

Evolucion reticulada

Luis Boto

Depto. Biodiversidad y Biología Evolutiva, Museo Nacional Ciencias Naturales. CSIC. José Gutiérrez Abascal 2. 28006 Madrid. E-mail: mcnb119@mncn.csic.es

RESUMEN

El presente artículo explora el papel de la denominada evolución reticulada en el proceso global de la evolución biológica. En concreto, se revisa como transferencia génica horizontal e hibridación ínter específica han podido jugar un papel más importante en la evolución del que inicialmente se les ha atribuido. Asimismo se discute como el origen del dominio eucariótico pudo haber surgido como consecuencia de la fusión de dos organismos diferentes y sus correspondientes genomas reforzando la importancia de la evolución reticulada. *eVOLUCIÓN* 7(2): 73-83 (2012).

Palabras Clave: Evolución; transferencia génica horizontal; hibridación; eucariogenesis.

ABSTRACT

The current review explores the role of the reticulate evolution on the global evolutionary process. In particular, I review the roles that horizontal gene transfer and interspecific hybridization play in evolution. Finally, I discuss how the eukaryotic domain could emerge as product of a fusion event between two different organisms and their correspondent genomes reinforcing the importance of reticulate evolution. *eVOLUCIÓN* 7(2): 73-83 (2012).

Key Words: Evolution; horizontal gene transfer; hybridization; eukaryogenesis.

INTRODUCCION

El principio de modificación con descendencia ha presidido el pensamiento evolucionista desde Darwin y ha dado lugar a una visión arborescente de la evolución por la que caracteres y organismos presentes se relacionan con caracteres y organismos del pasado a través de unas relaciones que se pueden representar de una forma gráfica como ramas de un árbol.

Por otro lado, dentro del pensamiento evolucionista estructurado a partir de los postulados de los proponentes de la denominada Síntesis Moderna, y más concretamente a partir del concepto de especie acuñado por Ernest Mayr (1957), los híbridos ínter específicos han sido vistos como callejones sin salida o vías muertas desde un punto de vista evolutivo debido a su esterilidad y su generalmente reducido fitness.

Sin embargo, con el desembarco de las técnicas moleculares en el estudio de la evolución, y sobre todo a partir de los años 90 del pasado siglo, está empezando a resultar evidente que esta visión de la evolución como un árbol no siempre se ajusta a la realidad de los procesos evolutivos, ya que la transferencia de genes y caracteres entre organismos diferentes parece un fenómeno más extendido de lo que se podía pensar y que la hibridación inter específica ha podido jugar cierto papel en la evolución, al menos para algunos organismos.

En este trabajo pretendo revisar de una forma sucinta como lo que se podría denominar como evolución reticulada ha podido modular la evolución del mundo vivo, pasando revista al papel de la transferencia génica horizontal en la evolución fundamentalmente del mundo procariótico, pero también del mundo eucariótico incluyendo animales, y al papel de la hibridación en la evolución en animales y plantas, para finalmente discutir como una de las transiciones fundamentales en la historia de la vida entre las caracterizadas por Maynard Smith y Szathmáry (1997), el origen de la célula eucariótica, pudo ocurrir precisamente por la fusión de dos organismos diferentes y la integración de sus genomas.

Transferencia genica horizontal

Se puede definir la transferencia génica horizontal (o lateral) como la transferencia de material genético (genes completos, operones enteros o secuencias no codificantes) entre organismos filogenéticamente diferentes y su integración estable en el genoma del receptor (Doolittle 1999a) (Fig. 1)..

A pesar de que desde los primeros tiempos del desarrollo de la biología molecular se conocían mecanismos responsables del intercambio de material genético entre bacterias (Lederberg y Tatum 1946; Zinder y Lederberg 1952) tales

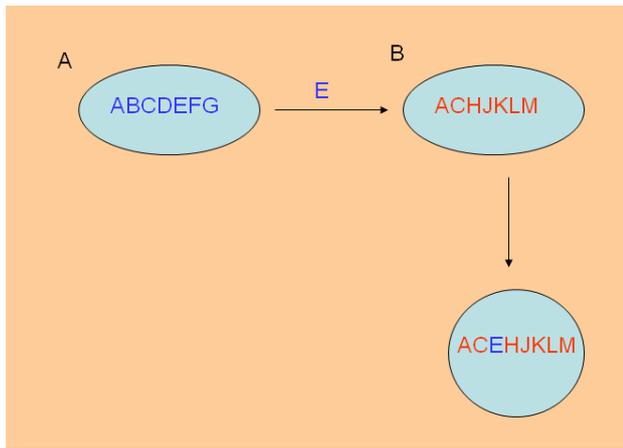


Fig. 1. Representación esquemática de un evento de transferencia horizontal. El organismo A transfiere al organismo B el gen E que es perpetuado entre la descendencia de B permitiendo la adquisición de un nuevo carácter, en este caso una nueva forma

como transformación, transfección o transducción, y de que existía una invocación teórica al posible papel de la transferencia horizontal en el proceso evolutivo (Syvannen 1985) no fue sino hasta los años 90 del pasado siglo, cuando tratando de explicar la incongruencia entre las relaciones filogenéticas recuperadas utilizando genes diferentes se empezó a considerar seriamente que la transferencia génica horizontal podría haber jugado un papel más importante en la evolución, al menos de bacterias, que lo que se podía suponer (Hilario y Gogarten 1993).

Hoy resulta evidente que los genomas bacterianos han sido modulados entre otros procesos, por la adquisición de genes procedentes de otras bacterias, de arqueas, de virus, e incluso de eucariotas. Del mismo modo los genomas de Archaea presentan genes de diferentes procedencias e incluso los genomas eucarióticos presentan genes que proceden tanto de bacterias como de arqueas y de otros eucariotas, lo que confirma que la transferencia horizontal ha estado ampliamente extendida a lo largo de la evolución (Boto 2010a,b) y afecta en mayor o menor medida a los tres dominios biológicos que definieran Woese et al. (1990).

Sin embargo, el debate acerca de la importancia real de la transferencia en la evolución de cada uno de estos dominios y los posibles retos que su propia existencia plantea al concepto de evolución vertical y recuperación de relaciones filogenéticas, y en último término a la recuperación del árbol de la vida, está lejos de ser cerrado.

Ello se debe en parte a que no siempre es sencillo detectar eventos de posible transferencia horizontal. Tradicionalmente, los métodos empleados para detectar eventos de transferencia (Ragan 2001) se basan en las discrepancias en utilización de codones o composición de bases entre los posible genes transferidos y los del organismo receptor, o mejor en las discrepancias filogenéticas entre el gen transferido con el resto

de genes de la especie receptora, pero esto no siempre desemboca en una identificación clara de los posibles sucesos de transferencia. En el primer caso, aunque los genes transferidos puedan diferir originalmente de los del receptor en composición de bases o utilización de codones, con el paso del tiempo estas diferencias se van borrando y esos genes tienden a homogeneizarse con el entorno genómico, de tal manera que aunque pueda ser más o menos fácil identificar por éstos métodos eventos recientes de transferencia, los eventos antiguos pueden pasar desapercibidos. Y con respecto al segundo caso, no siempre resulta claro si una discrepancia filogenética se puede explicar por la adquisición de un gen por transferencia horizontal o por pérdida de un gen compartido en alguna línea.

