

TEMAS

4º trimestre 2019 • N.º 98 • 6,90 € • investigacionyciencia.es

Los monográficos de
**INVESTIGACIÓN Y
CIENCIA**

EVOLUCIÓN DE LA VIDA

FILOSOFÍA
Debate sobre
la teoría
darwinista

GENÉTICA
Bases
moleculares
de la evolución

PALEONTOLOGÍA
La historia
de la vida
en los fósiles

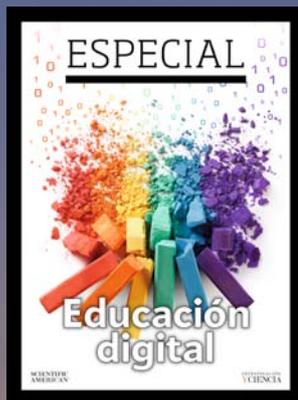
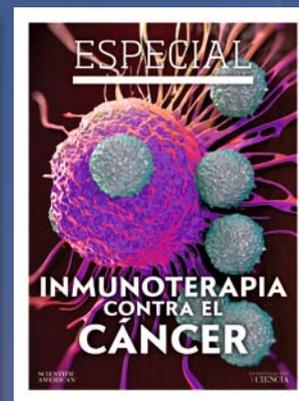
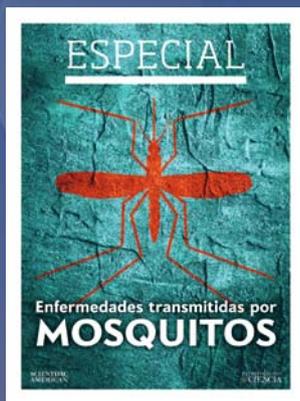
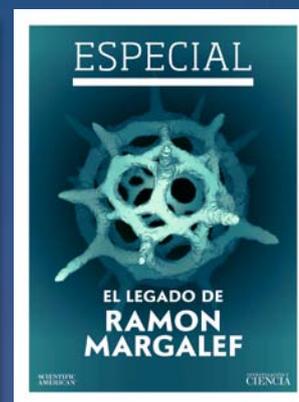
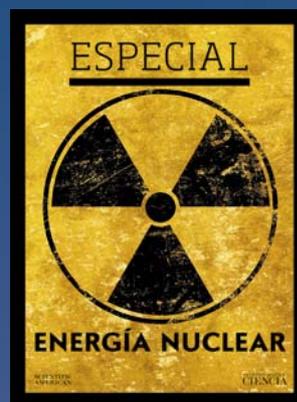
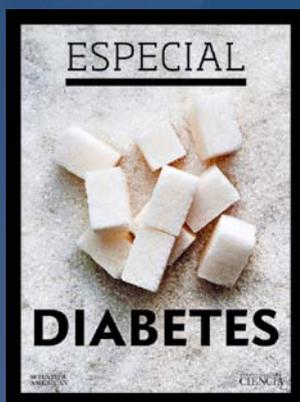
BIODIVERSIDAD
¿Cómo se
generan nuevas
especies?



ESPECIAL

MONOGRÁFICOS DIGITALES

Descubre los monográficos digitales que reúnen nuestros mejores artículos (en pdf) sobre temas de actualidad



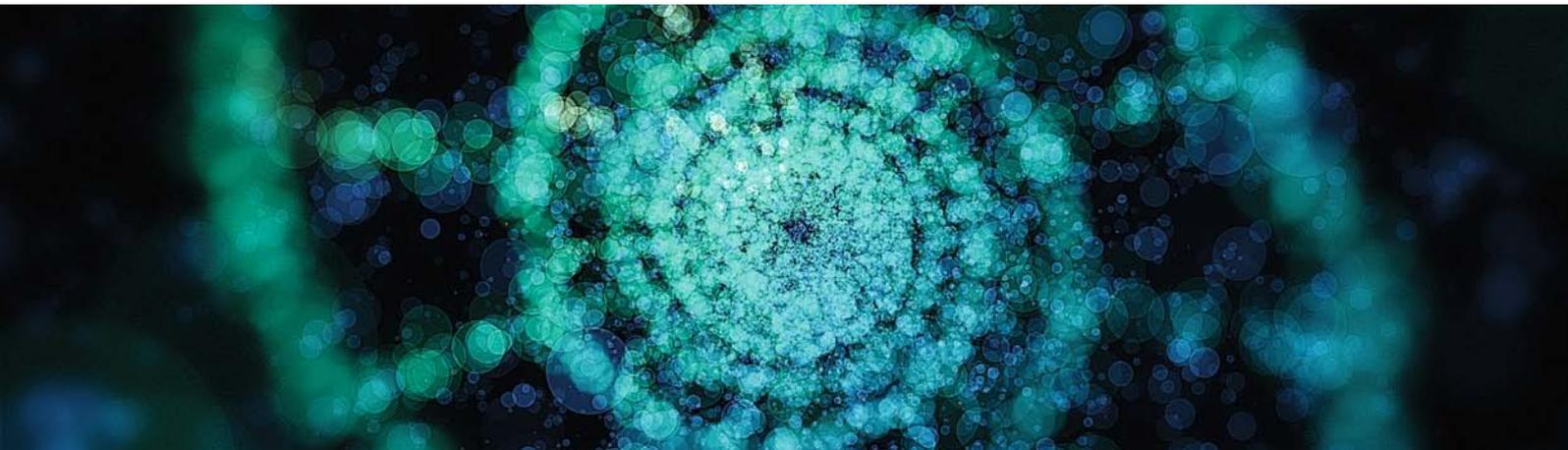
www.investigacionyciencia.es/revistas/especial



La increíble diversificación de la vida

«Hay grandeza en esta concepción de la vida, que mientras este planeta ha ido girando según la constante ley de la gravitación, se han desarrollado y se están desarrollando, a partir de un comienzo tan sencillo, infinidad de formas cada vez más bellas y maravillosas.»

—Charles R. Darwin, 1859



En su obra *El origen de las especies*, Darwin planteó su revolucionaria teoría de la evolución por selección natural, que cambiaría por completo nuestra comprensión de la naturaleza. Con elegante simplicidad, el naturalista ofrecía una explicación de la inmensa diversidad de formas de vida y la similitud que presentan todas en algunos rasgos básicos. Las especies que hoy pueblan la Tierra proceden de otras que existieron en el pasado y, en última instancia, de un antepasado común. Su teoría sigue guiando la investigación científica contemporánea. Pero, desde su formulación, ha sufrido profundos cambios, sobre todo a raíz de la fusión de la teoría original con los conocimientos posteriores en genética y biología molecular.

El presente monográfico de la colección TEMAS recoge una selección de artículos publicados en INVESTIGACIÓN Y CIENCIA sobre algunas de las cuestiones que se debaten en torno a los mecanismos responsables de la evolución de las especies, y sobre cómo, a través del estudio de los fósiles, se indaga en el origen y la extinción de algunos de los principales grupos de animales que habitan o habitaron nuestro planeta.

Si bien la evolución como propiedad inherente a los seres vivos no es materia de discusión en la comunidad científica, existe una controversia sobre qué procesos

deben considerarse esenciales para explicarla, teniendo en cuenta los hallazgos que demuestran que no todo el juego evolutivo es de tipo genético y selectivo (pág. 4). La teoría neutralista de la evolución de Motoo Kimura, todavía vigente después de medio siglo, plantea que gran parte de la variación genética en las poblaciones naturales se debe a la fluctuación aleatoria de variantes genéticas que son neutras, sobre las que no actúa la selección natural (pág. 10). De hecho, la fijación por azar de mutaciones neutras puede generar estructuras complejas sin necesidad de pasar por formas intermedias (pág. 18). Sin embargo, en muchos casos la selección natural ha favorecido formas intermedias, como en la evolución del ojo (pág. 26). Otro de los procesos que ejercen una notable influencia en la evolución es el desarrollo embrionario. Los mecanismos mediante los cuales los organismos crecen y se desarrollan son causas activas de cambio y especiación (pág. 34).

El registro fósil nos ofrece algunas pruebas sobre estos procesos evolutivos y sobre el origen de los animales. El primer gran momento de diversificación tuvo lugar en la explosión cámbrica, aunque estudios recientes indican que el aumento de la complejidad animal se gestó antes (págs. 44 y 50). La mayoría de los planes corporales, como la simetría bilateral y la pentámera, propia de los equinodermos,

también datan de ese tiempo (pág. 58). Las grandes extinciones del pasado han desempeñado una función esencial en la evolución, porque han permitido que grupos oportunistas aprovecharan la existencia de nichos ecológicos vacíos para expandirse y diversificarse. Ello ofrecería una explicación al triunfo de los dinosaurios, que prosperaron una vez superaron la catástrofe de finales del Pérmico (pág. 66). Y, a su vez, cuando la mayoría de ellos desaparecieron de súbito, otros ocuparon su lugar. Los fósiles de las aves indican que muchas de sus características singulares (alas y plumas) surgieron gradualmente y con fines ajenos al vuelo (pág. 74). Tampoco perdieron las extremidades de improviso las serpientes, cuyos fósiles han esclarecido el papel que el ambiente y el comportamiento han desempeñado en el modelado de su anatomía (pág. 82). Por último, la historia de nuestra clase zoológica, la de los mamíferos, se suma a un creciente conjunto de pruebas que sugiere que las grandes transiciones evolutivas suceden de forma gradual y no de improviso (pág. 88).

Invitamos a nuestros lectores a adentrarse en el fascinante campo de investigación que va de las moléculas a los fósiles e intenta comprender de dónde venimos y cómo ha evolucionado la vida en la Tierra.

—La redacción

SUSCRÍBETE A LA REVISTA TEMAS

Ventajas para los suscriptores:

- **Envío** puntual a domicilio
- **Ahorro** sobre el precio de portada
~~27,60 €~~ 22 € por un año (4 ejemplares)
- **Acceso gratuito** a la edición digital de los números incluidos en la suscripción

Selecciones temáticas
de nuestros
mejores artículos



www.investigacionyciencia.es/suscripciones
Teléfono +34 935 952 368

Los monográficos de
**INVESTIGACIÓN
Y CIENCIA**



Evolución de la vida

1 Presentación

La increíble diversificación de la vida

La redacción

4 Filosofía

Repensar a Darwin

Telmo Pievani

PROCESOS EVOLUTIVOS

10 La teoría neutralista de la evolución molecular, medio siglo después

Antonio Barbadilla, Sònia Casillas y Alfredo Ruiz

18 Orígenes de la complejidad biológica

Carl Zimmer

22 ¿Cuán perfecta es la forma de los animales?

Isaac Salazar Ciudad y Miquel Marín-Riera

26 La evolución del ojo

Trevor D. Lamb

30 Un ojo fósil de más de 500 millones de años

Diego García-Bellido Capdevila

34 Desarrollo embrionario y evolución

Katherine E. Willmore

LOS PRIMEROS ANIMALES

44 Orígenes de la complejidad animal

David J. Bottjer

50 El auge de los animales

Rachel A. Wood

58 Evolución de la simetría en los equinodermos

Samuel Zamora

66 El inesperado triunfo de los dinosaurios

Stephen Brusatte

74 Origen y evolución de las aves

Stephen Brusatte

82 La senda hacia la reptación

Hongyu Yi

88 El éxito evolutivo de los mamíferos

Stephen Brusatte y Zhe-Xi Luo



EN PORTADA

Las pruebas de la evolución biológica son diversas y son estudiadas por distintos campos del saber científico, entre ellos la paleontología. A través de los fósiles, los investigadores intentan averiguar cuándo se originaron y cómo se produjo la extinción de los principales grupos de animales que habitan o habitaron nuestro planeta, así como los procesos evolutivos que intervinieron en la diversificación de las especies. Ilustración: Getty Images/ Erika Parfenova/iStock

REPENSAR A DARWIN

¿Qué procesos deben considerarse esenciales para explicar la evolución? Un debate entre algunos de los principales biólogos evolutivos contemporáneos

Telmo Pievani

En octubre de 2014, la revista científica *Nature* tituló así uno de sus artículos de comentario: «¿La teoría de la evolución necesita un replanteamiento?». La noticia era esta: los investigadores están divididos sobre qué procesos deben ser considerados esenciales para explicar la evolución. Música para los oídos de los que creen, errónea e inútilmente, que, en ciencia, las divisiones son un signo de debilidad.

El artículo citado presenta los argumentos divididos precisamente por la mitad, en dos columnas contrapuestas: a la izquierda, los de los rivales —sí, el neodarwinismo necesita una reforma urgente—; a la derecha, los de los defensores —no, así está todo bien—. Parece un debate televisivo, pero no lo es. Las firmas distribuidas en la parte inferior de las dos columnas corresponden a ilustres biólogos evolutivos al frente de algunos de los principales laboratorios del mundo. Se halla en juego una herencia pesada, que ha dado mucho que hablar desde hace un siglo y medio: la de Charles R. Darwin. Sus numerosos detractores están impacientes por apartarlo de la circulación, pero ¿habrá llegado realmente el momento de hacerlo?

EL RETO DE LOS REFORMISTAS

Los primeros, llamémosles «reformistas», coordinados por el etólogo Kevin Laland, de la Universidad de St. Andrews, con la colaboración, entre otros, de Tobias Uller, zoólogo de la Universidad de Oxford, y Armin Moczek, biólogo de la Universidad de Indiana, sostienen la necesidad de construir una «síntesis evolutiva extendida», es decir, una teoría que no se limite a explicar la evolución solo a través de los genes y la selección. En realidad, en los últimos veinte años se han acumulado descubrimientos ahora insoslayables que muestran que no todo el juego evolutivo es de tipo genético y selectivo. En particular, la plasticidad fenotípica y de desarrollo (morfologías y comportamientos que cambian al variar las circunstancias ambientales, sin modifica-

ciones genéticas) constituye una estrategia adaptativa poderosa y generalizada que también puede causar la diversificación de las especies. Algunas de estas variaciones en la expresión y la regulación de los genes (inducidas por el ambiente y sin cambios en el ADN, es decir, epigenéticas) son estabilizadas luego por la selección y pueden ser transmitidas a lo largo de varias generaciones. Primero viene el carácter morfológico plástico y luego su incorporación genética, y no al contrario, como en la teoría estándar.

La misma variación genética no parece ser del todo casual: las limitaciones de desarrollo la condicionan y en circunstancias cruciales la evolución ha actuado precisamente en los procesos de desarrollo. El material que se ve afectado por la selección no está determinado solo por pequeñas mutaciones genéticas espontáneas. Más bien, la selección encuentra en cada caso compromisos con limitaciones internas y vías de desarrollo que no solo tienen un valor negativo, sino que orientan la evolución en sentido positivo, generando innovaciones cruciales. En estas ideas se nota la mano de Gerd B. Müller, coautor del artículo publicado en *Nature* y uno de los máximos exponentes de la biología evolutiva del desarrollo. Los procesos mediante los cuales los organismos crecen y se desarrollan son causas activas de evolución y especiación. El desarrollo guía las formas de los organismos a lo largo de senderos privilegiados.

La misma actividad de los organismos (construir un termitero, fabricar una presa en el río, evolucionar cultural y técnica-



PLASTICIDAD FENOTÍPICA:
La mariposa *Precis octavia*
sesamus desarrolla distintos
colores en invierno (*arriba*) y
en verano (*abajo*).



WIKIMEDIA COMMONS/CC BY-SA 3.0 (Precis octavia en invierno); CORTESÍA DE NIGEL VOADEN (Precis octavia en verano)

mente) modifica el nicho ecológico, lo que afecta a los recursos naturales y a las presiones selectivas que, a su vez, retroalimentan a los organismos. Se genera un fenómeno recurrente llamado «construcción de nicho» que, según los reformistas, entre los que se encuentran John Odling-Smee, de la Universidad de Oxford, y Marc Feldman, de la Universidad Stanford, junto con Laland, defensores a ultranza del modelo en 2003, es fundamental. Los organismos modifican activamente el medio y, a su vez, el medio modifica selectivamente a los organismos. De modo que el organismo constituye un sujeto activo que codirige su propia evolución al modificar sistemáticamente el ambiente e influir así en la selección. De esta manera, una población biológica hereda de la generación anterior no solo un paquete de genes, sino tam-

bién un nicho ecológico modificado. La herencia es, por tanto, inclusiva y múltiple: genética, epigenética, ecológica y cultural, y aquí radica la contribución de Eva Jablonka, de la Universidad de Tel Aviv, otra coautora del artículo de *Nature*.

Si bien el punto de vista de Laland y sus colegas está muy centrado en el organismo como punto de apoyo del cambio evolutivo, la posición de la parte contraria es tildada de «genocéntrica» y demasiado cerrada. Según la teoría estándar, para que un proceso sea evolutivo debe afectar a los genes y su transmisión; de no ser así, es marginal. Sin embargo, los genes no lo son todo. Hay que abrirse a una concepción más pluralista de la evolución, si no queremos dejar de lado procesos fundamentales. Según los reformistas, los fenómenos hasta ahora descuidados (plasticidad,

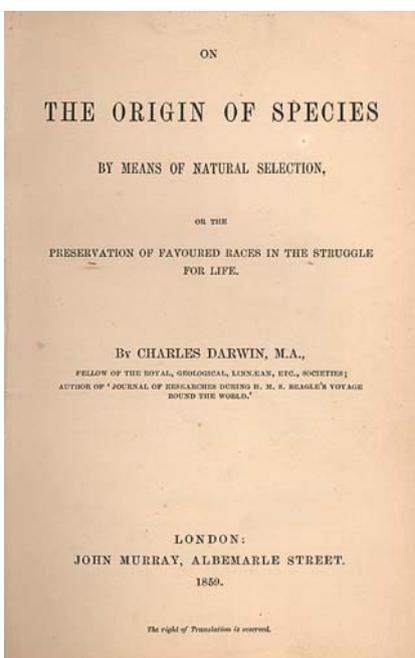
construcción de nichos, vías de desarrollo) ejercen un impacto teórico que puede resultar perturbador, ya que son la causa, y no solo el resultado, de la evolución y cambian los modelos, las predicciones y la lógica explicativa de la teoría evolutiva. Darwin no tiene ninguna culpa —ni siquiera conocía la existencia de los genes y, además, describió un proceso tan importante como la selección natural—, pero ahora es el momento de ir más allá.

LA REACCIÓN CONSERVADORA

La respuesta de los «conservadores», coordinados por el biólogo Gregory A. Wray, de la Universidad Duke, y la zoóloga Hopi E. Hoekstra, del Museo de Zoología Comparada de la Universidad Harvard, con la colaboración, entre otros, de los biólogos evolutivos Douglas J. Futuyma, de la Universidad Estatal de Nueva York en Stony Brook, y Richard E. Lenski, de la Universidad Estatal de Michigan, parece reflejar el esquema clásico de reacción inducido por las novedades científicas: no es cierto (primera fase); aunque sea cierto, es una cuestión secundaria (segunda fase); es cierto, pero yo ya lo había dicho (tercera fase).

A la primera fase de la reacción podemos atribuirle contrapuntos directos: es falso que el enfoque genecéntrico sea estático y monolítico porque, si nos fijamos en la bibliografía existente, en conjunto sigue siendo el que produce más explicaciones, predicciones y modelos potentes, como lo ha hecho durante décadas gracias a sus métodos cuantitativos rigurosos. Se ha documentado con todo detalle la base genética de numerosas adaptaciones, desde las bacterias hasta la especie humana. La plasticidad fenotípica y las variaciones epigenéticas se han estudiado durante largo tiempo y, en cualquier caso, tienen una base genética, que ha evolucionado de manera diferente de especie a especie: al final se vuelve siempre al mismo punto, a los cambios en el material hereditario.

Ese es el caso citado de la asimilación genética, un modelo formulado en 1959 por el biólogo del desarrollo Conrad Waddington: algunos cambios plásticos en el fenotipo de individuos de la mosca del vinagre sometidos a estrés térmico se vuelven hereditarios si el estrés ambiental persiste. ¿No es eso volver a Lamarck? No exactamente. Waddington ya había buscado una explicación compatible con la teoría de Darwin. Según algunos experimentos recientes, el fenómeno se produciría porque las proteínas del estrés térmico activan los transposones, elementos móviles del genoma que, actuando en cascada, generan muchísimas mutaciones, entre las que se encuentran también las correspondientes al fenotipo inducido por el ambiente, por lo que se seleccionan conjuntamente las variantes fenotípicas inducidas y las variantes ocasionadas por mutaciones al azar. Es un mecanismo conocido como «efecto Baldwin», cuya base molecular finalmente se conoce. Y ofrece un ejemplo excelente de un fenómeno empírico real, aunque quizá raro (modificaciones epigenéticas inducidas por el ambiente que pueden llegar a ser hereditarias en determinadas circunstancias), cuya explicación, sin embargo, no implica ninguna subversión teórica.



EL ORIGEN DE LAS ESPECIES, libro publicado en 1859 en el que Darwin introdujo el concepto de selección natural.

A la segunda fase de reacción podemos atribuirle la normalización de descubrimientos erróneamente considerados perturbadores. No tiene nada de sorprendente que un gran número de mutaciones genéticas sean neutras con respecto a la selección: en el espectro estadístico de los efectos de las variaciones, desde los más perjudiciales a los más ventajosos, en el medio se encuentra la mayoría de las variaciones con efectos poco importantes o sin ningún efecto. Las limitaciones al desarrollo son reales e importantes, pero son precisamente eso, limitaciones: limitan la variación de los rasgos y las posibles formas, afectando al modo en que opera la selección, pero no son una explicación alternativa de las adaptaciones. Sin embargo, los cambios importantes que han ocurrido en el pasado en los sistemas de desarrollo de los animales, así como la mayor o menor plasticidad y capacidad de evolucionar (evolucionabilidad) de una especie, tenían un valor adaptativo seleccionado por vía genética; de lo contrario, no habrían perdurado. En pocas palabras, dan su justo valor a las imperfecciones y las redundancias: todo tiene que pasar

tarde o temprano por el cedazo de la selección natural.

A la tercera fase de reacción pertenece, finalmente, el reconocimiento de la importancia de los fenómenos indicados por los reformistas: la plasticidad fenotípica, la herencia inclusiva, la construcción de nichos y las vías del desarrollo son procesos reales, apoyados por los datos ahora incontrovertibles. «Nosotros también los estamos estudiando», afirman, casi como queriendo apropiarse de ellos.

Sin embargo, y aquí está el punto de apoyo de la divergencia entre los dos enfoques, esos avances en la investigación, junto con otros que los conservadores añaden como igualmente relevantes, se interpretarán como expansiones coherentes del programa estándar de investigación evolutiva neodarwinista, y no como una subversión radical de sus cimientos teóricos. La construcción de nichos ya está presente en el último libro de Darwin sobre las lombrices de tierra (*The formation of vegetable mould through the action of worms, with observations on their habits*), publicado en 1881. La plasticidad fenotípica aparece desde hace tiempo en todos los manuales de la disciplina. Se trata, en definitiva, de «añadidos» no esenciales que, si bien extienden el poder explicativo de la teoría evolutiva, mantienen la firmeza de su núcleo central formado por las variaciones genéticas y la selección.

En última instancia, la teoría evolutiva estándar funciona muy bien precisamente porque siempre ha sido capaz de incorporar novedades y extensiones procedentes de diferentes campos, poniendo a prueba cada vez «el valor de mercado de las teorías rigurosas, de los resultados empíricos y de la discusión crítica». Por tanto, podemos suponer que los interesados rechazarían la etiqueta de «conservador» (además de los ya citados, también se encuentran en este grupo la genetista Trudy F. C. Mackay, de la Universidad Estatal de Carolina del Norte, el ecólogo Dolph Schluter, de la Universidad de la Columbia Británica, y la bióloga Joan E. Strassmann, de la Universidad

de Washington en Saint Louis). No puede faltar una referencia final al padre fundador: «Creemos que Darwin lo aprobaría».

LOS LÍMITES DE UNA DISPUTA

En ese duelo a la sombra de Darwin no es obligatorio ponerse del lado de los unos o de los otros. Aunque entre sus signatarios se encuentre un filósofo de la biología como Kim Sterelny, de la Universidad Nacional de Australia, la «síntesis evolutiva extendida» propuesta por los reformistas no tiene aún una estructura coherente: es una suma de los procesos observados, importantes aunque a veces exagerados, sin un hilo conductor. El único elemento aglutinante que surge es la oposición al reduccionismo genético, pero luchar contra el fantasma algo caricaturesco del genocentrismo y centrar todo en el organismo no basta para definir una nueva teoría de la evolución. Ciertas afirmaciones están poco argumentadas: por ejemplo, no explican cómo sus limitaciones «creativas» de desarrollo pueden generar también «adaptaciones». Nada o casi nada se dice sobre los factores macroevolutivos. Poco generosa parece también la acusación que se hace a los evolucionistas «convencionales» de estar atrincherados en sus posiciones para defender la financiación y por temor a que cualquier crítica pueda ser instrumentalizada por los fanáticos del diseño inteligente.

En la respuesta de los conservadores, en cambio, se percibe cierta pereza teórica, como si bastase con defender la inclusividad de la vieja «síntesis moderna» del siglo xx para hacer avanzar el conocimiento en el campo de la evolución: cualquier fenómeno significativo desde el punto de vista evolutivo se atribuye en última instancia a la genética de poblaciones, a la selección natural, sexual y de parentesco. Y, aunque se reconoce todo lo demás, no se considera esencial. Si bien los oponentes se encuentran todavía en la etapa del movimiento de protesta, sin un marco unificador real, el contrapunto de los conservadores está demasiado a la defensiva, con una llamada a la unidad y a evitar divisiones inútiles. Las lecciones sobre la metodología se repiten hasta la saciedad: al principio y al final advierten de que hay que acumular pruebas, como lo hacía Darwin pacientemente, antes de pensar que se cuenta con una verdadera novedad —como si las de los otros fuesen solo especulaciones con poca base, aunque hayan admitido poco antes lo contrario—. El argumento del «nosotros ya lo habíamos dicho» o «Darwin ya lo había dicho» no es concluyente: siempre se puede encontrar a alguien que haya anticipado una intuición, pero luego esa idea se formaliza y valora. Si en este caso no se ha hecho, es porque no se ha entendido su importancia, debido a una teoría demasiado restringida.

EL FUTURO DE LA TEORÍA EVOLUTIVA

La puesta en escena de las dos escuelas de pensamiento por parte de *Nature* podría sugerir que la comunidad científica está en realidad dividida a partes iguales entre reformistas y conservadores, pero no es así. Cada grupo presenta en su interior muchas facetas, y en el exterior no faltan nunca los disidentes que proponen «teorías de la evolución» heterodoxas. Algunos genetistas ilustres, como Masatoshi Nei, de la Universidad Estatal de Pensilvania, vuelven a descubrir, por ejemplo, el mutacionismo de principios del siglo xx y vuelven a afirmar que la evolución está impulsada principalmente por mutaciones genéticas, mientras que la selección tendría un papel marginal. En su libro de 2013 *Mutation-driven evolution*, el creador de la «distancia genética estándar» y uno de los padres de la biología evolutiva molecular afirma que serían directamente los cambios

en el ADN y las limitaciones moleculares los que dictarían las innovaciones evolutivas, con independencia de la ecología y lo que suceda fuera del genoma. Sin embargo, mientras se considere la evolución desde un solo punto de vista (aquel en el que se ha trabajado en la propia carrera profesional, que en el caso de Nei son las moléculas), la articulación de los procesos evolutivos a diferentes niveles escapará a la comprensión y la confusión teórica lo dominará todo.

El debate demuestra, como mínimo, que la comunidad de los evolucionistas mantiene su espíritu autocrítico: donde hay una discusión abierta, la ciencia prospera y genera nuevas preguntas. Es algo que deben aceptar los observadores interesados, neocreacionistas y antidarwinianos incansables, que interpretan maliciosamente estos debates, como si anunciase el ocaso de la revolución darwiniana. La combinación de variaciones (genéticas y no genéticas) y procesos selectivos no es una teoría, es un hecho corroborado más allá de cualquier duda razonable en todas las áreas de las disciplinas evolutivas. Reformistas y conservadores, en sus laboratorios y en el campo, estudian presiones selectivas. En este sentido, no podemos decir que no somos darwinianos. El punto de controversia es, en todo caso, cómo actualizar y ampliar el núcleo central de la herencia darwiniana.

Y no basta con enumerar los nuevos procesos o, por el contrario, atrincherarse tras un improbable «así va bien». Hay que comprender qué esquemas explicativos son ahora parte del núcleo esencial del programa de investigación evolutiva (fuentes de variación, procesos de selección de varios tipos, deriva genética y otros fenómenos no selectivos, flujos de genes y factores macroevolutivos) y cuáles son parte del marco externo formado por problemas abiertos y no esenciales, redefiniciones, integraciones (¿en qué casos y en cuántos se produce la especiación de manera gradual o puntual? ¿En qué niveles actúa la selección, en los genes, en los organismos, en los grupos?). Por tanto, se presenta una gran cantidad de trabajo para los próximos años. En este campo fascinante de la investigación básica, que va de las moléculas a los fósiles e intenta comprender de dónde venimos y cómo ha evolucionado la vida en la Tierra, el fermento intelectual nunca se queda aletargado. La futura teoría de la evolución está ya construyéndose. ■

Artículo publicado en Investigación y Ciencia, enero de 2016

EL AUTOR

Telmo Pievani es profesor asociado de filosofía de las ciencias biológicas en la Universidad de Padua.

PARA SABER MÁS

The extended synthesis. Dirigido por M. Pigliucci y G. B. Müller. MIT Press, Boston, 2010.

Mutation-driven evolution. M. Nei, Oxford University Press, Oxford, 2013.

Does evolutionary theory need a rethink? K. Laland et al. en *Nature*, vol. 514, págs. 161-164, octubre de 2014.

EN NUESTRO ARCHIVO

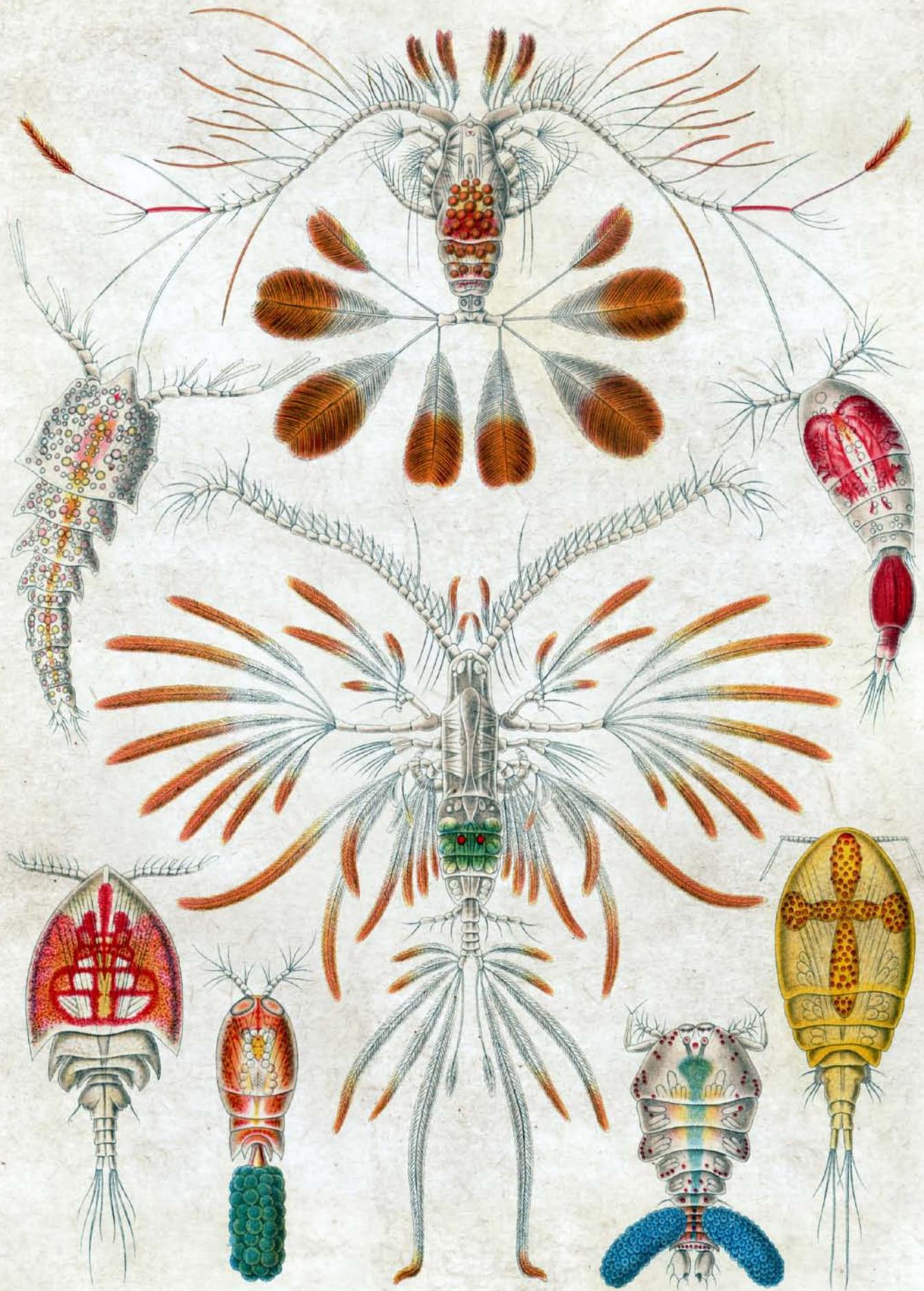
Pero, ¿existe la herencia lamarckiana? Otto E. Landman en *IyC*, julio de 1993.

Orígenes de la complejidad biológica. Carl Zimmer, en este mismo número.

Nuevo mecanismo de creación de especies. Gregory D. D. Hurst y Chris D. Jiggins en *IyC*, marzo de 2014.

Un nuevo tipo de herencia. Michael K. Skinner en *IyC*, octubre de 2014.

Procesos evolutivos

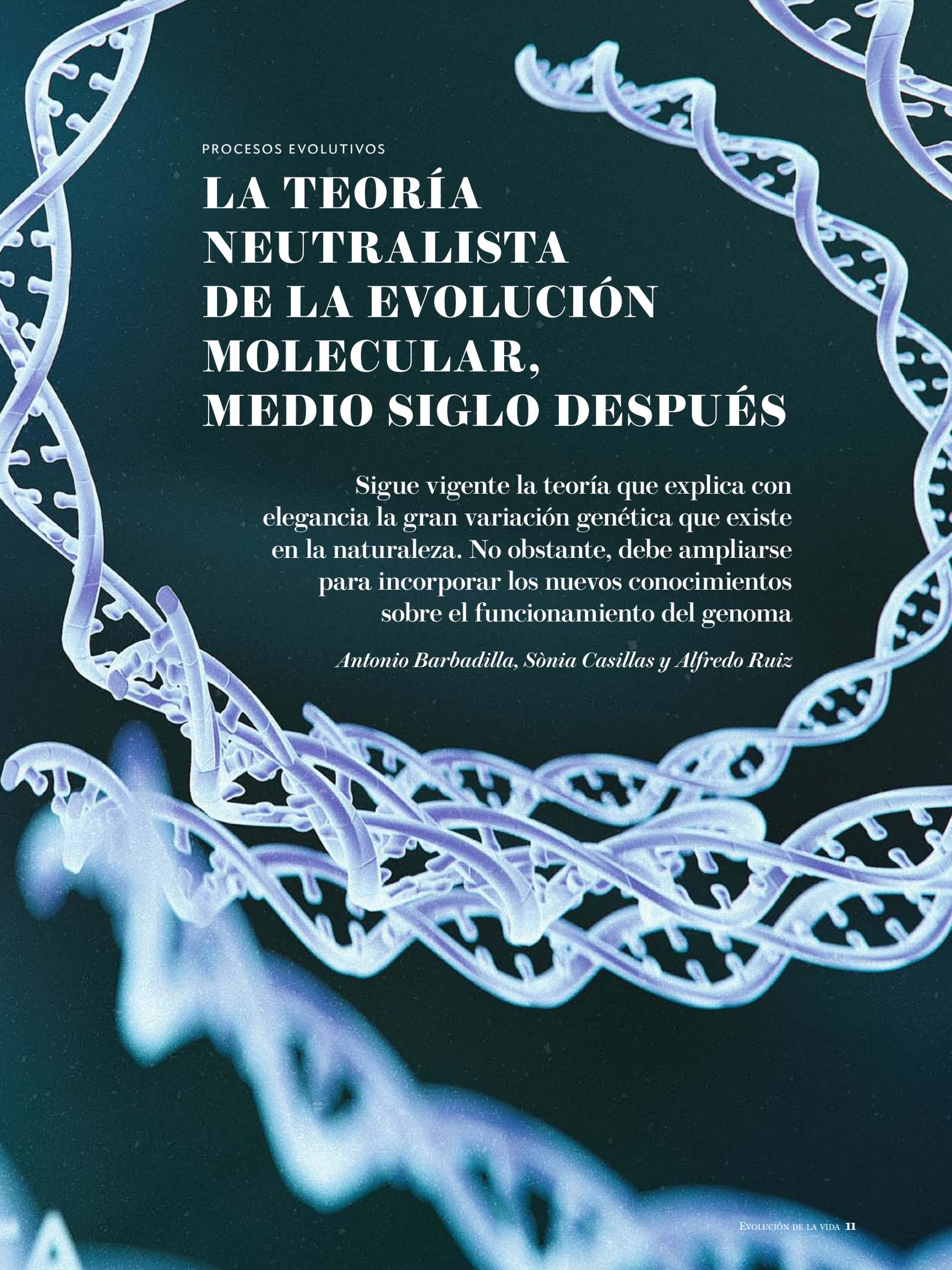


EN SÍNTESIS

La teoría neutralista, planteada por Motoo Kimura en 1968, propone que gran parte de la variación genética observada en las poblaciones se debe a la fluctuación aleatoria de variantes genéticas que son neutras, sobre las que apenas actúa la selección natural.

La simplicidad, la robustez y la capacidad de predicción de la teoría la convierten en un marco conceptual imprescindible para comprender el transcurso de la evolución en el nivel molecular.

La propuesta de Kimura chocó contra las teorías seleccionistas prevalentes, las cuales otorgaban un papel principal a la selección natural. Se inició así un largo debate entre ambas corrientes que se ha prolongado hasta nuestros días.



PROCESOS EVOLUTIVOS

LA TEORÍA NEUTRALISTA DE LA EVOLUCIÓN MOLECULAR, MEDIO SIGLO DESPUÉS

Sigue vigente la teoría que explica con elegancia la gran variación genética que existe en la naturaleza. No obstante, debe ampliarse para incorporar los nuevos conocimientos sobre el funcionamiento del genoma

Antonio Barbadilla, Sònia Casillas y Alfredo Ruiz

E

N 1968, EL GENETISTA JAPONÉS MOTOO KIMURA PUBLICÓ EN *NATURE* UN artículo en el que presentaba una teoría mínima y revolucionaria, la teoría neutralista de la evolución molecular, para explicar los cambios que se producen en el genoma a lo largo del tiempo y que, en última instancia, dan lugar a la evolución de las especies.

En su teoría, Kimura planteaba que gran parte de la variación genética observada en las poblaciones y entre las especies se debe a la fluctuación y la fijación aleatoria en el genoma de variantes genéticas neutras. Que una variante sea neutra no significa que carezca de función biológica, sino que resulta equivalente a otras frente a la selección natural. Según Kimura, cuando dos o más variantes son neutras, son igualmente efectivas para la supervivencia y la reproducción del individuo. La aparición, por mutación, de una variante neutra es indetectable para la selección y solo el azar determinará su pervivencia o extinción.

La teoría neutralista chocó frontalmente con la visión seleccionista extrema, o pansleccionista, que predominaba en ese momento. Esta se derivaba de la teoría de Darwin y defendía la omnipresencia de la selección natural; esto es, que el destino de toda variante genética, incluso cada cambio de un simple nucleótido del genoma, lo dicta únicamente la selección natural. Kimura, en cambio, otorgaba un papel menor a la selección natural en la explicación de la variación genética. La oposición de los seleccionistas fue inmediata, iniciándose la controversia neutralista-seleccionista que ha acompañado a la genética evolutiva durante décadas hasta nuestros días.

Cabe destacar que el ámbito de la teoría neutralista es la variación molecular. Kimura creía que la selección natural ejerce un papel fundamental en la adaptación del fenotipo de los organismos a su ambiente, pero no influye en la mayoría de las variantes detectadas en el nivel molecular. En este sentido, la evolución molecular sobre la que se centra su teoría integra los conocimientos de la evolución darwiniana y de la genética. La primera explica que las especies que hoy pueblan la Tierra se derivan, a través de un proceso continuo de descendencia con modificación, de otras especies que existieron en el pasado. La genética, por su parte, nos enseña que hay un componente fundamental que transmite cada organismo a su descendencia generación tras generación: la molécula de ADN (o ARN en algunos virus), depositaria de la herencia genética. A partir de estas dos ideas, la evolución biológica puede concebirse como un simple algoritmo de evolución molecular: la conversión de la variación genética entre individuos, generada por mutación en el ADN, en variación genética entre poblaciones y especies a lo largo del tiempo.

Kimura planteó su teoría tras casi dos décadas de haberse dedicado de manera concienzuda a modelizar matemáticamente la variación genética que se observaba en el seno de las especies. Había sido pionero en aplicar las ecuaciones del fenómeno físico de la difusión al estudio de la dinámica de la variación genética en las poblaciones. Según él, el comportamiento de las variantes genéticas, dependiente del muestreo aleatorio de los gametos en cada generación y del efecto de fuerzas deterministas (como la selección, la mutación y la migración), podía aproximarse al proceso de difusión molecular de un fluido. Pero, debido a los insuficientes datos empíricos con los que contrastar dichos modelos, toda esa exploración teórica exhaustiva no era más que un puro ejercicio formal, sin conexión con el mundo real.

A mediados de la década de los 60 se obtuvieron las primeras estimaciones de variación genética en las poblaciones naturales gracias al empleo de la técnica de la electroforesis en gel. Asimismo, se cuantificaron las diferencias genéticas entre especies mediante la secuenciación de proteínas tales como la hemoglobina. Estos primeros datos moleculares pusieron de manifiesto una inesperada cantidad de variación genética y llevaron a Kimura, equipado con su sofisticado bagaje genético-matemático, a proponer una teoría alternativa radical a las teorías seleccionistas previas.

En 1983, reunió las distintas aportaciones de la teoría neutralista (las suyas, las de su estrecha colaboradora de por vida, Tomoko Ohta, y las de otros autores) en la obra *The neutral theory of molecular evolution*. Considerado hoy un clásico, la lectura del libro cautiva por su elegancia conceptual, la claridad y fuerza de sus argumentos y la enorme capacidad de explicar los nuevos datos moleculares. El libro contribuyó de modo decisivo a que el neutralismo se estableciera como el paradigma de la evolución molecular. Podemos afirmar que la genética evolutiva molecular sería hoy incomprensible sin el marco conceptual que establece el neutralismo, a partir del cual se puede dialogar y avanzar firmemente en esta ciencia.

¿Cuáles son las claves del éxito de la teoría neutralista? Al menos pueden listarse seis características distintivas que la hacen paradigmática: la simplicidad, la inteligibilidad, la robustez, la capacidad de hacer predicciones contrastables, la relevancia que

otorga al azar en la evolución y el papel que desempeña la variación neutra como facilitadora de la adaptación. A continuación, explicaremos estas características para finalmente abordar los retos actuales de la teoría neutralista. Con este artículo pretendemos ofrecer un modesto homenaje a Kimura y a su elegante teoría tras cumplirse el medio siglo de su formulación.

SIMPLICIDAD

La variación genética procede, en última instancia, de las mutaciones, los cambios del material genético que un individuo presenta y transmite a su descendencia. El efecto de una mutación sobre la supervivencia y la reproducción de un individuo (su eficacia biológica) puede ser desde letal (muy deletérea) hasta muy favorable (adaptativa), pasando por ser neutra. La teoría neutralista reduce este espectro de mutaciones a dos categorías principales: las muy deletéreas y las neutras (las ventajosas son muy escasas). Las primeras desaparecen de inmediato de la población y no contribuyen a la variación genética. El destino de las segundas, en cambio, dependerá del azar. Su frecuencia fluctúa aleatoriamente: aumenta o disminuye de modo fortuito a lo largo del tiempo y da lugar al polimorfismo.

La explicación biológica de la fluctuación aleatoria de las variantes neutras es que los gametos que forman los individuos de cada generación son una muestra al azar del gran número de gametos masculinos y femeninos producidos en la generación precedente. Este paseo aleatorio se denomina deriva genética; en su transcurso, una mayoría de las variantes acabarán perdiéndose, pero la minoría restante llegará finalmente a fijarse, esto es, alcanzará una frecuencia del cien por ciento en la población. La fijación de las variantes neutras generadas por mutación a lo largo de millones de generaciones causa la evolución del genoma de las especies. Como en todo muestreo aleatorio, la magnitud de la fluctuación dependerá del tamaño, o censo, de la población: cuanto menor sea este, mayor será la fluctuación provocada por la deriva.

Bajo el supuesto de la teoría neutralista, puede deducirse una de las expresiones matemáticas más elegantes de la ciencia:

$$K = \mu_0$$

La fórmula establece que la tasa de evolución molecular por generación (K , también denominada tasa de fijación o sustitución) es igual a la tasa (o frecuencia) de las mutaciones neutras por generación (μ_0). El parámetro K representa la velocidad con la que evoluciona, o acumula diferencias, el genoma (o una secuencia de ADN) de una especie. Si las variantes son neutras, la tasa de evolución depende únicamente de la tasa de aparición de nuevas de mutaciones por generación.

De la expresión $K = \mu_0$ se infiere que la acumulación de las diferencias genéticas fijadas entre especies (que originan la divergencia) incrementa linealmente con el tiempo a lo largo de las generaciones. Esta consecuencia de la teoría neutralista constituye el fundamento teórico de la hipótesis del reloj molecular, formulada algunos años antes por Emile Zuckerkandl y Linus Pauling, la cual permite estimar el tiempo de separación de dos especies a partir del número de diferencias fijadas entre sus secuencias proteicas. Es una de las herramientas más poderosas para construir los árboles evolutivos y los tiempos de bifurcación de especies a partir del análisis de secuencias moleculares. Una de sus aplicaciones recientes ha sido el seguimiento de la evolución de la epidemia del virus del Zika. La comparación de los genomas del virus extraído de numerosas personas infectadas en distintas fechas y localizaciones muestra la acumulación lineal de las diferencias genéticas a lo largo

del tiempo y ha permitido deducir la expansión de la epidemia, datar su origen y estimar la tasa de mutación del virus.

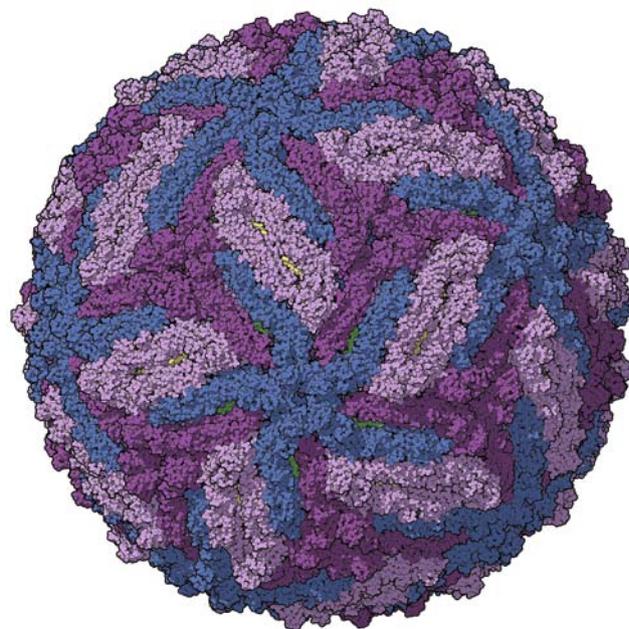
Al comparar la ecuación de la tasa de evolución neutra con otras famosas ecuaciones de la ciencia, como la equivalencia entre masa y energía ($E = mc^2$) en la teoría de la relatividad de Einstein, la fórmula de entropía de Boltzmann ($S = k \log W$), o la segunda ley de la dinámica de Newton ($F = ma$), observamos que tiene la mínima expresión. Es la más simple y, en nuestra opinión, la más elegante de la ciencia.

INTELIGIBILIDAD

La teoría neutralista clarifica el concepto de descendencia con modificación que se halla implícito en la visión darwinista de la evolución. El panselccionismo dominante antes de la llegada del neutralismo explicaba el polimorfismo (la variación genética intrapoblacional) y la divergencia (la variación entre especies) como dos procesos selectivos independientes.

Por un lado, las diferencias entre especies se atribuían a la selección direccional positiva, esto es, a la selección continuada a favor de una variante hasta que esta se fijaba en la población. Por otro lado, el origen del polimorfismo de las poblaciones se atribuía a la acción equilibradora de la selección, la cual tendía a mantener dos o más variantes estables en el tiempo, bien por la ventaja del heterocigoto (con dos alelos distintos) en relación con los homocigotos respectivos (cada uno con dos alelos iguales), o bien por la selección a favor de variantes raras (selección dependiente de la frecuencia). El famoso evolucionista Theodosius Dobzhansky fue un adalid de la ventaja de los heterocigotos como mecanismo para explicar la presencia de polimorfismos.

Sin embargo, el distinto proceso propuesto para el polimorfismo, mantenido por selección equilibradora, y la fijación de variantes, causada por selección positiva, rompía la lógica darwi-



LOS VIRUS, como el del zika (imagen), experimentan una tasa de mutación muy elevada. Acumulan numerosas mutaciones a un ritmo que es lineal respecto al tiempo, según propone la teoría neutralista. La aplicación de esta idea, conocida como reloj molecular, ha permitido llevar a cabo un seguimiento en el espacio y el tiempo de los brotes epidémicos del zika desde que el virus se descubrió en Uganda, en 1947, hasta el brote de 2014 en América.

¿Cómo evoluciona el genoma?

La **selección natural** actúa a favor o en contra de las nuevas variantes genéticas que se generan por mutación, en función de si estas son beneficiosas o perjudiciales, es decir, si suponen un nuevo rasgo que mejora o empeora la supervivencia y reproducción de los mutantes. Las mutaciones neutras generan variantes genéticas equivalentes a las existentes. Al no ofrecer ni ventajas ni inconvenientes para la supervivencia, la selección no actuará sobre ellas. Basándose en estas premisas, la teoría seleccionista y la neutralista plantean modelos distintos sobre el modo en que evoluciona el genoma.

Mutación beneficiosa



La bacteria mutante presenta resistencia a los antibióticos



Selección positiva

La selección natural favorece la supervivencia y reproducción de las bacterias mutantes sobre las demás



Las mutantes aumentan su proporción o dominan en las siguientes generaciones

Mutación perjudicial



La bacteria mutante sintetiza en menor cantidad una enzima esencial para su metabolismo



Selección negativa

La selección natural reduce o elimina las bacterias mutantes que sobrevivirán y se reproducirán



Las mutantes disminuyen su proporción o desaparecen en las siguientes generaciones

Mutación neutra



La bacteria mutante presenta una enzima ligeramente distinta (en su composición molecular) pero que desempeña la misma función



Ausencia de selección

La selección natural no actúa ni a favor ni en contra de las bacterias mutantes



El azar por deriva genética hace fluctuar la proporción de las mutantes, que aumentan o disminuyen hasta que la mutación se fija o se elimina.

niana de la evolución entendida como descendencia con modificación. No había conexión ni continuidad de proceso entre el polimorfismo dentro de la población y la divergencia genética entre poblaciones.

En contraste con esa idea, Kimura y Ohta publicaron en 1971 un artículo donde señalaban que, en la dinámica de la variación neutra, el polimorfismo y la evolución molecular no son fenómenos distintos; en lugar de ello, planteaban que el polimorfismo es simplemente una fase transitoria de la evolución molecular. En la visión neutralista queda claramente establecida la continuidad espaciotemporal del proceso de la evolución molecular, que se inicia con el cambio individual, continúa con el polimorfismo poblacional y finaliza con la divergencia entre especies. El neutralismo explica esta continuidad dinámica de una forma intuitiva como ninguna otra propuesta previa.

Pero la teoría neutralista no solo hace más clara la conexión entre variación entre individuos y variación entre especies. También permite diferenciar las dos principales aportaciones de Darwin y las considera fenómenos independientes: la evolución de la vida como proceso genealógico, de descendencia con modificación; y la selección natural como proceso que produce la asombrosa adaptación de los organismos a su medio. El panseleccionismo, en cambio, al considerar toda variante como selectiva, identificaba erróneamente evolución con selección, pero ninguna de las dos implica la otra.

Esta separación entre genealogía y selección natural inspiró al matemático británico John Kingman a desarrollar la teoría de la coalescencia, una aproximación genealógica para el estudio de la dinámica de la variación genética. La teoría parte del nivel de variación genética observado en una muestra de individuos actuales para inferir los sucesos evolutivos pretéritos. Se ha convertido en una herramienta esencial para analizar e interpretar evolutivamente los patrones de variación nucleotídica obtenidos a partir de la secuenciación de genomas, y puede considerarse una hija intelectual del pensamiento neutralista.

