó el ADN de muestras de suelo en parcelas agrícolas. Se evaluaron las diferencias entre las comunidades bacterianas cuando se tenía labranza tradicional y siembra directa. Se encontró que las comunidades eran dinámicas de un año a otro y de una ubicación a otra. Se encontraron pocos cambios de grupos comunitarios explicables por la labranza. La diferencia estaba en el lugar de la muestra, en el suelo que rodea la planta o en la superficie de la raíz. Las comunidades de hongos están más influenciadas por los cambios de labranza, ya que son responsables de degradar los residuos del cultivo que quedan en la superficie.

La adaptabilidad. El suelo amortigua los cambios ambientales y la comunidad de la rizósfera es la base de la resiliencia. /// Un estudio de trasplante de suelo entre distintas alturas en la ladera de una montaña encontró que luego de 20 años la comunidad microbiana no se había adaptado a las nuevas condiciones de temperatura y humedad. Si la capacidad de adaptación es baja, queda en duda cómo reaccionará al cambio climático. /// En otro estudio con Tabaco Coyote (*Nicotiana attenuata*) se trabajó quince años con plantaciones silvestres. Hacia la mitad del período se notaron los primeros casos esporádicos de una enfermedad que marchitaba la planta. Fue el resultado de un dilema agrícola típico. Aunque la planta es silvestre, el cultivo sistemático en el mismo campo produjo una acumulación de patógenos. El tabaco silvestre desde semillas en el desierto necesita para germinar que el suelo se haya quemado por los incendios iniciados por los rayos. Por esta razón, las poblaciones crecen en diferentes áreas cada año. Las plántulas usan el etileno para reclutar ciertas bacterias del suelo; es decir, moldea activamente el microbioma asociado a la raíz. Además, en el estudio se usó un medio estéril para la germinación antes de trasplantarlas al campo. Esto evitó que las plantas reclutaran bacterias simbióticas desde el principio, como hubieran hecho germinando en la naturaleza.

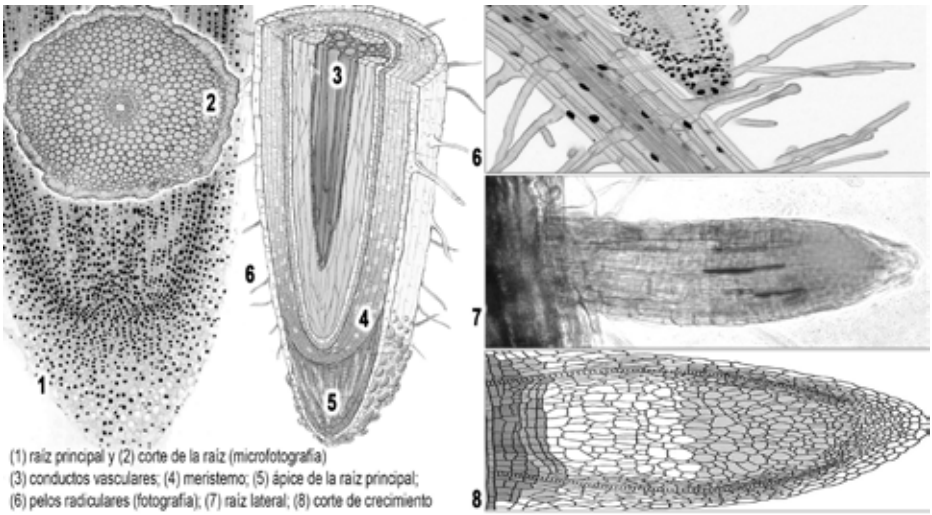
Las lombrices. Las lombrices, esos actores buscados en el suelo, también tienen sus luchas internas entre nativas y exóticas. En Sudamérica algunas lombrices amazónicas luchan contra un invasor (*Pontoscolex corethrurus*) que proviene de más al sur. En otros lugares las lombrices no estaban y el suelo recibe lombrices exóticas. /// Un caso de interés es una especie (*Lumbricus terrestres*) originaria de Europa que hoy está en todo el planeta. En su tierra natal cuida la capa superior del terreno, llevando hojas enteras dentro de su madriguera para comer y des-

cartando los tallos en la entrada de su madriguera como huesos limpios. Los favoritos son las hojas de tilo, arces y roble, de las cuales extraen nutrientes. Sus madrigueras airean el suelo y crean canales útiles para cultivar raíces, infiltración de agua e intercambio de gases. Las cuevas son puntos de acceso para las bacterias que fijan el nitrógeno. En el norte de América esta lombriz está impidiendo que se establezca una nueva capa de hojarasca. Allí, el suelo es aireado por insectos del suelo (escarabajos, ciempiés, salamandras) y ahora las lombrices están desplazando este sistema de aireación. Como resultado, el suelo se vuelve más denso y las plantas tienen dificultades para echar raíces. Las lombrices de tierra no estimulan el secuestro de carbono en el suelo y aumentan las emisiones de gases de efecto invernadero. La presencia de lombrices aumenta las emisiones de óxido nitroso del suelo en 42 % y las de CO_2 en 33 %. Pero no hay indicios de que las lombrices afecten las reservas de carbono.

El ecosistema del suelo agrícola. /// Un estudio en la zona de Luján (Argentina) analizó tres tipos de suelos. Uno fue el suelo de campos intensivos con cuarenta años de agricultura; otro en campos intermedios con uso en ganadería y agricultura rotativa y otro de pastizales "naturalizados". Dado que el suelo agropecuario cambia su estructura física, la primera impresión es que el trabajo llevaría a una menor actividad biológica. Es decir, el suelo de la agricultura tendría menor vida que el suelo de pastizales. Lo que se encontró es que la actividad bacteriana es más alta en los campos de uso intensivo que en los naturalizados. El uso de la tierra afecta a algunos grupos biológicos y permiten que otros se instalen, cambiando la estructura de la comunidad. Las tierras agrícolas tenían buenos niveles de diversidad (p.e.: lombrices exóticas que se adaptaron al "disturbio"). La microbiología de altos niveles de actividad son las que procesan la materia orgánica más rápido. En otro estudio se encontró que el nivel de nutrientes seguía una curva inversa, ya que la agricultura es un proceso extractivo de minerales del suelo y lo empobrece. Vida y nutrientes no siguen la misma tendencia en esos campos estudiados.

4.2.2. Las raíces en el centro de la rizósfera

Las células de la raíz. Un fósil de células madre de 320 Ma muestra las raíces de una planta (*Radix carbonica*) en un bosque pantanoso. Es la primera evidencia de una raíz fosilizada en crecimiento activo y es diferente a las actuales. Tienen un patrón único de división celular ya extinto. Las células madre (totipotenciales) de las plantas actuales se localizan en las puntas de los brotes, rodeadas de células hijas que se dividen para producir los tejidos de la raíz. Las células hijas crecen en longitud y se diferencian por funciones hasta que dejan de crecer (forman la zona de transición). Las células madre permanecen activas durante toda la vida y pueden desarrollar nuevos órganos cuando se pierden. En la periferia de la punta, la fitohormona auxina hace que las células abandonen el grupo de células madre, se diferencien y formen órganos como hojas y brotes. La fitohormona citoquinina estimula a las células madre a dividirse y proliferar, mantiene el número de células y, por lo tanto, el potencial de crecimiento de la planta. ¿Dónde termina una raíz? La superficie de la raíz no define el exterior de la planta. Los hongos son una prolongación de la raíz.



422. Las raíces. A la izquierda la punta de la raíz principal y un corte transversal. A la derecha el crecimiento de la raíz lateral y los pelos radiculares que extienden la superficie de la raíz y tienen carácter exploratorio.

La punta de la raíz. Los estudios revelan que la evolución de la raíz y la hoja han seguido diferentes caminos. Las células de la raíz se desarrollan y detienen el crecimiento en algún momento. La causa podría ser el transcurso de un tiempo o la posición, pero se encontró que reconocen que tienen el tamaño apropiado para el bioma en que se encuentran. /// Un estudio entregó evidencia de que las células detectan que alcanzaron el tamaño adecuado y dejan de crecer. Se analizaron las raíces de 369 especies de plantas de siete biomas (desierto, pastizal, mediterráneo, boreal, templado, subtropical y tropical). Se encontró que las plantas de biomas tropicales y subtropicales tenían el mayor rango de diámetros en las puntas de las raíces. Las raíces más gruesas son parte de una estrategia "conservadora" (como las plantas más antiguas) basada en los hongos del suelo, ya que son suelos "predecibles y confiables". Los biomas impredecibles (inviernos fríos y precipitaciones poco frecuentes) muestran raíces finas. Son de desiertos y pastizales y dependen menos de los hongos.

La exploración del suelo. /// Mientras crecen, los pelos de la raíz exploran el suelo y, ante un obstáculo, cambiarán de dirección. Un estudio encontró que una proteína (RHD2) en la punta de los pelos radiculares produce radicales libres, los que estimula la absorción de calcio del suelo y a su vez genera más proteínas. Cuando un obstáculo bloquea el camino, el ciclo se interrumpe. El crecimiento comienza en otra ubicación y dirección. Este sistema flexible de exploración del entorno permite colonizar ambientes inhóspitos. El crecimiento se asemeja a la estrategia de búsqueda de las bacterias con flagelos ("correr y revolverse"). /// Otro estudio analizó secciones delgadas de raíces (2 mm de grosor) para identificar los anillos en el Abeto Rojo (*Picea abies*), Pino (*Pinus*

sylvestris), Haya (*Fagus sylvatica*) y Abedul Enano (*Betula nana*). Se determinó la edad de las raíces por los anillos y mediante datación por radiocarbono C-14 para el año de la fotosíntesis, (este método mide el carbono que pasa de la atmósfera a la madera). Se concluyó que los árboles usan carbono viejo para el crecimiento de sus raíces jóvenes. Es decir, el carbono absorbido mediante fotosíntesis no se usa de inmediato para el crecimiento de la raíz. Pasa por un período de almacenamiento en los troncos.

El crecimiento de la raíz principal. La raíz tiene dos zonas de crecimiento: la punta y las ramificaciones laterales. En la punta se crean nuevas células en el tejido (meristemo) que separa la superficie y el interior. Pero las raíces laterales se producen desde un subconjunto de células de la capa interna. La endodermis tiene raíces de ramificación que crecen horizontalmente fuera de la raíz principal y son importantes para la absorción de agua y nutrientes. Las raíces de ramificación entran en una fase de crecimiento latente a medida que se introducen en suelo salino. Las plantas detienen el crecimiento de las raíces durante una sequía, lo que permite retardar la extracción de agua y acumular reservas (austeridad económica). Cuando vuelve la humedad el crecimiento de la raíz se reactiva, lo que permite a los pastos beneficiarse de un rápido rebrote. /// Las raíces son una parte misteriosa de la planta porque crece oculta en el suelo. Un estudio usó genes de las proteínas luciferasa que emitían en longitud de onda diferentes. Se rastreó la arquitectura del sistema radicular y la expresión génica. Las raíces buscan el camino y deben elegir la dirección y cuándo ramificar. Esto está influenciado por la humedad y los nutrientes. Una sequía simulada llevó a producir raíces profundas en la columna del suelo.

El crecimiento del extremo. El crecimiento lateral se induce en partes del suelo ricas en nitratos que sirve de señalización para regular el crecimiento y metabolismo. El crecimiento se regula por la interacción entre dos fitohormonas antagónicas, la auxina y la citoquinina. Son sinérgicas porque evitan el desarrollo descontrolado. La auxina está presente en el extremo de la raíz para mantener ciertas células como células madre de las cuales se genera el crecimiento. En forma similar, todas las partes aéreas de una planta (hojas, brotes, tallos y semillas) surgen de un pequeño tejido en la punta del brote, que contiene células madre.

Las fitohormonas. Las hormonas tienen diferencias en animales y vegetales. En los animales, las hormonas son un mensajero químico intermediario en las comunicaciones entre células. Se sintetizan en una parte del organismo y son transferidas a otra parte del cuerpo mediante el torrente sanguíneo. Las plantas carecen de órganos o tejidos específicos productores de fitohormonas. Se sintetizan en cualquier tipo de célula y ejercen su acción en el entorno o a distancia, transportadas en los conductos vasculares. Un rasgo distintivo es que pueden trabajar en concentraciones muy bajas. Las plantas tienen cuatro procesos que involucran a las hormonas: la producción (biosíntesis), el transporte (por los tejidos vasculares), la eliminación mediante degradación (catabolismo) y la modificación del estado para activarlas o desactivarlas (conjugación). Una fitohormona se une a un receptor celular, estimula una respuesta celular y se activan los genes específicos. Una misma fitohormona genera efectos diferentes (hasta contrarios) dependiendo del tejido en donde efectúa su acción.

La fitohormona auxina. Las fitohormonas más relevantes son: la auxina, la giberelina,

la citoquinina, el etileno y el ácido abscísico (ABA). La auxina afecta a la división, crecimiento y diferenciación celular (raíces, tallos, hojas, xilema y floema, flores y frutos). Es responsable de los tropismos. Cada célula de una planta puede producir y detectar auxinas, una fitohormona multifuncional. Se encontró que ayuda a los girasoles a seguir la luz solar (fototropismo), hace crecer las raíces hacia abajo (gravitropismo), madura a las frutas, produce brotes laterales y raíces. Pero en altas concentraciones, la auxina puede actuar como un herbicida que destruye las plantas. /// Un estudio analizó la genética de 1.000 especies de plantas (algas, musgos y helechos). Se determinó que los componentes de la maquinaria de la auxina datan de genes antiguos que se unieron hace 500 Ma. Ya estaba completo cuando las plantas salieron a tierra. Hay tres familias de proteínas que median en las funciones de la auxina, y una ya estaba presente en las algas verdes hace 1.000 Ma. Es probable que tuviera una función diferente que luego se adaptó. /// Un vieja hipótesis decía que la auxina se producía en las hojas jóvenes y puntas de brotes y se transportaba a los tallos y raíces para promover el desarrollo. Pero los estudios recientes muestran que la auxina tiene una producción local en la raíz. Las plantas pueden optar por fabricar auxinas en el lugar donde se necesita o traerlo desde donde se hace fotosíntesis. La auxina local es necesaria para mantener vivas las células madre. Si no hay auxina propia de la raíz, las células se degeneran. Las raíces expuestas a la auxina dejan de extenderse y en su lugar crecen hacia los lados al activar las células madre que salen de la raíz principal.

4.2.3. La química del suelo en la rizósfera

Los exudados. Las raíces secretan sustancias químicas en el suelo. Algunos químicos liberan nutrientes que están unidos a las partículas del suelo; otros son una fuente de alimento para los microbios (soportando la simbiosis). Algunos mantienen la cohesión del suelo a nivel microscópico (los hongos lo hacen a nivel macro); mientras otros cambian la rapidez con que la rizósfera se humedece con la lluvia y se seca con la evaporación. Mientras la simbiosis raíz-hongos tiene efectos a largo plazo, los exudados (rizodeposición) lo tienen a corto plazo, porque son consumidos y transformados por los microbios. Las reacciones químicas entre los exudados y las partículas del suelo varían con el tipo de suelo (arenoso o arcilloso). Se los comparó con los jugos gástricos.

Los ácidos húmicos. Se llaman sustancias o ácidos húmicos a los compuestos orgánicos formados por la descomposición incompleta de la biomasa. Las bacterias del suelo usan el oxígeno para la respiración y cuando se acaba, usan los compuestos húmicos para este proceso. Cuando agotan estos compuestos, las bacterias pasan al CO_2, por lo que liberan metano. Por ejemplo, los humedales anóxicos producen entre 15 % y 40 % del flujo global de metano en la atmósfera. En una turbera el sistema se reinicia en forma periódica por el ciclo de inundación y secado. /// Un estudio recolectó y analizó 659 muestras de suelos de producción orgánica y 728 muestras de suelo de agricultura convencional. Se encontró que los suelos orgánicos tienen un 44 % más de ácidos húmicos. Los ácidos húmicos se combinan en el suelo y se unen a las toxinas. Vuelven al suelo más fértil (actúan como fertilizantes naturales), ayudan a la retención del agua

y la absorción de nutrientes por parte de las raíces. También, reaccionan con el carbono y lo almacenan a largo plazo. /// Las raíces pueden manipular el medio donde se encuentran. Un estudio trabajó con plantas de porotos para verificar cómo capturan el fósforo. Se las mantuvo en un gel de agar pobre en fósforo y entonces las raíces acidificaron el entorno. Esto provocó un aumento de malato y citrato, y el pH disminuyó en dos unidades en seis horas. Se produjo entonces un aumento en la absorción de fósforo y las plantas lograron recomponer el sistema de provisión de este elemento. Es el concepto de Gaia en la rizósfera.

La memoria química del suelo. Los insectos que comen raíces y hojas inducen a las plantas a producir químicos que tienen efectos a corto y largo plazo. Algunos quedan como legado en el suelo (memoria química) que puede ser captado por las próximas generaciones de plantas o insectos. /// En un estudio se cepillaron las hojas de plantas de maíz simulando la presencia de una planta cercana. Las plantas respondieron cultivando más hojas y menos raíces, preparándose para la competencia aérea. Esto muestra la sensibilidad. Luego se recuperaron los productos químicos secretados en las raíces y se germinaron semillas de maíz en una solución con las secreciones recuperadas. Se encontró que las semillas detectaron la diferencia entre las secreciones de plantas que habían sido tocadas y las no alteradas. La raíz primaria de las plántulas creció hacia soluciones de plantas intactas, lo que sugiere que podían diferenciar entre las dos soluciones. Esto muestra que en el suelo hay una memoria disponible para ser interpretada.

La química del estrés. Los animales acumulan hormonas relacionadas con el estrés, lo cual aumenta las tasas metabólicas cuando los depredadores están cerca. Esto les absorbe energía y tienden a comer más alimentos ricos en carbohidratos (carbono). Gastan menos energía en crecer o reproducirse, por lo que comen menos alimentos ricos en proteínas (nitrógeno). La química del estrés en los animales afecta a las plantas. /// Un estudio midió en los saltamontes la proporción entre carbono y nitrógeno y encontró que era 4 % mayor en los individuos que se criaron bajo estrés. Luego se los enterró y se esperó por 40 días. Se agregaron plantas muertas al suelo y se midió la "tasa de mineralización" que refleja la rapidez con que las plantas se descomponen. Luego de cuatro meses se encontró que las plantas se descomponían tres veces más rápido en los suelos sembrados con saltamontes sin estrés. Esta pequeña diferencia en el nitrógeno fue suficiente para cambiar la tasa de descomposición debido a la capacidad de convocar a microbios descomponedores. Una prueba adicional fue crear "saltamontes artificiales" como paquetes de quitina, azúcar y proteínas y variar la composición de carbono y nitrógeno. Los resultados fueron idénticos. Se concluyó que la mera presencia de predadores que alteran a los saltamontes puede tener efectos colaterales en el suelo y en las plantas. El "efecto mariposa" a escala de rizósfera.

4.2.4. La megafauna: el impacto en el suelo y las plantas

Impacto en las plantas. Existen tres posibles estados de destino para los ecosistemas: (1) un "mundo verde" donde domina la cubierta de árboles con una restricción de

recursos (agua o nutrientes), (2) un "mundo negro" controlado por la dinámica del fuego y (3) un "mundo marrón" controlado por los herbívoros y con el color del suelo. La densidad y distribución de la megafauna determina las transiciones entre estos estados posibles. En los ecosistemas húmedos, la pérdida de la fauna navegadora y del pastoreo puede conducir a bosques cerrados en una transición del mundo marrón al verde. /// Un metaestudio analizó 123 experimentos sobre comunidades de plantas con y sin animales. Se encontró que los herbívoros reducen la abundancia de plantas, la biomasa, la supervivencia y capacidad de reproducción. El mayor impacto es en los pastizales, porque los pastos son más fáciles de digerir y tienen menos defensas físicas (espinas). Sin embargo, no hay problemas de supervivencia porque los pastos están bien adaptados para perder hojas y regenerarse. Los campos en la zona mesopotámica de Argentina son un ejemplo donde la presencia o ausencia de ganado de pastoreo produce distintos tipos de vegetación. La riqueza de las plantas no es afectada por los herbívoros, pero si la uniformidad. /// Un estudio comparado de comunidades de plantas en campos, con y sin acceso de animales, permitió observar los cambios ecológicos de las plantas. Cuando la megafauna nativa pastorea en los bosques prefieren comer plantas nativas sobre ciertas plantas invasoras. Esto disminuye la diversidad y abundancia de las plantas nativas, al tiempo que aumentan la proporción de comunidades exóticas. De esta manera, las plantas invasoras dejarán menos oportunidades para los animales nativos.

Megafauna en el subártico. El mamut en la región subártica impactó en toda la vegetación. Los árboles se mantuvieron pequeños y otras plantas tenían suficiente espacio y nutrientes para su crecimiento. La diversidad de la flora tuvo un efecto positivo en la diversidad de la fauna. Después de la extinción de los herbívoros gigantes, las estepas se convirtieron en bosques de coníferas boreales. Esto condujo a una reducción del albedo. La capa blanca de nieve en invierno y el paisaje amarillo de pastos secos en verano, cambió por el color verde oscuro todo el año. Esto refleja menos radiación solar, lo que lleva a un calentamiento del clima. Los suelos de la estepa habitada por mamuts estaban más secos y emitían menos metano teniendo un efecto en el clima global. En la pampa argentina, la megafauna carnívora y herbívora se extinguió en el período 12.500-7.000 años atrás. Las causas se atribuyen a un cambio de clima y el arribo del hombre. Sin embargo, no hubo una expansión de la cobertura de árboles como en el Ártico debido a las limitaciones de lluvia y pobreza del suelo.

Megafauna en la sabana africana. La megafauna herbívora puede ser residente (sedentaria) o navegadora (migradora o itinerante). La navegadora se mueve entre áreas, dispersan las semillas y destruyen los árboles pequeños. En las sabanas africanas se benefician las especies de plantas que tienen defensas físicas y químicas (p.e., acacias espinosas). Por las agujas del abeto blanco en los bosques boreales, los alces y ciervos evitan acercarse. Las adaptaciones usadas para resistir el fuego (hojas duras esclerófilas y corteza gruesa) sirven también para disuadir a los grandes herbívoros. La presencia de la megafauna modifica el ecosistema por consumo, pisoteo y reducción de la productividad de las plantas. Pueden alterar el equilibrio entre vegetación herbácea y leñosa. /// En África se estimó que reducen la cobertura de especies leñosas entre 15-95 % en distintos ambientes. En especial en el P.N. Kruger (Sudáfrica) se estimó que cada elefante arranca hasta 1.500 árboles

por año. Este pastoreo tiene efectos negativos por pisoteo y extracción y positivos por la inserción de nutrientes mejorados, una menor competencia con la vegetación herbácea, densidades reducidas de roedores y menor frecuencia de incendios (el fuego es un "herbívoro" abiótico).

El movimiento de nutrientes. Los nutrientes en las hojas y tallos se liberan por digestión en las entrañas de la megafauna que actúan como cubas cálidas y húmedas en ecosistemas que son secos y fríos. Esto acelera el lento ciclo de los nutrientes. Se combinan tres aspectos: altas tasas de consumo, largos tiempos de residencia en el sistema digestivo y largos rangos de movimiento diurno. Con esto, la megafauna es un transportador lateral de nutrientes mediante las heces y orina. Puede ocurrir un flujo nulo de masa por las idas y vueltas. En los océanos, hay una transferencia vertical que ocurre gracias a las ballenas que consumen nutrientes en el océano profundo y los transfieren a la superficie. Esta bomba de nutrientes se conecta con el movimiento horizontal de los peces migratorios entre agua salada y dulce (salmón) en los ríos y las aves marinas entre el océano y las costas. Es una bomba de nutrientes (biótica global) que trabaja contra el flujo natural (entrópico o abiótico). /// Un estudio estimó la reducción del transporte de nutrientes (fósforo) debido a la disminución de la megafauna global. El transporte vertical en el océano se redujo en un 77 %; la bomba desde el mar a la tierra, en un 94 %, y la difusión terrestre un 92 %. /// En otro estudio para Argentina, se encontró que el ciclo del fósforo se inicia en las rocas andinas que viaja hacia las llanuras de inundación y luego hacia el océano. Se estimó que la megafauna extendía 50 veces más nutrientes que en la actualidad. La causa es el alambrado. La desaparición de esta megafauna libre tendría un efecto grave sobre el paisaje. Hoy, los humanos dominan el movimiento de los nutrientes, pero en tanto la megafauna los dispersaba, los humanos los concentran. Los fertilizantes se extienden en parcelas agrícolas productivas y se mantiene el ganado vacuno encerrado en lugar de dejarlo vagar. Por ejemplo, el P.N. Kruger está dividido en una zona de basalto rico en nutrientes y otra de granito pobre en nutrientes. Los elefantes y rinocerontes hacen la transferencia de nutrientes lo que ayuda al crecimiento de las plantas en la zona de granito.

4.3. Conducta: raíces y bacterias

4.3.1. Sobre la fijación del nitrógeno

El nitrógeno en el suelo. El nitrógeno N es el elemento más abundante en la atmósfera. En la forma de nitrógeno molecular N_2 ocupa el 78,1 %, pero en los seres vivos, solo el 3 %. Las plantas y animales no pueden obtener nitrógeno de la atmósfera porque la molécula N_2 es muy estable (no es reactiva y no se la puede dividir con facilidad). Las plantas obtienen nitrógeno desde el suelo y los animales desde el alimento. Las plantas pueden absorber nitrato (NO_3) de la descomposición de materia orgánica por hongos y

bacterias o mediante la simbiosis con bacterias en las raíces. El nitrógeno es el principal nutriente que necesitan las plantas, pero es solo uno de más de veinte. La provisión de nutrientes desde la geología es muy irregular. Por ejemplo, mientras las grandes planicies de África carecen de lecho rocoso, rico en nitrógeno, las montañas de Himalaya y los Andes son buenas fuentes de meteorización del nitrógeno.

El origen de la fijación de nitrógeno. La genética para la fijación biológica del nitrógeno debió originarse en una atmósfera sin oxígeno (3.000 Ma). Es un proceso exclusivo de las células procariotas (células sin núcleo anteriores a los eucariotas). Solo ocurre en un grupo de arquea (*Euryarchaeota*) y en seis grupos de bacterias (diazotróficas). Ninguna eucariota (hongos, plantas y animales) puede hacer este trabajo, aunque los hongos pueden descomponer el nitrógeno fijado en los seres ya muertos. /// Un estudio de 52 rocas de entre 3.200 y 2.750 Ma encontró evidencia química de que la vida estaba extrayendo nitrógeno del aire en aquel momento. Una forma de saberlo es midiendo la relación entre isótopos de nitrógeno. Este valor es diferente si se trata de una reacción biótica mediante enzimas fijadoras de nitrógeno o una reacción geoquímica abiótica. La fijación de nitrógeno debe vencer el triple enlace entre los dos átomos de nitrógeno N_2 y eso se logró con el complejo enzimático Nitrogenasa. Como esta enzima se inactiva en presencia de oxígeno, el proceso debió originarse en ausencia de oxígeno, antes de la fotosíntesis bacteriana. La nitrogenasa pudo participar en su origen en la respiración reduciendo sulfatos en forma anaeróbica. Las rocas parecen indicar que la enzima usada era a base de molibdeno, el más común de los tres tipos de enzimas fijadoras de nitrógeno que existen. El molibdeno pudo obtenerse de las rocas mediante organismos unicelulares que exhalaban poco oxígeno y liberaban molibdeno de las rocas en el agua. Así que, mientras las células eucariotas lograron incorporar a las bacterias que hacen fotosíntesis (los cloroplastos en las células vegetales), no lograron incorporar la función de fijación de nitrógeno.

El ciclo del nitrógeno. El ciclo de nitrógeno se puede iniciar con las bacterias (*Rhizobium*) que fija el gas nitrógeno (N_2) atmosférico en nitrato (NO_3). El nitrato deberá ser absorbido por las raíces, pero puede filtrarse porque es lixiviado por el agua. Entonces, el proceso es más efectivo cuando las bacterias se convierten en simbiontes internos de las raíces. Pero hay bacterias (*Paracoccus denitrificans*) que hacen un proceso opuesto y producen la desnitrificación del nitrato en gas nitrógeno (N_2) o en óxido nitroso (N_2O). Esto ocurre cuando hay una pobre aireación (poco oxígeno libre), obligando a las bacterias a usar el oxígeno del nitrato para su proceso respiratorio. Esta pérdida es mayor en los suelos tibios y ácidos. Un problema del óxido nitroso es que ocupa el 10 % de los gases de efecto invernadero, pero tiene 300 veces más potencial de calentamiento que el CO_2 y dura en la atmósfera unos 120 años. También destruye la capa de ozono con el mismo potencial que el CFC (clorofluorocarbono).

El origen de la simbiosis. Las bacterias fijadoras convivieron en la rizósfera desde las primeras plantas (450 Ma). La formación de nódulos (raíz-bacteria) parece que surgió una sola vez, aunque se perdió en ciertos linajes. Las bacterias que forman nódulos muestran orígenes múltiples, pero la base genética para formar la simbiosis parece ser uniforme. Las células de la raíz forman simbiosis interna con hongos y bacterias y la genética para formar la simbiosis es similar,

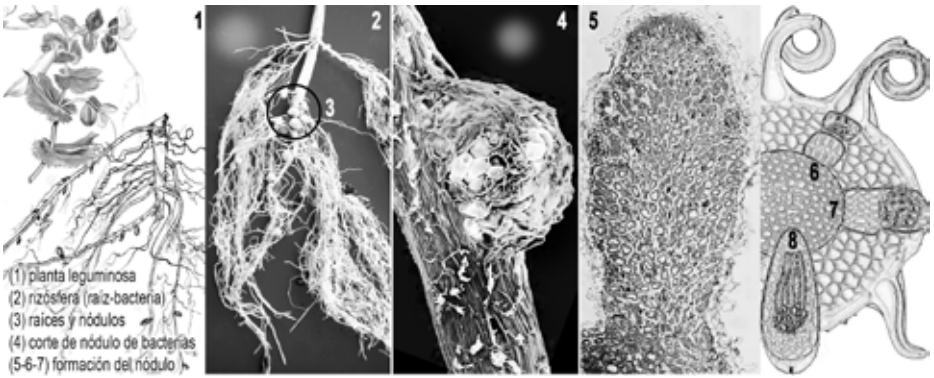
lo que sugiere un origen común. La única rizobacteria capaz de hacer fotosíntesis y fijar nitrógeno con vida libre en el suelo es *Bradyrhizobium*. Todos los demás géneros de rizobios solo son capaces de fijar nitrógeno en simbiosis con la raíz. Esto sugiere que esta rizobacteria es el linaje más cercano a la forma ancestral de bacterias en el suelo. Su genoma está dividido en dos regiones. Una región (cromosoma) se expresa durante la vida libre cuando las bacterias están en el suelo. La otra región (isla simbiosis) trabaja durante las interacciones simbióticas (infección de la raíz y fijación de nitrógeno).