Ello hace que sea difícil estimar el número de genes que en cada genoma procariótico han sido adquiridos a través de transferencia horizontal. Aún así, se estima que entre un 1.6% y un 32.6% de los genes en cada genoma procariótico han sido adquiridos vía transferencia horizontal (Koonin et al. 2001), aunque la importancia real de la transferencia horizontal puede ser incluso mayor si se tiene en cuenta el impacto acumulativo de la transferencia a través de linajes evolutivos (Dagan et al. 2008).

Y aunque parece que la transferencia tiende a ocurrir más frecuentemente entre organismos próximos filogenéticamente (Andam y Gogarten 2011, Kloesges et al. 2011), lo cual tiene sentido puesto que los genes de organismos cercanos filogenéticamente son más similares en secuencia, composición de bases y utilización de codones que los de organismos más alejados y pueden ser más fácilmente aceptados tras la transferencia, existen evidencias de transferencia entre grupos alejados (Kloesges et al. 2011), incluso de transferencias entre dominios, como aquellas producidas entre Bacteria y Archaea (Rest y Mindell, 2002; Gophna et al. 2004; Le Fourn et al. 2011) o la presencia de genes de origen eucariótico en bacterias (Guljamow et al. 2007).

Considerando que como hemos dicho antes, la detección de eventos antiguos de transferencia es más difícil que la de eventos recientes, parece que la transferencia de material genético entre procariontes ha podido tener lugar a todo lo largo de la historia evolutiva de los mismos, afectando tanto a bacterias como a arqueas, permitiendo la adquisición de diferentes rasgos adaptativos, como determinantes de patogenicidad bacteriana, resistencia a antibióticos, etc. que han modulado la evolución de estos organismos

Por otra parte, y a pesar de que inicialmente se propuso (Jain et al. 1999) que los genes implicados en metabolismo podrían ser más susceptibles de transferencia que los genes implicados en el procesamiento de la información genética (transcripción, traducción, etc.) debido a

que sus productos están implicados en un menor número de interacciones (hipótesis de la complejidad), parece que no existen barreras absolutas a la posible transferencia de genes (Sorek et al. 2007), aunque ciertamente la conectividad de los productos génicos en las redes metabólicas o reguladoras sea un factor importante permitiendo que los genes transferidos persistan o no en el receptor.

Por otra parte, se ha venido asumiendo que la transferencia horizontal es menos importante como fuerza moduladora de la evolución de eucariotas. De hecho, la presencia de una línea germinal en eucariotas multicelulares constituye una importante barrera a la transmisión y perpetuación de los posibles genes transferidos. Pero por otro lado, el menor número de genomas eucarióticos completados en relación al número de genomas procarióticos que han sido secuenciados, ha venido introduciendo un sesgo a la hora de comparar la importancia de la transferencia horizontal en eucariotas en relación con los procariotas.

Sin embargo, hoy resulta evidente que la transferencia horizontal ha jugado un papel muy importante en la evolución de eucariotas unicelulares (Andersson 2010) y que los genomas nucleares en los eucariotas contienen una gran cantidad de genes procedentes de los ancestros de mitocondrias y plastos (Keeling y Palmer 2008; Lane y Archibald 2008) (ver más adelante). Pero además y sobre todo de estudios publicados en los dos últimos años, se deriva que la adquisición horizontal de genes tanto desde bacterias como de otros eucariotas puede estar jugando un papel más importante en la evolución de éstos, permitiendo la adquisición de elementos que favorezcan su adaptación a nuevos nichos ecológicos.

Con independencia del caso del molusco *Elysia chlorotica*, en el que se han encontrado genes implicados en fotosíntesis procedentes del alga *Vaucheria litorea* (Rumpho et al. 2008) que podrían permitir la persistencia de la función clorofilica en los plastos que el molusco adquiere a partir de las algas ingeridas, cuya expresión real se ha cuestionado (Pelletreau et al. 2011) aunque otros estudios recientes apoyan (Pierce et al. 2012), numerosos casos de transferencia horizontal en eucariotas recientemente descritos nos obligan a considerar que la importancia de ésta en eucariotas es mayor que lo que inicialmente se había supuesto.

Así, por citar solo unos pocos ejemplos, se ha encontrado que la presencia de transferencia horizontal masiva de genes de diferentes organismos ha podido jugar un papel importante en la evolución de rotíferos bdelloides, permitiendo introducir variabilidad genética en un grupo de organismos de reproducción asexual (Gladyshev et al. 2008).

Asimismo, la transferencia horizontal parece que ha modulado la evolución tanto de los genomas nucleares, como los mitocondriales y plastídicos en plantas dibujando una compleja historia evolutiva de las mismas (Bock 2010).

Por otro lado, la adquisición en hongos de genes desde oomycetos pero también desde bacterias y arqueas parece haber contribuido a la adquisición de mecanismos de patogénesis por los mismos (Mehrabi et al. 2011; McDonald et al. 2012). De igual manera, la transferencia horizontal entre insectos y nematodos y desde bacterias a éstos ha contribuido a la evolución de este grupo permitiéndoles la adquisición de genes que posibilitan adaptaciones como la patogénesis de plantas (Rodelsperger y Sommer 2011). Finalmente, destacar la adquisición por Aphidos de genes de biosíntesis de carotenoides desde hongos (Moran y Jarvik 2010; Novakova y Moran 2012) que les ha permitido sintetizar estos compuestos siendo el único grupo animal que puede sintetizar carotenoides. En los tres casos, los genes transferidos parecen expresarse correctamente en el receptor y son por tanto funcionales.

De lo discutido hasta ahora resulta claro que la transferencia génica horizontal ha jugado un papel importante en la evolución de la vida, constituyendo una fuente de variabilidad adicional a las lentas y acumulativas mutaciones contempladas en la síntesis moderna y que puede aportar novedades evolutivas de una forma rápida. Ello ha llevado a algunos autores (Doolittle 1999b; Doolittle y Baptiste 2007) a cuestionarse si es posible recuperar las relaciones filogenéticas de los organismos y si realmente tiene sentido la metáfora de árbol de la vida para describir el proceso evolutivo. Frente a ellos, otros autores sostienen que es posible recuperar la historia filogenética de los organismos a partir de algunos genes core conservados y transmitidos verticalmente a lo largo de la historia evolutiva (Ciccarelli et al. 2006; Gribaldo y Brochier 2009).

Los defensores del primer punto de vista argumentan sin embargo, que el número de genes conservados y transmitidos verticalmente es tan pequeño, que defender un árbol de la vida basado en un como mucho 0.7% de genes del genoma carece de sentido (Baptiste et al. 2008; Dagan et al. 2008; Lapierre y Gogarten 2009) y por lo tanto piden abandonar la visión de la evolución como un árbol proponiendo que ésta debería describirse mejor con otras metáforas como la de red (Doolittle 1999b), anillo de la vida (Rivera y Lake 2004) u otras (Williams et al. 2011), que tuvieran en cuenta que los genomas (y los fenotipos) de los diferentes organismos están modulados por genes de diferentes procedencias, sobre todo en lo que respecta al mundo procariótico.

Dentro de este debate hay autores como Peter Gogarten (Huang y Gogarten 2006; Andam y Gogarten 2011) que defienden que a pesar de que la evolución no haya procedido como un árbol, el hecho de que la transferencia horizontal de genes ocurra más frecuentemente entre organismos más cercanos filogenéticamente puede ser utilizado (considerando las transferencias como sinapomorfias) para reforzar dichas relaciones filogenéticas.