ROBUSTEZ AMPLIADA

La teoría neutralista es robusta porque logra explicar un conjunto amplio de datos. Sin embargo, la hipótesis inicial de Kimura es muy estricta. Si las mutaciones son neutras o muy deletéreas, el valor del coeficiente de selección (la intensidad relativa de la selección contra ellas), s , es 0 o menos infinito ($-\infty$), respectivamente. Esta rigidez limita su aplicación para todas aquellas mutaciones que no caen entre estas dos categorías. En 1973, Ohta propuso la teoría casi neutralista, una extensión de la teoría de Kimura todavía más robusta, en la que relajaba los supuestos de la formulación original al permitir que las mutaciones pudieran también ser ligeramente deletéreas.

El modelo casi neutralista llega a una sorprendente conclusión: la probabilidad de fijación de una mutación no depende

Dos modelos para explicar la evolución molecular



Las teorías seleccionistas, predominantes durante la primera mitad del siglo XX, atribuyen las diferencias genéticas entre poblaciones y especies únicamente a la selección natural. Esta se encarga de fijar las mutaciones beneficiosas y de eliminar las perjudiciales. Ambas constituyen la mayor proporción de todas las mutaciones que aparecen.

La teoría neutralista planteada por Kimura en 1968 confiere, en cambio, un gran peso a las mutaciones neutras. Estas cambiarán su frecuencia como consecuencia de la deriva genética, y terminarán por fijarse o perderse de forma aleatoria.

solo del efecto que esta tiene sobre la eficacia biológica del individuo portador, sino también del censo de la población. El producto de ambos parámetros (el censo de la población, N , y el coeficiente de selección, s) representa un índice de selección poblacional, Ns , que predice la relación de fuerzas entre la deriva y la selección. Ohta demostró que, excepto en poblaciones de censo muy grande en relación con el coeficiente de selección, las mutaciones ligeramente deletéreas se comportan como si fueran efectivamente neutras. Es decir, pueden llegar a fijarse en la población si el producto del censo efectivo de la población por el coeficiente de selección cae en el intervalo de valores en el que la deriva domina sobre la selección.

Considerando que muchas de las mutaciones suelen ser neutras o ligeramente deletéreas, la teoría casi neutralista aumenta espectacularmente el espectro de mutaciones que pueden interpretarse dentro del paradigma neutralista. La teoría casi neutralista también permitió explicar algunas observaciones que parecían desviarse de la hipótesis estrictamente neutra, como la correlación lineal entre la divergencia evolutiva y el tiempo absoluto en años (y no en generaciones, como predice el reloj molecular). La robustez que aportó la teoría casi neutralista amplió enormemente la capacidad explicativa y predictiva del neutralismo, muy por encima de cualquier otra hipótesis alternativa.

PREDICCIONES CONTRASTABLES

La simplicidad de la teoría neutralista permite hacer predicciones cuantitativas de los niveles de polimorfismo y divergencia genéticos que se esperan, los cuales pueden ser contrastados estadísticamente con datos de variación reales.

Una de las predicciones más generales y ampliamente aceptadas del neutralismo es que el grado de constreñimiento funcional (una medida del impacto de la selección negativa sobre las nuevas mutaciones) en una región del genoma determina su nivel de polimorfismo y divergencia. Este principio explica, por ejemplo, que las fijaciones no sinónimas de la secuencia de un gen que codifica una proteína sean menos frecuentes que las fijaciones sinónimas que no la afectan, pues un cambio de la secuencia de la proteína tiene una mayor probabilidad de ser deletéreo y, por tanto, una mayor posibilidad de ser eliminado por la selección natural que uno sinónimo. De hecho, la aplicación del principio neutralista «a mayor conservación de la secuencia, mayor constreñimiento funcional» es una de las estrategias más fructíferas en la búsqueda actual de regiones funcionales en el genoma. Si se comparan los genomas de dos especies, aquellas regiones más conservadas son candidatas a codificar funciones biológicas relevantes.

La capacidad de la teoría neutralista de hacer predicciones de los niveles de polimorfismo y divergencia a partir de valores definidos ($s = 0$, en el caso del neutralismo estricto) le ha permitido desempeñar el papel de hipótesis nula universal. Un rechazo estadístico de un modelo nulo neutro se puede considerar como prueba de procesos no neutros, entre ellos la selección natural. Una gran parte de la investigación presente en genética de poblaciones molecular se centra en elaborar pruebas de neutralidad a partir de la observación de las huellas características que deja la selección natural en el patrón de variación de las regiones o variantes seleccionadas para así descubrir qué partes del genoma están sometidas a selección.

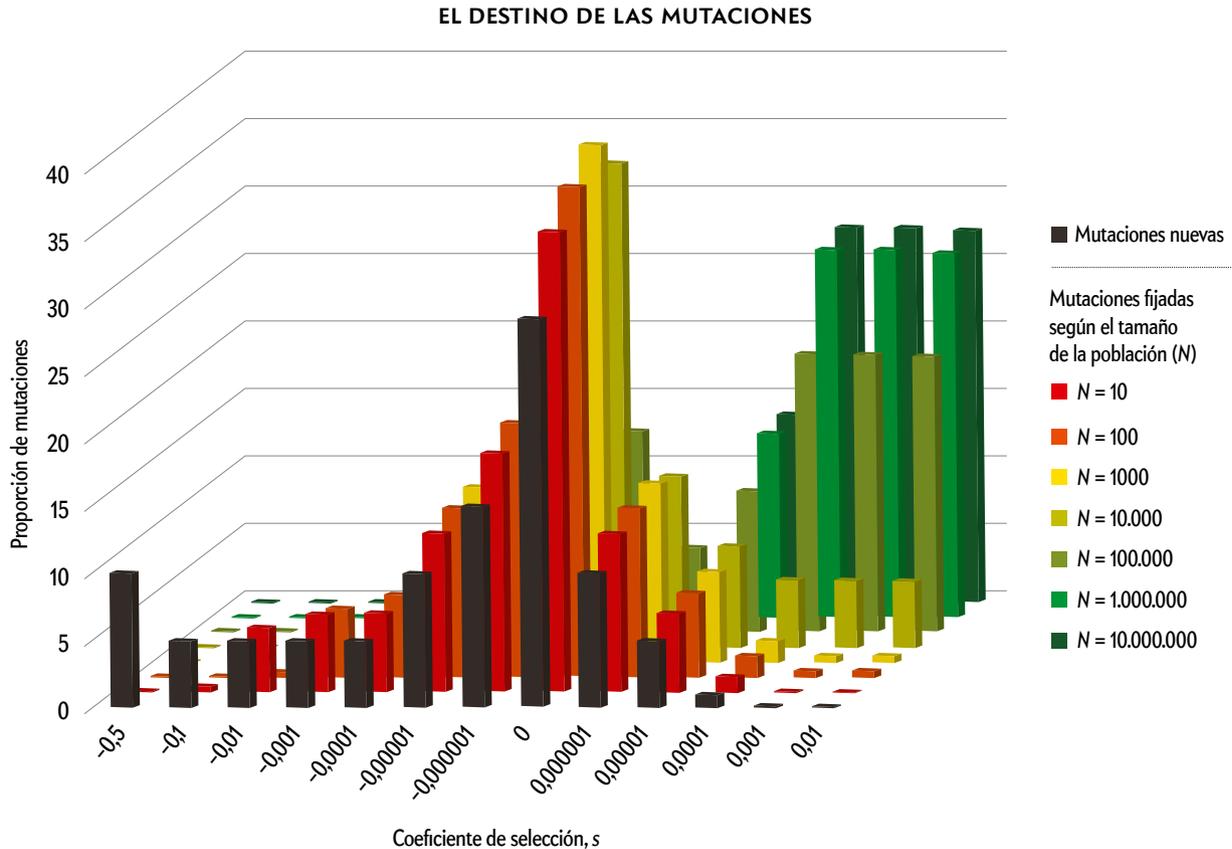
Más recientemente, la hipótesis neutralista ha ampliado su campo de aplicación más allá de la evolución molecular, abarcando, entre otros, el estudio de procesos de crecimiento y proliferación celular, como el cáncer, o de fenómenos socioculturales que surgen en la evolución humana.

EL PAPEL DEL AZAR

La moderna síntesis evolutiva de los años 40 y 50, también denominada neodarwinismo, reúne las aportaciones de los estudios genéticos experimentales, la teoría de la genética de poblaciones, estudios de poblaciones naturales, de sistemática, paleontológicos y ecológicos. Concluye que la evolución es el resultado de la interacción de dos fuerzas principales de distinta naturaleza: la mutación, que genera nueva variación genética y fenotípica, y la selección natural. En su famoso ensayo de 1970 *El azar y la necesidad*, el bioquímico y premio nóbel Jacques Monod empleaba los dos términos filosóficos del título para referirse a esos dos factores de la evolución. La mutación es un fenómeno intrínsecamente azaroso, en el sentido de que no es lamarckiano, no tiene por objeto la adaptación al medio. La síntesis moderna ve la mutación esencialmente como un factor de exploración aleatoria de las posibilidades combinatorias del mensaje genético. Al elemento exploratorio de la mutación le sigue el proceso de criba de la selección natural: se elige lo necesario para la existencia, aquellas variantes que contribuyen a la eficacia biológica de los organismos. El azar de las mutaciones y la necesidad de la selección constituyen la quintaesencia del neodarwinismo.

El peso de la selección y la deriva

Los genomas evolucionan bajo la acción de la selección natural y la deriva genética. Cada nueva mutación que aparece en la población tiene un coeficiente de selección que viene determinado por su efecto sobre la eficacia biológica del organismo portador. La teoría neutralista simplifica este espectro de mutaciones a dos categorías: las muy deletéreas y las neutras (las ventajosas son muy escasas). La teoría casi neutralista plantea una situación más realista al considerar que las mutaciones pueden ser también ligeramente deletéreas. En este caso, la probabilidad de que se fijen las mutaciones no solo dependerá de su eficacia biológica, sino también del tamaño de la población, como se representa abajo.



Supongamos que las mutaciones que surgen en la población (*marrón*) presentan coeficientes de selección (s) que varían entre $-0,5$ (deletéreas) y $0,01$ (favorables), siendo las mutaciones neutras ($s = 0$) las más frecuentes. Cuando el tamaño de la población (N) es pequeño, la fuerza de la selección natural no llega a compensar la de la deriva genética (el azar), y las mutaciones desfavorables pueden fijarse, excepto si son muy deletéreas, en cuyo caso son siempre eliminadas. Las mutaciones favorables tienden a perderse antes de completar su fijación. Si la población es más grande, el efecto de la deriva genética disminuye y la selección natural resulta más eficiente: la proporción de mutaciones ventajosas que se fijan aumenta, mientras que la de las deletéreas y neutras disminuye.

En la teoría neutralista, el azar adquiere una mayor relevancia, pues introduce una segunda fuerza aleatoria, además de la mutación. La deriva genética, que conlleva la fijación aleatoria de variantes genéticas neutras o casi neutras en poblaciones finitas, contribuye muy esencialmente a la evolución molecular. No todo es la supervivencia del más apto, como pretende la versión panselccionista del neodarwinismo, pues tiene cabida también la supervivencia del más afortunado. Como muestra la teoría casi neutralista, el azar gana con frecuencia la partida a la selección, ya que puede fijar en la población variantes neutras e incluso desfavorables. Esta variación latente que es neutra o subóptima puede desempeñar un papel clave en una futura adaptación ante circunstancias cambiantes, como se abordará a continuación.

FACILITADORA DE LA ADAPTACIÓN

La última característica distintiva que queremos destacar de la teoría neutralista es que otorga a la variación neutra la facultad de facilitar la adaptación. Después de décadas de controversia entre las hipótesis neutralista y seleccionista, consideradas antagónicas y en competencia, distintos autores han replanteado por completo la relación entre ambas teorías y proponen una interacción simbiótica entre ellas. Según esta nueva visión, las variantes neutras pueden ser fundamentales para facilitar la selección adaptativa y el origen de la complejidad genómica.

En poblaciones teóricamente infinitas, sin deriva genética, la selección natural resultaría tan eficiente que actuaría de forma tiránica, pues eliminaría cualquier variante que no fuese ópti-

ma; no permitiría que los genomas abandonaran su adaptación máxima para investigar nuevos picos y paisajes adaptativos. En contraste, en poblaciones pequeñas donde la selección es ineficiente y permite que el genoma acumule mutaciones neutras o levemente perjudiciales a causa de la deriva genética, estas pueden convertirse más adelante en una fuente de innovaciones adaptativas. Michael Lynch, de la Universidad de Iowa, ha propuesto la atractiva hipótesis de que la complejidad del genoma eucariota se iniciaría mediante procesos no adaptativos debidos a la deriva genética en poblaciones pequeñas, que, a su vez, proporcionaría un nuevo sustrato para construir de manera secundaria nuevas formas más complejas del organismo a través de la acción de la selección natural.

Aunque en un determinado entorno las variantes neutras resulten equivalentes en cuanto a su eficacia biológica, pueden considerarse una fuente potencial de variación adaptativa latente, pues si las circunstancias ambientales varían pueden dejar de ser neutras, con lo que aumentan las posibilidades adaptativas de los organismos. Andreas Wagner, biólogo evolutivo de la Universidad de Zúrich, ha propuesto el concepto de red de genes neutros: esta comprendería el conjunto de posibles combinaciones alélicas adaptativamente equivalentes. Las redes génicas neutras permitirían explorar el espacio genotípico de un modo más exhaustivo del que lo haría la selección natural sin ellas, y de su arquitectura intrínseca se derivarían propiedades tales como la robustez y adaptabilidad de los organismos.

RETOS ACTUALES

Desde su formulación, en 1968, y a lo largo de la década de los ochenta, la teoría neutralista se estableció como paradigma de la evolución molecular. Pero el diluvio de datos de secuencias genéticas en los años noventa y la llegada de la secuenciación de genomas completos en este nuevo siglo han puesto de manifiesto algunas limitaciones de la teoría.

Los nuevos datos han permitido describir la variación nucleotídica a escala genómica y buscar en los patrones de variación pruebas de selección en el genoma de un número creciente de especies con una resolución sin precedentes. Tales estudios han mostrado en algunas especies de censo poblacional grande, como la mosca de la fruta (*Drosophila melanogaster*), que la selección natural de variantes genómicas es mucho más abundante de lo que postula la teoría neutralista. Esta selección recurrente impacta de un modo relevante sobre los niveles de variación de las regiones neutras adyacentes, sobre todo si la tasa de recombinación local es baja o nula. Ello altera los patrones de variación esperados según la teoría neutralista, la cual está construida sobre la idea de que la selección que actúa en un sitio nucleotídico no afecta a la variación neutra mayoritaria adyacente. Es necesario que la teoría neutralista abarque bloques de secuencias, y no sitios aislados, para dar cuenta de estas observaciones. De hecho, los genomas de algunas especies pueden visualizarse como mosaicos de piezas que evolucionan unas según un patrón neutro y otras bajo la selección recurrente.

Nuestra tesis es que la teoría neutralista es y seguirá siendo fundamental como marco de referencia para entender la evolución molecular, pero deberá ampliarse para incorporar modelos más complejos que incluyan la selección, la recombinación y los efectos de la interacción entre variantes.

Para concluir, tres cualidades definen hoy la teoría neutralista: es una de las más bellas y elegantes teorías de la ciencia; constituye un logro extraordinario del intelecto humano; y ofrece una

La teoría neutralista deberá ampliarse para incorporar modelos que incluyan la selección, la recombinación y la interacción entre variantes genéticas

perspectiva conceptual privilegiada para comprender el modo en que el azar (la mutación y la deriva genética) y la necesidad (la selección natural) dan cuenta de la evolución y la adaptación biológica.

En la frase final de su libro, Kimura reinterpreta, a la luz de su teoría neutralista, el texto final de *El origen de las especies* de Darwin. Sirva esta como colofón de este artículo de celebración de su teoría: «En la profundidad del material genético se ha producido y sigue produciéndose una enorme cantidad de cambios evolutivos... La mayoría de estos no se deben a la selección natural, sino a la fijación aleatoria de mutantes selectivamente neutros o casi neutros. Esto añade todavía más grandeza a nuestra visión de la evolución biológica».

Artículo publicado en Investigación y Ciencia, febrero de 2019

LOS AUTORES

Antonio Barbadilla es profesor del Departamento de Genética y Microbiología y del Instituto de Biotecnología y Biomedicina, de la Universidad Autónoma de Barcelona. Dirige el grupo Bioinformática de la Diversidad Genómica, centrado en el análisis e interpretación de la variación genética a escala genómica. **Sònia Casillas**, profesora del departamento e instituto arriba mencionados, investiga la variación genómica humana. Busca pruebas de la adaptación genética mediante la integración de capas de variación multiómica. **Alfredo Ruiz** es catedrático de genética del departamento arriba mencionado. Dirige el grupo Genómica, Bioinformática y Biología Evolutiva y su investigación se centra en las causas y consecuencias de las reordenaciones cromosómicas.

PARA SABER MÁS

Evolutionary rate at the molecular level. Motoo Kimura en *Nature*, vol. 217, págs. 624–626, febrero de 1968.

The neutral theory of molecular evolution. Motoo Kimura. Oxford University Press, 1983.

Molecular population genetics. Sònia Casillas y Antonio Barbadilla en *Genetics*, vol. 205, págs. 1003–1035, marzo de 2017.

Celebrating 50 years of the neutral theory of molecular evolution. Número especial recopilatorio. *Molecular Biology and Evolution*, julio de 2018.

EN NUESTRO ARCHIVO

Teoría neutralista de la evolución molecular. Motoo Kimura en *JyC*, enero de 1980.

La evolución del darwinismo. G. Ledyard Stebbins y Francisco J. Ayala en *JyC*, septiembre de 1985.

Base molecular de la evolución. Allan C. Wilson en *JyC*, diciembre de 1985.

Repensar a Darwin. Telmo Pievani, en este mismo número.

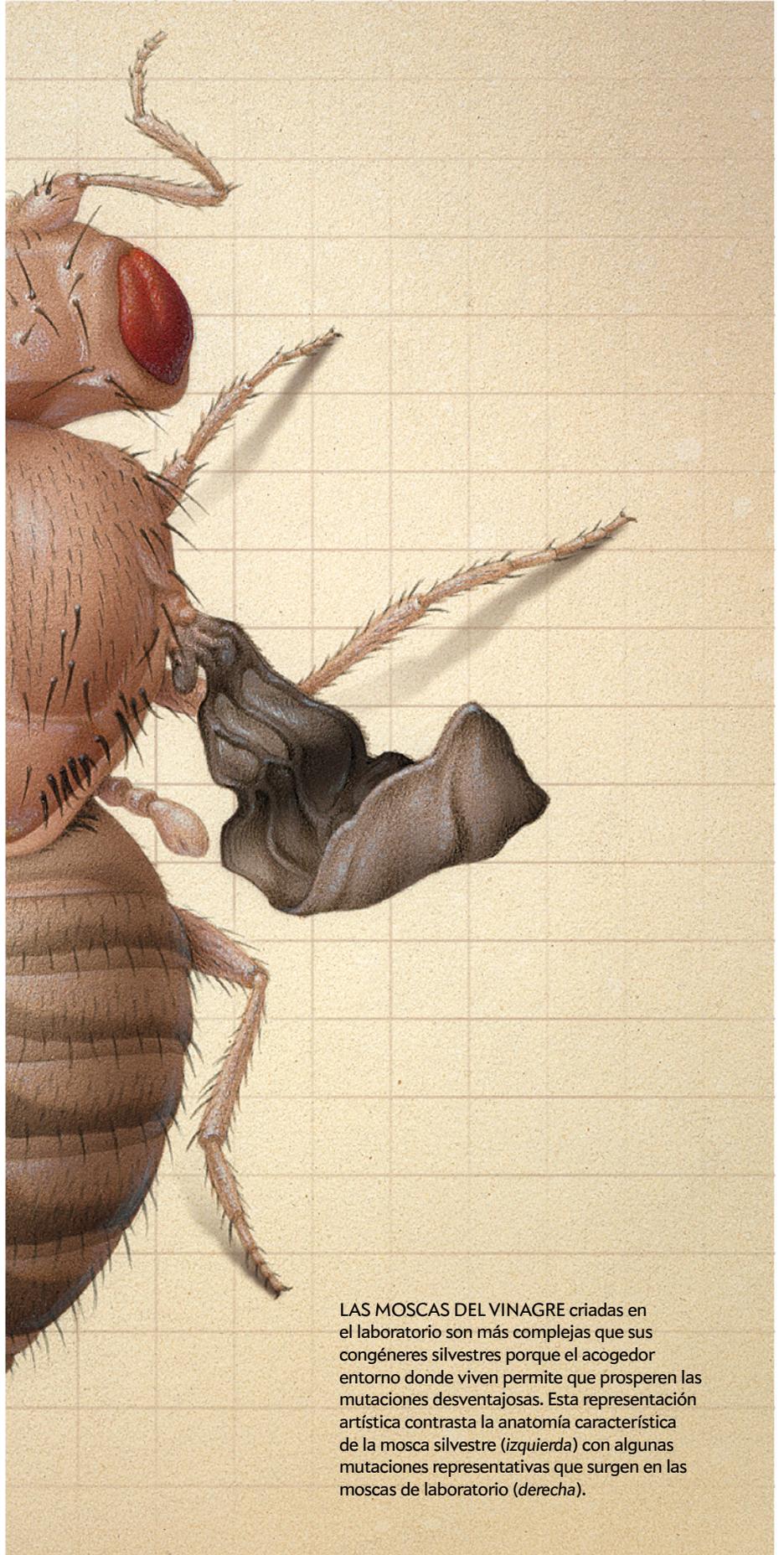
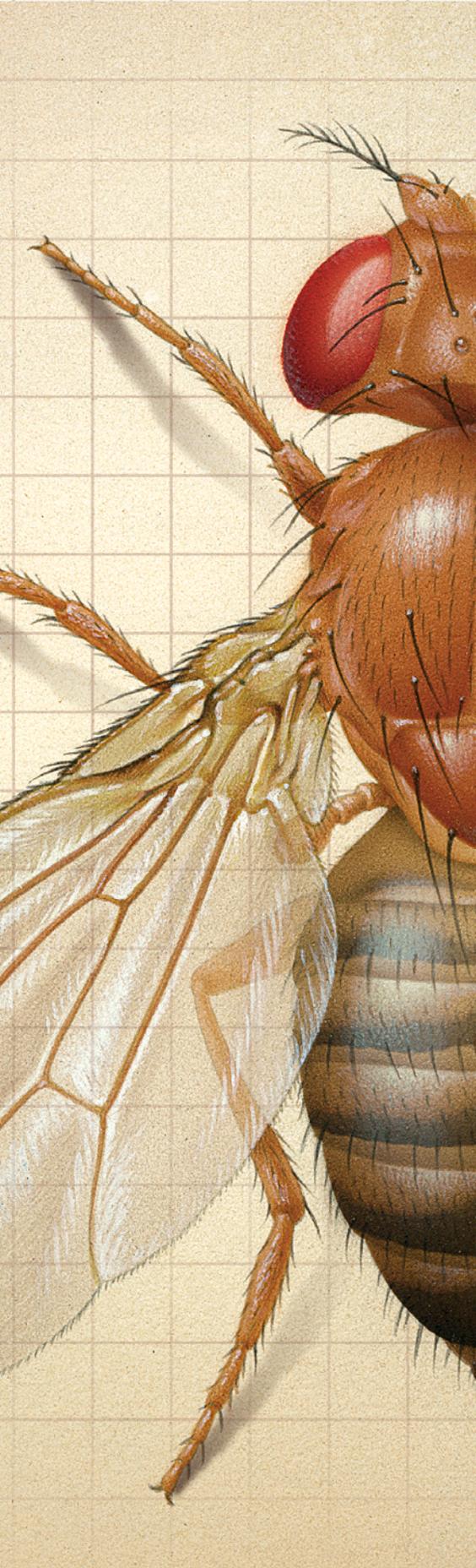
PROCESOS EVOLUTIVOS

ORÍGENES DE LA COMPLEJIDAD BIOLÓGICA

¿De qué modo pueden los seres vivos
crear estructuras refinadas
sin selección darwinista?

Carl Zimmer

CHERIE SINNEN



LAS MOSCAS DEL VINAGRE criadas en el laboratorio son más complejas que sus congéneres silvestres porque el acogedor entorno donde viven permite que prosperen las mutaciones desventajosas. Esta representación artística contrasta la anatomía característica de la mosca silvestre (*izquierda*) con algunas mutaciones representativas que surgen en las moscas de laboratorio (*derecha*).

CHARLES DARWIN NO HABÍA CUMPLIDO LA TREINTENA CUANDO CONCIBIÓ LA IDEA BÁSICA de la teoría de la evolución, pero no presentó sus argumentos al mundo hasta recién entrado en los cincuenta. Dedicó dos décadas de su vida a recopilar con meticulosidad pruebas para su teoría y a proponer respuestas para todos los argumentos en contra que pudo imaginar. Y la principal objeción que previó fue que el proceso evolutivo gradual que había imaginado no podría generar ciertas estructuras complejas.

Piénsese en el ojo humano. Las numerosas partes que lo componen (retina, cristalino, músculos, humor vítreo, etcétera) tienen que interactuar para hacer posible la visión. Si una de ellas sufre daños (por ejemplo, la retina se desprende) puede sobrevenir la ceguera. Y es que el ojo solo ve si el tamaño y la forma de sus componentes encajan a la perfección. Si Darwin estaba en lo cierto, el ojo complejo tuvo que evolucionar a partir de antecesores sencillos. En *El origen de las especies*, él mismo admitió que esa idea le parecía absurda en todo punto.

Pero, a pesar de todo, Darwin supo ver un camino para la evolución de la complejidad. En cada generación, los rasgos de los individuos experimentaban cambios. Algunos de ellos habrían mejorado las posibilidades de supervivencia y permitido engendrar más descendencia. Con el paso de las generaciones, las variaciones ventajosas se harían más frecuentes, en una palabra, serían «seleccionadas». A medida que surgieron y se difundieron las nuevas variaciones, fueron retocando gradualmente la anatomía y se formaron estructuras complejas.

Darwin sostenía que el ojo humano podría haber evolucionado a partir de un sencillo agregado de células captadoras de luz similar al que poseen algunos animales simples, como los gusanos planos. La selección natural habría convertido esta zona en una cavidad capaz de percibir la dirección de la luz. Entonces, algún elemento añadido mejoró la visión brindada por la cavidad, lo que facilitó la adaptación del animal a su entorno e hizo perpetuar en las generaciones futuras ese precursor intermedio del ojo. De este modo, paso a paso, la selección natural llevó tal transformación hacia una mayor complejidad,

puesto que cada forma intermedia debió conferir una ventaja respecto a las anteriores.

Las reflexiones de Darwin sobre el origen de la complejidad han recibido el apoyo de la biología moderna. Los biólogos de hoy examinan el ojo y otros órganos hasta la escala molecular, lo que les ha permitido descubrir proteínas sumamente complejas que se ensamblan en estructuras de asombrosa semejanza con portales, cintas transportadoras y motores. Estos intrincados sistemas de proteínas habrían procedido de otros más sencillos; a lo largo del camino, la selección natural habría favorecido otros sistemas intermedios.

Pero en fecha reciente, algunos científicos y filósofos han sugerido que la complejidad podría surgir por otros cauces. Hay quien afirma que la vida tiene la tendencia intrínseca a ganar complejidad con el tiempo. Otros mantienen que esta puede emerger como un efecto secundario de las mutaciones al azar, sin que la selección natural intervenga en absoluto. La complejidad, afirman, no es el mero fruto de millones de años de refinamiento logrado a través de la selección natural, el proceso que Richard Dawkins bautizó con fortuna como «el relojero ciego». Hasta cierto punto, simplemente ocurre.

LA SUMA DE VARIAS PARTES

Biólogos y filósofos llevan décadas meditando sobre la evolución de la complejidad, pero en opinión de Daniel W. McShea, paleobiólogo de la Universidad Duke, han andado renqueando con definiciones vagas. «No solo no saben cómo cifrarla. Tampoco saben lo que quieren decir con esa palabra», asegura.

EN SÍNTESIS

El conocimiento tradicional sostiene que las estructuras complejas evolucionan a partir de otras más sencillas, paso a paso, a través de un proceso evolutivo gradual en el que la selección darwinista favorece las formas intermedias.

Pero en tiempo reciente algunos expertos han propuesto que la complejidad puede surgir por otros medios (tal vez como un efecto secundario), sin que la selección natural la promueva.

Algunos estudios indican que las mutaciones aleatorias que de forma individual no afectan a un ser vivo pueden propiciar la aparición de complejidad, en un proceso denominado evolución constructiva neutra.

Algunos insectos poseían patas deformes, otros habían adquirido complejos patrones de colores en las alas. Los segmentos de las antenas habían adoptado formas diversas. Liberadas de la selección natural, las moscas se recrearon en la complejidad

McShea ha estado analizando la cuestión durante años, en estrecha colaboración con Robert N. Brandon, de su misma universidad. Ambos sugieren que nos fijemos no solo en el enorme número de partes que componen los seres vivos, sino también en los tipos de partes. El cuerpo humano está formado por 10 billones de células. Si todas resultaran iguales, seríamos una masa informe de protoplasma. En cambio, poseemos células musculares, glóbulos rojos, células cutáneas y un largo etcétera. Un solo órgano puede albergar muy diversos tipos de ellas. Sin ir más lejos, la retina contiene unos 60 tipos de neuronas, cada uno con una tarea distinta. Con ese razonamiento, podemos afirmar que el ser humano es más complejo que una esponja, la cual apenas contiene unos seis tipos celulares.

Una ventaja de esta definición es que permite medir la complejidad de morfologías muy diversas. El esqueleto está compuesto por distintos tipos de huesos, cada uno con su forma peculiar. Incluso la columna vertebral presenta diferentes elementos óseos, desde las vértebras del cuello que sostienen el cráneo hasta las que cierran la caja torácica.

En su libro de 2010, *Biology's first law* («La primera ley de la biología»), McShea y Brandon explican a grandes rasgos un modo en que pudo surgir la complejidad acorde con esa definición. Cada vez que un ser vivo se reproduce, alguno de sus genes puede mutar. Y en ocasiones estas mutaciones generan nuevos tipos de partes. Una vez adquiridas por el organismo, estas unidades tienen la oportunidad de volverse diferentes. Si un gen se duplica por accidente, la copia puede sufrir otras mutaciones distintas de las del gen original. De este modo, si se empieza con un conjunto de partes idénticas, estas tenderán a diversificarse cada vez más. En otras palabras, la complejidad del organismo aumentará.

La adquisición progresiva de complejidad podría ayudar al organismo a sobrevivir más tiempo o a engendrar más descendencia. Si es así, se verá favorecida por la selección natural y se extenderá por la población. Un ejemplo lo hallamos en los receptores olfativos situados en las terminaciones nerviosas de la nariz de los mamíferos, que captan las moléculas olorosas. Los genes de los receptores se han duplicado repetidamente a lo largo de millones de años y las nuevas copias han mutado, lo que ha permitido a los mamíferos percibir multitud de olores. Los animales dotados de un olfato agudo, como los ratones o los perros, poseen más de un millar de tales genes. Pero la complejidad a veces se convierte en un lastre. Las mutaciones pueden cambiar la forma de una vértebra cervical y dificultar el giro de la cabeza. La selección natural impedirá que tales mutaciones se difundan al resto de la especie. Es decir, los organismos nacidos con esos rasgos tenderán a morir antes de procrear y los rasgos deletéreos quedarán fuera de circulación. En casos así, la selección natural actúa contra la complejidad.

A diferencia de la teoría evolutiva ortodoxa, McShea y Brandon creen que la complejidad aumenta incluso en ausencia de selección natural. Según ellos, esta afirmación corresponde a una ley fundamental de la biología, la única tal vez. La han bautizado con el nombre de ley evolutiva de fuerza cero.

LA PRUEBA DE LA MOSCA DEL VINAGRE

Hace poco, McShea y Leonore Fleming, estudiante de la Universidad Duke, pusieron a prueba la ley evolutiva de fuerza cero en moscas *Drosophila*, un insecto que se cría desde hace más de un siglo para hacer experimentos. En el laboratorio, las moscas disfrutaban de una vida acomodada y reciben alimento a todas

horas en un entorno estable y cálido. Sus homólogas silvestres, en cambio, han de soportar hambre, frío y calor y vérselas con los depredadores. La selección natural es rigurosa con ellas y elimina las mutaciones que les impiden afrontar las numerosas adversidades. Pero en el acogedor ambiente del laboratorio la selección natural actúa con blandura.

La ley evolutiva de fuerza cero hace una predicción clara: durante el último siglo las moscas de laboratorio apenas se han visto obligadas a eliminar las mutaciones desfavorables y deberían ser más complejas que las silvestres.

Fleming y McShea han examinado la bibliografía relativa a 916 linajes de moscas de laboratorio y han obtenido numerosas medidas de la complejidad en cada población. Sus conclusiones, publicadas en la revista *Evolution & Development*, confirman que las moscas de laboratorio son más complejas que las silvestres. Algunos insectos poseían patas deformes, otros habían adquirido complejos patrones de colores en las alas. Los segmentos de las antenas habían adoptado formas diversas. Liberadas de la selección natural, las moscas se recrearon en la complejidad, tal y como predice la ley.

Pese a que algunos biólogos han apoyado esta ley, Douglas Erwin, prestigioso paleontólogo del Museo Smithsonian de Historia Natural, cree que adolece de graves defectos. «Una de sus premisas básicas resulta errónea», aduce. Según la ley, la complejidad puede aumentar en ausencia de selección. Pero tal situación solo podría darse si los seres vivos pudieran existir al margen de la selección. Erwin sostiene que, por muy mimadas que estén a manos de los científicos, las moscas siguen sometidas al influjo de ella. Para que un animal como una mosca se desarrolle correctamente, cientos de genes deben interactuar de forma complicada para convertir una célula en muchas otras, las cuales darán lugar a tejidos, órganos y así sucesivamente. Las mutaciones pueden trastocar esa interacción e impedir que la mosca alcance la edad adulta.

¿Cuán perfecta es la forma de los animales?

Un modelo de simulación predice la evolución de estructuras complejas según distintas hipótesis de selección natural

ISAAC SALAZAR CIUDAD Y MIQUEL MARÍN-RIERA

Ante la pregunta de por qué los animales tienen la forma que tienen, a menudo se recurre a explicaciones basadas en una perspectiva adaptacionista, que considera que la mayoría de los rasgos son adaptaciones óptimas alcanzadas por selección natural; o incluso, fuera de la biología y la ciencia, se defiende que existe un diseño preestablecido, según el cual cada detalle del cuerpo está hecho para cumplir algún tipo de función con una eficiencia que a veces se supone inmejorable.

En la teoría evolutiva, se acepta de forma generalizada que los organismos evolucionan a lo largo del tiempo debido a que la selección natural actúa sobre la variación heredable que aparece en cada generación. Ello no implica que todos los aspectos de la morfología o, en general, del fenotipo de un organismo sean adaptativos (es decir, debidos a la selección natural). Se sabe que numerosos rasgos del fenotipo se deben a otros procesos, entre ellos los efectos colaterales neutros del desarrollo embrionario de caracteres que sí son adaptativos (como es el caso del apéndice en el intestino grueso humano, un vestigio del ciego que ayuda a la digestión de la celulosa en numerosos herbívoros).

Sin embargo, resulta difícil determinar qué proporción de los caracteres de los organismos se originan por una selección natural detallista (que actuaría en todos los detalles de un rasgo), por una selección más grosera (que solo tendría en cuenta algunos detalles) y cuáles no se explican por selección directa, sino holística (en la que el valor adaptativo depende de una medida global e integradora de todos los rasgos). En otras palabras, ¿cuán perfectos son los organismos a causa de la selección natural?

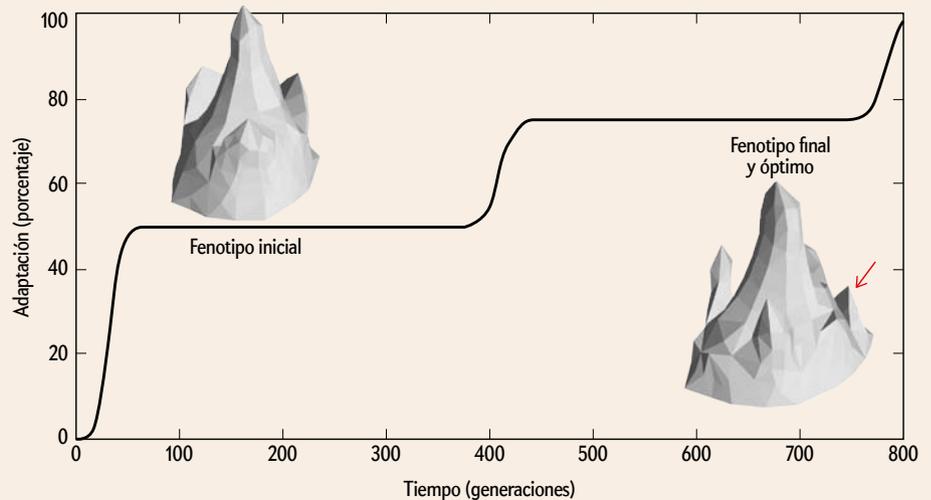
Desde hace algún tiempo hemos intentado responder a esta pregunta de forma cuantitativa mediante nuevos modelos informáticos de

evolución basados en los recientes avances en biología del desarrollo y evolución.

Del genotipo al fenotipo

Para abordar la cuestión planteada arriba, antes es necesario responder a otras dos preguntas: ¿qué rango de variaciones fenotípicas pueden aparecer por mutación en cada generación?, y ¿qué aspectos del fenotipo se seleccionan en la naturaleza? Proponemos que ambas preguntas guardan una relación estrecha.

La selección natural no actúa directamente sobre la genética de los organismos, sino sobre el fenotipo, ya sea a nivel morfológico, fisiológico, comportamental u otros. Debido a que diferentes variantes genéticas conllevan variaciones en el fenotipo,



PROGRESIÓN TEMPORAL DE UNA SIMULACIÓN de la evolución de la forma de los dientes de mamíferos. En este ejemplo se considera que la selección natural actúa de forma holística, esto es, sobre el conjunto de los rasgos morfológicos del diente. El eje vertical indica el porcentaje promedio de adaptación de la población respecto a un óptimo funcional; el horizontal, el tiempo transcurrido. La selección holística tiende a aumentar el grado de rugosidad del diente, lo que da lugar a la aparición de nuevas cúspides. Si se compara el fenotipo inicial (*izquierda*) con el final (*derecha*), se aprecia la aparición de una pequeña cúspide en la parte derecha del diente (*flecha*). Este aumento de la rugosidad facilita el procesamiento y la posterior digestión de los alimentos y, por consiguiente, confiere una ventaja adaptativa al individuo. La selección holística introducida en el modelo es la que mejor explica la formación de los órganos complejos.

Un organismo puede existir sin selección externa, sin un entorno que determine quién gana y quién pierde en la carrera evolutiva. Pero aun así estará sometido a la selección interna, que tiene lugar en el seno de los seres vivos. En opinión de Erwin, el nuevo estudio de McShea y Fleming no aporta ninguna prueba convincente de la ley evolutiva de fuerza cero porque los autores solo contemplan las variantes que llegaron a la edad

adulto. No tienen en cuenta los mutantes que murieron antes de alcanzar la madurez a causa de trastornos del desarrollo, pese a haber sido criados por científicos.

Otra objeción esgrimida por Erwin y otros críticos es que la versión de la complejidad de McShea y Brandon no concuerda con la definición aceptada por la mayoría. Al fin y al cabo, el ojo no solo se limita a tener múltiples partes. Estas también

los genes son seleccionados de forma indirecta y se transmiten de generación en generación (solo el genotipo se hereda). Sin embargo, la relación entre el genotipo y el fenotipo es compleja. Sabemos que determinados genes tienen que ver con ciertas variantes fenotípicas, pero, en general, los conocimientos actuales no permiten predecir cómo variará el fenotipo cuando cambien estos genes. Entender la relación entre el genotipo y el fenotipo, es decir, establecer el mapa genotipo-fenotipo, es uno de los retos más importantes de la biología actual, con implicaciones en diversos conceptos y disciplinas científicas, entre ellos la evolución, la fisiología, la medicina y la neurociencia. En el caso de la morfología, este mapa se explica por los mecanismos de desarrollo embrionario.

La morfología se genera durante el desarrollo embrionario mediante interacciones entre distintos genes, entre genes y células, y entre células. Estas redes de interacción resultan complejas, pero en algunos casos se conocen suficientemente como para poder predecir cómo se produce la forma y cómo cambia esta cuando los genes varían. Tales predicciones se realizan con modelos biomatemáticos que implementan las interacciones en el contexto espacial y temporalmente dinámico del embrión en desarrollo.

En un estudio publicado en 2010 en la revista *Nature*, uno de los autores (Salazar) y Jukka Jernvall, de la Universidad de Helsinki, concibieron uno de estos modelos, el cual permitió simular la formación de los dientes en los mamíferos. Al integrar los conocimientos de los últimos treinta años sobre el desarrollo de los dientes, el modelo predijo cómo cambiaba su forma en 3D durante el crecimiento y cuál era la morfología final alcanzada. No solo describió la formación de un diente normal, sino también su variación en poblaciones naturales.

Un modelo de evolución

Basándonos en el modelo de formación de los dientes descrito arriba (modelo de desarrollo) como un ejemplo paradigmático de lo que se entiende por mapa genotipo-fenotipo, los autores de esta nota hemos concebido un nuevo modelo para simular la evolución de órganos complejos. En él aplicamos la selección natural a la variación generada por el modelo de desarrollo en cada individuo de una población (una vez por generación). Publicamos los resultados en la revista *Nature* en mayo de 2013.

El modelo incluye individuos con un genotipo que puede mutar; un proceso de desarrollo embrionario, por el que el genotipo da lugar a una morfología; y la selección natural, que actúa sobre esta morfología. La selección determina qué individuos contribuyen con descendencia a la siguiente generación.

Además, el modelo contempla tres hipótesis de selección natural. La primera, la selección detallista o precisa, implica que todos los caracteres contribuyen por igual a la adaptación.

Por caracteres entendemos todos aquellos aspectos de una morfología que se pueden medir; en el caso de nuestro modelo, la posición de cada célula en una determinada estructura del organismo. Ello significa que en el fenotipo óptimo cada célula debe ocupar una posición concreta respecto a las otras partes. Cualquier desviación de esta posición conllevaría un descenso proporcional del valor adaptativo o eficacia biológica (*fitness*) del individuo; por tanto, solo existiría una forma óptima. La segunda hipótesis plantea la existencia de una selección grosera, en la que solo algunos caracteres de referencia (entre dos y trece) contribuirían a la eficacia biológica. La tercera hipótesis propone que la selección natural es holística, es decir, que actúa sobre características globales del fenotipo sin tener en cuenta sus partes por separado ni la posición de ninguna célula en particular. En el ejemplo de los dientes, diferentes morfologías podrían originar el mismo grado de rugosidad y, por tanto, tendrían el mismo valor adaptativo.

Nuestro estudio demuestra que, dado un modelo realista del mapa genotipo-fenotipo como el nuestro, solo algunas de estas hipótesis son posibles. El mapa resulta demasiado complejo para que la selección natural pueda producir evolución si se fija en todos los caracteres (hipótesis detallista), o incluso en numerosos caracteres (más de ocho, en la hipótesis de la selección grosera). Ello se debe a que, en el modelo considerado, muchos individuos solo dan lugar a descendencia con fenotipos menos adaptativos que el suyo. Como consecuencia, la evolución suele estancarse.

En cambio, en las simulaciones donde aplicamos la selección holística, todos los linajes llegan al valor adaptativo óptimo. En este caso, el efecto de la complejidad del mapa genotipo-fenotipo observado se ve atenuado, ya que muchas variantes morfológicamente distintas tendrán el mismo grado de rugosidad y, por consiguiente, el mismo valor adaptativo. De este modo, los linajes pueden seguir múltiples trayectorias adaptativamente neutras o ligeramente adaptativas que les conducirán, tarde o temprano, al óptimo adaptativo sin caer en un callejón sin salida.

Así pues, nuestros resultados indican que los órganos complejos pueden evolucionar de forma eficaz mediante selección natural, pero solo en el caso de que esta actúe de forma holística o sobre pocos aspectos de la morfología de un órgano a la vez. De este modo, la función adaptativa del órgano no dependerá de la contribución de los distintos caracteres por separado, de forma perfeccionista, sino de una medida compleja e integradora de todos ellos.

Isaac Salazar Ciudad es investigador del Instituto de Biotecnología de la Universidad de Helsinki y del departamento de genética y microbiología de la Universidad Autónoma de Barcelona. *Miquel Marín-Riera* es estudiante de doctorado de este departamento.

desempeñan una tarea conjunta y cada una de ellas cumple un cometido concreto. Pero McShea y Brandon alegan que el tipo de complejidad que están examinando podría conducir a complejidades de otra naturaleza. La que observan en la población de *Drosophila*, según ellos, es el fundamento de aspectos realmente interesantes de los que la selección se podría apropiarse para construir estructuras avanzadas que favorecen la supervivencia.

COMPLEJIDAD MOLECULAR

Como paleobiólogo, McShea está acostumbrado a pensar sobre el tipo de complejidad que observa en los fósiles, como los huesos ensamblados de un esqueleto. Pero en los últimos años algunos biólogos moleculares han comenzado a pensar por su cuenta en términos muy similares a los suyos acerca de cómo surge la complejidad.



EL OJO HUMANO adquirió complejidad de una manera clásica, en un largo proceso gradual durante el cual la selección natural favoreció formas intermedias. Sin embargo, los estudios con moscas del vinagre y otros organismos indican que la complejidad también puede surgir por otros cauces.

En los años noventa del siglo xx, un grupo de biólogos canadienses comenzó a reflexionar en torno al hecho de que las mutaciones a menudo no ejercen efecto alguno sobre el organismo en cuestión. En la jerga de la biología evolutiva se denominan mutaciones neutras. Los científicos, entre ellos Michael Gray, de la Universidad Dalhousie en Halifax, propusieron que las mutaciones podían generar estructuras complejas sin necesidad de pasar por una serie de formas intermedias. Bautizaron este proceso como evolución constructiva neutra.

A Gray le han alentado algunos estudios novedosos que ofrecen pruebas convincentes sobre la evolución constructiva neutra, entre ellos los de Joe Thornton, de la Universidad de Oregón. Su equipo parece haber hallado un ejemplo en los hongos. Las células de estos tienen que trajar átomos de un lado a otro para permanecer vivas. Una de las formas para hacerlo consiste en bombas moleculares llamadas complejos ATPasa vacuolares. Un anillo giratorio de proteínas traslada átomos de un lado a otro de la membrana del hongo. Este anillo constituye sin lugar a dudas una estructura compleja. Está formado por seis

moléculas proteicas: cuatro corresponden a Vma3, una a Vma11 y otra a Vma16. Los tres tipos de proteínas son imprescindibles para que el anillo gire.

Con el fin de saber cómo evolucionó esta estructura compleja, Thornton y sus colaboradores compararon estas moléculas con versiones afines de otros seres vivos, como los animales. (Los hongos y los animales comparten un ancestro común que vivió hace unos mil millones de años.)

Los complejos ATPasa vacuolares de los animales también poseen anillos giratorios formados por seis proteínas. Pero estos muestran una diferencia crucial: en lugar de tres tipos de proteínas contienen solo dos. Cada anillo está compuesto por cinco copias de Vma13 y una de Vma16; carecen de Vma11. De acuerdo con la definición de complejidad de McShea y Brandon, los hongos son más complejos que los animales, al menos en lo que concierne a los complejos ATPasa.

Los genes que codifican las proteínas del anillo han sido objeto de estudios meticulosos. La Vma11, exclusiva de los hongos, ha resultado ser una pariente cercana de la Vma3, presente

tanto en los animales como en los hongos. Por tanto, los genes de ambas proteínas han de compartir un antepasado común. Thornton y sus colaboradores llegaron a la conclusión de que en los inicios de la evolución de los hongos, un gen ancestral de las proteínas anulares se duplicó por accidente y las dos copias evolucionaron hasta convertirse en Vma3 y Vma11.

Mediante la comparación de los genes de la Vma3 y la Vma11, el equipo de Thornton reconstruyó el gen ancestral del que proceden. A continuación crearon la proteína a partir de esa secuencia de ADN; reprodujeron así una molécula de 800 millones de años de antigüedad a la que denominaron Anc.3-11, abreviatura de ancestro de Vma3 y Vma11. Se preguntaron cómo funcionaría el anillo con esta proteína antigua. Para averiguarlo, introdujeron el gen de la Anc.3-11 en el ADN de una levadura e inactivaron los genes derivados correspondientes a Vma3 y Vma11. En condiciones normales, la inactivación de tales genes causaría la muerte de la levadura porque esta sería incapaz de construir los anillos. Pero Thornton y sus colaboradores comprobaron que sobrevivía gracias a la Anc.3-11; al combinar esta con la Vma16 lograba construir anillos completamente funcionales.

Experimentos como este han permitido formular una hipótesis para explicar el incremento de complejidad del anillo de los hongos. En un principio estaba constituido por dos proteínas, las mismas de los animales. Estas resultaban versátiles y podían unirse entre sí o con sus compañeras, tanto por el lado derecho como el izquierdo. Después, el gen de la Anc.3-11 se duplicó hasta convertirse en los de Vma3 y Vma11. Las nuevas proteínas siguieron desempeñando la función de sus antecesoras: formar los anillos de las bombas. Pero a lo largo de millones de generaciones, los hongos sufrieron mutaciones. Algunas les arrebataron su versatilidad: la Vma11 perdió la capacidad para unirse a la Vma3 por su lado izquierdo, y la Vma3 no pudo volver a unirse a la Vma16 por ese mismo lado. Estas mutaciones no afectaron a la levadura, ya que las proteínas pudieron seguir uniéndose para formar el anillo. Es decir, eran mutaciones neutras. Pero desde ese momento el anillo se volvió más complejo, porque solo podía montarse correctamente si las tres proteínas concurrían y se organizaban de un modo determinado.

El equipo de Thornton ha descubierto precisamente el tipo de episodio evolutivo que la ley de fuerza cero predice. Con el paso del tiempo, la vida produjo más partes, más proteínas anulares. Y esos componentes adicionales comenzaron a diferenciarse los unos de los otros. Los hongos acabaron poseyendo una estructura más compleja que la de sus ancestros. Pero el proceso no sucedió según la idea pensada por Darwin, en la que la selección natural habría favorecido una serie de formas intermedias. En lugar de ello, el anillo de los hongos degeneró hasta adquirir complejidad.

REPARACIÓN DE ERRORES

Gray ha hallado otro ejemplo de evolución constructiva neutra en la forma en que muchas especies editan sus genes. Cuando las células necesitan fabricar una proteína transcriben el ADN del gen en ARN (la monohebra complementaria del ADN) y, mediante unas enzimas especiales, sustituyen ciertos elementos constructivos del ARN (nucleótidos) por otros. La edición del ARN es esencial para muchas especies, incluida la nuestra (las moléculas de ARN que no son editadas dan lugar a proteínas inoperantes). Pero en todo ello hay algo extraño: ¿por qué desde un principio no disponemos de los genes con la secuencia correcta y obviamos la edición del ARN?

Gray propone una hipótesis para explicar la evolución de la edición del ARN: una enzima muta de tal modo que puede unirse al ARN y cambiar algunos nucleótidos. La enzima no daña la célula, pero tampoco sirve de gran cosa, al menos de momento. Como resulta inocua, perdura. En algún momento posterior, un gen sufre una mutación perjudicial. Por suerte, la célula dispone de la enzima que se une al ARN y repara la mutación durante la edición. Así protege a la célula de los daños originados por la mutación, pero permite que esta se transmita a la siguiente generación y se difunda a toda la población. La evolución de esta enzima editora del ARN y de la mutación que repara no ha sido impulsada por la selección natural, sostiene Gray. Ese nivel superior de complejidad surgió por sí solo, de modo «neutral». Por tanto, una vez extendido no hay forma de deshacerse de él.

David Speijer, bioquímico de la Universidad de Ámsterdam, cree que Gray y sus colaboradores han prestado un buen servicio a la biología con su idea de la evolución constructiva neutra, sobre todo porque ponen en tela de juicio la noción de que toda complejidad debe ser adaptativa. Pero Speijer teme que en ciertos casos estén llevando su argumento demasiado lejos. Por un lado, opina que las bombas de los hongos constituyen un buen ejemplo de evolución constructiva neutra. Pero en otras situaciones, como en la edición del ARN, cree que no deberían descartar la posible implicación de la selección natural, por más que la complejidad parezca inútil.

Gray, McShea y Brandon reconocen el gran protagonismo de la selección natural en la aparición de la complejidad que nos rodea, desde la bioquímica que modela una pluma hasta las fábricas fotosintéticas que albergan las hojas de los árboles. Pero esperan que sus investigaciones inciten a otros biólogos a pensar más allá de la selección natural y a vislumbrar la posibilidad de que las mutaciones aleatorias pueden impulsar la evolución de la complejidad por sí solas. En palabras de Gray: «No descartamos la adaptación como parte de todo ello. Solo creemos que no lo explica todo».