El ciclo de las bacterias. /// Un estudio con la caña perenne Carrizo (*Phragmites australis*) permitió describir el "ciclo de rizofagia" para hongos y bacterias. Consiste en dos etapas: una vida libre en el suelo y otra en el interior de las raíces. El ciclo sigue la siguiente secuencia: (1) Las plantas "cultivan" bacterias y hongos en las puntas de las raíces secretando azúcares, proteínas y vitaminas. (2) Los microbios crecen y luego entran en las células de la raíz en las puntas donde las células carecen de paredes duras. (3) Los microbios pierden sus paredes celulares y quedan atrapados en las células de las plantas. (4) Dentro son atacados por oxígeno reactivo que descompone algunas de las células microbianas extrayendo nitrógeno y nutrientes de ellas. (5) Los microbios sobrevivientes estimulan la formación de pelos radiculares en las raíces. (6) Los microbios abandonan los pelos en la punta en crecimiento y reconstruyen sus paredes celulares volviendo al ciclo en el suelo. (7) Los microbios adquieren nutrientes en el suelo y el proceso se repite. Este proceso simbiótico abierto tiene consecuencias en la lucha por los recursos del suelo, donde las plantas y microbios colaboran y compiten todos contra todos.

4.3.2. Las bacterias socias y enemigas de las raíces

Las bacterias benéficas. Los bacterias fijadoras de nitrógeno se pueden considerar benéficas y se agrupan en seis géneros, donde algunas son dominantes (*Rhizobium* y *Bradyrhizobium*). /// Cuando la hierba Arabidopsis es atacada por herbívoros secreta el compuesto malato en las raíces que recluta bacterias benéficas (*Bacillus subtilis*). Las bacterias producen una proteína antibiótica que suprime la respuesta defensiva de la raíz. Esto facilita el reclutamiento de bacterias adicionales, las que impulsarán el sistema inmune de la planta. /// Una bacteria (*Burkholderia gladioli*) vive en simbiosis con un escarabajo herbívoro (*Lagria villosa*) que se alimenta de las plantas. Las bacterias generan un antibiótico que protege los huevos de los escarabajos de los hongos perjudiciales. Los huevos quedan en el suelo húmedo debajo de la hojarasca donde se encuentran con hongos de moho. Los estudios encontraron cuatro antibióticos diferentes y activos contra hongos o bacterias.

Las bacterias benéficas en agricultura. En la agricultura las bacterias proveen el 65 % del nitrógeno para los cultivos globales. Se incorporan externamente a las semillas mediante inoculantes (concentrado de bacterias). En Argentina se usan desde hace 30 años para soja, trigo y maíz, con dos especies dominantes (*Azospirillum brasilense* y *Bradyrhizobium japonicum*). Los rizobios (microbios de las raíces) promueven el crecimiento porque sintetizan sustancias (giberelinas, citocininas y auxinas) que estimulan la densidad y longitud de los pelos radiculares



432. Los nódulos de bacterias se forman en las raíces y generan una relación de intercambio mutuo donde se comercia carbono (de las plantas) por nitrógeno (de las bacterias).

de las raíces. Esto permite que las plantas sean más vigorosas, productivas y tolerantes a las condiciones climáticas adversas (heladas o sequías). /// Un experimento con la hierba Almorejo (*Setaria viridis*) mostró que el nitrógeno fue aportado por las bacterias (*A. brasilense*) asociadas a la superficie de la raíz. Se trabajó con 30 genotipos de la hierba, y con 3 cepas de bacterias. Se germinaron las semillas e inocularon con una solución bacteriana. Luego se trasplantaron en un suelo sin nutrientes por lo que la única fuente de nitrógeno eran las bacterias. Las plantas fueron expuestas a isótopos radiactivos N-13 cuya vida media es muy corta (10 minutos) y se siguió el ritmo de fijación y absorción concluyendo que el nitrógeno absorbido provenía de las bacterias. /// Una bacteria famosa es *Bacillus thuringiensis* (Bt) porque es usada como un bioplaguicida contra insectos. Diferentes cepas de esta bacteria tienen mejores resultados en diferentes insectos. Los agricultores orgánicos espolvorean o pulverizan Bt sobre los cultivos y lo consideran un insecticida natural. En la agricultura transgénica, parte del ADN de Bt se inserta en el genoma de las plantas, creando organismos genéticamente modificados GMO que producen su propio pesticida.

El caso de *Pseudomonas*. Este género de bacterias benéficas influye en forma indirecta en la producción de fitohormonas. Es agente de biocontrol de fitopatógenos (bacterias, hongos, nematodos y virus); interviene en la liberación de fosfatos y micronutrientes (vuelven solubles los nutrientes para que sean absorbidos por las raíces) y participa en la fijación biológica de nitrógeno. Que la influencia sea indirecta se refiere a que modifica el ambiente de la rizósfera y su ecología, mediante la liberación de sustancias. /// Las plántulas de maíz y otras hierbas secretan moléculas de BX (benzoxazinoide) para protegerse de microbios dañinos. Un estudio encontró que el máximo de secreción de BX ocurre a la semana de edad, en la etapa más vulnerable de crecimiento de la planta. Pero el compuesto BX no afecta a la bacteria *Pseudomonas pudica* que es una excelente colonizadora de raíces. Se midió que BX se descompone más rápido, lo que sugiere que la bacteria inter-

viene en el proceso. Cuando se estudió el genoma de la bacteria se encontraron varios genes ligados con el movimiento orientado por químicos (quimiotaxis). Así que estas bacterias se mueven hacia las raíces que liberan la toxina BX. Se generaron mutantes de maíz que no producen BX, lo que atrajo menos bacterias. Estas bacterias amigables mantienen alejadas a las bacterias dañinas expulsándolas y produciendo compuestos antibióticos. /// Otra bacteria que coloniza las raíces es *Pseudomonas fluorescens*. Pueden cambiar la concentración de hormonas ligadas al estrés en el tejido vegetal, la cantidad de clorofila en las hojas, y la cantidad de biomasa producida. Un estudio expuso a colonias de estas bacterias a varios nutrientes de azufre (hay cientos de compuestos de azufre en el suelo). Las bacterias no tienen sensores para cada tipo de compuesto, pero necesitan información para generar una respuesta metabólica adecuada. El trabajo mostró la selectividad porque diferentes nutrientes producían la expresión de diferentes genes y formas de crecimiento. /// La especie *Pseudomonas luteola* es patógena. La planta Crisantemo (*Artemisia vulgaris*) produce un polen que desencadena la fiebre del heno si lleva endotoxinas de esta especie de bacteria. Son compuestos químicos encontrados en la superficie de la bacteria y que también se liberan cuando mueren. El polen puede llevar esas endotoxinas y propagarlas por el ambiente.

Las bacterias simbiontes. Hay al menos tres microbiomas en el entorno a las raíces: la interfaz raíz-suelo (rizósfera), la superficie de la raíz (rizoplano), y el interior de la raíz (endósfera). Un factor clave en el microbioma son los compuestos orgánicos liberados por las raíces (rizodeposición). La cantidad y composición dependen de la planta y la etapa de desarrollo, pero puede representar hasta el 11 % del carbono fotosintetizado y del 10-16 % del nitrógeno total de la planta. Esto es un indicador de la inversión que hace la planta en la rizósfera. Para acomodar las bacterias, las raíces generan órganos especiales (nódulos) donde las bacterias viven y fijan el nitrógeno atmosférico y los ponen a disposición de la planta. /// En una leguminosa silvestre (*Lotus japonicus*) se encontró que los nódulos están poblados por varias especies de bacterias en forma simultánea. Cuando no hay simbiosis las bacterias son indetectables en la raíz y se las encuentra en la rizósfera externa. Cuando se forma la simbiosis es posible que las mismas señales atraigan a estas bacterias y a otras, formando un séquito. /// Un estudio recolectó suelo de diferentes lugares y lo usó para cultivar la hierba Arabidopsis. Luego se analizó el ecosistema bacteriano en el suelo y en las raíces. En todas las muestras del suelo la planta entabló relaciones con bacterias genéricas. Pero también había bacterias específicas de cada suelo y se atribuyó a que cumplen funciones iguales en suelos distintos. /// Algunas bacterias simbiontes con las raíces también lo son de hormigas herbívoras. La herbivoría en las hormigas surgió varias veces y en al menos cinco linajes se formó una simbiosis con bacterias (p.e., *Rhizobium*). Un estudio analizó la genética molecular de las bacterias en 283 especies de hormigas herbívoras. La separación entre hormigas carnívoras y herbívoras se puede determinar midiendo la relación entre isótopos de nitrógeno (N-15/N-14) en los tejidos de las hormigas. Se comprobó que las bacterias del orden *Rhizobiales*, que se asocian a las raíces, tienden a estar presentes en las entrañas de las hormigas herbívoras, pero no de las carnívoras.

El caso de las leguminosas arbóreas. En general, las plantas leguminosas se distinguen porque empaquetan bacterias simbion-

tes dentro de las semillas. De esta forma, cuando las semillas germinan, la colonización por parte de las bacterias es más rápida. /// Un estudio esterilizó frijoles Mungo (*Vigna radiata*) y se aisló una cepa única de bacterias (*Bacillus pumilus*). Esta bacteria estaba empaquetada dentro de la semilla y fue capaz de colonizar la planta de frijol sin causar ningún daño. En su genoma se encontraron tres grupos de genes que producen antibióticos de corto espectro (bacteriocinas). /// Las leguminosas arbóreas presentan un caso interesante de prosperidad. En los suelos tropicales ricos en nitrógeno prosperan mejor que en los suelos pobres en nitrógeno (bosques boreales o templados). A primera vista, los suelos con poco nitrógeno deberían ser favorables para quienes producen su propia ración, pero es al revés. La razón se encuentra en los costos derivados de la temperatura y la disponibilidad de fósforo. La fijación del nitrógeno requiere la enzima nitrogenasa, disponible solo en algunas bacterias. La nitrogenasa entrega el 60-80 % de la fijación biológica de nitrógeno global. La fijación es costosa para las plantas porque deben sostener a una población de bacterias en los nódulos, por lo que la simbiosis se inhibe si existe exceso de nitrato o amonio en el suelo. La temperatura influye en la actividad de la nitrogenasa, de forma que en climas fríos se necesita más cantidad de enzimas para la misma cantidad de nitrógeno. En suelos fríos el costo de sostener la población de bacterias puede ser igual al nitrógeno obtenido; un mal negocio para la planta. Otro problema es el agotamiento de fósforo en los suelos forestales lo que limita la productividad. La relación entre ambas limitaciones explica en parte la distribución de las leguminosas en las zonas cálidas.

Las bacterias patógenas. El microbioma de las raíces (bacterias y hongos) forma un ambiente de cooperación y traición. /// Una bacteria del suelo (*Ralstonia solanacearum*) causa una enfermedad destructiva en la papa, tomate y plátano. Cuando detecta una raíz ingresa por las aberturas naturales, se multiplica y obstruye el sistema vascular causando el marchitamiento y muerte de la planta. Un estudio encontró que las células en la planta de arvejas y guisantes liberan ADN extracelular y proteínas histonas que forman una trampa pegajosa para estas bacterias. Se constató que el 25 % de las bacterias enredadas murieron en las trampas. Esta actividad antibacteriana no ocurría en las raíces infectadas por bacterias inofensivas. Se encontró también que el apéndice que impulsa a las bacterias (flagelo) era reconocido por la raíz y activaba las defensas (modelo efector-elicitor). /// En una rizósfera donde las especies usan recursos distintos, hay poco lugar para especies invasoras o patógenas. Un estudio construyó 95 comunidades microbianas de hasta ocho cepas de bacterias benéficas (*P. fluorescens*). Luego se las expuso a una especie bacteriana invasora (*Serratia liquefaciens*) para seguir la reacción del ecosistema. Después de 36 horas la especie invasora se impuso en las comunidades genéticamente similares, pero no pudo afianzarse en comunidades con alta diversidad genética. Las comunidades con 4 a 6 cepas pudieron evitar la invasión. Las más susceptibles fueron las que tenían el máximo de (8) cepas bacterianas, y se cree que es por la variedad de toxinas producidas en el entorno. /// Un género bacteriano (*Burkholderia*) incluye especies benéficas y otras patógenas que causan enfermedades. Una especie (*B. pseudomallei*) está incluida en la lista como un posible agente bioterrorista porque causa una enfermedad en los pulmones (melioidosis). Una parte del trabajo científico es probar que las bacterias que hacen cosas deseables (fijar ni-

trógeno) no sean patógenas a la vez. Una forma es buscar los genes patógenos en el genoma y otra es experimentar con un gusano nematodo (*Caenorhabditis elegans*) para comprobar su resistencia. Este nematodo es uno de los organismos modelos del laboratorio porque es simple, fácil de alimentar, su ciclo de vida es de 2-3 semanas, es transparente, hermafrodita y manejable genéticamente.

El caso de Arabidopsis. /// Estas plantas tienen receptores en la membrana que reconocen fragmentos de patógenos. Esto activa a los genes inmunitarios, reforzando la pared celular y liberando antibióticos genéricos. Un posible ataque de las bacterias consiste en agregar grupos acetilo a las moléculas de defensa de la planta lo que las inactiva. Este proceso de "acetilación" también obligó a las plantas a tener medidas adicionales. Una respuesta adicional es la muerte celular localizada que ocurre en las zonas donde se detectan proteínas patógenas. Es una defensa extrema. /// Un trabajo con bacterias patógenas analizó el efecto de la Coronatina, una sustancia que interfiere con el ácido jasmónico de las defensas de Arabidopsis. Como resultado se interfiere la respuesta inmune, se disminuye la producción de una proteína (MYC2) que combate la enfermedad y la planta se vuelve susceptible al patógeno. Se observó que la planta utiliza también la proteína Feronia para detectar la coronatina. La feronia es una proteína receptora de las células vegetales y que participa de la respuesta al estrés. /// Arabidopsis tiene cierta selectividad con las bacterias que se asocia. En particular atraen a algunas (*Actinobacteria* y *Firmicutes*) mientras repelen a otras (*Acidobacteria*, *Bacteroidetes* y *Verrucomicrobia*). Un estudio generó plantas que no producían fitohormonas defensivas (ácido salicílico, ácido jasmónico y etileno). El ácido salicílico combate las infecciones bacterianas en las hojas y ayuda a seleccionar las bacterias que colonizan sus raíces. Las plantas de Arabidopsis sin bacterias asociadas estaban debilitadas y sensibles a las infecciones. Sin el microbioma, los genes ligados a la respuesta inmune en las hojas se activaron menos. Parece que las bacterias activan al sistema inmune y hacen que trabaje en forma normal.

Cooperar o traicionar. /// Un estudio encontró que hay interacciones entre bacterias que no son abiertas (células libres) y aleatorias (indistinguibles). En cambio, se encontró que se conectan mediante nanotubos por donde intercambian aminoácidos. Si esta conexión entre bacterias resultara ser frecuente se trataría de una cooperación basada en la reciprocidad (comercio entre bacterias en lugar de piratería). Las bacterias en las raíces tienen relaciones con poco margen para el engaño, ya que una parte no puede entregar sin el aporte de la otra. Una posible forma de traicionar sería acumular recursos para el uso futuro, pero las plantas también reaccionan. /// Si las bacterias de un nódulo de raíz dejan de fijar nitrógeno, la planta puede cerrar el suministro de oxígeno a ese nódulo. Un ensayo en laboratorio encerró un área de nódulos de la raíz en leguminosas en su propia rizósfera. Luego se llenó el espacio con argón y se eliminó el nitrógeno, de forma que se condenaba a las bacterias a la escasez. Esto simulaba un ambiente con bacterias que traicionaban la simbiosis. Las plantas cambiaron la permeabilidad de los nódulos y redujeron el suministro de oxígeno a las bacterias. Sin oxígeno, la tasa de reproducción de las bacterias cayó a la mitad. De la misma forma se encontró que las plantas suministran menos carbono a los hongos micorrízicos que entregan menos fósforo. Estas "sanciones" permiten favorecer a los

microbios sinceros frente a los parásitos. /// La alfalfa y otras leguminosas hacen que los rizobios en sus nódulos de la raíz se hinchen más del tamaño habitual. Los rizobios inflamados ya no pueden reproducirse, pero fijan más nitrógeno. Fuera del laboratorio, se estudiaron cuatro leguminosas (género *Lotus*) con cepas naturales bacterianas (género *Bradyrhizobium*). Se volvió a encontrar que las leguminosas pueden desconectar el oxígeno y controlar la carga bacteriana. En definitiva, donde hay más actividad bacteriana o fúngica las plantas hacen más aportes desde sus raíces. Las plantas restringen el aporte si la actividad microbiana desciende.

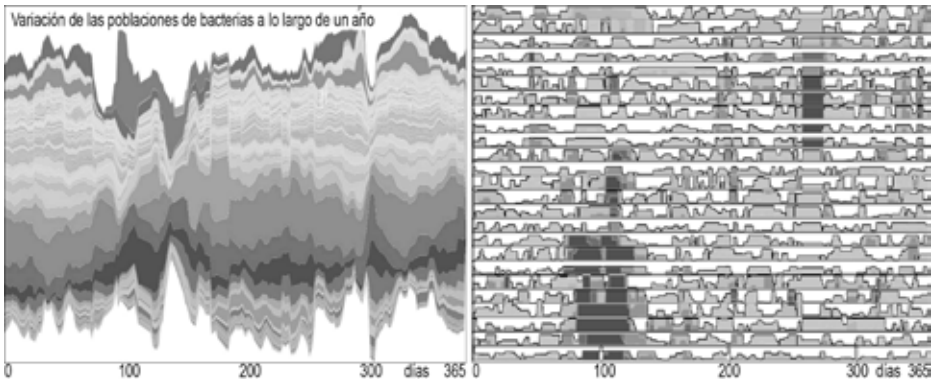
4.3.3. Cómo afecta el cambio climático a la rizósfera

La incertidumbre. La respuesta del suelo al calentamiento global es una incógnita. Hay diferentes variables que pueden tener distinta respuesta y algunas contradictorias. Se observa un aumento de absorción de CO_2 por fotosíntesis en las plantas, pero un aumento en la pérdida de carbono por respiración en el suelo. Aumentaría la liberación de gases efecto invernadero, reduciendo las reservas de humus. Dos variables ambientales, la temperatura y humedad, pueden tener efectos opuestos. Además, la vida microbiana podría adaptarse más lentamente de lo necesario.

El suelo puede perder o ganar carbono. /// En un trabajo experimental se construyeron 6 parcelas de suelo de 3 m de diámetro. El perímetro se rodeó de 22 cables calefactores hundidos verticalmente más de 2 m. La mitad de las parcelas se calefaccionaron por 2 años. Se monitoreó la respiración del suelo mediante una cámara que midió el flujo de carbono en la superficie y se instalaron tubos de acero inoxidable por debajo de la superficie para medir el CO_2 en 5 niveles entre 15 y 90 cm. Se encontró un aumento del 35 % en el CO_2 liberado, del cual el 40 % proviene desde debajo de los 15 cm. La sensibilidad del suelo al calentamiento fue similar en todo el perfil del terreno.

El suelo es sensible a la humedad. /// Un estudio de 18 años en el bosque Cloceanog (Gales) manipuló la temperatura y sequía para simular el cambio climático. Se encontró que la pérdida de carbono en el suelo es más sensible a los cambios de humedad que a la temperatura. Los suelos más secos limitan la descomposición, tienen menor biota, acumulan carbono como turba y pierden menos carbono. Se verificó que el aumento del CO_2 y del uso de fertilizantes agrícolas produce mayor actividad microbiana y liberación del carbono desde el suelo. /// En otro trabajo, un equipo reunió una base de datos de 168 estudios que midieron la selección natural en plantas y animales. Se determinó que entre 20 y 40 % de los cambios genéticos podrían atribuirse a la variabilidad en la precipitación local. Por ejemplo, en las Islas Galápagos la diferencia de precipitaciones afectó al tamaño de las semillas y esto afectó a los pinzones con picos menos adaptados a las semillas nuevas. Los cambios en la temperatura tenían mucho menos efecto que el agua.

Puede reducirse el humus. /// Un estudio analizó las reservas de humus en zonas alpinas (Alemania) en 35 bosques y pastos de montaña desde 1976. La capa superior de los suelos forestales se redujo en 14 %, con máximos de 35 % en suelos derivados de



433. El dinamismo de la flora bacteriana queda en evidencia en este estudio. /// Un investigador tomó muestras diarias durante un año de su materia fecal (el eje horizontal muestra 365 días). A la izquierda se muestra la abundancia relativa de 25 tipos de bacterias como capas de espesor variable. A la derecha está la velocidad de variación (tono claro indica un aumento y oscuro una disminución). Todos las variables ambientales diarias tienen efecto sobre la comunidad bacteriana.

piedra caliza o dolomita. Como son terrenos sin manejo de silvicultura, el agotamiento de humus se atribuye al cambio climático. Los bosques de montaña resistentes al clima extremo se caracterizan por la amplia gama de especies y edades. Producen un suministro continuo de restos (hojas, agujas, raíces o broza) y mantienen constante el fresco "clima de bosque". Incluso durante los veranos calurosos, cuando se ralentiza la degradación del humus por los microorganismos del suelo. También evitan la pérdida de humus transmitida por la erosión como consecuencia de las tormentas o avalancha de nieve.

Puede cambiar la emisión de gases. Las bacterias fijadoras de nitrógeno tienen un paso intermedio donde producen óxido nitroso (N_2O), que es un gas efecto invernadero. /// Un estudio recogió cepas de bacterias (género *Bradyrhizobium*) en distintos tipos de suelo en parcelas y campos libres de arado y se analizó el genoma. Se encontraron dos tipos de cepas. Una de ellas carecía del gen para el paso final del proceso. Esto indica que solo puede crear el óxido nitroso, el cual contribuye al calentamiento global. Si la gestión del suelo elimina el grupo errado de bacterias, el suministro de nitrógeno se reduciría, obligando al uso de fertilizantes externos y aumentaría los gases efecto invernadero.

Puede cambiar la población microbiana. /// Un experimento mide desde 1991 la respuesta del suelo frente al calentamiento en la Harvard Forest (Massachusetts). El suelo es sometido a calor adicional mediante bobinas colocadas a 10 cm de profundidad que mantienen la temperatura 5°C por encima del ambiente. Como es lo normal, existen parcelas de control para comparación. Se encontró que no solo cambian las especies microbianas presentes, sino que también cambian las enzimas que producen. Para el 2017 el suelo había perdido el 17 % del carbono almacenado en los 60 cm superiores del suelo debido al aumento de la respiración microbiana. /// En otro estu-

dio en montañas de bosques tropicales se encontró que, cuando el suelo se seca por calentamiento, la infraestructura de hongos se modifica. Aumentan los hongos descomponedores y la emisión CO_2.

Los microbios en adaptación lenta. /// Un trabajo de campo de 17 años (1994 a 2011) intercambió muestras de suelo entre dos sitios en la ladera de una montaña con 500 m de diferencia de altura. Luego se estudiaron las muestras para medir la tasa de respiración (la conversión de carbono en CO_2) que es un indicador de la actividad metabólica del suelo. Se reportaron muy pocos cambios. Se concluyó que la capacidad de adaptación del suelo fue baja. Los microbios de la zona alta respiraban más rápido, acostumbrados a niveles de lluvia mayores y los de la zona baja más lento, sin responder al cambio de altura. Los microbios conservaron muchas de las características que tenían en su clima "nativo", por lo que no se puede asumir que la vida del suelo responderá al cambio climático en forma dinámica y rápida. /// En otro estudio sobre 25 pastizales en todo el planeta se encontró un aumento de arqueas por fertilización. Las arqueas se alimentan de amoníaco y lo convierten en nitrato. En la medida en que se aporta más nitrógeno mediante fertilización, aumenta la cantidad de arqueas. La adición de nutrientes favorece a las bacterias de crecimiento rápido y produce la disminución de la abundancia de hongos que comparten una relación simbiótica con las raíces de las plantas de pastizales.

4.4. Conducta: raíces y hongos

4.4.1. El confuso ambiente de los hongos

Hongos, ni plantas ni animales. Los hongos, las plantas y animales son las tres ramas de las células eucariotas. Las plantas se separaron de los hongos y animales hace 1.250 Ma y los hongos se separaron de los animales hace 1.000 Ma. Los hongos se diferencian de las plantas en que son heterótrofos y deben deglutir otros seres vivos. Al igual que las plantas se alimentan por absorción ya que secretan enzimas para disolver los alimentos. Pero mientras las plantas toman nutrientes simples (elementos químicos o pequeñas moléculas) y producen moléculas complejas por fotosíntesis (azúcares, aminoácidos y proteínas), los hongos no lo hacen (no tienen cloroplastos), toman moléculas disueltas por digestión externa. Los hongos no hacen fotosíntesis. Tampoco tienen un sistema de transporte de materiales como el xilema-floema de las plantas. Los hongos se diferencian de los animales en que tienen células con paredes de quitina (el material del exoesqueleto de los artrópodos). Su éxito comenzó hace 450 Ma cuando surgieron a la tierra junto con las plantas. Son un grupo monofilético, es decir tienen un ancestro único. Pueden reproducirse en forma sexual o asexual. Como los helechos, los hongos producen esporas. Los hongos incluyen el moho (hongo filamentoso), las levaduras (tienen una fase sexual unicelular) y los organismos que producen setas fuera de la superficie del bosque. /// Las trufas son hongos subterráneos (bultos odoríferos) con

esporas que nunca se liberan al aire. Sin los mamíferos no tienen forma de dispersión. En Nueva Zelanda, no hay mamíferos y las aves ocupan ese nicho ecológico. Pero las aves tienen mal olfato, por eso las trufas evolucionaron colores vistosos. Un estudio detectó ADN de los géneros formadores de setas (*Cortinarius*, *Inocybe* y *Armillaria*) en coprolitos de moa y loros. Estos hongos son simbióticos o parasitarios con las plantas y no descomponedores, es probable que su presencia en las heces fuera el resultado de su consumo por parte de las aves.

Hongos vs. hongos. Antes de entender la relación entre raíces y hongos hay que entender la relación entre hongos. Los hongos están formados por células alargadas y tubulares, que se asocian en filas y se recubren de una pared celular de quitina. Una serie de estos filamentos se denomina hifas y la red de hifas se llama micelio. El cuerpo del hongo está oculto bajo tierra y desde allí salen las setas sobre el suelo. Las setas son el órgano reproductivo desde donde se liberan las esporas. Las hifas que se derivan del micelio pueden estar especializadas para adherirse, digerir y absorber. Si el micelio se divide en redes más pequeñas, crecen de manera independiente. Si se encuentran, se fusionan. Si se encuentran individuos genéticamente diferentes de la misma especie, retroceden. Si se encuentran con una especie diferente de hongo, pelean a muerte. /// Por ejemplo, se encontró que ciertos hongos (género *Trichoderma*) se enrollan alrededor de las hifas de la víctima y usan fuerza mecánica y enzimas para penetrarlo y succionarlo. Un caso agrícola de antagonismo entre hongos ocurre con las esporas de un hongo (*Phlebiopsis gigantea*) que se usan para controlar a otro (*Heterobasidion annosum*) que produce la pudrición de la raíz en las coníferas.

El ADN fúngico. Hay cerca de 150.000 especies de hongos clasificados y se agregan unos 2.000 al año. Quizás hay entre 2,2 y 3,8 millones de especies de hongos. El genoma promedio de los hongos es de solo 44 Mb (megabases), contra 3.400 Mb de mamíferos y 5.020 Mb de plantas. La secuenciación ambiental (el ADN del aire, agua o suelo) encontró muchos hongos que nunca se han visto y no se pueden cultivar. Son los "taxones oscuros" solo conocidos por el ADN. /// Un estudio secuenció el genoma de ocho hongos "inculturables" (no cultivables) en virtud de sus estilos de vida. Algunos son parásitos de otros hongos y uno (*Blyttiomyces helices*) vive del polen en descomposición. En otro estudio se recolectaron 15.000 muestras de suelo en todo el planeta, se analizó el ADN y se encontraron 45.000 especies de hongos. Se determinó que el endemismo (especies de lugares únicos) es muy común entre los hongos. /// Un hongo importante en agricultura (*Rhizophagus irregularis*) pertenece a un antiguo linaje de 420 Ma de antigüedad que vive en simbiosis con el 60 % de las plantas actuales (trigo, mandioca, arroz). El análisis del genoma reveló que no mezcla sus genes (son asexuales). Además, en lugar de perder genes como muchos hongos mutualistas, los aumentó y los usan para la comunicación y la captura de fósforo.

La denominación de los hongos. El sistema de Linneo para asignación de nombres no encaja con los hongos. Un problema es reconocer las especies obtenidas por el análisis de ADN. Hay muchos hongos que son intuidos, no se pudieron aislar, pero se puede obtener su ADN. ¿Es razonable nombrar un hongo donde no se puede encontrar un espécimen? Se trata de una multitud confusa de formas físicas que entregan una información genética pero no fenotípica. /// Un problema es que algunos hongos pueden

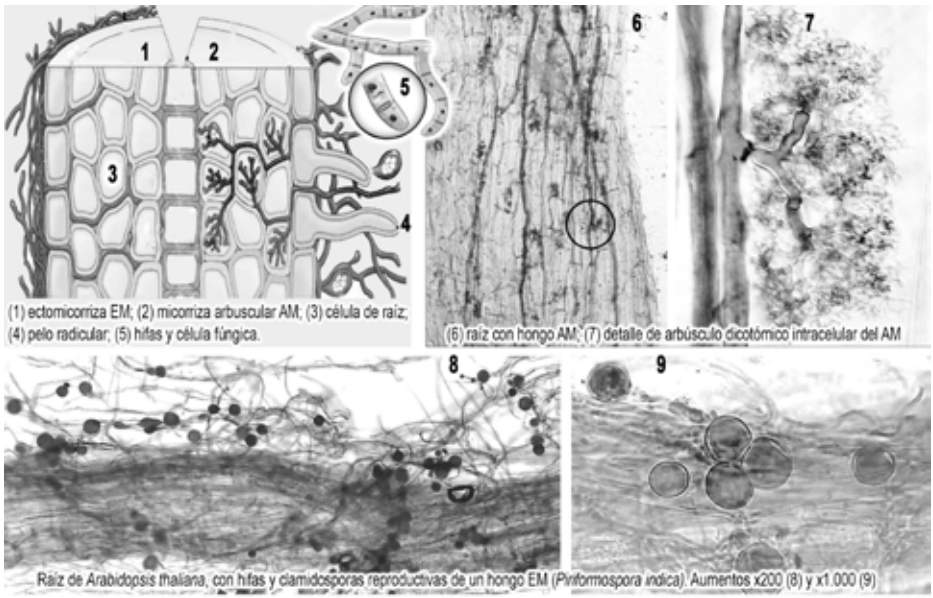
reproducirse en forma sexual y asexual. La asexualidad es incómoda a la hora de clasificar. Un hongo (*Monilinia fructicola*) es responsable del color marrón de la fruta podrida. Las esporas pueden flotar entre flores, ramas y frutos y producir otras esporas asexuales. Cuando una fruta infectada cae al suelo, el hongo encuentra un compañero y se reproduce sexualmente. Esta fase sexual no se parece en nada a la versión asexual, así que el hongo pudo ser clasificado con un nombre para la fase sexual y otro para la asexual. En la clasificación el nombre sexual debería predominar, pero esto puede contradecir el uso del nombre más antiguo. Por ejemplo, el hongo asexual *Aspergillus flavus* (nombre de 1729) es una pelusa polvorienta que libera micotoxinas cancerígenas en el maní y el maíz. La forma sexual se llamó *Petromyces flavus* y se descubrió en el 2009. Entonces, si prevalece el nombre más antiguo, no se respeta el nombre sexual.