Estudios recientes tratan de abordar el problema utilizando nuevas metodologías que permitan separar los efectos de las posibles transferencias horizontales de una señal vertical si la hubiera, como por ejemplo analizar un gran número de árboles filogenéticos diferentes para diferentes genes (lo que los autores definen como una análisis del bosque de la vida) en lugar de tratar de recuperar un árbol utilizando genes conservados concatenados. Estos estudios llevan a postular que a pesar de que es posible detectar transferencia horizontal en la mayoría de los árboles filogenéticos, también es posible recuperar una cierta señal de evolución vertical (Puigbò et al. 2010; Koonin et al. 2011)

Por otro lado, estudios utilizando una megamatriz combinada de secuencias aminoacídicas y presencia/ausencia de genes también parecen recuperar un árbol filogenético (Lienau et al. 2011) bastante congruente con otros árboles previamente publicados (Ciccarelli et al. 2006).

El debate sin embargo sigue abierto, pues ciertas tendencias de evolución vertical podrían ser debidas al reforzamiento inducido por transferencias más frecuentes entre organismos próximos (Andam y Gogarten 2011) y por otro lado, aunque estas tendencias de evolución vertical fueran reales, lo cierto es que hoy no podemos cerrar los ojos al efecto que la transferencia horizontal ha tenido en la evolución de los procariontes pero también en la de los eucariotes, aunque algunos autores defiendan que la evolución en procariontes es sustancialmente diferente de la evolución en eucariotes (Bapteste et al. 2009).

Hibridación

La hibridación entre organismos diferenciados filogenéticamente puede ser considerada como una forma extrema de transferencia génica horizontal (Arnold et al. 2008; Boto 2010a) y aunque durante muchos años ha sido considerada como un evento raro entre animales conducente a organismos estériles o de fitness reducido, hoy empieza a ser considerada como una fuerza evolutiva más que puede permitir la adquisición de novedades que faciliten las radiaciones adaptativas tras la ocupación de nuevos nichos ecológicos (Seehausen 2004).

Aunque se conoce desde hace tiempo que la hibridación puede ser una fuerza importante en la

modulación de la evolución en plantas (Stace 1975), el zoocentrismo de los impulsores de la Síntesis Evolutiva Moderna y la influencia del concepto biológico de especie de Mayr ha llevado a considerar la hibridación como una fuerza negativa en evolución, contraria a aquellas que promueven la especiación a través de mecanismos de aislamiento reproductivo (Mayr 1963; Mayr 1992). Y a pesar de que ya en la segunda mitad del siglo pasado algunos autores como Lewontin (Lewontin y Birch 1966) defendieron el posible papel de la hibridación en la evolución animal, no es hasta estos últimos veinte años, con la aplicación de técnicas moleculares de una forma casi rutinaria a los estudios zoológicos (Schwenk et al. 2008), cuando se ha empezado a considerar más seriamente que la hibridación interespecífica ha jugado un papel más importante del atribuido en la evolución animal (Seehausen 2004; Mallet 2005; Mallet 2007; Nolte y Tautz 2010).

Efectivamente, los análisis de cariotipo y la comparación de la información filogenética proporcionada por marcadores nucleares por un lado y marcadores mitocondriales por otro, han confirmado numerosos casos de hibridación en animales y plantas (previamente sospechosos a partir de evidencias morfológicas) que han desembocado en la aparición de nuevas especies, a la vez que han identificado otros nuevos, lo que abre la puerta a replantearse el papel de la misma en la evolución.

Así, se han descrito tanto casos de aparición de nuevas especies por hibridación homoploide, en que la nueva especie conserva el número cromosómico de una de las especies parentales, como de especiación aloploide, en que las nuevas especies presentan grados diferentes de ploidía.

La especiación homoploide implica la recombinación en el híbrido de los genomas procedentes de las líneas parentales, y en principio puede ser difícil de reconocer, ya que la presencia de mosaicos de genes en un genoma podría atribuirse también a la introgresión de genes neutrales procedentes de poblaciones de la misma especie. Asimismo, la posible especiación homoploide debería darse a partir de especies no completamente aisladas desde el punto de vista reproductivo y habitando áreas contiguas que generen híbridos que establezcan mecanismos rápidos de aislamiento reproductivo con sus progenitores que limiten el flujo génico con aquellos, lo cual hace que a priori no parezca un proceso fácil y que por tanto, su importancia y extensión como mecanismo de especiación debería ser limitado

Sin embargo, se han descrito o postulado casos de especiación homoploide en casi todos los grupos de metazoos, desde corales (Vollmer y Palumbi 2002) a mamíferos (Larsen et al. 2010), pasando por insectos (Gompert et al. 2006;