Artículo redactado en colaboración con Quanta Magazine y publicado en Investigación y Ciencia, febrero de 2014

EL AUTOR

Carl Zimmer es columnista del *New York Times* y autor de numerosos libros, entre ellos *Evolution: Making sense of life*, escrito en colaboración con Douglas J. Emlen.

PARA SABER MÁS

Biology's first law: The tendency for diversity and complexity to increase in evolutionary systems. Daniel W. McShea y Robert N. Brandon. University of Chicago Press, 2010.

How a neutral evolutionary ratchet can build cellular complexity. Julius Lukeš et al. en *IUBMB Life*, vol. 63, n.º 7, págs. 528-537, julio de 2011.

Este artículo y otras informaciones sobre *Quanta Magazine* están disponibles en www.simonsfoundation.org/quanta/20130716-the-surprising-origins-of-lives-complexity/

EN NUESTRO ARCHIVO

La evolución del ojo. Trevor D. Lamb en *IyC*, septiembre de 2011.

Peces cavernícolas. A. Romero en *IyC*, septiembre de 2011.

LA EVOLUCIÓN DEL OJO

Los científicos tienen ahora una visión clara de cómo se formaron nuestros ojos, de una complejidad notable

Trevor D. Lamb

EL OJO HUMANO ES UN ÓRGANO EXTRAORDINARIAMENTE COMPLEJO. FUNCIONA COMO una cámara que capta y enfoca la luz para convertirla en una señal eléctrica que el cerebro traduce en imágenes. Pero, en lugar de una película fotográfica, posee una retina especializada que detecta la luz y procesa la señal mediante varias docenas de tipos de neuronas. El ojo es tan intrincado que desde hace mucho tiempo ha sido utilizado como argumento por los creacionistas y defensores del diseño inteligente, que lo consideran un ejemplo

fundamental de lo que denominan complejidad irreductible: un sistema que no puede funcionar en ausencia de alguno de sus componentes y que, por tanto, no pudo haber evolucionado a partir de una forma más primitiva. De hecho, el mismo Charles Darwin reconoció en *El origen de las especies* (la obra de 1859 donde planteaba su teoría de la evolución mediante selección natural) que la idea de que el ojo se hubiera formado por selección natural pudiera parecer absurda. No obstante, creía con firmeza que el ojo había evolucionado de ese modo, a pesar de que en aquella época se carecía de pruebas de la existencia de formas intermedias.

Desde entonces, no se habían obtenido muchas más pruebas al respecto. Mientras que la evolución del esqueleto se ha podido documentar sin dificultad en el registro fósil, las estructuras constituidas por tejidos blandos rara vez se fosilizan. Y, aun en el caso de que lo hagan, los fósiles no suelen conservar el detalle suficiente para establecer la manera en que evolucionaron esos tejidos. A pesar de ello, los biólogos han realizado hace poco avances importantes en la determinación del origen del ojo: al estudiar la formación del órgano en los embriones y comparar la estructura y los genes de diversas especies, han reconstruido el momento en que surgieron sus características clave. Los resultados indican que el ojo humano (el tipo habitual en los vertebrados) tomó forma en menos de 100 millones de años. Evolucionó desde un sencillo detector de luz para los ritmos circadianos (diarios) y estacionales, hace unos 600 millones de años, hasta un órgano muy refinado desde un punto de vista óptico y neurológico, hace 500 millones de años. Más de 150 años después de que Charles Darwin publicara su revolucionaria teoría, estos hallazgos han dado al traste con la complejidad irreductible y respaldan las ideas del naturalista. También revelan que el ojo, lejos de ser un órgano de diseño

perfecto, exhibe varios defectos notables, que representarían las cicatrices de la evolución. La selección natural no produce perfección, contrariamente a lo que algunos pudieran pensar. Se apaña con el material del que dispone, a veces con resultados extraños.

Para comprender el origen de nuestros ojos, hay que tener en cuenta varios acontecimientos muy antiguos, que nos remontan a la aparición de la vida en la Tierra, hace cuatro mil millones de años. Los animales pluricelulares sencillos, surgidos hace unos mil millones de años, divergieron en dos grupos. Uno de ellos poseía un plan corporal de simetría radial (con un lado superior y otro inferior, pero sin parte anterior ni posterior); el otro (que dio origen a la mayoría de los animales) era de simetría bilateral, con un lado que era la imagen especular del otro y con un extremo cefálico. Hace unos 600 millones de años, los organismos bilaterales divergieron, a su vez, en dos grupos importantes: uno dio origen a la inmensa mayoría de los animales actuales carentes de espina dorsal, o invertebrados, y otro a nuestro linaje de vertebrados. Poco después de que esos dos linajes se separaran, proliferó una sorprendente diversidad de planes corporales, la denominada explosión del Cámbrico, que dejó su marca indeleble en el registro fósil de hace entre 540 y 490 millones de años. Aquel estallido de evolución estableció los cimientos para la aparición de nuestros ojos complejos.

TIPO COMPUESTO O TIPO CÁMARA

El registro fósil revela que durante la explosión del Cámbrico aparecieron dos estilos de ojo básicamente distintos. El primero correspondía al ojo compuesto que hoy presentan los artrópodos adultos, un grupo de invertebrados entre los que se cuentan los insectos, arañas y crustáceos. Este tipo de ojo se halla constituido por una serie de unidades idénticas formadoras de imágenes;



cada una de ellas representa una lente que transmite luz a unos cuantos elementos fotosensibles, los fotorreceptores. Los ojos compuestos resultan muy efectivos en los animales pequeños, ya que ofrecen una visión de amplio ángulo y una resolución espacial moderada en distancias cortas. En el Cámbrico, esa capacidad visual tal vez confirió a los trilobites y a otros artrópodos primitivos una superioridad competitiva sobre sus contemporáneos, visualmente menoscabados. Sin embargo, los ojos compuestos ofrecen escasas ventajas a los animales de gran tamaño, porque necesitarían unos ojos enormes para una visión de elevada resolución. De ahí que, a medida que el tamaño corporal aumentaba, la selección natural favoreciera otra variedad de ojo: el de tipo cámara.

En los ojos de tipo cámara, todos los fotorreceptores comparten una única lente que enfoca la luz; se disponen como una lámina (la retina) que tapiza la superficie interior de la pared del ojo. Calamares y pulpos poseen ojos de tipo cámara semejantes a los nuestros, aunque sus fotorreceptores son del tipo de los insectos. Los vertebrados presentan otra clase de fotorreceptores que, en los gnatóstomos (vertebrados con mandíbulas, entre los que nos incluimos), adquieren dos formas: conos para la visión diurna y bastones para la visión nocturna.

Hace algunos años, Edward N. Pugh, Jr., entonces en la Universidad de Pensilvania, y Shaun P. Collin, en la Universidad de Queensland, y yo constituimos un equipo para intentar averiguar el modo en que evolucionaron los diferentes tipos de fotorreceptores. Nuestros hallazgos no solo desvelaron esa incógnita; además, nos permitieron dibujar un panorama convincente del origen del ojo en los vertebrados.

RAÍCES PROFUNDAS

Nuestro equipo y otros habíamos observado que muchas de las características distintivas del ojo de los vertebrados son las mismas en todos los representantes vivos de un grupo de vertebrados: los animales mandibulados. Esa coincidencia sugiere que los gnatóstomos heredaron los rasgos de un antepasado común y que nuestros ojos ya se habían formado hace alrededor de 420 millones de años, cuando los primeros representantes de ese grupo (que probablemente se parecían a los peces cartilaginosos actuales, como los tiburones) merodeaban por los mares. Por lo tanto, razonamos que nuestros ojos de tipo cámara y sus fotorreceptores debían tener raíces todavía más profundas. Dirigimos entonces nuestra atención a los vertebrados sin mandíbulas, más primitivos, con los que compartimos un ancestro común desde hace unos 500 millones de años.

Queríamos examinar en detalle la anatomía de esos organismos, por lo que decidimos centrarnos en uno de los pocos animales modernos de ese grupo: la lamprea, un pez anguiliforme cuya boca, en forma de embudo, se halla adaptada para succionar, no para morder. Este pez posee un ojo de tipo cámara completo, con una lente, un iris y músculos oculares. La retina de la lamprea presenta incluso una estructura en

tres capas como la nuestra, y sus células fotorreceptoras se asemejan a nuestros conos, aunque en ella no se han formado los bastones, más sensibles. Además, los genes que rigen varios aspectos de la detección de luz, del procesamiento neural y del desarrollo ocular coinciden con los que dirigen estos procesos en los vertebrados con mandíbulas.

Estas asombrosas semejanzas con el ojo de los vertebrados mandibulados resultan demasiado numerosas para haber surgido de forma independiente. Sin duda, un antepasado común a los vertebrados con y sin mandíbulas debió presentar un ojo esencialmente idéntico al nuestro, hace unos 500 millones de años. Llegados a este punto, nos preguntamos si podríamos reconstruir más atrás en el tiempo el origen del ojo y de sus fotorreceptores. Lamentablemente, no existen representantes vivos de los linajes que se escindieron del nuestro en los 50 millones de años anteriores, el siguiente período de tiempo que hubiese resultado lógico estudiar. Pero encontramos pistas en el ojo de un animal enigmático, la mixina.

Al igual que las lampreas, con las que guardan un parentesco estrecho, las mixinas son peces anguiliformes y carentes de mandíbulas. Suelen vivir en el fondo oceánico, donde se alimentan de crustáceos y cadáveres de animales marinos. Cuando se sienten amenazadas, exudan una babaza viscosa que les ha valido el apodo de «anguilas pegajosas». Aunque las mixinas son animales vertebrados, sus ojos no presentan las características propias del grupo. Carecen de córnea, iris, lente y de los músculos de sostén habituales. Su retina consta solo de dos capas de células, y no de tres. Además, cada ojo se halla hundido bajo una zona de piel traslúcida. Las observaciones sobre el comportamiento de las mixinas indican que se trata de animales casi ciegos que localizan la carroña con su agudo sentido del olfato.

Las mixinas comparten un antepasado común con las lampreas, el cual, según parece, poseía un ojo de tipo cámara como el de las lampreas. Por tanto, el ojo de la mixina debió degenerar a partir de esa forma más avanzada. Que todavía se mantenga en ese estado disminuido resulta revelador. Se sabe que en los peces cavernícolas ciegos, el ojo puede experimentar una reducción generalizada y llegar a perderse por completo en poco tiempo, unos 10.000 años [véase «La evolución de la vida en las cuevas», por Aldemaro Romero; INVESTIGACIÓN Y CIENCIA, septiembre de 2011]. Pero el ojo de la mixina tiene una antigüedad de cientos de millones de años. Tal persistencia sugiere que, aunque el animal no pueda usar los ojos en la penumbra de las profundidades oceánicas, el órgano ejerce un importante papel en su supervivencia. El descubrimiento tiene además otras implicaciones. El órgano pudo haber adquirido su forma rudimentaria debido a un fallo en el desarrollo, de modo que su estructura actual representaría un estadio evolutivo primitivo. Así, el ojo de la mixina aportaría luz sobre el modo en que operaba el protoojo antes de evolucionar hacia un órgano visual.

Otros datos acerca de la función del ojo de la mixina se obtuvieron al observar más detenidamente su retina. En la retina

EN SÍNTESIS

La enorme complejidad de los ojos de los vertebrados hizo sostener a los creacionistas la idea de que estos órganos no pudieron haberse formado mediante selección natural.

Los tejidos blandos rara vez se fosilizan. Pero, mediante la comparación de estructuras oculares y del desarrollo embrionario del ojo en especies de vertebrados, se han rea-

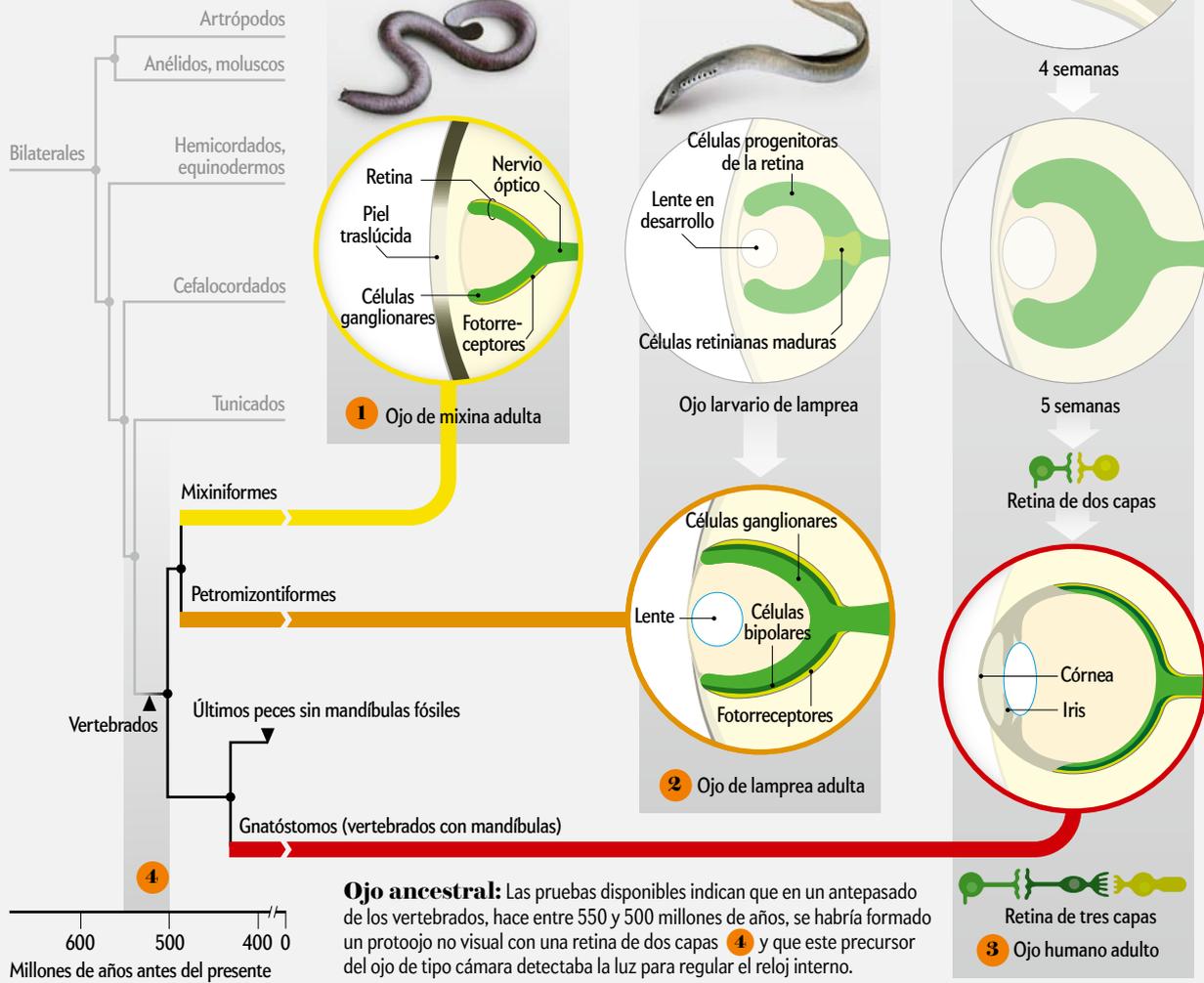
lizado importantes descubrimientos sobre el origen del ojo.

Los hallazgos sugieren que nuestro ojo de tipo cámara posee unas raíces muy profundas y que, antes de adqui-

rir los elementos necesarios para operar como un órgano visual, detectaba la luz para modular los ritmos circadianos de nuestros antepasados más antiguos.

Ecos de evolución

La estructura del ojo y el desarrollo embrionario en mixinas y lampreas (vertebrados anguiliformes primitivos) proporciona indicios sobre el origen de nuestros ojos, de tipo cámara, y su funcionamiento en los primeros estadios. Las mixinas poseen ojos rudimentarios sin capacidad de visión. Pero probablemente les sirven para detectar la luz y modular así los ritmos circadianos ❶. En las primeras etapas del desarrollo, el ojo de la lamprea se parece al de la mixina, de estructura simple, antes de metamorfosearse en un ojo complejo de tipo cámara ❷. También el ojo humano recuerda al de la mixina durante el desarrollo: atraviesa una fase en la que la retina presenta solo dos capas, antes de formarse una tercera capa de células ❸. Se sabe que hay aspectos del desarrollo embrionario de un individuo que reflejan los acontecimientos que tuvieron lugar durante la evolución de su linaje.



de los vertebrados, de tres capas, las células de la capa intermedia, denominadas células bipolares, procesan la información procedente de los fotorreceptores y comunican los resultados a las neuronas de salida, cuyas señales viajan hasta el cerebro para su interpretación. Sin embargo, la retina de dos capas de la mixina carece de células bipolares y los fotorreceptores se hallan directamente conectados con las neuronas de salida. En este sentido, las conexiones de la retina de este animal se asemejan a las de la glándula pineal de los vertebrados, órgano que segrega hormonas en el cerebro y modula los ritmos circadianos. En los vertebrados no mamíferos, alberga fotorreceptores conectados

directamente con neuronas de salida, sin células intermedias; en los mamíferos, esas células han perdido la capacidad de detectar luz.

Sobre la base de este paralelismo con la glándula pineal, mi grupo propuso en 2007 que el ojo de la mixina no interviene en la visión, sino que transfiere señales a la parte del cerebro del animal que regula los ritmos circadianos y ciertas actividades estacionales, como la alimentación y la reproducción. Quizás entonces, el ojo ancestral de los protovertebrados que vivieron hace entre 550 y 500 millones de años sirviera primero como un órgano no visual; solo más tarde adquirirían la capacidad

Un ojo fósil de más de 500 millones de años

Un nuevo descubrimiento demuestra que algunos de los primeros artrópodos ya habían adquirido una visión tan desarrollada como la de ciertos insectos actuales

DIEGO GARCÍA-BELLIDO CAPDEVILA

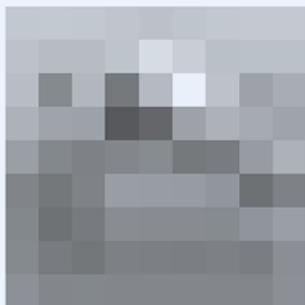
Los ojos compuestos más complejos y antiguos del registro fósil han sido descritos hace poco por un equipo internacional (con base en el Museo de Australia del Sur y con la participación del Consejo Superior de Investigaciones Científicas). Estos órganos fosilizados, de unos 515 millones de años de antigüedad (período Cámbrico), se han hallado en la localidad de Emu Bay Shale, en la costa norte de la isla Kangaroo, cerca de Adelaide (Australia). En la mayoría de los yacimientos, los fósiles suelen corresponder a las partes mineralizadas de los animales (conchas, exoesqueletos como los de trilobites, o huesos como los de los vertebrados). Pero en los *Lagerstätten*, depósitos sedimentarios con una gran riqueza de fósiles

(la más famosa es Burgess Shale, en Canadá, la preservación de los restos de seres vivos resulta excepcional. En estos lugares se han conservado incluso las partes blandas de los cuerpos (tubo digestivo, músculos, vasos sanguíneos... y ojos).

Tal es el caso de Emu Bay Shale, un depósito que se formó pocos millones de años después de la «explosión» de biodiversidad del Cámbrico. Ese fenómeno corresponde a la radiación evolutiva de la que surgieron, hace 540 a 520 millones de años, casi todos los grupos de animales (artrópodos, moluscos, equinodermos y cordados). Hasta ahora, los únicos ojos fósiles bien conocidos de ese período eran los ojos «compuestos» de los tri-

lobites (nuestros ojos tienen una única lente, pero millones de células sensoriales en su interior). Los trilobites corresponden a un tipo extinto de artrópodos (parientes lejanos de cangrejos, escorpiones e insectos). Fueron los animales más diversos de los océanos durante el Paleozoico (hace entre 540 y 250 millones de años).

Sin embargo, los ojos compuestos recién descubiertos son mucho más complejos que ningún otro órgano visual conocido del Cámbrico, y mucho más elaborados que los de los trilobites con los que convivían. Esa mayor complejidad tiene tres vertientes. En primer lugar, mientras los ojos de trilobites de esa edad constaban de menos de 100 lentes



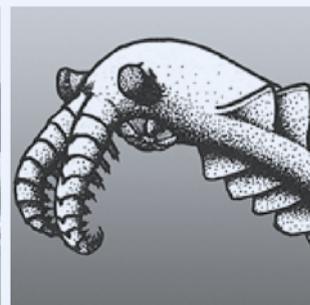
Neocobboldia (trilobites, fósil)
84 lentes



Limulus (cangrejo cacerola, actual)
1000 lentes



Ojo de Emu Bay Shale (fósil)
~3000 lentes



Anax (libélula, actual)
28.000 lentes

Imagen comparativa de la visión de *Anomalocaris*, el mayor depredador del Cámbrico (de más de 1 metro de longitud), percibida por los ojos de varios artrópodos.

de procesamiento neural y los componentes ópticos y motores necesarios para la visión espacial.

Los estudios del desarrollo embrionario del ojo de los vertebrados respaldan esta hipótesis. Durante el estadio larvario, la lamprea vive en el lecho de un río y, como la mixina, es ciega. En esa fase, su ojo se parece al de la mixina: presenta una estructura simple y se halla incrustado bajo la piel. Cuando la larva experimenta la metamorfosis, el ojo rudimentario crece considerablemente y desarrolla una retina de tres capas; se forman también una lente, la córnea y los músculos de sostén. Después, el órgano asciende a la superficie, como el ojo de tipo cámara de un vertebrado. Puesto que muchos aspectos del desarrollo de un individuo reflejan acontecimientos que tuvieron lugar durante la evolución de sus antepasados, podemos, con prudencia, utilizar el desarrollo ocular de la lamprea para reconstruir la evolución del ojo.

El desarrollo embrionario de los ojos de los mamíferos ofrece también pistas reveladoras acerca del origen evolutivo de este órgano. El equipo de Benjamin E. Reese, de la Universidad de

California en Santa Bárbara, ha descubierto que las conexiones de la retina en los embriones de mamíferos se establecen de un modo semejante al de las mixinas, con los fotorreceptores conectados directamente a las neuronas de salida. Después, a lo largo de un período de varias semanas, las células bipolares maduran y se insertan entre los fotorreceptores y las neuronas. Esta secuencia corresponde al patrón de desarrollo que cabría esperar si la retina de los vertebrados hubiera evolucionado a partir de un órgano circadiano de dos capas que más tarde hubiera adquirido la capacidad de procesamiento y elementos para la formación de imágenes. Resultaría, por tanto, verosímil que este estadio de desarrollo temprano representara una reminiscencia de un período de la evolución anterior a la introducción de las células bipolares en la retina, así como de la lente, la córnea y los músculos de sostén.

APARICIÓN DE LOS RECEPTORES

Mientras estudiábamos el desarrollo de las tres capas de la retina, se nos ocurrió otra cuestión relacionada con la evolución del

(equivalentes a los píxeles en una foto), el fósil australiano contaba con más de 3000, lo que le confería una mayor agudeza visual. (Cabe apuntar que los trilobites aún tardarían otros 40 millones de años en alcanzar un número similar de lentes.) En segundo lugar, las lentes exhibían un diámetro mucho mayor (150 micrómetros), frente a las pequeñas lentes descritas en estos trilobites (entre 20 y 30 micrómetros). Por último, y quizá sea este su aspecto más destacable, los ojos fósiles recién descubiertos presentaban un gradiente en el tamaño de sus lentes, con una zona central de lentes más grandes, o «fóvea» (de mayor sensibilidad lumínica) y una disminución gradual del tamaño hacia la periferia. La fóvea se ha identificado también en algunos artrópodos actuales, especialmente en aquellos que, por sus hábitos depredadores, necesitan una buena visión (moscas cazadoras, libélulas, etcétera). Desconocemos, sin embargo, si los ojos fósiles se hallaban dotados para distinguir colores, ya que solo se ha preservado la córnea (capa externa del ojo), y no las zonas internas de los omatidios (cada una de las unidades del ojo compuesto), donde se albergaban las células sensoriales y los diversos pigmentos que permitirían la visión de los colores.

El patrón hexagonal de la superficie del fósil indica que se trataba de un ojo compuesto de artrópodo, en el que destaca la perfecta conservación del detalle tridimensional original. El gran tamaño de los ojos nos permite deducir que no pertenecieron a la mayoría de los artrópodos típicos de la localidad. El gran depredador del Cámbrico *Anomalocaris* y los trilobites más grandes (*Redlichia*) presentaban ojos de tamaño y forma



Ojo compuesto fósil de 515 millones de años de antigüedad, encontrado en Emu Bay Shale, Australia (izquierda), y ojo actual de la libélula *Anax imperator* (derecha).

muy distintos, así que también fueron descartados. Ignoramos, por tanto, cuál era el artrópodo que los poseía. Pero, por las características peculiares de los ojos (una gran agudeza visual y una zona de mayor sensibilidad lumínica), parece lógico pensar que correspondían a un artrópodo activo y cazador, capaz de ver en condiciones de escasa luminosidad, como en las aguas profundas o durante el amanecer y anochecer.

Se demuestra entonces que la visión alcanzó una complejidad extrema (similar a la actual) casi desde el origen de la vida animal, en el Cámbrico. Esta complejidad va de la mano de la función esencial que desempeña —y todavía desempeña— este sentido:

la capacidad de ver a un depredador o una presa marcaba la diferencia entre la vida y la muerte, o en términos evolutivos, entre la supervivencia y la extinción. La rápida evolución de los ojos «modernos» confirma la importancia de la visión en los primeros animales, así como la rapidez de la selección natural en fijar adaptaciones muy eficientes. Tanto es así, que algunos autores sugieren que la visión fue uno de los motores que impulsaron la radiación animal del Cámbrico.

Diego García-Bellido Capdevila
 Depto. de geología sedimentaria y cambio
 ambiental Instituto de Geociencias (CSIC)

ojo. En todo el reino animal, las células fotorreceptoras pertenecen a dos clases: rabdoméricas y ciliares. Hasta hace poco, se pensaba que los invertebrados utilizaban el tipo rabdomérico, mientras que los vertebrados empleaban el tipo ciliar. Pero en realidad la situación es más complicada. En la inmensa mayoría de los organismos, los receptores ciliares se encargan de captar la luz para fines no visuales, como la regulación de los ritmos circadianos. En cambio, los receptores rabdoméricos perciben la luz con la finalidad expresa de la visión. Los ojos compuestos de los artrópodos y los ojos de tipo cámara de los moluscos como el pulpo, que evolucionaron independientemente de los ojos de tipo cámara de los vertebrados, emplean fotorreceptores rabdoméricos. Sin embargo, los ojos de los vertebrados se sirven de fotorreceptores ciliares para la visión.

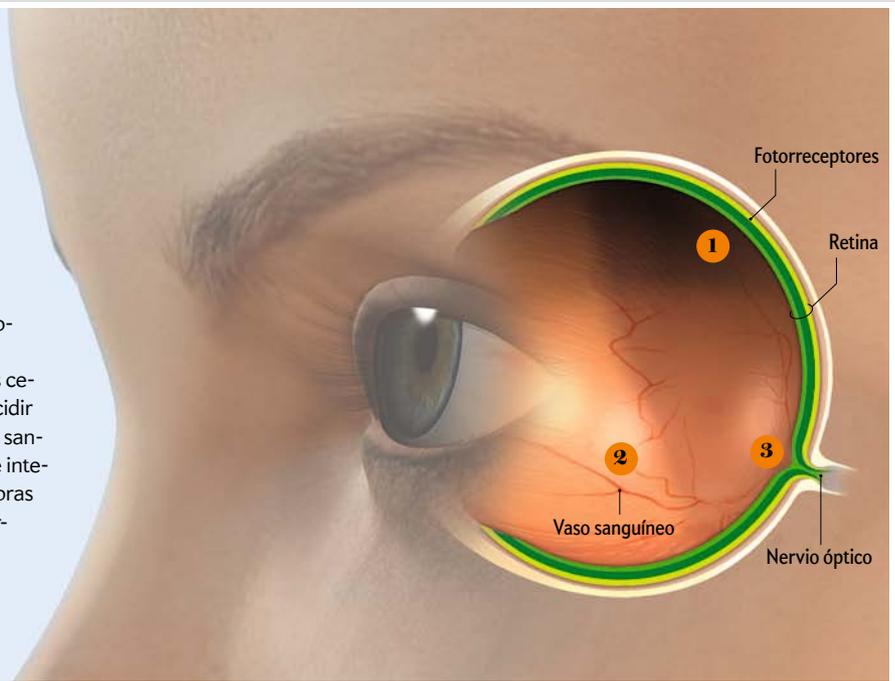
En 2003, Detlev Arendt, del Laboratorio Europeo de Biología Molecular de Heidelberg, demostró que nuestros ojos todavía conservan formas heredadas de los fotorreceptores rabdoméricos, que se han modificado mucho y han dado lugar a las neuronas de salida que envían información de la retina al cere-

bro. Dicho descubrimiento significa que nuestra retina alberga formas heredadas de ambas clases de fotorreceptores: la clase ciliar, que siempre ha estado constituida por fotorreceptores, y la clase rabdomérica, transformada en neuronas de salida. Forzar a una estructura existente para que adquiriera una nueva función representa la base de la evolución, por lo que el descubrimiento del distinto papel de los fotorreceptores ciliares y rabdoméricos en nuestros ojos y en los de los invertebrados refuerza la idea de que el ojo de los vertebrados se construyó por procesos naturales. Pero nos preguntábamos qué tipo de presiones ambientales habrían impelido a esas células a adoptar la nueva función.

Para intentar comprender por qué los fotorreceptores ciliares se convirtieron en eficaces sensores de luz en la retina de los vertebrados, mientras que la clase rabdomérica se transformó en neuronas de proyección, analicé las propiedades de sus pigmentos fotosensibles respectivos, o rodopsinas (que deben su nombre a la molécula proteica que contienen, la opsina). En 2004, el grupo de Yoshinori Shichida, de la Universidad de Kioto, había demostrado que en la evolución inicial de los pigmentos

Cicatrices de la evolución

El ojo de los vertebrados, lejos de ser el producto de un diseño inteligente, contiene numerosos defectos que atestiguan su origen evolutivo. Algunos de estos fallos degradan la calidad de la imagen, entre los que cabe mencionar: la disposición invertida de la retina, que obliga a la luz a atravesar los somas celulares y las fibras nerviosas antes de incidir sobre los fotorreceptores **1**; los vasos sanguíneos se extienden sobre la superficie interior de la retina, con lo que emiten sombras indeseables sobre ella **2**; las fibras nerviosas se reúnen y atraviesan la retina en un único lugar para formar el nervio óptico, con lo que se crea un punto ciego **3**.



visuales de los vertebrados había tenido lugar un cambio que confirió mayor estabilidad, y por tanto mayor actividad, a la forma fotosensible del pigmento. Propuse que dicho cambio bloqueaba, asimismo, la ruta de la reconversión de la rodopsina activada en su forma inactiva, que en la rodopsina rabdomérica emplea la absorción de un segundo fotón de luz; se necesitaba entonces una ruta bioquímica que restableciera en la molécula su disposición a señalar la luz. Según mi hipótesis, una vez estos dos elementos estuvieron en su lugar, los fotorreceptores ciliares habrían tenido una ventaja clara sobre los fotorreceptores rabdoméricos en ambientes como el océano profundo, con una escasa iluminación. Como resultado, algunos cordados primitivos (antepasados de los vertebrados) habrían podido colonizar nichos ecológicos inaccesibles a los animales que solo presentaban fotorreceptores rabdoméricos; no debido a que la opsina ciliar mejorada proporcionara una mejor visión —los otros componentes esenciales del ojo de tipo cámara todavía no se habían formado—, sino porque aumentaba la eficacia de la percepción de la luz que determina los ritmos circadianos y estacionales.

En esos cordados primitivos que medraban en ambientes oscuros y poseían fotorreceptores ciliares, los fotorreceptores rabdoméricos, menos sensibles, habrían resultado prácticamente inútiles. Por ello no habrían tenido ninguna dificultad en adoptar un nuevo papel: el de neuronas que transmiten señales al cerebro. (En este punto, ya no necesitaban opsina; la selección natural la habría eliminado de esas células.)

NACE UN OJO

Una vez nos formamos la idea de cómo se originaron los componentes de la retina de los vertebrados, queríamos conocer el modo en que se transformó el ojo, desde un órgano sensible a la luz, pero no visual, hasta otro formador de imágenes, hace unos 500 millones de años. De nuevo, los embriones en desarrollo nos proporcionaron pistas. En las primeras etapas del desarrollo, la estructura neural que da origen a los ojos produce una

protuberancia a cada lado para formar dos sacos, o vesículas. A continuación, cada una de las vesículas se pliega sobre sí misma para formar una retina en forma de C que tapiza el interior del ojo. Probablemente, la evolución del ojo se produjo de una manera muy similar. Postulamos que en un antepasado de los vertebrados, hace entre 550 y 500 millones de años, habría aparecido un protoojo (con una retina en forma de C, de dos capas, compuesta por fotorreceptores ciliares en el exterior y por neuronas de salida derivadas de fotorreceptores rabdoméricos en el interior) que habría servido para regular su reloj interno y quizá le habría ayudado a detectar sombras y orientar su cuerpo.

En el estadio siguiente de desarrollo embrionario, a medida que la retina se pliega sobre sí misma, se forma la lente. Se origina como un engrosamiento de la superficie externa del embrión, o ectodermo, que sobresale en el espacio curvo y abierto formado por la retina en forma de C. Esta prominencia acaba por separarse del resto del ectodermo para convertirse en un elemento independiente. Cabría pensar que a lo largo de la evolución se produjo una secuencia similar de cambios. No sabemos con exactitud el momento en que tuvo lugar esa modificación, pero en 1994, investigadores de la Universidad de Lund demostraron que los elementos ópticos del ojo habrían aparecido en el lapso de un millón de años. Si fue así, el ojo formador de imágenes se habría originado a partir del protoojo no visual en un instante geológico.

Con la aparición de la lente o cristalino, que permitió captar la luz y enfocar las imágenes, la capacidad del ojo para obtener información aumentó de manera espectacular. Ello debió crear presiones de selección que habrían favorecido una mejora en el procesamiento de las señales en la retina, más allá de lo que permitía la simple conexión de los fotorreceptores con las neuronas de salida. La evolución hizo frente a esa necesidad y modificó el proceso de maduración celular: algunas células en desarrollo, en lugar de formar fotorreceptores ciliares, se convirtieron en células bipolares retinianas que se insertaron entre la capa fotorreceptora y la capa de neuronas de salida. De ahí que

las células bipolares de la retina se parezcan tanto a los conos y bastones, aunque carezcan de rodopsina y no sean activadas por la luz, sino por sustancias liberadas por los fotorreceptores (neurotransmisores).

Aunque los ojos de tipo cámara proporcionan un amplio campo de visión (unos 180 grados), en la práctica nuestro cerebro solo puede procesar una parte de la información disponible en un momento dado, lo que se debe al número limitado de fibras nerviosas que conectan nuestros ojos con el cerebro. No hay duda de que los primeros ojos de tipo cámara se enfrentaron a una limitación más grave todavía, porque seguramente poseían aún menos fibras nerviosas. Sin duda se produjo una fuerte presión selectiva a favor de la aparición de músculos que confirieran movilidad al ojo. Tales músculos ya debieron existir hace 500 millones de años, porque su disposición en la lamprea, cuya estirpe se remonta a dicha época, es casi idéntica a la de los vertebrados con mandíbulas, entre ellos los humanos.

A pesar de las innovaciones que la evolución introdujo en el ojo de los vertebrados, hay varios rasgos que decididamente resultan toscos. Uno de ellos es la colocación invertida de la retina, lo que obliga a la luz a atravesar todo su grosor (a través de las fibras nerviosas y somas celulares interpuestos, que dispersan la luz y degradan la calidad de la imagen) antes de alcanzar los receptores fotosensibles. Además, los vasos sanguíneos que tapizan la superficie interna de la retina emiten sombras indeseables sobre la capa fotorreceptora. Por otro lado, la retina posee un punto ciego en el que se congregan las fibras nerviosas que recorren su superficie, lugar en el que atraviesan la retina y aparecen detrás de la misma en forma de nervio óptico.

Dichos defectos no constituyen rasgos inevitables de un ojo de tipo cámara; en los pulpos y calamares, la evolución produjo de manera independiente ojos sin esos fallos. Considerar el ojo de los vertebrados en un contexto evolutivo revela que sus imperfecciones aparentemente absurdas responden a una antigua secuencia de sucesos, cada uno de los cuales aportó una ventaja a nuestros antepasados vertebrados incluso antes de que pudieran ver. El diseño de nuestros ojos no es inteligente, pero cobra todo su sentido cuando se contempla bajo la brillante luz de la evolución. 

Artículo publicado en *Investigación y Ciencia*, septiembre de 2011

EL AUTOR

Trevor D. Lamb es profesor emérito de neurociencia en la Facultad de Investigación Médica John Curtin de la Universidad Nacional Australiana. Sus estudios se centran en los fotorreceptores de la retina de los vertebrados, bastones y conos.

PARA SABER MÁS

Evolution of the vertebrate eye: Opsins, photoreceptors, retina and eye cup. Trevor D. Lamb et al. en *Nature Reviews Neuroscience*, vol. 8, págs. 960-975, diciembre de 2007.

The evolution of eyes. Número especial de *Evolution: Education and Outreach*, vol. 1, n.º 4, págs. 351-516, octubre de 2008.

The evolution of phototransduction and eyes. Trevor D. Lamb, Detlev Arendt y Shaun P. Collin en *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, vol. 364, n.º 1531, págs. 2789-2967, 12 de octubre de 2009.

Modern optics in exceptionally preserved early Cambrian arthropod eyes from Australia. Michael Lee, Jim Jago, Diego García-Bellido, Greg Edgecombe, Jim Gehling y John Paterson en *Nature*, vol. 474, págs. 631-634, junio de 2011.

COLABORADORES DE ESTE NÚMERO

Asesoramiento y traducción:

Mercè Piqueras: *Repensar a Darwin*; Andrés Martínez: *Orígenes de la complejidad biológica, La senda hacia la reptación*; Joandomènec Ros: *La evolución del ojo, Orígenes de la complejidad animal*; Alejandra Delprat: *Desarrollo embrionario y evolución*; Pedro Pacheco González: *El auge de los animales*; Carlos Lorenzo: *El inesperado triunfo de los dinosaurios, Origen y evolución de las aves, El éxito evolutivo de los mamíferos*

INVESTIGACIÓN Y CIENCIA

DIRECTORA EDITORIAL

Laia Torres Casas

EDICIONES Anna Ferran Cabeza, Ernesto Lozano Tellechea, Yvonne Buchholz

DIRECTOR DE MÁRQUETIN Y VENTAS

Antoni Jiménez Arnay

DESARROLLO DIGITAL

Bruna Espar Gasset

PRODUCCIÓN M.ª Cruz Iglesias Capón, Albert Marín Garau

SECRETARÍA Eva Rodríguez Veiga

ADMINISTRACIÓN Victoria Andrés Laiglesia

SUSCRIPCIONES Concepción Orenes Delgado, Olga Blanco Romero

EDITA

Prensa Científica, S. A.

Muntaner, 339 pral. 1.ª

08021 Barcelona (España)

Teléfono 934 143 344

precisa@investigacionyciencia.es

www.investigacionyciencia.es

SCIENTIFIC AMERICAN

ACTING EDITOR IN CHIEF Curtis Brainard

PRESIDENT Dean Sanderson

EXECUTIVE VICE PRESIDENT Michael Floreck

DISTRIBUCIÓN

para España:

LOGISTA, S. A.

Pol. Ind. Polvoranca - Trigo, 39 - Edificio B

28914 Leganés (Madrid)

Tel. 916 657 158

para los restantes países:

Prensa Científica, S. A.

Muntaner, 339 pral. 1.ª

08021 Barcelona

PUBLICIDAD

Prensa Científica, S. A.

Teléfono 934 143 344

publicidad@investigacionyciencia.es

Copyright © 2019 Scientific American Inc.,
1 New York Plaza, New York, NY 10004-1562.

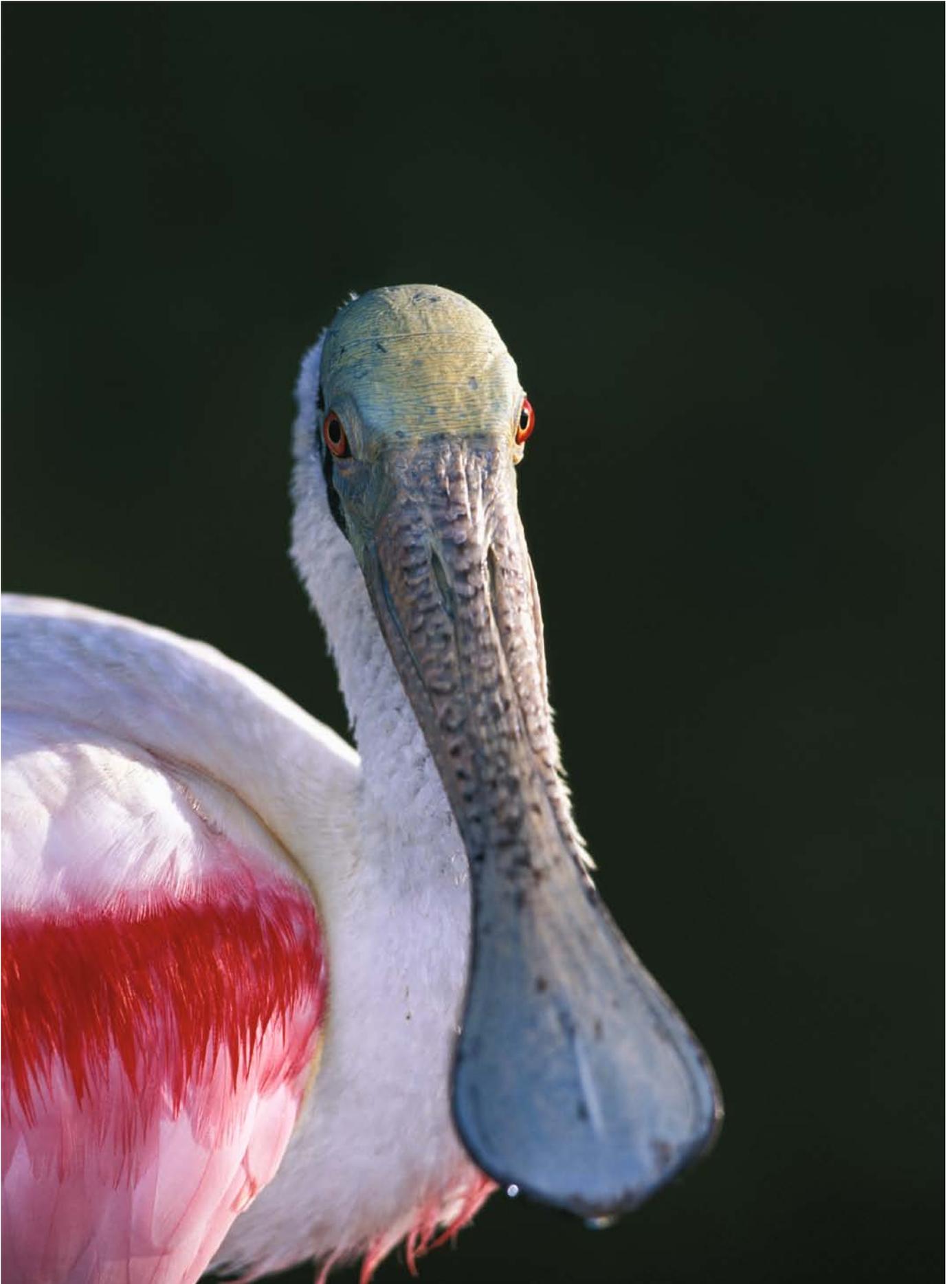
Copyright © 2019 Prensa Científica S.A.
Muntaner, 339 pral. 1.ª 08021 Barcelona (España)

Reservados todos los derechos. Prohibida la reproducción en todo o en parte por ningún medio mecánico, fotográfico o electrónico, así como cualquier clase de copia, reproducción, registro o transmisión para uso público o privado, sin la previa autorización escrita del editor de la revista. El nombre y la marca comercial SCIENTIFIC AMERICAN, así como el logotipo correspondiente, son propiedad exclusiva de Scientific American, Inc., con cuya licencia se utilizan aquí.

ISSN edición impresa: 1135-5662 ISSN edición digital: 2385-5673
Dep. legal: B-32.350-1995

Imprime Rotimpres - Pla de l'Estany s/n - Pol. Ind. Casa Nova
17181 Aiguaviva (Girona)

Printed in Spain - Impreso en España



BIOSPHOTO/MAFART-RENOUDIER ALAIN/PETER ARNOLD (izquierda); JOHN CANCALOSI/PETER ARNOLD (página siguiente)

PROCESOS EVOLUTIVOS

DESARROLLO EMBRIONARIO Y EVOLUCIÓN

Un amplio espectro de factores, genéticos y físicos, de localización y cronológicos, impone límites a los rasgos de un animal o amplifica los cambios

Katherine E. Willmore



RASGOS ESPECÍFICOS QUE DISTINGUEN A LOS ANIMALES: Entre las aves, los picos adoptan una amplia variedad de formas y tamaños. La garza paleta (página izquierda) posee un pico largo, plano y ancho; el pico del alcaraván es largo y delgado (arriba, izquierda), y el cálo terrícola (arriba, derecha) tiene un pico robusto, largo y alto. Mediante la biología evolutiva del desarrollo, los científicos exploran las restricciones en la formación de los rasgos animales, como los picos de las aves, así como su historia evolutiva.

EN EL REINO ANIMAL, EXISTEN RASGOS ESPECÍFICOS QUE DISTINGUEN a un grupo de animales de otro. El pico y las plumas separan a las aves de los mamíferos y los anfibios. Existen incluso variantes de esas características que permiten diferenciar una clase de aves de otras: los patos poseen un pico largo, ancho y plano, mientras que los gansos lo tienen más corto, delgado y alto. Sin embargo, las aves comparten con algunos mamíferos y anfibios un gran número de caracteres, como los ojos, los pies, las piernas, la cola, etcétera. ¿A qué se debe la variación tan profunda de unos caracteres, en tanto que otros permanecen relativamente iguales en un amplio espectro de animales?

El hecho de compartir una misma historia evolutiva podría explicar las semejanzas, mientras que las diferencias representarían una respuesta adaptativa a las fuerzas selectivas. Esta interpretación no basta para dar cuenta de toda la variación existente en la naturaleza. En diferentes linajes de animales pueden surgir caracteres similares gracias a la evolución convergente.

Muchos biólogos ponen como ejemplo de evolución convergente el desarrollo del ojo en el ser humano y en el pulpo. Ambos ojos están constituidos por párpados, iris, cristalino, pupila y retina, pero esas estructuras se forman mediante mecanismos distintos. El ojo humano se desarrolla a partir de una evaginación del cerebro, mientras que el ojo del pulpo lo hace a partir de una invaginación de la piel. Ambos ojos difieren también desde un punto de vista funcional. Los nuestros procesan la luz a través de las células de la retina situadas en el fondo del ojo, los conos y los bastones; en el pulpo, esas células ocupan una posición anterior. Además, la distancia focal del cristalino en el pulpo se mantiene fija, de modo que el ojo enfoca moviendo todo el cristalino respecto a la retina. En los humanos, el enfoque de los objetos situados a diferentes distancias del ojo se consigue mediante la modificación de la forma del cristalino.

El ejemplo del ojo muestra los importantes conocimientos que se adquirieron en el campo de la biología evolutiva del desarrollo o la *evo-devo*. La *evo-devo* estudia la interacción entre los procesos del desarrollo y las fuerzas selectivas que dan origen al cambio evolutivo. En este contexto, nos referimos al desarrollo como a la formación de los rasgos físicos y los sistemas fisiológicos desde el momento de la concepción. La *evo-devo* pretende establecer el grado de constricción o sesgo de los procesos del desarrollo y valorar el modo en que este repercute en la evolución. A pesar del gran número de modificaciones evolutivas potenciales, no todas prosperarán por igual. Algunas características no se generan en ciertos animales porque carecen del conjunto adecuado de herramientas de desarrollo. Podemos comparar ese conjunto con las piezas de Lego, pues ambos determinan el tipo de estructuras que se puede construir. Con un conjunto estándar de piezas rectangulares de Lego se

crean múltiples estructuras únicas, aunque ninguna de ellas presentará los bordes redondeados. De la misma manera, el repertorio de procesos, rutas e interacciones posibles durante el desarrollo de un organismo es limitado.

El presente artículo destaca la influencia del desarrollo en la evolución de las diversas formas naturales, y revela el conjunto de reglas que delimitan la dirección del cambio evolutivo. Esas reglas contribuyen a desmitificar la complejidad de formas que crea la naturaleza.

TREINTA Y CINCO FORMAS GENERAN TODA LA DIVERSIDAD

Hace 500 millones de años, durante el período Cámbrico, se originaron las 35 formas o planes corporales en los que se amoldan todos los animales. La aparición de las formas se dio con relativa rapidez en la escala del tiempo evolutivo: sucedió en un período de entre 5 y 10 millones de años.

Muchas de las semejanzas observadas entre los diferentes tipos de animales se pueden explicar sobre la base de un plan corporal común. Tomemos el caso de los cordados (filo Chordata), al que pertenecen los humanos. En algún momento del desarrollo, todos los miembros del filo presentan cuatro características comunes: una serie de aberturas que conecta el exterior con el interior de la garganta; un haz de fibras nerviosas que recorre el dorso y que comunica el cerebro con otras estructuras; una cola postanal; y un tubo cartilaginoso que sostiene el cordón nervioso. Los humanos comparten estas características físicas con los anfibios, las aves, los peces e incluso las ascidias.

Aunque hayan transcurrido millones de años, diez veces más de lo que duró la explosión del Cámbrico, no ha aparecido desde entonces ningún plan corporal nuevo. Incluso a pesar de los importantes cambios acaecidos, como los que permitieron el paso de la vida acuática a la terrestre. Los procesos del desarrollo podrían limitar, pues, la aparición de nuevos planes corporales.

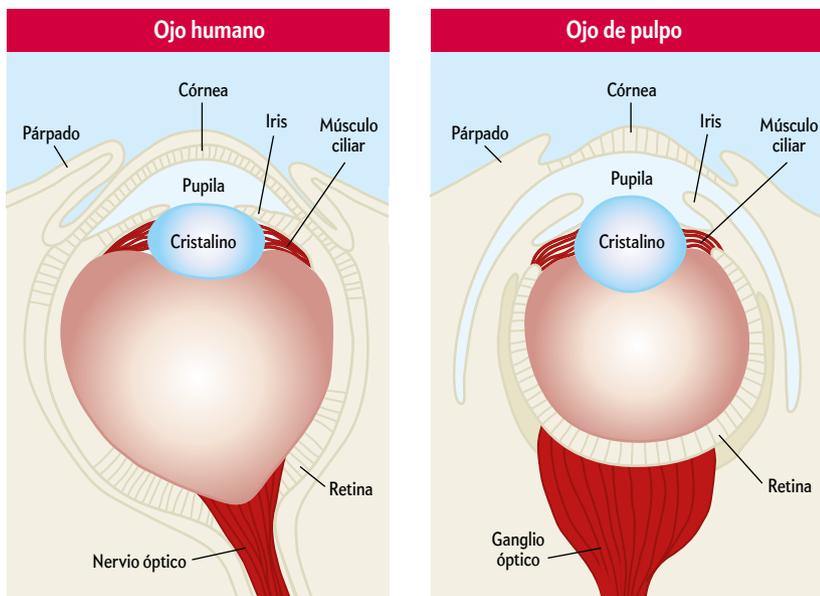
Las limitaciones estructurales hacen inviábiles determinadas formas. Considérese el King Kong de ficción como una versión a gran escala de un gorila, con sus mismas proporciones pero

EN SÍNTESIS

A pesar de la enorme diversidad de caracteres en las distintas especies animales, algunos rasgos permanecen invariables. Los principales planes corporales se originaron en el Cámbrico, y desde entonces no ha aparecido ninguno nuevo.

El desarrollo embrionario ejerce una notable influencia en la evolución de las diversas formas naturales. Los procesos del desarrollo imponen límites y determinan la invariabilidad de ciertos rasgos.

Los sistemas de desarrollo presentan una naturaleza conservadora. Sin embargo, determinados fenómenos, como la heterocronía, la heterotopía o la canalización, permiten la aparición de nuevas estructuras y favorecen el cambio evolutivo.



LA EVOLUCIÓN CONVERGENTE se observa en el ojo de los humanos y de los pulpos, donde estructuras similares surgen de procesos de desarrollo distintos. Como se aprecia en la figura, los ojos de animales muy distintos se componen de estructuras muy parecidas: córnea, cristalino, retina, etcétera. Esta semejanza resulta aún más llamativa debido a que el ojo humano y el del pulpo se desarrollan a partir de vías completamente diferentes.

con un tamaño total mucho mayor. En los animales reales, sobre todo en los terrestres, las propiedades estructurales de los huesos restringen el tamaño y las proporciones del organismo. Una sencilla explicación matemática basada en el fémur, el hueso del muslo, demuestra la imposible existencia de King Kong.