4.4.2. Mutualistas, digestores, benéficos y patógenos

1. LOS HONGOS MUTUALISTAS

Los hongos micorrizas AM/EM. El suelo es un hervidero químico (raíces, hongos, bacterias, insectos, lombrices, etc.), es un lugar de cooperación, de lucha y traiciones. Hay hongos que cooperan (mutualistas), que protegen, que digieren (reciclan) o que intoxican. Muchos hacen varias cosas a la vez, son benéficos en ciertas condiciones o tóxicos en altas concentraciones. Los hongos mutualistas con las raíces se los clasifica en ectomicorrizales (EM) y micorrízicos arbusculares (AM). La palabra micorrizas se refiere a la interfaz hongo-raíz. Los EM son externos (ecto) a las raíces y los AM forman asociaciones internas (endo). Los EM producen enzimas que degradan las moléculas que contienen nitrógeno y lo vuelve reutilizable. En competencia extraen más nitrógeno del suelo que los hongos AM. La sociedad de micorrizas EM entrega al suelo un 70 % más de carbono por unidad de nitrógeno que la sociedad AM. La planta aporta carbono (hasta 20 % de la producción primaria por fotosíntesis) y los hongos AM mejoran la captura de nitrógeno en competencia con las bacterias. Esto reduce la descomposición y disminuye la cantidad de carbono liberado a la atmósfera. /// Un estudio comparó los hongos AM asociados a cinco especies de plantas. Se encontró que las plantas tenían mayor concentración de fósforo, lo que da identidad a los hongos AM. Sin embargo, la huella metabólica de cada planta fue diferente. Cada especie tenía sus propias reglas y los resultados fueron diferentes. Lo cual acredita que generalizar es imposible.

La evolución de las micorrizas. /// Las algas verdes (con antigüedad de 1.000 Ma) ya estaban adaptadas para interactuar con hongos benéficos. Un análisis filogenético de diez genomas de algas verdes y plantas basales encontró que estaba presente un regulador de la simbiosis, la proteína quinasa. La siguiente mejora ocurrió en las primeras plantas terrestres y se logró gracias a la duplicación de genes. Así se perfeccionó la capacidad de formar una simbiosis AM. /// Un estudio trabajó con plantas hepáticas y hongos micorrizas. Se imitaron los niveles de CO_2 antiguos (1.500 ppm hace 470 Ma) con carbono y fósforo radiactivos. Se siguió la vía del carbono desde el aire a los hongos y del fosforo desde el suelo a la planta. Se colocó una malla que impedía el paso de las raíces, pero permitía pasar a las hifas de



442. Los hongos y la micorriza. El micelo es el cuerpo del hongo formado por hifas. Las hifas (5) penetran la raíz y forman dos tipos de asociación: la ectomicorriza (1-EM) y la micorrízica arbuscular (2-AM). Los hongos EM son externos a la células de la raíz (8-9, ecto) y los AM (6, endo) forman asociaciones internas con forma de ramificaciones de árbol (7).

hongos. Se pudo comprobar el intercambio de carbono por fósforo, pero con una ventaja a favor de la planta. Comparado con 440 ppm de CO_2, la atmósfera de 1.500 ppm permite entre 10 y 100 veces más circulación de fósforo por unidad de carbono. Es una pista de como actuaban las primeras asociaciones entre plantas y hongos. /// La comparación de 50 genomas de plantas (34 que forman simbiosis AM y 16 que no la forman) permitió identificar 138 genes (sobre un total de 64.000) compartidos por las plantas que forman AM. Hay evidencia fósil de que la simbiosis AM evolucionó solo una vez hace 450 Ma. Se presume que las plantas que perdieron la capacidad de formar simbiosis AM también perdieron los genes. El análisis filogenómico de 49 hongos micorrízicos encontró que evolucionaron de forma independiente en muchos linajes de hongos. Los linajes de hongos micorrizas muestran una gran rotación de genes, lo que sugiere que la evolución de la simbiosis está asociada con innovación genética. Es probable que muchos de estos genes se usen para controlar la inmunidad de las plantas durante la colonización de los tejidos de las raíces por el hongo.

Estudio de casos. /// Un estudio trabajó con 83 hojas sanas de dos especies de árboles tropicales. El análisis encontró más de 400 tipos de hongos que vivían en el interior (endófitos de las hojas). En los trópicos, se cree que hay decenas de especies de hongos endófitos por planta, sea en las hojas, tallos y raíces. Una estimación indica que hay

cuatro veces más especies de endófitos que plantas. Todo esto apunta a una comunidad mutualista que tiene amplia difusión y complejidad. /// Otro caso extremo se observó en las plantas del género *Afrothismia*. Estas plantas se alimentan de lo producido por los hongos (micoheterotrofas). Se estudiaron cinco especies de plantas que parasitan a cinco especies de hongos arbusculares. Se trata de una co-especiación retrasada, donde el hongo huésped diverge antes que las plantas. La relación es tan extrema que muchas plantas no germinan en ausencia del hongo específico. Aun cuando el hongo sea un pariente relacionado.

La química de la simbiosis. /// Un caso típico involucra a un hongo (*Laccaria bicolor*) que percibe los exudados de las raíces y se orientan creciendo hacia ellas para iniciar la simbiosis. El hongo libera proteínas fúngicas (efectores) que preparan los tejidos de las plantas para una relación simbiótica. Un estudio encontró que un efector (MiSSP7) se une al interruptor molecular que controla la inmunidad de la planta. Ante un ataque la planta libera ácido jasmónico que desencadena las reacciones de defensa. Pero, el efector neutraliza esta respuesta defensiva y facilita la simbiosis. Se puede decir que los hongos fuerzan la relación simbiótica y toman el control de la simbiosis y que la planta tolera esta intromisión. Entonces, el hongo AM se asienta en la raíz en el tejido epidérmico y la corteza. Las hifas penetran en la corteza y forman estructuras ramificadas (arbusculares). Esta estructura conecta el interior de la raíz con el exterior y amplía el alcance de las raíces al aumentar la superficie. El hongo se prolonga con extensiones ramificadas que facilitan la absorción de minerales del suelo. En tanto, la planta genera una membrana periarbuscular que contiene la simbiosis, con lo que el diámetro total de la raíz aumenta.

Los hongos protectores. Los hongos pueden servir de defensa protegiendo contra herbívoros y microbios patógenos. /// Un estudio trabajó con alfalfa y 10 especies de hongos AM. Las simbiosis de mayor rendimiento aumentaron la biomasa y la absorción de nutrientes en 170 %. Los de bajo rendimiento no afectaron el crecimiento. El beneficio es selectivo, de forma que los hongos que benefician a una planta pueden ser inútiles para otras. /// La gramínea Festuca (*Festuca arundinacea*) puede ser infectada por un hongo (*Neothypodium coenophialum*) que produce la enfermedad festucosis. Esta infección genera alcaloides (lolina y peramina) que son tóxicos para los animales herbívoros y lleva a una baja en la producción de leche y carne. Para la festuca es una infección benévola porque otorga protección contra los herbívoros e insectos, aumenta la resistencia al anegamiento y mejora el uso de nitrógeno y fósforo. Así, las plantas infectadas tienen ventaja frente a las sanas. Lo bueno para la planta es malo para el ganadero, como era de esperar. /// En un trabajo con el árbol de Cacao (*Theobroma cacao*) se estudió la reacción de las hojas frente a los hongos endófitos benévolos y patógenos. Trabajando en invernadero se infectaron hojas con hongos patógenos. Las plantas que no tenían hongos endófitos benévolos tenían tres veces más probabilidad de que murieran las hojas. La planta de cacao atrae patógenos internos como un oomiceto (*Phytophthora palmivora*) similar a un hongo. Las plántulas de cacao adquirieron más endófitos cuando se exponían a más hojarasca (plantas muertas en el suelo del bosque) y fueron propensas a albergar un hongo amigable (*Colletotrichum tropicale*).

2. LOS HONGOS DIGESTORES

La digestión en el suelo. De los hongos digestores depende el aporte nutricional en

la base de la cadena trófica. /// Por ejemplo, en las planicies del P.N. Serengueti (Tanzania) se estimó la biomasa de los hongos que están en simbiosis, junto con la biomasa de plantas y animales. Aunque los hongos representaban menos del 1 % de la biomasa total, sus aportes de nutrientes permiten duplicar la biomasa animal por los efectos en la cadena trófica. /// Un estudio trabajó con el hongo (*Laccaria bicolor*) que es comestible y forma simbiosis con las raíces de pinos. Algunos habitantes del suelo (colémbolos y ácaros) comen hongos, pero no esta especie en particular. Es porque produce una toxina que paraliza a los colémbolos y los pueden digerir. El estudio etiquetó a los colémbolos con nitrógeno radiactivo N-15 en un cultivo de Pino Blanco Oriental (*Pinus strobus*) que fue infectado con este tipo de hongo. El nitrógeno es una moneda valiosa en el bosque y se encontró que hasta el 25 % del nitrógeno en los árboles provenía de colémbolos. Menos del 10 % de los colémbolos iniciales sobrevivió al experimento (47 de 500).

La genética para digerir la madera. Los hongos digestores de madera tienen que romper la lignina (un biopolímero muy resistente). La lignina, junto a la celulosa y hemicelulosa, forman la pared celular de las plantas leñosas y dan a la madera su estabilidad. La descomposición de la lignina y celulosa se realiza mediante enzimas que degradan los polímeros y los mineralizan. /// Un estudio del reloj molecular del genoma de 48 hongos digestores muestra que se desarrollaron hace más de 300 Ma. Los hongos de la podredumbre blanca son capaces de descomponer la celulosa, hemicelulosa y lignina. Antes de estos hongos la masa vegetal no se degradaba y quedó como grandes depósitos de carbón. /// Un estudio genético de más de 100 especies de hongos (género *Amanita*) permitió crear la filogenética del grupo. Se estudiaron cuatro genes y se encontró que el cambio de hongos descomponedores a simbióticos con los árboles ocurrió solo una vez y no volvieron a su pasado libre. La simbiosis significa una pérdida genética, centrada en los genes necesarios para descomponer celulosa. Los hongos EM son muy posteriores a los descomponedores y se expandieron hace menos de 200 Ma.

Los hongos digestores de madera. /// En un ensayo de campo se colocaron 300 troncos de 11 especies de árbol (7 especies de hojas caducas y 4 de coníferas). Luego de 3 años se midió el tipo de comunidades fúngicas que se habían establecido. Se identificaron entre 22 y 42 "unidades taxonómicas operativas" por cada tronco. Estas "unidades" difieren en ADN, pero no se sabe si son especies diferentes. En total fueron 1.254 unidades. Las comunidades fúngicas fueron distintas en cada tipo de árbol, aunque había especies particulares quizás como producto de coevolución. La especialización entre hongo y madera muerta parece más frecuente que con las plantas vivas. Las coníferas tenían mayor diversidad de especies de hongos que los árboles de hoja caduca. /// En otro estudio se usaron estacas de madera para medir la descomposición subterránea. La velocidad fue mayor en los sitios más cálidos, pero el aumento excesivo de humedad retrajo la descomposición. La comunidad fúngica mostró mayor variabilidad que la bacteriana. Parece que la comunidad microbiana del suelo es más importante que la temperatura y humedad a la hora de descomponer la madera. /// Las especies de hongos del género *Amanita* tomaron diferentes caminos genéticos, debido a las diferencias acumuladas. En las especies simbióticas es natural que perdieran las enzimas que digieren la celulosa. Pero, una especie de vida libre (*Amanita inopinata*) que no

forma simbiosis tampoco tiene la genética para deglutir la celulosa. Una explicación es que primero se pierde la genética y luego se desarrolla la simbiosis. Si así fuera, esta especie estaría en el tránsito hacia la simbiosis. Podría estar atrapada entre dos mundos.

Hongos digestores de rocas. /// Los hongos negros (moho de hollín microcoloniales) se alojan en las fisuras y grietas de las piedras y producen polisacáridos que provocan corrosión. Son responsables del deterioro de las piedras, alteraciones estéticas, bioquímicas y biofísicas. Un estudio realizado en la catedral Séchha de Coimbra (Portugal) de ocho siglos de antigüedad encontró los hongos que atacan la piedra. Es un hongo endémico de la piedra caliza y se lo clasificó en una familia nueva (*Aeminiaceae*). Se cree que el hongo pudo llegar con la piedra caliza procedente de las canteras en la Península Ibérica.

3. LOS HONGOS PATÓGENOS

La protección. La biología molecular dice que el genoma de los hongos puede producir múltiples sustancias químicas tóxicas, pero solo unas pocas se pueden reproducir en el laboratorio. Solo durante la lucha los hongos encienden los genes productores. Hay hongos que son agresivos con las bacterias, como la penicilina (*Penicillium chrysogenum*). En general, cerca del 80 % de las plantas terrestres establecen micorrizas con hongos AM. Esta asociación benéfica también funciona de protección contra los hongos patógenos. Se sabe que los hongos AM forman una lámina gruesa en la punta de la raíz que protege mejor a los árboles de los hongos. /// En la planta de tomate (*Lycopersicon esculentum*) se encontró que la sociedad con un hongo AM (*Glomus mosseae*) aumentó la protección contra hongos patógenos que atacan las raíces (*Phytophthora nicotianae*) y otros que atacan las hojas (*Alternaria solani*).

El caso del género *Phytophthora*. Estos organismos filamentosos se parecen a un hongo, pero en realidad son un oomiceto. Están más relacionados con las plantas que con los hongos. Las paredes celulares de los hongos son de quitina, pero en los oomicetos son de celulosa. Es un ejemplo de evolución convergente en el fenotipo partiendo de diferentes bases químicas. /// Un estudio encontró que una especie de oomiceto (*P. palmivora*) puede colonizar los tejidos fotosintéticos de las plantas hepáticas (género *Marchantia*). Las proteínas de respuesta de la hepática son similares a la que produce la planta Arabidopsis. Esto sugiere que las plantas terrestres primitivas ya tenían los genes para responder a las infecciones microbianas. /// Otra especie (*P. infestans*) infesta a la papa mediante proteínas que debilitan sus defensas. Esta enfermedad provocó la hambruna en Irlanda que llevó a una gran inmigración (1845-49). El éxito como patógeno se debe a la capacidad de secretar cientos de efectores diferentes. Uno de los efectores (PexRD54) ataca al proceso de autofagia en las células vegetales. La autofagia (autoconsumo) ocurre bajo estrés (falta de nutrientes o cambios ambientales) para recuperar aminoácidos útiles desde proteínas intracelulares. También sirve para eliminar en forma selectiva componentes celulares dañados. Consiste en descomponer el material celular para reutilizar los materiales en procesos esenciales. La autofagia asociada al cloroplasto está relacionada al metabolismo en las plantas carentes de energía. Un estudio colocó plantas Arabidopsis en la oscuridad total, es decir que se las sometió a un período de hambre. Se encontró que la digestión de las proteínas del cloroplasto (autofagia) se activaron y los niveles de aminoácidos aumentaron.

La necesidad de los patógenos. Los hongos patógenos son benéficos, o al menos necesarios, porque regulan la biodiversidad en los bosques tropicales haciendo que las especies dominantes sean víctimas de su propio éxito y que el bosque no se convierta en un monocultivo. Los hongos dañinos se propagan entre plantas cercanas de la misma especie, reduciendo el éxito relativo y permitiendo la biodiversidad. Para estos árboles los parientes cercanos son malos vecinos, así se da a las especies más raras una oportunidad de luchar por un espacio. /// Un estudio trabajó en 36 parcelas en Belice. Fueron eliminados los hongos mediante fungicidas durante 17 meses. Se encontró que unas pocas especies de plantas ocuparon el espacio, con una marcada disminución de la diversidad. Con el fungicida Amistar se redujo la cantidad de especies en un 16 %. En algunas parcelas se aplicaron también insecticidas junto al funguicida, pero la eliminación adicional de insectos no afectó la diversidad de plantas. Así que, para este caso, los hongos son más importantes que los insectos. /// Otro estudio comparó plantas nativas con exóticas y encontró que algunas nativas son más dependientes de los hongos que forman micorrizas. De esta forma, cuando ese hongo es perturbado, las nativas están en desventaja frente a las exóticas.

4.4.3. Conducta en la rizósfera: las redes de micorrizas

La red en el suelo NM. Fuera de la raíz, el cuerpo de los hongos (micelio) se difunde en una amplia zona formando mutualismos difusos con otros hongos y bacterias. Es una red de micorrízicas (NM) que integran múltiples especies en una red social adaptativa compleja. Una ventaja de formar parte en la red NM es el "efecto de almacenamiento", que es la estiba de reservas. Esto funciona bien cuando los tiempos de escasez no se superponen. Otra ventaja es la "no-linealidad relativa" que ocurre cuando una especie prospera con la fluctuación de recursos y otra con la estabilidad. El uso de recursos por parte de una especie contribuye a la fluctuación o estabilidad que beneficia a otra. /// Un estudio encontró que los árboles más viejos son los que más conexiones tienen y que los jóvenes dependen de las redes NM para la supervivencia. Esto sugiere que el manejo forestal debería cuidar a los árboles viejos como sostén de la comunidad fúngica. Además, se debe reducir la fertilización y el riego porque pueden dañar o destruir las redes NM.

La red NM para la comunicación. El proceso de conexión incluye: la detección del ataque (hojas, ramas, flores), la emisión de compuestos solubles por el floema, la conexión raíz-hongo-raíz mediante la NM, el transporte en la planta vecina por el xilema hasta las partes donde se activarán las defensas. /// Un estudio expuso un grupo de plantas de tomate a un hongo patógeno (*Alternaria solani*) y se midió la respuesta en otro grupo conectado por hongos AM (*Glomus mossea*). Las plantas enfermas fueron selladas dentro de bolsas de plástico para evitar una comunicación aérea. Se encontró que las plantas sanas comenzaron a producir enzimas de defensa (peroxidasa, quitinasa, gluconasa, lipoxigenasa). La velocidad de respuesta supone una conexión química y eléctrica a una velocidad de un centímetro por segundo. /// Un trabajo encontró que la defoliación del Abeto Douglas (*Pseudotsuga menziesii*) incentivó las defensas del Pino Ponderosa (*Pinus ponderosa*). Ambos estaban conectados por la red NM y el resultado

fue una mayor producción de enzimas de defensa. Es probable que la dispersión de las señales beneficie al hongo porque es una autoprotección contra la pérdida de huéspedes sanos. El hongo se beneficia manteniendo a su red de huéspedes en buen estado físico.

La red NM como memoria. Se sabe que los exudados de las raíces son específicos de cada planta. Puede identificar a un individuo o diferenciar el origen de la población (parentesco). Los exudados generan respuestas dinámicas, que pueden ser asimétricas (donante-sumidero) o alternativas (ahora donante, luego sumidero). /// Un estudio trabajó con un pino (*Pinus contorta*) y un escarabajo predador. Se encontró que los exudados en el suelo además de compartirse afectan a las plantas futuras. Las plantaciones posteriores en el mismo suelo tuvieron una biomasa reducida. Esto significa que hay una conexión entre las generaciones y que se mantiene en los simbiontes fúngicos. Este ejemplo, donde se impide el crecimiento de otra planta (amensalismo), muestra que la red NM puede servir como mensajero para la guerra bioquímica entre plantas. Una misma red NM puede usarse para fines benéficos o para la confrontación.

La red NM para el transporte. En la rizósfera participan entes sociales trabajando en red y compartiendo recursos (elementos y compuestos químicos). El transporte se hace por el floema (desde las hojas a la raíz) y xilema (desde la raíz a las hojas). El carbono y nitrógeno pueden viajar contenidos en aminoácidos simples. /// Se cree que los intercambios de recursos entre plantas ocurren como fuente-sumidero. Las plantas en buen estado son la fuente (donante) de compuestos y las plantas empobrecidas son el receptor (sumidero). Lo mismo vale para los otros compuestos que viajan desde la zona de alta concentración a la de baja concentración. El transporte parece estar impulsado por el gradiente de presión entre la fuente y el sumidero. En las plantaciones forestales de monocultivos debería cuidarse de no alejar los árboles tanto como para desconectar las redes comunales, disminuyendo los mecanismos de resiliencia. Es una economía cooperativa sumergida en el suelo que asegura una mejor salud, una fotosíntesis más eficiente y una mayor capacidad de recuperación. /// En un estudio de campo se encerraron las copas de abetos de 120 años y 40 m de alto en Basilea (Suiza). La única forma de conexión fue mediante la red de filamentos NM. Se alimentó a las hojas con CO_2 marcado con menor cantidad de carbono C-13 que el normal atmosférico. Luego, se rastreó el recorrido mediante un espectrómetro de masa atómica. Se detectó el carbono marcado en los árboles vecinos, aunque no recibieron el CO_2 marcado. Esto incluyó árboles de otras especies. Se encontró que la conexión tenía un radio de 30 m. Los árboles más viejos estaban en el centro de la red (hub), con hasta 47 conexiones a otros árboles. En algunos trabajos se midieron tiempos de tres días para el recorrido total desde la hoja de un árbol hasta la hoja del otro.

4.4.4. Conducta en la rizósfera: menú de estrategias

Redes NM para el comercio. Cada organismo coopera y compite dentro de la red de micorrizas, de forma que en lugar de un mutualismo cooperativo parece funcionar como una economía de mercado capitalista. La competencia entre árboles hace que se exporte más carbono a los hongos que más nutrientes proporcionan. Lo interesante es

que el área de intercambio es muy pequeña y selectiva con el organismo bajo escrutinio. Tener múltiples socios genera competencia entre los mutualistas, donde cada individuo intercambia carbono por nutrientes para maximizar los beneficios. Desde la perspectiva del ecosistema, el comercio entre hongos y raíces se lleva todos los nutrientes del bosque. /// Un estudio trabajó con diversos hongos y una leguminosa (*Medicago truncatula*). A la planta se le proveyó CO_2 con carbono pesado (C-13) y se realizó el seguimiento en el ARN de los hongos. Se encontró que la planta entregó más carbono a las especies de hongos que más fósforo entregaron. /// En otro trabajo las plantas de ajo silvestre se colocaron con raíces divididas en dos macetas aisladas. La entrega de carbono por parte de la planta fue proporcional al fósforo recibido del hongo. No se trata de un "castigo" de la planta ya que el hongo no parece necesitar del carbono de la planta y puede sobrevivir por sí mismo.

Los ajustes de la estrategia. En la rizósfera las plantas pueden cambiar de especies de hongos o bacterias siempre que hagan el mismo trabajo. Otras abandonaron la relación simbiótica para conquistar terrenos inhóspitos (plantas carnívoras en terrenos anegados). /// Un estudio filogenético de la simbiosis entre raíces y hongos indica que se ganó una sola vez y se perdió unas 25 veces. Una de las causas es que cuando dos especies cooperan, una puede ser "favorecida" de forma que termina dañando a la otra. Los hongos pueden alterar la fisiología de las plantas y su capacidad para obtener recursos, de forma que las plantas están obligadas a comerciar. Es decir, si el hongo monopoliza un recurso, obtendrá un mejor intercambio. La cooperación tiene un lado oscuro: aunque estén cooperando todavía están cuidando sus propios intereses. Con el aumento del CO_2 por el cambio climático, aumentará la fotosíntesis y se volverá más evidente la limitación de nutrientes. /// Un estudio en los bosques boreales (Suecia) donde el suelo tiene escasos nutrientes mostró que la causa de la falta de nutrientes son los hongos. Los hongos de la raíz transfieren menos nitrógeno a los árboles cuando los nutrientes son escasos que cuando abundan en el suelo. Esto mantiene a los árboles dependientes de los hongos. /// Un estudio de redes de hongos AM encontró que las plantas de lino donaron poco carbono mientras recibían el 94 % del nitrógeno y fósforo desde la red MN. Pero, la planta de sorgo invirtió mucho carbono y obtenía pocos nutrientes. Cuando ambas fueron cultivadas juntas, la productividad aumentó por encima de los valores de cuando estaban aisladas. Esto sugiere que hay beneficios que no son bien interpretados por el momento.

Redes NM para el parasitismo. Se llaman micotróficas a las plantas que no producen su propio alimento y sobreviven de material vegetal muerto y en descomposición. No hacen fotosíntesis y obtienen los nutrientes de los hongos (género *Armillaria*). El hongo digiere las plantas muertas y la planta micotrófica absorbe los nutrientes del hongo. La planta micotrófica es un parásito de los hongos, lo que en cierta medida cierra las distintas alternativas de cooperación y traición. La gran diversidad de estas plantas hace suponer que son evoluciones convergentes desde plantas fotosintéticas con conexiones a hongos micorrízicos. /// Si el pasaje del mutualismo al parasitismo implica la pérdida de la capacidad de fotosíntesis, entonces se convierte en un camino sin retorno. Pero, una dependencia tan fuerte las vuelve sensibles a la destrucción del ambiente. Se han evaluado unas 40 líneas evolutivas en este sentido. Un tipo de orquídea

(*Lecanorchis tabugawaensis*) obtiene los nutrientes parasitando a los hongos. Otra planta (*Thismia neptunis*) evita la luz, vive bajo tierra y se alimenta desde los hongos del suelo. Hay unas 500 especies de "plantas subterráneas". Esta simbiosis las llevó a perder las hojas y clorofila y a obtener el alimento de otras plantas mediante la red de hongos. A este tipo de plantas solo se las ve cuando florecen, unas pocas semanas al año. Se las supone raras y quizás en peligro de extinción.

El altruismo fase superior del egoísmo. Debido al uso de la redes NM una planta sostiene a hongos que proporcionan nutrientes o señales de defensa a plantas vecinas y competidoras. ¿Qué razón hay para hacer esto? Una explicación es que, si la distancia de dispersión de las semillas de los árboles es limitada, hay un alto grado de relación entre los árboles vecinos. Esto se puede estudiar dentro de la selección de parentesco, donde el altruismo tiene ventajas para la persistencia de los propios genes (la fase de egoísmo). Esta es la aptitud inclusiva, donde es bueno beneficiar a un vecino con genes compartidos, siempre que el costo no sea demasiado alto. Hay otro argumento basado en el beneficio de mantener una red de hongos si es sostenida por varios árboles en distinto momento. Las especies de hongos generalistas pueden evolucionar más rápido que los árboles y ofrecen seguridad frente a la incertidumbre y variabilidad. Los estudios de comunidades mixtas y de monocultivos muestran que las redes mixtas corren menor riesgo para el hongo y su red NM. Es razonable que la evolución favorezca la reciprocidad.

Un altruismo por interés. /// Un trabajo con Abeto Douglas (*Pseudotsuga menziesii*) formó 160 parcelas aisladas que contenían árboles viejos como "donantes", con semillas y plántulas. Las plántulas y semillas se plantaron aisladas mediante mallas de diferentes tamaños de poros para controlar la red de hongos MN. Los árboles más viejos fueron alimentados con isótopos (C-13 y N-15) para cuantificar la transferencia de recursos. Luego de dos años, los resultados indicaron que las semillas cultivadas sin malla (conectadas a la NM) tuvieron mayor supervivencia y recibieron más cantidad de carbono y nitrógeno. /// Otro trabajo siguió a parientes cercanos y vecinos no relacionados. Se encontró una mayor colonización de micorrizas entre vecinos cercanos, con mayores niveles de micronutrientes y el doble de carbono transferido. También se midió que los árboles donantes tenían algún control sobre a quién y cuánto carbono entregar. Los abetos transferían más carbono y nitrógeno a las plántulas vecinas donde el árbol donante era más grande o las plántulas receptoras tenían una mayor demanda. Por ejemplo, el abeto transfería carbono al Abedul (*Betula papyrifera*) en un momento del año, el cual se lo devolvía al abeto en otra época del año.

Relaciones de privilegio. Los bosques tropicales poseen pequeños manchones con una especie dominante que suma el 50 % de los individuos. La causa podría estar en una relación de privilegio dentro de la NM. /// Un estudio trabajó con un árbol (*Oreomunnea mexicana*) que está en peligro de extinción, pero en ciertos parches es dominante en México. En el suelo la red NM incluye hongos AM (son internos y aportan fósforo) y EM (son externos y aportan nitrógeno). Los EM cooperan con solo el 6 % de los árboles y dominan los parches de bosque con baja biodiversidad. En el estudio se testearon tres hipótesis sobre la razón de la abundancia de especies. (1) Podrían ser capaces de

resistir los hongos patógenos específicos de estas áreas forestales. Pero no fue así, porque se encontró que sufrían más las infecciones de patógenos. (2) Podría ocurrir que los árboles maduros apoyaran a las plántulas cercanas con el aporte de azúcares mediante la red de hongos EM. Pero no se encontraron evidencias de esta cooperación. Las plántulas que fueron aisladas de los hongos EM crecieron mejor que el resto. (3) La disponibilidad de nitrógeno dentro y fuera de los parches de baja diversidad podría ser diferente. Esta parece ser la causa, ya que se encontró que los parches tenían menos cantidad de nitrógeno inorgánico, lo que afectó a las otras especies. Los isótopos de nitrógeno mostraron que los hongos lo comparten con el árbol dominante bajo estudio, en tanto privan a otras plantas del suelo de este nutriente.

La triple simbiosis. Las asociaciones de bacterias y hongos AM son sinérgicas con las plantas. Un 80 % de las plantas forman simbiosis con los hongos AM (*Glomeromycota*) y muchas también forman nódulos con bacterias fijadoras de nitrógeno. /// Los hongos de las semillas y hojas (*Hypocreales* y *Xylariales*) tienen una historia evolutiva compartida con las bacterias endosimbiótica en las hifas de los hongos. Los análisis filogenéticos muestran que siete phylum de bacterias forman simbiosis en el interior de las hifas. Las bacterias pueden modificar los fenotipos fúngicos, alterar el sustrato, regular la expresión genética y la producción de metabolitos. Por ejemplo, un hongo (*Rhizopus microsporus*) puede albergar a una bacteria (*Burkholderia rhizoxinica*) que produce virulencia y enferma a la planta de arroz. Si se elimina la bacteria, el hongo pierde la virulencia y la capacidad de producir esporas asexuales. El estudio del ADN mostró que algunas bacterias simbiontes de hongos pueden absorber nutrientes de ellos, por lo que compiten con la planta. perturba la triple simbiosis. Cuando se agrega nitrógeno al suelo en forma artificial (fertilización) se produce un pico de actividad trófica, que acelera la liberación de carbono del suelo y ayuda a degradarlo. En 1961 se usaban 8,6 kg/ha de fertilizante nitrogenado, pero en 2006 pasaron a ser 62,5 kg/ha. Los experimentos realizados en 25 pastizales de todo el planeta (proyecto *Nutrient Network*) encontraron que la adición de nutrientes favorece a las bacterias de crecimiento rápido y disminuye la abundancia de los hongos simbiontes con las plantas del pastizal.