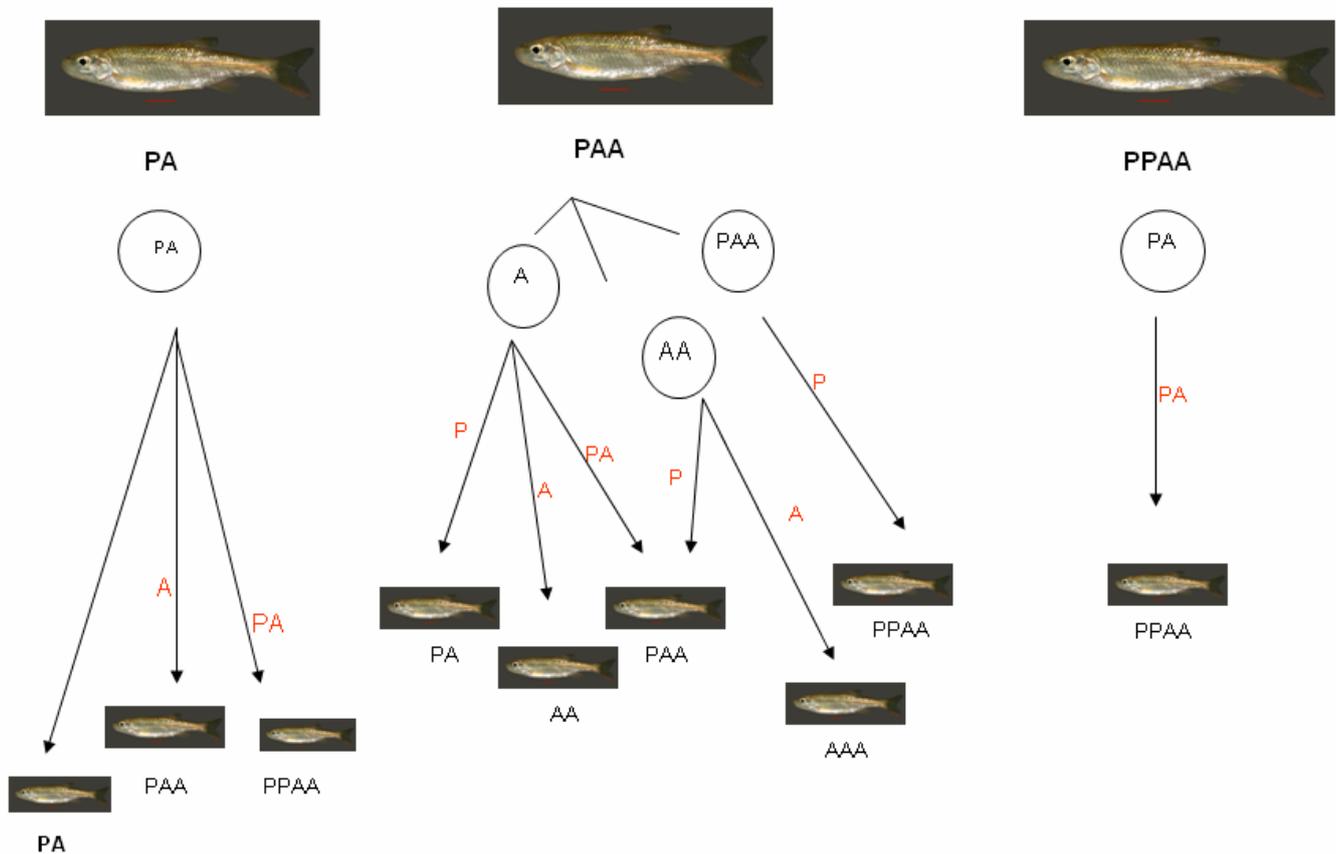


Fig. 2. Representación de algunos de los patrones reproductivos en *S. alburnoides* (adaptado de Crespo-López et al. 2006). Se muestran solo cruces observados, aunque otros cruces son posibles. La parte superior de la figura muestra hembras con diferente genotipo que producen los gametos representados por círculos. Estos gametos pueden ser fecundados por espermatozoides de diferente genotipo (en rojo) o como en el caso de la izquierda dar origen a una descendencia clonal (fotografías de I. Doadrio)

Mavárez et al. 2006), peces (Koblmüller et al. 2010; Joyce et al. 2011) o aves (Brelsford et al. 2011), así como en plantas (Buerkle et al. 2000) por citar solo algunos ejemplos, lo que da idea de que la especiación por hibridación homoploide puede ser mas abundante de lo que se ha venido estimando, y es posible que en la actualidad solo conozcamos la punta del iceberg en lo que respecta a la importancia de este tipo de especiación en la diversificación de las formas de vida.

Por otro lado, la especiación alopoliploide, implica la coexistencia en los híbridos de genomas completos de las especies parentales y un grado de plodia variable, de tal manera, que se hace difícil entender como es posible que los híbridos puedan persistir en el tiempo enfrentándose al conflicto que supone la presencia de genomas diferentes. Y sin embargo, existen evidencias de híbridos poliploides tanto en plantas como en animales, estables a lo largo de varias generaciones, de tal manera que constituyen especies diferenciadas de sus especies parentales. Las características reproductivas de las plantas hacen que la especiación por hibridación alopoliploide esté bastante extendida, pero ésta también se ha descrito en animales que han desarrollado complejos sistemas reproductivos, que van desde la partenogénesis a la hibridogénesis meiótica pasando por la

ginogénesis y otros mecanismos complejos (Beukeboom y Vrijenhoek 1998; Alves et al. 2001; Stöck et al. 2012).

Uno de estos ejemplos es el del complejo de especies de *Squalius alburnoides*, un Cíprinido habitante de la Península Ibérica que presenta diferentes preespecies en diferentes cuencas fluviales con diferentes grados de plodia y con diferente composición genómica.

Diferentes estudios han permitido establecer el origen híbrido de estas poblaciones a partir de las especies parentales *Squalius pyrenaicus* y un ancestro relacionado filogenéticamente con *Anacypris hispanica*. En cuencas del sur de la Península Ibérica las especies presentan genomas nucleares de ambas especies parentales (genomas P y A) mientras que en las cuencas del norte, el genoma de *Squalius carolitertii* (genoma C), especie que vive en simpatria con los híbridos, sustituye al genoma P (Alves et al. 2001; Robalo et al. 2006; Collares-Pereira y Coelho 2010). Individuos diploides, triploides y tetraploides con combinaciones de estos genomas se han encontrado en diferentes localidades.

Diferentes mecanismos reproductivos (ver Fig. 2) permiten mantener estas combinaciones genómicas a lo largo de sucesivas generaciones e introgresiones de DNA mitocondrial también han sido observadas.

Además de este ejemplo, existen como hemos dicho otros muchos casos de hibridación alopoliploide descritos fundamentalmente en otros peces y anfibios, y como hemos comentado en relación a la hibridación homoploide, posiblemente éstos no sean más que la punta del iceberg de lo que nos queda por descubrir.

Un problema que presenta la existencia de especies híbridas poliploides es como gestionan estas especies el conflicto genómico que supone la existencia de un número extra de copias génicas y la coexistencia de genomas diferentes en un mismo individuo. En este sentido se ha postulado que la inactivación o expresión diferencial de genomas puede ayudar a mantener estas especies en el tiempo. Resultados recientes en el complejo de *Squalius alburnoides* muestran que efectivamente en individuos triploides se da un silenciamiento diferencial de algunos genes de los genomas P o C en ciertos tejidos (Pala et al. 2008, 2010) lo que abre una muy interesante vía a la exploración de los mecanismos por los que especies híbridas poliploides son mantenidas.

De todo lo discutido hasta ahora se desprende que la hibridación representa un mecanismo de generación de diversidad más extendido en la naturaleza de lo que se había venido considerando, y aunque muchas cuestiones permanezcan abiertas acerca por ejemplo de su viabilidad a largo plazo (a través por ejemplo de la conversión de híbridos unisexuales en especies reproductivamente sexuales (Cunha et al. 2008; Christiansen y Reyer 2009; Lutes et al. 2011), o de como los híbridos se aíslan reproductivamente de sus parentales, o de su posible papel facilitador de las radiaciones adaptativas (Seehausen 2004), la hibridación merece ser considerada entre las fuerzas evolutivas que han conformado la biodiversidad actual, y las especies y complejos híbridos deberían ser considerados cuidadosamente a la hora de planificar estudios de conservación y gestión de la biodiversidad.

¿Un caso de hibridación de gran trascendencia evolutiva?: El origen de la célula eucariótica

El origen de la célula eucariótica es una de las grandes transiciones en la historia de la evolución definidas por Maynard Smith y Szathmáry (1977) y hoy, la mayoría de las teorías que intentan explicarlo, parten de la base de que dicho origen se produjo por un proceso de hibridación o simbiogénesis entre dos organismos procarióticos.

La idea de que el origen de la célula eucariótica fue simbiogénico es antigua (Merezhovsky 1909), aunque durante la mayor parte del siglo veinte dicha idea fuera aparcada y ninguneada hasta que Lynn Margulis lograra convencer a la comunidad científica del origen microbiano de mitocondrias y plastos (Margulis 1970) posteriormente confirmado por múltiples evidencias. Aún

así, no es hasta la aplicación rutinaria de técnicas de secuenciación cuando se empieza a pensar que el propio núcleo eucariótico es en si mismo una consecuencia de un proceso de simbiogénesis o hibridación antiguo al encontrarse que una parte de los genes nucleares de los eucariotas (generalmente, pero no solo, aquellos relacionados con las funciones de replicación, traducción y transcripción) parecen tener una mayor relación filogenética con genes de Archaea, mientras que otra parte (generalmente genes implicados en el metabolismo intermediario) parecen tener una mayor relación filogenética con genes de Eubacterias (Zillig et al. 1989; Golding y Gupta 1995; Ribeiro y Golding 1998; Rivera y Lake 2004).

Por ello hoy, y aún cuando algunos autores sigan defendiendo que el origen de los eucariotas no implica un proceso de fusión entre diferente partenaires sino que pudo ser perfectamente autógeno (Gribaldo et al. 2010; Forterre 2011) una gran parte de la comunidad científica apoya modelos de origen de los eucariotas que implican la fusión entre una bacteria y una arquea.