Imaginemos que la altura del gorila de ficción quintuplica la de un gorila normal. La resistencia de un hueso depende del área de su sección transversal, es decir, del cuadrado de su radio. Si todas las dimensiones del fémur de King Kong se multiplican por cinco, incluido su radio, la resistencia de ese hueso ascenderá a 5^2 , es decir, será 25 veces mayor. Por otro lado, el volumen de King Kong aumentará según el producto de la longitud por el área de su sección transversal, o sea, 5 por 25; el volumen será, pues, 125 veces superior. Un peso que aumentara cinco veces más que la resistencia de sus huesos aplastaría las piernas de ese gorila gigante. La discrepancia entre la resistencia y el peso también se podría aplicar al resto del cuerpo de King Kong. De manera que los simios podrían aumentar de tamaño, pero los factores estructurales imponen límites.

RESTRICCIONES

Más allá de la física existen otros elementos, como la organización del genoma, que dirigen el desarrollo. En gran variedad de animales se pueden descubrir ciertos genes y familias génicas que cumplen funciones equivalentes. Cabe mencionar un conjunto bien estudiado de esos genes conservados, los genes Hox, identificados en un amplio espectro de animales (ranas, moscas, ratones, humanos y gusanos). Los genes Hox ayudan a establecer el plan corporal básico de un animal, al determinar el orden en que se disponen las diferentes estructuras desde la cabeza hasta la cola. Más aún, el orden físico de los genes Hox en los cromosomas se corresponde con el de las estructuras corporales que los mismos especifican; al principio se hallan los genes relativos a la cabeza, seguidos de los genes del tórax

y, por último, los del abdomen. El orden cronológico de la expresión de esos genes coincide también con su disposición en el cromosoma: primero se expresan los de la cabeza, luego los del tórax y, por último, los del abdomen.

El equipo de Beat Lutz, de la Universidad Johannes Gutenberg de Maguncia, demostró la conservación funcional y espacial de los genes Hox en la mosca de la fruta y en la gallina. Investigó el gen *labial*, necesario para el correcto desarrollo de la cabeza. Cuando ese gen no se expresa, las moscas mueren en el estadio de embrión; pero si se introducía el gen *labial* en el lugar adecuado dentro del genoma del embrión y en un momento específico del desarrollo, los embriones sobrevivían. Más sorprendente aún, al insertar una versión del gen *labial* de la gallina en el genoma de la mosca con el gen dañado, esta sobrevivía.

Aunque la cabeza de la mosca y la gallina difieren entre sí, la maquinaria genética que dirige parte de su desarrollo es lo suficientemente parecida para permitir el intercambio de los genes entre ambas especies. La semejanza de la base genética apunta a la restricción de algunos aspectos

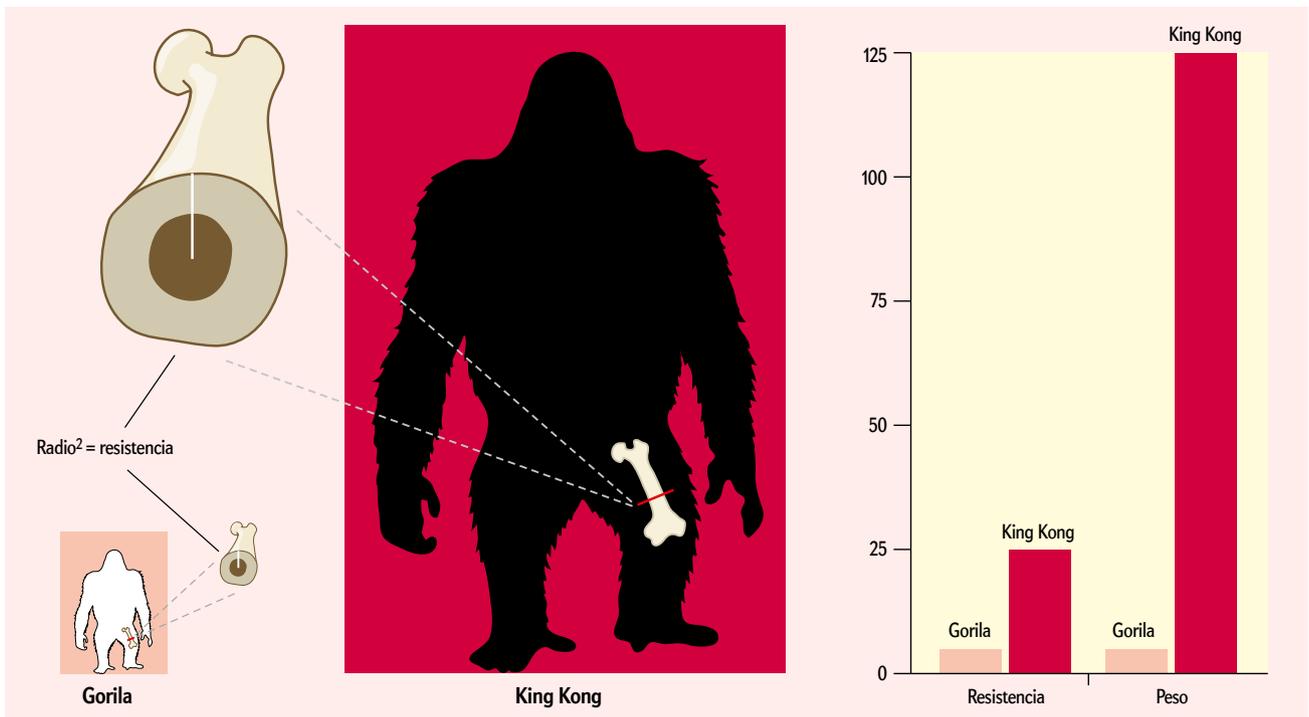
del plan corporal básico.

Algunos caracteres dependen en gran medida de otras estructuras, más que de las constricciones genéticas. Todas las estructuras están relacionadas en cierto modo, ya que no existen caracteres aislados, si bien algunas lo están más que otras. La columna vertebral de los humanos sostiene el cuerpo, provee además un lugar para la inserción de los músculos y sirve de conducto para los nervios y los vasos sanguíneos. Si se produjera un cambio en la columna, también se alterarían las estructuras que interactúan con ella.

El proceso de la canalización puede también imponer límites a las estructuras. Este término surgió de la idea de representar una estructura como un paisaje de posibilidades. Si la estructura deseada se sitúa en un valle, las montañas que la rodean representan las fuerzas del desarrollo que limitan su potencial. La canalización es un proceso que ayuda a los sistemas de desarrollo a resistir los errores. Si un tejido se forma a partir de un conjunto de células que se congregan en un lugar y un momento determinados, existe un número mínimo de células que deberán migrar a ese punto para que el tejido se desarrolle adecuadamente. Por otro lado, si migraran solo unas pocas células, pero estas se dividieran más deprisa de lo normal, la mayor tasa de división permitiría crear el número de células necesario, a pesar de los problemas de migración.

LIBRE DE ATADURAS

Las variantes aparecen a pesar de la naturaleza conservadora de algunos sistemas del desarrollo. Las constricciones del desarrollo pueden ser anuladas por una mutación con un efecto drástico o por un cambio radical en el ambiente. La alteración es de tal magnitud que el resto del sistema no la puede ocultar. Más aún, cuando se produce un cambio en el desarrollo, pueden quedar expuestos otros cambios que se hallaban ocultos o se habían corregido o compensado en el pasado. El conjunto de



LAS LIMITACIONES FÍSICAS hacen imposible la existencia de King Kong. Imaginemos que el tamaño de King Kong (*cuadro azul*) supera en cinco veces el de un gorila normal (*cuadro amarillo*), pero sus proporciones se mantienen. Consideremos solo el fémur de King Kong. Como el resto del animal, el tamaño de su fémur (*izquierda*) quintuplica el de un gorila ordinario. La resistencia de un hueso depende del área transversal, que en King Kong aumenta por 5^2 , es decir, 25. Por su parte, el peso se multiplica por el producto del tamaño y el área transversal, o sea, por $5 \times 25 = 125$. En consecuencia, si el peso de King Kong aumentara cinco veces más que su resistencia, su propio peso lo aplastaría (*derecha*).

esas modificaciones podría dar lugar a estructuras completamente distintas. La canalización provee un escondite para los cambios del desarrollo que, bajo determinadas circunstancias, quedan al descubierto.

El grupo de Suzannah Rutherford, bióloga del Centro de Investigación del Cáncer Fred Hutchinson, en Seattle, demostró de forma elegante este concepto en las moscas de la fruta. Alteraron el funcionamiento de las proteínas de choque térmico (HSP, por sus siglas en inglés) presentes en todos los organismos. Las HSP ayudan a otras proteínas a adoptar o mantener la forma adecuada para que cumplan con su función. Algunas proteínas se desnaturalizan ante determinadas situaciones de estrés, como la exposición a altas temperaturas, ambientes tóxicos, infección o inanición. En esas condiciones aumenta la producción de HSP, que repara las proteínas dañadas.

El equipo de Rutherford alteró la función de las HSP de las moscas mediante mutaciones y la aplicación de temperaturas elevadas. La manipulación afectó a casi todas las estructuras de la mosca (antenas, ojos, patas y alas), aunque de forma indirecta: las HSP modificadas dejaron de actuar sobre las proteínas involucradas en las estructuras, que adquirieron una conformación inadecuada y perdieron su función. El trabajo de Rutherford demuestra que los mecanismos que ayudan a canalizar una estructura también pueden provocar cambios, aunque los resultados suelen ser extremos y desfavorables.

El cambio evolutivo puede surgir también como consecuencia de los desajustes en la cronología del desarrollo. La heterocronía (del griego *hetero*, distinto, y *chrono*, tiempo) describe las alteraciones provocadas por los desajustes temporales. Este fenómeno origina estructuras radicalmente diferentes cuando afecta a un estadio sensible del desarrollo. Los marsupiales, entre ellos los

canguros, ofrecen un ejemplo de cambio heterocrónico. Estos animales nacen de forma prematura en comparación con los animales placentarios como los gatos, los perros y los humanos. Al nacer, los canguros se parecen más a un feto que a un recién nacido; pasan la mayor parte de su desarrollo dentro del marsupio materno. Sin embargo, pese a su desarrollo incompleto, encuentran el pezón dentro de la bolsa materna, se sujetan a él y succionan. Un mamífero placentario con un grado de desarrollo similar carece de los rasgos faciales y de la destreza motora necesarios para realizar esa tarea.

El grupo de Kathleen Smith, de la Universidad de Duke, descubrió que los marsupiales recién nacidos podían alimentarse gracias al desarrollo más avanzado de sus músculos y huesos faciales, en comparación con los mamíferos placentarios. Smith demostró que existe una producción temprana de células de la cresta neural que contribuye al desarrollo de muchos rasgos faciales.

Cuando las novedades surgen como consecuencia del cambio de ubicación de un conjunto de procesos del desarrollo, se produce la heterotopía (del griego *hetero*, distinto, y *topos*, lugar). A causa de esa alteración, algunas estructuras del desarrollo entran en contacto con otras de las que habitualmente están separadas. Pueden aparecer entonces estructuras en una nueva ubicación, tales como un conjunto adicional de patas o de alas, u originarse estructuras completamente nuevas.

La morfología de las bolsas en la mejilla para transportar alimentos constituye un ejemplo de heterotopía. En las ardillas y algunos ratones, esas bolsas representan el estado primitivo. Se desarrollan a partir de una invaginación de la piel de la cara interna de cada mejilla y están recubiertas de moco. En otros animales, como las tuzas y las ratas canguro, las bolsas se forman

en el lado externo de sus mejillas y están recubiertas de pelaje. La invaginación se produce desde la región frontal del rostro hasta los labios y, en esta nueva posición, las bolsas en desarrollo entran en contacto con células que generan folículos pilosos y se origina el pelaje que recubre la cavidad. La posición anterior de la bolsa sitúa a esta junto a un nuevo grupo de células que siguen rutas de crecimiento distintas. Esas células arrastran a la bolsa forrada de piel y la colocan en la cara externa de la mejilla. Ambos tipos de bolsas se forman por el mismo proceso, pero un ligero desplazamiento en los pasos iniciales del desarrollo conduce a la aparición de estructuras muy distintas.

Cada animal está formado por una mezcla de caracteres predeterminados y únicos, en cuyo desarrollo interviene una combinación de muchos de los fenómenos descritos arriba. Las tortugas nos proporcionan un buen ejemplo de la influencia de los distintos fenómenos en el origen de estructuras de interés.

FORMACIÓN DE UNA TORTUGA

Las tortugas son uno de los animales más primitivos: llevan deambulando por la Tierra más de 220 millones de años. Poseen una serie de rasgos distintivos, tales como el caparazón y una posición peculiar de las dos escápulas. Ambas características surgen como consecuencia de cambios simples en los programas del desarrollo existentes.

El equipo de Chun Li, de la Academia China de Ciencias de Pekín, describió en 2008 el fósil de tortuga más antiguo conocido, *Odontochelys*, datado en 220 millones de años. En *Odontochelys*, la parte ventral del cascarón, el plastrón, es de una sola pieza, mientras que el caparazón dorsal está incompleto. Sobre su espalda, las placas de hueso se distribuyen a lo largo de la región media, pero no llegan a cubrir las costillas en la región lateral. El desarrollo de este caparazón incompleto se asemeja bastante al desarrollo del caparazón de las tortugas actuales.

En un estadio temprano del embrión de tortuga, a ambos lados de los esbozos embrionarios de las patas traseras y delanteras aparecen unas protuberancias que se extienden lateralmente por el embrión. Se crea así la cresta del caparazón. La cresta

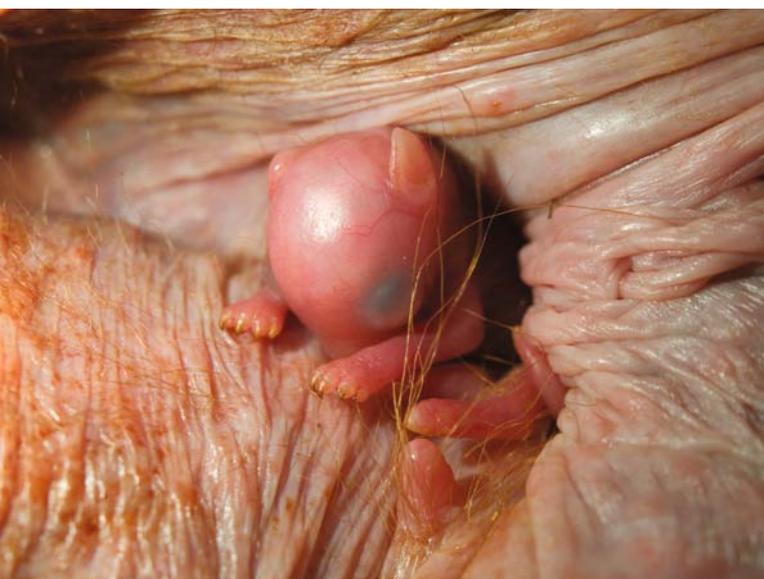
está formada por dos tejidos embrionarios, el mesénquima y el ectodermo. El mesénquima es el precursor embrionario de las células y los vasos sanguíneos, así como de los huesos, los ligamentos y cartílagos; el ectodermo da origen al cerebro y los nervios, así como a la piel y otros rasgos externos, como la nariz, el pelo y las escamas. La cresta está compuesta por un núcleo de mesénquima rodeado de una delgada cubierta de ectodermo. En el desarrollo animal hallamos repetidamente esta composición, que es la responsable de organizar la formación de las extremidades y de otras estructuras.

La cresta atrapa a las costillas durante el desarrollo del caparazón. En la mayoría de los vertebrados de cuatro patas (tetrápodos) las costillas crecen desde la columna hacia el esternón y se forma la cavidad torácica; en las tortugas, en cambio, la cresta arrastra a las costillas hacia los lados dentro de la dermis, la capa media de la piel. La ubicación heterotópica de las costillas hace que se acelere el crecimiento conjunto de la cresta y de las costillas hacia los lados. Además, una tasa de crecimiento heterocrónica de la dermis provoca un desarrollo de las costillas más rápido hacia los lados que hacia la región anterior. Como consecuencia de ambos procesos, las costillas son arrastradas más rápidamente hacia los lados de lo que crecen por sí mismas hacia adelante.

En las tortugas, el contacto entre las costillas y la dermis posibilita otra interacción, en concreto, entre el mesénquima y el ectodermo. Las costillas se componen inicialmente de cartílago, pero debido a su conexión con la cresta del caparazón, el hueso reemplaza al cartílago, que a su vez envía señales a la piel circundante para formar más hueso dérmico. Estos huesos continúan su crecimiento hasta que se fusionan entre ellos y con las costillas subyacentes. La localización heterotópica de las costillas dentro de la dermis crea una nueva interacción entre estructuras del desarrollo que da origen al hueso del caparazón.

Aunque el caparazón constituye una característica distintiva de las tortugas, los huesos dérmicos se observan también en los cocodrilos, en algunos peces y en los anfibios. Sin embargo, el aspecto verdaderamente único de las tortugas es la posición de

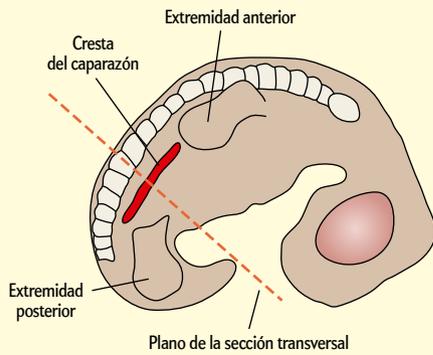
STEVE DOWNER (izquierda); EDD WESTMACOTT/LAMY (derecha)



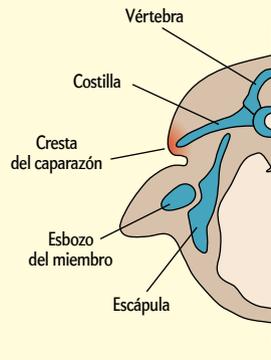
LA HETEROCRONÍA, o los desajustes temporales en los sucesos del desarrollo, explica algunas de las diferencias en el aspecto de un canguro (arriba) y un humano (abajo) recién nacidos. Aunque el canguro nace en un estadio temprano del desarrollo, en comparación con el humano, necesita poder alimentarse de su madre en la bolsa. Un humano nunca podría realizar esa acción en el mismo estadio del desarrollo. La producción acelerada de las células de la cresta neural en el canguro adelanta el desarrollo de los rasgos faciales necesarios para alimentarse.

CRESTA DEL CAPARAZÓN Y APLASTAMIENTO DE LAS COSTILLAS

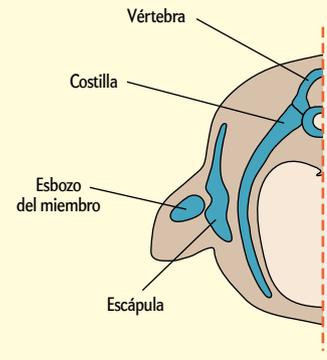
A Embrión de tortuga



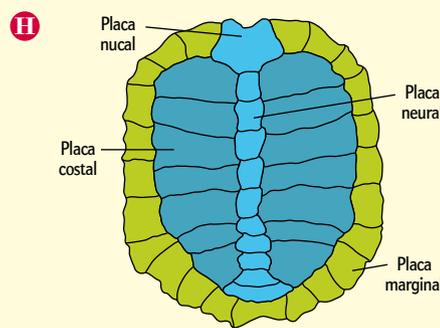
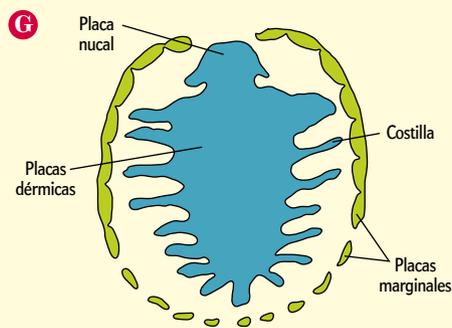
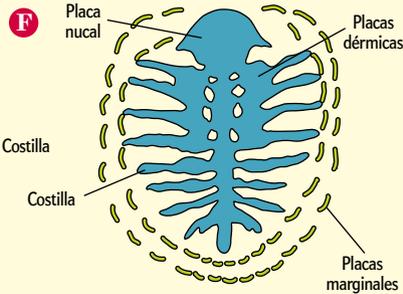
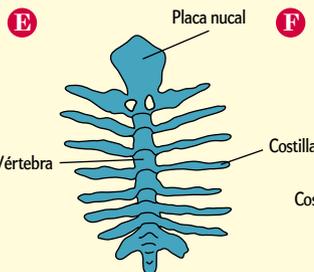
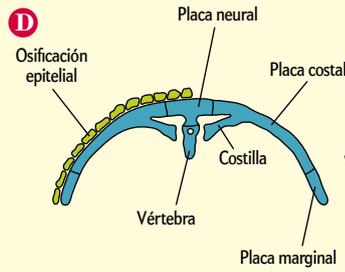
B Tortuga



C Otros amniotas



OSIFICACIÓN DE LAS COSTILLAS



EL DESARROLLO DEL CAPARAZÓN de la tortuga comienza con la cresta del caparazón (A, rojo). Como se observa en el corte transversal (línea discontinua roja en A), la cresta atrapa las costillas y las arrastra hacia los lados (B), mientras que en los otros amniotas las costillas crecen hacia la región ventral donde se encuentra el esternón (C). A medida que avanza el desarrollo, las costillas de las tortugas siguen creciendo lateralmente (D y E). A continuación se forman los huesos dérmicos alrededor de las costillas (F y G). Al final del proceso, los huesos dérmicos se fusionan para formar el caparazón completo (H).

la escápula. En el resto de los vertebrados, la escápula se sitúa detrás de las costillas, pero en las tortugas se encuentra delante. Las costillas rodean a las escápulas cuando están atrapadas en la cresta del caparazón y son arrastradas hacia los lados y hacia atrás. En cambio, en el resto de los vertebrados, las costillas crecen hacia la región frontal del cuerpo, quedando las escápulas detrás. La posición interna que ocupan las escápulas en las tortugas representa una ruptura con el plan corporal de los tetrápodos, lo que constituye una notable modificación evolutiva.

Los pequeños cambios en un período temprano del desarrollo pueden desencadenar efectos de gran alcance, como lo demuestra el ejemplo de las tortugas. Sin embargo, resulta casi imposible predecir cómo una leve modificación de una población celular —el caso de la cresta del caparazón— permite crear una organización del esqueleto completamente diferente y la formación de un caparazón óseo. Para recrear la apariencia inicial de las estructuras singulares se deben conocer los detalles específicos del programa de desarrollo de cada especie y la información que aportan las especies intermedias. Una vez más, se pone de manifiesto la complejidad de la evolución y la fascinación que la misma despierta.

Artículo publicado en Investigación y Ciencia, septiembre de 2010

© American Scientist Magazine

LA AUTORA

Katherine E. Willmore investiga en el Departamento de Anatomía y Biología Celular de la Universidad de Ontario Occidental. En 2006 obtuvo su doctorado en ciencias médicas por la Universidad de Calgary. Su investigación versa sobre la evolución y el desarrollo del cráneo y el rostro de los mamíferos.

PARA SABER MÁS

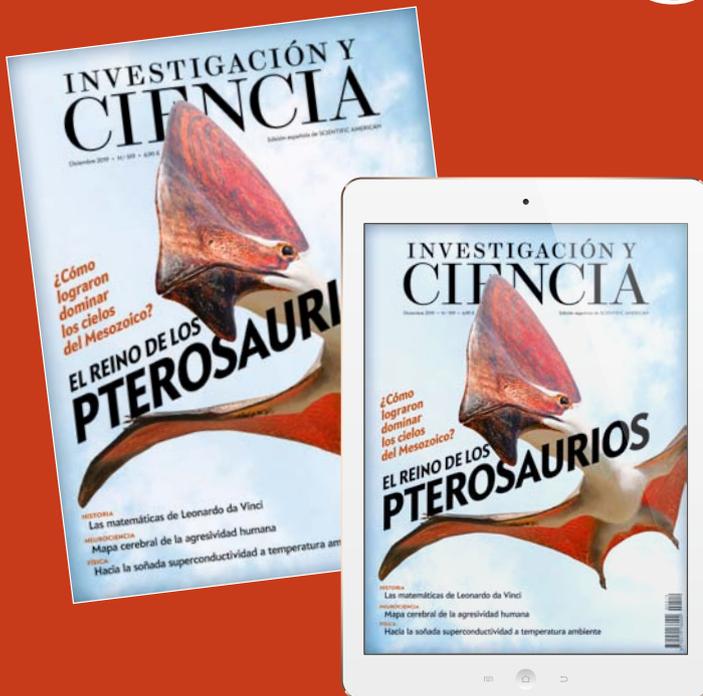
From genotype to phenotype: Buffering mechanisms and the storage of genetic information. S. L. Rutherford en *BioEssays*, vol. 22, págs. 1095-1105, 2000.

Heterochrony revisited: The evolution of developmental sequences. K. K. Smith en *Biological Journal of the Linnean Society*, vol. 73, págs. 169-186, 2001.

How the turtle forms its shell: A paracrine hypothesis of carapace formation. J. Cebra-Thomas, F. Tan, S. Sistla, E. Estes, G. Bender, C. Kim, P. Riccio y S. F. Gilbert en *Journal of Experimental Zoology*, vol. 304B, págs. 558-569, 2005.

On the origins of novelty in development and evolution. A. P. Moczek en *BioEssays*, vol. 30, págs. 432-447, 2008.

SUSCRÍBETE A INVESTIGACIÓN Y CIENCIA



Ventajas para los suscriptores:

- **Envío** puntual a domicilio
- **Ahorro** sobre el precio de portada
82,80 € 75 €
por un año (12 ejemplares)
165,60 € 140 €
por dos años (24 ejemplares)
- **Acceso gratuito** a la edición digital de los números incluidos en la suscripción

Y además elige 2 números de la colección TEMAS gratis



www.investigacionyciencia.es/suscripciones
Teléfono: +34 935 952 368

Los primeros animales



LOS PRIMEROS ANIMALES

ORÍGENES DE LA COMPLEJIDAD ANIMAL

Fósiles minúsculos descubiertos en China revelan que la complejidad animal apareció unos 50 millones de años antes de lo que creían los paleontólogos. Precedió a la explosión del Cámbrico

David J. Bottjer

«**E**N ESE CAMIÓN VA UN BILATERAL», me dijo JunYuan Chen mientras el vehículo desaparecía tras un recodo de la carretera. Con Chen, paleontólogo de la Academia China de las Ciencias en Nanjing, y Stephen Q. Dornbos, por entonces en la Universidad de California del Sur, acababa de recolectar un cargamento de rocas negras en un yacimiento de entre 580 y 600 millones de años de antigüedad, de la provincia china de Guizhou. Chen estaba seguro de que contenían algo importante.

EN SÍNTESIS

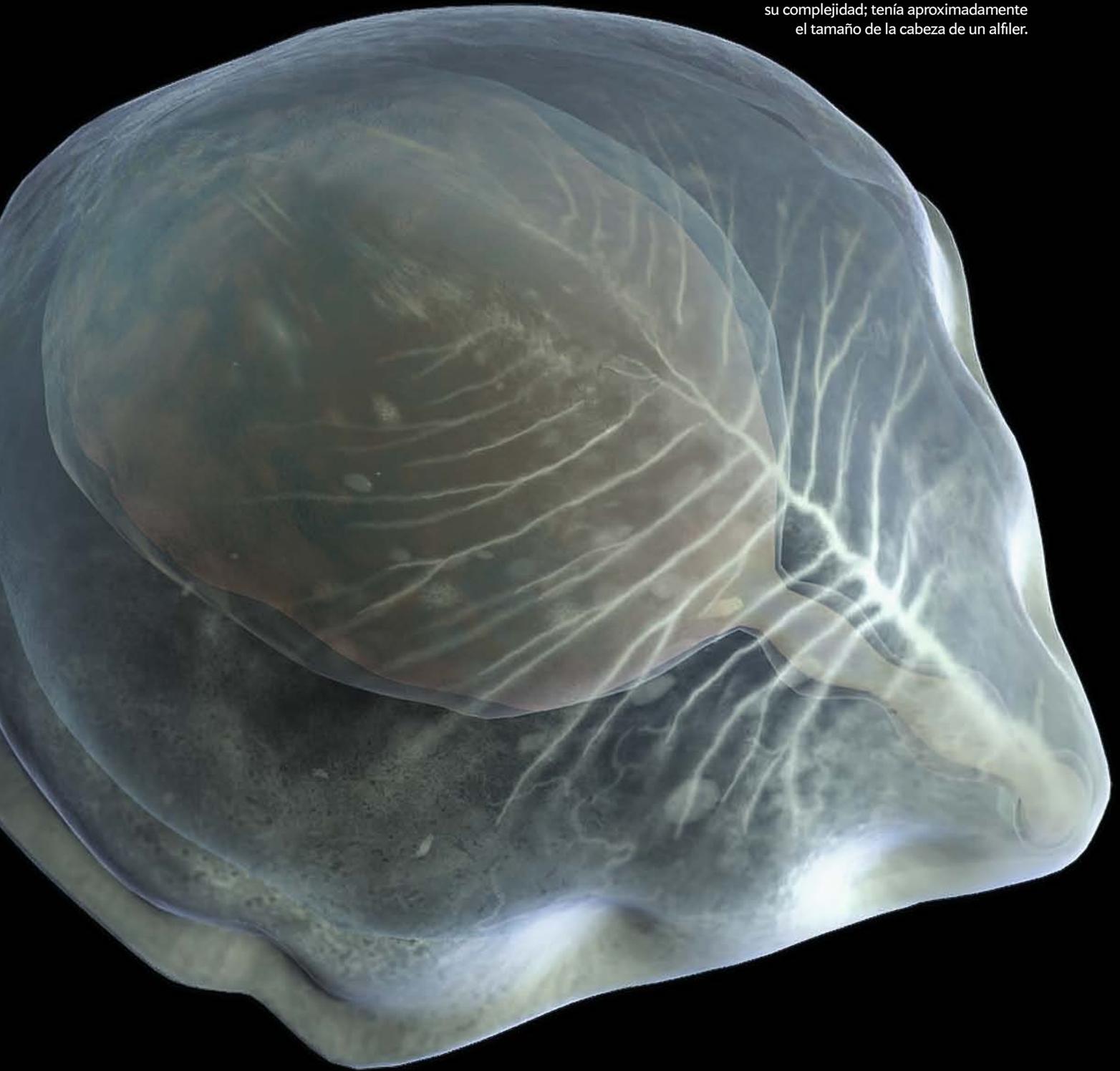
El desarrollo de la simetría bilateral supuso un paso fundamental en los comienzos de la evolución de los animales.

Según el análisis genético, la simetría bilateral surgió hace entre 573 y 656 millones de años, pero muchas dudas empañaban esa datación. La de mayor peso era la antigüedad de solo 555 millones de años de los fósiles bilaterales más antiguos encontrados.

El autor y sus colaboradores han descubierto pruebas fósiles convincentes de una fecha anterior: unos animales microscópicos hallados en yacimientos chinos de entre 580 y 600 millones de años de antigüedad.

Los fósiles minúsculos no solo apoyan una fecha más temprana para el inicio de la vida animal compleja, sino que demuestran también que la evolución produjo la complejidad interna antes que el tamaño grande.

EL ANIMAL FÓSIL MÁS ANTIGUO
con simetría bilateral conocido,
Vernanimalcula, vivía en los mares hará
entre 580 y 600 millones de años. Esta
reconstrucción lo aumenta para revelar
su complejidad; tenía aproximadamente
el tamaño de la cabeza de un alfiler.



Habíamos ido a Guizhou en 2002. Queríamos dar con fósiles microscópicos de algunos de los animales más antiguos de la Tierra. Esperábamos encontrar un bilateral. La aparición de la simetría bilateral (la correspondencia especular de extremidades y órganos) señala un paso fundamental en la historia de la vida. Los primeros animales pluricelulares no presentaban esa simetría. Se trataba de burujos acuáticos asimétricos (esponjas) que filtraban partículas alimenticias de las corrientes que ellos mismos generaban. Los cnidarios, animales acuáticos de simetría radial, son un poco más complejos; poseen células urticantes especializadas para inmovilizar a sus presas. El resto del mundo animal, de los gusanos a los humanos, es bilateral. En un momento u otro de su ciclo biológico, todos exhiben no solo el equilibrio izquierda-derecha fundamental, sino también un cuerpo estructurado en diversas capas, con boca, tubo digestivo y ano.

Todavía hace poco, se admitía que los animales bilaterales aparecieron en el registro fósil hace unos 555 millones de años, aunque la inmensa mayoría surgiera algo más tarde, en un estallido de innovación, la «explosión del Cámbrico», que empezó hace unos 542 millones de años. La escasez de fósiles anteriores impedía comprobar las teorías acerca de la causa desencadenante de la «explosión»; ni siquiera era posible afirmar con seguridad que se produjera tal explosión o bien que se trataba de un espejismo asociado al registro mínimo de trazas de animales anteriores. Pero las investigaciones de los últimos seis años —entre ellas, las nuestras en la provincia de Guizhou— han modificado nuestro conocimiento de ese período. Según parece, los animales complejos surgieron al menos 50 millones de años antes de la explosión del Cámbrico.

RELOJES MOLECULARES Y LAGERSTÄTTEN

El estudio de los relojes moleculares resultó decisivo para establecer la fecha de aparición de los primeros animales con simetría bilateral. El análisis en cuestión se funda en la hipótesis según la cual ciertas mutaciones genéticas se producen a un ritmo regular en el transcurso de millones de años. Las diferencias en el ADN de dos organismos pueden entonces servir de indicador del tiempo, vale decir, nos ofrecen una estimación de la fecha en que dos líneas divergieron a partir de un antepasado

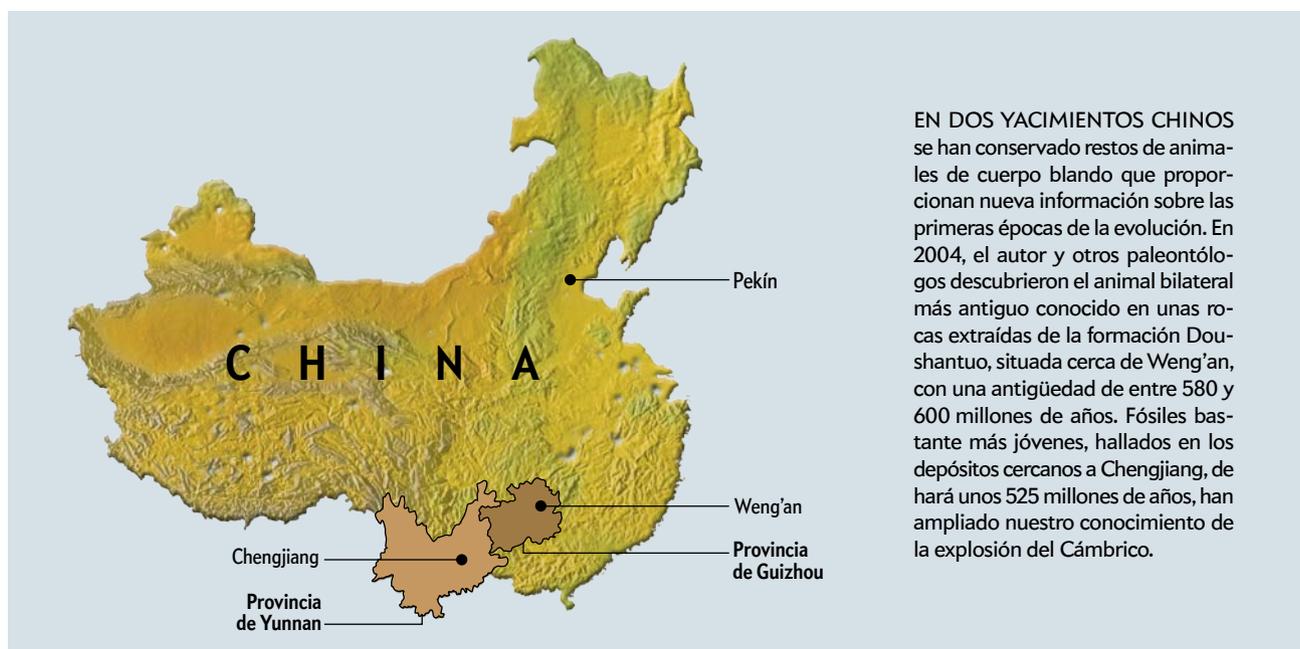
común. Luego, cada una seguiría su propio camino y acumularía sus propias mutaciones distintivas.

Para establecer una cronología del origen de grandes grupos zoológicos, Gregory Wray y sus colaboradores, de la Universidad Duke, utilizaron un reloj molecular cuyo ritmo de cambio se dedujo de los vertebrados. Según sus resultados, publicados en 1996, los bilaterales divergieron de animales más primitivos en plena era Precámbrica, hace al menos 1200 millones de años.

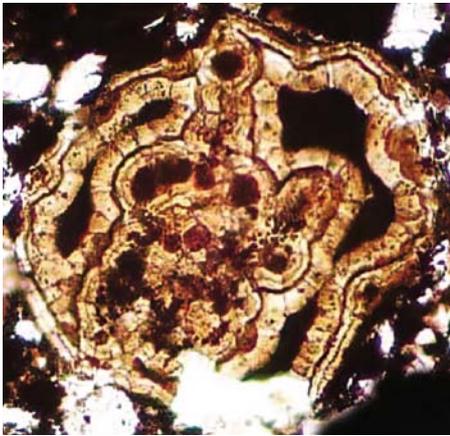
Estudios subsiguientes, que se basaban también en el reloj molecular, produjeron estimaciones para el momento de esta división muy dispares; iban desde hace mil millones de años hasta el límite entre el Precámbrico y el Cámbrico (unos 600 millones de años). Tales discrepancias generaron dudas sobre la fiabilidad de la datación por ese reloj molecular. En un trabajo más reciente, el equipo encabezado por Kevin Petersen, del Colegio Dartmouth, se sirvió de otra cadencia de reloj molecular, derivada de los invertebrados y más célere que la fundada sobre los vertebrados.

Esta investigación situaba al último antepasado común de los animales bilaterales en una fecha mucho más reciente, hace entre 573 y 656 millones de años, aunque anterior también a la explosión del Cámbrico. Pero incluso esta fecha generó controversia. Resultaba claro que solo los fósiles reales proporcionarían las pruebas incontrovertibles de la época en que surgieron los bilaterales. Ante ese reto, los paleontólogos se pusieron a buscar fósiles de organismos que vivieron antes del Cámbrico.

Pero había un problema: ¿cómo descubrir animales que no habían adquirido un esqueleto rígido capaz de mineralizarse y convertirse en fósil? No había más que una solución. Hallar un yacimiento que, en virtud del tipo particular de rocas que lo integrase y de su contexto geoquímico, conservara detalles sutiles de tales organismos. Estos depósitos se denominan *Lagerstätten*, palabra alemana que significa yacimiento o filón. Un *Lagerstätte* que conserve tejidos blandos es una auténtica rareza: solo conocemos varias decenas de ellos, repartidos por todo el mundo. Uno de los más famosos es la caliza de Solnhofen, en Alemania, de 150 millones de años de antigüedad, en la que se conservan especímenes de la que se suele considerar el ave fósil

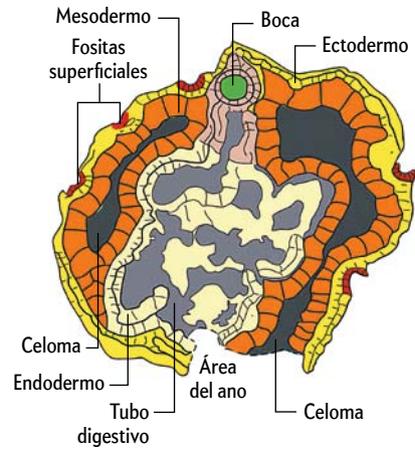


EN DOS YACIMIENTOS CHINOS se han conservado restos de animales de cuerpo blando que proporcionan nueva información sobre las primeras épocas de la evolución. En 2004, el autor y otros paleontólogos descubrieron el animal bilateral más antiguo conocido en unas rocas extraídas de la formación Dou-shantuo, situada cerca de Weng'an, con una antigüedad de entre 580 y 600 millones de años. Fósiles bastante más jóvenes, hallados en los depósitos cercanos a Chengjiang, de hará unos 525 millones de años, han ampliado nuestro conocimiento de la explosión del Cámbrico.



EL EJEMPLAR MEJOR CONSERVADO de *Vernanimalcula* es el que se muestra en la microfotografía de la izquierda.

Son evidentes las características diagnósticas de un bilateral: cuerpo con múltiples capas, las cavidades pares del celoma, una boca y un tubo digestivo. El esquema de la derecha destaca los rasgos clave (el ano no se ha conservado en este espécimen; su localización se basa en su situación en otros especímenes).



más antigua, *Archaeopteryx*. En la Columbia Británica hay un yacimiento anterior, los esquistos de Burgess (Burgess Shale). Contiene una cornucopia de curiosos organismos de cuerpo blando procedentes de los viejos océanos del período Cámbrico que Stephen Jay Gould hizo famosos.

Más antiguo que Burgess Shale, un *Lagerstätte* situado en el área de Chenjiang, en la provincia china de Yunán, ha proporcionado muchos hallazgos recientes e importantes de organismos de cuerpo blando, característicos asimismo de la explosión del Cámbrico. Y en varios puntos del planeta, los *Lagerstätten* ediacarenses, que reciben este nombre por las colinas australianas de Ediacara donde se encontró el primer ejemplar, albergan madrigueras y extraños fósiles de animales de cuerpo blando procedentes del Precámbrico; estos incluyen indicios de bilaterales primitivos.

De manera sorprendente, dos grupos independientes de paleobiólogos informaron, en 1998, de un hallazgo extraordinario: fósiles de tejido blando en perfecta conservación en la formación Doushantuo, otro *Lagerstätte* del Precámbrico. Este depósito, situado en la provincia de Guizhou, en China meridional, contiene diminutas esponjas y cnidarios de cuerpo blando, así como huevos y embriones minúsculos. Gran parte del sedimento en el que se encontraron está compuesto por apatita (mineral de fosfato cálcico), que ha sustituido con precisión los tejidos blandos originales de estos fósiles. Los últimos estudios demuestran que esas rocas preceden a las de la biota de Ediacara: con mucha probabilidad, tienen de 580 a 600 millones de años de antigüedad. Los microfósiles que alojan vivieron, pues, entre 40 y 55 millones de años antes del Cámbrico.

Y AHORA A CHINA

Los paleontólogos no tardaron en advertir que la formación Doushantuo podría ser la ventana a través de la cual se observarían las primeras etapas de la vida bilateral. En el otoño de 1999, varios paleontólogos, incitados por Eric Davidson, biólogo molecular del Instituto de Tecnología de California, nos unimos para estudiar los microfósiles de Doushantuo. En el grupo entraban Chen y Chia-Wei Li, dos de los primeros investigadores que informaron de la existencia de huevos y embriones en la formación Doushantuo. Li, profesor de la Universidad Nacional Tsing Hua, es un experto en biomineralización, y Chen tiene mucha experiencia en el estudio de las primeras etapas de la vida animal por su trabajo pionero en el *Lagerstätte* del Cámbrico inferior de Chengjiang.

Nuestras catas iniciales sugerían que un estrato sedimentario bastante delgado, de color negro, sería el más prometedor para

encontrar un amplio repertorio de microfósiles. Otros investigadores del yacimiento, al aplicar ácido en el laboratorio a la matriz rocosa para disolverla, habían hallado diminutos fósiles fosfatizados. Por desgracia, la técnica de disolución con ácido no funcionaba con el estrato de roca negra que habíamos elegido. Por ello adoptamos un método diferente: recolectamos grandes cantidades de esta roca negra y los llevamos al laboratorio de Chen, en el Centro de Investigación de la Vida Primitiva del Instituto de Geología y Paleontología de Nanjing, en la contigua provincia de Yunán. Hacia allí se dirigía nuestro volquete cuando Chen afirmó que llevaba bilaterales.

De nuevo en Yunán con nuestras rocas, cortamos las muestras en miles de secciones, tan finas que fuesen translúcidas y, al montarlas sobre un portaobjetos de vidrio, se las pudiera examinar bajo el microscopio. Hicimos más de 10.000 de dichas secciones. El análisis minucioso de las preparaciones, que nos ocupó varios años, reveló miríadas de huevos y embriones; confirmó la presencia de esponjas y cnidarios, adultos pero diminutos, de la que ya se había informado previamente.

Pero nuestro verdadero objetivo era encontrar un bilateral. ¿Sería cierto que los había en las muestras del volquete? En el verano de 2003 empezamos a centrarnos en un tipo de microfósiles cuyas características morfológicas complejas nos llamaron la atención en particular. Entre las 10.000 preparaciones, localizamos 10 ejemplos de este tipo y, a principios de 2004, después de meses de análisis, llegamos a la conclusión de que ese minúsculo organismo exhibía los rasgos distintivos de un bilateral.

Pese a su tamaño, entre 0,1 y 0,2 milímetros, impresiona la complejidad de estos fósiles microscópicos. Constituyen un ejemplo de bilateral casi de manual: constan de las tres principales capas de tejido (el endodermo, el mesodermo y el ectodermo), cuentan con un tubo digestivo con boca y ano, y un par de cavidades corporales (del celoma) en torno al intestino. Es probable que este animal oval, que debía de parecerse a una bolita de goma, se desplazara sobre el fondo marino para comer. La boca, en un extremo del óvalo, aspiraría microorganismos. Unas fositas que presenta a cada lado de la boca fueron quizás órganos sensoriales.

Denominamos *Vernanimalcula* a nuestro descubrimiento: «animalito primaveral». El nombre se refiere al largo invierno de la «Tierra bola de nieve», la época en que los glaciares cubrieron el planeta [véase «La Tierra, una bola de nieve», de Paul F. Hoffmann y Daniel P. Schrag; INVESTIGACIÓN Y CIENCIA, marzo de 2000]: las rocas que contienen *Vernanimalcula* se encuentran un poco por encima de las que marcan el final de aquel episodio glacial.

El lugar en la historia de un fósil minúsculo

Antes se creía que la evolución de la vida animal compleja se inició de golpe en el período Cámbrico temprano, acontecimiento al que a menudo se hace referencia como explosión del Cámbrico. El descubrimiento en 2004 del microscópico *Vernanimalcula* por el autor y sus colaboradores retrotrae los orígenes de la vida animal compleja hasta 50 millones de años antes del Cámbrico.

Hace 4500 millones de años se formó la Tierra



Hace unos 3500 millones de años surgieron microorganismos unicelulares y tapetes microbianos



Filamentos microbianos

Hace 1200 millones de años se habían desarrollado los primeros organismos pluricelulares complejos



Bangiomorpha

Hace 600-580 millones de años el animal bilateral más antiguo conocido se desplazaba sobre el fondo marino



Vernanimalcula

Hace 555 millones de años se habían desarrollado animales bilaterales grandes



Kimberella

Hace 542 millones de años empezó la explosión del Cámbrico



Anomalocaris

ERA PRECÁMBRICA

CÁMBRICO

INNOVACIONES EVOLUTIVAS

El significado real de la explosión del Cámbrico

Por «explosión del Cámbrico» suele entenderse una multiplicación repentina de tipos de animales bilaterales (los que tienen simetría izquierda-derecha de extremidades y órganos). Pero en aquella época ocurrió algo más complicado, y más interesante. La investigación ha puesto de manifiesto que una intensificación espectacular de las interacciones animales desempeñó un papel importante en ese aumento de la diversidad.

En primer lugar, los animales empezaron a modificar el entorno. Las nuevas condiciones crearon, a la vez, oportunidades y barreras para otros habitantes del mundo antiguo. Por ejemplo, los animales del Precámbrico que vivían sobre el fondo del mar estaban adaptados a desplazarse sobre tapetes microbianos almohadados, que cubrían la mayor parte del fondo y habían formado parte del ecosistema desde que se originó la vida. Sin embargo, al inicio del Cámbrico (que duró desde hace 542 hasta hace 488 millones de años), varias innovaciones evolutivas permitieron que los animales bilaterales excavarán túneles verticalmente en el sedimento. Las excavaciones destruyeron los tapetes ubicuos y los sustituyeron por una superficie de consistencia blanda e inestable. Algunos organismos, como los helicoplacoides, pequeños animales en forma de peonza que vivían embutidos en el fondo marino, debieron de extinguirse al hacerse ese suelo cada vez más inestable. Por el contrario, otros organismos reaccionaron a este aumento de bioturbación con adaptaciones que les permitían vivir en los nuevos ambientes.

En segundo lugar, el Cámbrico temprano señala la época en que los paleobiólogos detectan la primera presencia de depredadores bilaterales que habían evolucionado para comer a otros animales. En ese contexto, Jun-Yuan Chen y Di-Ying Huang, de la Academia China de Ciencias en Nanjing, y otros han informado de varios tipos nuevos de depredadores procedentes del

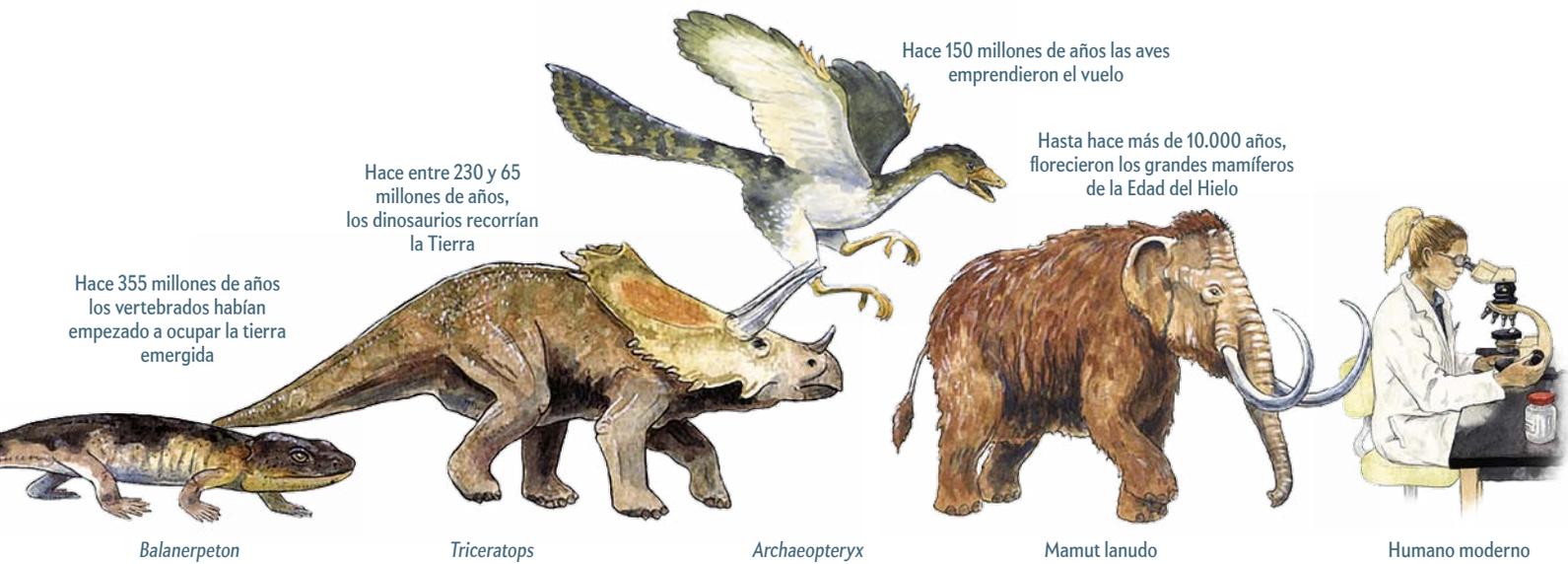
Lagerstätte de Chengjiang, en China. Entre ellos hay artrópodos con extraños apéndices frontales para capturar presas (abajo), así como gusanos excavadores, presentes por doquier, que se desplazaban bajo el sedimento marino y se alimentaban de otros pequeños animales.

Estas interacciones biológicas desempeñaron un importante papel en la evolución temprana de los animales. Pero, como ha aducido Charles Marshall, de la Universidad Harvard, y como nuestros hallazgos corroboran, es probable que para la época de la explosión del Cámbrico la evolución ya hubiese creado las herramientas genéticas y los mecanismos que forman los patrones característicos de los bilaterales. Así, la «explosión» de tipos de animales consistiría en la explotación de nuevas circunstancias por animales que ya contaban con los medios genéticos para sacar partido de esos hábitats nuevos, y no en un cambio fundamental en la dotación genética de los animales.



El depredador primitivo *Haikoucaris*, de unos cuatro centímetros de longitud.