4.4.5. Estudios de casos

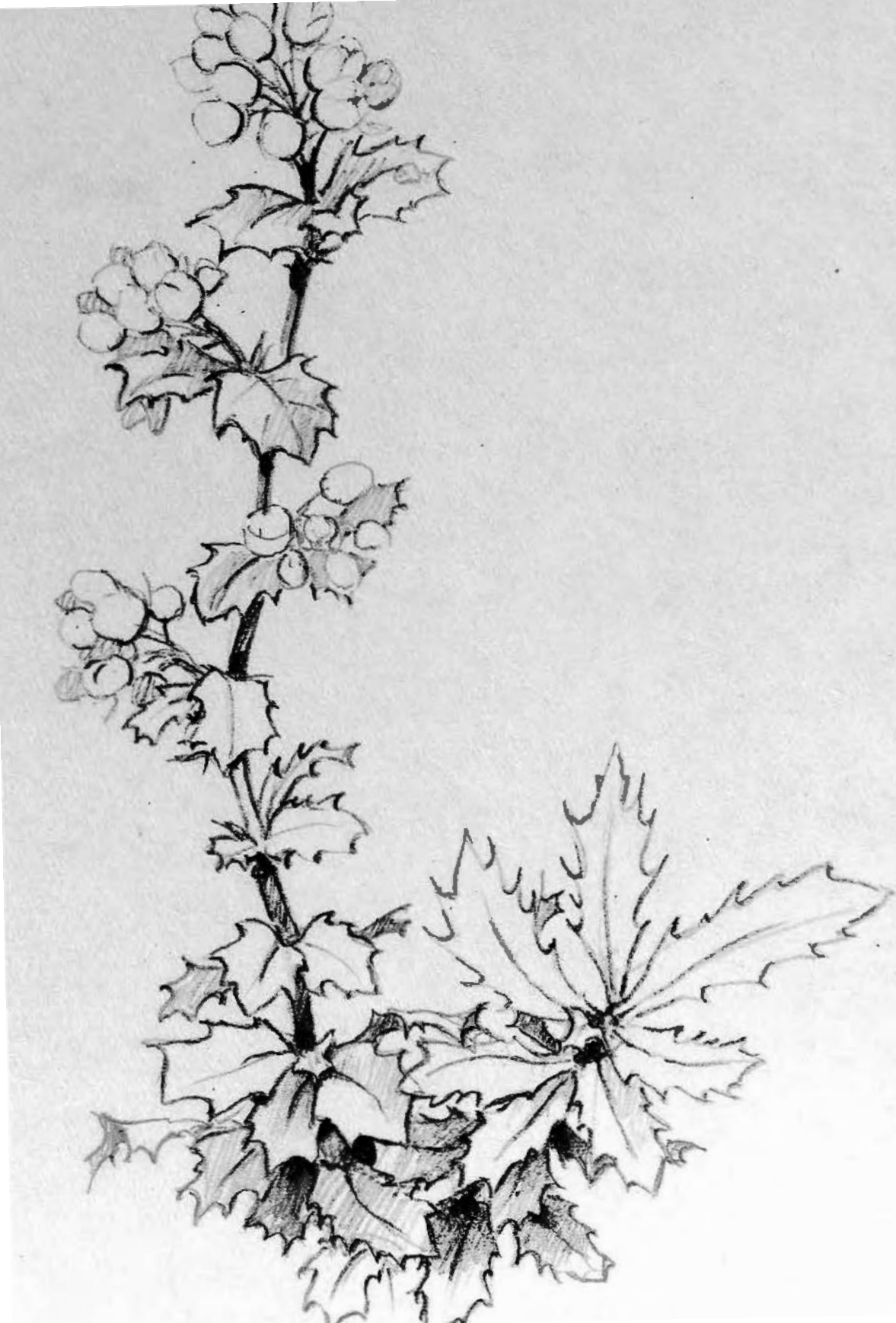
Los hongos de la Roya. La agricultura es especialista en volver global un problema local. /// En el 2012 una epidemia del hongo Roya de Café (*Hemileia vastatrix*) se esparció en el Caribe: produjo pérdidas en la cosecha de café del 70 % (Guatemala). La roya es un hongo que ataca a las hojas y se conoce desde 1865 en África; en 1970 estaba en Brasil y en 2005 estaba en el resto de los productores de café. Se volvió global para el café arábica, que es el 70 % de la producción global de café. Los arbustos pueden ser tratados con químicos, pero se tardan años para que la planta se recupere. Como la roya no sobrevive por debajo de los 10 °C, los caficultores se trasladan más arriba en las montañas buscando un clima más frío y seco. El humus de lombriz (vermi-

compost) contiene ácidos húmicos (principal componente de las sustancia húmicas), lo que mejora el suelo y la resistencia a la infección de la roya. /// En otro ejemplo, el hongo sudamericano Roya de Trigo (*Puccinia striiformis*) llegó a Bangladesh y la India produciendo pérdidas totales en 2016. El hongo infecta las cabezas de trigo y evita la producción de semillas. No hay resistencia natural a esta enfermedad y los fungicidas no son eficientes por el desarrollo de resistencia en el hongo. El hongo estuvo aislado en Argentina y Brasil hasta el 2011. Entonces tuvo una mutación en una proteína que es reconocida por el trigo que genera una defensa. Esta mutación le permite al hongo escapar a la resistencia del trigo. /// Otro hongo de la Roya (*Puccinia monoica*) infecta a la planta soporte y transforma las hojas en pseudoflores de color amarillo brillante. Son flores falsas que están cargadas de células fúngicas y atraen a los polinizadores y propagan la enfermedad. Lo mismo ocurre con bacterias parásitas (fitoplasmas) que convierte a las flores en brotes de hojas porque sus pétalos son verdes. Esto esteriliza a la planta, pero la mantiene viva, con lo que alimenta a las bacterias y atrae insectos chupadores de savia que funcionan de vectores para propagar las bacterias. Un estudio encontró que las bacterias pueden manipular a sus anfitriones mediante una proteína (SAP54) que interactúa con otra proteína de la planta (RAD23). Esto impide la eliminación de desechos de la célula vegetal. Las bacterias controlan a las plantas e insectos con la misma proteína, lo que muestra la relación entre los sistemas de protección vegetal y animal.

El hongo del Mío-Mío. El General Juan Lavalle contaba con una fuerza de caballería muy experimentada en batallas contra Brasil (batalla de Ituzaingó), lo que le daba cierta ventaja. En el año 1829 se enfrentó a Estanislao López cerca de Buenos Aires (localidad de Carrizales). López estaba en inferioridad de condiciones, pero eligió el lugar de la batalla esperándolo en campos que contenían plantas de Romerillo o Mío-Mío (*Baccharis coridifolia*). Se trató de una emboscada vegetal. Estas plantas son tóxicas y para que no pastaran los caballos, López les colocó morrales. En cambio, los caballos de Lavalle pastaron en la zona y unos 600 amanecieron muertos. El regimiento unitario de Lavalle, aunque superior en número y armamento a los federales de López, fue diezmado. Hoy el Mío-Mío está en el noreste de Argentina. La planta no es venenosa, pero forma simbiosis con un hongo nocivo (género *Myrothecium*). El hongo produce un compuesto (tricoticenos roridina) que se transforma en un tóxico (baccarina) en la planta. En el siglo 19 a la planta se la conocía como "Piume" (en la lengua pampa) y se la usaba para curar "manqueras en los pingos mezclando tiernos brotes con grasa, formando una pasta que untaban en zona afectada del caballo." También se lo usó para bañar a las ovejas en agua con Mío-Mío y eliminar la sarna.

El hongo Armillaria. El organismo vivo más grande conocido es un hongo de la especie *Armillaria ostoyae* que lleva 21 Ma de evolución. El ejemplar más grande tiene unos 2 km de superficie, pesa 400 toneladas y está en Oregón. El hongo creció de un solo individuo y tiene entre 1.900 y 8.650 años de vida. El límite superior es el final de la última era glacial (11.000 años). Las mutaciones genéticas acumuladas por el hongo son muy bajas, lo que puede ser

consecuencia de la reparación del daño del ADN o por tener una tasa de división celular muy lenta. Cuando las hifas encuentran árboles débiles, los colonizan por sus raíces, los matan y procesan. El hongo Armillaria puede reabsorber las sustancias que exudan las raíces, anticipándose a otros competidores. Cuando estos aparecen puede crear un ambiente químico intolerable para ellos.



5

Una revaluación de las plantas



5.1. Conducta: plantas en movimiento

5.1.1. Respuesta a la luz y el ciclo solar

"The Power of Movement in Plants" libro de Charles Darwin-1880.

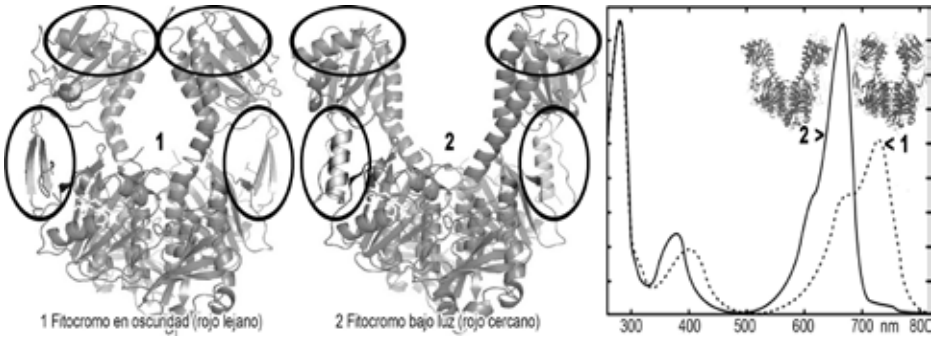
1. LA DETECCION DE LA LUZ

Los tropismos (movimiento tropical) se refieren a los ajustes en respuesta a un estímulo ambiental. Las plantas son capaces de detectar y responder a más de 15 variables ambientales (luz, humedad, gravedad, temperatura, estructura del suelo, nutrientes, microbios, herbívoros, señales químicas, toxinas, sonidos, etc.). El tropismo puede ser positivo (crecimiento hacia la señal) y negativo (opuesto a la señal). Así, las raíces siguen un fototropismo negativo y un gravitropismo positivo, pero también responden a la humedad (positivo) y salinidad (negativo), presión y dureza, volumen, nutrientes (nitrógeno, fósforo), moléculas químicas (toxinas, plantas vecinas) y microbios (bacterias, hongos, nematodos, etc.).

El fototropismo. Para responder a la luz se requieren proteínas que reaccionen con la radiación solar y cambien de estado (fototropinas, fitocromos, criptocromos, etc.). Por ejemplo, el fotodetector más conocido es el pigmento Clorofila que detecta la luz azul y roja, reflejando la luz verde (color de las hojas) e infrarroja cercana. /// Las plántulas germinadas en la oscuridad (muy por debajo del suelo) se convertirán en brotes largos y pálidos, en busca de la luz. Una vez que acceden a la superficie cambian en forma irreversible el crecimiento al impulsado por la luz. Se encontró que la causa es la pectina, un componente de la pared celular, que muestra un cambio químico entre ambos estados (más grupos metil-carboxiéster y menos acetilación). Este cambio en la pectina puede ser la señal que impulsa el pasaje del gravitropismo al fototropismo. /// Si bien las plantas no "ven", hay evidencias de que pueden tener cierta percepción. Una cianobacteria (género *Synechocystis*) utiliza todo el cuerpo celular como una lente para enfocar la fuente de luz en la membrana celular. No se sabe su utilidad, pero actúa como la retina de los ojos. En Arabidopsis se encontraron proteínas relacionadas con las manchas oculares de las algas verdes. Estas proteínas se encuentran en estructuras (plastoglóbulos) que dan a las hojas de otoño sus matices rojo y naranja.

Crecimiento y fototropismo. /// Un estudio simuló vegetación para un experimento con plantas (*Potentilla reptans*). Al cambiar la altura y densidad de la vegetación se presentaron distintos escenarios de competencia entre plantas. Cuando estaban con vecinos de alta densidad lateral, elegían superarlos en elevación. Con vecinos que no eran superables en altura, trataban de superarlos en forma lateral. Pero si los vecinos no eran superables en elevación y densidad, mostraron mayor tolerancia a la sombra. Las plantas pudieron evaluar la densidad y capacidad competitiva de sus vecinos y adaptar sus respuestas.

(1) Fototropinas. Estas proteínas están en la membrana celular, absorben la luz azul y se activan cambiando de forma. En un tallo en crecimiento se forma un gradiente de fototropina entre el lado de la luz y la sombra. Esto activa la producción de otra hormona



511. Proteínas sensibles a la luz. Los fitocromos son un grupo de proteínas que cambian el plegado (izquierda) cuando se encuentra en la oscuridad (p.e., recepción de radiación en el rojo lejano en el dosel del bosque) y cuando recibe luz roja. A la derecha se muestra el diagrama de sensibilidad de los fitocromos en cada uno de los estados.

(auxina) en una proporción de gradiente inverso (la auxina se concentra del lado de la sombra). La auxina elonga las células, abre los estomas, aumenta la fotosíntesis y la planta se flexiona hacia la luz. Así el tallo y las hojas siguen al ciclo solar. /// Los trabajos con la hierba Arabidopsis mostraron que las plántulas jóvenes alargan el tallo antes del amanecer, lo que se controla con una proteínas (PIF) que se acumula dependiendo de la luz solar. La luz degrada las proteínas durante el día y se acumulan dentro de la célula por la noche. Es un ciclo sinusoidal diario (cicardiano) que promueve el crecimiento del tallo.

(2) Fitocromos. Estas proteínas están conectadas a colorantes químicos que absorben la luz roja. Cuando se activan cambian de forma, lo que permite "apagarse" al final del día y "encenderse" con la luz roja del amanecer. Una proteína (phy3) en condiciones de poca luz en el suelo forestal, absorbe la luz roja y azul para la fotosíntesis. De esta forma pueden "sentir" cuando están a la sombra (bajo el dosel). Los fitocromos obtienen información de cambios en la dirección, intensidad, duración y longitud de onda de la luz. Esta información se usa para la floración, germinación y el desarrollo de las plántulas.

(3) Criptocromos. Estas proteínas trabajan con luz azul y ultravioleta UV. Son muy antiguas ya que se encuentran en plantas y animales. Son similares, aunque cambiaron su función desde las bacterias ancestrales. Están involucradas en el control de los ritmos circadianos, la germinación e incluso en la detección del campo magnético (aves y mariposas migratorias). /// En las aves se encontraron cuatro criptocromos en la retina. Las Cry1 y Cry2 siguen un patrón rítmico diario involucradas en el reloj circadiano. La Cry4 es una proteína muy constante que cuando recibe la luz azul cambia la química influenciada por la dirección del campo magnético. En las aves, el nivel de concentración de Cry4 es mayor durante la temporada migratoria cuando necesitan orientarse por el campo magnético. Se expresa en una parte específica de la retina, por lo que la visión

y la detección del campo magnético están ligadas.

(4) Neocromos. Este fotorreceptor trabaja con niveles de luz tenues en la zona azul del espectro y es la clave del éxito de los helechos en el sotobosque. /// Un estudio trabajó con el genoma de 474 especies de plantas y algas. Se concentraron en las proteínas neocromo, fototropina y fitocromo. Se encontró que el neocromo evolucionó en forma independiente en las algas verdes y hepáticas hace 450 Ma. También se observó una reducción de alternativas de captación de luz desde los ancestros. /// Los estudios con helechos encontraron que la mayoría pertenece a una línea que surgió hace 250 Ma. Hace 180 Ma se produjo una transferencia horizontal de los genes de neocromos hacia los helechos. /// El registro fósil sugiere una disminución de diversidad en helechos hace 145 Ma, coincidente con el avance de las angiospermas. Pero un estudio del ADN de los cloroplastos (45 especies de helechos y 84 de angiospermas) muestra una explosión de diversificación de los helechos hace 100 Ma. Esta explosión de diversidad representa hoy el 80 % de las especies de helechos. Así que, en lugar de ser desplazados en forma definitiva por las angiospermas, parece que los helechos aprovecharon los nichos ecológicos a la sombra de las copas de los árboles con flor gracias a la proteína fitocromo phy3.

(5) Proteína UVR8. Para detectar los rayos UV, las plantas usan la proteína UVR8 (locus de resistencia a UV). Con esto generan una protección contra los UV mediante sustancias fenólicas. Las plantas que carecen de la proteína no pueden generar filtros solares protectores y son dañadas por los UV en verano. La exposición tolerable a los rayos UV produce cambios bioquímicos favorables: aumenta la resistencia a las plagas y enfermedades, mejora el color, sabor y aroma de las frutas, verduras y flores.

(6) Ficobilina. En el fitoplancton hay algas unicelulares complejas llamadas criptófitos (*Guillardia theta*) que se adaptaron para captar la luz verde. Se trata de un alga roja que se integró a otra alga. Así se adquirió la capacidad de realizar la fotosíntesis. Utilizan la clorofila verde, pero pueden también capturar la luz verde que la clorofila no detecta. La responsable es una proteína azul o roja llamada ficobilina que se encuentra en los cloroplastos. Después de la endosimbiosis entre algas, el genoma se redujo y se combinó entre ambas. Se modificaron el genoma, la fisiología y los compuestos bioquímicos.

2. EL MOVIMIENTO DE RESPUESTA

El caso del girasol. Algunas plantas muestran heliotropismo (seguimiento del movimiento del sol), una variante del fototropismo, pero solo para la luz solar azul. El movimiento en el Girasol (*Helianthus annuus*) es realizado por células en un segmento flexible debajo de la flor (pulvinus). En estas células se bombean iones de potasio dentro de los tejidos, lo que cambia la presión de turgencia y las células se hinchan. El heliotropismo en el girasol solo se observa en los brotes florales mientras crecen, permaneciendo inmóviles en la etapa madura de las flores. /// Un estudio identificó los genes que se expresan de uno y otro lado del sol, lo que justifica el movimiento. Hay dos mecanismos de crecimiento: una tasa básica en función de la luz disponible y otra controlada por el reloj circadiano e influenciada por la dirección de la luz. Este segundo mecanismo hace que el tallo crezca con un balanceo este-oeste. Durante el día, el lado que mira al este se alarga más (se mueve al oeste). Por la noche se compensa. /// Un estudio hecho en Argentina encontró que las

plantaciones del girasol utilizan una estrategia de inclinación alternada por filas. Esto es más evidente en campos muy densos con 10-14 plantas por m^2. El patrón comienza temprano en el crecimiento, cuando una planta "pionera" se inclina unos 10° desde la vertical para escapar de la sombra de un vecino. Esto obliga a las vecinas a inclinarse para escapar de la sombra. Así, se forma una ola que se propaga hacia el exterior. Cada planta pionera crea una ola. Se encontró que los rendimientos en semillas fueron 25 a 50 % más altos en las plantas inclinadas que en las verticales. Esto sugiere que la inclinación les permite hacer un mejor uso de la luz disponible. Este rasgo tiene una base genética ya que diferentes tipos de girasol tienen diferentes inclinaciones. /// En experimentos con girasoles se los sometió a diversas pruebas en campo y macetas, al aire libre e invernaderos, libres de moverse o estacados. Como resultado, los que podían seguir al Sol crecieron más. Los girasoles estacados tenían menor biomasa y área foliar. Cuando se las encerró en invernadero con luz inmóvil continuaron moviéndose durante unos días. Luego se adaptaron a seguir un movimiento solar simulado. Podían seguir un ciclo circadiano de 24 horas, pero no seguían uno de 30 horas.

La ola de calcio. El aminoácido Glutamato es usado en las células nerviosas animales para comunicarse. Cuando un célula nerviosa se excita (p.e., por una herida) se libera glutamato y se genera una ola de iones de calcio en las células adyacentes. La onda viaja por la siguiente célula nerviosa y se propaga a larga distancia. /// Los estudios con Arabidopsis muestran que cuando se produce una herida en una hoja, también se genera una ola de calcio. La ola parte desde la herida y se propaga en todas direcciones abarcando a otras hojas cercanas. Aunque no existe un conductor como las neuronas, el glutamato desencadena una ola de calcio que se propaga mediante canales con receptores extracelulares. Resulta interesante que se usen mecanismos similares en animales y plantas para señalizar un evento. Esto señala hacia un origen común, o una convergencia o muestra la falta de alternativas.

Las plantas se anestesian. Las plantas responden a los estímulos, pero también pueden ser anestesiadas mediante sustancias químicas (dietiléter, cloroformo, halotano, isoflurano, etc.) /// Un estudio aplicó anestésicos a diversas plantas y encontró que en una hora las plantas quedaron inactivas. Una planta carnívora atrapamoscas fue incapaz de reaccionar al estímulo de un insecto. La anestesia provoca la pérdida de propiedades físicas de la membrana celular tanto en animales como en plantas. /// En un estudio con una planta carnívora atrapamoscas se monitoreó el potencial de acción de la membrana y se observó que el gas dietiléter los eliminó. Esto sugiere que la bioelectricidad y los potenciales de acción impulsan los movimientos de las plantas como en los animales. /// Otro estudio con células de la raíz de Arabidopsis colocadas bajo anestesia (dietíléter y lidocaína) encontró que se afectó el reciclaje de las vesículas en las membranas.

Las plantas duermen. Linneo observó que las flores en un sótano oscuro continuaban abriéndose y cerrándose (ciclo día-noche) y Darwin registró el movimiento durante la noche de hojas y tallos y lo llamó "el sueño". Los movimientos de sueño son circadianos, gobernados por la luz y motorizados por el bombeo de agua (raíces-hojas). El movimiento de relajación (sueño) de las ramas ocurre por la noche. En las leguminosas se demostró que si no duermen se marchitan en varios

días y pierden las hojas. Es la consecuencia importante del insomnio aun en las plantas. /// Un estudio midió el movimiento del sueño en abedules usando fotografía mediante escaneo láser. Se evitó la fotografía para no iluminar a los árboles, lo que podría afectar el resultado. Además, se realizó en noches tranquilas para evitar los efectos del viento y en el equinoccio para asegurar una longitud similar de la noche. Se midió en Finlandia y Austria. Los resultados mostraron que todo el árbol se inclina durante la noche (cambio de posición de hojas y ramas). Son movimientos pequeños (unos 10 cm en árboles de 5 metros de altura), pero resultan sistemáticos. Las hojas y las ramas caen poco a poco, con la posición más baja un par de horas antes del amanecer. Por la mañana, los árboles vuelven a su posición original en unas pocas horas. No se sabe si fueron "despertados" por el sol o por su propio ritmo interno. El efecto de caída es causado por la pérdida de la presión interna del agua dentro de las células de la planta (presión de turgencia) que es influida por la fotosíntesis. Las ramas y tallos de las hojas son menos rígidas y más propensas a la caída por su propio peso. La fotosíntesis se detiene en la oscuridad y las ramas se inclinan. Durante el día, las ramas y hojas están en ángulo superior lo que permite atrapar más luz solar y reducir el sombreado sobre hojas inferiores. /// Otro estudio usó láser para escanear 22 especies de árboles en condiciones sin viento y sin luz. Se midió el movimiento de las copas por la noche. En siete especies, las ramas se movieron en ciclos de tres a cuatro horas. Se encontró que el bombeo de agua lleva un ritmo de algunas horas. Es decir, no solo responden a la evaporación en las hojas para "tirar" el agua hacia arriba. Sino que, además, hay un bombeo activo por etapas entre secciones. Esto produce un ahorro de energía ya que debe superarse la presión hidrostática de una sección y no el total del árbol. Se sugirió que el tronco puede exprimir suavemente el agua, empujándola hacia arriba en el xilema. Esto estaría apoyado por mediciones que muestran que los troncos pueden encogerse por la noche en 0,05 mm.

5.1.2. Respuesta al tacto y sonido

La sensibilidad al tacto. Para algunos la sensibilidad de las plantas a la energía acústica debe considerarse en un contexto ecológico. Se trata de sonidos de insectos, del agua, del viento. La audición funciona de forma muy parecida al sentido del tacto. Las plantas interactúan con el contacto de animales. Por ejemplo, las plantas carnívoras de jarra reflejan la ecolocalización de los murciélagos. /// Un estudio encontró que muchos de los genes que se activan en respuesta a las heridas lo hacen también al tacto. Se trabajó con variantes de Arabidopsis que no podían producir jasmonato y se las sometió al doblaje suave de las ramas varias veces al día. Las plantas que no producían jasmonato no modificaron el crecimiento. Pero, en las plantas normales se retrasó la floración, los tallos florales eran más cortos y los grupos de hojas eran más pequeños. Las plantas que fueron tocadas tenían heridas más pequeñas por infección de hongos y las larvas de la polilla que se alimentaban de las plantas crecían menos. Cuando se trabajó con plantas que producían jasmonato en forma permanente, eran más resistentes a las plagas, incluso crecían mejor, aunque no se tocaban. /// En Arabidopsis se encontró que al menor contacto se activa una respuesta defensiva genética. A los 30 minutos

de ser tocado, el 10 % del genoma está alterado y si se repite el contacto el crecimiento de la planta se reduce hasta el 30%.

(1) Sonidos en el suelo. Una posible fuente de energía acústica es la comunidad de artrópodos. Son unas 200.000 especies de insectos que se comunican usando vibraciones del sustrato para localizar parejas, atraer mutualistas o explotar los recursos de las plantas. /// La tecnología de sensores piezoeléctricos permite escuchar los sonidos del suelo, se necesita escuchar sin interferir. Las mediciones indican que hay ondas elásticas entre 1 y 100 kHz (kilo Hertz). Las ondas sonoras ocurren cuando los granos pequeños se mueven o se frotan entre sí o cuando se forman pequeñas grietas en el suelo. La amplitud del sonido es muy baja, pero la "firma" se puede atribuir a una fuente específica. Por ejemplo, los gusanos se mueven rápido y en forma irregular. Los insectos herbívoros masticadores producen vibraciones que son detectadas por los insectos carnívoros cazadores. Las vibraciones de las lombrices verdes llegan a las chinches depredadoras que están a 50 cm de distancia. Las raíces de las plantas de soja pueden detectar estos sonidos y quizás también los pueden interpretar.

(2) El sonido del agua. /// Un experimento colocó plantas de guisantes en macetas con forma de Y invertida. Un brazo se colocó a un tubo donde fluía el agua y el otro tenía tierra seca. Las raíces crecieron hacia el brazo con el fluido, aunque no fuera accesible. Las plantas lograron detectar la presencia de agua aunque el único indicador fuera el sonido. Cuando se les ofreció el tubo de agua y suelo humedecido, las raíces eligieron el suelo con humedad garantizada. /// En otro estudio se concluyó que las raíces de las plantas de maíz que crecen en el agua producen "clics". Cuando se reprodujeron sonidos similares, las raíces de las plantas se inclinaron hacia la fuente. El sonido tiene ventajas sobre la señalización química: se propaga más rápido, recorre distancias más grandes, y se puede generar con menos costos de energía. El problema es determinar los mecanismos sensoriales. Si pueden interpretar sonidos del agua, quizás también puedan interpretar sonidos asociados a la sequía.

(3) El sonido de la sequía. /// Un estudio registró vibraciones ultrasónicas procedentes de pinos (*Pinus sylvestris*) y robles (*Quercus pubescens*) durante una sequía en busca de algún sonido identificatorio. Las vibraciones pueden ser útiles como indicador de futuras condiciones secas. Se encontraron ruidos ligados al colapso de las columnas del xilema, por pérdida de continuidad del agua y las tensiones internas (cavitación). Se midieron registros de 20 Hz de frecuencia. Se encontró que estaban relacionados con las condiciones en el aire y suelo, las tasas de flujo de savia y las fluctuaciones del radio del tallo. Estas señales pueden ser causadas por la respiración en las hojas y el crecimiento, que requieren el aporte de agua. Si la humedad en las raíces no es suficiente la comuna de agua en el xilema se corta y el tubo puede colapsar y quedar inutilizado.

(4) El sonido de los insectos. /// Si a la hierba Arabidopsis se la expone a vibraciones, produce más defensas químicas (glucosinolato y antocianina). Los estudios encontraron que pueden distinguir entre vibraciones de insectos (sonidos de masticación) y las ambientales (viento y canto de insectos). Un experimento colocó orugas sobre Arabidopsis y se midió el movimiento de las hojas mediante laser. Luego, se reprodujeron grabaciones de vibraciones en otras plantas. Las plantas que habían sido

expuestas a las vibraciones producían más sustancias químicas repulsivas para las orugas (aceite de mostaza). Lo que sorprendió fue que las plantas expuestas a otras vibraciones (viento suave o sonidos de insectos) no aumentaron sus defensas químicas. Esta selectividad a la hora de distinguir entre diferentes fuentes permite una respuesta más eficiente.

(5) El sonido de los vecinos. /// Un estudio trabajó con semillas de Pimiento (*Capsicum annuum*) en placas de Petri colocadas en círculo alrededor de una maceta con Hinojo (*Foeniculum vulgare*). El hinojo libera sustancias químicas en el aire y el suelo, las que ralentizan el crecimiento de otras plantas. Como era de esperar, las semillas del pimiento germinaron más lento. Luego se encerró el hinojo impidiendo la comunicación química, y para sorpresa las semillas brotaron más rápido de lo normal. Es posible que el sonido alertara de la presencia del hinojo y como no había señales químicas, las semillas pudieron reaccionar anticipando el crecimiento. En otro experimento, se encontró que las semillas de pimiento que crecieron al lado de una planta de ají sellado también crecieron más rápido.

(6) El sonido del viento. Un caso parecido es la respuesta al viento. La detección de las fuerzas mecánicas en las plantas y los animales se hace con proteínas similares. Estos mecanorreceptores están integrados en las membranas celulares y, cuando son estimulados por la presión mecánica o la distorsión, permiten que los iones cargados crucen la membrana. Entonces se crea una diferencia en la carga eléctrica entre el interior y el exterior de la célula, que genera una corriente eléctrica. En general, la respuesta de la planta es la reducción del crecimiento.

(7) El sonido de los polinizadores. Otro indicio de que las plantas pueden "oír" proviene del fenómeno de "polinización por zumbido". /// Los estudios mostraron que una abeja que zumba en una frecuencia particular estimula la liberación de polen. Las vibraciones del sonido podrían desencadenar una respuesta mediante mecanorreceptores (estructuras delgadas y peludas). Esto pone en evidencia que la contaminación acústica puede afectar tanto a los animales como a las plantas. Por ejemplo, la abeja carpintera (género *Xylocopa*) es el único polinizador especializado en la planta Genciana (*Orphium frutescens*) en Sudáfrica. Esta flor solo abre los poros de sus anteras ante el zumbido especial de la abeja. Las flores no liberan el polen hasta no sentir las vibraciones de las abejas por lo que no producirá semillas cuando se cultiva como especie exótica.