Sin embargo, existen discrepancias entre que bacterias y que arqueas participaron en dicha fusión y diferentes modelos y escenarios han sido propuestos (Embley y Martin 2006) para tratar de explicar el origen de la célula eucariótica.

De entre todos los modelos propuestos, citaremos brevemente cuatro que han sido discutidos exhaustivamente en estos años (Fig. 3), el modelo de la endosimbiosis seriada de Margulis (Margulis 1970), el modelo fagotrófico que postula procesos de fagocitosis para explicar el origen de los eucariotas (Cavalier-Smith 2002), un modelo sintrófico que propone un origen metanógeno de la célula eucariótica (Moreira y López García 1998), y finalmente otro defendiendo la hipótesis del papel del hidrógeno en el origen del primer eucariota (Martin y Müller 1998).

El primero de ellos (Margulis 1970) es el clásico de Margulis y propone la incorporación de un organismo tipo Spirochaeta a una crenarcheota generadora de sulfuro de hidrógeno y termoacidófila, tipo Thermoplasma, para generar un consorcio sintrófico móvil, al que se unirían posteriormente otros organismos, como alfa proteobacterias y cianobacterias que darían lugar a mitocondrias y plastos. A favor del modelo juega el que consorcios de este tipo realmente existen en la naturaleza, pero sin embargo, los datos moleculares no muestran ningún tipo de relación filogenética entre los genes eucarióticos y los genes de Spirochaeta.

El segundo (Cavalier-Smith 2002) postula la fagocitosis de una Crenarcheota (que no es digerida) por una eubacteria Gram negativa para dar origen a una célula nucleada que adquiriría las mitocondrias y plastos en un estadio posterior y su principal problema es la ausencia de

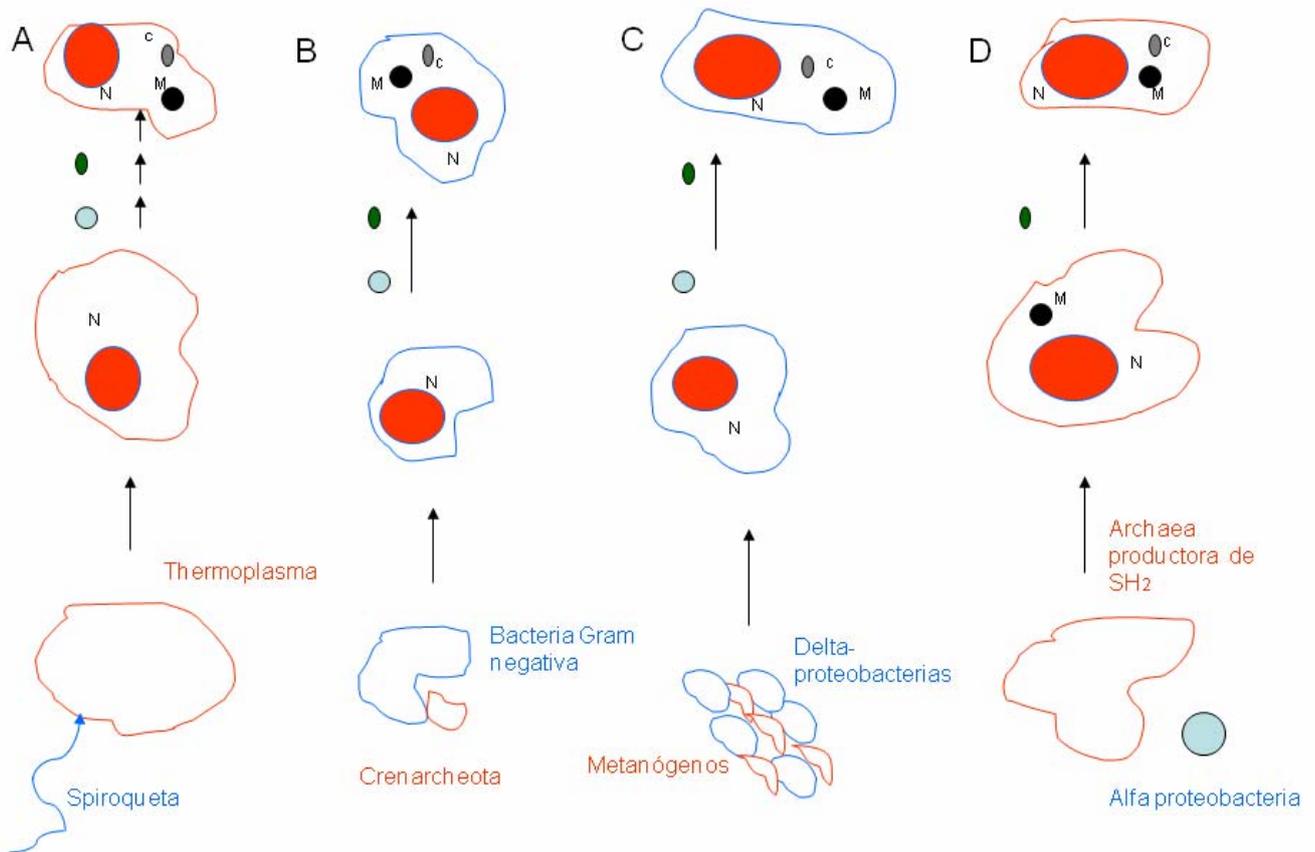


Fig. 3. Diferentes modelos de origen endosimbiótico de la célula eucariótica. **A.** Modelo de endosimbiosis secuencial, **B.** Modelo fagotrófico. **C.** Modelo sintrófico. **D.** Modelo del hidrógeno. En rojo componentes arqueanos, en azul, eubacterianos. Las alfa proteobacterias precursoras de mitocondria y en el modelo D, también del núcleo están representadas por un círculo relleno, las cianobacterias precursoras de cloroplastos, por una elipse rellena. C. Cloroplastos, M. Mitocondria. N. Núcleo. Ver texto principal para más detalles. (Adaptado de Embley y Martin 2006)

evidencias de procesos fagotróficos en la actualidad que puedan sustentar el modelo.

El tercer modelo (Moreira y López García 1998) postula dos fenómenos simbióticos, el primero una simbiosis anaeróbica entre una arquea metanogénica y una delta proteobacteria productora de hidrógeno y el segundo, la incorporación al consorcio en una fase muy temprana de una alfa proteobacteria muy versátil que posteriormente devendría en mitocondria. Según el modelo, el endosimbionte metanógeno daría origen al núcleo incorporando genes de ambos partners mientras que la delta proteobacteria sería el origen de la mayoría de rasgos citoplásmicos. Sintrofias de este tipo son bastante comunes en sedimentos anóxicos actuales.

Los tres modelos discutidos hasta el momento tienen en común que defienden un origen más o menos tardío de la mitocondria que se produciría a través de eventos endosimbióticos secundarios.

El cuarto modelo (Martin y Muller 1998) propone la asociación de una arquea autotrófica estrictamente anaerobia consumidora de hidrógeno molecular y dióxido de carbono y una alfa proteobacteria capaz de respirar aeróbicamente y de producir el hidrógeno molecular y el dióxido de carbono requeridos por la arquea. Según este modelo, la alfa proteobacteria participante en este proceso derivaría finalmente en mitocondria tras

transferir la mayoría de sus genes al núcleo, por lo que el modelo se diferencia de los anteriores en que no implica una endosimbiosis secundaria para explicar el origen de las mitocondrias (aunque sí para explicar el origen de los plastos, que es secundario en todos los modelos).