AMADEO BACHAR



PERÍODOS POSTERIORES

EL LEGADO DE *VERNANIMALCULA*

De la complejidad biológica que exhibe *Vernanimalcula* se sigue que algún largo período de cambios evolutivos hubo de preceder a la época en que, hará entre 580 y 600 millones de años, vivió ese animal minúsculo. Sin la menor duda, no pudo haber adquirido de golpe semejante grado de simetría y complejidad. Debemos, pues, dar con *Lagerstätten* más antiguos que nos documenten sobre sus antepasados.

Hemos también de proyectarnos hacia delante en el tiempo, para desentrañar lo que les ocurrió a sus descendientes. Lo que sabemos acerca de la vida durante el período que media entre *Vernanimalcula* y los animales de la explosión del Cámbrico, un lapso de entre 40 y 55 millones de años, procede sobre todo de estudios de *Lagerstätten* que contienen la biota de Ediacara: impresiones y moldes de organismos de cuerpo blando considerablemente mayores que *Vernanimalcula*, ya que medían desde unos centímetros hasta un metro.

Los recientes descubrimientos del grupo de Guy Narbonne, de la Universidad de Queen's en Ontario, han confirmado la existencia de estos animales hace 575 millones de años; sin embargo, solo en ejemplos de 555 millones de años de antigüedad y más recientes encontramos fósiles que parecen representar bilaterales. A diferencia del minúsculo *Vernanimalcula*, estos bilaterales de Ediacara eran organismos macroscópicos. Es el caso de *Kimberella*, un animal marino de cuerpo blando y unos 10 centímetros de longitud, antepasado quizá de los moluscos (bivalvos, caracoles y calamares) de los mares de hoy. Lamentablemente, ningún yacimiento ediacarense que hayamos localizado presenta las características minerales exclusivas que se necesitan para conservar animales microscópicos. Para descubrir si existieron bilaterales microscópicos junto a los animales ediacarenses mayores, hemos de encontrar un yacimiento fósil de edad ediacarense cuya conservación sea similar a la de la formación Doushantuo, más antigua.

Aunque todavía no podemos seguir la pista de los antepasados y de los descendientes de *Vernanimalcula*, estos diminutos

fósiles han revelado una etapa crucial de la evolución: demuestran que existió la capacidad de construir un cuerpo complejo sin esperar que hubiera un tamaño grande. Ahora se quiere saber la razón por la que se llegó al cambio de escala. Según la explicación más probable, un aumento drástico en la cantidad de oxígeno disuelto en el agua proporcionó el acicate: disponer de más oxígeno para la respiración reduce las restricciones de la talla.

Vernanimalcula proporciona sin duda nuevos alicientes a la busca de fósiles de animales de cuerpo blando. Tenemos todavía muchas cosas por descubrir, pero el trabajo realizado hasta aquí ha dado consistencia a nuestra sospecha: las raíces de los animales complejos se hunden más profundamente en el tiempo de lo que se creía. El Cámbrico no fue tanto una explosión de vida animal, cuanto su florecimiento. ■

Artículo publicado en Investigación y Ciencia, octubre de 2005

EL AUTOR

David J. Bottjer, paleobiólogo, ha centrado su investigación en el origen de los animales. Se doctoró en geología por la Universidad de Indiana y en la actualidad es profesor de geología y biología en la Universidad del Sur de California.

PARA SABER MÁS

Cradle of life: The discovery of Earth's earliest fossils. J. William Schopf. Princeton University Press, 2001.

Evolution: The triumph of an idea. Carl Zimmer. Perennial (Harper Collins), 2002.

Life on a young planet: The first three billion years of evolution on Earth. Andrew H. Knoll. Princeton University Press, 2003.

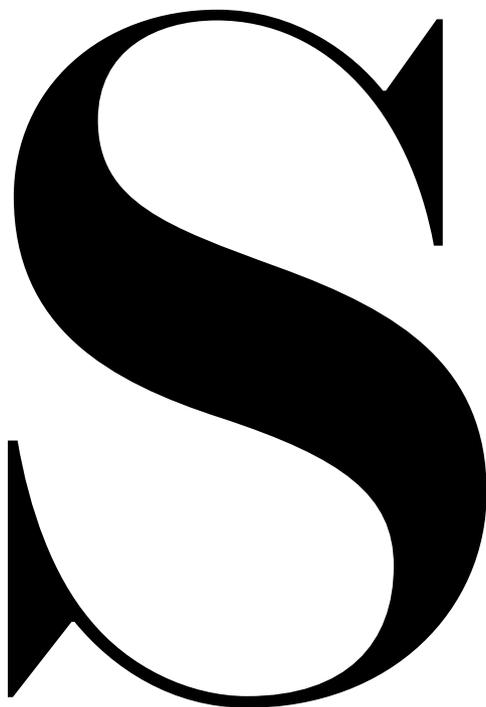
On the origin of Phyla. James W. Valentine. University of Chicago Press, 2004.

EL AUGURIO DE LOS ANIMALES

**Nuevos hallazgos fósiles y datos recientes
sobre las características químicas de los antiguos océanos
revelan las profundas raíces de la explosión cámbrica**

Rachel A. Wood

Ilustración de Franz Anthony



SI NOS ASOMAMOS A LOS ESCARPADOS ACANTILADOS BLANCOS QUE rodean los grandes ríos de Siberia, nuestros pies estarán señalando un punto crucial de la historia de la vida sobre la Tierra: la frontera geológica de 541 millones de años de antigüedad existente entre los períodos Precámbrico y Cámbrico. Las rocas que se hallan por debajo de esta línea divisoria contienen escasos restos fósiles, impresiones fantasmagóricas de organismos de cuerpo blando y un puñado de formas con caparazones. Pero si partimos cualquiera de las rocas que se hallan justo por encima del límite, veremos que están atestadas de conchas. Solo un poquito más arriba, aparecerán criaturas fósiles que nos resultan familiares, como es el caso de los trilobites. Estos cambios son una prueba de la llamada explosión cámbrica, uno de los sucesos más importantes de toda la evolución, pero del que todavía sabemos muy poco.

Durante décadas, los científicos creyeron que los animales complejos (organismos pluricelulares con tipos diferenciados de tejidos) se originaron durante la explosión cámbrica. Sin duda, durante ese tiempo surgieron una enorme cantidad de formas novedosas, incluidos los antepasados de la mayoría de los principales grupos actuales de animales. Pero descubrimientos recientes en Siberia, Namibia y en otros lugares demuestran que, en realidad, los animales complejos aparecieron millones de años antes de la explosión cámbrica, durante el último capítulo del Precámbrico, conocido como Ediacárico. Entre todos estos hallazgos figuran las criaturas más antiguas conocidas con esqueletos externos e internos compuestos por tejido mineralizado, una innovación evolutiva fundamental presente en muchos animales contemporáneos.

La existencia tan antigua (hace 550 millones de años) de organismos con esqueleto indica que las presiones ecológicas y ambientales que se suponía habían impulsado la explosión cám-

brica ya estaban, de hecho, funcionando mucho antes. Para comprender la asombrosa diversificación que se produjo más tarde en el Cámbrico, es fundamental averiguar cómo conformaron esos factores la evolución de los primeros animales complejos durante el Ediacárico.

El registro fósil cámbrico ha sido objeto de un intenso estudio durante más de 150 años. Gracias a ello, existe un acuerdo bastante generalizado sobre cuáles fueron los primeros fósiles cámbricos y cuándo y dónde aparecieron: lo hicieron en distintos continentes y más o menos al mismo tiempo; luego pasaron por la misma sucesión de cambios evolutivos de forma más o menos sincronizada. Pero es solo ahora, gracias a los descubrimientos de fósiles ediacáricos más antiguos, cuando estamos empezando a entender las raíces de la explosión cámbrica.

Resulta alentador ver que también estamos empezando a averiguar por qué se produjo en ese momento, con la ayuda de nuevas técnicas geoquímicas que han revolucionado nuestra comprensión de la química cambiante de los océanos del mundo ediacárico-cámbrico. Solo hace poco se ha podido integrar toda la información que nos aportan los últimos registros fósiles y geoquímicos, la cual mostrará cómo deben de haber operado la biosfera, la geosfera, la hidrosfera y la atmósfera del planeta (conocidas en conjunto como sistema global terrestre) durante este intervalo. Pero ya podemos describir con bastante exactitud cómo el lecho marino se fue poblando con éxito de criaturas cada vez más complejas decenas de millones de años antes de la explosión cámbrica, y se crearon las condiciones ideales para el auge de la vida animal tal como la conocemos.

EN SÍNTESIS

Los científicos han pensado durante mucho tiempo que los animales complejos se originaron durante la explosión cámbrica.

Pero un creciente número de pruebas fósiles indican que en realidad aparecieron millones de años antes, durante el período Ediacárico.

Las nuevas técnicas utilizadas para reconstruir la química de los océanos ancestrales han permitido comprender mejor las presiones ambientales que impulsaron esta temprana diversificación evolutiva.

BUSCANDO FÓSILES: Se han hallado fósiles clave de animales complejos en rocas ediacarenses de las costas del río Yudoma (1), en Siberia, y en el límite del desierto de Namib (2), en Namibia.

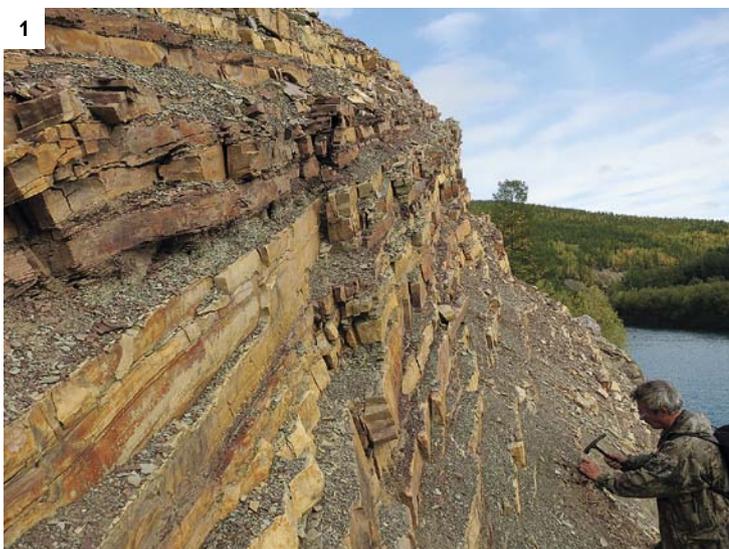
LOS PRIMEROS ANIMALES

La prueba más antigua de la existencia de los primeros animales no procede de fósiles reconocibles, sino de los restos de compuestos orgánicos conocidos como biomarcadores. Los investigadores han encontrado uno de esos marcadores biológicos, una forma particular de esterano, en rocas bien conservadas de una secuencia sedimentaria conocida como Supergrupo Huqf, en Omán, que tiene al menos 650 millones de años de antigüedad. Algunos expertos creen que estos esteranos son exclusivos de un grupo concreto de esponjas, y que la presencia de esas moléculas en las rocas Huqf demuestra, por lo tanto, que estos animales existieron en esa época tan temprana. Sin embargo, no todos los científicos están de acuerdo en que estos esteranos sean específicos de esas esponjas. De hecho, un estudio publicado en abril sugiere que son característicos de un grupo de amebas unicelulares.

También se ha cuestionado que los fósiles de animales posiblemente más antiguos, procedentes de una secuencia de rocas del sur de China conocida como formación de Lantian y cuya edad puede ser de unos 635 millones de años, correspondan realmente a animales. Algunos investigadores creen que estas diminutas formas con cuerpos blandos están relacionadas con los corales o las medusas porque muestran estructuras similares a tentáculos; pero la conservación de estos fósiles no es lo suficientemente clara como para que se puedan interpretar de forma inequívoca, por lo que muchos siguen sin estar convencidos de que correspondan a algún tipo de animal.

Los restos animales que comúnmente se consideran los más antiguos son unos fósiles de Terranova de hace unos 571 millones de años, poco después de la última superglaciación que cubrió una buena parte del planeta con una gruesa capa de hielo. Estos primeros representantes conocidos de la biota ediacarenses eran, en su mayoría, organismos de cuerpos blandos de hasta un metro de altura o anchura. Algunos tenían forma de hojas grandes y pinnadas con tallos verticales que las anclaban al lecho marino; otros se extendían sobre el fondo oceánico, exhibiendo en su cuerpo plano una arquitectura fractal, con unidades ramificadas que mostraban los mismos patrones en todas las escalas. Todos estos planes corporales maximizan la superficie externa del organismo, lo que sugiere que estos animales absorbían los nutrientes directamente del agua circundante.

Esa modesta variedad de fauna prevaleció durante más de 10 millones de años. Pero luego el ritmo de la evolución animal empezó a acelerarse. El registro fósil indica que más tarde, hace unos 560 millones de años, la biota ediacarenses se diversificó y dio lugar, entre otras, a formas móviles que vivían en los mares poco profundos. Algunos de estos fósiles conservan marcas de rasguños que hacen pensar que los animales pastaban sobre praderas de algas. Otros puede que se arrastraran sobre ellas, absorbiendo nutrientes a través de la parte inferior del cuerpo. Hacia esa época, aparecieron también las primeras madrigueras,



lo que demuestra que los animales habían empezado a mover y alterar los sedimentos presentes en el lecho marino.

Si avanzamos hasta hace 550 millones de años, veremos que los fósiles más antiguos que conservan esqueletos externos e internos aparecen en rocas calizas (compuestas principalmente por carbonato cálcico). Estos fósiles ya son muy variables en tamaño y forma, y aparecen en lugares tan remotos como Siberia, Brasil y Namibia. La presencia, en esa época y alrededor del mundo, de esqueletos en tantos grupos de animales no emparentados es una prueba sólida de la importante fuerza evolutiva que operaba a escala global. No sabemos con certeza en qué consistía esta fuerza. Pero nos hacemos una idea. Fabricar un esqueleto es un proceso energéticamente caro, por lo que, para que un animal hiciera ese esfuerzo, el beneficio debía compensar el coste. Los animales producen un esqueleto por muchas razones, pero la más común, de lejos, es la necesidad de protegerse de los depredadores. Aunque no existen pruebas fósiles sobre la existencia de depredadores en este período, es razonable pensar que el desarrollo de esqueletos podría asociarse a la aparición generalizada de animales que se comían a otros.

MÁS FUERTES JUNTOS

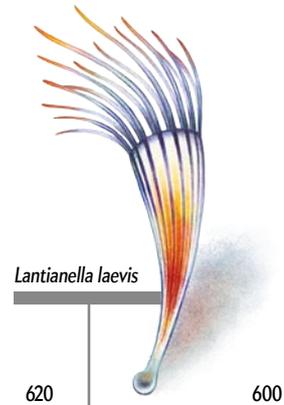
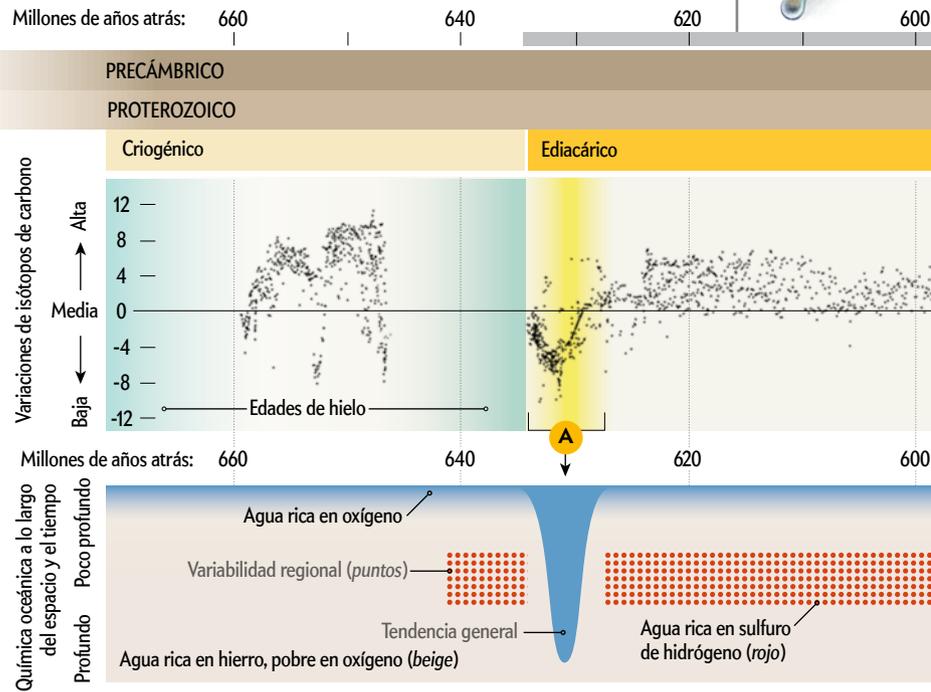
Análisis más recientes de estos esqueletos antiguos nos han proporcionado prometedoras pistas sobre el aspecto que de-

Antes de la explosión cámbrica

Numerosas innovaciones de la evolución animal, cuyo origen se situaba tradicionalmente en el Cámbrico, resulta que, en realidad, son mucho más antiguas, del Ediacárico. Los primeros animales con esqueleto aparecieron durante este período más antiguo. Seguramente, la capacidad de producir tejido mineralizado surgió como un modo de protegerse de los depredadores. La integración de los registros fósiles y geoquímicos que cubren el período de tiempo que va de los 670 millones a los 480 millones de años atrás ofrece pistas sobre los factores ambientales que impulsaron esta temprana actividad evolutiva.

Pruebas geoquímicas

Los animales necesitan oxígeno para vivir. La diversificación evolutiva que tuvo lugar durante el Ediacárico se produjo en una época en la que los niveles del gas en los océanos presentaban enormes fluctuaciones. Los isótopos de carbono de las rocas ediacáricas muestran que el ciclo de carbono era inestable y cambiaba continuamente. Además, los análisis de los compuestos de hierro presentes en estas rocas indican que, durante el Ediacárico, el oxígeno disuelto en los océanos alcanzó probablemente un valor umbral, o una serie de ellos. Ello permitió a los animales diversificarse, al satisfacerse sus crecientes demandas metabólicas a medida que se volvían más activos. Los investigadores creen ahora que los mares se fueron oxigenando progresivamente, no en único episodio lento y gradual, sino en una serie de ellos (A, B, C y D), los cuales parecen coincidir con las variaciones de los isótopos de carbono. Esta tendencia continuó a lo largo de todo el Ediacárico y seguramente durante mucho más tiempo.

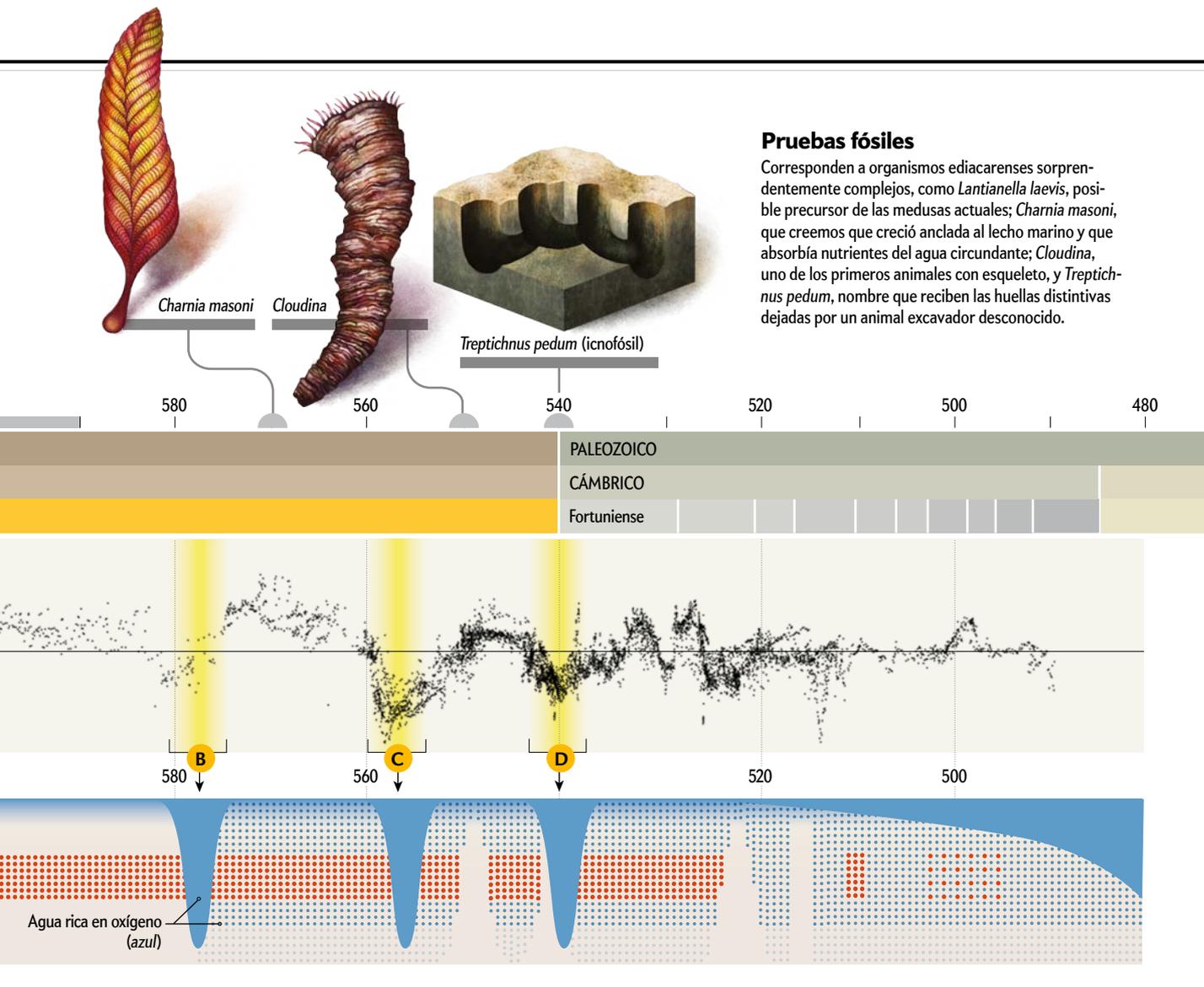


bían tener sus propietarios, y de cómo vivían. Un organismo fósil llamado *Cloudina* ha desempeñado un papel principal en nuestras reconstrucciones de los ecosistemas ediacáricos. Su delicado esqueleto tubular crecía hasta unos 70 milímetros de longitud y parecía una pila de conos de helado. Fue descubierta por primera vez en Namibia en 1972, y durante mucho tiempo se supuso que había crecido enganchada al lecho marino. Pero, en los últimos años, se han identificado en todo el mundo numerosos ejemplares que han hecho cambiar de idea. Gracias al trabajo de mi equipo con especímenes procedentes de Namibia, hemos demostrado que *Cloudina* crecía siguiendo patrones muy diversos. Se podía fijar a tapetes compuestos por microbios que se pegaban al sedimento blando del lecho marino, o se podía anclar ella misma a montículos formados por capas de cianobacterias. Y, lo más importante de todo, los individuos de *Cloudina* podían unirse entre sí para formar un arrecife. Este hallazgo ha motivado que se considerara uno de los primeros animales formadores de arrecifes, haciendo retroceder el récord de esta forma de vida en unos 20 millones de años.

Todavía desconocemos si *Cloudina* estaba emparentada con los creadores actuales de arrecifes, los corales. Pero sí que sabemos que, al igual que los corales que crean arrecifes, vivían

teniendo cerca a varios animales diferentes. Las pistas de esta asociación íntima proceden de otros fósiles de esqueletos hallados en rocas de la misma edad que las que contenían los fósiles de *Cloudina*. Un organismo llamado *Namacalathus*, encontrado en yacimientos de fósiles de varias partes del mundo, parece que fue uno de sus compañeros. Su esqueleto, que alcanzaba los 50 milímetros de largo, estaba compuesto por un delicado tallo con paredes delgadas y una copa con una abertura central en su cima y varias aberturas laterales. La mayor parte del tejido blando del animal se concentraba, con toda probabilidad, en el interior de la copa. Los fósiles de *Namacalathus* indican que crecía enraizado en los tapetes microbianos, a menudo cerca de *Cloudina*.

Namapoikia, un organismo hallado únicamente en yacimientos fósiles de Namibia, también se relacionaba con *Cloudina*. Este animal destaca por su gran tamaño, de hasta un metro de diámetro, y por su robusto esqueleto. Basándonos en su forma de crecimiento, creemos que *Namapoikia* era una esponja y por ello habría tenido un esqueleto interno, en lugar de los esqueletos externos que seguramente poseían *Cloudina* y *Namacalathus*. Curiosamente, *Namapoikia* crecía dentro de lugares escondidos entre los corales, incrustada en los recovecos



FUENTE: «INTEGRATED RECORDS OF ENVIRONMENTAL CHANGE AND EVOLUTION CHALLENGE THE CAMBRIAN EXPLOSION», POR RACHEL WOOD ET AL. EN NATURE ECOLOGY & EVOLUTION, VOL. 3, ABRIL DE 2019; FRANZ ANTHONY (@bsfles)

y fisuras de las paredes verticales. En los corales modernos, las comunidades de animales y plantas que viven en superficies abiertas se diferencian de aquellas que ocupan estas zonas más ocultas, como pueden ser cuevas, grietas o bajo techos rocosos. Nuestros descubrimientos de fósiles ediacárenses demuestran que esta distinción es tan antigua como los propios arrecifes de animales.

Estas observaciones son relevantes porque la construcción de arrecifes constituye una innovación ecológica muy importante. Al crecer tan cerca uno de otro, incluso pegándose entre sí, los individuos pueden ganar fuerza mecánica, crecer por encima del lecho marino alejándose de los competidores, alimentarse de forma más eficiente y protegerse de los depredadores. Por lo tanto, al igual que los primeros esqueletos, la apariencia de los arrecifes en el registro fósil ediacárense puede ser una señal de la existencia de presiones ecológicas complejas y crecientes. La explosión cámbrica, y, con ella, una carrera armamentística entre depredador y presa, ya había empezado.

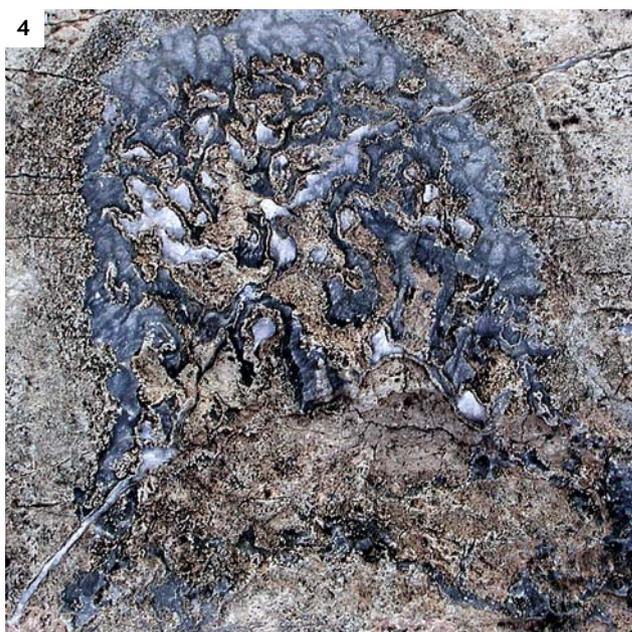
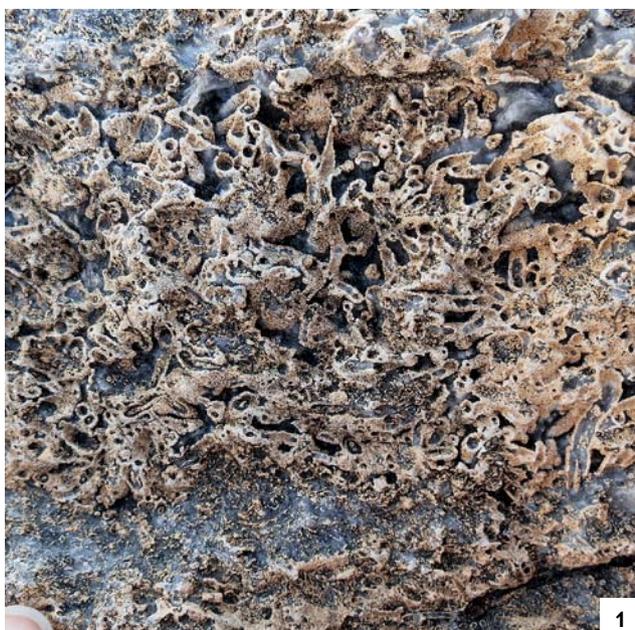
EL MUNDO EDIACÁRICO

A mediados de la década de 2010 empezaba a estar claro que, a diferencia de lo se pensaba desde hacía tiempo, no fue durante

el Cámbrico cuando se produjo ese cambio repentino y drástico. Los investigadores no solo empezaron a reunir pruebas de que los animales comenzaron a desarrollar esqueletos y a construir arrecifes mucho antes de lo que se creía, sino que también desarrollaron modelos que mostraban que las comunidades animales ediacárenses compartían muchos rasgos ecológicos con las cámbricas. Estábamos dándonos cuenta de que «la explosión» tenía una mecha mucho más larga de lo que se había pensado hasta ese momento.

Entonces, hace unos pocos años, algunos descubrimientos cruciales realizados en Siberia y China difuminaron todavía más la línea divisoria entre los mundos ediacárico y cámbrico. Un grupo de investigadores de China y Alemania descubrió que *Cloudina* continuaba apareciendo en el Cámbrico. Y mi grupo, junto con colaboradores de Rusia y China, encontró fósiles en rocas ediacárenses que durante tiempo se creyó que eran exclusivos del Cámbrico. Estos hallazgos nos dejaron claro que para resolver el misterio de la explosión cámbrica teníamos que descifrar la dinámica del mundo ediacárico en el que se originaron estos animales.

Los investigadores han puesto especial esmero en determinar el papel que habrían desempeñado los cambios en la disponi-



ESCRITO EN PIEDRA: *Cloudina* es uno de los organismos más antiguos que poseen un esqueleto externo, algo que sabemos gracias a los fósiles que conservan su delicada armadura tubular (1). Los individuos de *Cloudina* se pueden pegar entre ellos, formando arrecifes. Otra forma temprana que poseía esqueleto es *Namacalathus*, cuyas partes duras en forma de copa se conservan habitualmente en grandes grupos (2). A menudo, *Cloudina* y *Namacalathus* se encuentran juntos (3). *Namapoikia*, una de las primeras esponjas que crecía en las grietas escondidas del arrecife, también se asociaba con *Cloudina* (4).

bilidad de oxígeno. Puesto que los animales lo necesitan para vivir, en los últimos años se ha intentado averiguar si en algún momento del Ediacárico o el Cámbrico los niveles de oxígeno crecieron más allá de un valor crítico a partir del cual los animales prosperaron. La cuestión es más complicada de lo que pueda parecer, porque no todos los animales tienen los mismos requerimientos de oxígeno. Algunas formas simples e inmóviles, como las esponjas, tal vez necesiten menos que los animales móviles, y, sin duda, necesitan mucho menos que los depredadores activos que nadan con rapidez. En el curso de nuestras investigaciones hemos tenido en cuenta estas diferencias.

Afortunadamente para nosotros, en los últimos años se han desarrollado muchos métodos geológicos nuevos para calcular el oxígeno que existió en los mares ancestrales. Una técnica poderosa, la especiación de hierro, utiliza las características de los diversos compuestos del hierro, que se comportan de distinto modo según si el oxígeno se halla o no presente. Este método nos permite ver a escala local dónde y cuándo hubo suficiente oxígeno para que pudiera existir la vida compleja. Los estudios que han utilizado este enfoque nos han llevado a un amplio consenso: en el Ediacárico, el oxígeno disuelto en los océanos alcanzó probablemente un valor crítico (o varios)

que permitió a los animales diversificarse, al satisfacerse sus crecientes exigencias metabólicas a medida que se volvieron más móviles y activos.

Ya se han recopilado datos geoquímicos suficientes para que podamos reconstruir cómo se distribuía el oxígeno, no solo en yacimientos ediacarenses concretos de una cierta edad, sino de forma global a lo largo del tiempo. Se ha puesto de manifiesto que, a lo largo del Ediacárico y del Cámbrico temprano, esa distribución difería notablemente de la actual: en muchos lugares, una capa delgada de aguas superficiales bien oxigenadas se situaba encima de otra más gruesa de aguas marinas más profundas y probablemente carentes de oxígeno, un estado conocido como anoxia.

Los datos geoquímicos también demuestran que la frontera entre las aguas con y sin oxígeno fue muy dinámica durante este intervalo, y ascendía y descendía con los cambios del nivel del mar. Las zonas con un lecho marino poco profundo, auténticos oasis de agua con oxígeno disuelto en los que podían vivir los primeros animales resultaron más escasas de lo que esperaban los científicos. Si la diversificación evolutiva que tuvo lugar durante el Ediacárico y el Cámbrico se produjo cuando los niveles de oxígeno eran relativamente bajos, pero con unas condiciones tan dinámicas que fluctuaron en una escala de tiempo ecológico, global y evolutivo, ¿cómo pudieron estos factores haber conformado esa extraordinaria radiación?

¿UN MOTOR DE LA INNOVACIÓN?

Los períodos caracterizados por un incremento de la anoxia en el lecho marino coinciden con algunas de las extinciones en masa más conocidas, como la que marcó el final del Pérmico, hace 252 millones de años, que acabó con más del 90 por ciento de todas las especies marinas. No obstante, varias diversificaciones importantes, como la del Ediacárico-Cámbrico, la del Ordovícico, 100 millones de años después, y la del Triásico medio tardío, hace unos 247 millones de años, empezaron durante largos intervalos de anoxia en aguas marinas superficiales dinámicas. Teniendo en cuenta estos sucesos, junto con Doug Erwin, de la Institución Smithsonian, hemos conjeturado que las condiciones fluctuantes de oxígeno pudieron haber creado las oportunidades críticas para que se produjera una innovación evolutiva en los animales de cuerpos blandos.

Resulta mucho más fácil para los animales formar un esqueleto de carbonato cálcico, material del que están compuestos los esqueletos y las conchas de numerosos organismos marinos actuales, cuando los niveles de oxígeno del agua marina sobrepasan los 10 micromoles por litro. Puede que los animales de cuerpo blando solo lograran desarrollar esos esqueletos cuando los niveles de oxígeno alcanzaron ese valor límite, lo que habría permitido que los oasis aislados se expandieran, se conectasen entre sí y alcanzaran una estabilidad a escala mundial.

Queda mucho por descubrir sobre cómo debió adaptarse la vida a los cambios en la disponibilidad de oxígeno en la escala de tiempo evolutivo. La respuesta a esos cambios fue probablemente compleja, porque los animales estaban también luchando contra otros factores, como el aumento de la depredación. Y en la ecuación también intervendrían los reajustes que se producían entre los organismos, los ecosistemas y el sistema global terrestre en su conjunto, de los que sabemos muy poco.

Debemos resolver numerosas cuestiones todavía. Los cambios drásticos en los procesos regionales que conformaron la corteza terrestre a lo largo del Ediacárico y el Cámbrico han generado muchas lagunas importantes en el registro geológico

y fósil. Ello significa que tenemos que construir la historia del auge de los animales complejos a partir de los datos procedentes de un buen número de localizaciones de todo el mundo. El hecho de que muchos yacimientos ediacarenses clave todavía no se hayan datado bien complica nuestra tarea. Para conocer la edad de estas rocas utilizamos la datación radiométrica uranio-plomo de cristales de circonio presentes en capas cercanas de cenizas, correspondientes a erupciones volcánicas antiguas. Se trata de uno de los pocos métodos que pueden proporcionarnos la edad absoluta de una roca. Pero resulta frustrante que en una gran parte de las sucesiones rocosas que mejor conocemos falten estas importantísimas capas de cenizas. Como resultado de ello, nos es imposible relacionar los cambios evolutivos que se produjeron en diferentes partes del mundo, un paso esencial para crear un marco temporal sólido para nuestro relato de los acontecimientos. Un claro ejemplo es la cuestionada formación Lantian de China, que ha proporcionado los fósiles animales seguramente más antiguos, pero cuya edad podría ser cualquiera entre los 635 y los 590 millones de años.

Sin embargo, existen razones para mostrarse optimista. Se están descubriendo nuevas capas de cenizas y perfeccionando los métodos de datación. Por ejemplo, las capas de cenizas que muchos grupos utilizan para calcular la edad de los fósiles ediacarenses hallados en Namibia se han vuelto a datar hace poco, y las más recientes, cercanas a la frontera entre el Precámbrico y el Cámbrico, han resultado ser más de dos millones de años más jóvenes de lo que se pensaba. Este dato plantea importantes cuestiones sobre cómo pueden relacionarse estos fósiles con sus homólogos hallados en Terranova y Siberia, por citar solo un par de localizaciones clave. Además, los geoquímicos están desarrollando nuevas técnicas isotópicas y otros métodos con los que pueden ofrecer una idea más nítida sobre las condiciones de oxígeno en este mundo ancestral. Y tanto mi equipo como otros estamos hallando nuevos fósiles en lugares remotos desde hace tiempo inexplorados, como es el caso de Siberia.

En algún momento de un futuro no muy distante, cuando desde aquellos acantilados inspeccionemos el inmenso bosque que se extiende a nuestros pies, gozaremos de una comprensión mucho más profunda de este intervalo de tiempo tan extraordinario. 

Artículo publicado en Investigación y Ciencia, agosto de 2019

LA AUTORA

Rachel A. Wood es paleontóloga y geóloga de la Universidad de Edimburgo. Su investigación se centra en los orígenes y la paleoecología de los arrecifes y en la evolución química del agua marina.

PARA SABER MÁS

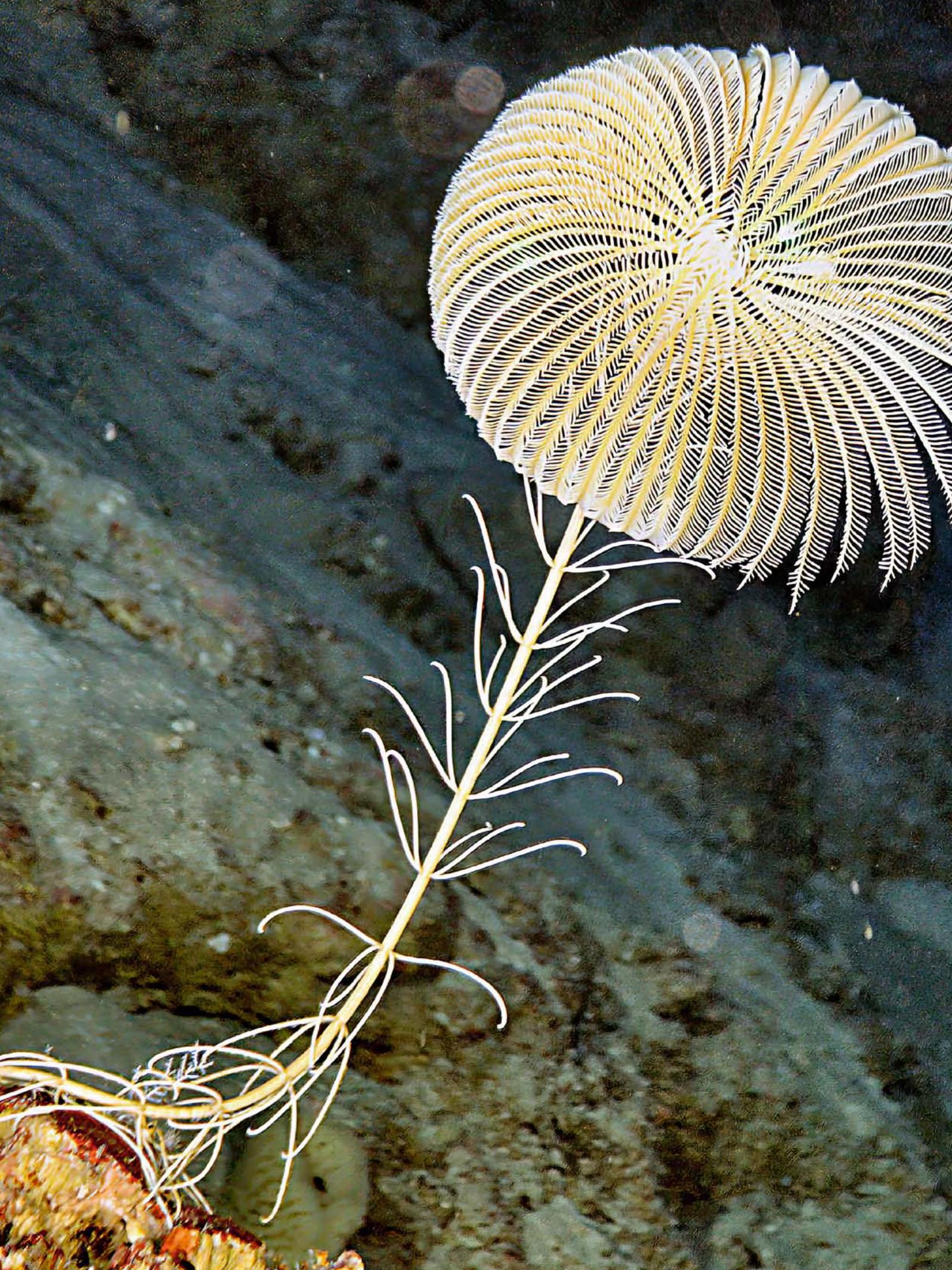
Low-oxygen waters limited habitable space for early animals. R. Tostevin et al. en *Nature Communications*, vol. 7, artículo n.º 12818, 23 de septiembre de 2016.

A deep root for the Cambrian Explosion: implications of new bio- and chemostratigraphy from the Siberian platform. M. Zhu et al. en *Geology*, vol. 45, n.º 5, págs. 459-462, 1 de mayo de 2017.

Integrated records of environmental change and evolution challenge the Cambrian Explosion. Rachel Wood et al. en *Nature Ecology & Evolution*, vol. 3, págs. 528-538, abril de 2019.

EN NUESTRO ARCHIVO

La edad de oro de la evolución animal. Jeffrey S. Levinton en *JyC*, enero de 1993.
Orígenes de la diversidad biológica. Jean Vannier en *JyC*, abril de 2008.





LOS PRIMEROS ANIMALES

EVOLUCIÓN DE LA SIMETRÍA EN LOS EQUINODERMOS

Nuevos fósiles del Cámbrico revelan que los primeros animales de este grupo no eran radiales, sino bilaterales. Ello arroja luz sobre el origen de la simetría pentámera que presentan en la actualidad

Samuel Zamora

LOS LIRIOS DE MAR, O CRINOIDEOS, son el grupo más primitivo de equinodermos y, como los demás grupos actuales, presentan simetría pentámera. Están provistos de un penacho de cinco brazos muy ramificados con los que filtran el agua para extraer nutrientes. En la imagen, *Cenocrinus asterius* en las costas atlánticas de Honduras.



LAS ESTRELLAS Y LOS ERIZOS DE MAR, TAN COMUNES en nuestras costas, pertenecen al grupo animal de los equinodermos. Una de las características más notables de estos animales es que su cuerpo se divide en cinco partes iguales, es decir, presenta simetría pentámera. Este rasgo resulta llamativo si se tiene en cuenta que la simetría predominante en el reino animal es la bilateral, aquella en la que el cuerpo se divide en dos partes iguales.

Los propios humanos presentamos simetría bilateral. Se trata de una característica muy primitiva y omnipresente dentro de los deuteróstomos, el gran grupo animal al que pertenecen nuestra especie y los equinodermos. De hecho, las propias larvas de los equinodermos la exhiben. Todos los deuteróstomos son bilaterales en todo su ciclo biológico o, por lo menos, en su estadio larvario. Pero solo los equinodermos evolucionaron hacia la adquisición de un plan pentarradiado en la fase adulta.

La ciencia trata de entender por qué los equinodermos exploraron este nuevo plan corporal. Desde hace décadas, los paleontólogos hemos buscado entre las rocas más antiguas del Cámbrico (hace entre 540 y 500 millones de años), donde aparecen los primeros equinodermos, para intentar dilucidar si los fósiles podían aportar alguna pista. Pero, hasta hace poco, todos los hallazgos apuntaban a la misma conclusión: los primeros equinodermos ya eran radiales.

Sin embargo, ciertos fósiles descubiertos recientemente en el Parque Natural del Moncayo, en Zaragoza, demuestran que los equinodermos más primitivos poseían una simetría bilateral muy parecida a la nuestra. Estos y otros datos indican que solo más tarde en su historia evolutiva estos animales desarrollaron un cuerpo radial y pentámero. La descripción morfológica y anatómica de las formas antiguas está ayudando a interpretar las ventajas que ofrecería la aparición de la simetría pentámera, entre ellas la capacidad de interactuar con el entorno en todas las direcciones y explotar con mayor facilidad los recursos alimentarios.

Asimismo, la inclusión de los hallazgos fósiles recientes en el árbol evolutivo de los equinodermos está contribuyendo a clarificar las relaciones de parentesco de los miembros más basales del grupo, justo al principio de su evolución y en los albores de la explosión cámbrica de la vida compleja.

LOS CINCO GRUPOS ACTUALES

Los equinodermos son deuteróstomos, un superfilo de animales que incluye, además, a los cordados, grupo al que pertenecemos los humanos, y a los hemicordados, un grupo de gusanos marinos entre los que figuran los gusanos bellota o los ya extintos graptolites.

En la actualidad existen cinco grandes grupos de equinodermos que reciben el rango de clase: los equinoideos (erizos de mar),

los asteroideos y ofiuroideos (dos tipos de estrellas de mar), las holoturias (pepinos marinos) y los crinoideos (lirios de mar). Se encuentran en todos los mares, desde las zonas de rompientes hasta los fondos abisales.

Según los estudios genéticos, los crinoideos son los más primitivos de todos los grupos actuales. Presentan simetría radial pentámera y, salvo algunas excepciones, viven fijos al sustrato (son sésiles). Su cuerpo se eleva en la columna de agua hasta varios metros de altura gracias a un pedúnculo o «tallo» muy flexible. En su parte superior se despliega un gran penacho de tentáculos o brazos cuya principal finalidad es captar las partículas nutritivas a partir del filtrado del agua marina. A pesar de su carácter primitivo, los primeros crinoideos aparecieron relativamente tarde en la historia evolutiva del grupo: durante el Ordovícico inferior, hace 490 millones de años. Casi a la vez surgieron las primeras estrellas de mar y, poco más tarde, los erizos de mar y las holoturias.

ORIGEN REMOTO

El período Cámbrico es el más importante de la historia de la vida. En un proceso corto, en términos geológicos, los mares se poblaron de animales complejos, muchos de los cuales representaron los ancestros de los grupos que dominan hoy los mares. A este evento se le conoce como explosión cámbrica [véase «Orígenes de la diversidad biológica», por Jean Vannier; INVESTIGACIÓN Y CIENCIA, abril de 2008].

Los equinodermos no fueron una excepción. Aparecieron hace unos 520 millones de años, durante el Cámbrico inferior. Aunque algunos de estos primeros equinodermos se asemejaban superficialmente a los grupos actuales, otros exhibían formas corporales totalmente dispares.

EN SÍNTESIS

La simetría pentámera de los equinodermos ha intrigado desde hace tiempo a zoólogos y paleontólogos, porque constituye una singularidad dentro del reino animal, donde predomina la simetría bilateral.

El estudio de los fósiles ha contribuido a aclarar el origen de este rasgo. Hallazgos recientes apuntan a que, en sus inicios, los equinodermos eran bilaterales y solo más tarde en la evolución adquirieron la simetría pentámera.

Si bien no está claro qué llevó a estos animales a explorar el nuevo plan corporal, este debió aportar una ventaja: la posibilidad de interactuar con el entorno en todas direcciones, lo que facilitaría la alimentación y la defensa contra los depredadores.

Los hallazgos fósiles demuestran que en el pasado existieron equinodermos asimétricos, bilaterales, helicoidales y pentarradiados; y todos surgieron más o menos a la vez. Este abanico de simetrías ha constituido durante largo tiempo uno de los principales enigmas evolutivos para los zoólogos y paleontólogos: ¿por qué los equinodermos primitivos presentaban simetrías tan variadas y los actuales solo la pentámera? Las primeras pruebas que arrojan luz sobre esta cuestión han llegado hace poco.

UN DESARROLLO MUY PARTICULAR

Una de las claves de la evolución de los equinodermos hacia una simetría pentámera reside en el desarrollo de sus larvas. El estudio de estas en los crinoideos y otros equinodermos ha proporcionado datos bastante concluyentes en este aspecto.

Como decíamos, todas las larvas de los deuteróstomos son bilaterales. Los hemicordados y cordados tenemos un desarrollo continuo, en el cual los embriones crecen de forma paulatina hasta construir un adulto bilateral. Los equinodermos, en cambio, hacen algo sorprendente y único: sus larvas (planctónicas, como la mayoría de las larvas de animales marinos) son también bilaterales pero, en un momento dado, se fijan sobre el sustrato por medio de la boca.

Para situar la boca en una posición más eficiente para alimentarse, la larva empieza a sufrir una metamorfosis muy compleja que empieza con la rotación de sus órganos principales y que supone incluso la supresión de algunas partes anatómicas. En la primera fase, la larva adquiere una forma asimétrica debido a la rotación de sus órganos principales. Finalmente, se desarrolla el adulto con una morfología y organización pentámera totalmente diferentes a las de la larva.

Las investigaciones sobre el desarrollo embrionario de los equinodermos indican, por tanto, que la simetría pentarradial es un rasgo que adquieren de manera secundaria; esta anatomía viene precedida de una fase larvaria bilateral a la que le sigue una fase asimétrica, que es consecuencia de la fijación de la larva al sustrato y de su posterior metamorfosis.

LAS PRUEBAS DEL PASADO

Otras pistas que han contribuido a aclarar la evolución de la simetría pentámera las han ofrecido los fósiles. La paleontología ha arrojado en los últimos años pruebas muy importantes sobre cómo fueron los primeros equinodermos. En concreto, dos yacimientos de edades muy parecidas en España y Marruecos han proporcionado fósiles de gran interés.

El primero de ellos fue descubierto por nuestro equipo en 2005 en el Parque Natural del Moncayo, junto al pequeño pueblo zaragozano de Purujosa. En esta zona, las rocas cámbricas son comunes y los fósiles se hallan bien conservados

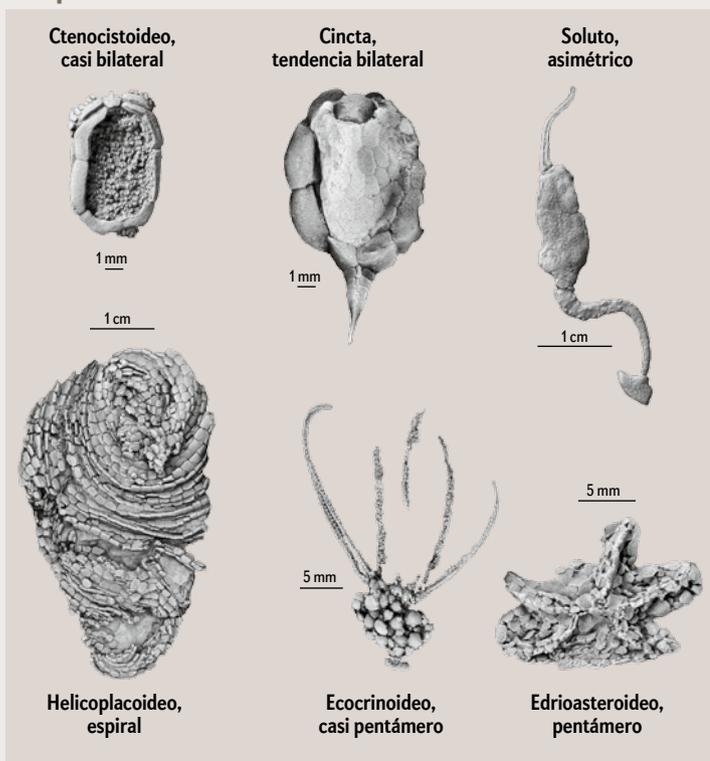
Equinodermos de ayer y de hoy

Mientras que todos los grupos actuales de equinodermos presentan simetría pentámera (*arriba*), los grupos primitivos extintos mostraban una diversidad de formas y tamaños mucho mayor y exhibían distintos planos corporales (*abajo*).