5.1.3. Tropismos: humedad, temperatura, gravedad

1. REACCIÓN A LA HUMEDAD

Las raíces y la humedad. La hidrología del suelo es la fuerza que impulsa los patrones de desarrollo de las raíces. El crecimiento responde a la humedad, maximizando la absorción de agua y optimizando la exploración. Cuando el crecimiento del extremo de la raíz se ralentiza, la capacidad de detección de la humedad disminuye. La raíz solo identifica el agua cuando está tratando de extraerla. /// Un estudio recolectó semillas de Arabidopsis en 200 lugares de Europa y África. Se las hizo germinar y se las sometió a sequía. Como resultado se encontró que las semillas de Escandinavia y España desa-

rrollaron resistencia a la sequía extrema. En España se debe al ambiente semidesértico y en Escandinavia a que el suelo congelado crea condiciones de sequía. En las tierras altas bien drenadas, las raíces llegan hasta el nivel de infiltración de agua de lluvia y nieve. En las tierras bajas anegadas, las raíces permanecen superficiales. La combinación de crecimiento y sequías llevan a las raíces más profundo hasta la zona saturada sobre la capa freática. Las arquitecturas de las raíces son diferentes y diversas, lo que sugiere una explotación completa de los recursos subterráneos. /// Otro aspecto es cómo cambian las plantas ante el estrés hídrico. Un experimento uso láminas de plástico para reducir la lluvia en un espacio de media hectárea de bosque tropical. Se creó una estación seca más prolongada y con menos precipitaciones. Se encontraron diferentes estrategias entre las especies de árboles. Algunos cambiaron la anatomía de la madera desarrollando conductos vasculares más pequeños; una especie llegó a obstruir los conductos vasculares y otros encogieron los tejidos y produjeron hojas más delgadas.

Movimientos higroscópicos. Estos movimientos surgen del estrés producido por la falta o exceso de humedad en los tejidos. Una aplicación es el entierro de semillas provocado por enrollar o doblar aristas (*Erodium gruinum* y *Triticum turgidum*). Otro es la protección de las flores mediante la flexión de pétalos especializados (*Syngonanthus elegans*). Puede aplicarse para la liberación de esporas mediante cápsulas que se pliegan y se despliegan. Otro caso es la flexión de las escamas de semilla de piña, el movimiento de enrollamiento en las esporas de *Equisetum* o en los esporofitos del musgo. /// Un estudio en laboratorio especializado en aerosoles analizó a la Morera (*Morus alba*) cuando abre sus flores con un rápido soplo de polen amarillo. Se midió que se movían a velocidades superiores a Mach-0,5 (la mitad de la velocidad del sonido). Es el movimiento biológico más rápido observado.

La fitohormona ABA. En un invernadero las plantas se crían bajo una humedad alta (más de 85 % de humedad relativa), con lo cual mantienen los estomas abiertos. El problema surge cuando esta planta se lleva a otro ambiente. Las casas privadas tienen un nivel bajo de humedad, por lo que la planta debería cerrar los estomas para evitar la pérdida de agua. Esta falta de "adaptación" resulta en deshidratación. Uno de los responsables es el ácido abscísico (ABA) que participa del control de los estomas y la absorción de agua luego de la deshidratación. /// En Arabidopsis se encontraron 14 receptores que detectan ABA. En un experimento se aumentó la concentración de receptores y la planta pasó al "modo ahorro de agua", aunque el agua no escaseaba. Un problema es que ABA también desactiva la proteína TOR-quinasa lo que reduce el crecimiento. Es la clave del antagonismo entre el estrés y el crecimiento. Las proteínas ABA y TOR son antagónicas, un modelo de control muy popular entre las proteínas. Son pares de genes que se inhiben entre sí y "deciden" entre crecer o hacer reposo bajo estrés hídrico. Esto ocurre en la endodermis, una barrera semipermeable que limita las sustancias que entran en las raíces desde el suelo. La endodermis actúa como protector para evitar que una planta crezca en ambientes peligrosos. /// En otro estudio se encontró que ABA es también antagónico con el ácido salicílico SA (que protege contra patógenos). Para permitir una asignación eficiente de recursos, la activación de la defensa mediada por ABA amortigua la respuesta de SA.

Propagación del estrés. /// Un estudio trabajó con seis plantas de Arvejas (*Pisum sativum*) de forma que cada maceta contuviera las raíces de dos plantas diferentes. Sometieron a una maceta a condiciones de sequía y midieron los estomas como indicador de estrés. Unos 15 minutos tardó la planta estresada en cerrar sus estomas. Una hora después todas las plantas habían cerrado sus estomas. En el ensayo que funcionó de control se bloqueó el contacto entre raíces y los estomas permanecieron abiertos. Esto sugiere que el mensaje se propagó por las raíces. Los vecinos no estresados se comportaron como si estuvieran expuestos a la sequía y propagaron la señal hacia adelante. Cuando se extrajeron los exudados de las raíces de las plantas estresadas y se les aplicó a las plantas sin estrés, se observó la misma respuesta. El candidato para propagar la comunicación es la fitohormona ABA.

Estudios de casos. /// Un estudio sobre el arroz descubrió un gen (SD1) que cuando hay mucha agua (Iluvias) hace aumentar la altura de la planta. Cuando la planta de arroz está sumergida acumula etileno, lo que activa el gen SD1. La enzima SD1 cataliza la biosíntesis de giberelina que promueve el crecimiento vertical. El estudio encontró que esta característica evolucionó en un ancestro silvestre y que fue seleccionado durante la domesticación en ambientes de aguas profundas en Bangladesh. Al gen SD1 se lo conoce como el gen de la Revolución Verde del arroz. La pérdida de la función de SD1 asegura a la planta de arroz una altura corta, asignando más energía a la producción de granos. /// Otro estudio con Arabidopsis y la planta del tabaco, encontró que el Virus del Mosaico ayuda a enfrentar el estrés por sequía. Es posible que el virus produzca cambios en el metabolismo de las células y que esto aumente el nivel de ABA. En condiciones normales los virus se consideran patógenos, pero con sequía las consecuencias son benéficas. Además, se encontró que esta cualidad se transmite entre generaciones a través de las semillas.

2. REACCION A LA SALINIDAD

Las raíces y la sal. Las plantas detectan sabores como productos químicos solubles, por lo que gran parte del sentido del gusto está en las raíces rodeadas por suelo y agua. En cambio, el olfato está ligado a los gases que ingresan por los estomas en las hojas. /// Usando las raíces de Arabidopsis se observó cómo se ralentizó el crecimiento de la raíz a medida que se introdujo en una zona salina. El ácido Gaba (gamma-aminobutírico) en los animales funciona como un neurotransmisor, y en las plantas participan de los momentos de estrés (sequía, salinidad, virus, suelos ácidos o temperaturas extremas). Gaba regula el crecimiento de las plantas y parece probable que haya evolucionado en plantas y animales por separado. /// La quinua (*Chenopodium quinoa*) es un pseudo-cereal tolerante a las condiciones salinas originario de los Andes centrales. En condiciones de suelos salinos, los iones de sodio (Na^+) y cloruro (Cl^-) van desde la raíz, hacia las hojas nuevas y se almacenan en unas vacuolas en las vejigas de sal. Los iones deben superar varias barreras de membranas para lo cual se usan proteínas de transporte especializadas. El canal de sodio transporta la sal a la vejiga donde se almacena en alta concentración. Este mecanismo evita el reflujo de sodio. Los iones salinos atraviesan la membrana plasmática hacia el líquido intracelular (Citosol) de las vejigas salinas. El aumento de los niveles de cloruro de sodio en el citosol es tóxico para muchos procesos metabólicos. Por eso la quinua secuestra la sal en vacuolas cerradas

por membranas. En las gaviotas y otras aves marinas, la sal se acumula en glándulas sobre los ojos. Estas aves descargan la sal de las glándulas mediante las lágrimas. Pero en la quinua se acumula en las hojas que solo duran una estación (es una planta anual) y luego se descartan. Desde este punto de vista, las lágrimas y la pérdida de hojas tiene la función de descartar la sal acumulada.

3. REACCION A LA TEMPERATURA

La medición de temperatura. Las plantas tienen varias formas de medir la temperatura. /// Una forma se basa en el complejo (PRC2) que funciona en relación con la temperatura y disponibilidad de oxígeno. El elemento clave es una proteína (VRN2) que es muy inestable. En temperaturas cálidas y con abundante oxígeno la proteína se descompone continuamente. Cuando la temperatura baja o la planta se inunda (se reduce el oxígeno), la proteína se estabiliza y perdura. Así, el complejo PRC2 reconoce el estado ambiental y se descompone o acumula en consonancia. /// Otra forma es mediante el receptor de luz fitocromo-B (phyB) que detecta la luz en forma selectiva dependiendo de la temperatura. La proporción de luz roja es mayor cuando la planta crece a plena luz solar. En cambio, en la sombra de la vegetación, la luz azul y roja se filtra y el rojo lejano se enriquece. Mientras la luz roja activa los fitocromos, la luz roja lejana los desactiva, por lo que las plantas pueden determinar la cantidad de luz en el entorno. El phyB activado inhibe el crecimiento por lo que se producen plantas compactas. Pero, la molécula puede pasar del estado activo al inactivo sin importar la luz (reversión oscura). Esta reversión puede ocurrir a dos velocidades: la más lenta reduce la cantidad de phyB activo durante la noche y la más rápida (x 100 veces) mide la intensidad de la luz durante el día. Además, la velocidad de estos procesos depende de la temperatura. A mayor temperatura el phyB se inactiva más rápido, en especial en luz débil, lo que promueve el crecimiento de elongación. Estos mecanismos permiten a las plantas adaptar el desarrollo a los cambios de luz y temperatura de su entorno.

Reacción al calor. Las plantas reaccionan a la temperatura. Por ejemplo, a 22 °C la planta Arabidopsis muestra un crecimiento compacto. Pero con pocos grados adicionales aumenta el crecimiento en brotes y hojas lo que le permite enfriarse por evaporación. /// Un estudio encontró que la respuesta de las plantas al calor es mejor de día que de noche. Las proteínas que ayudan a protegerse del estrés térmico se producen de día y se activan cuando están expuestas a la luz solar. El proceso se inicia en el cloroplasto en respuesta a la luz y se estima que el mensajero desde el cloroplasto al núcleo sería el peróxido de hidrógeno. Se calculó que, en los principales cultivos (trigo, arroz y maíz), por cada grado de aumento de la temperatura pueden reducir el rendimiento entre 3 y 7 % por estrés térmico. /// Un pariente de la sandía (*Citrullus colocynthis*) habita suelos desérticos y transpira por los estomas para enfriarse. Tiene raíces muy profundas para llegar a las capas húmedas, así logra que las hojas estén hasta 15 °C por debajo del ambiente. En cambio, la palma datilera no transpira para ahorrar agua, pero las hojas llegan hasta 11 °C por encima del ambiente. Para lograr sobrevivir en esta situación tiene una cera exterior especial que impide el paso del agua.

Reacción al frío. Una sequía severa puede perjudicar el contacto entre las raíces y el suelo, pero el frío puede obligar a matar las raíces. /// Usando tomografía de rayos X se

constató que las raíces pueden contraerse por el déficit de agua y perder contacto con el suelo durante las sequías. Un estudio sobre el Lupino Blanco (*Lupinus albus*) en suelo arenoso permitió observar los espacios de aire remanentes por contracción de las raíces. La raíz forma una interfaz compleja y dinámica, cuando vuelve el agua se hinchan, rellenando los espacios de aire, pero en forma diferente a la estructura original. /// En caso de descenso de temperatura en las regiones templadas los árboles desprenden sus hojas para conservar energía. En tanto, algunas plantas pueden matar parte de sus raíces para sobrevivir. En Arabidopsis a una temperatura de 4 °C se encontró daño en el ADN de las células madre de la raíz. Pero solo las hijas de células madre mueren, y estas muertes permiten mantener un nicho funcional de células madre. Un estudio reconstruyó la red de genes y metabolitos en la respuesta al frío de Arabidopsis. Se estudiaron los aminoácidos, carbohidratos, lípidos, hormonas, energía, fotosíntesis y las vías de señalización. Se encontró que el estrés por frío provocó primero un estallido de energía, seguido de un desvío de carbono hacia el metabolismo de aminoácidos y lípidos. En particular, el etanol fue un metabolito importante involucrado en el manejo de la energía celular.

4. REACCIÓN A LA GRAVEDAD

La detección de la gravedad. Una semilla de la hierba sudamericana Achira (*Canna sp*) fue tomada de un antiguo collar indio con 550 años. La planta germinó, pero con una orientación gravitacional alterada. /// Los estudios encontraron que la reacción a la gravedad ocurre en los estatocitos, unas células especializadas en los extremos de las raíces y tallos que participan en determinar la dirección del crecimiento. Los estatolitos son unos orgánulos (plastos) llenos de almidón denso, que se mueven en respuesta a la gravedad. Si se quitan estos elementos la planta pierde la brújula de la gravedad. Se cree que los movimientos oscilatorios en las plantas están relacionados con la detección de la gravedad. Los estatolitos tienden a acumularse en la parte inferior de la célula, pero no se comportan como un sistema granular estándar. Se mueven y fluyen de forma que se instalan en un plano horizontal, como un líquido. La fluidez colectiva surge del movimiento independiente de cada uno. Los "motores" moleculares de la célula los están agitando siempre. Como resultado, no se unen entre sí, y a largo plazo el conjunto exhibe propiedades similares a las de los líquidos. /// Los estudios en las raíces determinaron que el área donde se detecta la gravedad es distinta del área de crecimiento. Desde las células detectoras de la gravedad se activa la hormona auxina, la cual se mueve hacia las células que deben crecer para responder a la gravedad. El cultivo de Arabidopsis en la Estación Espacial Internacional en condiciones de ingravidez confirmó que las raíces crecen alejándose de la luz. La gravedad puede ser necesaria para que la raíz crezca lejos de la semilla, mejorando sus posibilidades de encontrar suficiente agua y nutrientes.

Estudio de casos. /// Los pinos de Cook (*Araucaria columnaris*) se inclinan mirando hacia el ecuador. En el hemisferio sur se inclinan al norte y viceversa. La razón puede ser el fototropismo, pero en la mayoría de los árboles la sensibilidad a la gravedad (gravitropismo) contrarresta la voluntad de inclinarse hacia el sol. Los pinos Cook parecen carecer de esta habilidad, tal vez debido a sus orígenes geográficamente restringidos. /// También los hongos tienen capacidades sensoriales ligadas a la gravedad. Un

hongo (*Phycomyces blakesleeanus*) responde al viento, tiene tacto y fototropismo y detecta la gravedad mediante cristales dentro de células individuales. Son cuerpos densos que caen en el citoplasma de las células que contienen esporas, lo que muestra el sentido de crecimiento para una mejor dispersión. Es probable que un ancestro del moho común adquiriera la genética desde una bacteria mediante la transferencia horizontal de genes.

5.1.4. Estudio del caso: las plantas carnívoras

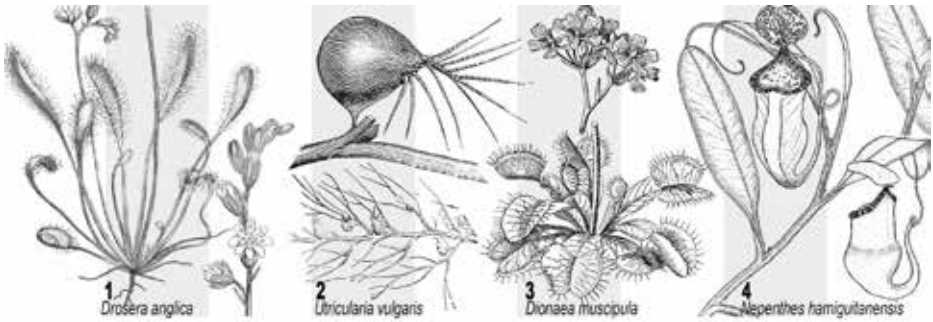
1. PLANTAS PROTO-CARNÍVORAS

Las plantas no son vegetarianas. Casi cualquier planta puede ser considerada carnívora si se suma la ayuda de los hongos que descomponen los animales y transportan los nutrientes a las raíces de las plantas. Por ejemplo, un género de hongos (*Metarhizium*) libera enzimas que penetra el insecto, lo infecta y mata. Un estudio inyectó isótopos de nitrógeno N-15 en larvas de polillas (*Galleria mellonella*) y las infectaron con estos hongos. Luego, se enterraron las larvas en el suelo con semillas de frijoles y de Pasto Varilla (*Panicum virgatum*). Se aislaron mediante una malla que impedía el paso de las raíces, pero permitía el paso de los hongos. Después de dos semanas, el N-15 de los insectos constituía el 28 % del nitrógeno del frijol y el 32 % del pasto. La única posibilidad de conexión desde los insectos y las raíces fueron los hongos. De esta manera, las plantas obtienen todos los beneficios de la carnivoría de los hongos sin necesidad de serlo.

Las primeras carnívoras son hierbas que evolucionaron en 11 linajes paralelos (630 especies). Los linajes tienen entre 72 y 8 Ma de antigüedad. El registro fósil es malo por la debilidad de la planta y lo agresivo del medio donde viven. El fósil más antiguo data de 47-35 Ma en ámbar del báltico y es un pariente del actual género *Roridula*. Se trata de una planta proto-carnívora con pelos pegajosos, pero que no digieren la comida. /// Un estudio encontró que el Geranio Púrpura (*Geranium viscosissimum*) puede ser la planta viviente más parecida al primer ancestro. Se determinó que sus pelos tienen enzimas proteasas que son capaces de digestión. Sin embargo, carece de una trampa y se desconoce si las enzimas son propias o producidas por bacterias. Tampoco se sabe si absorben los compuestos digeridos.

La historia evolutiva puede reconstruirse desde los estudios filogenéticos. (1) En el primer paso los insectos más grandes caminaban sobre la planta en lugar de volar hacia ella. La trampa era pegajosa pero no se cerraba. (2) Entonces la planta se adaptó para mover la trampa y facilitar la captura y sujeción de la presa. (3) Más tarde se ajustaron los tiempos de cierre para asegurar mayor rapidez. Esto se logró mejorando la sensibilidad y reacción. (4) Cuando la trampa se volvió más activa, aumentó la energía requerida. Obligó a una especialización de los tentáculos internos para diferenciar entre insectos reales y otros activadores inertes. (5) Por último, se ajustaron las glándulas digestivas internas para liberar el material solo ante una presa real.

El caso de Roridula. Las plantas proto-carnívoras no tienen trampas activas por lo que usan simbiontes que digieren las presas y comparten los nutrientes. /// Las plantas del género Roridula tiene tentáculos glan-



514. Cuatro técnicas de caza: la estrategia proto-carnívoras atrapa a la presa en forma de pegamento externo (1). Las plantas con vejiga las absorben por succión en el agua (2). Las atrapamoscas cierran una trampa (3) como mandíbulas. Las plantas con jarra las atrapan en un envases del cual no se puede abandonar (4).

dulares y brillantes que atrapan insectos. Las secreciones son resinosas en lugar de acuosas y por lo tanto no soportan las enzimas digestivas. Los estudios indican que no puede digerir las presas ni absorber los minerales liberados. Las secreciones resinosas pueden ser buenas para la sequía de verano, porque no pierden volumen o pegajosidad y no se disuelven durante las lluvias de invierno. En este caso la simbiosis es con insectos similares a chinches (himenópteros del género *Pameridea*). Estos insectos son capaces de trabajar en las hojas glandulares sin enredarse, comen a los otros insectos atrapados y defecan en el lugar. Recién allí la Roridula puede absorber los nutrientes. Se midió que el 70 % del nitrógeno absorbido proviene de este mecanismo. Un problema ocurre si la cantidad de simbiontes aumenta demasiado y ante la insuficiente cantidad de presas comienzan a succionar la savia.

Estudio de casos. /// Un estudio con la planta Serpentina (*Aquilegia eximia*) encontró que tiene pelos finos (tricomas) con una gotita pegajosa en su punta y que atrapa insectos que no son digeridos. Esto atrae a insectos omnívoros que comen los artrópodos muertos y plagas (p.e., la oruga herbívora de la polilla *Heliothis phloxiphaga*). El estudio sobre 50 plantas encontró que quitando los insectos muertos hay 40 % menos de insectos depredadores y más plagas. Esta forma de atrapar insectos pudo evolucionar para otro uso, pero hoy se aprovecha para la protección. /// El género *Drosera* tiene espinas adhesivas que atraen insectos (grillos) que son atrapados y digeridos. Las Arañas Lobo (familia *Lycosidae*) comparten el hábitat y la dieta con drosera. Un estudio en laboratorio encontró que si las arañas están en la planta solo se produce la mitad de flores. Esto afecta a la reproducción de la planta y la alimentación de la araña. Por eso, en la naturaleza, las arañas no hacen sus telas en la vecindad de estas plantas.

Las plantas subterráneas. /// Las plantas del género tropical *Genlisea* viven en arena y entre afloramientos rocosos húmedos de Sudamérica. No se la ve como una planta carnívora porque no captura insectos, sino protozoos del suelo. La trampa está en las

raíces, que en realidad son hojas modificadas sin clorofila, ni pigmentos. No absorben los nutrientes del suelo usando los hongos o bacterias. Las trampas son hendiduras con pequeños pelos para evitar que escape lo que entra y tiene glándulas que generan enzimas digestivas. Un estudio trabajó con ciliados (*Blepharisma americana*) que se usaron de presas. Átomos de azufre radiactivo sirvieron para seguir la ruta de los nutrientes. Se pudo determinar que la planta absorbió la totalidad en dos días. /// Una planta hepática (*Pleurozia purpurea*) parece recurrir a una estrategia de alimentación similar. Son plantas muy antiguas, como los musgos. Desarrollaron una trampa que consiste en una pequeña bolsa con tapa interna que se empuja desde afuera e impide que se abra desde adentro. El objetivo son protistas ciliados y otros microbios similares al caso de la planta Genlisea.

Las plantas cazadoras. Las verdaderas plantas carnívoras son las cazadoras que viven en áreas húmedas, bajas en nutrientes (nitrógeno, fósforo y potasio) y donde no pueden mantener simbiosis con hongos para recibir una asistencia externa. Están obligadas a obtener los nutrientes desde los animales, pero pueden o no requerir la asistencia de bacterias para generar los compuestos para la digestión. El mutualismo con bacterias que producen digestivos es una "externalización ecológica", es decir, una tarea de una especie que es delegada en otra. La forma de captura puede ser pasiva (pegamento) o activa (trampas). Las trampas son hojas modificadas que crecen desde el tallo y que realizan una captura activa y la digestión. Existen tres estrategias básicas: bolsas que succionan (vejiga), hojas apareadas que se cierran (atrapamoscas) y envases llenos de líquido pegajoso (plantas de jarra).

2. PLANTAS CON VEJIGA

Las bolsas succionadoras. El género *Utricularia* tiene 233 especies. Viven en agua dulce, pantanos, turberas o terrenos húmedos. La trampa es una bolsa vacía que, cuando se dispara, aspira lo que está en el exterior en solo 3 mseg. Es la planta carnívora más rápida. Se midió una fuerza de aceleración de 600 veces la fuerza de la gravedad. El proceso se inicia con el bombeo para extraer el agua de las vejigas, en tanto las paredes de la vejiga almacenan energía elástica. Cuando se libera la energía la vejiga vuelve a su forma original absorbiendo todo lo que está cerca. Esta vejiga solo tiene dos células de grosor y están bajo mucha tensión. /// Un estudio de 2.000 trampas mostró que solo el 10 % de las presas eran animales, mientras que el 50 % de los objetos eran algas. En las turberas, las algas fueron aún más dominantes ante la falta de animales. Pero, cerca del 40% eran granos de polen de árboles costeros. Se pensaba que las algas y el polen eran capturas incidentales inútiles, pero el estudio demostró que aportan más biomasa. Las presas animales aportan nitrógeno, lo que permite formar más cogollos de hibernación para sobrevivir al invierno. Una dieta equilibrada de algas, polen y animales asegura el mejor estado. En el hábitat natural, más del 50 % de las vejigas contenían solo presas inmóviles (algas, bacterias del polen y hongos) lo que indica que no existió un estímulo animal para abrir la trampa. Como no tienen raíces no disponen de un plan B de alimentación.

El genoma de *Utricularia gibba*. /// El estudio del genoma de esta planta mostró que tiene cerca de 28.500 genes, con una historia de duplicación y eliminación de genes. Se encontraron tres eventos de duplicación de todo el genoma. Esta aceleración en la

ganancia de genes se equilibró con una eliminación rápida. El genoma está compuesto casi en su totalidad por genes funcionales útiles. Se incluyen los genes que sintetizan las enzimas que digieren las proteínas de la carne (proteasas y papaína). También hay genes que promueven el transporte de péptidos que llevan las proteínas digeridas entre células de la vejiga. Otros genes están vinculados a la acidez de las trampas y la elasticidad de las paredes celulares, una tarea importante para las especies acuáticas que luchan con el agua.

3. PLANTAS ATRAPAMOSCAS

Las trampas activas. Estas plantas carnívoras tienen una trampa construida con dos hojas que se cierran. Evolucionó como una adaptación del mecanismo de las plantas no-carnívoras para defenderse de insectos herbívoros. En las no-carnívoras el ácido jasmónico sirve como señalización. Se activa la producción de hidrolasas que disuelven la quitina de los insectos y microbios. Pero en la planta carnívora atrapamoscas el ácido jasmónico activa las glándulas digestivas. Son las mismas vías biológicas para distintos fines, lo que sugiere una reutilización de genes. Las "mandíbulas" de la atrapamoscas son hojas modificadas con pelos sensoriales que impulsan el cierre de la trampa. Se trata de invertir la curvatura de los lóbulos, en un movimiento como voltear una lente de contacto al revés. El cambio de la curvatura se realiza mediante un mecanismo hidráulico lo que asegura un cierre rápido de la trampa. /// En un estudio con atrapamoscas se colocaron nutrientes artificiales en la trampa que contenía el aminoácido glutamina con isótopos de carbono C-13. Luego, con la ayuda de un láser infrarrojo, se siguió el camino del C-13 y se comprobó que se convertía en CO_2 en unas horas. Esto significa que el proceso de ingestión incluye la producción de energía mediante respiración (oxidación de aminoácidos que extrae de su presa).

La necesidad de contar. El movimiento en las atrapamoscas y la planta Mimosa requiere evitar malgastar energía distinguiendo entre el toque de una gota de lluvia o un insecto. /// Un experimento con una atrapamoscas (*Dionaea muscipula*) encontró que el primer toque de los pelos no cierra los lóbulos, se requieren dos toques en menos de 30 segundos para forzar el cierre. Con un toque adicional se libera el ácido jasmónico que prepara el proceso digestivo. Si hay dos toques más (el quinto) se liberan las enzimas digestivas, lo que disuelve una mosca en una semana. Cuanto más forcejee el insecto y toque los pelos, mayor es la secreción de pulpa digestiva. Si los insectos más grandes desencadenan más señales, mayor es la cantidad de jugo digestivo. Así se asegura de iniciar el proceso con ciertas garantías de éxito. Sin un sistema nervioso, el proceso de conteo es de naturaleza química o mecánica.

4. PLANTAS DE JARRA

Captura mediante jarras. /// Una planta de jarra (*Darlingtonia californica*) tiene una trampa cuyas paredes poseen pelos inclinados hacia abajo que facilita la caída de insectos y les dificulta escapar. Se midió que obtienen el 95 % del nitrógeno de las capturas en las jarras. Mientras la mayoría de las plantas con jarra la llenan con agua de lluvia, esta lo hace extrayendo agua desde las raíces. El agua en su interior tiene una tensión superficial baja por lo que los insectos no pueden caminar sobre ella. Un estudio encontró entre 200 y 500 especies de bacterias en el líquido, lo que permite la digestión. Las células que absorben nutrientes desde la jarra son iguales a las células que

deberían estar en las raíces, lo que sugiere una relocalización. Es decir, que los mismos genes se expresan en un lugar diferente. /// Las plantas de jarra son fruto de la evolución convergente en diferentes partes del planeta (Asia y América). También forman ecosistemas distintos en el líquido digestivo, pero convergentes. Los ecosistemas tienen comunidades predecibles de microbios e invertebrados pequeños. Un estudio con 330 muestras de 14 especies secuenció la genética para tener una imagen de las especies en las jarras, en el suelo y agua cercanas. Se encontró que mientras las muestras del suelo y agua tenían especies diferentes, el líquido de las jarras tenía una diversidad muy reducida, lo que indica un ambiente más especializado.

La plantas que comen heces. Además de tercerizar la digestión en bacterias, se puede tercerizar la captura. /// En Borneo, una especie (*Nepenthes hemsleyana*) abandonó la captura y adoptó una relación simbiótica con una especie de murciélago. Evolucionó una pared posterior de la jarra con forma de antena parabólica lo que ayuda a la ecolocalización. Los murciélagos toman los insectos, los digieren y defecan en la planta. Un estudio alimentó a mano las flores y se midió la tasa de crecimiento y fotosíntesis. Se encontró que la técnica de esta especie tenía las mayores tasas de crecimiento y fotosíntesis. Esto indica una mayor eficiencia de captura y digestión. El análisis del tejido de la planta encontró que el 34 % del nitrógeno provenía de excrementos de murciélago. Esta simbiosis le da acceso a una mayor variedad de insectos, porque los murciélagos son mejores cazadores que las plantas. Además, las heces están en parte digeridas y los nutrientes son más fáciles de extraer. La planta ofrece un ambiente con temperatura interior más estable y fresca, con una humedad que impide la deshidratación de los murciélagos. Estas plantas no necesitan producir tanto néctar para atraer a los insectos. Más que carnivoría se trataría de coprofagia. /// Otra especie (*Nepenthes lowii*) atrae a la musaraña (*Tupaia montana*) a sus trampas mediante la secreción de recompensas. Las musarañas defecan en la jarra mientras marcan el territorio. Sus heces representan el 57-100 % del nitrógeno medido en las hojas. /// En otro caso (*Nepenthes bicalcarata*) se formó una relación con las hormigas (*Camponotus schmitzi*). Las hormigas eliminan los gorgojos que atacan los zarcillos y facilita la absorción de nutrientes. Estas hormigas pueden nadar en el cántaro sin efectos adversos, recuperar grandes presas y excretar desechos. Se encontró que los desechos de las hormigas representan el 42-76 % de la absorción de nitrógeno. Las hormigas mantienen las trampas limpias y protegen a la planta cazando las larvas de mosquitos que se crían en los fluidos de las jarras.

Las plantas vegetarianas. /// Mientras algunas plantas perfeccionan la carnivoría y coprofagia, otra (*Nepenthes ampullaria*) se está volviendo vegetariana. Estas plantas forman alfombras de jarras abiertas en el suelo. No atrapan insectos, sino que buscan absorber restos de plantas superiores de lo que extraen el nitrógeno. Las interceptan antes que lleguen al suelo. La hojarasca no es la fuente más rica de nitrógeno, pero es confiable. Esta especie obtiene un tercio de su nitrógeno de esta manera.