En todos ellos, los precursores de mitocondrias (α -proteobacteria) y plastos (cianobacteria en el caso de los cloroplastos), transferirían horizontalmente la mayoría de sus genes al núcleo a lo largo de la evolución de la célula eucariótica.

Todos estos modelos y otros no discutidos aquí tienen sus ventajas y sus inconvenientes, y actualmente no existe un consenso acerca de que modelo puede explicar mejor el origen de la célula eucariótica, sobre todo teniendo en cuenta la necesidad de explicar como pudieron surgir a partir de estos modelos, no solo el núcleo, las mitocondrias o los plastos, sino también los diferentes sistemas de membrana que caracterizan a la célula eucariótica.

Es por ello que otros autores siguen defendiendo modelos autógenos para explicar el origen de la célula eucariótica, en los que los eucariotas aparecerían por evolución estrictamente vertical a partir de los dos dominios procariontes. En este sentido, en los últimos años se ha especulado mucho con el denominado grupo procarionte PVC (Planctomyicetes,

Verrucomicrobia y Chlamydia), podrían constituir una especie de eslabón perdido entre procariotas y eucariotas, debido a la presencia en ellos de caracteres de tipo eucariótico (Devos y Reynaud 2010; Reynaud y Devos 2011).

Sin embargo, resultados recientes demuestran que estas semejanzas con eucariotas son realmente analogías y no homologías (McInerney et al. 2011) lo que cuestiona seriamente estos modelos basados en el grupo PVC.

Recientes análisis de la importancia celular de los genes de posible origen arqueano o eubacteriano, como los llevados a cabo en levadura o humanos (Cotton y McInerney 2010; Alvarez-Ponce y McInerney 2011) muestran que en ambos casos, los genes supuestamente procedentes de arqueas son más importantes para la célula y se expresan más que los que supuestamente proceden de eubacterias, apoyando modelos endosimbióticos en los que las Archaea contribuirían fundamentalmente al origen del núcleo eucariótico.

La extensión de este tipo de estudios, junto con el estudio de simbiosis actuales (Moya y Peretó 2011) contribuirán sin duda a aclarar el origen de la célula eucariótica, pero lo que es innegable es que tanto eventos de hibridación como de transferencia génica horizontal han tenido una gran importancia en el mismo y que la metáfora de la evolución como un árbol no es estrictamente aplicable para describir el origen y evolución de la célula eucariótica (Rivera y Lake 2004, Martin 2011).

REFERENCIAS

- Alvarez-Ponce, D. y McInerney, J.O. 2011. The human genome retains relics of its prokaryotic ancestry: Human genes of archaeobacterial and eubacterial origin exhibit remarkable differences. *Genome Biol. Evol.* 3: 782-790.
- Alves, M.J., Coelho, M.M. y Collares-Pereira, M.J. 2001. Evolution in action through hybridization and polyploidy in an Iberian freshwater fish: A genetic review. *Genetica* 111: 375–385
- Andam, C.P. y Gogarten, J.P. 2011. Biased gene transfer in microbial evolution. *Nature Rev. Microbiol.* 9: 543-555.
- Andersson, J.O. 2010. Gene transfer diversification of microbial eukaryotes. *Ann. Rev. Microbiol.* 63: 177-193.
- Arnold, M.L., Sapir, Y. y Martin, N.M. 2008. Genetic exchange and the origin of adaptations: prokaryotes to primates. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 363: 2813-2820.
- Baptiste, E., Susko, E., Leigh, J., Ruiz-Trillo, I., Bucknam, J. y Doolittle, W.F. 2008. Alternative methods for concatenation of core genes indicate a lack of resolution in deep nodes of the prokaryotic phylogeny. *Mol. Biol. Evol.* 25: 83-91.
- Baptiste, E., O'Malley, M.A., Beiko, R.G., Ereshesky, M., Gogarten, J.P., Franklin-Hall, L., Lapointe, F.J., Dupré, J., Dagan, T., Boucher, Y. y Martin, W. 2009. Prokaryotic evolution and the tree of life are two different things. *Biol. Direct* 4: 34.
- Beukeboom, L.W. y Vrijenhoek, R.C. 1998. Evolutionary genetics and ecology of sperm dependent parthenogenesis. *J. Evol. Biol.* 11: 755-782.
- Bock, R. 2010. The give-and-take of DNA: horizontal gene transfer in plants. *Trends Plant Sci.* 15: 11-22
- Boto, L. 2010a. Horizontal gene transfer in evolution: Facts and challenges. *Proc. R. Soc. Lond. B* 277: 819-827.
- Boto, L. 2010b. Horizontal gene transfer in evolution. En: *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. John Wiley y Sons Ltd:Chichester.
- Brelsford, A., Milá, B. y Irwin, D.E. 2011. Hybrid origin of Audubon's warbler. *Mol. Ecol.* 20: 2380-2389.
- Buerkle, C.A., Morris, R., Asmussen, M.A. y Rieseberg, L.H. 2000. The likelihood of homoploid hybrid speciation *Heredity* 84: 475-484.
- Cavalier Smith, T. 2002. The phagotrophic origin of eukaryotes and phylogenetic classification of Protozoa. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 52: 297-354.
- Ciccarelli, F.D., Doerks, T., Von Mering, C., Creevey, C.J., Snel, B. y Bork, P. 2006. Toward automatic reconstruction of a highly resolved tree of life. *Science* 311: 1283-1287.
- Christiansen, D.G. y Reyer, H.-U. 2009- From clonal to sexual hybrids: Genetic recombination via triploids in all-hybrid populations of water frogs. *Evolution* 63: 1754-1768-
- Collares-Pereira, M.J. y Coelho, M.M. 2010. Reconfirming the hybrid origin and generic status of the iberian cyprinid complex *Squalius alburnoides*. *J. Fish. Biol.* 76: 707-715.
- Cotton, J.A. y McInerney, J.O. 2010. Eukaryotic genes of archaeobacterial origin are more important than the more numerous eubacterial genes, irrespective of function. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 107: 17252-17255.
- Crespo-López, M.E., Duarte, T., Dowling, T. y Coelho, M.M. 2006. Modes of reproduction of the hybridogenetic fish *Squalius alburnoides* in the Tejo and Guadiana rivers: An approach with microsatellites. *Zoology* 109: 277-286.
- Cunha, C., Doadrio, I. y Coelho, M.M. 2008. Speciation towards tetraploidization after intermediate processes of non sexual reproduction. *Phil. Trans. R. Soc. Lond B. Biol. Sci.* 363: 2921-2929.
- Dagan, T., Artzy-Randrup, Y. y Martin, W. 2008. Modular networks and cumulative impact of