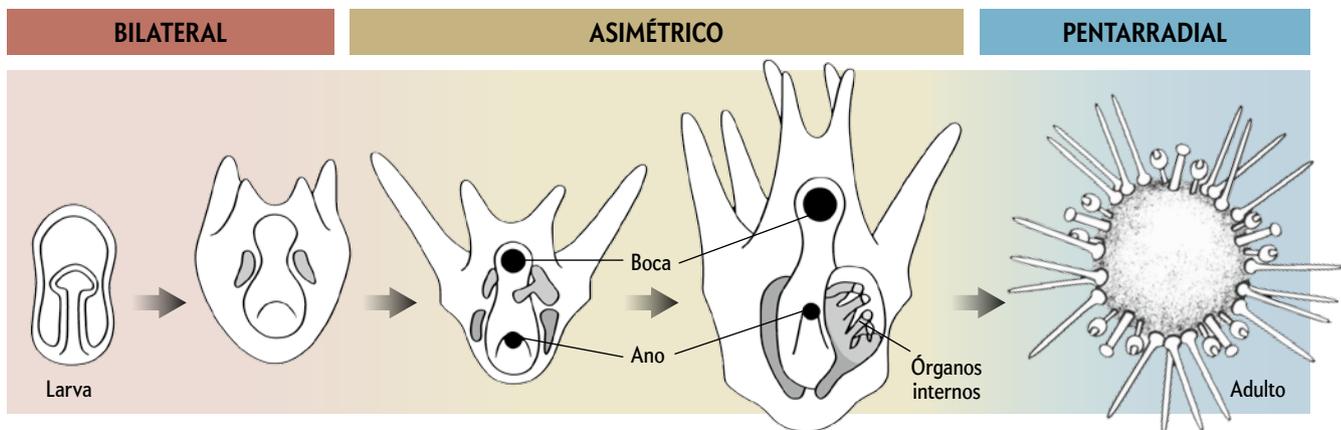
Grupos actuales



Grupos extintos



CORTESÍA DE ANDREW B. SMITH (grupos actuales); CORTESÍA DEL AUTOR (grupos extintos); WIKIMEDIA COMMONS/CC BY SA 3.0/A. ANTOLIN MARTINEZ (asteroideo)



DURANTE EL DESARROLLO ONTOGENÉTICO, los equinodermos adoptan distintas formas. Las larvas, de simetría bilateral, pasan por una fase intermedia asimétrica, en la que se produce la rotación o eliminación de algunos de sus órganos, hasta adquirir su forma pentarradial adulta. Los estudios sobre la evolución del grupo hacen pensar que los equinodermos habrían experimentado una transformación similar a lo largo del tiempo.

en lo que se conoce como Formación Murero (el proyecto homónimo se emprendió para estudiar los fósiles de esta formación en diferentes puntos de las Cadenas Ibéricas). Las excavaciones paleontológicas que allí vienen realizándose desde 2005 han cosechado varios cientos de fósiles de equinodermos, incluido un pequeño animal de dos centímetros al que bautizamos con el nombre de *Ctenoimbricata* (en referencia a la configuración imbricada de las placas que cubren la boca). La peculiaridad de este reside en su simetría bilateral, un rasgo totalmente novedoso, ya que hasta la fecha todos los fósiles descubiertos eran radiales o asimétricos.

El fósil fue analizado mediante microtomografía computarizada, una técnica novedosa que permite diseccionar el fósil en 3D sin destruirlo y con la que se obtiene un modelo tridimensional de la anatomía detallada del animal [véase «Microtomografías de invertebrados», por Javier Alba-Tercedor; INVESTIGACIÓN Y CIENCIA, mayo de 2014].

Las microtomografías de *Ctenoimbricata* revelaron la presencia de una gran boca en la parte anterior cubierta por una serie de placas imbricadas en su parte dorsal. Justo debajo de la boca se aloja una serie de placas en forma de dientes, cuya función es rastrillar el fondo marino en busca de comida, lo que indica que su alimentación era principalmente detritívora (captaba partículas nutritivas del suelo marino).

Lo más reseñable de *Ctenoimbricata* es la posición que ocupa en el árbol evolutivo de los equinodermos. Tras realizar un análisis filogenético que incluía los principales linajes de equinodermos, llegamos a la conclusión de que el fósil representaba el equinodermo más basal. Se trataba de un avance importante, ya que nos ha ayudado a comprender el primer paso en la evolución del grupo.

El hallazgo del fósil refuerza la idea de que, al contrario de lo que se pensaba, los equinodermos fueron en sus orígenes bilaterales, lo mismo que sus larvas. También nos llamó la atención que *Ctenoimbricata* mostrara una alimentación principalmente detritívora, porque se creía que, igual que los crinoideos (los equinodermos actuales más primitivos), sería un animal suspensívoro, esto es, que se nutriría de las partículas presentes en la columna de agua.

Si los primeros equinodermos fueron bilaterales y no se asemejaban en nada a sus representantes actuales, sino más bien a un cordado primitivo, ¿cómo podemos saber que pertenecían en realidad al grupo de los equinodermos? La respuesta la hallamos

en su singular tejido de sostén, el estereoma, y en los genes que controlan su formación.

Al contrario que numerosos grupos de invertebrados, que poseen exoesqueletos, los equinodermos presentan un esqueleto interno; este alberga los principales órganos y está formado por cientos de placas de calcita ensambladas por fibras de colágeno y que exhiben una microestructura muy particular conocida como estereoma. Mientras que la dura calcita otorga resistencia, las fibras de colágeno aportan flexibilidad.

Hasta hace poco estaba vigente una teoría que planteaba que la calcita estereómica era una característica primitiva de todos los cordados y equinodermos, y que solo los últimos la habían retenido hasta la actualidad. Sin embargo, los datos más recientes, obtenidos por David J. Bottjer, de la Universidad del Sur de California, y sus colaboradores a partir del estudio genético de varios grupos de deuteróstomos sugieren que su formación está controlada por una familia de genes presente solo en los equinodermos y no en los otros grupos de deuteróstomos. Aunque los fósiles cámbricos de equinodermos no conservan los genes, sí que contienen el esqueleto casi intacto. Varios estudios sobre la morfología de los primeros equinodermos han demostrado que las formas bilaterales y asimétricas ya tenían este tipo de esqueleto formado por calcita estereómica, lo que significa que la misma familia de genes que opera hoy en día en la formación del esqueleto lo hacía ya hace al menos 520 millones de años.

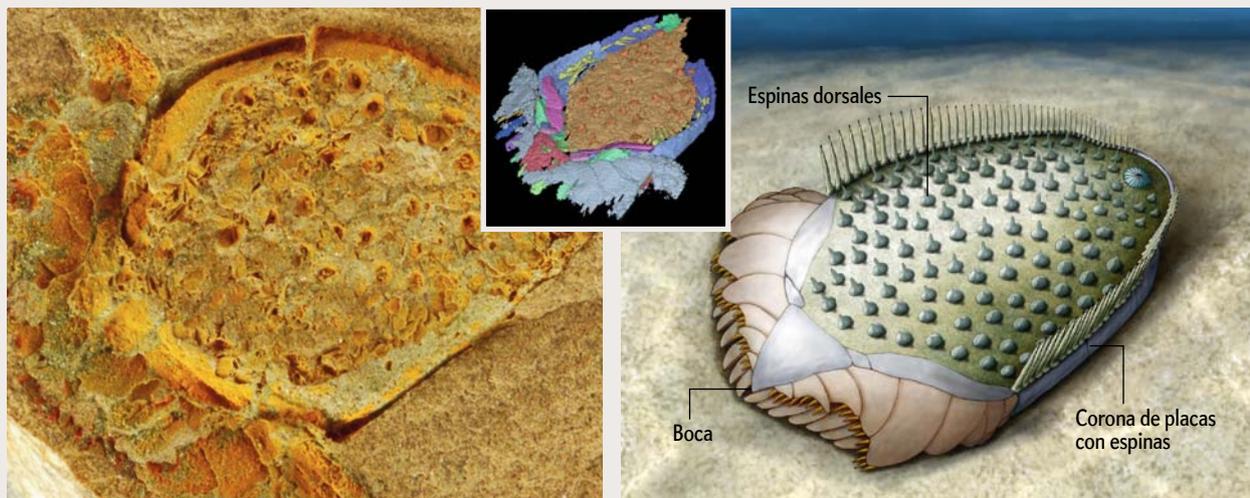
EQUINODERMOS ASIMÉTRICOS

Numerosos datos indican que la siguiente fase en la evolución de los equinodermos fue el desarrollo de un plan corporal asimétrico. Pero antes de llegar a esta conclusión, los paleontólogos han debatido durante décadas sobre el significado de unos extraños equinodermos conocidos con el nombre genérico de carpoideos u homalozoos. Sus fósiles son totalmente asimétricos y la interpretación sobre su origen ha despertado una fuerte controversia.

Los primeros carpoideos fueron descritos a finales de los años cincuenta del siglo XIX por el paleontólogo canadiense Elkanah Billings y el geólogo francés Joachim Barrande. Inicialmente se pensó que debían incluirse en un grupo extinto de equinodermos, los cistoideos. Conforme aparecieron más fósiles, empezó a pensarse que estos animales eran únicos y diferentes de todo lo conocido hasta la fecha. Muchos investigadores de principios

Dos fósiles que esclarecen la evolución de los equinodermos

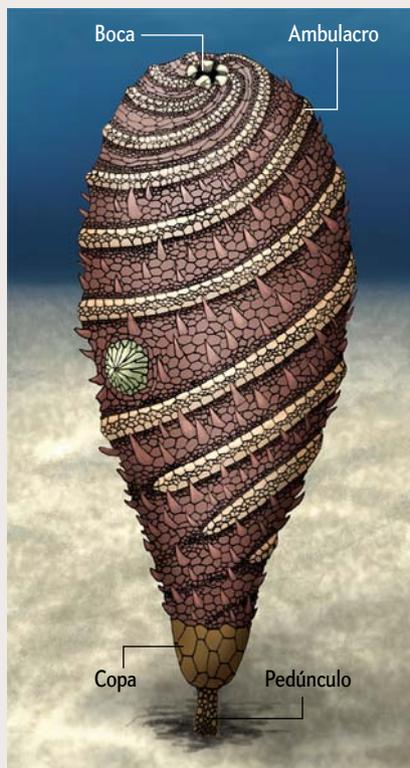
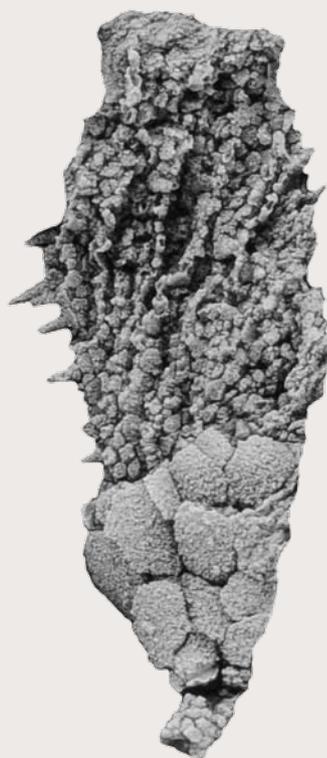
Los fósiles *Ctenoimbricata* y *Helicocystis*, descubiertos por el autor y sus colaboradores en España y Marruecos, respectivamente, se han convertido en piezas clave para la reconstrucción de la historia evolutiva de los equinodermos. La descripción de su anatomía ha ofrecido pruebas reveladoras sobre la evolución de la simetría corporal del grupo, una transformación que conllevó cambios en la interacción de los animales con el entorno y, en especial, en su estrategia alimentaria. Abajo se muestran los fósiles de ambos equinodermos (*izquierda*) y la reconstrucción artística que se ha hecho de ellos (*derecha*).



Ctenoimbricata

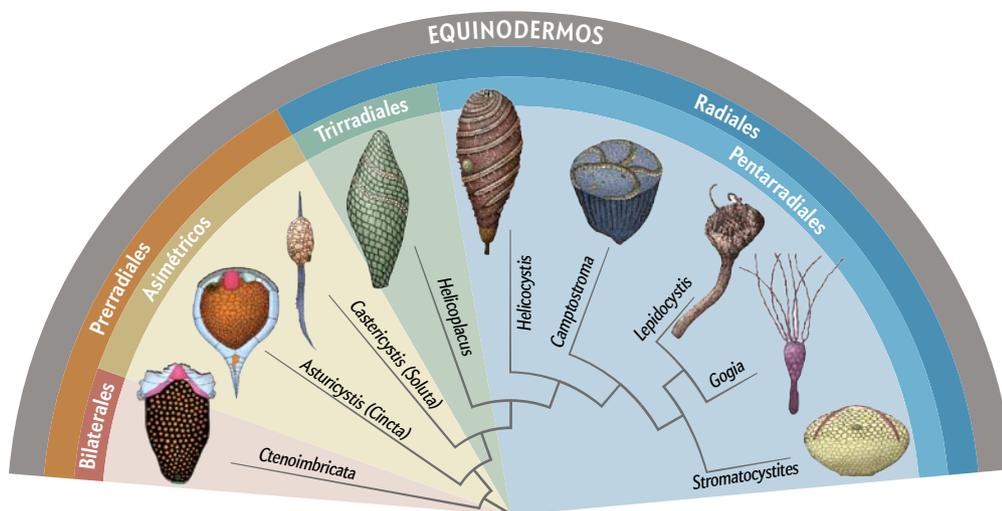
Posee simetría bilateral. Su cuerpo, aplanado, se halla rodeado por un anillo de placas calcíticas en forma de corona, sobre el cual aparece una línea de espinas defensivas. La parte dorsal está cubierta también por pequeñas espinas. Seguramente tenía poca capacidad

de movimiento, ya que carece de apéndices locomotores. La microtomografía computarizada (*inserto*) revela la posición anterior de la boca y permite deducir que presentaba alimentación detritívora (basada en los detritos del fondo marino).



Helicocystis

Tiene forma espiral y un plan corporal pentarradiado. La boca se sitúa en la parte superior del cuerpo y de ella irradian cinco estructuras alimentarias, o ambulacros, que constituyen otro de los rasgos distintivos de los equinodermos. Una de las características más relevantes es la zona inferior en forma de copa, que alberga parte de los órganos. Desde esta copa se prolonga un pequeño pedúnculo cuya función era mantener al organismo anclado sobre el fondo marino. Esta anatomía hace pensar que presentaba una alimentación suspensívora (basada en la filtración del agua marina), que le permitiría explotar los recursos alimentarios a profundidades mucho más variadas que *Ctenoimbricata*.



ÁRBOL EVOLUTIVO DE LOS PRIMEROS EQUINODERMOS. Los hallazgos fósiles realizados por el autor y sus colaboradores, en especial de *Ctenoimbricata* y *Helicocystis*, han ayudado a establecer las relaciones evolutivas entre los distintos grupos de equinodermos extintos. Se ha propuesto así que las primeras formas, con simetría bilateral, se hallan en la base del árbol, mientras que las más avanzadas exhibían simetría pentarradial, con formas asimétricas y trirradiales intermedias.

del siglo xx los consideraron grupos de equinodermos primitivos que precedieron a los equinodermos radiales, visión que fue reflejada en la edición del año 1968 del *Treatise on invertebrate paleontology* («Tratado de paleontología de los invertebrados»), la biblia de los paleontólogos de invertebrados publicada por la Sociedad Geológica de América desde 1953.

Hacia la misma fecha, se formuló una hipótesis alternativa que causó un tremendo impacto en la comunidad científica. El paleontólogo británico Richard Jefferies, del Museo de Historia Natural de Londres, publicó una serie de trabajos sobre los estilóforos, un grupo de carpoideos. Basándose en un estudio anterior del zoólogo sueco Torsten Gislén, descubrió una serie de semejanzas entre los carpoideos y los cordados que le llevaron a proponer que los carpoideos eran ancestros directos de estos. Si ello resultara cierto, nuestros antepasados más remotos tuvieron un esqueleto de calcita y fueron asimétricos.

Una tercera hipótesis, mucho más reciente, ha planteado que los carpoideos fue un grupo de equinodermos muy modificado (derivado) que perdió su condición radial.

En la actualidad, y gracias al hallazgo de nuevos fósiles, sabemos que los carpoideos representan diferentes linajes de equinodermos que en ocasiones poco tienen que ver unos con otros. En concreto, dos grupos de carpoideos, denominados Cincta y Soluta nos ayudan a completar la historia evolutiva de los equinodermos. Ambos representan el paso intermedio entre los equinodermos bilaterales y los primeros que presentaron simetría radial. Los cincta poseían un cuerpo aplanado, rodeado por un anillo de placas calcíticas rectangulares y la boca alojada en la parte derecha frontal del anillo. Los solutos, muy asimétricos, poseían un cuerpo globoso formado por múltiples placas, un único apéndice anterior dedicado a la alimentación (brazo) y otro posterior relacionado con la locomoción y la estabilización sobre el sustrato (véase el recuadro «Equinodermos de ayer y de hoy»).

EL ORIGEN DE LA SIMETRÍA PENTÁMERA

El segundo fósil importante al que me refería más arriba y que ha ayudado de forma destacada a construir el puzzle de la evolución de los equinodermos fue hallado en las montañas del Anti-Atlas en Marruecos, durante una expedición que realicé en 2011 junto con Andrew Smith, del Museo de Historia Natural de Londres. Se trata de una zona excepcional para el

estudio del Cámbrico, ya que proporciona grandes extensiones de roca de esta edad, sin apenas vegetación que cubra los afloramientos; los fósiles son muy comunes y se hallan muy bien conservados.

Cerca de un pequeño oasis en una villa llamada Tarhia, en la formación rocosa Jbel Wawrmast, descubrimos unos fósiles únicos que denominamos *Helicocystis* por su forma helicoidal. Con una longitud de apenas unos pocos centímetros, lo que más llamaba la atención era su forma espiral. De nuevo, no se conocía nada parecido, a excepción de unos fósiles hallados en Norteamérica hace más de medio siglo y que se denominan helicoplacoideos.

Un aspecto notable de *Helicocystis* es que su cuerpo se hallaba dividido en cinco partes o radios, como los equinodermos actuales; además, igual que los crinoideos, vivía fijo al sustrato mediante un pedúnculo y se alimentaba filtrando las partículas en suspensión del agua marina.

Pero el paso de la fase asimétrica a la pentarradial no fue directo. Así lo indican los fósiles de los helicoplacoideos, que son helicoidales pero su cuerpo solo presenta tres radios, no cinco como *Helicocystis*. Además, su boca se halla en posición lateral, no superior, y carecen de un pedúnculo bien desarrollado. Al parecer, los helicoplacoideos representan un paso intermedio entre los equinodermos asimétricos y los propiamente pentarradiales. Algunos investigadores han interpretado que la boca situada en la parte lateral del cuerpo está migrando hacia la parte superior, tal y como ocurre en el desarrollo de las larvas de los equinodermos actuales.

AUGE Y DECLIVE DE LOS EQUINODERMOS

Si bien la adquisición de la simetría pentámera fue el hito más notable en la evolución de los equinodermos, todavía se sabe muy poco sobre qué motivó su aparición. Todos los grupos actuales son pentarradiales (aunque algunos adquirieron la bilateralidad de modo secundario, como los erizos de mar irregulares), y también la mayoría de los grupos fósiles. Los equinodermos pentámeros dominaron los mares a partir del Cámbrico, lo que demuestra el gran éxito evolutivo de este plan corporal. Algunos autores proponen que la simetría pentámera otorgó ventajas evolutivas muy notables a los equinodermos al permitirles interactuar con el medio marino en todas direcciones sin necesidad de girar el cuerpo. Asimismo, los equinodermos radiales presentaban principalmente una alimentación suspensívora

que les permitía explotar recursos a distintas profundidades, mientras que en las formas prerradiales (asimétricas y bilaterales) predominaba la alimentación detritívora, más limitada al fondo marino.

Los paleontólogos conocemos, gracias al estudio de los fósiles, que las extinciones acontecidas durante el pasado han desempeñado una función fundamental en la evolución de los organismos, porque han mermado su diversidad pero también han ofrecido nuevas oportunidades al permitir que grupos oportunistas aprovecharan la existencia de nichos vacíos para expandirse y diversificarse.

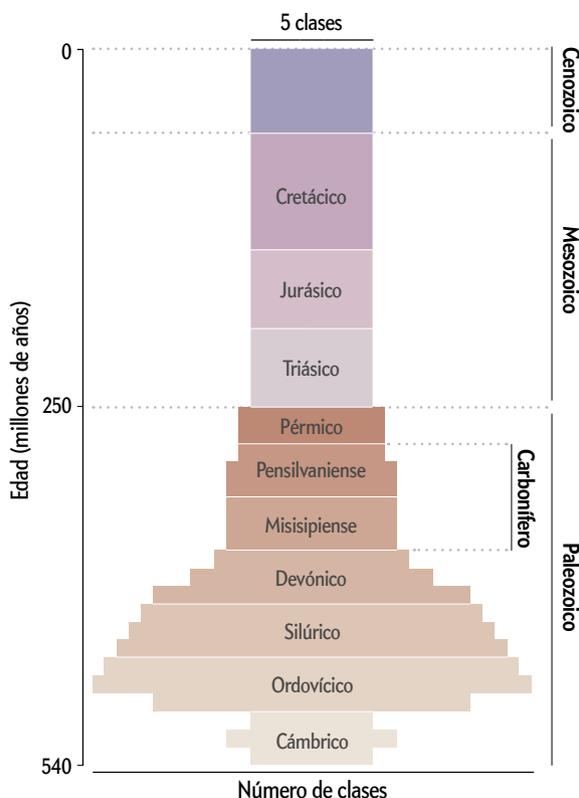
Las extinciones ocurridas durante el Paleozoico modelaron en gran medida la diversidad de los equinodermos. Durante el Cámbrico, el tipo de alimentación más común entre ellos era la detritívora, y numerosos grupos bilaterales y asimétricos se nutrían de partículas orgánicas en la interfase agua-sedimento. Los primeros equinodermos radiales ya evolucionaron hacia un nuevo tipo de alimentación, la filtradora, y captaban partículas en suspensión de la columna de agua. Estos primeros organismos radiales, que vivieron en aguas tranquilas, presentaban un tamaño muy reducido. Su cuerpo se elevaba sobre el sustrato gracias a la presencia de un pequeño pedúnculo formado primero por placas irregulares y después por anillos (columnares).

A finales del Cámbrico varios factores, entre ellos la aparición de nuevos hábitats en las zonas marinas someras, favorecieron la migración de un gran número de equinodermos radiales a estas zonas. Ello les permitió expandirse por diferentes regiones geográficas y diversificarse con gran rapidez. Sin embargo las formas prerradiales, que se alimentaban en la interfase agua-sedimento, casi desaparecieron, seguramente por la competencia que establecieron con ellos otros grupos mucho más eficientes y con mayor capacidad de movimiento. Mientras que los primeros equinodermos radiales eran de tamaño muy reducido, apenas un par de centímetros, sus descendientes poscámbricos llegaron a alcanzar varios metros de longitud y fueron capaces de filtrar las partículas sedimentarias a diferentes alturas.

A finales del Ordovícico otra gran extinción, esta vez producida por un gran cambio climático que desembocó en una gran glaciación, también acabó con una parte importante de las especies de equinodermos. Esta vez afectó sobre todo a las formas que se desarrollaban en arrecifes poco profundos y que se habían expandido gracias a un calentamiento global. La extinción hizo desaparecer estos arrecifes y mucha de su fauna, incluidos varios grupos de equinodermos.

Finalmente, la extinción más devastadora de todas, ocurrida a finales del Pérmico y que terminó con el 96 por ciento de la fauna marina mundial, culminó con la desaparición de gran parte de los equinodermos típicos del Paleozoico. En la actualidad, observamos solo una pequeña parte de esa diversidad del pasado. De los casi veinte grandes grupos (clases) que llegaron a existir durante el Ordovícico, únicamente cinco perduran hoy en nuestros mares.

La próxima vez que contemplemos una estrella o erizo de mar en la playa, quizá recordemos que su forma tan peculiar es el resultado de más de 500 millones de años de evolución. Su simetría pentámera, tan familiar para todos, es consecuencia de una compleja transformación de un cuerpo originariamente bilateral, como el nuestro. 



LA DIVERSIDAD DE EQUINODERMOS ha experimentado cambios profundos a lo largo del tiempo. En este gráfico se muestra cómo ha variado el número de clases a través de las etapas geológicas. Mientras que a finales del Cámbrico se produjo una expansión y diversificación de formas, las extinciones del Ordovícico y del Pérmico terminaron con la mayoría de los grupos y solo se conservaron los de simetría pentámera.

EL AUTOR

Samuel Zamora es paleontólogo del Museo Geominero del Instituto Geológico y Minero de España y, desde 2013, investigador asociado de la Institución Smithsonian en Washington D.C. Su trabajo se centra en los equinodermos del Paleozoico y ha descrito más de 40 especies fósiles nuevas.

PARA SABER MÁS

Paleogenomic of echinoderms. David J. Bottjer et al. en *Science*, vol. 314, págs. 956-960, 2006.

Equinodermos del Cámbrico de España: Situación actual de las investigaciones y perspectivas futuras. S. Zamora en *Estudios Geológicos*, vol. 67, n.º 1, págs. 59-81, 2011.

Plated Cambrian bilaterians reveal the earliest stages of echinoderm evolution. S. Zamora, I. A. Rahman y A. B. Smith en *PLOS ONE*, vol. 7, n.º 6, 2012.

Cambrian spiral-plated echinoderms from Gondwana capture the beginnings of pentarradiality. A. B. Smith y S. Zamora en *Proceedings of The Royal Society B*, vol. 280: 20131197, 2013. [dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.1197](https://doi.org/10.1098/rspb.2013.1197)

Progress in echinoderm palaeobiology. Dirigido por S. Zamora e I. Rábano. Cuadernos del Museo Geominero n.º 19. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid, 2015.

Página web del Proyecto Murero: wzar.unizar.es/murero

EN NUESTRO ARCHIVO

La edad de oro de la evolución animal. Jeffrey S. Levinton en *lyC*, enero de 1993.

Orígenes de la complejidad animal. David J. Bottjer, en este mismo número.

Desarrollo embrionario y evolución. K. E. Willmore, en este mismo número.

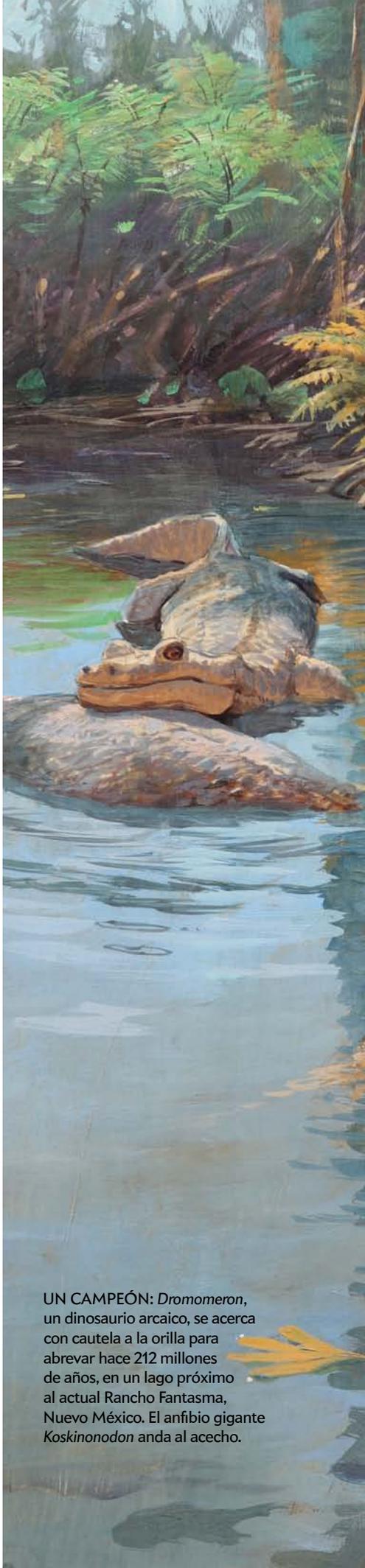
LOS PRIMEROS ANIMALES

EL INESPERADO TRIUNFO DE LOS DINOSAURIOS

Nuevos fósiles y análisis
desbaratan la visión ortodoxa
de cómo llegaron
a dominar la Tierra

Stephen Brusatte

Ilustración de James Gurney



UN CAMPEÓN: *Dromomeron*, un dinosaurio arcaico, se acerca con cautela a la orilla para abreviar hace 212 millones de años, en un lago próximo al actual Rancho Fantasma, Nuevo México. El anfibio gigante *Koskinonodon* anda al acecho.



M

I AMOR POR LOS FÓSILES NACIÓ DURANTE LA ADOLESCENCIA, EN EL CAMBIO de milenio, justo en el momento en que el Museo Field de Chicago desmontaba su esqueleto de *Brachiosaurus* para emplazar un *Tyrannosaurus rex*. Sustituía así un dinosaurio emblemático por otro. Aquel herbívoro colosal, con un peso superior al de diez elefantes y un cuello arqueado que sobresalía por encima de la galería de la segunda planta cedía su lugar al depredador más temible de todos los tiempos, una bestia tan grande como un autobús con una dentadura que hacía añicos los huesos de sus presas.

Esos son los dinosaurios que desataron mi imaginación mientras crecía a 120 kilómetros de Chicago, entre maizales y campos de frijoles en el medio oeste de Estados Unidos. Acudí a visitarlos tantas veces como pude convencer a mis padres de que tomaran el volante para recorrer el trayecto. Me cautivaba alzar la vista ante aquellos esqueletos: el tamaño, la fuerza, aquel cuerpo tan distinto de cualquier animal viviente. No era de extrañar que dominasen la Tierra durante más de 150 millones años.

Pero ¿cómo alcanzaron la hegemonía? Esa pregunta no me la formulé en aquellos años en que gestaba mi vocación. De igual manera que me costaba imaginar que mis padres hubiesen sido niños alguna vez, suponía que los dinosaurios habían surgido como por arte de magia en el pasado remoto, ya como gigantes de cuello largo y feroz dentadura. Entonces lo ignoraba, pero esa idea no difería mucho de la mantenida por la mayoría de los científicos durante gran parte del siglo XX: eran singulares, veloces y ágiles, provistos de un metabolismo que les permitió superar sin dificultad y con rapidez a todos los rivales y extender su dominio por el planeta.

Nada habría cambiado si en los últimos 15 años no se hubieran sucedido gran número de descubrimientos paleontológicos, no hubieran visto la luz nuevos estudios sobre el ambiente en el que vivieron los primeros dinosaurios, y no se hubieran aplicado métodos innovadores al trazado de los árboles genealógicos y de los cambios evolutivos, avances que han desmantelado la visión clásica. Gracias a todas esas aportaciones, la nueva hipótesis resulta bastante distinta: surgidos de modo gradual, durante los primeros 30 millones de años, su presencia quedó limitada a ciertas regiones del globo al ser superados por otros animales. Solo dos golpes de suerte allanaron el camino hacia su hegemonía.

ORÍGENES HUMILDES

A semejanza de otras formas de vida prósperas, los dinosaurios nacieron de la catástrofe. Hace unos 252 millones de años, en las postrimerías del período Pérmico, una gran masa de magma comenzó a rugir bajo la actual Siberia. En la superficie, la fauna, un conjunto exótico de grandes anfibios, reptiles de piel rugosa y carnívoros precursores de los mamíferos, medraba ignorante

de la devastación inminente. Corrientes de roca líquida ascendieron serpenteando a través del manto y de la corteza hasta aflorar por grietas de más de un kilómetro y medio de ancho. Durante cientos de miles, quizá millones de años, las erupciones arrojaron calor, cenizas, gases y suficiente lava como para cubrir varios millones de kilómetros cuadrados de Asia. La temperatura se disparó, los mares se acidificaron y los ecosistemas se derrumbaron: todo ello provocó la extinción del 95 por ciento de las formas de vida. Ha sido la peor extinción masiva de la historia terrestre. Pero un puñado de afortunados consiguió sobrevivir hasta el siguiente período geológico, el Triásico. A medida que los volcanes se apaciguaban y los ecosistemas se estabilizaban, hallaron ante sí un mundo casi vacío de competidores. Entre ellos, varios anfibios y reptiles menudos se diversificaron a medida que las condiciones mejoraron: son los antepasados de los mamíferos, lagartos, tortugas, salamandras y ranas actuales.

Los paleontólogos los conocen gracias a las impresiones de huellas que dejaron en los sedimentos de las orillas de ríos y lagos y que hoy han quedado expuestas en la sierra de Santa Cruz, Polonia. Durante más de 20 años, Grzegorz Niedźwiedzki, criado en esa región y ahora paleontólogo en la Universidad de Uppsala, ha estudiado con afán esas pistas fósiles; en alguna ocasión, acompañado por mí. En 2005, mientras exploraba a lo largo de un arroyuelo lleno de zarzas, cerca del pueblo de Stryczowice, descubrió unas huellas inusuales que no parecían pertenecer a ningún anfibio o reptil común. Las extrañas impresiones tenían las dimensiones de la zarpa de un gato y formaban dos hileras estrechas en las cuales las marcas de las extremidades delanteras precedían a las huellas ligeramente más grandes de las traseras. En las primeras se distinguían cinco dedos y, en las segundas, tres dedos centrales largos flanqueados por dos pequeñas protuberancias, una a cada lado. Las pistas se atribuyeron a un nuevo género: *Prorotodactylus*. Lo único que conocemos de él son sus huellas, pues no se han hallado restos del esqueleto.

Prorotodactylus ronda los 250 millones de años de antigüedad, apenas uno o dos millones de años después de las erupciones que marcaron el final del Pérmico. La escasa distancia que separa las pisadas de ambos lados del cuerpo entre sí permite

EN SÍNTESIS

La visión arraigada sobre el origen de los dinosaurios sostiene que, gracias a su metabolismo y a su mayor velocidad, agilidad e inteligencia, desbancaron con rapidez a sus competidores hasta dominar el planeta.

Los nuevos descubrimientos y estudios paleontológicos han dado la vuelta a ese escenario, pues muestran que el linaje de los dinosaurios languideció durante millones de años antes de superar a sus rivales y alcanzar la hegemonía.



LAS HUELLAS FÓSILES de *Prorotodactylus* muestran que, hace unos 250 millones de años, los dinosauriomorfos, precursores de los dinosaurios, vagaban por la actual sierra de la Santa Cruz, Polonia.

clasificar a su artífice en un grupo especializado de reptiles surgió tras la extinción del Pérmico, el de los arcosaurios, cuyos integrantes adquirieron una postura erguida que les permitió correr más rápido, dar zancadas más largas y perseguir a sus presas con más agilidad. Que el autor de las pistas fuera un arcosaurio primitivo podría tener algún significado y ofrecer información sobre el origen de los dinosaurios. Casi desde el mismo momento de nacer, los arcosaurios se dividieron en dos grandes linajes que entablarían una suerte de carrera evolutiva durante el resto del Triásico: los pseudosuquios, de cuyo linaje descienden los cocodrilos; y los avemetatarsalianos, antepasados de los dinosaurios. Pero ¿a qué grupo pertenece *Prorotodactylus*?

Con el fin de averiguarlo, colaboré con Niedźwiedzki y Richard J. Butler, de la Universidad de Birmingham. El análisis de las huellas, publicado en 2011, reveló peculiaridades que las vinculaban con rasgos propios de las patas de los dinosaurios: la disposición digitígrada de los huesos, por la que solo los dedos tocan el suelo durante la marcha, y un pie muy estrecho con tres dedos principales. En suma, *Prorotodactylus* era un dinosauriomorfo: no un dinosaurio propiamente dicho, sino un miembro primitivo del subgrupo de los avemetatarsalianos, que engloba a los dinosaurios y a sus parientes afines. Los integrantes del grupo poseían colas largas, potente musculatura en el tren posterior y caderas con huesos adicionales que articulaban las extremidades posteriores con el tronco, lo que les permitió correr aún más deprisa que otros arcosaurios.

Aun así, los primeros dinosauriomorfos no eran temibles. Los restos fosilizados revelan la talla de un gato, con extremidades largas y delgadas. Y no eran abundantes, ya que menos del 5 por ciento de las huellas descubiertas en Stryczowice pertenecen a

Prorotodactylus, porcentaje que las de otros pequeños reptiles y anfibios e incluso otros arcosaurios superan con creces. No había llegado la hora de los dinosauriomorfos.

LOS PRIMEROS DINOSAURIOS

Durante los siguientes 10 o 15 millones de años los dinosauriomorfos prosiguieron su proceso de diversificación. El registro fósil de ese período muestra un número creciente de tipos de huellas en Polonia y, más tarde, en otros lugares del mundo. Las pistas aumentaron sus dimensiones y adquirieron mayor variedad de formas. Algunas ya no muestran impresiones de las extremidades anteriores, señal de que los animales que las dejaron caminaban únicamente con las posteriores. También empiezan a aparecer esqueletos. En ese momento, hace entre 240 y 230 millones de años, uno de los linajes de los dinosauriomorfos inició su transformación en verdaderos dinosaurios. Este cambio, que de radical solo tuvo el nombre, implicó solo pequeñas innovaciones anatómicas: una larga cresta ósea en la parte superior del brazo que facilitaba la inserción de músculos más voluminosos, apófisis con forma de pestaña en las vértebras cervicales para sostener unos ligamentos más fuertes, y, por último, una articulación perforada con forma de cavidad donde el hueso del muslo encajaba con la pelvis que confería más estabilidad a la postura erguida. Pequeños como eran, esos cambios marcaron el comienzo de algo realmente importante.

Los fósiles más antiguos de dinosaurios datan de hace unos 230 millones de años y proceden de ambientes muy diversos ubicados en el Parque Provincial de Ischigualasto, en Argentina. Hace décadas que se desentierren en ese yacimiento, cuyo pionero fue el legendario paleontólogo estadounidense Alfred Romer

Disputa familiar

en los años cincuenta, secundado por los argentinos Osvaldo Reig y José Bonaparte en los sesenta. En fecha más reciente, Paul Sereno, de la Universidad de Chicago, y Ricardo N. Martínez, de la Universidad Nacional de San Juan, han dirigido expediciones a Ischigualasto en los ochenta y noventa. Entre los especímenes figuran algunos pertenecientes a *Herrerasaurus*, *Eoraptor* y otros representantes de las tres grandes ramas de dinosaurios: los terópodos, carnívoros; los cuellilargos saurópodomorfos, herbívoros; y los ornitiscuios, picudos y herbívoros también.

Hacia la mitad del Triásico, entre 230 y 220 millones de años atrás, los tres grupos ya habían aparecido: todos se preparaban para engendrar sus célebres descendientes en un mundo que a duras penas reconoceríamos. Un único supercontinente llamado Pangea se extendía de polo a polo, rodeado por un océano llamado Panthalassa. No era un lugar acogedor. El planeta era mucho más cálido y, como Pangea se encontraba centrado en el ecuador, la mitad de la tierra firme era tórrida en verano, mientras que la otra mitad era más fría en invierno. Esas acusadas diferencias térmicas alimentaban violentos «megamonzones» que dividían Pangea en provincias ambientales caracterizadas por distintos grados de precipitación y de viento. La región ecuatorial era sofocante y bochornosa, flanqueada por desiertos subtropicales en ambos hemisferios. Las regiones de latitud media eran ligeramente más frescas, pero mucho más húmedas.

Herrerasaurus, *Eoraptor* y los otros dinosaurios de Ischigualasto habitaban en las latitudes medias, algo más hospitalarias. Lo mismo hacían sus semejantes de Brasil y la India, donde hace poco han tenido lugar importantes descubrimientos. Pero ¿qué sucedía en las demás regiones del supercontinente? ¿Fueron capaces los primeros dinosaurios de colonizar esas regiones inhóspitas, tal y como apunta la visión clásica? En 2009, meses después de nuestra primera expedición a Polonia, Butler y yo nos asociamos con Octávio Mateus, del Museo de Lourinhã, para comprobar esa hipótesis explorando unos depósitos geológicos pertenecientes al cinturón árido subtropical del hemisferio norte de Pangea, en el sur del Portugal actual. Esperábamos hallar fósiles de dinosaurios, pero en cambio descubrimos un gran cementerio con cientos de anfibios de la talla de un pequeño utilitario que asignamos a una especie nueva: *Metoposaurus algarvensis*. Estos señores de los lagos y ríos del Triásico habían sido víctimas de un cambio anormal en el caprichoso clima de Pangea que probablemente desecó los lagos. Volvimos más tarde para excavar el lecho de huesos y descubrimos fósiles de varios tipos de peces, reptiles del tamaño de un caniche y arcosaurios del linaje que condujo a los cocodrilos. Hasta hoy, no se ha desenterrado un solo fragmento de dinosaurio.

Probablemente nunca daremos con ellos. España, Marruecos y la costa atlántica de Norteamérica cuentan con magníficos yacimientos que albergan fósiles de ese período, de entre 230 y 220 millones de años, que evidencian la misma tónica que en Portugal: anfibios y reptiles por doquier, pero ni un dinosaurio. Todos se sitúan en las regiones áridas de Pangea e indican que durante los primeros años de su evolución los dinosaurios se diversificaron lentamente en las regiones templadas y húmedas, pero parece que fueron incapaces de colonizar los desiertos. Es un giro inesperado: lejos de ser los animales superiores que conquistaron toda Pangea desde su aparición, no soportaban el calor. Su distribución geográfica era más restringida y su dominio mucho más exiguo, pues trataban de sobrevivir en un mundo que aún se recuperaba de la gran extinción del final del Pérmico.

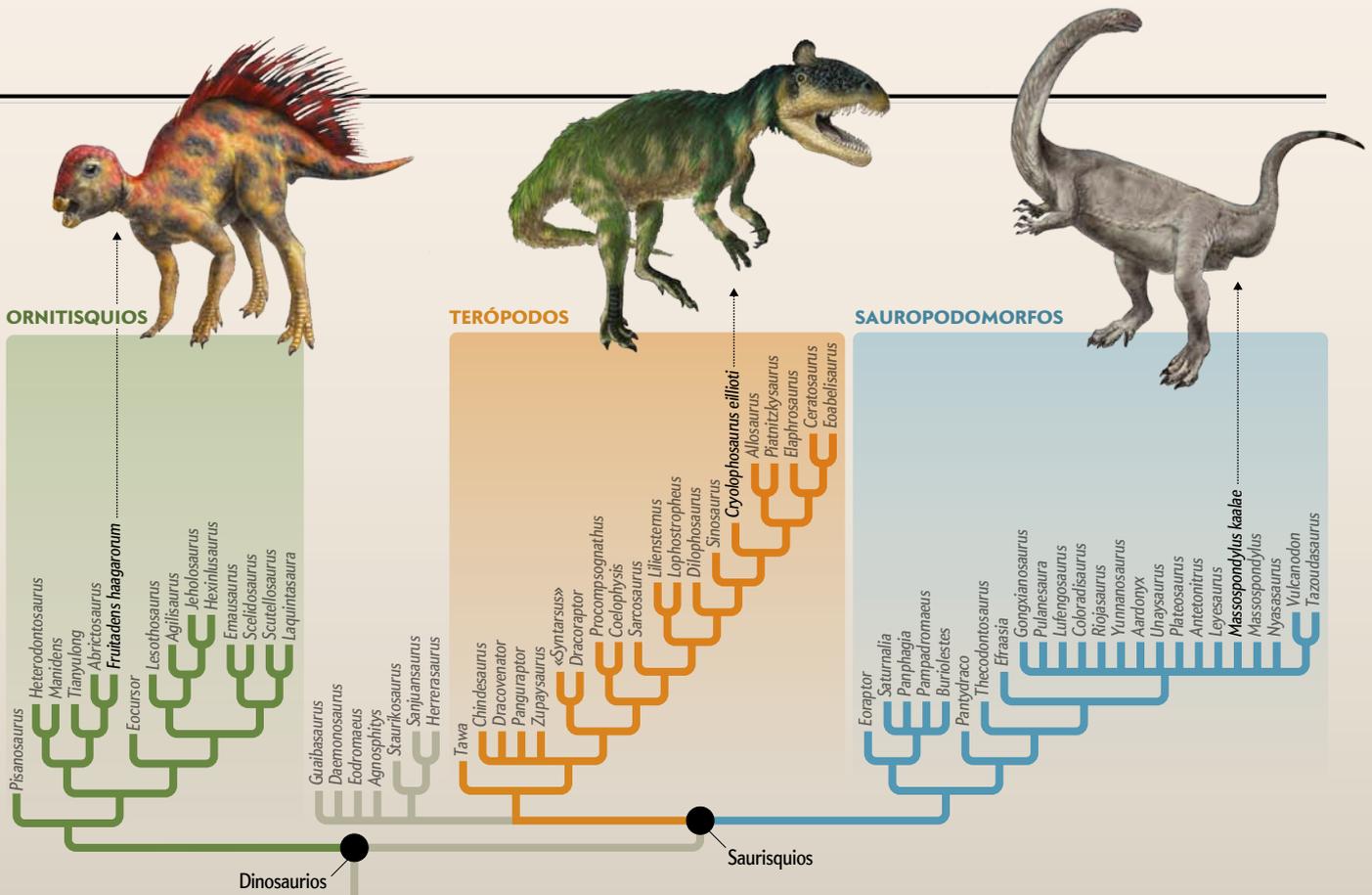
Entonces, justo cuando parecía que serían eternos segundos, la suerte cambió. Primero, los herbívoros dominantes en las

Tal vez el debate más candente que domina en la investigación sobre los dinosaurios versa sobre el lugar que ocupan en el árbol genealógico los terópodos, los saurópodomorfos y los ornitiscuios. En 1887, el paleontólogo británico Harry Govier Seeley examinó gran cantidad de restos fósiles de Europa y del oeste de EE.UU. y concluyó que los dinosaurios podían dividirse en dos grandes familias, según la anatomía de los huesos de la cadera. En los terópodos y los saurópodomorfos el hueso del pubis apunta hacia adelante, como en los lagartos actuales, así que los clasificó en el grupo de los saurisquios, que significa «pelvis de lagarto». En cambio, el pubis de los ornitiscuios se proyecta hacia atrás, como en las aves modernas, de ahí el nombre del grupo: los dotados con «pelvis de pájaro». Esa dicotomía persiste como la clasificación básica de los dinosaurios que todos los expertos aprendimos como estudiantes de paleontología.

Sin embargo, este esquema podría ser incorrecto. En un estudio demoleador publicado en *Nature* a principios de 2017, el doctorando de la Universidad de Cambridge Matthew Baron y sus colaboradores presentaron una nueva genealogía fundamentada en un análisis de datos muy extenso que abarcaba dinosaurios primitivos y sus rasgos anatómicos. Su árbol reúne a terópodos y ornitiscuios en el nuevo grupo de los ornitoscélidos, mientras que los saurópodomorfos quedan en una rama aparte. En lugar de saurisquios y ornitiscuios, la nueva dicotomía de los dinosaurios consistiría en ornitoscélidos y saurópodomorfos.

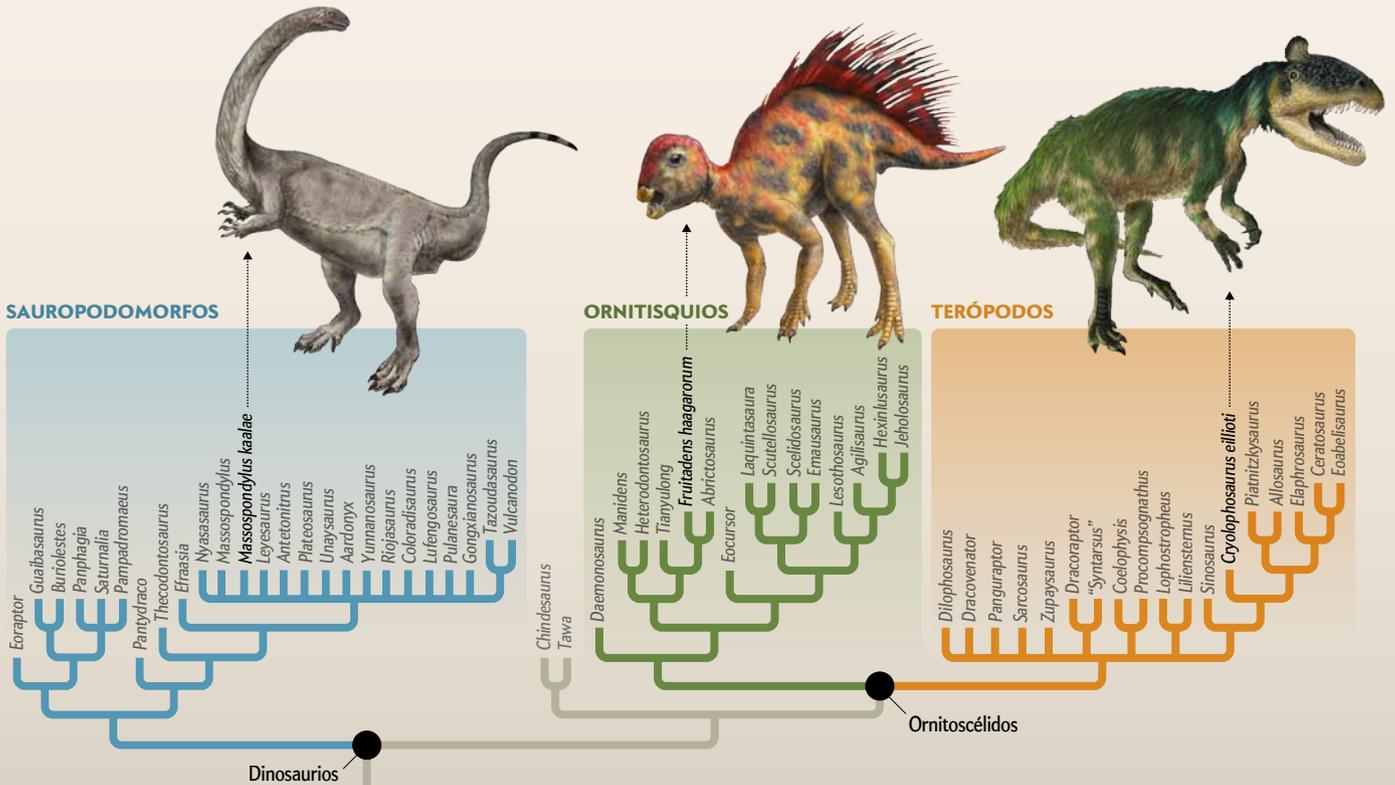
O quizá no. Poco después de que se publicara el estudio de Baron, contactó conmigo mi colega brasileño Max C. Langer, que durante la última década ha descrito gran cantidad de nuevos dinosaurios del Triásico y ha estudiado dinosaurios de ese país, entre ellos a *Ixalerpeton* (un precursor de los dinosaurios muy similar a *Protodactylus*, el autor de las huellas de Polonia) y *Saturnalia* (un protosaurópodomorfo del tamaño de un perro). Dudaba de la nueva genealogía y reuní a un nutrido equipo de expertos en dinosaurios arcaicos para examinar minuciosamente los datos de Baron. Langer me pidió que me sumara, a raíz de mis estudios sobre las huellas de Polonia y otros fósiles notables del Triásico. Durante un mes revisamos los datos y descubrimos discrepancias en la forma en que el equipo de Langer había tratado ciertas características. Tras modificar los datos con nuestras correcciones volvimos a ejecutar el análisis. El árbol genealógico resultante volvió a situar a los saurisquios y los ornitiscuios, si bien las pruebas estadísticas no mostraron que esa disposición fuese sustancialmente mejor que el esquema de ornitoscélidos y saurópodomorfos de Baron y su equipo. Publicamos esos resultados en *Nature* en otoño de 2017.

Esa ambigüedad denota que los paleontólogos no estamos seguros de la forma básica del árbol de los dinosaurios. Parece que los últimos descubrimientos acaecidos en Argentina, Brasil, Polonia y otros lugares en los últimos 15 años han enturbiado la imagen. Ahora sabemos que los primeros miembros de los tres grandes linajes de dinosaurios eran notablemente similares en tamaño y anatomía, lo que dificulta trazar los vínculos. Quizá la próxima generación de paleontólogos pueda resolver el rompecabezas, probablemente de la forma en que se suelen zanjar esas controversias en nuestra disciplina: con nuevos fósiles.



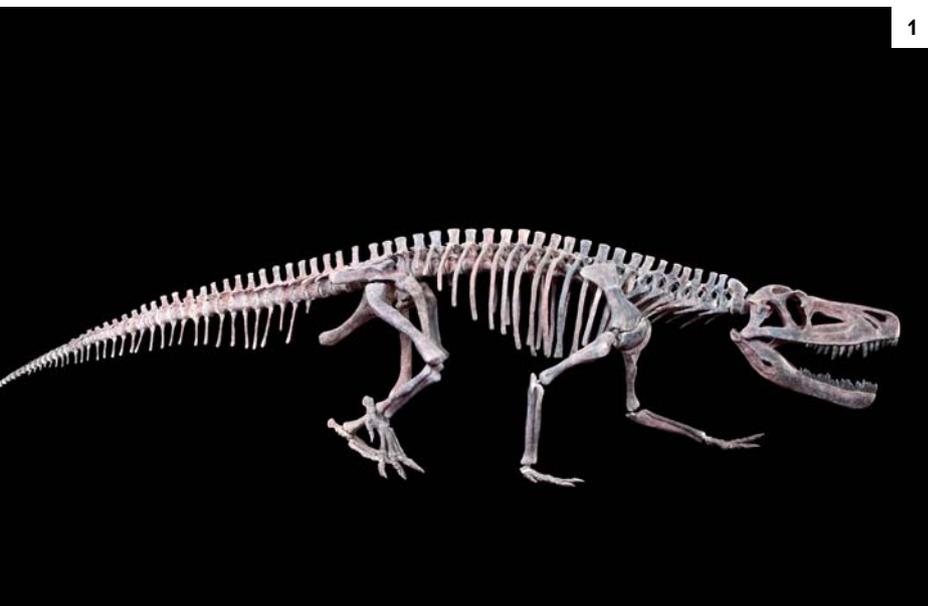
Esquema clásico

Durante mucho tiempo los paleontólogos han dividido los dinosaurios en ornitiscuos, de pelvis similar a la de los pájaros, y en saurisquios, con pelvis similar a la de los lagartos, que engloban los terópodos y los sauropodomorfos.