Dilema del predador: socios o alimento. Las plantas carnívoras necesitan a los insectos como polinizadores y como alimento. Si se atrapan insectos polinizadores para alimentarse se trata de un suicidio evolutivo. /// Para evitar alimentarse de polinizadores

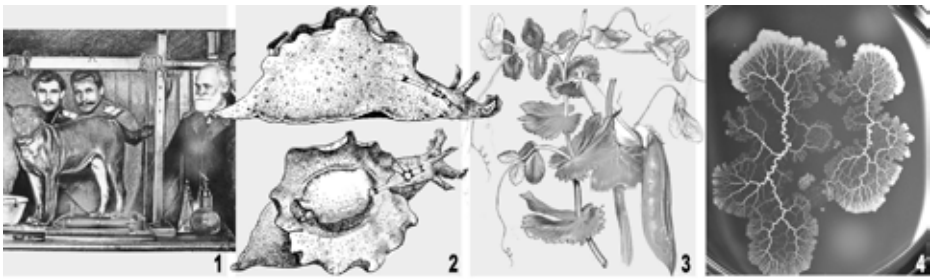
se conocen tres estrategias: las flores y trampas se abren en diferentes momentos (como en algunas plantas de jarra); las flores y trampas pueden usar diferentes olores o colores atractivos y las flores se ubican lejos de las trampas (como en la atrapamoscas). En este último caso, un estudio comparó los insectos encontrados en las flores y en las trampas. Se identificaron 409 insectos y arañas en las flores y 212 hormigas y arañas en las trampas atrapamoscas. Se concluyó que los insectos polinizadores visitaron varios tipos de plantas, no eran específicos. Sin embargo, ningún insecto de los diez visitantes de flores más frecuentes se encontró en la trampa; son específicos de las flores. Las especies que se encontraron en flores y trampas no llevaban polen, había muy poca superposición. Los insectos que visitan las flores son capaces de volar, pero las presas en las trampas llegaron caminando. Un problema es que las atrapamoscas requieren frecuentes incendios de baja intensidad para mantener su exposición al sol. Pero los humanos han suprimido los incendios.

Dilema del predador: esperar o atrapar. Las plantas carnívoras pueden tomar las presas una a una o desconectar el sistema de caza y esperar un mejor momento. /// Un estudio con una planta de jarra (*Nepenthes rafflesiana*) observó que la superficie de la jarra es muy resbaladiza cuando está húmeda, pero firme cuando está seca. La humedad es independiente de la lluvia, de forma que la planta apaga el sistema de captura. La superficie está cubierta con cristales de cera que en condiciones secas permite caminar a los insectos. Las hormigas exploradoras pasan por la jarra y encuentran el néctar. Vuelven a la colonia y reclutan a otras hormigas. El sistema se enciende (humedece) entre la tarde y la madrugada. En lugar de atrapar a las hormigas exploradoras una a una, la planta "espera" el momento en que la mayoría de las hormigas están activas. En condiciones húmedas, el borde y pared se carga con una película de agua delgada y continua. Los insectos no logran adherirse y se deslizan, cayendo al interior. Es una estrategia eficiente que explota la conducta de reclutamiento de los insectos sociales. Por la misma razón, los animales cazadores trabajan en forma intermitente, para que a su presa le resulte difícil desarrollar contramedidas.

5.2. Conducta: aprendizaje y memoria

5.2.1. Historias Naturales: aprender no es opcional

Aprendizaje: (1) perros de Pávlov. Puede ser que el aprendizaje sea un atributo de los seres vivos. Al menos esto parece ser la conclusión de las siguientes historias de laboratorio. La primera etapa ocurre a fines del siglo 19, cuando se demostraron tres tipos de aprendizaje implícito (no consciente) en los mamíferos. Se realizó aplicando estímulos positivos, inocuos y nocivos. El aprendizaje se caracterizó por: (1) Habituación: que consiste en reiterar un estímulo inocuo de forma que el animal deja de responder porque se acostumbra. (2) Sensibilización: ocurre luego de un estímulo nocivo que sensibiliza al animal, por lo



521. La constatación del aprendizaje. A fines del siglo 19 Pavlov encontró que los perros tenían grados de aprendizaje que se llamaron: habituación, sensibilización y condicionamiento (1). En la segunda mitad del siglo 20 se comprobó lo mismo para la babosa de mar *Aplysia californica* (2). A inicios del siglo 21 fue el turno de la planta de arvejas *Pisum sativum* (3). También se observan características interesantes en el Moho de Limo (*Physarum polycephalum*), una célula única con decenas de miles de núcleos flotando en una masa de citoplasma (4). Cuando la membrana detecta nutrientes se bombea citoplasma en esa dirección. Así pueden mapear el terreno y memorizar a dónde no ir. Cuando se mueven dejan un rastro químico que indica las áreas que no son dignas de visitar.

que responde con mayor vigor a los inocuos. (3) Condicionamiento: cuando se acompaña un estímulo inocuo con uno nocivo el animal aprende a responder también al inocuo.

Aprendizaje: (2) caracol Aplysia. La segunda escala ocurre a fines del siglo 20 cuando se trabajó con la Babosa de Mar (*Aplysia californica*). Este invertebrado con forma de caracol tiene un cerebro pequeño (20.000 neuronas, contra 1.500 millones en los perros) dividido en nueve ganglios distribuidos en el cuerpo. Una de las neuronas (R2) es la más grande conocida con 1 mm de diámetro, lo que permite "cablearla" con facilidad en laboratorio. Cuando se aplicaron los tres tipos de aprendizajes en R2 se observó que respondían de la misma manera que los perros de Pávlov. Las neuronas individuales se habitúan, se sensibilizan y se condicionan. Los perros ajustan sus conductas, y las neuronas regulan la cantidad de impulsos eléctricos que se propagan. Es decir, ajustan su conducta. /// En Aplysia se estudió un acto reflejo: la retracción de la branquia (el sifón que es un apéndice filtrante de agua) al interior del cuerpo. Al tocar la piel del sifón se activan 6 neuronas sensoriales (siempre las mismas 6 de un total de 24). Estas llegan al ganglio abdominal (uno de los 9). En el ganglio se activan 6 neuronas motoras que producen la contracción de la branquia. Algo interesante es que todos los individuos tienen la misma cantidad de neuronas, ni una más ni una menos. /// Aplysia tiene otras formas de aprendizaje. Como por décadas fueron entrenadas en laboratorio, en un estudio se extrajo el ARN de Aplysias ya entrenadas. Luego se lo inyectó a las que no estaban sensibilizadas. Las segundas aprendieron de las primeras. El ARN transferido de una Aplysia lleva una memoria rudimentaria en la cual no intervienen las neuronas. Se sospecha que se trata de ARNs no-codificante, moléculas que no codifican proteínas y participan en la manipulación de la actividad de los genes.

Aprendizaje: (3) las arvejas. En 2014 llegó el turno de las plantas. La planta de Ar-

veja (*Pisum sativum*) tiene un fototropismo innato, pero puede aprender a ignorarlo. /// Los estudios usaron un tubo como laberinto en forma de "Y" con dos señales posibles. Un ventilador funciona como señal inocua y como estímulo condicionado. La planta puede tomar este estímulo como predictor de la ubicación del estímulo favorable (la luz azul). A la planta se le puede enseñar que siga al viento como referencia. El aprendizaje lleva dos días tanto con asociación positiva (ventilador y luz del mismo lado del laberinto Y), como negativa. Se aplicaron cambios aleatorios de posición para evitar el acostumbramiento. Las plantas siguieron la señal del ventilador como predictor de la luz, sobre el momento y dirección en el laberinto. Las 19 plantas del grupo de control crecieron en la dirección de la luz azul. Pero las 26 plantas bajo estudio, en el 65 % de las pruebas, tomaron la decisión de crecer en la dirección del ventilador. /// También se encontró que el aprendizaje ocurre solo en el ciclo diurno (ritmo circadiano de 07-19 hs). Es decir, el aprendizaje está condicionado al metabolismo, como en los animales. No solo hay una respuesta a los estímulos lumínicos para sobrevivir, sino que pueden elegir y predecir la aparición de la luz. Este aprendizaje prevalece sobre el fototropismo.

Aprendizaje: (4) El Moho Mucoso. Este nombre reúne a varios grupos que antes se creían hongos y hoy se los considera protistas (células eucariotas unicelulares que no son hongos, plantas o animales). En alguna etapa de la vida forman agregados multicelulares, se mueven y alimentan de material en descomposición. /// Un estudio trabajó para averiguar el grado de habituación. Se usaron dos placas de crecimiento unidas por un puente de gelatina con cafeína o quinina (productos amargos y repelentes). Se usó harina de avena como atractor (recompensa) en una de las placas. En el primer experimento tardaron 10 horas en cruzar el puente y trataron de evitar a los repelentes. A los dos días empezaron a ignorar la sustancia amarga y luego de seis días no respondían al elemento disuasivo. El moho que se habituó a la cafeína no respondía a la quinina y viceversa. Pero, luego de dos días de descanso, perdieron la habituación (memoria) y volvieron a evitar a las sustancias. /// En otra fase de los estudios se encontró que los mohos "no habituados" pueden adquirir el aprendizaje si se permite la fusión entre células. Un conjunto de moho se separó en miles de pedazos y se entrenó a la mitad con sal. La sal genera una respuesta más débil que la quinina y cafeína. Luego se fusionaron en distintas combinaciones. Se encontró que cuando existía un trozo "habituado", toda la entidad mostraba habituación. Algunos moldes se pusieron en estado de letargo durante un año secándolos de manera controlada. Cuando se "despertaron" los moldes habituados se expandieron en terreno salado. Esto muestra que el moho puede aprender, compartir el conocimiento y mantenerlo durante la latencia. /// La tendencia al movimiento del grupo de células parece que se orienta mediante un proceso de contracción-expansión. La frecuencia promedio es de un minuto, pero varía de acuerdo con la calidad del entorno local. Los estímulos que atraen aumentan el ritmo de contracción. La parte pulsante influye en la frecuencia de sus vecinos y orienta el movimiento en un sentido.

Conclusión. Estos estudios sugieren que el aprendizaje asociativo fue una adquisición en la base de la evolución de los eucariotas. Es la capacidad de elegir entre opciones y predecir los resultados para sobrevivir. El aprendizaje quizás sea un atributo de la vida. Esta conclusión puede extenderse a la memoria y quizás a la inteligencia.

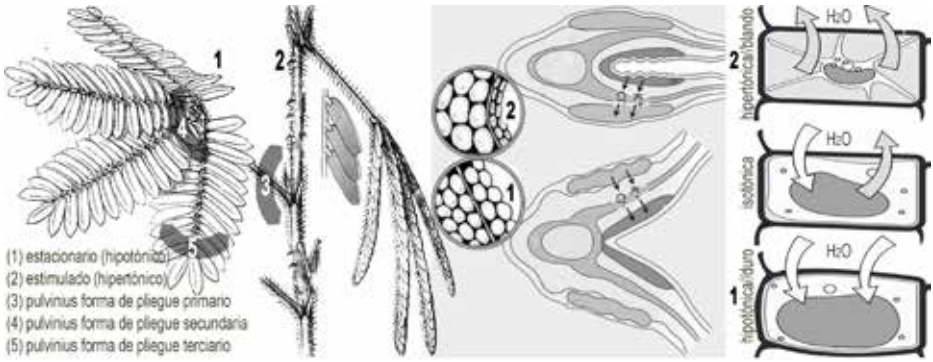
5.2.2. La memoria en las plantas

Memoria: (i) los recuerdos… Como no pueden huir, las plantas deben detectar el peligro, adaptarse y enfrentarlo. Necesitan la memoria para retener información adquirida y recuperarla luego para actuar. Esta capacidad es una memoria química y epigenética, que sirve para aprender, almacenar y compartir la información. Por ejemplo, los árboles luego de una temporada de sequía recuerdan los efectos y en la siguiente temporada implementan medidas para ser menos vulnerables. Algunas plantas pueden recordar los efectos de la exposición a patógenos y producir químicos para protegerse en la próxima oportunidad. Los trasplantes obligan a las plantas a "habituarse" o "aclimatarse", una expresión simple para la memoria epigenética. Habituarse significa cambiar el metabolismo en respuesta al nuevo entorno. Ciertas plantas florecen después de una exposición prolongada al frío. Pero si las condiciones no son las adecuadas, retrasará la floración hasta que la temperatura y la luz sean las correctas. Esto sugiere que las plantas "recuerdan" la exposición al frío en base al nivel de ciertas proteínas (memoria química). Se pueden tomar tejidos de esas plantas, hacer crecer una nueva planta, y se verá que también recuerdan la exposición al frío para florecer. También las semillas llevan el recuerdo de la planta madre.

Memoria: los priones. /// Un tipo de proteína capaz de llevar memoria son los "priones", que pueden plegarse de dos maneras: una forma normal y una forma priónica. Una vez que se pliega en forma priónica puede catalizar el cambio de plegamiento de otras proteínas y convertirlas en priones. Por ejemplo, las levaduras usan priones como forma de memoria. Pueden ayudar al organismo a usar diferentes nutrientes y crecer en nuevos lugares. Esta habilidad persiste durante centenares de generaciones. Un estudio en Arabidopsis encontró cuatro proteínas involucradas en la floración que tenían porciones semejantes a secuencias de priones de la levadura. Fue la primera evidencia de una secuencia proteica similar a un prion en las plantas.

Memoria: el suelo. La herbivoría incentiva la emisión de compuestos volátiles y solubles. Los volátiles se pierden, pero los solubles permanecen en el suelo y se convierten en una memoria. Los compuestos son específicos, pudiendo relacionarse con orugas devoradoras de hojas o insectos que comen raíces. Las futuras plantas que crecen en el mismo lugar pueden recoger aquellas señales del suelo y responder en forma diferente. /// En un trabajo se cultivaron plantas de Hierbabuena (*Mentha spicata*) en invernadero. Se las expuso a orugas en las hojas y raíces y se encontró que la composición de los hongos en el suelo cambió, dependiendo del tipo de insecto. Luego se cultivaron nuevas plantas en el mismo suelo y se las expuso a los mismos insectos. Los cambios afectaron el crecimiento y la química del nuevo lote de plantas. Por ejemplo, la palatabilidad (cualidad de ser grato al paladar) de las nuevas plantas reflejaba las condiciones de la planta anterior. Esto indica que los exudados de las raíces se convierten en información y memoria para otras plantas.

El caso de *Mimosa pudica*. Esta planta es originaria de la América tropical y famosa por cerrar sus hojas cuando se la toca. Su sensibilidad es una conducta defensiva,



522. La planta *Mimosa pudica* tiene la característica de reaccionar ante un toque plegando las hojas. El mecanismo funciona mediante células que cambian la presión interna entre dos extremos: estacionario y estimulado. Hay 3 lugares de plegamiento (3-4-5). Esta planta puede distinguir entre diferentes incentivos y guarda una memoria que evita el plegado inútil.

costosa en energía y con mecanismos de ahorro por habituación. La contracción de las hojas se produce por un cambio brusco en la presión hídrica interna en la base de la hoja (pulvinius). El fenómeno se propaga por vía eléctrica y química en la planta, de forma que basta con perturbar una sola hoja para que reaccione toda la planta. El pliegue de las hojas reduce el área superficial y aparenta estar marchita. /// Un estudio analizó la memoria en ambientes de alta y baja iluminación. Se le arrojaron gotas de agua y la planta dejó de cerrar sus hojas cuando se acostumbró a que no producía daños. El aprendizaje fue más rápido en un entorno menos favorable con poca luz. La planta pudo recordar lo aprendido durante varias semanas, incluso después de que las condiciones ambientales habían cambiado. Los botánicos tradicionales sugieren que los términos correctos a usar son habituación o desensibilización, en lugar de aprendizaje. /// En otro estudio se trabajó con las raíces de mimosa que también reaccionaron al tacto, en este caso liberando un cóctel de compuestos de azufre de muy mal olor. La emisión se produjo mediante sacos similares a pelos situados a lo largo de las raíces que colapsan después de liberar el compuesto. Las plantas de semillero, cultivadas en condiciones estériles, también produjeron el olor sulfúrico, lo que indica que es un producto de las raíces y no de bacterias asociadas. Además, las raíces distinguieron entre diferentes tipos de contacto. Un solo toque con un dedo siempre desencadenó el hedor, pero no respondieron a objetos de vidrio o metal. Se desconoce cómo las raíces hacen esta diferencia. Como este olor no podría estar dirigido a depredadores, se cree que debería actuar para defenderse de las raíces de otras plantas vecinas.

Memoria: la latencia. La propiedad de latencia (letargo) impide la floración o germinación, demorándolas hasta el mejor momento. La latencia implica no germinar con demasiado calor o frío, pero además no germinar cuando las condiciones son favorables por poco tiempo (días cálidos en invierno).

/// Un estudio analizó los datos de latencia en más de 14.000 especies y encontró que la más antigua de las semillas (360 Ma) ya tenía latencia. También se determinó que las plantas sin letargo tienden a ser menos capaces de producir nuevas especies. Esta propiedad es genética y se puede perder en forma rápida, como ocurrió en las plantas domesticadas. Por esta razón, la fecha de siembra es un parámetro importante en la agricultura, la semilla no puede controlar el letargo. Simplemente se hidrata y germina. /// La longevidad de las semillas al aire libre determina el tiempo máximo que una semilla puede estar en latencia antes de perder fertilidad. Se relaciona con la estructura de la semilla y el clima. Las semillas con embriones pequeños de regiones frías y húmedas tienen una vida más corta que las grandes de regiones cálidas y secas. Un estudio de envejecimiento en 63 especies de plantas reveló que las semillas de alta montaña tenían vidas más cortas que las de tierras bajas.

Memoria: la germinación. Los estudios con Arabidopsis muestran que el mismo mecanismo genético que controla la floración también controla la germinación. Los mismos genes de las hojas y las raíces usados para tolerar el estrés ambiental (frío) son usados por las semillas para detener la germinación. Esto argumenta a favor de que las semillas evolucionaron después que las plantas pudieron soportar el estrés ambiental, lo que produjo un cambio en el uso de los genes. Los mismos genes sirven para cosas diferentes. Las semillas tienen una memoria de temperatura que modifica la germinación coordinada con las estaciones. Un ambiente más frío puede indicar un invierno inminente, por lo que la planta produce semillas inactivas que no crecerán hasta la primavera siguiente.

Memoria: (ii)… y el olvido. Según J.L. Borges "el olvido es la única venganza y el único perdón". Sin la necesidad de vengarse o perdonar, las plantas usan el recuerdo y el olvido para aumentar la supervivencia. Si se estudia una semilla se puede "predecir el pasado" y esa información es buena para conocer que va a hacer la planta. Pero en entornos cambiantes, puede ser mejor olvidar. /// Una hierba perenne (*Arrhenatherum elatius*) parece recordar las sequías y mejorar la producción si se repiten las mismas condiciones. Un estudio de dos sequías consecutivas encontró que la biomasa viva después de una segunda sequía aumentó con respecto a las plantas de control. Incluso después de la cosecha y el rebrote posterior. El contenido relativo de agua en la hoja no cambió, la fotosíntesis neta no se redujo, pero se encontró un incremento en la fotoprotección contra rayos UV. Sin embargo, en condiciones inestables, la ventaja de soportar una sequía podría ser un problema. Un recuerdo sirve como predictor, pero un mal predictor puede ser costoso. /// En un estudio con Pimienta Acuática (*Polygonum hydropiper*) se encontró que, en caso de sequía, transmite su estrés a las plántulas que se vuelven más pequeñas, con raíces más lentas, aun si la temporada era buena. Después de un estrés hay una "fase de recuperación" donde la planta puede consolidar la respuesta o restablecerse a su estado anterior. Para formar un recuerdo epigenético se debe intervenir en el ADN. Pero esta memoria tiene que lidiar con el proceso de "decaimiento del ARN" que regula la cantidad de proteínas producidas, evitando así la formación de memoria. Si las temporadas buenas y malas se alternan, sería preferible olvidar a guardar recuerdos inservibles.

5.2.3. La toma de decisiones

Decidir: conservar o arriesgar. Los animales cambian la estrategia de riesgo: son conservadores en época de abundancia y toman más riesgos durante la escasez (cuando no hay mucho para perder). Las plantas también lo hacen. /// Por ejemplo, los caracoles de estanque pueden alterar sus preferencias alimentarias en caso de hambruna. Un estudio determinó que la elección ocurre en las neuronas centrales mediante la hormona dopamina que toma decisiones de riesgo a medida que aumentan los niveles de inanición. Cuando se bloquearon las neuronas que contienen dopamina se logra un fenotipo de animal hambriento. Se encontró que los caracoles con aversión al riesgo apostaron por comer una sustancia comestible pero que no les apetece. /// Pero las plantas no tienen neuronas, ni dopamina y aun así, muestran capacidad de tomar decisiones. Por ejemplo, la planta de Arvejas (*Pisum sativum*) tiene "sensibilidad al riesgo" mediante una toma de decisiones adaptativa en base al cambio ambiental. En un estudio se cultivaron plantas con sus raíces divididas entre dos macetas. Cuando los nutrientes eran constantes producían más raíces en la maceta con mayores niveles. Luego se cambió la estrategia con igual concentración, pero una maceta con nivel constante y la otra con nivel variable. Con niveles de nutrientes bajos (menos a 0,01 gramo/litro) prefirieron la maceta variable (mostrando propensión al riesgo) pero con niveles altos (0,15 gr/lt) elegían la maceta constante (aversión al riesgo). Es la mejor estrategia, porque con niveles inferiores al de subsistencia, la opción variable al menos ofrece la oportunidad de "apostar" a una racha de buena suerte. Es una respuesta adaptativa ante el riesgo y para explotar oportunidades de manera eficiente. Esto hace suponer que usan la detección y evaluación de las diferentes condiciones en las macetas, lo que requiere información y memoria. Las raíces, puestas ante una situación cambiante, toman una decisión. Los botánicos tradicionales dicen que el verbo "decidir" y "memoria", son inapropiados en este contexto, ya que decidir implica el libre albedrío (aunque también está en discusión para los humanos). La opinión opuesta dice que los óptimos biológicos pueden ser logrados por mecanismos psicológicos o fisiológicos, como en las plantas.

Decidir: latencia o germinación. La biología celular recurre a la naturaleza aleatoria de los procesos bioquímicos (estocasticidad). Por ejemplo, cuando se decide germinar, las semillas lo hacen en diferentes momentos para protegerse contra los desafíos ambientales. /// En Arabidopsis, los estudios encontraron dos grupos de células que toman la decisión entre permanecer en latencia o germinar. La decisión se basa en el antagonismo de las fitohormonas giberelina (GA) y ácido abscísico (ABA). Algo similar ocurre en el cerebro animal ante alternativas como permanecer o huir. /// Un estudio con Arabidopsis creó un atlas digital de las 3.000 a 4.000 células en los embriones (semillas). Luego se mapeó la localización de las fitohormonas y se encontró una acumulación en la punta de la raíz embrionaria (25 a 40 células). Un grupo de células producía GA lo que promueve la germinación, y el otro grupo sintetizaba ABA que fuerza la latencia. Las condiciones del ambiente externo determinan cuál hormona predomina. Las fluctuaciones de temperatura permiten a la semilla percibir qué tan profundas están

en el suelo. A más profundidad menor es la excursión térmica. Los cambios de temperatura permiten determinar el momento hacia la germinación. Pero hay otros indicadores ambientales (temperatura, humedad, nutrientes, luz) que incorporan en la decisión entre latencia y germinación. /// Otro estudio comparó dos variedades lejanas de Arabidopsis que requieren cuatro y nueve semanas de frío para activar los genes. Las plantas de nueve semanas son una variante para los inviernos largos de las zonas frías. Se encontraron variaciones en la forma de las proteínas, lo que afecta la actividad de los genes y se interpreta como una memoria epigenética. Cuando las plantas se expusieron a temperaturas más altas, las semillas brotaron más temprano. La planta madre reguló la producción de taninos, lo que ajusta la dureza de la envoltura de las semilla y las vuelve más fácil o difícil de atravesar. Así la planta madre determina la dificultad de germinación y el momento de hacerlo.

Decidir: abortar las semillas. El arbusto Agracejo (*Berberis vulgaris*) tiene que defenderse de una especie de mosca de la fruta (*Rhagoletis meigenii*), porque inyecta sus huevos en las bayas que tienen 1 o 2 semillas. Si la larva sobrevive, puede alimentarse de las 2 semillas del fruto. Pero, la planta posee la capacidad de abortar la primera semilla con lo que el parásito morirá, salvando así a la segunda semilla. /// Un estudio revisó 2.000 bayas en Alemania y el 75 % de las que tenían 2 semillas abortaron la semilla infestada. Pero solo el 5 % de las bayas con una semilla lo hacían. Mientras tanto, el pariente Mahonia (*Mahonia aquifolium*) de América, no tiene este mecanismo y la infección por la mosca tiene una densidad diez veces superior. Para algunos botánicos el agracejo muestra una memoria estructural (la segunda semilla), un razonamiento simple (integración de condiciones internas y externas), una conducta condicional (la acción de abortar), y la anticipación de riesgos futuros (la depredación de semillas). Para otros se trata de una adaptación y programación evolutiva.

Decidir: optimismo o pesimismo. Las estrategias ante un estrés climático son crecer (y ¿cómo?) o invernar. /// Un estudio con bacterias *E. coli* las privó de nutrientes (carbono, nitrógeno y fósforo) y se observó qué estrategia seguían en la producción de materiales. La alternativa de crecer puede ser producir ribosomas (la maquinaria para producir proteínas) o proteínas (los ladrillos para construir células y reproducirse). Los estudios encontraron que cambian de estrategia dependiendo de qué elemento es escaso. Con poco carbono y nitrógeno produjeron más ribosomas y cuando el fósforo estaba limitado produjeron más proteínas. La razón está en qué nutriente se requiere en cada caso: el fósforo es una limitante para producir el ARN que construye los ribosomas y el carbono y nitrógeno son limitantes para fabricar proteínas. La producción de ribosomas o proteínas son estrategias "optimistas", ya que adelantan trabajo para cuando vuelve la abundancia de los otros nutrientes. Una estrategia "conservadora" sería producir solo lo necesario. Otra posibilidad es el pesimismo representado por invernar. Se podrían imaginar comunidades de bacterias optimistas y otras pesimistas. En *E. coli* el optimismo le permite combinar estrategias a corto y largo plazo en la rizósfera.

5.2.4. El reconocimiento del parentesco

Parentesco: las raíces. Las plantas pueden reconocer centenares de moléculas químicas y saber si son propias, de la misma especie o ajenas. Son capaces de detectar el parentesco, lo que les permite decidir si colaborar con propios o litigar con ajenos. /// Cuando se trabajó con la hierba Oruga de Mar (*Cakile maritima*) se encontró que las plantas hermanas en la misma maceta crecieron con moderación y las raíces compartían los recursos. Ocurrió lo opuesto con plantas no relacionadas. En los estudios en las costas de lagos naturales se encontró una situación similar. Se concluyó que la señalización química es subterránea y, como no forman redes de micorrizas, las señales están en los exudados. Es algo que está dentro del cóctel de compuestos solubles que incluye fenoles, flavonoides, azúcares, ácidos orgánicos, aminoácidos y proteínas. /// En un estudio se midió la respuesta a dos señales relacionadas con la competencia: la calidad de la luz (presencia de vecinos aéreos) y de raíces vecinas. En las plantas bajo escrutinio (*Impatiens pallida*) con parientes cercanos no se modificó la asignación de recursos a las raíces y hojas, y se aumentó la longitud y ramificación del tallo. Esto se interpretó como una cooperación al intentar adquirir los recursos sin producir más sombra. Pero con vecinos extraños, crecieron más las hojas en relación con los tallos y raíces. Lo que se interpreta como una respuesta competitiva y egoísta. Esta conducta solo se observó cuando los vecinos tienen contacto mediante las raíces. /// En otros casos (género *Ambrosia*) se encontró que las plantas cultivadas entre parientes desarrollan redes de hongos más grandes. Esto facilita el intercambio (nutrientes) y la protección.

El caso de Arabidopsis. /// Un estudio trabajó con Arabidopsis recogidas en campo para evitar las plantas emparentadas del laboratorio. Se expusieron a medios líquidos que contenían las secreciones de las raíces (exudados) propias, de hermanas y extrañas. Se midió la longitud de la raíz lateral más larga y de la primera estructura foliar. Las plantas expuestas a exudados extraños tuvieron una mayor formación de raíz lateral. Cuando las plantas hermanas crecieron juntas, sus hojas se tocaban y entrelazaban. Cuando crecieron con extrañas se ponían rígidas y evitaban tocarse. /// En un estudio se cultivaron semillas de Arabidopsis en placas de Petri y tubos de ensayo con agar (un medio de cultivo gelatinoso). Se colocaron dos plantas cercanas en la misma placa de Petri y se hicieron cortes en una hoja para simular el ataque de insectos. Al día siguiente, las raíces en la planta vecina se habían vuelto más largas y robustas, con más raíces laterales que sobresalían de la raíz primaria. Es probable que sea una reacción a los compuestos volátiles COV y que extienda las raíces para obtener más nutrientes y fortalecer sus defensas. Se midió un aumento de auxina en las plantas ilesas vecinas y de un transportador de malato (ALMT-1) que atrae microbios beneficiosos para el suelo (*Bacillus subtilis*). /// En otro estudio con Arabidopsis se evaluó la biomasa acumulada. Se encontró que la productividad aumenta en las macetas con mezclas de diferentes plantas cruzadas. La ganancia de rendimiento en comunidades mixtas se justificó por la composición genética de los cruces. Se observó que las pequeñas diferencias genéticas eran suficientes para aumentar su rendimiento combinado.

Parentesco: las hojas. /// Se sabe que las plantas Arabidopsis cambian la disposición de sus hojas en presencia de vecinos emparentados. Un estudio encontró que la luz reflejada en los vecinos permite cambiar la orientación de las hojas, de forma que reduce la sombra. En plantas familiares tienden a brotar hojas a la misma altura, rebotando más luz en las hojas de los demás. /// Un estudio trabajó en invernadero con una hierba invasora (*Centaurea maculosa*) emparejada con una especie nativa (*Festuca idahoensis*). Se les aplicó una fitohormona (jasmonato de metilo) que es un gas que se difunde por los estomas y se convierte en ácido jasmónico que es soluble en agua. Este ácido se une a un receptor en las células de las plantas vecinas y desencadena una respuesta de defensa en las hojas. Se observó que cuando se juntaban plantas de la misma especie, se producían más compuestos defensivos (fenólicos). En cambio, cuando se juntaban plantas de las diferentes especies se asignaron más recursos al crecimiento. /// En otro estudio de campo se encontró que el aumento de la carga de herbívoros aumentaba la densidad de plantas de la misma especie. Tal discriminación tiene sentido. En un ambiente natural los densos racimos de una sola especie tienden a atraer a mayor cantidad de insectos. Así que cooperar con otras plantas ayuda a aumentar la reproducción. Sin embargo, rodeado de otras hierbas, una mejor estrategia sería delegar la defensa a sus vecinos y concentrarse en un crecimiento agresivo.