- lateral transfer in prokaryote genome evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 105: 10039-10044.
- Devos, D. P. y Reynaud, E. G. 2010. Intermediate steps. *Science* 330: 1187.
- Doolittle, W.F. 1999a. Lateral genomics. *Trends Cell. Biol* 9: M5-M8.
- Doolittle, W.F. 1999b. Phylogenetic classification and the universal tree. *Science* 284: 2124-2128.
- Doolittle, W.F. y Bapteste, E. 2007. Pattern pluralism and the tree of life hypothesis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 104: 2043-2049.
- Embley, T.M. y Martin, W. 2006. Eukaryotic evolution, changes and challenges. *Nature* 440: 623-630.
- Forterre, P. 2011. A new fusion hypothesis for the origin of eukarya: better than previous ones, but probably also wrong. *Res. Microbiol.* 162: 77-91.
- Gladyshev, E.A., Meselson, M. y Arkhipova, I.R. 2008. Massive horizontal gene transfer in bdelloid rotifers. *Science* 320: 1210-1213.
- Golding, G.B. y Gupta, R.S. 1995. Protein-based phylogenies support a chimeric origin for the eukaryotic genome. *Mol. Biol. Evol.* 12: 1-6.
- Gomper, Z., Fordyce, J. A., Forister, M. L., Shapiro, A.M. y Nice, C.C. 2006. Homoploid hybrid speciation in an extreme habitat. *Science* 314: 1923-1925.
- Gophna, U., Charlebois, R.L. y Doolittle, W.F. 2004. Have archaeal genes contributed to bacterial virulence?. *Trends Microbiol.* 12: 213-219.
- Gribaldo, S. y Brochier, C. 2009. Phylogeny of prokaryotes: does it exist and why should be care? *Res. Microbiol.* 160: 513-521.
- Gribaldo, S., Poole, A. M., Daubin, V., Forterre, P. y Brochier-Armanet, C. 2010. The origin of eukaryotes and their relationship with the archaea: Are we at a phylogenomic impasse? *Nature Rev. Microbiol.* 8: 743-752.
- Guljamow, A., Jenke-Kodama, H., Saumweber, H., Quillardet, P., Frangeul, L., Castets, A.M., Bouchier, A. M., Tandeau de Marsac, N. y Dittmann, E. 2007. Horizontal gene transfer of two cytoskeletal elements from a Eukaryote to a Cyanobacterium. *Curr. Biol.* 17: R757-R759.
- Hilario, E. y Gogarten, J.P. 1993. Horizontal gene transfer of ATPase genes-the tree of life becomes a net of life. *Bio Systems* 31: 111-119.
- Huang, J. y Gogarten, J.P. 2008. Concerted gene recruitment in early plant evolution *Genome Biol.* 9: R109.
- Jain, R., Rivera, M.C. y Lake, J.A. 1999. Horizontal gene transfer among genomes: The complexity hypothesis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96: 3801-3806.
- Joyce, D.A., Luny, D.H., Genner, M.J., Turner, G.F., Bills, R. y Seehausen, O. 2011. Repeated colonization and hybridization in lake Malawi cichlids. *Current Biol.* 21: R108-R109.
- Keeling, P.J. y Palmer, J.D. 2008. Horizontal Gene Transfer in eukaryotic evolution. *Nature Rev. Genet.* 9: 605-618.
- Kloesges, T., Popa, O., Martin, W. y Dagan, T. 2011. Networks of gene sharing among 329 proteobacterial genomes reveal differences in lateral gene transfer frequency at different phylogenetic depths *Mol. Biol. Evol.* 28: 1057-1054.
- Koblmüller, S., Egger, B., Sturmbauer, C. y Sefc, K.M. 2010. Rapid radiation, ancient incomplete lineage sorting and ancient hybridization in the endemic Lake Tanganyika cichlid tribe Tropheini. *Mol. Phylogenet. Evol.* 55: 318-334.
- Koonin, E.V., Makarova, A.S. y Aravind, L. 2001. Horizontal gene transfer in Prokaryotes. Quantification and classification. *Annu. Rev. Microbiol.* 55: 709-742.
- Koonin, E.V., Puigbò, P. y Wolf, Y.I. 2011. Comparison of phylogenetic trees and search for a central trend in the "forest of life". *J. Comp. Biol.* 18: 917-924.
- Lane, C.E. y Archibald, J.M. 2008. The eukaryotic tree of life: Endosymbiosis takes its TOL. *Trends Ecol. Evol.* 23: 268-275.
- Lapierre, P. y Gogarten, J.P. 2009. Estimating the size of the bacterial pan-genome. *Trends Genet.* 25: 107-110.
- Larsen, P.A., Marchán-Rivadeneira, M.R. y Baker, R.J. 2010. Natural hybridization generates mammalian lineage with species characteristics. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 107: 11447-11452.
- Lederberg, J. y Tatum, E.L. 1946. Gene recombination in *Escherichia coli*. *Nature* 158: 558.
- Le Fourn, C., Brasseur, G., Brochier-Armanet, C., Pieuille, L., Brioukhanov, A., Ollivier, B. y Dolla, A. 2011. An oxygen reduction chain in the hyperthermophilic anaerobe *Thermotoga maritima* highlights horizontal gene transfer between Thermococcales and Thermotogales. *Environ. Microbiol.* 13: 2132-2145.
- Lewontin, R.C. y Birch, L.C. 1966. Hybridization as a source of variation for adaptation to new environments. *Evolution* 20: 315-336.
- Lienau, E.K., DeSalle, R., Allard, M., Brown, E. W., Swofford, D., Rosenfeld, J.A., Sarkar, I. N. y Planet, P.J. 2011. The mega-matrix tree of life: using genome-scale horizontal gene transfer and sequence evolution data as information about the vertical history of life. *Cladistics* 27: 417-427.
- Lutes, A.A., Baumann, D.P., Neaves, W.B. y Baumann, P. 2011. Laboratory synthesis of an independent reproducing vertebrate species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 108: 9910-9915.
- Mallet, J. 2005. Hybridization as an invasion of the genome. *Trends Ecol. Evol.* 20 229-237.
- Mallet, J. 2007. Hybrid speciation. *Nature* 446: 279-283.