Hipótesis nueva

Un estudio reciente sobre las características de los dinosaurios concluye que los terópodos y los ornitiscuos conformarían el grupo de los ornitoscélicos y sitúa a los sauropodomorfos en una rama separada.



1



2

DURA COMPETENCIA: durante gran parte del Triásico, los dinosaurios fueron un grupo marginal, eclipsado por los antepasados de los cocodrilos, como *Saurosuchus* (1), y por anfibios gigantes, como *Metoposaurus* (2).

regiones húmedas (el grupo reptiliano de los rincosaurios y unos parientes arcaicos de los mamíferos, los dicinodontes) entraron en declive y desaparecieron de algunas regiones por razones desconocidas. Esa extinción, hace entre 225 y 215 millones de años, supuso una oportunidad para que los sauropodomorfos herbívoros reclamaran su nicho ecológico, como *Saturnalia* (del tamaño de un perro y cuello ligeramente alargado). En poco tiempo, esos saurópodos primitivos se convirtieron en los herbívoros dominantes en las regiones húmedas de ambos hemisferios. Y segundo, hace unos 215 millones de años, los dinosaurios pudieron dispersarse por los desiertos del hemisferio norte. Probablemente, cambios en los monzones y en la concentración atmosférica de CO₂ redujeron el contraste entre las regiones húmedas y áridas, lo que facilitó la migración de los dinosaurios.

Aun así, el camino por recorrer era largo. El mejor registro fósil de esos primeros dinosaurios desérticos procede de zonas que hoy vuelven a ser desiertos, en las rojizas tierras baldías del suroeste de EE.UU. Hace más de una década que un equipo de jóvenes investigadores excava metódicamente la cantera Hayden, un rico enclave fosilífero cerca de donde la artista Georgia O'Keeffe tenía su amado retiro de Rancho Fantasma, en Nuevo México. Randall Irmis, de la Universidad de Utah, Sterling Nesbitt, de Virginia Tech, Nathan Smith, del Museo de Historia Natural del Condado de Los Ángeles, Alan Turner, de la Universidad Stony Brook, y Jessica Whiteside, de la Universidad de Southampton, han descubierto una soberbia colección de esqueletos: anfibios monstruosos afines al *Metoposaurus* luso, parientes arcaicos de los cocodrilos y multitud de curiosos reptiles acuáticos y arborícolas. ¿Hay dinosaurios en la cantera? Sí, pero son minoría: solo algunos terópodos carnívoros, representados por contados especímenes. Ni rastro de grandes herbívoros, esos titanes cuellilargos tan comunes en las zonas húmedas, ni de los antepasados ornitisquios de *Triceratops*. El equipo argumentó que, una vez más, la escasez era consecuencia del clima: esos desiertos eran ambientes inestables con temperaturas y lluvias fluctuantes, asolados por incendios durante una parte del año y tormentas torrenciales durante la otra. La vegetación no podía crear comunidades estables que constituyeran una despena

fiable para los herbívoros. En suma, al cabo de 20 millones de años de su aparición, y pese a haber asumido el papel de grandes herbívoros en los ecosistemas húmedos e iniciado la colonización de los desiertos tropicales, los dinosaurios distaban de ser hegemónicos.

COMPETICIÓN DE COCODRILOS

No importa qué parte del Triásico se examine, desde la aparición de los primeros dinosaurios, hace 230 millones de años, hasta el final del período, 29 millones de años después, la historia es la misma. Solo algunos dinosaurios pudieron habitar ciertas regiones, y dondequiera que lo hicieran, en los bosques húmedos o en los desiertos, siempre estuvieron rodeados por una fauna más extensa, abundante y diversa. Por ejemplo, en Ischigualasto, los dinosaurios más antiguos constituían solo entre el 10 y el 20 por ciento de la fauna. Algo similar ocurre en Brasil y, millones de años después, en la cantera Hayden. En todos esos ejemplos, eran ampliamente superados en número por antepasados de los mamíferos, anfibios gigantes y reptiles extraños.

Pero, por encima de todo, los dinosaurios del Triásico estaban siendo superados por unos parientes cercanos llamados pseudosuquios, el grupo de los arcosaurios del que descienden los cocodrilos. En Ischigualasto, un arcosaurio de ese linaje, *Saurosuchus*, de fauces temibles, ocupaba la cúspide de la pirámide alimentaria. En la cantera Hayden vivieron numerosos pseudosuquios: unos eran semiacuáticos y estaban dotados de hocicos prominentes; otros eran acorazados y herbívoros; incluso había algunos desdentados que corrían sobre sus patas traseras y tenían un parecido sorprendente con ciertos terópodos coetáneos.

Muchos de esos fósiles salieron a la luz durante mis años de máster, a finales de la década de 2000: semejante patrón me pareció peculiar. En aquel momento, mientras seguía con interés la avalancha de nuevos hallazgos, empecé a leer estudios clásicos de paleontólogos eminentes, como Robert Bakker y Alan Charig, donde argumentaban vehementemente que los dinosaurios estaban tan perfectamente adaptados, eran tan veloces, vigorosos e inteligentes, que en poco tiempo desbancaron a sus primos cocodrilos y a los demás competidores del Triásico. Pero esa

idea no parecía concordar con el registro fósil. ¿Habría algún modo de comprobarlo?

Después de empaparme de la bibliografía sobre estadística, descubrí que, dos décadas antes, unos paleontólogos que estudiaban animales invertebrados habían ideado un método para medir la diversidad anatómica en un grupo zoológico, método que había sido ignorado por los investigadores de dinosaurios. El parámetro se llama disparidad morfológica. Si se pudiese determinar la disparidad de los dinosaurios y los pseudosquios durante el Triásico, podría saber si adquirieron o perdieron diversidad y con qué velocidad, e inferir de ello si alcanzaron el éxito de forma gradual o abrupta, y si un grupo aventajaba al otro.

En colaboración con Michael Benton, Marcello Ruta y Graeme Lloyd, mis supervisores en la Universidad de Bristol, reuní un gran conjunto de datos de dinosaurios y pseudosquios del Triásico y evalué más de 400 características de su anatomía. Cuando sometimos los datos al análisis estadístico, hallamos un resultado sorprendente que publicamos en 2008 en *Science*. A lo largo del Triásico, los pseudosquios mostraron una diversidad anatómica sustancialmente mayor que los dinosaurios, de lo cual se deduce que presentaban una alimentación y comportamientos más variados. Ambos grupos se diversificaron a lo largo del período, pero los pseudosquios siempre aventajaron a los dinosaurios. En contra del postulado clásico, que encumbraba a estos frente a unos rivales netamente inferiores, en realidad estuvieron perdiendo la batalla frente a los primeros durante gran parte de su larga coexistencia.

CARPE DIEM

El análisis estadístico nos llevó a una conclusión iconoclasta: los primeros dinosaurios no destacaron por nada en especial, al menos si los comparamos con la variada fauna que vagaba a su lado durante el Triásico. Si fuera posible viajar al pasado para observar Pangea, seguramente llegaríamos a la conclusión de que eran bastante marginales. Y si hubiésemos jugado a las apuestas con el grupo zoológico que adquiriría tallas colosales y dominaría el planeta, lo más seguro es que hubiésemos apostado por otro, probablemente por los tan diversos pseudosquios. Pero, por supuesto, sabemos que fueron ellos los que ganaron la partida y que hoy perviven bajo la forma de 10.000 especies de aves. En cambio, apenas dos docenas de cocodrilos sobreviven en nuestros días.

¿Cómo es posible que los dinosaurios arrebatasen la corona a ese linaje antecesor de los cocodrilos? El factor decisivo parece haber sido otro golpe de suerte que ninguno pudo controlar. A finales del Triásico, los movimientos tectónicos estiraron Pangea desde el este y el oeste y acabaron desgarrando el supercontinente. Hoy en día, el océano Atlántico llena la brecha, pero entonces se abrió una enorme grieta por donde manó el magma. Por espacio de más de medio millón de años, coladas gigantescas de lava cubrieron gran parte del centro de Pangea, de modo muy similar a como lo hicieron las cataclísmicas erupciones que cerraron el Pérmico 50 millones de años antes. De ese modo, al final del Triásico sobrevino otra extinción masiva. Los arcosaurios del linaje de los cocodrilos fueron diezmados y solo sobrevivieron un puñado de especies: los antepasados de los cocodrilos y los caimanes actuales.

En cambio, parece que los dinosaurios apenas notaron ese baño de fuego y azufre. Todos sus grandes grupos, los terópodos, los sauropodomorfos y los ornitisquios, sobrevivieron para emprender el siguiente período geológico, el Jurásico. Aunque

SI TE INTERESA ESTE TEMA...

Descubre *Dinosaurios*, nuestro monográfico digital (en PDF) que ahonda en el origen y la evolución de estos grandes reptiles del pasado.



www.investigacionciencia.es/revistas/especial

el mundo se había convertido en un infierno, prosperaron y de alguna manera sacaron rédito del caos desatado a su alrededor. Nos podemos preguntar si algún rasgo especial les otorgó ventaja sobre los pseudosquios, o si simplemente fueron más afortunados y escaparon indemnes del cataclismo por puro azar, cuando tantos otros perecieron. Me gustaría tener una respuesta, pero ese enigma es algo que deberá resolver la próxima generación de paleontólogos.

Cualquiera que sea la razón por la que los dinosaurios sobrevivieron a la catástrofe, es fácil vislumbrar las consecuencias. Una vez que superaron los escollos y se zafaron del yugo impuesto por sus rivales los pseudosquios, pudieron prosperar durante el Jurásico. Ganaron en diversidad, abundancia y tamaño. Nacieron nuevas especies y migraron a todas las regiones, hasta ocupar un lugar preeminente en los ecosistemas terrestres del globo. Entre los recién llegados destacaban los primeros dinosaurios provistos de placas en el lomo y corazas corporales; los primeros saurópodos colosales que hacían temblar el suelo a su paso; carnívoros antepasados de *T. rex* que comenzaron a crecer sin freno; y otro grupo de terópodos que empezó a empequeñecer, alargar sus brazos y cubrirse con plumas, los antecesores de las aves. Los dinosaurios se convirtieron en los reyes. Tardaron más de 30 millones de años pero, al fin, ocuparon el trono. 🦖

Artículo publicado en Investigación y Ciencia, julio de 2018

EL AUTOR

Stephen Brusatte es paleontólogo en la Universidad de Edimburgo. Investiga la anatomía y la evolución de los dinosaurios. Es el autor del libro *The rise and fall of the dinosaurs* (William Morrow, 2018).

PARA SABER MÁS

The origin and early radiation of dinosaurs. Stephen L. Brusatte et al. en *Earth-Science Reviews*, vol. 101, n.º 1-2, págs. 68-100, julio de 2010.
Footprints pull origin and diversification of dinosaur stem lineage deep into early Triassic. Stephen L. Brusatte, Grzegorz Niedzwiedzki y Richard J. Butler en *Proceedings of the Royal Society B*, vol. 278, págs. 1107-1113, 7 de abril de 2011.
Untangling the dinosaur family tree. Max C. Langer et al. en *Nature*, vol. 551. Publicación digital el 1 de noviembre de 2017.

EN NUESTRO ARCHIVO

Origen de los dinosaurios. Fernando E. Novas en *IyC*, octubre de 1994.
El triunfo de los titanes. K. A. Curry Rogers y M. D. D'Emic en *IyC*, septiembre de 2012.
Orígenes de los tiranosaurios. Stephen Brusatte en *IyC*, julio de 2015.

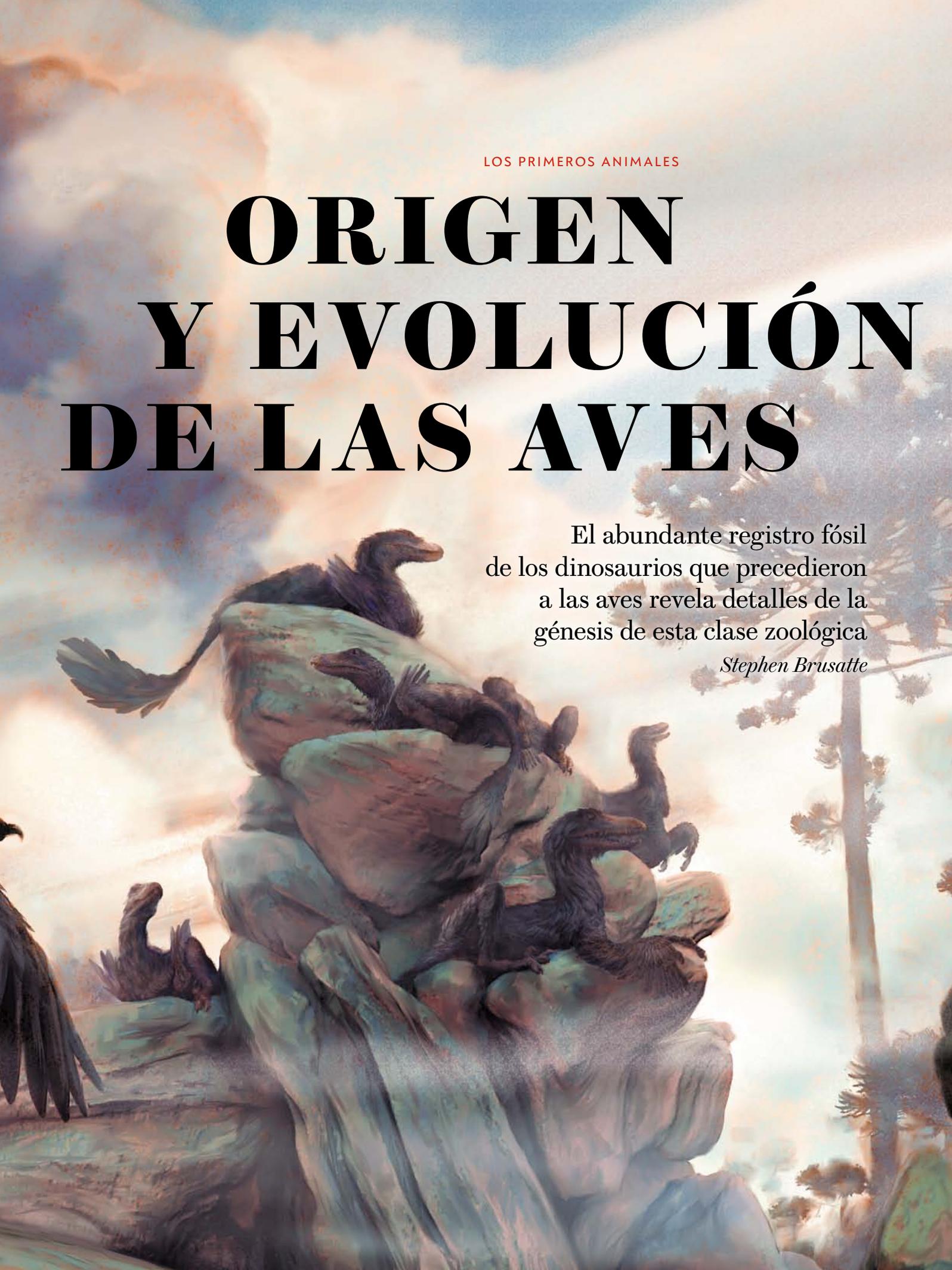


LOS PRIMEROS ANIMALES

ORIGEN Y EVOLUCIÓN DE LAS AVES

El abundante registro fósil
de los dinosaurios que precedieron
a las aves revela detalles de la
génesis de esta clase zoológica

Stephen Brusatte



U

NA FRÍA MAÑANA DE NOVIEMBRE DE 2014, HACIA LAS SEIS, ANTES DEL AMANECER, atravesé la estación de Pekín sorteando a la muchedumbre para tomar un tren. Mi destino era Jinzhou, una ciudad del tamaño de Chicago situada en el extremo nororiental de China. Intenté echar una cabezada mientras cruzaba paisajes dominados por cementeras y maizales cubiertos por la bruma, pero la emoción no me dejó dormir.

Me habían llegado rumores de que algo soberbio me aguardaba en mi destino: un fósil misterioso que un agricultor había desenterrado mientras recolectaba la cosecha.

Cuatro horas más tarde me apeé en la estación de destino en compañía de mi colega Junchang Lü, un famoso descubridor de dinosaurios de la Academia China de Ciencias Geológicas que había solicitado mi ayuda para estudiar el ejemplar. Nos recibió una pequeña comitiva de dignatarios locales que nos condujo hasta el museo municipal, un edificio destartado en las afueras. Con la gravedad propia de una cumbre política de altos vuelos, recorrimos un largo pasillo hasta una estancia lateral donde, sobre una mesa pequeña, yacía una losa de roca. Me hallé cara a cara con uno de los fósiles más hermosos que he contemplado nunca: un esqueleto del tamaño de un burro, cuya osamenta achocolatada contrastaba con el gris de la caliza circundante.

Estaba claro que se trataba de un dinosaurio, armado con una dentadura aserrada y puntiaguda, propia de un carnívoro, y de una larga cola que no dejaba sombra de duda acerca de su cercano parentesco con el malvado *Velociraptor* de *Parque Jurásico*. Sin embargo, este espécimen chino difería de otros dinosaurios en ciertas características relevantes. Sus huesos eran livianos y huecos, las patas largas y esbeltas como las de una garza y el cuerpo estaba cubierto con plumas de diversos tipos, entre ellas las de los brazos, que eran grandes, tenían raquis y se superponían unas con otras para formar alas. El parecido con un ave saltaba a la vista.

Un año después, Lü y quien escribe publicamos la descripción de este esqueleto, una nueva especie a la que bautizamos *Zhenyuanlong*. Es el último hallazgo de toda una serie de dinosaurios emplumados que han sido recuperados durante las últimas dos décadas en la provincia china de Liaoning. Un conjunto remarkable de fósiles que ilustra, como si fuera un folioscopio, de qué forma los monstruosos dinosaurios del pasado se transformaron en las aves de hoy en día.

Las implicaciones de estos fósiles son importantes. Desde el propio Charles Darwin, los científicos se han preguntado cómo engendra la evolución grupos zoológicos totalmente nuevos. ¿Sucede con rapidez? ¿Pudo sobrevenir alguna mutación extraor-

dinaria que convirtiera a un animal de tierra firme en el amo de los cielos? ¿O bien estos nuevos grupos se forjan poco a poco, a medida que los animales se adaptan a los cambios ambientales en el decurso de millones de años? *Zhenyuanlong* y los demás fósiles de Liaoning, amén de otros hallados en otros lugares, comienzan a ofrecer respuestas.

FÓSILES DE TRANSICIÓN

Las aves hacen gala de unos atributos que las diferencian de los demás vertebrados. Aparte de los rasgos que las facultan para volar, su metabolismo les permite crecer con suma rapidez y su voluminoso cerebro las dota de una inteligencia y unos sentidos aguzados. Son tan distintas, que sus orígenes han despertado la curiosidad de los naturalistas desde hace tiempo.

En los años sesenta del siglo XIX, el biólogo inglés Thomas Henry Huxley —amigo íntimo de Darwin y uno de sus partidarios más vehementes— se interesó por el origen de las aves. Pocos años después de que viera la luz la obra de su amigo *Sobre el origen de las especies*, en 1859, los picapedreros de una cantera bávara hallaron una losa de piedra caliza que albergaba un fósil de 150 millones de años de antigüedad. El esqueleto bien podría recordar a un monstruo de Frankenstein: provisto de garras afiladas y una larga cola netamente reptilianas, lucía también plumas y alas de pájaro. Huxley se percató de que *Archaeopteryx*, como así se lo llamó, era muy similar a ciertos dinosaurios carnívoros de talla menuda, como *Compsognathus*, un grupo que empezaba a ser conocido gracias a descubrimientos contemporáneos. Así que Huxley propuso la idea radical de que las aves eran descendientes de los dinosaurios. No faltaron los disidentes y el debate seguiría vivo durante los siguientes cien años.

Al final, la cuestión quedó zanjada, como suele suceder en este tipo de debates, gracias al descubrimiento de nuevos fósiles. A mediados de los años sesenta, el paleontólogo John Ostrom, de la Universidad Yale, halló en el oeste de Norteamérica un asombroso dinosaurio aviar, *Deinonychus*. De brazos largos similares

EN SÍNTESIS

Hace cierto tiempo que sabemos que las aves descienden de los dinosaurios y que, de hecho, son un tipo de estos reptiles. En China y otros lugares se ha recuperado un abundante registro fósil de dinosaurios emplumados que documenta con detalle la drástica transformación de estos colosos terrestres en las gráciles aves voladoras.

Las nuevas técnicas de análisis paleontológico han permitido reconstruir la evolución de la peculiar anatomía aviar. Los resultados indican que los atributos propios de las aves surgieron gradualmente en el curso de decenas de millones de años, si bien con fines muy distintos a los actuales.

Estos hallazgos se suman a un creciente conjunto de pruebas que sugiere que las grandes transiciones evolutivas suceden de forma gradual y no en un improvisado.



EL DINOSAURIO EMLUMADO *Zhenyuanlong* de Jinzhou, China, es uno de los muchos fósiles recientemente descubiertos que nos muestran cómo surgieron las aves a partir de antepasados terrestres.

DE «A LARGE SHORT-ARMED, WINGED DROMAEOSAURID (DINOSAURIA: THEROPODA) FROM THE EARLY CRETACEOUS OF CHINA AND ITS IMPLICATIONS FOR FEATHER EVOLUTION», POR JUNGHANG LI Y STEPHEN L. BRUSATTE. EN SCIENTIFIC REPORTS, VOL. 5, ART. N.º 11775, 16 DE JULIO DE 2015

a alas y una complexión ligera que denotaba un animal activo e inquieto, Ostrom supuso que, tal vez, dispusiera de plumas. Después de todo, si las aves descendían de los dinosaurios (extremo que el grueso de los paleontólogos comenzaba a admitir), las plumas habrían surgido en algún punto de ese linaje. Pero Ostrom no podía estar seguro, ya que todo lo que tenía era el esqueleto. Por desgracia, las partes blandas como el plumaje rara vez sobreviven a la putrefacción y al enterramiento que preceden a la fosilización.

Ostrom esperó. Y siguió buscando el santo grial que le permitiese demostrar sin atisbo de duda el vínculo entre las aves y los dinosaurios: esqueletos de dinosaurio en un soberbio estado de conservación que luciesen inequívocamente el delicado plumaje. En 1996, cuando su carrera científica estaba llegando a su fin, asistió a la reunión anual de la Sociedad de Paleontología de Vertebrados en Nueva York. Allí, Philip Currie, ahora en la Universidad de Alberta, lo abordó. Currie, otro estudioso de los dinosaurios aviares, había regresado recientemente de un viaje a China donde había podido ver un fósil extraordinario. Sacó una fotografía y se la mostró a Ostrom. En ella aparecía un pequeño dinosaurio rodeado por un halo de plumón finísimo que se conservaba inmaculado al haber quedado sepultado súbitamente por una lluvia de cenizas volcánicas, como ocurrió en Pompeya. Ostrom rompió a llorar. Por fin alguien había encontrado su dinosaurio emplumado.

El fósil que Currie mostró a Ostrom, llamado más tarde *Sinosauropteryx*, supuso el inicio de un torrente de descubrimientos. Se desató una carrera frenética hacia la región china de Liaoning, lugar de procedencia del espécimen, como buscadores de oro

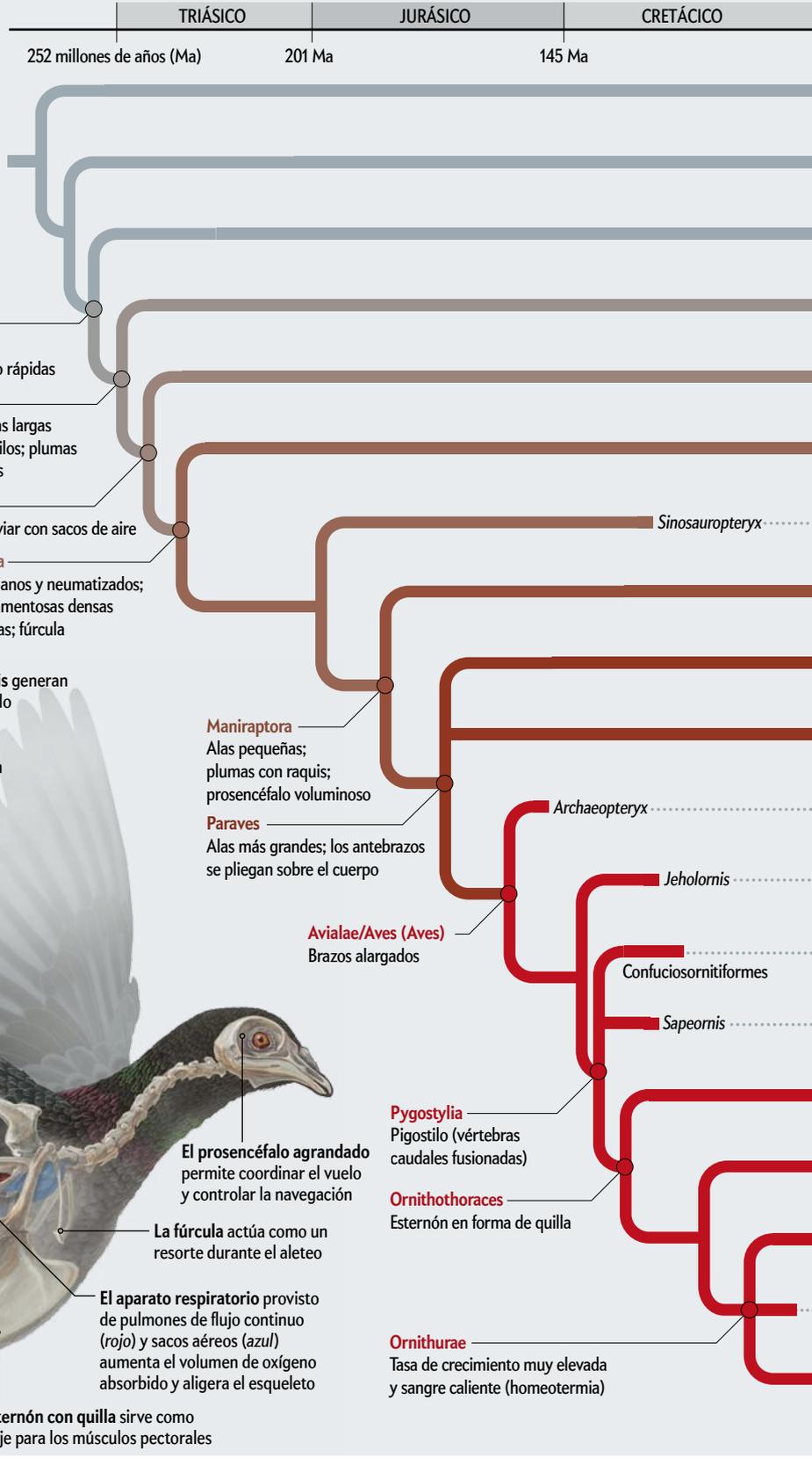
en plena fiebre, aunque los verdaderos conocedores del terreno eran los agricultores locales. Dos décadas después del hallazgo de *Sinosauropteryx*, los buscadores de fósiles han recuperado más de 20 especies de dinosaurios emplumados en esa provincia. Desde parientes primitivos de *Tyrannosaurus rex* de nueve metros de largo pero recubiertos de una especie de plumón filiforme, hasta herbívoros del tamaño de un perro provistos de plumas simples similares a las púas de un puercospín, o planeadores de la talla de un cuervo con alas plenamente desarrolladas. Están entre los fósiles más célebres del mundo.

Los dinosaurios con plumas de Liaoning zanjaron el debate: las aves descienden de los dinosaurios, sin género de duda. Con todo, esta aseveración puede conducir a engaño, pues sugiere que ambos grupos son totalmente distintos, pero en realidad, las aves son dinosaurios: constituyen uno de los numerosos grupos descendientes del ancestro común de todos ellos y, por tanto, tan dinosaurios como lo pueda ser cualquier otro miembro, como *Triceratops* o *Brontosaurus*. Lo podríamos expresar de la siguiente forma: las aves son dinosaurios de la misma manera que los murciélagos son una extraña forma de mamíferos capaces de volar.

Los fósiles de Liaoning también han contribuido a desenrañar su genealogía, al revelar su lugar en el árbol familiar de los dinosaurios. Las aves son terópodos, grupo que engloba algunos de los grandes dinosaurios carnívoros más famosos, como *T. rex*, *Allosaurus* y *Spinosaurus*. Pero sus parientes más cercanos son un subgrupo de terópodos mucho más pequeños, ágiles e inteligentes: los dromeosáuridos, coloquialmente llamados «raptors». Este grupo acoge al *Velociraptor*, al *Deinonychus* de Ostrom y al *Zhenyuanlong* que describimos con Lü en Jinzhou.

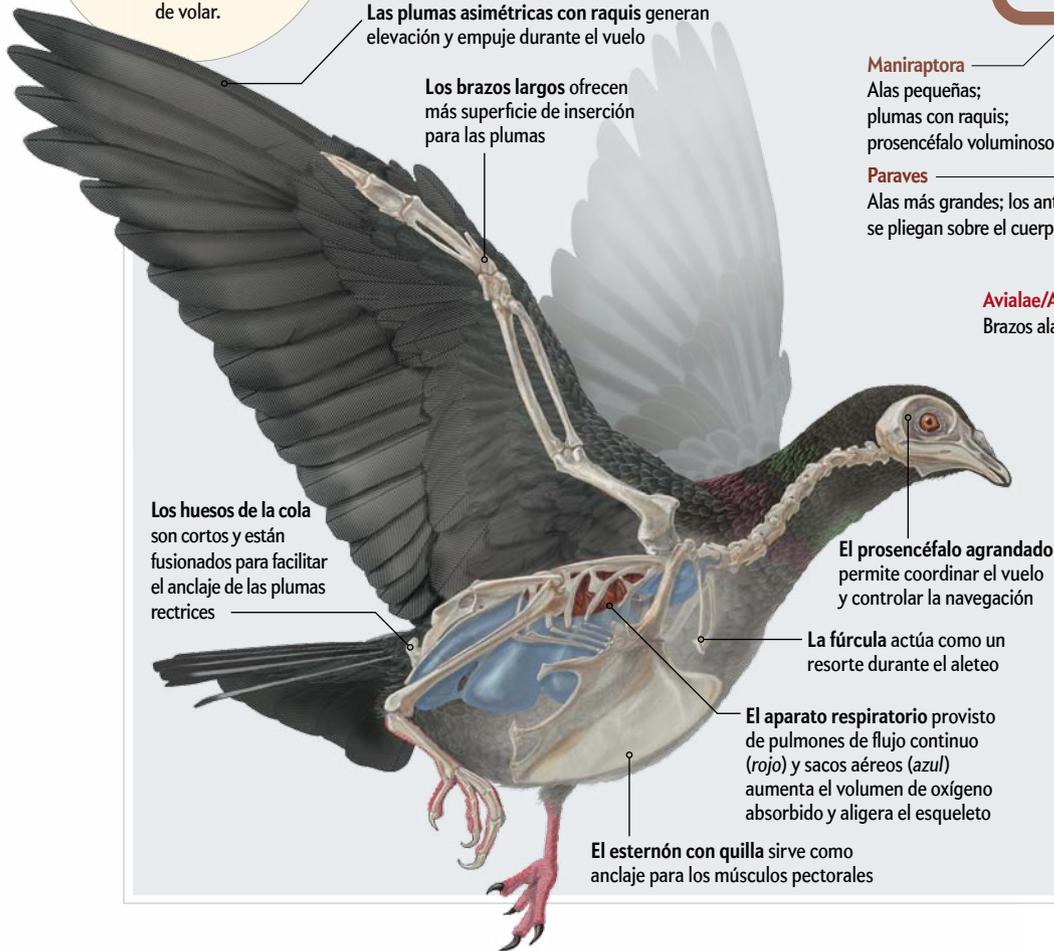
Una transformación gradual

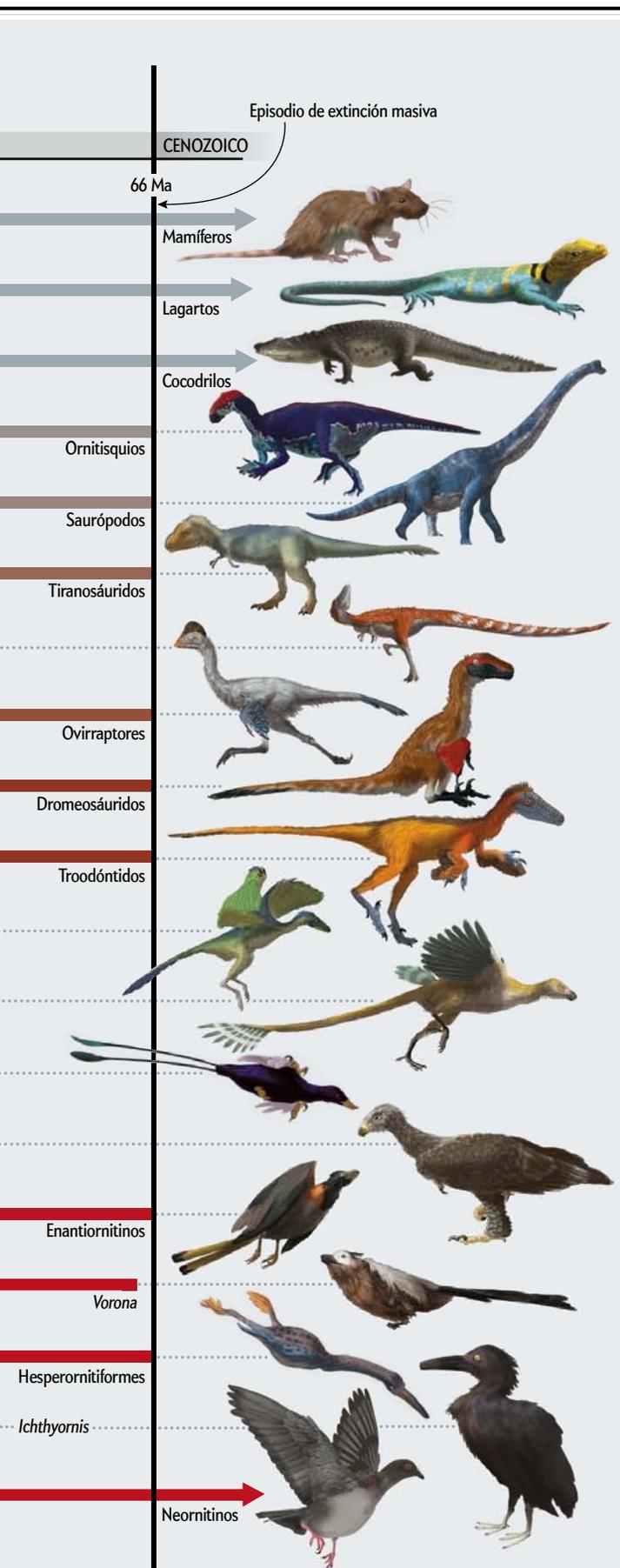
Desde hace mucho tiempo, los científicos se han preguntado de qué modo la evolución engendra nuevos grupos de seres vivos. El registro fósil de las aves y de sus antepasados los dinosaurios nos indica que estas transiciones ocurren con suma lentitud. Los rasgos distintivos de las aves se fueron acumulando paulatinamente durante varias decenas de millones de años y, en muchos casos, se originaron con fines muy distintos a los que desempeñan hoy.



Una anatomía distintiva

Las aves poseen multitud de características diferenciadoras del resto de seres vivos. Muchos de esos rasgos están vinculados con la facultad de volar.





En algún lugar de este grupo de seres emplumados radica el paso de los reptiles aviares a las aves.

Hasta el presente se ha descubierto tal número de dinosaurios con plumas en Liaoning y en otros lugares que, en conjunto, el grupo constituye la mejor prueba del registro paleontológico para estudiar una transición evolutiva de esa relevancia. Yo mismo y otros especialistas estamos sometiendo esos fósiles a multitud de técnicas de vanguardia (tomografías para el estudio de su anatomía, análisis computacional para el trazado de árboles genealógicos, modelos informáticos de la locomoción y técnicas estadísticas para indagar el modo en que la evolución puede crear nuevas especies y nuevos diseños corporales). Las conclusiones de estas investigaciones nos están permitiendo reconstruir la historia de la transformación de los dinosaurios en aves, un dato clave para resolver ese viejo misterio de cómo surgen los nuevos grupos zoológicos importantes.

DESPEGUE POR ACCIDENTE

El origen de las plumas constituye una de las piezas clave en el enigma de la evolución de las aves. Las plumas son para ellas lo que el tupé y las patillas eran para Elvis Presley: parte de su tarjeta de presentación. Basta con ver las alas abiertas de un águila o la vistosa cola de un pavo real para saber que lo que tenemos ante nuestros ojos es un pájaro, pues a diferencia de los mamíferos o los reptiles, y de cualquier otro animal viviente, solo ellos poseen plumas. Y no es precisamente un elemento banal. La pluma es una auténtica navaja suiza de la naturaleza: una herramienta multiusos que permite volar, impresionar a pretendientes y a rivales, retener el calor corporal e incubar los huevos en el nido. De hecho, son tantas sus utilidades que resulta difícil precisar cuál fue su propósito original [véase «Origen y evolución de la pluma», por Richard O. Prum y Alan H. Brush; INVESTIGACIÓN Y CIENCIA, mayo de 2003].

Lo que sí podemos afirmar gracias a *Sinosauropteryx* y a otros fósiles de Liaoning es que las plumas no aparecieron de repente con las primeras aves, sino que su origen se remonta más atrás, a sus antepasados reptilianos. Hasta es posible que el ancestro común de los dinosaurios pudiera haber sido una especie emplumada. Ahora bien, esas plumas primigenias eran muy distintas de las actuales. Como en muchos otros dinosaurios, el plumaje de *Sinosauropteryx* era más parecido al plumón, compuesto por miles de filamentos, finísimos como cabellos. Su poseedor era incapaz de volar, pues las plumas eran demasiado tenues para atrapar el aire y, ante todo, porque carecía de alas. Así pues, forzoso es que las primeras plumas surgieran por otra razón, probablemente para mantener caliente su cuerpo menudo.

A la mayoría de los dinosaurios debió bastarles con una capa de plumas sencillas. Pero en el grupo de los terópodos manirraptores tuvo lugar un cambio de morfología. Los filamentos similares a cabellos se alargaron y empezaron a ramificarse, primero en mechones simples y luego, de forma más ordenada, en una serie de barbas que se proyectaban lateralmente desde un eje central; así surgió la pluma con raquis. Alineadas y superpuestas en los brazos, estas plumas complejas se unieron para formar las alas. Algunos de los dinosaurios de Liaoning, como *Microraptor*, del tamaño de un cuervo, descrito por Xu Xing, del Instituto de Paleontología de Vertebrados y Paleoantropología de Pekín, también tenían alas en las patas y la cola, cosa inédita en las aves modernas.

¿Por qué estos dinosaurios convirtieron su vaporoso plumón en alas? La respuesta lógica es para volar: los manirraptores se estaban convirtiendo en «aviones» y las alas se transformaron progresivamente para ser más aerodinámicas y generar capacidad de sustentación. Pero el examen atento del registro fósil indica lo contrario. Si bien algunos de los reptiles alados chicos como

ILUSTRACIONES DE PORTIA SUOAN ROLLINGS (animales); JEN CHRISTIANSEN (diagrama)

Microraptor quizá pudieron planear, como han demostrado los experimentos en el túnel de viento y las simulaciones informáticas de Gareth Dyke, de la Universidad de Debrecen, otros, como *Zhenyuanlong*, eran demasiado rechonchos y braciocortos para volar. Además, ninguno de estos dinosaurios alados disponía de la potente musculatura pectoral necesaria para alzar el vuelo, y pocos poseían plumas asimétricas (cuya superficie anterior —el estandarte externo— es más corta y rígida que la posterior —el estandarte interno—), concebidas para soportar la fuerza de la corriente de aire durante el vuelo.

Los últimos hallazgos parecen indicar que las alas nacieron con otro fin, tal vez menos obvio: la exhibición. Jakob Vinther, de la Universidad de Bristol, ha emprendido una serie de estudios mediante microscopía de alta resolución con el fin de hallar en las plumas de los dinosaurios fósiles unos orgánulos portadores de pigmentos, los melanosomas. Resulta que las plumas alares de estos reptiles no voladores eran un arco iris de colores. Algunas incluso iridiscentes, como el plumaje de los cuervos. Ese brillo reluciente habría sido idóneo para atraer a una pareja o impresionar a los rivales.

Ningún dinosaurio se convirtió en ave en un improvisado; no hubo ninguna hecatombe que convirtiera a *T. rex* en un pollo. Más bien fue un viaje

El supuesto esplendor de ese plumaje de dinosaurio ha generado una novedosa hipótesis acerca del origen de las alas: al principio surgieron en brazos, patas y cola para presumir de ellas convenientemente desplegadas. Más tarde, estos dinosaurios de alas delicadas descubrieron de improvisado que, gracias a las leyes de la física, esas superficies amplias también podían cumplir una función aerodinámica. En otras palabras, el vuelo nació por accidente. Y pudo haber surgido repetidas veces en diversos momentos, ya que diferentes manirraptores pudieron descubrir que cuando brincaban sobre el suelo, trepaban por el tronco de los árboles o saltaban de rama en rama, las alas les proporcionaban sustentación. Con el tiempo, los miembros de uno de estos linajes reptilianos acabaron desarrollando grandes músculos pectorales y brazos sumamente largos; también acertaron su larga cola, hasta convertirse en las aves modernas.

EVOLUCIÓN GRADUAL

La evolución de las plumas y las alas es emblemática de un patrón evolutivo más general. Los dinosaurios de Liaoning prueban que muchas de las características que consideramos singulares de las aves surgieron por primera vez millones de años antes de ellas y con fines ajenos al vuelo.

Las patas largas, rectas y tridáctilas, tan características de su clase, surgieron por primera vez hace 230 millones de años en los dinosaurios más primitivos. Su aparición parece ser parte de una modificación general en la que el cuerpo adquirió una postura más erguida para ganar velocidad y superar a los rivales. La forma de las extremidades posteriores es una de las características definitorias de los dinosaurios, algo que contribuyó

a su dominio del mundo durante tanto tiempo. Algunos (los primeros miembros de la dinastía de los terópodos) fusionaron ambas clavículas en un único hueso: la fúrcula o espoleta. Este cambio, a primera vista secundario, estabilizó la cintura escapular y permitió a estos depredadores del tamaño de un perro amortiguar mejor la fuerza del impacto cuando apresaban a sus víctimas. Más adelante, las aves la modificaron para servirse de ella como un resorte que almacena energía durante el aleteo.

En los dinosaurios más antiguos hallamos también el origen de otros dos rasgos distintivos de las aves, igualmente importantes para el vuelo: huesos huecos y un crecimiento rápido. Muchos dinosaurios tenían los huesos ahuecados; estos, a su vez, podrían estar conectados a los sacos aéreos, lo que indicaría una respiración ultraeficiente que absorbía oxígeno no solo durante la inhalación, sino también durante la exhalación. Ese tipo de pulmón provisto de un flujo constante de aire suministra el oxígeno necesario para mantener un metabolismo acelerado. Por su parte, la estructura microscópica del tejido óseo revela que el ritmo de crecimiento y la fisiología de los dinosaurios estaban a medio camino entre la maduración lenta de los reptiles de sangre fría y el crecimiento rápido de las aves de sangre caliente de hoy en día. Así, ahora sabemos que el aparato respiratorio provisto de pulmones con flujo continuo y el crecimiento rápido surgieron más de 100 millones de años antes de que las aves levantaran el vuelo. En ese momento, los primeros dinosaurios patilargos y veloces emprendieron un modo de vida más dinámico pero más costoso energéticamente que el de los anfibios, los lagartos y los cocodrilos, sus competidores coetáneos.

Las pequeñas dimensiones de las aves, infinitamente más gráciles que *T. rex* y otros colosos similares, también las precedieron. Mike Lee, de la australiana Universidad Flinders, y Roger Benson, de la Universidad de Oxford, han llegado por separado a idéntica conclusión: su pequeñez es el resultado de una tendencia gradual iniciada con los manirraptores y que duró más de 50 millones de años. No se conocen las razones de esa tendencia a la reducción, pero una posibilidad es que permitiese a esos dinosaurios emplumados colonizar nuevos nichos ecológicos en los árboles y los arbustos, quizás también en cuevas o madrigueras, lugares inalcanzables para los gigantes como *Brachiosaurus* y *Stegosaurus*.

Otros atributos neurológicos y de comportamiento de las aves actuales también se pueden observar en los dinosaurios. En el desierto de Gobi, en Mongolia, se ha hallado la mayor parte de las pruebas sobre su gran antigüedad. Allí, en el último cuarto de siglo, un equipo mixto integrado por el Museo Americano de Historia Natural (AMNH) de Nueva York y la Academia de Ciencias de Mongolia ha estado buscando fósiles. Bajo la dirección de Mark Norell y Mike Novacek, del AMNH, las expediciones anuales han permitido recuperar abundantes especímenes del Cretácico superior (de 84 a 66 millones de años) que aportan información muy detallada sobre la vida de los dinosaurios y las primeras aves. Uno de sus hallazgos más preciados es un conjunto de cráneos bien conservados perteneciente a *Velociraptor* y a otros manirraptores con plumas. El análisis de las tomografías de estos ejemplares, a cargo de Amy Balanoff, de la Universidad Stony Brook, ha revelado que estaban dotados de un cerebro de gran tamaño, con una región anterior o prosencéfalo voluminoso. Un órgano cerebral de esa naturaleza explica que las aves sean tan inteligentes y que pueda operar como un ordenador de

vuelo, necesario para controlar las complicadas maniobras aéreas y orientarse en el complejo medio tridimensional que es la atmósfera. Aún no se sabe la razón de ser de esa mayor inteligencia, pero los fósiles demuestran a las claras que sus antepasados la adquirieron antes de dominar los cielos.

Por tanto, el plan corporal de las aves no responde a un modelo único, sino a un conjunto de rasgos más parecido a las piezas de un juego de construcción que, ladrillo a ladrillo, fue cobrando forma a lo largo de la evolución. La transición del dinosaurio al ave, lejos de ocurrir de repente, tuvo lugar de modo paulatino, a lo largo de decenas de millones de años.

UNA TRANSICIÓN SIN FISURAS

El paso de reptil a ave fue tan gradual que en el árbol genealógico no es fácil distinguir entre los que son aves y los que no lo son, tal y como demostré en 2014 con métodos estadísticos. Ese estudio derivó de mi tesis doctoral, que fue dirigida por Norell. Además de los 25 años de investigación en el Gobi, durante dos décadas mi director de tesis ha trabajado con promociones de estudiantes de posgrado para trazar árboles familiares de los dinosaurios cada vez más multitudinarios. Ambos, junto a nuestros colegas Graeme Lloyd, de la Universidad de Leeds, y Steve Wang, del Colegio Swarthmore, hemos compilado datos de más de 850 características del esqueleto de 150 terópodos que abarcan la transición del dinosaurio al ave. Después, recurrimos a métodos estadísticos multivariantes para situar cada especie en un espacio morfológico que básicamente agrupa las especies en virtud del porcentaje de características que comparten. Dos especies anatómicamente muy afines aparecerán cercanas, como París y Bruselas en un mapa de carreteras, en tanto que dos especies con esqueletos muy diferentes aparecerán muy alejadas, como lo está Nueva York de Los Ángeles. Si las aves fueran descendientes de los dinosaurios surgidos a raíz de una rápida sucesión de grandes mutaciones que dieron como resultado un nuevo tipo de animal, ambos grupos se hallarían en partes claramente distintas del espacio morfológico. En cambio, el mapa que obtuvimos era una maraña: las aves se entremezclaban entre una nube más grande formada por los dinosaurios. No había una separación clara, señal de que la transición fue tan lenta que resulta imperceptible.

Así, pues, las aves son solo otro tipo de dinosaurio. Si nos hallásemos en los alrededores de Jinzhou hace 125 millones de años, cuando un *Zhenyuanlong* aún vivo batía las alas en vano para huir de la nube de cenizas que lo asfixió, probablemente lo habríamos considerado una especie de ave grande. Yo mismo habría considerado que los dinosaurios y las aves son la misma cosa en términos generales. El hecho de clasificar un animal como dinosaurio y no como ave depende de la convención científica y la tradición: los paleontólogos las han definido como cualesquier descendiente del ancestro común más reciente del *Archaeopteryx* de Huxley y de otras aves fósiles más modernas, básicamente animales pequeños y dotados de alas en toda regla que posibilitan el vuelo. Dado que los dromeosaurios como *Zhenyuanlong* son ramas situadas fuera de esa parte del árbol genealógico, no encajan dentro de la definición de ave.

Pero no caigamos en el menosprecio. Aunque sean dinosaurios y no una clase por derecho propio, se trata de animales muy especiales. Forjaron un nuevo modo de vida y hoy prosperan con 10.000 especies que exhiben una asombrosa diversidad de formas; piénsese en un colibrí y en un avestruz. Además, han sido capaces de sobrevivir hasta el presente, mientras que los demás dinosaurios se extinguieron hace 66 millones de años.

Sorprende pensar en todos los cambios por azar que se han sucedido en el curso de decenas de millones de años para engendrar este indómito grupo zoológico. Sus antepasados no sabían que se estaban convirtiendo en aves. Tampoco ninguno de nosotros, si hubiésemos estado allí como testigos, hubiéramos predicho que muchos de los rasgos que los dinosaurios desarrollaron para mantenerse calientes o conseguir una pareja serían reaprovechados como componentes integrales de un sistema de vuelo.

La evolución no se puede prever, pues actúa solo sobre lo que está disponible en un determinado momento, afectado por las perpetuas pero siempre cambiantes presiones del ambiente y de la competencia. Ningún dinosaurio se convirtió en ave en un imprevisto; no hubo ninguna hecatombe que convirtiera a *T. rex* en un pollo. Más bien fue un viaje. A medida que ahondamos en el conocimiento de las grandes transiciones evolutivas (los peces que originaron los tetrápodos provistos de patas y dedos, los mamíferos terrestres que se convirtieron en humanos, los primates arborícolas que acabaron por devenir humanos bípedos), vemos una y otra vez la misma dinámica en las transformaciones: no es una carrera de velocidad, sino una maratón sin línea de meta.

Otro rasgo del linaje aviar merece ser destacado. El estudio estadístico que llevamos a cabo puede explicar de qué forma las aves sobrevivieron al cataclismo que abocó a la extinción a los demás dinosaurios. Como parte de esa labor, recurrimos a nuestro gran conjunto de datos para medir las tasas evolutivas, es decir, la rapidez con que cambiaban las características del esqueleto de las aves y de sus parientes los dinosaurios, un indicador de su vitalidad evolutiva. Los resultados nos sorprendieron. Las aves primigenias que vivieron junto con sus antepasados parecieron evolucionar a un ritmo mucho más rápido que *Velociraptor*, *Zhenyuanlong* y otros dinosaurios no aviares. Al parecer, una vez que el dinosaurio menudo y capaz de volar quedó ultimado se desató un increíble potencial evolutivo, pues los de su clase pudieron acceder a nuevos nichos y oportunidades ecológicas. Mientras sus hermanos fueron incapaces de resistir el apocalipsis desencadenado por el asteroide de 9 kilómetros que colisionó contra la Tierra a finales del Cretácico, las aves se encumbraron por encima de la destrucción y tuvieron todo un mundo nuevo que conquistar. 

Artículo publicado en Investigación y Ciencia, marzo de 2017

EL AUTOR

Stephen Brusatte es paleontólogo en la Universidad de Edimburgo. Ha estudiado de qué modo surgen los grandes grupos zoológicos, entre ellos el de las aves a partir de los dinosaurios.

PARA SABER MÁS

Gradual assembly of avian body plan culminated in rapid rates of evolution across the dinosaur-bird transition. Stephen L. Brusatte et al. en *Current Biology*, vol. 24, n.º 20, págs. 2386-2392, 20 de octubre de 2014.