Parentesco: las flores. Existe una relación entre los entornos sociales (densidad y relación genética) y la asignación de recursos (compartir polinizadores, patrones de apareamiento y aptitud de la planta). La aptitud de la planta se refleja en la capacidad para reproducirse (floración, polinización y producción de semillas). Las plantas progresan mejor cuando están rodeadas de hermanos por lo que invierten más en flores. /// Un estudio trabajó con 700 plantas (género *Brassicas*) y midió la inversión en flores. Se comprobó que cambian la estrategia si están entre parientes o extraños. Con parientes producen muchas más flores. Otro estudio obtuvo un resultado similar con 770 plántulas de una hierba (*Moricandia moricandioides*). Parece que el contexto social tiene consecuencias para los fenotipos reproductivos de las plantas. Se interpreta como una actitud altruista al abandonar parte de su potencial de producción de semillas para invertirlo en flores.

El caso de las Artemisas. El reconocimiento entre plantas puede usarse en la agricultura para seleccionar los cultivos de compañía. El objetivo es que se beneficien de la vecindad para disuadir a las plagas, atraer polinizadores y mejorar la absorción de nutrientes. /// En un estudio se encontró que cuando se juntan dos plantas de Artemisa (*Artemisa vulgaris*), se desarrolla una defensa más fuerte si es un clon que si es un vecino no relacionado. Es probable que el mismo cóctel de químicos aumente la eficacia. Además, durante los meses siguientes los clones vecinos sufrieron menos daño de orugas, saltamontes y ciervos, comparados con los vecinos no relacionados. /// En otro estudio se cultivaron esquejes de Artemisa (*Artemisia tridentata*) en macetas individuales que se colocaron a 5 cm de otra planta de artemisa que crecía en el prado. Algunas eran las plantas progenitoras y otras no relacionadas. Luego se hicieron daños menores simulando herbívoros (saltamontes). Se encontró que al final de la temporada las plantas progenitoras enraizadas con un clon dañado cercano sufrieron un 42 % menos de daño. Se concluyó que las plantas pueden

responder con mayor fuerza a las señales volátiles COV liberadas por ellas mismas o de clones. El análisis de los compuestos volátiles reveló una gran variación de compuestos. Los compuestos alcanfor y tujona incentivan a las vecinas a producir sustancias tóxicas. Estos productos son hereditarios y pueden ser señales de reconocimiento de parentesco.

El parentesco y diversidad. Las especies de árboles similares compiten por los recursos con las mismas estrategias. Además, comparten las mismas plagas y enfermedades. /// Los estudios indican que en los bosques tropicales los vecinos no están emparentados y que este rechazo impide que alguna planta sea dominante. Se facilita así la diversidad y las especies raras. Un estudio analizó datos de 3 millones de árboles de 2.500 especies en 140.000 sitios de todos los biomas. (1) En los bosques jóvenes, los árboles están más dispersos y con baja competencia, dando lugar a especies de crecimiento rápido. (2) En los bosques maduros aumenta la densidad. Se incrementa la cantidad de árboles de crecimiento lento porque aprovechan mejor los recursos (minerales, agua y luz). (3) Los árboles evitan la competencia con los vecinos al usar recursos y estrategias distintas. Parecería que cualquier estrategia podría ser posible siempre que sea diferente a los árboles vecinos. Sin embargo, ciertos rasgos son más importantes en diferentes etapas de la sucesión forestal sean o no diferentes a los vecinos. /// Un estudio de cinco años trabajó con árboles emparentados (género *Inga*) en un territorio de 50 ha en Panamá. Se midieron cuatro aspectos de adquisición de recursos y cinco de defensas contra los herbívoros. Se encontró que los rasgos de adquisición de recursos no tenían efecto sobre la supervivencia. Lo importante eran los rasgos contra herbívoros: pelos diminutos, néctar que atrae hormigas y hojas con compuestos tóxicos. Como la mitad del peso de una hoja joven es veneno, cada especie de herbívoro solo puede comer hojas para las cuales tienen adaptaciones. Las plantas relacionadas tienen rasgos defensivos similares, y por lo tanto plagas similares. Las técnicas de espectrometría de masa permitieron aislar los compuestos dentro de las hojas. Pero solo el 4 % de los compuestos eran conocidos. Se pudo asociar compuestos con estructuras similares con funciones similares.

El valor de la diversidad. /// Durante 15 años se estudiaron 500 parcelas en Europa central con cantidades variables de especies de plantas, desde monocultivos hasta mezclas de 60 especies silvestres. Se examinaron los organismos del ecosistema (debajo y sobre el suelo), los ciclos de materiales (carbono, nitrógeno y nitrato), el ciclo del agua, etc. Se pudo concluir que los prados con mayor diversidad tuvieron mayor productividad y lograron un mejor almacenamiento de carbono. También la cantidad de insectos fue mayor y la polinización fue más frecuente. Los prados de mayor diversidad transportaron mejor el agua superficial al subsuelo y fueron más estables durante sequías o inundaciones.

El caso de Amazonas. /// La selva del Amazonas tiene cerca de 390.000 millones de árboles. El 50 % están concentrados en 227 especies y 182 especies retienen el 50 % de la cantidad de carbono total (100 GtC). Ninguna especie dominante está distribuida en todo el Amazonas; cada una domina una región o tipo de bosque (pantanos, bosques de tierras altas). En el otro extremo unas 6.000 especies tienen poblaciones con menos de 1.000 individuos y son tan raras que quizás nunca se encuentren. Se lo llama

"biodiversidad oscura", asimilado a la materia oscura del universo. Es difícil tener en cuenta para la biodiversidad del planeta a las especies raras. Algunas especies dominantes (nuez, chocolate, caucho) son usadas y cultivadas desde hace milenios por las poblaciones nativas. No está claro si el hombre las convirtió en dominantes o ya lo eran antes.

Biodiversidad de bosques. La biodiversidad no solo es de árboles en un bosque, sino de bosques en un territorio. /// Se estudió una franja de bosque tropical andina (Perú y Amazonas) para conocer la ecodiversidad. Se midieron los niveles de agua, nitrógeno, fósforo y calcio basados en la reflexión del dosel detectado por satélite. Cada especie de árbol tiene un conjunto distintivo de rasgos químicos que provienen de las hojas. Se dividió un territorio de 76 Mha de bosques en cuadrados de 100 km de lado. Se mapearon los niveles foliares de ligninas y polifenoles y se identificaron 36 tipos de bosques diferentes.

5.2.5. La posibilidad de inteligencia en las plantas

NO SOLO DEFINICIONES

Por favor, defina consciencia. Se sugirió que las plantas pueden sentir dolor, ya que reaccionan y esto podría ser una señal de un tipo de consciencia. Por ejemplo, el gas etileno se usa para regular la germinación de las semillas y la maduración del fruto, pero también se libera cuando están bajo estrés. El etileno en las plantas podría ser equivalente a un grito de dolor en los animales. Estas nociones son controvertidas y especulativas. Se requiere un marco diferente para pensar sobre consciencia en las plantas. Si consciencia se define como la percepción interna ante la experiencia de la realidad (sentir lo que sucede), entonces quizás las plantas no lo tienen. Pero si se define como el estado de estar despierto, alerta al entorno, entonces las plantas pueden calificar como seres conscientes. Un punto es que las plantas pueden volverse insensibles con los mismos anestésicos usados en animales. Las drogas pueden inducir en las plantas un estado similar al sueño. Para los animales se propuso usar indicadores para encontrar niveles de consciencia: ¿Se reconoce en un espejo?, ¿tiene una teoría de la mente de los demás?, ¿muestra arrepentimiento de una mala decisión?, ¿tiene muchos receptores de dopamina en su cerebro para sentir recompensas?, ¿tiene flexibilidad en la toma de decisiones?, ¿tiene capacidad de enfocar la atención?, ¿necesita dormir?, ¿es sensible a los anestésicos? La consciencia parece que se trata de percepción y emoción, no se trata de pensar. Parece que los animales que prestan atención son también los que necesitan dormir; también responderían de la misma forma a los anestésicos y pierden la consciencia de una manera similar. Para las plantas se necesitan indicadores indirectos similares.

Por favor, defina inteligencia. Las plantas muestran capacidad de detección y sensibilización multifacética; pueden cooperar e integrar información con simbiontes; tienen memoria a corto y largo plazo; muestran aprendizaje adaptativo; reconocen el parentesco; muestran una conducta sexual compleja. ¿Pueden estas características sumar como para llegar a un nivel de inteligencia? El intento por definir inteligencia generó decenas de alternativas, agrupadas en dos categorías. Un grupo son definicio-

nes que se refieren a cualidades mentales intrínsecas como la razón, el juicio y el pensamiento abstracto. Están redactadas para que la inteligencia requiera un cerebro (casi-humano). Otro grupo está menos centrado en el cerebro y metafísica y enfatizan en la conducta. En este último caso la inteligencia se analiza en base a la capacidad de responder a los desafíos del entorno y las circunstancias. Este punto de vista valora menos a las neuronas, ya que serían solo células excitables, y las plantas tienen sus propias células excitables que se acumulan en una región detrás de la punta de la raíz. Allí se detectan niveles altos de actividad eléctrica y consumo de oxígeno. De ser así, la inteligencia sería una propiedad de la vida y se trataría de grado. Hoy día se tiende a otorgar capacidad de inteligencia a las computadoras (Inteligencia Artificial) pero no a las plantas. La inteligencia podría manifestarse en la solución de problemas desde el ángulo correcto, en reconocer que algo constante puede ser variable, en seleccionar las herramientas correctas, en usar la experiencia (aprendizaje).

¿Pueden las plantas tener inteligencia? Las plantas fueron excluidas de los estudios etológicos (estudios de la conducta) hasta este siglo. Se requiere una extensión de los términos relacionados con la conducta animal. Por ejemplo: ¿las plantas muestran solo habituación o es aprendizaje?, ¿tienen sensibilización o se llama memoria?, ¿tienen tropismos o muestran una intención?, ¿tienen respuestas adaptativas o toman decisiones?, ¿tienen solo una programación evolutiva o se trata de inteligencia vegetal? Las plantas y animales se enfrentan a retos similares: encontrar recursos y compañeros, evitar depredadores, resistir patógenos y soportar el estrés abiótico. Cada uno lo resuelve a su manera. La inteligencia sería una propiedad de la vida necesaria para sobrevivir. En términos darwinianos es la capacidad de adaptación, pero la adaptación darwiniana requiere mucho tiempo (generaciones). En cambio, la inteligencia se considera en el transcurso de una vida de un individuo. Una vez desacoplados de un punto de vista exclusivo animal, la inteligencia humana, animal y vegetal, podrían ser subtipos del concepto más amplio aún por definir. Darwin escribió: "Siempre me gustó exaltar las plantas en la escala de los seres organizados". Definió la inteligencia como una herramienta que se desarrolla a lo largo de la vida. Las plantas viven una escala de tiempo diferente a los animales y su estilo de vida sésil exige una comprensión del entorno inmediato más profunda.

La hipótesis del "cerebro-raíz". Darwin comentó esta hipótesis y se atrevió a plantear que la raíz volvía inteligentes a las plantas. Refiriéndose a la raíz primaria (radícula) escribió: "No es una exageración decir que la punta de la radícula... actúa como el cerebro de uno de los animales inferiores." La raíz es un ensamblaje complejo. En la punta hay una capa protectora y detectora. Es sensible a la gravedad, humedad, luz, oxígeno y nutrientes. Detrás está el meristemo, una región de células de división rápida. Más atrás está la zona de elongación, donde las células crecen en longitud, permitiendo que la raíz se alargue y se doble. Entre el meristemo y la zona de elongación hay un sector de transición que es eléctricamente activo. La hormona auxina regula el crecimiento y funciona en forma similar al transporte de neurotransmisores en el cerebro de los animales: viaja entre células vegetales para catalizar el crecimiento donde es necesario. La auxina se transporta en vesículas que se reutilizan una vez que liberan la hormona. Ocurre en forma similar a los neurotransmi-

sores, donde el reciclaje de vesículas parece ser importante para el intercambio de información eficiente y preciso en la sinapsis. Quizás un error de los más entusiastas fue proponer una homología entre neuro-biología y fito-biología, lo que llevó al concepto de "neurobiología vegetal". Esto generó una controversia innecesaria porque no hay neuronas en las plantas. Parece una mala elección de palabras con un propósito provocativo.

Similitudes con el cerebro. El floema es activo eléctricamente y capaz de señalización eléctrica rápida. Es una especie de gran axón (asimilado a las neuronas), que va desde la punta del brote hasta la punta de la raíz. Las plantas producen sustancias químicas (serotonina, GABA y melatonina) similares a los neurotransmisores de las neuronas. No se sabe si solo se trata de una evolución convergente de moléculas iguales para propósitos muy diferentes en plantas y animales. Las drogas que interrumpen los neurotransmisores cerebrales (Prozac, Ritalin y metanfetaminas) pueden hacer cosas similares en las plantas. /// La zona de transición es un gran consumidor de oxígeno (análogo al cerebro) y sería la zona de control del crecimiento de la raíz. El floema es el tejido de transporte de nutrientes orgánicos e inorgánicos y es eléctricamente activo. Por ejemplo, en Arabidopsis, cuando se hiere una hoja, la planta envía un cambio de potencial eléctrico a una velocidad entre 20 y 60 cm/hora. Utiliza proteínas de la membrana que están relacionadas con el receptor glutamato ionotrópico. Esto tiene similitudes con la transmisión sináptica en el sistema nervioso de los animales. Por ejemplo, ante la exposición al estrés salino, una señal se mueve desde la raíz al brote como una onda de Ca^{2+} a una velocidad de 1,5 metros por hora.

CUÁLES DERECHOS.

Los problemas éticos. Una hipótesis de inteligencia en las plantas es relevante porque puede tener consecuencias éticas y de derechos. Uno de los conflictos es la modificación o manipulación del ADN original. Se cuestiona que los genes manipulados se pueden propagar a la vida silvestre. Esto impide garantizar la integridad (pureza genética) de las razas silvestres. La ciencia llegó a una cota crítica, en la que rompe la separación entre especies o crea otras nuevas. Una corriente ética plantea que los organismos vivos tienen derechos y la modificación genética interfiere en el derecho a la identidad, de forma que se deja de considerarlos un organismo vivo para manejarlos como máquinas químicas. /// Un problema ético grave es cuando las acciones de unos afectan a otros (los costos y beneficios no son de los mismos actores). Por ejemplo, en la península de Yucatán (México) se encontró que seis muestras de nueve colmenas contenían polen de soja transgénica. El problema surgió a la hora de exportar miel ya que los países europeos no aceptan transgénicos o reducen su valor económico. Se tienen implicancias sociales para los pequeños apicultores que llevan una economía de subsistencia y viven de los productos naturales.

Los derechos de las plantas. Mediante transgénesis se pueden introducir genes positivos (resistencia a plagas en cultivos) o negativos (pérdida de capacidad reproductiva). Las preguntas involucradas son muchas: ¿Tiene la ciencia el poder y el derecho de cambiar las especies? Si no tiene el derecho, al menos quizás tiene la necesidad de hacerlo para satisfacer ciertas necesidades humanas (salud y alimentación). ¿Puede eliminar especies en forma voluntaria? Quizás

la ingeniería genética actual sea insuficiente para extinguir una especie, pero es posible en el futuro cercano. ¿Hay riesgo de pérdida del control genético y que se convierta en un peligro? ¿Una especie tiene derecho a existir? Es muy probable que tenga este derecho, pero además que tenga el derecho a seguir la deriva de la Selección Natural. Si así fuera debería aplicarse el principio de no intervención, lo que obligaría a replantear toda la relación del hombre con las plantas (y animales). Por ejemplo, la Constitución de Suiza insta a respetar la dignidad de los seres vivos, y se menciona específicamente a las plantas. El espíritu de la declaración indica que es "moralmente inaceptable causar daño arbitrario a las plantas", poniendo como ejemplo "la decapitación de las flores silvestres sin un motivo racional". Algunos encuentran que afectará a la investigación en biotecnología vegetal, ya que las solicitudes deberían indicar cómo se considera la "dignidad" de las plantas. También podría motivar a los activistas extremos, convirtiendo la defensa de las plantas en una nueva frontera. Otros indican que no hay demostración científica de que las plantas sientan dolor. Hay pruebas circunstanciales, pero no una cadena completa de pruebas.

Los derechos de los ecosistemas. Los ecosistemas son asociaciones de microorganismos, plantas y animales, ¿por qué las plantas deberían estar libres de derechos, si otros miembros del ecosistema los tienen y son casi indivisibles? ¿Por qué las plantas no y sus simbiontes animales, sí? Y si las plantas logran sus derechos, ¿deberá extenderse a los microbios? Los ecosistemas cambian y evolucionan de acuerdo con la vida. Parece muy posible que los ecosistemas evolucionen por "decisiones" químicas que toman las plantas. Una teoría sobre la evolución de la biomasa sugiere que las plantas son activas y determinan la productividad y composición del ecosistema. Parece lógico que exista un paso siguiente que reconozca los derechos de los ecosistemas, similares a los derechos de la naturaleza. Un punto es seguro, existe una competencia entre los "derechos (de los) humanos" y los derechos del resto de los seres vivos y la naturaleza. Por ejemplo, el ser humano se adjudica derechos como la "generación de energía" y la "producción de alimentos". El resto de los seres vivos toman la energía y alimentos del ambiente. La generación de energía o alimentos requiere cambios en el uso de la tierra que puede destruir el ambiente que utilizan los seres vivos.

5.3. La ingeniería climática de las plantas

5.3.1. Las plantas y el paleoclima

Derivas por cambio climático. Humboldt empezó a advertir los riesgos del cambio climático en 1799 en el Lago de Valencia (Venezuela). Observó que la deforestación producida por los colonos españoles estaba agravando las sequías e inundaciones. Sin la función protectora de la vegetación, el agua de lluvia no se filtraba en el suelo, sino que formaba torrentes que lo arrasaban. En aquella época el resto del mundo miraba la

naturaleza como un sistema mecánico. Humboldt se refería al hombre como parte de la naturaleza (animal, planta o trozo de roca). El cambio climático puede conducir a la reorganización de los ecosistemas mediante tres posibilidades. Un mecanismo es la "novedad climática", donde surge un clima nuevo sin equivalente histórico y donde ciertas especies encajan y otras se extinguen. Otro es la "velocidad de cambio", que provoca una competencia entre especies por seguir el ritmo del cambio. La tercera es la "divergencia climática" que se produce por las diferentes direcciones migratorias dependiendo de las especies. Por ejemplo, en las montañas la línea superior de árboles puede estar influenciada por la temperatura (longitud del período de vegetación y la dureza del invierno), mientras que la línea inferior es más sensible a la humedad. Un aumento de temperatura puede llevar a la línea superior más arriba en busca de fresco y a la línea inferior más abajo en busca de humedad. Por lo tanto, diferentes especies se moverán en diferentes direcciones (en tres dimensiones), generando ecosistemas distintos.

Los "proxy" del paleoclima. El conocimiento del clima en la historia del planeta sirve como predictor. Un proxy es un indicador indirecto ante la ausencia de referencias directas. Algunos de los proxys más usados son las plantas fosilizadas, la composición de isótopos en suelos y océanos, la relación de isótopos en conchas fósiles, corales y sedimentos, los hielos y glaciares, las estalagmitas en cuevas o la dendrocronología. /// Un estudio de 400 Ma analizó 1.200 estimaciones de CO_2 en busca de un registro continuo. A largo plazo el CO_2 disminuyó en 3-4 ppm por cada millón años. Pero en paralelo la radiación solar aumentaba, lo que ayudaba a compensar ambos indicadores. Es posible llegar hoy día a niveles de CO_2 de 2.000 ppm si se queman casi todas las fuentes de combustibles fósiles accesibles. Serían iguales a los máximos en los últimos 400 Ma, pero con una radiación solar mayor, por lo que el efecto combinado sería mucho peor. /// En rocas de 3.400 Ma en Australia los microfósiles son pequeños como granos de arena. Era un plancton autótrofo flotante, que producía energía desde su entorno. La roca del sedimento marino es la cuarcita. El proxy del clima es el porcentaje de C-13, que es indicativo de su origen. El carbono tiene dos isótopos estables (no-radiactivos), el C-12 y C-13 que se absorben en forma de CO_2. La proporción es diferente en los sedimentos y los fósiles. Los fósiles tomaron el C-13 desde el CO_2 de la atmósfera por lo que la proporción C-12/C-13 es mayor en los fósiles que en el sedimento. La diferencia es un indicador del clima. /// Un metaestudio de 3.000 plantas modernas, permitió relacionar la proporción de C-12/C-13 con el tipo de planta, la altitud y disponibilidad de agua. Se encontró que la relación más fuerte es con el tipo de agua y si son plantas de hojas perennes o caducifolias (de una temporada). /// Otro estudio trabajó con fósiles de angiospermas de 27-22 Ma en Etiopía. Los fósiles eran de depósitos lacustres (roca lutita) de clima cálido y con niveles de CO_2 de 870 ppm. Se realizó un análisis bioquímico y se correlacionó la concentración de CO_2 atmosférica y la temperatura. La biogeoquímica permitió estudiar la proporción de isótopos de carbono en las hojas fósiles, polen y sedimentos.

Los proxy: las hojas. Las hojas fósiles guardan cambios anatómicos y fisiológicos relacionados con la concentración de CO_2 en la atmósfera. Las plantas modifican sus estomas, de forma que el aumento de CO_2 reduce la cantidad y el tamaño. /// La paleontología de hace 55,8 Ma ofrece una ventana

desde el pasado hacia el futuro. En aquel momento el CO_2 se triplicó en forma súbita y transitoria y la temperatura global aumento 5 °C en 10.000 años. Un estudio analizó los daños de los insectos herbívoros en las hojas fósiles. Se trabajó con 5.000 hojas y se encontraron diversos daños. Sean agujeros de mandíbulas grandes y potentes, agallas formadas por la oviposición de avispas, heces dejadas por larvas de polillas y moscas y daños perforantes causado por áfidos y ácaros. El aumento desde 10,5 a 20,1 °C produjo un aumento en las hojas dañadas del 38 % al 57 %. El aumento de temperatura determinó un aumento de cantidad y diversidad de insectos, así como el tiempo de desarrollo y las tasas de crecimiento. /// Otra técnica es el conteo de estomas en las hojas. Es poco fiable cuando hay altos niveles de CO_2. Trabajar con estomas significa calcular la densidad, el tamaño y la profundidad en una hoja para determinar la velocidad de intercambio de gases. Además, se mide el residuo orgánico de isótopos de carbono. En las plantas terrestres, la composición química de la cera de las hojas depende del clima húmedo o seco. Se pueden determinar los patrones de lluvia y los tipos de plantas.

Los proxy: el ámbar. El ámbar es una resina pegajosa que mientras se endurece junta restos animales y vegetales. Estas "inclusiones", junto con las burbujas, permiten estudiar el clima, el agua, la temperatura y la composición de la atmósfera. Estas burbujas son similares a las que se encuentran en los glaciares, solo que los tiempos con los que trabajan los glaciares están dentro del último millón de años.

Los proxy: los hielos y glaciares. La temperatura del pasado se puede obtener de las muestras de hielo polares y glaciares. Cuando el hielo se solidifica capta el polvo del aire y encierra burbujas que entregan información del CO_2 y otros gases. Los minerales contenidos y el espesor de la concha del fitoplancton y algas indican la temperatura. /// Los estudios informan que en los últimos 400.000 años los cambios de temperatura son el resultado de modificaciones de la órbita de la Tierra alrededor del Sol. Pero, las mediciones satelitales en los últimos 30 años no muestran variaciones, por lo que los cambios actuales serían de origen antropogénico. Además, existe una correlación directa entre CO_2 y temperatura, tal como lo muestra el estudio de los hielos del lago Vostok, en la Antártida.

Los proxy: el permafrost. El permafrost (suelo congelado) es similar a los hielos y glaciares. /// En la isla de Baffin (Canadá) el derretimiento está liberando las plantas enterradas desde hace 115.000 a 45.000 años. Un estudio buscó restos de musgos, midiendo el tiempo mediante radiocarbono para detectar 370 edades diferentes agrupadas en los momentos interglaciares. Las fechas más recientes detectadas ocurrieron hace 3.700 años, hace 900 años y el último hace 550 años (Pequeña Edad de Hielo).

Los proxy: el suelo fósil. Los paleosuelos contienen nódulos de carbonato de calcio precipitado y fragmentos de materia orgánica. Se pueden obtener datos de CO_2, aunque en baja concentración son poco fiables, lo opuesto de la técnica de conteo de estomas. /// En el Sahara de hace 11.000 años los lagos se secaron y los sedimentos fueron arrastrados por el viento hacia el Atlántico. No hay paleosuelos en los lagos para estudiar, pero se pueden usar sedimentos marinos de la costa occidental del Atlántico. Se encontró que al comienzo del Sahara verde, el hemisferio norte estaba más cerca del sol durante el verano. Los veranos más cálidos

aumentaron la fuerza del monzón en África occidental y entregó más lluvia. Hacia el final del Sahara verde (hace 5.000 años), el hemisferio norte estaba más lejos del sol y el monzón era más débil.

Los proxy: los sedimentos marinos. Los sedimentos oceánicos, como el carbonato de calcio, son de origen biótico y forman capas en el lecho marino y funcionan como un proxy del nivel de carbono. /// El aumento de CO_2 aumenta la acidez del agua y disuelve más carbonato de calcio. Por ejemplo, hace 56 Ma los niveles globales de CO_2 aumentaron y llegaron a 1.700-2.000 ppm en la atmósfera. Las causas pudieron ser erupciones volcánicas o la liberación de metano atrapado en el hielo. Los datos de los sedimentos indican un período de aumento de 4.000 años, con una tasa de 1,1 GtC al año (el actual es 10 GtC/año). /// Un estudio analizó registros de sedimentos someros marinos y encontró que el clima global cambió hace 14 Ma cuando la capa de hielo de la Antártida se expandió. La expansión del hielo marino alrededor de la Antártida surge en consonancia con un desplazamiento hacia el norte de los vientos circumpolares. Esto puede haber empujado la circulación atmosférica tropical, cambiando el cinturón principal de precipitaciones sobre grandes partes del sudeste de Asia.

Los proxy: anillos de los árboles. Los anillos de los árboles y las estalagmitas coinciden en guardar información en forma de capas anuales. Los picos de isótopos son marcadores de tiempo que están en la madera, papiros, cestas hechas de plantas vivas y otros materiales orgánicos. /// Los árboles que crecieron durante las ráfagas de radiación solar intensas tienen "marcadores" del isótopo radiactivo del carbono C-14. Las mediciones de C-14 son de baja precisión con un origen volcánico. Por ejemplo, las tormentas solares intensas causaron grandes explosiones de radiación entre 994 y 775 aC disponibles en todo el planeta. /// Un estudio analizó árboles a más de 2.000 m de altura para evitar los efectos de la actividad humana local. Se encontró un aumento de fósforo, azufre y cloro desde 1850. La fijación de estos elementos en los anillos de crecimiento en la madera fue favorecida por el aumento global de las temperaturas. El aumento de las emisiones de sulfatos y nitratos a la atmósfera puede limitar la fijación en el suelo y la absorción de elementos como calcio, magnesio o manganeso. /// En la Patagonia andina el Ciprés (*Pilgerodendron uviferum*) es la conífera más austral. El estudio de los anillos de crecimiento permitió conocer cómo responde al cambio climático. Un estudio encontró que hasta 1950 el crecimiento y el clima fueron similares. Desde allí la región sur de distribución se calentó más que el resto, aumentó la humedad en verano y crecieron más. También se midió un corrimiento de las lluvias hacia el sur, lo que redujo las precipitaciones en el norte de la Patagonia.

Los proxy: las cuevas. Las estalagmitas contienen depósitos de carbonato de calcio que se depositan año tras año en forma de capas. /// En cuevas en Irán se registran los cambios en el clima durante el período entre 130 y 70 mil años atrás. La causa del cambio fue el Atlántico Norte. La medición de los isótopos de oxígeno permitió comparar los registros de cuevas, núcleos de hielo y sedimentos. La tendencia en la secuencia de períodos glaciales e interglaciales, indica una probable disminución de precipitaciones en Oriente Medio en los próximos 10.000 años. /// En la cueva Sanbaoa (China) hay estalagmitas que crecieron desde el suelo de la cueva y guardan la historia de los factores climáticos desde hace 640.000 años. La ve-

locidad de crecimiento depende de las lluvias durante la temporada del monzón. La información está en capas de carbonato de calcio y la fecha se obtiene del uranio disuelto. Se pudo probar que los cambios en la radiación solar sobre el hemisferio norte se debieron al ciclo de precesión del planeta (cambio en el eje de rotación del planeta). /// En cuevas del sur de China las estalagmitas mantienen evidencia de cambios en el campo magnético. Se trabajó en el período entre 107 a 91 mil años atrás, y se midieron cambios en el campo magnético. Hace 98.000 años se produjo una inversión magnética en unos 150 años. /// En Canadá y a 2,5 km de profundidad el agua circula en fracturas de roca en una mina de cobre. Las técnicas de datación (potasio-argón) indican que el agua está aislada desde 2.600 a 1.500 Ma. Es una cápsula del tiempo con hidrógeno y metano, apta para la vida.

5.3.2. Los desajustes fenológicos

La fenología estudia la relación entre el clima y los ciclos de la vida. El cambio climático es un objetivo en movimiento y las poblaciones corren detrás, tratando de ponerse al día. /// Por ejemplo, la planta de Mostaza (Boechera stricta) renace de semillas bajo la nieve en forma sincrónica con el deshielo. Los estudios indican que hoy florece 13 días antes que hace 40 años. Para una planta que florece solo 30 días al año, es un cambio enorme. Lo mismo ocurrió hace 20.000 años cuando retrocedieron los glaciares. Entonces se corrieron hacia los polos y arriba en las montañas. Pero hoy el clima cambia de 10 a 100 veces más rápido. /// El Caribú en el oeste de Groenlandia sigue una estricta dieta estacional. En invierno, comen líquenes a lo largo de la costa. En primavera y verano, se aventuran hacia el interior para dar a luz a sus terneros y comer las plantas árticas. El calentamiento hace que las plantas árticas continentales se desarrollen antes, hasta 26 días en una década. El caribú no cambió su migración tan rápido y los terneros parecen estar muriendo porque el crecimiento de las plantas precedió a la temporada de parto. Cuando el caribú llega, las plantas ya no son tan blandas y nutritivas. ¿Por qué el caribú no acelera su migración? Una posibilidad es que se basa en señales estacionales (la duración inalterable del día), mientras las plantas responden al clima (temperatura). /// Se suele pensar que las aves, gracias a su capacidad de movimiento, se adaptan más rápido al cambio climático. Pero no siempre ocurre. Por ejemplo, un atrapamoscas migra desde África a Europa para reproducirse. Se alimenta de las orugas de las polillas de invierno que se alimentan de hojas de roble. El aumento de temperatura está corriendo la fecha de los brotes del roble y la temporada pico de orugas llega dos semanas antes. Pero los atrapamoscas no parecen reprogramar su salida de África, quizás porque allí los cambios son menos drásticos.