- Margulis, L. 1970. *Origin of Eukaryotic Cells*. Yale Univ. Press. New Haven.
- Martin, W.F. 2011. Early evolution without a tree of life. *Biol. Direct* 6: 36.
- Martin, W. y Müller, M. 1998. The hydrogen hypothesis for the first eukaryote. *Nature* 392: 37-41.
- Mavárez, J., Salazar, C.A., Bermingham, E., Salcedo, C., Jiggins, C.D. y Linares, M. 2006. Speciation by hybridization in *Heliconius* butterflies. *Nature* 441: 868-871.
- Mayer, W.E., Schuster, L.N., Bartelmes, G., Dieterich, C. y Sommer, R.J. 2011. Horizontal gene transfer of microbial cellulases into Nematode genomes is associated with functional assimilation and gene turnover. *BMC Evol. Biol.* 11: 13.
- Maynard Smith, J. y Szathmáry E. 1997. *The Major Transitions in Evolution*. Oxford Univ. Press, New York.
- Mayr, E. 1957. Species concepts and definitions. Pp. 371-388. *En* Mayr, E. (ed), *The Species Problem*. AAAS, Washington DC.
- Mayr, E. 1963. *Animal species and evolution*. Harvard University Press. Boston.
- Mayr, E. 1992. A local flora and the biological species concept. *Am. J. Bot.* 79: 222-238.
- McDonald, T.R., Dietrich, F.S. y Lutzoni, F. 2012. Multiple horizontal gene transfers of ammonium transporters/ammonia permeases from prokaryotes to eukaryotes: toward a new functional and evolutionary classification. *Mol. Biol. Evol.* 29: 51-60.
- McInerney, J.O., Martin, W.F., Koonin, E.V., Allen, J.F., Galperin, M.Y., Lane, N., Archibald, J.M. y Embley, T.M. 2011. Planctomycetes and Eukaryotes: A case of analogy not homology. *Bioessays* 33: 810-817.
- Mehrabi, R., Bahkali, A.H., Abd-El Salam, K.A., Moslem, M., Ben M'Barek, S., Gohari, A.M., Jashni, M.K., Stergiopoulos, I., Kema, G.H.J. y de Wit, P. 2011. Horizontal gene and chromosome transfer in plant pathogenic fungi affecting host range. *FEMS Microbiol. Rev.* 35: 542-554.
- Merezhovsky, K.S. 1909. The theory of two plasms as the basis of symbiogenesis: A new study on the origins of organisms. *Proc. Stud. Imperial Kazan Univ.*. Publishing office of the Imperial University (en ruso)
- Moran, N.A. y Jarvik, T. 2010. Lateral transfer of genes from fungi underlies carotenoid production in Aphids. *Science* 328: 624-627.
- Moreira, D. y López García, P. 1998. Symbiosis between methanogenic archaea and δ -proteobacteria as the origin of eukaryotes: The syntrophic hypothesis. *J. Mol. Evol.* 47: 517-530.
- Moya, A. y Peretó, J. 2011. *Simbiosis. Seres que evolucionan juntos*. Ed. Síntesis, SESBE, Spain.
- Nolte, A. W. y Tautz, D. 2010. Understanding the onset of hybrid speciation. *Trends Genet.* 26: 54-58.
- Novakova, E. y Moran, N.A. 2012. Diversification of genes for carotenoid biosynthesis in Aphids following an ancient transfer from a Fungus. *Mol. Biol. Evol.* 29: 313-323.
- Pala, I., Coelho, M.M. y Scharl, M. 2008. Dosage compensation by gene-copy silencing in a triploid hybrid fish. *Current Biol.* 18: 1344-1348.
- Pala, I., Scharl, M., Brito, M., Vacas, J.M., Coelho, M.M. 2010. Gene expression regulation and lineage evolution: The North and South tale of the hybrid polyploid *Squalius alburnoides* complex. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 277: 3519-3525.
- Pelletreau, K.N., Bhattacharya, D., Price, D.C., Worful, J.M., Moustafa, A. y Rumpho, M.E. 2011. Sea slug kleptoplasty and plastid maintenance in a Metazoan. *Plant Physiol.* 155: 1561-1565.
- Pierce, S.K., Fang, X., Schwartz, J.A., Jiang, X., Zhao, W., Curtis, N.E., Kocot, K.M., Yang, B. y Wang, J. 2012. Transcriptomic evidence for the expression of horizontally transferred algal nuclear genes in the photosynthetic sea slug, *Elysia chlorotica*. *Mol. Biol. Evol.* 29:1545-1556.
- Puigbò, P., Wolf, Y. y Koonin, E.V. 2010 The tree and net components of Prokaryote evolution. *Genome Biol. Evol.* 2: 745-756.
- Ragan M.A. 2001. Detection of lateral gene transfer among microbial genomes. *Current Opinion Genet. Developm.* 11: 620-626-
- Rest, J.S. y Mindell, D.P. 2003. Retroids in Archaea: Phylogeny and lateral origin. *Mol. Biol. Evol.* 20: 1134-1142.
- Reynaud, E.G. y Devos, D.P. 2011 Transitional forms between the three domains of life and evolutionary implications. *Proc. R. Soc. Lond. B* 278: 3321-3328.
- Ribeiro, S. y Golding, G.B. 1998. The mosaic nature of the eukaryotic nucleus. *Mol. Biol. Evol.* 15: 779-788.
- Rivera, M.C. y Lake, J.A. 2004 .The ring of life provides evidence for a genome fusion origin of eukaryotes. *Nature* 431: 152-155.
- Robalo, J.I., Sousa Santos, C., Levy, A. y Almada, V.C. 2006. Molecular insights on the taxonomic position of the paternal ancestor of the *Squalius alburnoides* hybridogenetic complex. *Mol. Phyl. Evol.* 39: 276-281.
- Rodelsperger, C. y Sommer, R.J. 2011. Computational archaeology of the *Pristionchus pacificus* genome reveals evidence of horizontal gene transfers from insects. *BMC Evol. Biol.* 11: 239.
- Rumpho, M.E., Worful, J.M., Lee, J., Kannan, K., Tyler, M.S., Bhattacharya, D., Moustafa, A. y Manhart, J.R. 2008. Horizontal gene transfer

- of the algal nuclear gen psbO to the photosynthetic sea slug *Elisya chlorotica*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 105: 17867-17871.
- Seehausen, O. 2004 Hybridization and adaptive radiation. *Trends Ecol. Evol.* 19: 198-207
- Schwenk, K., Brede, N. y Streit, B. 2008. Introduction. Extent, processes and evolutionary impact of interspecific hybridization in animals. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 363: 2805-2811.
- Sorek, R., Zhu, Y., Creevey, C.J., Francino, M.P., Bork, P. y Rubin, E.M. 2007. Genome-wide experimental determination of barriers to horizontal gene transfer. *Science* 318: 1449-1452.
- Stace, C.A. 1975 *Hybridization and the Flora of the British Isles*. Academic Press, London.
- Stöck, M., Ustinova, J., Betto-Colliard, C., Schartl, M., Moritz, C. y Perrin, N. 2012. Simultaneous Mendelian and clonal genome transmission in a sexually reproducing all-triploid vertebrate. *Proc. R. Soc. Lond. B* 279: 1293-1299.
- Syvänen, M. 1985. Cross-species gene transfer: Implications for a new theory of evolution. *J. Theor. Biol.* 112: 333-343.
- Vollmer, S.V. y Palumbi, S.R. 2002. Hybridization and evolution of reef coral diversity. *Science* 296: 2023-2025.
- Williams, D., Fournier, G.P., Lapierre, P., Swithers, K.S., Green, A.G., Andam, C.P. y Gogarten, J. P. 2011. A rooted Net of life. *Biol. Direct* 6: 45.
- Woese, C.R., Kandler, O. y Wheelis, M. 1990. Towards a natural system of organisms: Proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 87: 4576-4579.
- Zillig, W., Klenk, H.-P., Palm, P., Pühler, G., Gropp, F., Garrett, R.A. y Leffers, H. 1989. The phylogenetic relations of DNA-dependent RNA polymerases of archaeobacteria, eukaryotes, and eubacteria. *Can. J. Microbiol.* 35: 73-80.
- Zinder, N.D. y Lederberg, J. 1952. Genetic exchange in *Salmonella*. *J. Bacteriol.* 64: 679-699.

Información del Autor

L. Boto López es Científico Titular en el Departamento de Biodiversidad y Biología Evolutiva del Museo Nacional de Ciencias Naturales. Formado en Biología del Desarrollo y Biología celular y Molecular es Doctor en Ciencias por la Universidad Autónoma de Madrid con una tesis acerca de la modificación epigenética del desarrollo de *Dictyostelium discoideum* por agentes químicos. Tras desarrollar un trabajo postdoctoral en secuenciación de genes productores de antibióticos en *Streptomyces* se incorporó al Departamento de Investigación de Antibióticos Farma donde prosiguió estudios de genes productores de antibióticos e inició estudios de clonaje y expresión de genes humanos de interés industrial (enzima amidante de neuropéptidos, apolipoproteína B100). Desde su incorporación al Museo viene trabajando en el desarrollo de marcadores moleculares y aplicación de técnicas de biología molecular a diferentes estudios de microevolución, parentesco y conservación de especies aunque mantiene un interés permanente en la evolución microbiana y en los mecanismos moleculares que pueden conducir a la aparición de novedades evolutivas o a la adaptación.