Movimiento hacia los polos. En el siglo 19 se enunció la "ley bioclimática" para las regiones templadas. Se midió que los árboles caducifolios (pierden las hojas en otoño) reverdecían con cuatro días de retraso por cada grado de latitud norte. En las montañas la variación era de tres días de retraso por cada 100 m de altura. /// Los estudios actuales desde los años 1950 sobre avellanos, alerces y abetos en los Alpes, demostró que el corrimiento se acelera. En 1950 había 34 días de retraso entre plantas a 200 m y 1800 m de altura. Este valor se redujo a 22 días en

el 2014. Desde 1980 el corrimiento promedio es de 2,2 días por década. La precocidad aumenta con el incremento de la altura: el corrimiento es 0,4 días/década en la base y 1,9 días/década en las cumbres. Parece que el calentamiento global entrega más días entre 0 y 5 °C (temperatura sobre cero). Antes había más días con temperaturas bajo cero. Para los árboles de las alturas, cuanto más frío reciba en invierno menos calor necesita en primavera. Hay límites físicos (cantidad de luz solar) que limitan el adelanto primaveral, lo que sirve para protegerse de las heladas tardías. El enfriamiento invernal es fundamental para los bosques templados. Las hormonas reguladoras aprovechan el letargo para preparar la planta para la foliación, floración y fructificación de los meses cálidos. /// En un estudio se estimó que los ecosistemas se corren hacia los polos a 0,42 km/año promedio, con extremos en los bosques de coníferas (0,08 km/año) y los pastizales y sabanas (1,26 km/año). Los animales se pueden mover más rápido que las plantas, pero muchos necesitan de las plantas para sostenerse. En Finlandia se midió la densidad de individuos de algunas especies de aves y se encontró un movimiento de 45 km en 40 años (1970-2010) hacia el norte. La densidad poblacional es un mejor indicador que la distribución y se puede obtener gracias al aporte de los observadores de aves ("ciencia ciudadana"). /// Las imágenes satelitales de 30 años permitieron analizar la absorción y emisión de carbono. Se estudió el hemisferio norte con más de 30° de latitud. Como la primavera empieza antes, las plantas pueden absorber más carbono de la atmósfera. Pero el efecto se compensa y pierde durante el verano y otoño por el aumento de temperatura. El mayor crecimiento de las plantas en la primavera aumenta la transpiración y demanda de agua, lo que disminuye la humedad del suelo y seca las plantas en verano. /// Un estudio trabajó con semillas de Arabidopsis de poblaciones silvestres de toda su área de distribución nativa. Las colecciones tienen entre 50-20 años y se mantuvieron en condiciones controladas en los bancos de semillas. Se encontró que las semillas originarias ya no son las mejor adaptadas por el cambio del clima. Las variedades del sur de Europa crecen mejor en el norte que las variedades locales establecidas.

Movimiento en altura. /// Un estudio sobre 302 picos de montañas en Europa con datos desde 1870 muestra una aceleración en el número de especies en la cima. Durante la década de 1957-1966 el número de especies aumentó en 1,1 especies. Pero en la década 2007-2016 fue de 5,5 especies. Algunas de las especies podrían desaparecer en el futuro porque no tienen otro lugar adonde ir. Uno de los trabajos estudiados escrito en 1913 vaticinaba que un estudio similar sería necesario en el futuro y que los datos que se reportaban servirían de referencia. /// Un estudio en Suiza de 60 años (desde 1951) analizó 13 especies de árboles y arbustos en 264 estaciones meteorológicas. Se obtuvieron los datos de temperatura y 48.000 observaciones del despliegue de hojas. Las elevaciones más altas empezaron a cambiar desde 1980, de forma que el tiempo entre las últimas heladas tardías y el despliegue de hojas se acorta. El riesgo de daño por heladas tiende a aumentar. Las especies que brotan temprano a más de 1.100 m (alerce), tienen los márgenes de seguridad más bajos. /// Un estudio con álamos (*Populus angustifolia*) trabajó con suelos de elevaciones bajas y altas. Se plantaron árboles de baja altura en suelos altos y viceversa. Se encontró que los árboles crecían mejor cuando se movían más arriba en la montaña. Esto crea condiciones en las que los descendientes continúan ascendiendo y las poblaciones se van

a dividir. /// El aumento de temperatura lleva a las plantas como Lobelia Gigante (*Lobelia bambuseti*) a trepar en el Monte Kenia hasta que se termine el terreno. Esta planta puede medir hasta 6 m de altura, formando bosques entre 3000 y 4000 m de altitud. Los miembros de las tribus Kikuyus locales alertaron sobre la muerte de estas plantas. /// En el Himalaya las plantas crecen a 6.150 m de altura. Las algas y musgos pueden hacerlo porque son más secas y tolerantes a las heladas. Pero las plantas vasculares deben desarrollar trucos para soportarlo. Una posibilidad es usar compuestos anticongelante con alto contenido de azúcar. Son hojas envueltas que les permiten retener el aire más cálido. El estudio de la dendrocronología en la raíz mostró 20 anillos de crecimiento de 1 mm. Un aumento de temperatura producirá más días sin heladas y permitiría subir aún más a estas plantas.

El ajuste: la floración. /// El análisis de las flores silvestres en el P. N. Monte Rainier (Estados Unidos) registró la temperatura, fecha de deshielo y humedad del suelo. El verano cálido y seco de 2015 anticipó las condiciones que serán normales en el 2100. Se trabajó con 48 especies en 70 parcelas, desde 1.500 a 1.900 m de altura. Se encontró que se afectaron el inicio y la duración de la floración. Se formaron comunidades nuevas que se reensamblaron a nivel comunitario. La mayoría de las plantas son perennes y se retiran bajo tierra para pasar el invierno. El ciclo de floración y reproducción comienza cuando la nieve se derrite y la ventana de tiempo para la reproducción es 2-4 meses. Pero en 2015 la nieve comenzó a derretirse 58 días antes que el promedio y todas las especies florecieron antes. Se midieron cambios importantes en la duración de la floración, desde 19 días de menos a 15 días de más. Se dio el caso de que florecieron al mismo tiempo especies que suelen florecer con semanas de distancia. /// La Orquídea Araña (género *Brassia*) usa el engaño para reproducirse. En primavera el bulbo se mimetiza como un insecto y libera feromonas que engañan a las abejas macho solitarias. Los machos se confunden con una hembra y llegan a la copulación con la flor. Esta artimaña ocurre en simultáneo con las abejas macho que emergen de la hibernación, pero antes de que aparezcan las hembras. El cambio climático hace que las abejas hembra estén emergiendo antes y se llevan a los machos lejos de las orquídeas. El estudio durante un siglo indica un adelantamiento fenológico de las abejas hembra en 6,6 días por cada grado centígrado. /// En la isla Barro Colorado (Panamá) se recolectan flores desde 1987. La cantidad de flores es mayor cada año. Se comparó con la lluvia, temperatura, el CO_2 y la actividad de El Niño. Resultó que el CO_2 tenía el mayor efecto sobre los cambios a largo plazo en la producción de flores. La actividad de El Niño también provoca ráfagas en la floración, ya que da como resultado un clima cálido y soleado, pero los efectos son temporales.

El ajuste: la agricultura. El cambio climático afectará a los cultivos de diferentes formas. (1) El aumento de CO_2 incrementará la tasa de fotosíntesis, estimulando el crecimiento y mejorando el rendimiento. (2) Se incrementará la profundidad de las raíces, beneficiando a plantas de ecosistemas áridos y cultivo en secano. (3) Se reducirá la cantidad de agua perdida por transpiración, aunque puede haber menos agua disponible. (4) Se producirá un corrimiento de la frontera agrícola hacia latitudes más altas. Algunos países serán beneficiados (Mongolia) y otros perjudicados (países ecuatoriales). (5) Se incrementará un desbalance de nutrientes por efectos sobre hongos y bacterias del suelo. (6) Se tendrá una menor polinización y disper-

sión de semillas por reducción de los vectores animales. (7) Se modificarán las fechas de florecimiento de las plantas con una anticipación (adelantamiento fenológico). (8) Se incrementarán las mala hierbas e insectos plaga que pueden propagarse más rápido a temperaturas más altas. (9) Podría favorecerse la invasión de plantas exóticas, impactando sobre la salud pública debido al polen y toxicidad.

El ajuste: la papa y el maíz. En las montañas altas de los Andes (Perú), el calentamiento global afectará la producción artesanal de papa y maíz. /// Un ensayo de campo se realizó en la zona de Huamburque (Amazonas andino) con 3.000 a 4.000 m de altura. Se intercambió suelo de tierras bajas con tierras altas, con diferente textura y nutrientes. Cuando se plantó maíz más abajo, la temperatura cambió entre 1,3-2,6 °C y casi todas las plantas de maíz fueron destruidas por aves invasoras e insectos plaga. A las plantas de papa les fue peor ya que la mayoría morían y las papas que sobrevivían no tenían valor de mercado. Cuando se simuló llevar el maíz a elevaciones más altas con igual temperatura, pero suelos de las zonas altas, las plantas de maíz sobrevivieron, pero la calidad y cantidad de la cosecha se redujo. Gran parte de la disminución se debió a un mayor daño por plagas. Las papas ya se cultivan a lo largo de los picos de las montañas, por lo que mover esas granjas más alto no es una opción. Las variedades usadas no son transgénicas, no se usan plaguicidas ni fertilizantes y no hay riego artificial. Todos estos avances están fuera del alcance de las comunidades indígenas locales.

El ajuste: los viñedos. La vid es un cultivo perenne intensivo que requiere cinco años para empezar a producir entre 5-10 t/ha. El clima de Mendoza es excelente para la vid, pero el suelo es de baja calidad y el 97 % de la provincia es un desierto. La vid necesita 700 mm/año de agua para su desarrollo, pero en el 3 % de superficie cultivable solo obtiene 200 mm/año desde las lluvias. El riego desde canales es indispensable. /// Un estudio analizó la fecha de cosecha de la uva para vinificación entre 1600-2007. Tomando como referencia la época de cosecha entre 1600-1980, en el período 1981-2007 el cambio climático anticipó la cosecha. Los vinos de mayor calidad son asociados con fechas de cosecha anteriores en las regiones más frías (Francia y Suiza). La calidad del vino indica que los mejores años tienen veranos cálidos con lluvias por encima de la media a principios de la temporada de crecimiento y sequía al final. Esto entrega calor y humedad para el crecimiento inicial. Hacia el final, las condiciones secas reducen el crecimiento vegetativo y logra mayor producción de frutos. El estudio consideró documentos históricos y los anillos de los árboles desde 1600. Este análisis se comparó con los cambios de calidad del vino en Burdeos y Borgoña (Francia) sobre la base de las calificaciones de las cosechas durante los últimos 100 años. Los resultados indican un cambio fundamental en el papel de la sequía y la humedad como conductores a gran escala de tiempo de la cosecha y la calidad del vino. /// Un estudio de 3 años en Holanda en 15 viñedos permitió comparar el suelo de cultivo con los naturales vecinos. Se analizaron las comunidades bacterianas y fúngicas y se determinó que responden de forma diferente. Las bacterias tenían una mayor biodiversidad en los viñedos, en tanto los hongos eran más diversos en las zonas no administradas. Las prácticas de viticultura modifican las comunidades microbianas del suelo y pueden afectar a la disponibilidad de nutrientes. Estas comunidades estabilizan los ecosistemas y pueden reducir la necesidad de pesticidas y fertilizantes.

5.3.3. Los bosques y la geoingeniería botánica

La contabilidad de bosques. La FAO define al bosque como una superficie mayor a 0,5 ha, con árboles superiores a 5 m de altura y una cubierta de dosel mayor al 10 % del área. Como toda definición con umbrales, un cambio de umbral produce un cambio de resultados. Si el umbral del 10 % se sube al 30 %, la superficie mundial de bosques se reduce en un 6 %. Esta definición llamó a objeciones: ¿Por qué se considera solo árboles y no otros seres vivos? ¿Por qué se permite que monocultivos de eucaliptos o pinos se consideren bosques? En el primer censo global de bosques (1923) habían unas 10 ha por habitante, hoy hay menos de 0,5 ha/hab. Es el resultado de tener 3.500 Mha de bosques (dato de FAO-1995) y 7.000 millones de habitantes en 2011. Una tercera parte de la Tierra (el equivalente de toda América) está cubierta por bosques.

La contabilidad de árboles. /// Un estudio utilizó una combinación de enfoques y encontró que hay 3,04 MM (millones de millones) de árboles, aproximadamente 422 árboles por persona. Recopilaron información sobre la densidad de árboles de más de 400.000 parcelas forestales en todo el mundo. Utilizando imágenes satelitales, pudieron evaluar la densidad, el clima, la topografía, vegetación, estado del suelo y los impactos humanos. Las densidades más altas están en los bosques boreales subárticos (0,74 MM). Pero las áreas forestales más grandes se encuentran en los trópicos (1,30 MM). En las regiones templadas hay 0,66 MM. El clima puede ayudar a predecir la densidad de los árboles. En áreas más húmedas hay más árboles. Sin embargo, las zonas húmedas pueden ser las preferidas por los humanos para la agricultura. Se estimó que más de 0,015 MM de árboles se talan cada año.

La contabilidad del carbono. La captura de carbono ocurre durante el crecimiento de los árboles y se libera cuando mueren. Cerca del 45 % de la biomasa de un árbol (materia seca) es carbono y el 30 % está en las raíces. En promedio, una tonelada de madera equivale a 1,6 toneladas de CO_2 atmosférico o 0,45 toneladas de carbono neto acumulado. El período en el cual el bosque alcanza su madurez varía de acuerdo con el tipo de árbol, suelo, topografía y prácticas de manejo en el bosque (silvicultura). Cada árbol en 100 años puede capturar 300 kg de carbono (700 kg de madera). Lo que da una captura promedio de 120 toneladas por hectárea en 100 años. Se absorben cerca de 1 tonelada de carbono por hectárea al año. El rendimiento en cantidad de CO_2 que una especie puede absorber es encabezado por el género *Eucaliptus*, que puede capturar 8 tC/ha/año.

El aumento del carbono secuestrado. /// Con el manejo correcto, el suelo puede ayudar al secuestro (geoingeniería) de carbono. En la cumbre de Paris-2015 se lanzó el plan "4 por 1000" que consiste en aumentar el carbono en el suelo 0,4 % al año. La capacidad de secuestro de carbono es muy variable. Los suelos de turba tropicales tienen 4.000 tC/ha (toneladas de carbono por hectárea), mientras los arenosos llegan solo a 80 tC/ha. Se estima que en promedio el 25 % de la materia orgánica agregada al suelo queda almacenada a largo plazo. Los estudios sugieren que se puede almacenar carbono a razón de 0,5 tC/ha/año. Algunas

áreas de tierras de cultivo del mundo tienen el potencial para alcanzar el objetivo del 0,4 %/año, al menos localmente. Significa que la aspiración de "4 por 1000" es ambiciosa, pero el efecto perseguido es la promoción de la buena gestión del suelo. La restauración del suelo ayudará a los objetivos del Cambio Climático y de Seguridad Alimentaria en forma simultánea.

La composición forestal. /// Un estudio de 250 años de historia del manejo forestal en Europa reveló cambios en la evaporación, transpiración, albedo y liberación de CO_2. La forestería prefiere árboles comercialmente valiosos (pino escocés, abeto rojo y haya) lo que se tradujo en la reforestación con coníferas, a expensas de los bosques de hoja ancha. Entre 1750-1850 se talaron 190.000 km^2 de bosques para combustible o agricultura. Desde 1850 se recuperó más del doble de la superficie. Pero las coníferas de crecimiento rápido reemplazaron a los árboles caducifolios en 633.000 km^2 de bosque, por razones forestales. Este cambio indica que, aunque hay un incremento de superficie forestal, resulta ser negativo para el carbono acumulado. El cambio en la composición forestal significa que ahora se retiene 3,1 MtC menos que en 1750. Entre 2010-2015 el 85 % de los bosques europeos tuvieron algún tipo de manejo.

Los viejos son dueños del carbono. El proyecto ForestGEO tiene 52 parcelas en 22 países y 80 instituciones asociadas. Contienen 8.500 especies y 4,5 millones de árboles bajo seguimiento. /// Un estudio encontró que en promedio un árbol de 100 cm de diámetro acumula 103 kg/año de masa seca, siendo 3 veces la acumulación que muestran los árboles con la mitad de diámetro. Los árboles viejos y grandes son el 6 % en número, pero producen el 33 % de la masa forestal anual. /// El estudio de la composición de los bosques globales encontró que el 1 % de los árboles maduros y más viejos tenía el 50 % de la biomasa forestal. La cantidad de carbono que los bosques pueden secuestrar depende de la abundancia de árboles grandes. El tamaño de los árboles más grandes es más importante para la biomasa forestal que las altas densidades de árboles pequeños y medianos. /// Los árboles no dejan de crecer. Crecen hasta que sucumben a enfermedades, ataques de insectos y rayos. No son inmortales, pero si logran eludir los accidentes, parece que pueden vivir indefinidamente. Un estudio trabajó con datos de 673.046 árboles de 403 especies y calculó la tasa de crecimiento en 5 y 10 años. En el 87 % de las especies, los árboles más grandes generan más biomasa que los pequeños. Los árboles grandes y viejos son reservorios de carbono, pero además son esponjas. Una hipótesis diferente dice que la tasa de crecimiento mayor no refleja una mayor fijación de carbono. Los árboles viejos podrían estar almacenando menos carbono en sus raíces. Otro estudio comprobó que en los bosques de monocultivos con árboles de la misma edad, la productividad de biomasa tiende a disminuir con la edad.

El balance entre fotosíntesis y respiración. El balance entre la absorción y emisión de CO_2 en los bosques es poco conocido. Hay un desacuerdo sobre si el balance de carbono secuestrado a largo plazo será negativo o positivo. /// Hay dos tendencias posibles: que el aumento de temperatura y CO_2 haga predominar la absorción de CO_2 por fotosíntesis, o que en el suelo la respiración sea una fuente de carbono. Si los bosques siguen absorbiendo carbono conviene mantener los bosques maduros, pero si los bosques maduros se convierten en fuentes de carbono, lo mejor sería aumentar la cose-

cha de madera para mejorar la mitigación. La recolección reduciría las pérdidas por descomposición. Un estudio de 20 años comprobó el incremento de absorción por fotosíntesis cuando se pasó de 400 a 700 ppm de CO_2 atmosférico. Se midió hasta 32 % más de fijación de carbono. Pero otro estudio de 6 años estableció que en los bosques se produce un aumento de vegetación junto con un incremento de la actividad de microbios en el suelo, lo que eleva el carbono liberado. Hay una incertidumbre en el balance para el ciclo de carbono. Lo único seguro es que el carbono en la atmósfera aumenta por el consumo de combustibles fósiles.

La incertidumbre. Los bosques se encuentran sometidos a una dieta de comida rápida con CO_2 en aumento, lo que incrementa el crecimiento. Pero, el nitrógeno en el suelo del bosque se va agotando, lo que llevará a una situación de pérdida de crecimiento. /// En una plantación forestal (*Pinus taeda*) en el noroeste de Norteamérica se mide el suelo del bosque para evaluar la respiración del CO_2. Es un trabajo que se realiza cada 30 minutos desde el 2005. Parece que la explotación forestal está destruyendo el carbono almacenado bajo el suelo del bosque. Se está perdiendo carbono a razón de 1,2 t/ha al año. Con el tiempo el suelo fértil a base de turba podría terminar en una capa de arena. Se sospecha que la tala altera la actividad microbiana del suelo. La contabilidad de carbono debe considerar la acumulación en madera y la pérdida del suelo. /// Un bosque como el Amazónico respira en forma casi cerrada: inhala CO_2, libera oxígeno y genera madera en la masa selvática y luego el suelo y las cuencas de ríos se ocupan de procesar la materia vegetal y liberar carbono. Las bacterias del suelo liberan el 45 % y el río el 50 % del carbono que cae en él (en total 0,2 GtC/año). Solo el 5 % llega al Atlántico o es enterrado en el fango de los afluentes. El río Amazonas descarga en el mar el 20 % del agua dulce de todo el planeta y las mareas son tan fuertes que invierten el sentido de circulación en la desembocadura. La sequía del 2010 se calcula que liberó a la atmósfera más de 1,5 GtC, (igual a las emisiones de Estados Unidos), lo que convirtió al Amazonas en una fuente de carbono. Una sequía igual ocurrió en el 2005 en lo que se llamó "un evento único en 100 años". Este será normal con el calentamiento global: la aceleración de ocurrencia de los eventos extremos.

La evaporización y transpiración. /// En un estudio se analizaron datos satelitales de temperatura superficial y variaciones en la cubierta forestal. Se encontró que la tala de bosques está provocando un aumento de las temperaturas medias y máximas de la superficie. La evaporación y transpiración compensan la temperatura, donde en las zonas áridas se tiene un patrón de calentamiento más fuerte y en las zonas tropicales es más suave. Esto ocurre porque las coníferas de hojas oscuras absorben más luz solar y emiten menos agua, lo que contribuye al calentamiento local. Los bosques enfrían la atmósfera local durante los meses de verano, cuando el calor y el fuego son motivo de preocupación. Algunos sugieren que deben tenerse presentes los efectos de los bosques en el clima local, en lugar de centrarse en los efectos globales del dióxido de carbono. /// Un problema es el consumo de agua. Los bosques que se implantan para explotación industrial en pastizales "devoran" el agua de lluvia. En Patagonia se midió que las plantaciones de 350-500 pinos por hectárea transpiran 2-3 mm de agua por día. En Chile midieron que la transpiración y evaporación consumen el 95 % de las lluvias, por

lo que no dejan agua hacia el exterior. /// La deforestación reduce la temporada de lluvias, debido a la correlación entre humedad del suelo, vegetación y energía solar que se necesita para convertir el agua en vapor. Al convertir agua del suelo en humedad, los bosques enfrían el aire. Un modelo predijo que el desmonte del 40 % del Amazonas puede reducir las lluvias en 12 % en la estación húmeda y 21 % en la seca. El efecto llegaría a la región pampeana (Argentina) con una reducción del 4 % de lluvias.

Bibliografía



Este libro es un trabajo de divulgación por lo que no aplicamos las normas tradicionales que obligan a la mención de la fuente o al uso de comillas. Los textos fueron adaptados para lograr un espacio más compacto, un lenguaje más uniforme o simple y con palabras coherentes con el resto de la obra. La cita de las fuentes (p.e., el listado de 1.000 artículos científicos) o de una bibliografía, quedó desvirtuada en este siglo para este tipo de libros. Para la búsqueda de la fuente basta con colocar en el buscador de Google la especie y alguna palabra clave del tema de referencia y se obtendrá el artículo original. Para este libro adapté figuras obtenidas de las publicaciones de forma de integrarlas al formato general. A continuación, indico algunos de los sitios en Internet donde se encuentra información utilizada en este libro.

Algunos sitios con novedades de las ciencias:

https://www.sciencedaily.com/news

https://phys.org/

http://www.sci-news.com/news/biology

https://www.livescience.com/

https://www.sciencenews.org/

https://www.eurekalert.org/

https://www.newswise.com/

https://esciencenews.com/

Algunos sitios de revistas con artículos completos:

https://www.the-scientist.com/
https://www.newscientist.com/
https://www.nature.com/scitable/
https://www.sciencemag.org/
https://www.scientificamerican.com/
https://www.americanscientist.org/
https://www.pnas.org/
https://www.plos.org/
https://www.biorxiv.org/collection/plant-biology/
https://academic.oup.com/biolinnean/
http://news.mit.edu/topic/earth-atmosphere
https://academic.oup.com/
https://www.journals.uchicago.edu/toc/an/current
https://www.cell.com/trends/plant-science/
http://www.jbc.org/
https://elifesciences.org/
https://phytokeys.pensoft.net/
https://www.biorxiv.org/collection/plant-biology
https://bio.biologists.org/

Algunos sitios de interés generales:

http://smithsonianscience.org/
https://www.nationalgeographic.com/latest-stories/
https://www.calacademy.org/explore-science/
http://discovermagazine.com/
https://www.dailymail.co.uk/sciencetech/
https://www.theguardian.com/uk/environment
https://www.bbc.com/news/science_and_environment
https://www.nbcnews.com/science
https://www.cbc.ca/news/technology
https://www.kqed.org/science/
http://www.ipsnews.net
https://editors.eol.org/eoearth/wiki/Main_Page
https://stateoftheworldsplants.org/2017/





AZARA

FUNDACIÓN DE HISTORIA NATURAL

La Fundación Azara, creada el 13 de noviembre del año 2000, es una institución no gubernamental y sin fines de lucro dedicada a las ciencias naturales y antropológicas. Tiene por misión contribuir al estudio y la conservación del patrimonio natural y cultural del país, y también desarrolla actividades en otros países como Paraguay, Bolivia, Chile, Brasil, Colombia, Cuba y España.

Desde el ámbito de la Fundación Azara un grupo de investigadores y naturalistas sigue aún hoy en el siglo XXI descubriendo especies –tanto fósiles como vivientes– nuevas para la ciencia, y en otros casos especies cuya existencia se desconocía para nuestro país.

Desde su creación la Fundación Azara contribuyó con más de cincuenta proyectos de investigación y conservación; participó como editora o auspiciante en más de doscientos libros sobre ciencia y naturaleza; produjo ciclos documentales; promovió la creación de reservas naturales y la implementación de otras; trabajó en el rescate y manejo de la vida silvestre; promovió la investigación y la divulgación de la ciencia en el marco de las universidades argentinas de gestión privada; asesoró en la confección de distintas normativas ambientales; organizó congresos, cursos y casi un centenar de conferencias.

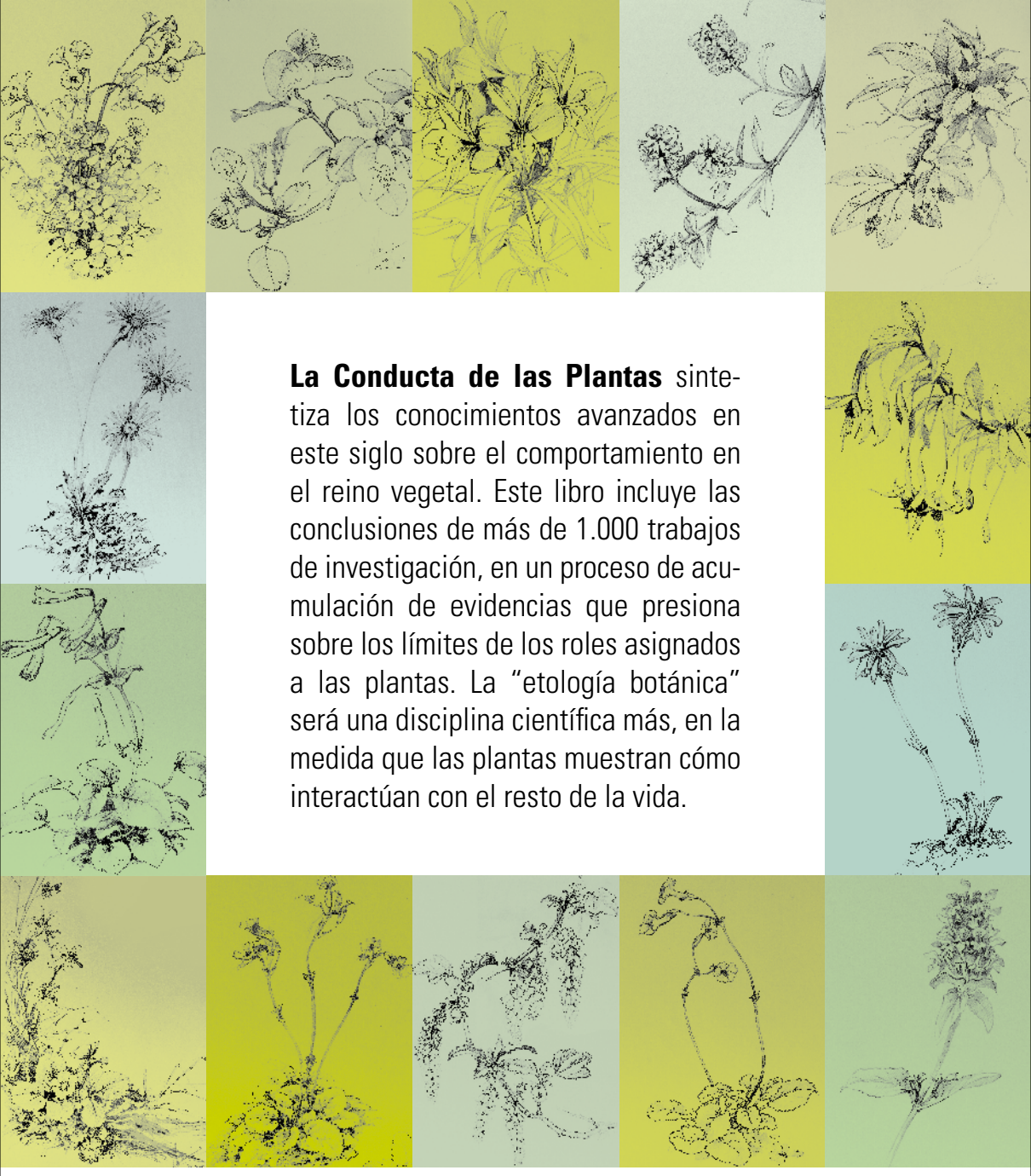
En el año 2004 creó los Congresos Nacionales de Conservación de la Biodiversidad, que desde entonces se realizan cada dos años. Desde el año 2005 comaneja el Centro de Rescate, Rehabilitación y Recría de Fauna Silvestre "Güirá Oga", vecino al Parque Nacional Iguazú, en la provincia de Misiones. En sus colecciones científicas –abiertas a la consulta de investigadores nacionales y extranjeros que lo deseen– se atesoran más de 50.000 piezas. Actualmente tiene actividad en varias provincias argentinas: Misiones, Corrientes, Entre Ríos, Chaco, Catamarca, San Juan, La Pampa, Buenos Aires, Río Negro, Neuquén y Santa Cruz. La importante producción científica de la institución es el reflejo del trabajo de más de setenta científicos y naturalistas de campo nucleados en ella, algunos de los cuales son referentes de su especialidad.

La Fundación recibió apoyo y distinciones de instituciones tales como: Field Museum de Chicago, National Geographic Society, Consejo Superior de Investigaciones Científicas de España, Fundación Atapuerca, Museo de la Evolución de Burgos, The Rufford Foundation, entre muchas otras.

www.fundacionazara.org.ar
www.facebook.com/fundacionazara

VAZQUEZ
MAZZINI
EDITORES

DELIVERY de LIBROS:
Ingresá a **www.vmeditores.com.ar**
Comprá online el libro que quieras y recibilo comodamente en tu domicilio. Envíos a todo el mundo.
www.facebook.com/vazquez.mazzini.editores



La Conducta de las Plantas sintetiza los conocimientos avanzados en este siglo sobre el comportamiento en el reino vegetal. Este libro incluye las conclusiones de más de 1.000 trabajos de investigación, en un proceso de acumulación de evidencias que presiona sobre los límites de los roles asignados a las plantas. La "etología botánica" será una disciplina científica más, en la medida que las plantas muestran cómo interactúan con el resto de la vida.

vmeditores.com.ar

AZARA
FUNDACIÓN DE HISTORIA NATURAL