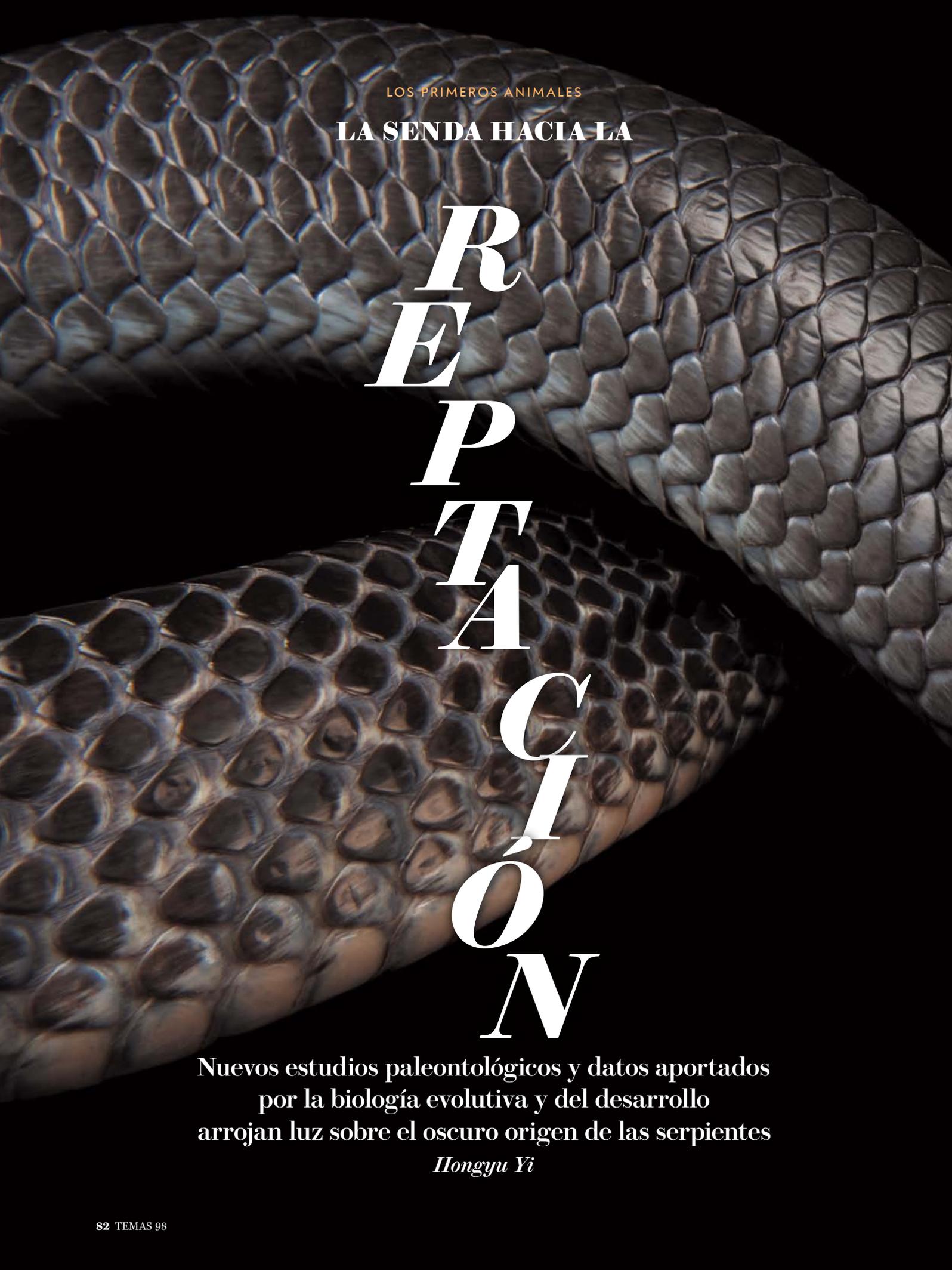
A large, short-armed, winged dromaeosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Early Cretaceous of China and its implications for feather evolution. Junchang Lü y Stephen L. Brusatte en *Scientific Reports*, vol. 5, art. 11.775, 16 de julio de 2015.

EN NUESTRO ARCHIVO

El origen de las aves y su vuelo. Kevin Padian y Luis M. Chiappe en *IyC*, abril de 1998.

Origen de las aves modernas. Gareth Dyke en *IyC*, septiembre de 2010.

Gigantes alados del pasado. Daniel T. Ksepka y Michael Habib en *IyC*, julio de 2016.



LOS PRIMEROS ANIMALES

LA SENDA HACIA LA

**R
E
P
T
I
L
I
A
C
I
Ó
N**

Nuevos estudios paleontológicos y datos aportados por la biología evolutiva y del desarrollo arrojan luz sobre el oscuro origen de las serpientes

Hongyu Yi

La anatomía de los ofidios constituye una modificación radical del diseño general de los vertebrados. Los investigadores llevan tiempo preguntándose cómo adquirieron esos rasgos singulares.

El estudio de nuevos fósiles ha esclarecido el papel que el ambiente y el comportamiento han desempeñado en el modelado de la anatomía de estos reptiles.

Por su parte, la biología evolutiva y del desarrollo han revelado algunos de los mecanismos genéticos que se esconden tras la atrofia de las extremidades, entre otros aspectos de la evolución de las serpientes.



UN ACERTIJO CHINO RETA A ADIVINAR QUÉ ES AQUELLO QUE CORRE SIN PIES, NADA SIN ALETAS y planea sin alas. La respuesta no es otra que la serpiente. Hoy más de 3000 especies de ofidios presentan un cuerpo alargado, ápedo, capaz de desplazarse por tierra y por agua y de surcar el aire entre los árboles. Sin embargo, sus antepasados remotos poseían extremidades de formas variadas. Los científicos se preguntan: ¿cómo las perdieron?

Los apéndices especializados suelen estar vinculados con hábitats concretos. Los cetáceos adquirieron las aletas para impulsarse en el líquido elemento. Las aves desarrollaron gradualmente las alas en su empeño por dominar el aire. Hace décadas que los biólogos evolutivos ansían saber qué tipo de entornos contribuyeron a forjar la peculiar anatomía de los ofidios, una incógnita que ha demostrado ser de difícil resolución, en parte por la multitud de ambientes que hoy habitan y en parte por la escasez de ancestros remotos que aporta el registro fósil. El debate gira en torno a dos hipótesis opuestas. La primera de ellas sostiene que perdieron sus extremidades en tierra firme como adaptación a la vida subterránea; la segunda, que adquirieron sus rasgos distintivos en el mar. Ambos ambientes son propicios para un cuerpo alargado y liso.

Si pudiéramos remontarnos hasta el Cretácico, hace entre 145 y 66 millones de años, momento en que surgen los primeros representantes de los ofidios, podríamos contemplar a las especies primitivas en su hábitat y comprobar si dominaban el medio hipogeo (subsuelo) o el acuático. Pero, claro está, como pista solo disponemos de sus restos fosilizados, por lo que no resulta nada fácil reconstruir la ecología y el comportamiento exclusivamente a partir del esqueleto, sobre todo si está dañado o incompleto, como acostumbra a suceder con los restos fósiles.

En el último decenio, empero, las novedosas técnicas de exploración por la imagen han permitido avanzar en el conocimiento sobre el origen de los ofidios. La tomografía de rayos X de alta resolución de cráneos fósiles ha revelado rasgos que aportan indicios sobre la ecología de las formas arcaicas. Al mismo tiempo, los estudios de biología del desarrollo han dilucidado los mecanismos genéticos que determinan la pérdida de las extremidades, así como la adquisición de nuevas vértebras.

Nuestros conocimientos distan de ser completos, pero tales pistas están permitiendo al fin encajar las primeras piezas del rompecabezas que supone la extraordinaria transformación evolutiva que desembocó en la reptación.

EXPERIMENTOS EVOLUTIVOS

Las serpientes no perdieron las extremidades de improviso. Según el registro paleontológico, la primera serpiente ápoda conocida, *Dinilyisia patagonica*, surgió hace unos 85 millones de años durante el Cretácico superior, cuando los dinosaurios dominaban el planeta. Entre las areniscas de aspecto herrumbroso de la meseta patagónica se han recuperado especímenes de *Dinilyisia* en un notable estado de conservación. Su esqueleto casi íntegro, tan largo como el de un humano adulto, revela que no solo carecía de extremidades, sino también de las cinturas escapular y pélvica que las sustentan. Puesto que los restos se hallaron en sedimentos terrestres, sabemos que habitó en tierra firme.

En cambio, otros ofidios contemporáneos conservaban las patas. *Najash rionegrina*, una especie de hábitos terrestres apenas más larga que un espagueti, habitaba en Argentina hace unos 92 millones de años y poseía un par de minúsculas patas traseras compuestas por elementos óseos que iban de la cadera al tobillo. Demasiado atrofiadas para soportar su peso, pudo valerse de ellas como apéndices de sujeción durante la cópula.

Otros ofidios del Cretácico superior provistos de patas poblaron los mares. Entre los fósiles procedentes de cuencas sedimentarias marinas cercanas a la actual Jerusalén figuran ejemplares que nadaron entre tiburones. Dos de esas especies, *Pachyrhachis* y *Haasiophis*, conservan casi enteras las extremidades posteriores, constituidas por el fémur, la tibia y los huesos del pie. Su función no está clara. Ambas carecían de cintura pélvica con que anclarlas al tronco corporal, por lo que no pudieron servir de gran cosa para el movimiento natatorio.

Dicho todo esto, tales fósiles indican que en el Cretácico superior la evolución de los ofidios ya se hallaba encarrilada. El cuerpo alargado y sinuoso con extremidades sumamente atrofiadas ya estaba consolidado y el grupo estaba experimentando una rápida diversificación en multitud de formas que debieron de colonizar nichos ecológicos muy variados. Para demostrar el origen de la anatomía característica de la serpiente es preciso, pues, hallar fósiles más antiguos aún.

Hasta no hace mucho, los paleontólogos disponían de pocos especímenes anteriores a ese período. Pero en el pasado lustro han salido a la luz varios candidatos del Cretácico inferior e incluso del Jurásico. Hallados en depósitos terrestres de Europa y

EE.UU., están bastante incompletos y no revelan grandes detalles sobre las proporciones corporales. Pero si fueran realmente serpientes, extenderían el registro fósil del grupo otros 70 millones de años y demostrarían que los miembros más antiguos eran de pequeña talla y medraban en tierra firme, no en el mar.

Aun así, los crecientes indicios paleontológicos que apuntan al origen terrestre de las serpientes no abordan la cuestión de por qué adquirieron ese cuerpo liso y longilíneo. Vivir en el subsuelo favorecería la atrofia de las extremidades. Las serpientes y los lagartos minadores actuales simplemente empujan la cabeza a través del terreno blando para abrir las galerías, y cualquier apéndice les estorbaría. Pero afirmar que todos los ofidios fósiles compartieron ese mismo hábito resulta engañoso. Los fósiles del Jurásico y del Cretácico inferior están demasiado incompletos como para especular sobre su ecología. A juzgar por su corta cola, similar a la de las serpientes actuales que abren galerías, *Najash* pudo ser minadora. Por su parte, *Dinilyisia*, la más antigua serpiente ápoda conocida, era mucho mayor que los reptiles minadores de hoy. ¿Pudo serlo? Me propuse descubrirlo.

EL OÍDO APORTA PISTAS

El día de Navidad de 2014 volé de Buenos Aires a Nueva York con una caja repleta de cráneos de *Dinilyisia*. Junto con mis colegas argentinos habíamos tardado casi un año en tramitar el papeleo necesario para tomar prestados los especímenes con la intención de someterlos a exámenes por tomografía computarizada en EE.UU., todo con el propósito de estudiar el oído del ofidio.

¿Por qué el oído? En colaboración con Mark A. Norell, del Museo Norteamericano de Historia Natural, había desarrollado un método para diferenciar las serpientes minadoras modernas de las especies marinas basado en esa región anatómica, y deseábamos probarlo con *Dinilyisia*.

Mediante una técnica puntera de exploración por imágenes, obtuvimos radiografías de alta resolución de los cráneos de docenas de serpientes y lagartos actuales. Después apilamos esas imágenes para crear modelos virtuales en tres dimensiones de su oído interno. Nos centramos en una estructura llamada vestíbulo, el cual contiene líquido linfático y los otolitos, que actúan como sensores de la gravedad y del movimiento.

Los análisis estadísticos de la morfología de los modelos revelaron diferencias notables entre el vestíbulo de las formas hipogeas, las terrestres generalistas y las acuáticas. En las serpientes marinas y los lagartos, el vestíbulo se ha atrofiado hasta casi desaparecer. En cambio, en las especies subterráneas se ha inflado como un globo, lo cual mejora la capacidad auditiva bajo tierra. Esta tendencia es válida sea cual sea la talla corporal y la anatomía de las extremidades del minador: la expansión del vestíbulo se observa tanto en una boa arenícola (*Ericinos*), de un metro de longitud, como en una serpiente tubular asiática (*Cilindrofinos*) de 25 centímetros, como en la extraña culebrilla ciega *Bipes* (*Anfisbénidos*), que conserva las extremidades anteriores pero no las posteriores.

Tuve razones para sospechar que *Dinilyisia* se alinearía con las minadoras: un estudio publicado en 2012 dio a conocer una radiografía de su cráneo donde se veía un vestíbulo voluminoso. Pero nadie sabía qué aspecto tendría el vestíbulo en tres dimensiones. Confiaba en que si sometía el fósil a nuestro método averiguaríamos el modo de locomoción de esta serpiente.

Nuestro estudio confirmó que su vestíbulo era, en efecto, grande, pues compartía la misma forma globosa que las minadoras de hoy día. De hecho, resultaba casi idéntico al de la

moderna serpiente arcoíris (*Xenopeltis*), una excavadora de gran talla del sudeste asiático. Nuestro modelo predijo con una probabilidad cercana al 95 por ciento que *Dinilysia* era una minadora. Supusimos que sus hábitos debieron parecerse mucho a los de *Xenopeltis*: cazaría a ras de suelo y se abriría paso bajo el terreno blando en busca de cobijo.

Ubicados en el árbol evolutivo, estos hallazgos aclaran el papel que desempeñó el cambio de hábitat en la transición del lagarto a la serpiente. *Dinilysia* no fue uno de los primeros linajes en escindirse de los lagartos, sino que mantenía un estrecho parentesco con el ancestro de las serpientes actuales, más avanzado que *Najash*. La constatación de que *Dinilysia* era una minadora refuerza la hipótesis de que los linajes que entroncan con los ofidios actuales perdieron las patas como adaptación a la vida hipogea.

El hecho de que el minado, y no la natación, se convirtiera en el *modus operandi* predominante de los antepasados de las serpientes actuales no excluye que en el Cretácico un grupo de lagartos pudiera haber apostado por vivir bajo tierra y perdiese sus extremidades hasta acabar transformados en serpientes. La evolución opera con grandes dosis de azar. La adopción de la vida hipogea fue uno de los muchos sucesos trascendentales que tuvieron lugar durante los millones de años en que la anatomía de las serpientes cobró forma. Ese nuevo modo de vida tal vez acabó con algunas restricciones presentes en el genoma de los ofidios primitivos que hasta entonces habían sido esenciales para su supervivencia. Desembarazadas de ellas, las extremidades y el tronco pudieron mutar. De ahí que el registro fósil de las serpientes contenga una amplia variedad de tipos de extremidades y tallas corporales.

EL ALARGAMIENTO DEL CUERPO

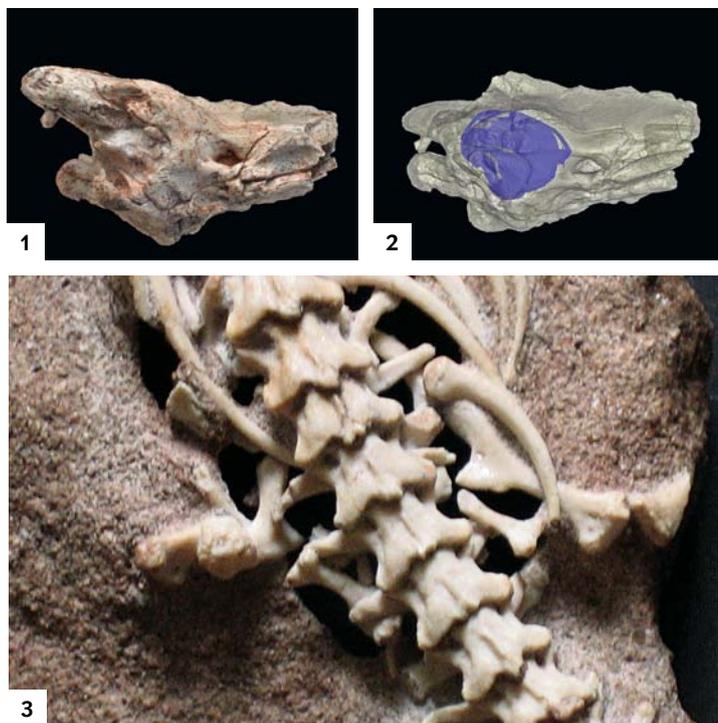
La secuenciación hologenómica y la edición de genes de especies actuales con fines experimentales han mejorado el conocimiento sobre la evolución de los ofidios. Todos los vertebrados compartimos numerosos genes. Las enormes diferencias anatómicas entre grupos tan dispares como las aves y los peces son fruto de mutaciones en una pequeña parte del genoma. En teoría, los pasos que separan el cuerpo ápedo y longilíneo de la serpiente del compacto y aplomado lagarto podrían ser el resultado de cambios en tan solo un puñado de regiones clave del genoma.

Una mirada atenta al desarrollo embrionario de los vertebrados aporta pistas sobre las etapas necesarias para adquirir uno de los rasgos distintivos de la serpiente: su larga columna vertebral, constituida hasta por más de 300 vértebras, en comparación con las 33 de la especie humana o las 65 de un lagarto corriente. La cabeza y el tronco de los vertebrados dotados de extremidades se forman a partir de conjuntos de células denominados somitos. Cada somito engendra una vértebra. De partida, los somitos parecen similares, pero después se diferencian para crear los segmentos cervical, dorsal, lumbar, sacro y caudal (coccígeo) de la columna vertebral.

Un gen caprichosamente bautizado como *Lunatic Fringe* («elemento radical») ayuda a aumentar el número de vértebras de las serpientes. Actúa con otros genes denominados somitogénicos, encargados de crear agrupaciones de células en el polo caudal del embrión. Una vez acumulado cierto número de células, se forma un somito que se desplaza hacia delante por

el cuerpo, como una cuenta sobre un cordel. Juntos, los genes somitogénicos conforman el reloj de la somitogénesis, así llamado porque se activan y se desactivan en intervalos regulares para crear los somitos. Cuanto más aprisa corre el reloj, más somitos surgen a partir del mismo número de células. Céline Gómez, ahora en el Instituto Sanger de Cambridge, y sus colaboradores demostraron que *Lunatic Fringe* se expresa con mayor frecuencia en la culebra de maizal (*Pantherophis guttatus*), cuyo reloj somitogénico es mucho más veloz que el de los lagartos.

Las vértebras no son los únicos elementos óseos que parecen haberse desbocado en las serpientes. Las costillas las secundan. Pensemos en el ratón y el caimán. En ambos solo las vértebras dorsales sostienen las costillas; las cervicales (cuello) y las lum-



EL CRÁNEO DE *DINILYSIA* (1), la serpiente ápedo más antigua conocida, alberga en el oído interno un vestíbulo agrandado, tal y como revelan las radiografías de alta resolución (2). Ese rasgo es común en los ofidios de hábitos minadores. Otras serpientes de antigüedad similar, como *Najash*, poseían extremidades posteriores rudimentarias (3).

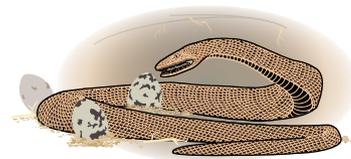
bares (cadera) carecen de ellas porque el gen *Hox10* suprime su formación en esos segmentos vertebrales. En las serpientes, en cambio, todas las vértebras, salvo las tres primeras de la cabeza y las que integran la cola, se articulan con costillas.

Se ha supuesto desde hace tiempo que el ratón y el caimán constituyen buenos modelos del esqueleto axial de los animales primitivos con extremidades, pues sus vértebras cervicales y lumbares son claramente distintas de las torácicas. La idea arraigada es que las serpientes desarrollaron su columna vertebral a partir de esa forma arcaica, una especialización que se asociaría a la pérdida de las extremidades. Se sospechaba que los genes *Hox* que controlan la diferenciación de las vértebras en otros animales se habrían visto alterados de algún modo en las serpientes.

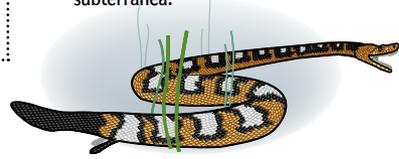
Un reciente análisis paleontológico señala en una dirección distinta. En 2015, Jason J. Head, entonces en la Universidad de

Cambios anatómicos

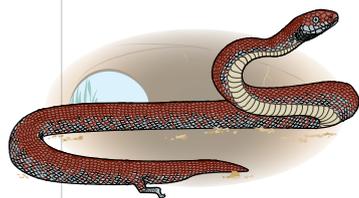
La evolución de los ofidios a partir de sus antepasados lagartos constituye una de las transformaciones más radicales en la historia de los vertebrados. Descubrimientos recientes han permitido emprender la reconstrucción de la evolución de su singular anatomía, con un tronco extremadamente largo carente de apéndices locomotores.



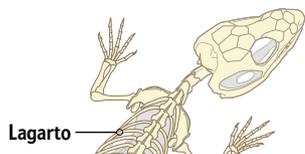
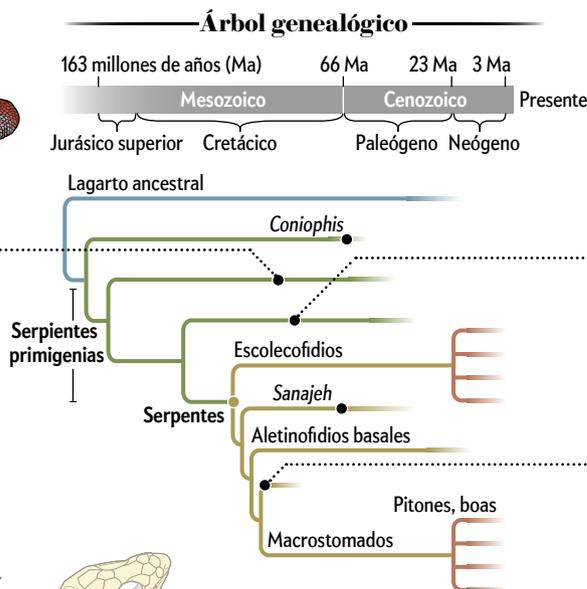
Dinilyisia patagonica, especie minadora de 85 millones de años originaria de Argentina, es la serpiente más antigua conocida enteramente ápoda. Es, además, el pariente fósil más cercano de los ofidios actuales. *Dinilyisia* parece indicar que los antepasados de los miembros modernos del grupo perdieron las extremidades como parte de su adaptación a la vida subterránea.



Pachyrhachis problematicus, una primitiva serpiente marina de 98 millones de años hallada cerca de Jerusalén, conservaba unas rudimentarias patas posteriores que le sirvieron de muy poco para nadar por carecer de pelvis y, por tanto, de punto de apoyo.



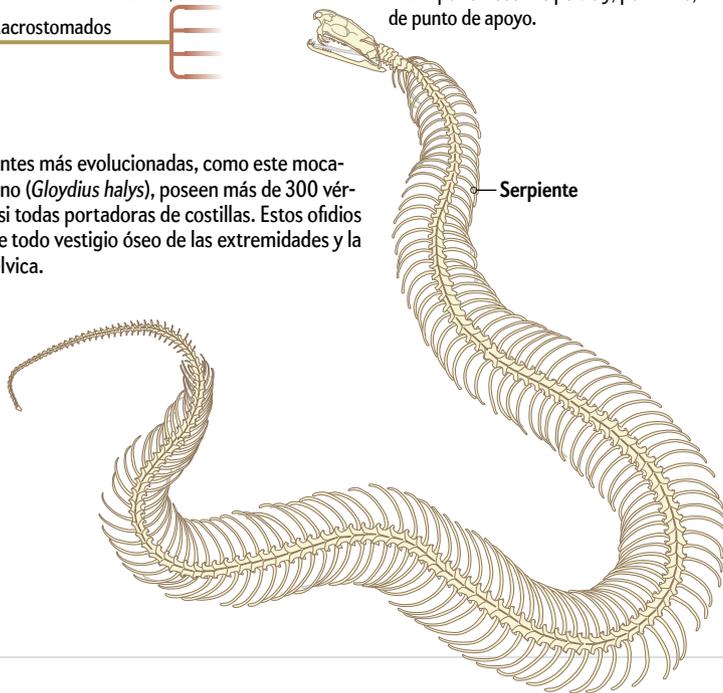
Najash rionegrina es una serpiente terrestre de 92 millones de años procedente de Argentina. Conserva un diminuto par de patas posteriores que pudo haber usado para sujetar a su pareja durante la cópula.



Lagarto

El lagarto típico, representado aquí por un escinco (*Plestiodon chinensis*), posee 65 vértebras y cuatro extremidades robustas que sobresalen desde los costados del cuerpo, sustentadas por los huesos de las cinturas pélvica y escapular.

Las serpientes más evolucionadas, como este mocasín siberiano (*Gloydius halys*), poseen más de 300 vértebras, casi todas portadoras de costillas. Estos ofidios carecen de todo vestigio óseo de las extremidades y la cintura pélvica.



Serpiente

Nebraska en Lincoln, y P. David Polly, de la Universidad de Indiana en Bloomington, modelizaron la evolución del esqueleto del tronco en los tetrápodos. En primer lugar, predijeron estadísticamente que las serpientes poseen los mismos segmentos de la columna vertebral que los lagartos. Los genes *Hox* de la serpiente podrían simplemente estar dirigiendo cambios más sutiles en la morfología de los diferentes tipos de vértebras. En segundo lugar, constataron que, en contra de la creencia general, en los tetrápodos primitivos la mayoría de las vértebras situadas por delante de la cadera estaban unidas a costillas. Los fósiles de los

antepasados de los mamíferos y de los caimanes lucen costillas soldadas a las vértebras del cuello y de la cintura. Por tanto, la ausencia o la reducción de las costillas en tales regiones en los caimanes, las aves y los mamíferos modernos surgieron de forma independiente y proceden de su remoto antepasado común.

En suma, la observación conjunta de las especies fósiles y vivientes ha revelado qué carácter del esqueleto del tronco heredaron las serpientes de sus ancestros con patas (la disposición de la parrilla costal) y cuál es genuinamente suyo (el extraordinario alargamiento del cuerpo).

DESPOJADO DE LAS EXTREMIDADES

Hace poco, los investigadores han hecho nuevas incursiones en los mecanismos genéticos responsables de la atrofia de los apéndices locomotores. En 2016, Evgeny Z. Kvon, del Laboratorio Nacional Lawrence Berkeley, y sus colaboradores anunciaron el descubrimiento de un interruptor genético involucrado en el desarrollo de dichos apéndices en la serpiente y el ratón. En su estudio, insertaron un segmento del gen del ofidio en el genoma de un ratón de laboratorio. El resultado del experimento fue un animal fantástico: un ratón «serpentino», provisto de un cuerpo normal de roedor pero con las extremidades truncadas.

El gen de serpiente insertado en el ratón contiene un segmento de ADN denominado secuencia reguladora ZRS. Esta resulta crítica para que las patas traseras del roedor se formen con normalidad, y basta una mutación en ella para provocar anomalías en las patas. Como es tan importante para la supervivencia, ha permanecido casi inalterada durante la evolución de los tetrápodos, pero es muy variable en los ofidios.

Las variantes halladas en estos reptiles concuerdan con su diversidad morfológica en el desarrollo de las extremidades. Las serpientes actuales más primitivas, como las pitones y las boas, conservan una secuencia ZRS que promueve la formación de las patas, si bien es más corta que la de otros tetrápodos. En consecuencia, ambos tipos de ofidios presentan miembros posteriores degenerados, que semejan espolones. En cambio, las serpientes más modernas, como la culebra de maizal, han perdido todo el segmento ZRS y no conservan ningún vestigio de ellos.

El hallazgo de las variantes genéticas que concuerdan con diferencias en el desarrollo de las patas aporta nueva información sobre las serpientes fósiles. *Najash* conserva la cintura pélvica, el fémur, así como la tibia y la fibula truncadas, pero no los huesos pedios. *Pachyrhachis* también carece de estos últimos. Ambas indican que en la transición del lagarto a la serpiente, los genes reguladores propios de los apéndices locomotores habían sido modificados, pero aún seguían siendo funcionales en varias serpientes primitivas. Por su parte, *Dinilysia* carecía totalmente de huesos apendiculares y de cintura pélvica, lo cual supone la primera pérdida absoluta de función en la evolución de la secuencia promotora de las extremidades propia de los ofidios.

En el último capítulo de la era de los dinosaurios, el Cretácico superior, las serpientes experimentaron una transformación radical en su anatomía y quizás una evolución acelerada del genoma. Solo hemos comenzado a indagar en la base genética de los rasgos que nos brinda el registro fósil. *Haasiophis* no conservaba la cintura pélvica, pero sí un fémur íntegro y una tibia y un peroné bien desarrollados, junto con el astrágalo y los huesos pedios. Ninguna serpiente actual muestra esa misma disposición, pero su existencia en el registro fósil sugiere la interacción en el pasado remoto de varias secuencias reguladoras de las extremidades similares a la ZRS.

ESLABONES PERDIDOS

No cesan de aflorar nuevos indicios sobre los orígenes de las serpientes. En 2015, un equipo dirigido por David M. Martill, de la Universidad de Portsmouth, anunció el descubrimiento en Brasil de una serpiente de 120 millones de años. *Tetrapodophis ampectus* conserva íntegras las cuatro patas, con todos los dedos y la robustez suficiente como para actuar de apéndices de sujeción durante la cópula. Y pese a que era más corta que un palillo chino, estaba articulada por más de 200 vértebras. El largo tronco y la corta cola indican que debió de ser minadora, otro tanto en favor del hipotético origen terrestre del grupo. A la vista de su antigüedad,

del entorno donde vivió y del estado de sus extremidades, *Tetrapodophis* parece reunir todos los atributos que los paleontólogos han estado persiguiendo en su búsqueda de especies de transición.

Pero en un encuentro de la Sociedad de Paleontología de los Vertebrados celebrado en Salt Lake City, Utah, en 2016, algunos asistentes pusieron en duda la descripción del fósil hecha por los descubridores. Estos críticos insinuaron que *Tetrapodophis* no sería una serpiente, sino un lagarto marino. El espécimen puede reavivar el debate sobre si las serpientes surgieron en tierra firme o en el mar. Sin embargo, en ese mismo encuentro, un grupo de científicos informó de que el propietario privado de *Tetrapodophis* lo había retirado del museo público que acogía los fósiles, vulnerando la convención de que todas las especies nombradas, fósiles o vivientes, deben permanecer a disposición de otros investigadores y del público para su estudio. El debate sobre *Tetrapodophis* ha quedado en el aire a raíz de ello.

Dejando a un lado a *Tetrapodophis*, los especialistas están investigando incógnitas sobre la evolución de las serpientes. Todos estamos ansiosos por averiguar, por ejemplo, si aparecieron primero en los continentes boreales o en los australes y si las representantes primigenias del grupo tenían hábitos nocturnos o diurnos. Queremos saber cómo adquirieron esas mandíbulas lo bastante grandes como para engullir presas mayores que su cabeza y cómo se volvieron venenosas.

Las respuestas a esas incógnitas mejorarán un relato ya de por sí fascinante. El folclore y la religión contienen todo tipo de historias que pretenden explicar la pérdida o la transformación de ciertas partes del cuerpo. El relato bíblico sobre la serpiente sostiene que Dios la condenó a arrastrarse sobre su vientre por persuadir a Adán y Eva para que mordieran la manzana del Paraíso. En la mitología china, el celestial Emperador de Jade la castigó por morder a la gente y ordenó que le cortaran las patas y se las dieran a la rana. Pero, tal y como subrayan las pruebas fósiles y genéticas de los ofidios, la selección natural no responde a objetivos. Las innovaciones evolutivas no son el fruto de una concepción deliberada: son consecuencia de las innumerables interacciones entre los animales y su entorno. ■

Artículo publicado en Investigación y Ciencia, marzo de 2018

LA AUTORA

Hongyu Yi es investigadora del Instituto de Paleontología de Vertebrados y Paleontología de la Academia China de las Ciencias, en Pekín. Estudia la evolución de los órganos sensoriales para desentrañar el modo en que la adaptación a ciertos ambientes ha modelado la anatomía reptiliana.

PARA SABER MÁS

Evolution of the snake body form reveals homoplasy in amniote Hox gene function. Jason J. Head y P. David Polly en *Nature*, vol. 520, págs. 86-89, 2 de abril de 2015.

A four-legged snake from the Early Cretaceous of Gondwana. David M. Martill et al. en *Science*, vol. 349, págs. 416-419, 24 de julio de 2015.

The burrowing origin of modern snakes. Hongyu Yi y Mark A. Norell en *Science Advances*, vol. 1, n.º 10, art. e1500743, 27 de noviembre de 2015.

Progressive loss of function in a limb enhancer during snake evolution. Evgeny Z. Kvon et al. en *Cell*, vol. 167, n.º 3, págs. 633-642, 20 de octubre de 2016.

EN NUESTRO ARCHIVO

Lepidosaurios en movimiento: de los lagartos a las serpientes. Sebastián Apesteguía en *IyC*, agosto de 2007.

Biomecánica del serpenteo. Daniel I. Goldman y David L. Hu en *IyC*, febrero de 2011.



LOS PRIMEROS ANIMALES

EL ÉXITO EVOLUTIVO DE LOS

M

Hallazgos fósiles recientes revelan que, mucho antes de que un asteroide acabase con la hegemonía de los dinosaurios, los mamíferos ya estaban sentando las bases de su futuro dominio en el planeta

Stephen Brusatte y Zhe-Xi Luo

GURNEY

AMÍFEROS



DINOSAURIO PARA CENAR. En China se ha descubierto un fósil de 130 millones de años perteneciente a un mamífero ancestral, *Repenomamus*, cuya caja torácica contenía la osamenta de una cría de psitacosáurido.

E

N UNA TARDE INVERNAL A INICIOS DE 1824, EL NATURALISTA Y TEÓLOGO INGLÉS William Buckland se encaminó a la Sociedad Geológica de Londres. La sala bullía de expectación. Buckland era conocido por sus clases efusivas en la Universidad de Oxford, donde se contaba que, vestido con todas sus galas académicas, hacía circular partes de animales y fósiles entre sus devotos estudiantes. Durante años había corrido el rumor de que atesoraba gigantescos huesos fósiles, descubiertos por picapedreros en las canteras de la campiña inglesa. Después de casi una década de estudio, estaba listo para hacerlo público. Explicó a la audiencia que esos huesos pertenecían a un antiguo animal similar a un lagarto pero mucho mayor que cualquier reptil actual. Lo llamó megalosaurio. La multitud quedó embelesada. Buckland había dado a conocer el primer dinosaurio.

Esa tarde fue un momento primordial para la historia de la ciencia que desató una fascinación aún viva por los dinosaurios. Pero lo que a menudo se olvida es que ese mismo día Buckland hizo otro anuncio; de dimensiones mucho menores, pero igual de revolucionario. Durante el análisis del resto de los fósiles hallados junto al megalosaurio en las canteras, estudió el hallazgo «extraordinario» de dos pequeñas fauces de mamífero, del tamaño de las mandíbulas de un ratón. Hasta entonces, los eruditos pensaban que los mamíferos eran más recientes y que surgieron mucho más tarde en la escala geológica, después del ocaso de los lagartos y las salamandras gigantes. Las dos minúsculas mandíbulas poseían los caninos característicos de los mamíferos y constituían el primer indicio de que la historia de esta clase era mucho más antigua.

Esas fauces planteaban una serie de incógnitas: ¿Cuán antiguos eran los mamíferos? ¿Cómo eran y cómo vivieron durante el largo dominio de los dinosaurios? ¿Cómo surgieron sus rasgos (la piel, las glándulas mamarias, el cerebro grande, la dentición compleja y los sentidos aguzados)? ¿Y por qué un grupo —los placentarios, caracterizados por dar a luz crías desarrolladas y que hoy integra más de 5000 especies, desde murciélagos diminutos hasta ballenas colosales— logró conquistar el planeta?

Casi dos siglos después de la conferencia de Buckland, esas preguntas seguían siendo difíciles de responder, dado el escasísimo número de fósiles de esos primeros mamíferos. Pero en el último quincenio se han sucedido numerosos descubrimientos paleontológicos que al fin están permitiendo trazar su evolución, desde las diminutas alimañas que vivían a la sombra del megalosaurio hasta el asombroso abanico actual.

INICIOS HUMILDES

Como tantas dinastías, los mamíferos provienen de una cuna modesta. En el lenguaje de la ciencia, dentro del árbol de la vida, la clase zoológica de los mamíferos engloba a los monotremas (ovíparos), los marsupiales (que acogen a sus crías minúsculas en una bolsa) y los placentarios, así como a todos los descendientes extintos del ancestro común. Los primeros animales cuyo aspecto y comportamiento semejaba el de los mamíferos actuales eran un grupo diverso denominado mamaliaformes, un nombre muy apropiado para designar a los parientes más cercanos de los mamíferos verdaderos. Descendían de los cinodontes, especies primitivas que conservaban muchos caracteres reptilianos.

Los primeros fósiles de mamaliaformes datan de hace unos 210 millones de años, en el Triásico superior (tardío), un momento fascinante de la evolución. Unas decenas de millones de años antes, la mayoría de las formas de vida había desaparecido en una extinción masiva provocada por una fase de vulcanismo que marcó el final del período Pérmico y el inicio del Triásico. La mayoría de los anfibios y reptiles gigantes que dominaron el Pérmico se extinguieron y animales de otros grupos aún hoy importantes prosperaron en el vacío que siguió a la hecatombe. Tortugas, lagartos, ranas, cocodrilos, dinosaurios (que con el tiempo evolucionaron hasta convertirse en aves) y los antepasados mamaliaformes de los mamíferos actuales iniciaron su camino evolutivo en ese momento de crisis.

Algunos de los fósiles mejor conservados de mamaliaformes triásicos provienen de la formación rocosa del Fleming Fjord, en la costa oriental de Groenlandia. En los años noventa del siglo xx se halló en ella una gran cantidad de dientes y mandí-

EN SÍNTESIS

Los científicos siempre se han preguntado cuándo y de qué forma los mamíferos llegaron a ser los vertebrados dominantes. Pero no habían hallado muchos fósiles al respecto.

En los últimos 15 años se ha sucedido una serie de hallazgos que han brindado información sobre la diversificación y el éxito del grupo y que aclaran el papel desempeñado por la extinción de los dinosaurios.

Los descubrimientos revelan que el origen de los mamíferos es mucho más antiguo de lo concebido y que desarrollaron un conjunto de especializaciones durante la hegemonía de los dinosaurios.

La súbita desaparición de los dinosaurios allanó el camino a los mamíferos placentarios.

bulas diminutas que ayudaron a desentrañar el aspecto de los antepasados inmediatos de los mamíferos. Con todo, no son fósiles fáciles de encontrar. El difunto Farish Jenkins, singular paleontólogo de la Universidad de Harvard, y su intrépido equipo peinaron estas rocas congeladas en su búsqueda. Jenkins era tan entusiasta y teatral en sus conferencias como Buckland. En sus clases de anatomía, dibujaba minuciosos esquemas de esqueletos y órganos, siempre enfundado en trajes a medida de factura impecable. Antiguo infante de marina, era un jefe intrépido que siempre llevaba consigo un rifle para proteger a su equipo de los osos polares, un peligro constante en esas latitudes.

El equipo de Jenkins descubrió fósiles de tres grandes grupos de mamaliaformes: kuehneotéridos, morganucodontes y haramiyidanos. Todos eran menudos, similares a musarañas y ratones, con rasgos distintivos de los mamíferos. Estaban cubiertos de pelo, que aísla del frío y disipa el calor. La forma de la articulación mandibular y el desarrollo de la musculatura masticatoria del cráneo les otorgaron mayor fuerza en la mordedura y mayor precisión con respecto a los cinodontes. Las cúspides dentales, sobre todo las de los molares posteriores, eran más aptas para masticar.

Los fósiles hallados en Groenlandia y en otros continentes indican que, en paralelo con las innovaciones de la mandíbula, también se produjo un cambio en el desarrollo dental. Los cinodontes tenían dientes de crecimiento continuo, que caían y volvían a salir a lo largo de toda la vida. En cambio, los mamaliaformes tenían nuestro mismo tipo de crecimiento, en el que la dentición de leche es sustituida por la permanente. A pesar de que los humanos nos quejamos de nuestra peculiar dentición ya que cuando caen los dientes adultos no crecen otros nuevos, nuestra forma de desarrollo y sustitución dental está íntimamente ligada con uno de los rasgos distintivos de la biología de los mamíferos. Los jóvenes desdentados o con dientes de leche pueden nutrirse de la leche materna que segregan las glándulas mamarias, que dan nombre al grupo. Por tanto, muy probablemente estos mamaliaformes alimentaban a sus crías del mismo modo que los mamíferos actuales. Este importante cambio evolutivo permitió a las crías crecer más rápido y sobrevivir mejor. El metabolismo acelerado les permitía ser activos en entornos más fríos y, especialmente, en la oscuridad de la noche.

Los primeros mamaliaformes también muestran indicios de otro rasgo clave de los mamíferos, como es una mayor inteligencia y percepción sensorial. En la última década, la aplicación de la tomografía computarizada ha permitido a los paleontólogos explorar detalles de la anatomía interna de los huesos fósiles, como las cavidades cerebrales y las vías nerviosas. Esta técnica ha puesto de manifiesto que los primeros mamaliaformes poseían cerebros enormes en comparación con sus antepasados, sin alcanzar el tamaño propio de los mamíferos actuales. Su cerebro también albergaba grandes bulbos olfativos y regiones auditivas, encargados de recibir la información de los sentidos del olfato y del oído. También eran más voluminosas las regiones responsables de procesar la información táctil de la piel y el pelo. El oído interno había evolucionado rodeándose de hueso macizo, que lo dotaba de mayor sensibilidad y lo aislaba de los ruidos provocados por la masticación.

A pesar de que los primeros mamaliaformes del Triásico estaban empezando a adquirir las destacables características de los mamíferos modernos, no constituían la fauna dominante de la época. Ese puesto lo ostentaban los dinosaurios y los cocodrilos, que habían empezado a adquirir dimensiones monstruosas y ocupaban la cúspide de la pirámide trófica. A pesar

de su pequeña talla, los protomamíferos la compensaban con su diversidad. Los últimos estudios llevados a cabo por Pamela Gill, de la Universidad de Bristol, han revelado su sorprendente diversidad adaptativa a la alimentación. Gill y sus colaboradores han recurrido a los haces del sincrotrón para estudiar los dientes de los mamaliaformes y al *software* de ingeniería para modelar su función; han demostrado así que las mandíbulas de los morganucodontes eran lo bastante fuertes para triturar insectos grandes y de caparazón duro, como los escarabajos. Mientras que las gráciles mandíbulas y los dientes delicados de los kuehneotéridos probablemente masticaban gusanos blandos o polillas. Otro análisis realizado por uno de nosotros (Luo) muestra que los haramiyidanos podrían cortar y triturar pequeñas plantas con sus singulares mandíbulas móviles.

LA GRAN EXPLOSIÓN DEL JURÁSICO

La idea clásica sobre la evolución de los mamíferos sostiene que esos protomamíferos no habrían cambiado en decenas de millones de años, durante gran parte de la era Mesozoica (de 252 a 66 millones de años atrás, que abarca los períodos Triásico, Jurásico y Cretácico). Mientras los dinosaurios gozaban de su dominio, los protomamíferos quedaron relegados a una existencia anodina como pequeños insectívoros de hábitos rastreros, ocultos entre la espesura y bajo el suelo. Pero los numerosos descubrimientos de fósiles en yacimientos de todo el mundo rebaten esta imagen. La adaptabilidad de los primeros mamaliaformes se convertiría en una constante durante toda la evolución de los mamíferos, incluido el largo período de coexistencia con los dinosaurios. Esa capacidad de adaptación a los cambios mediante la diversificación parece haber sido la clave de su éxito.

En el caso de los primeros mamaliaformes, sus aguzados sentidos y su fina coordinación motriz (sustentados por un cerebro más voluminoso), aunados con su metabolismo acelerado, les habrían permitido prosperar en el frío y en la oscuridad de la noche. Y esas mismas facultades les habrían ayudado a sobrevivir cuando se produjo una nueva catástrofe. El registro geológico muestra que a caballo del Triásico y del Jurásico, hace unos 200 millones de años, el supercontinente Pangea se desgarró. La gran actividad volcánica desatada en torno a las fisuras generadas por la separación de los continentes envenenó la atmósfera y provocó el colapso de los ecosistemas. Los mamaliaformes lograron sobrevivir al cataclismo y colonizaron nichos ecológicos que resultaron inaccesibles a muchos otros vertebrados coetáneos.

Numerosos dinosaurios sobrevivieron a la extinción masiva de finales del Triásico y mantuvieron su dominio durante el Jurásico. Pero, a lo largo de 30 millones de años de ese período, el linaje de los mamíferos experimentó otra explosión evolutiva. Gran parte del registro de esa nueva fase de diversificación procede de los miles de fósiles recuperados durante la última década en la formación Tiaojishan, en el noreste de China. Los fósiles de estas rocas se hallan en un magnífico estado de conservación e incluyen insectos, dinosaurios emplumados y más de dos docenas de esqueletos de mamíferos, muchos envueltos por halos de pelo. Hace 160 millones de años, todos vivían en lagos y bosques situados en el radio de alcance de las erupciones volcánicas, que causaron su muerte y su enterramiento sin putrefacción.

Los estudios de Luo y otros investigadores con estos mamíferos fósiles de China, entre ellos los de Jin Meng, del Museo Americano de Historia Natural de Nueva York, revelan una notable variedad de formas corporales que abrió la puerta a la ocupación de multitud de nichos ecológicos. *Castorocauda*, un

De la musaraña al hombre

Recientes descubrimientos de fósiles han permitido a los paleontólogos reconstruir la evolución de los mamíferos desde sus humildes antepasados, similares a una musaraña, hasta la extraordinaria variedad actual de la que somos parte. Entre las innovaciones clave que ayudaron a cosechar ese enorme éxito se cuentan cambios en la dentición y en el oído que les permitieron ocupar todo tipo de nichos ecológicos.

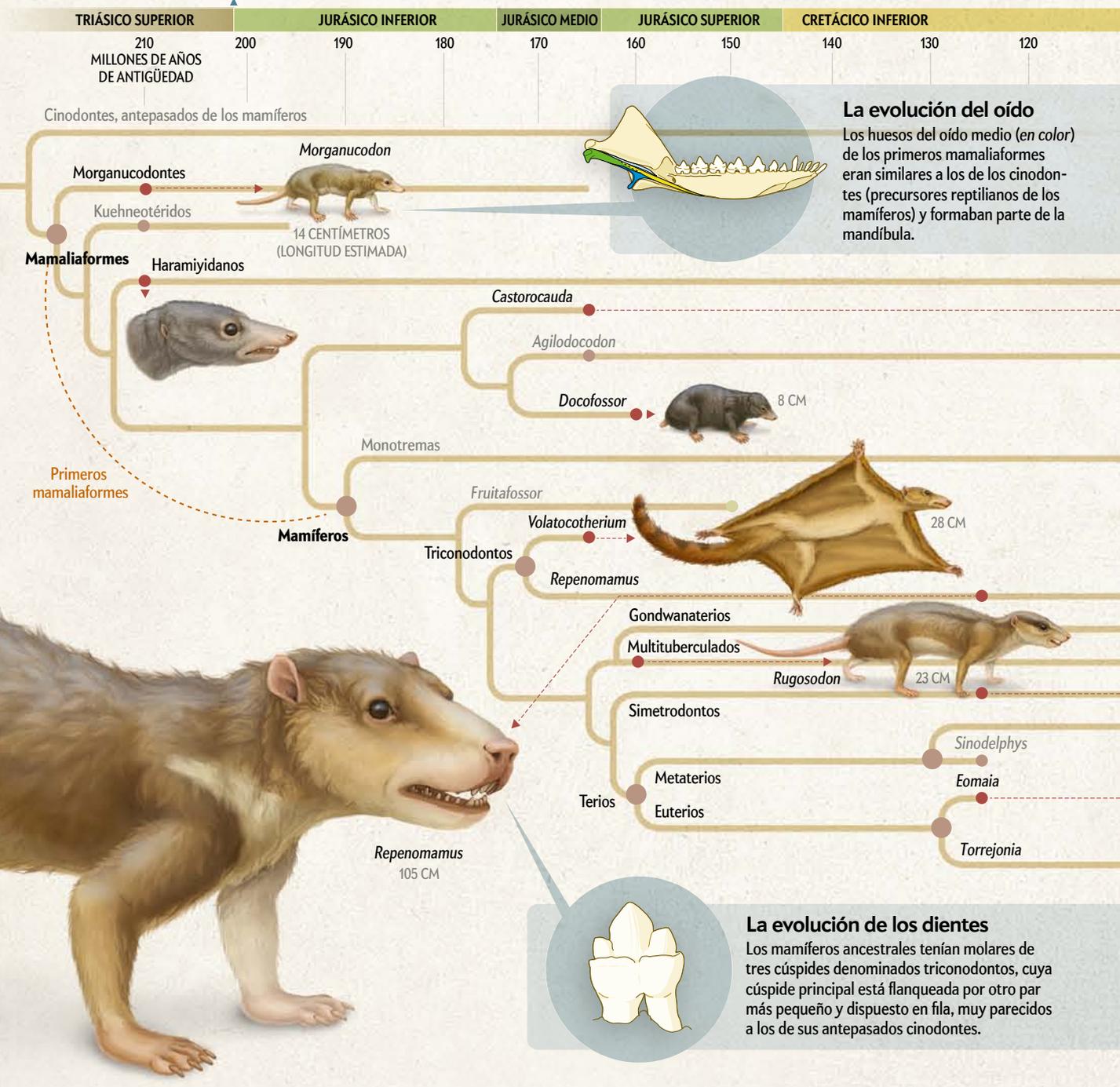
Inicios discretos

Los primeros animales de aspecto similar a los mamíferos, los mamaliaformes, aparecieron sobre la Tierra cuando los continentes estaban unidos en una sola masa.

Especialización inicial

Los expertos pensaban que la evolución de los mamíferos permaneció estancada hasta la desaparición de los dinosaurios. Pero nuevas pruebas demuestran su adaptación a una amplia gama de tipos de alimentación y locomoción durante el reinado de los reptiles.

El supercontinente Pangea se fragmenta



El auge de los mamíferos

La aparición de las plantas con flores favoreció la evolución de los mamíferos terios, el grupo que engloba a los marsupiales y los placentarios, los cuales dan a luz crías desarrolladas.

El fin de lo antiguo

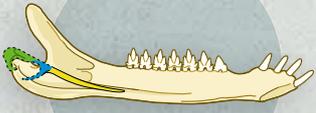
Si bien los mamíferos habían logrado éxitos notables en la época de los dinosaurios, la extinción de estos propició la espectacular diversificación de los placentarios, dispuestos a ocupar los nichos vacantes.

EXTINCIÓN DE LOS DINOSAURIOS

CRETÁCICO SUPERIOR

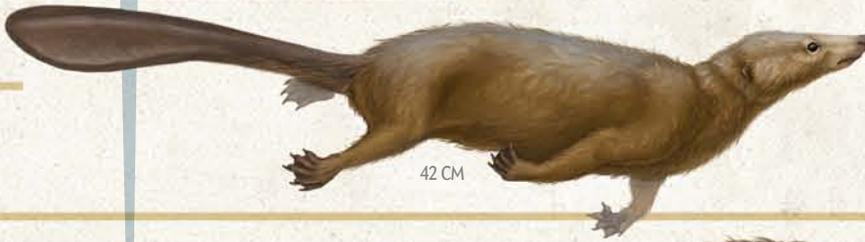
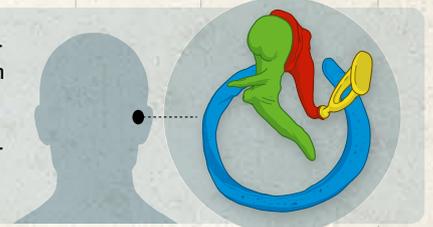
CENOZOICO

100 90 80 70 66 60 50 40 30 20 10 0



Los huesos del oído medio de los primeros terios habían empezado a encoger y a separarse de la mandíbula, dotando a su poseedor de un oído más agudo, adecuado para localizar a las presas y evitar a los depredadores.

En los terios modernos los huesecillos del oído medio completaron su separación de la mandíbula hasta formar el martillo (verde), el yunque (rojo) y el estribo (amarillo), además del soporte óseo para el tímpano (azul).



Mamíferos actuales



Monotremas



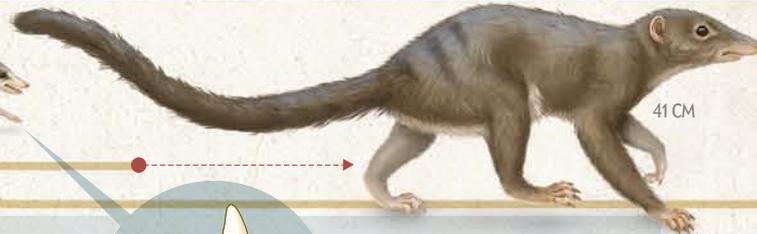
Marsupiales



Matherium 18 CM



19 CM



41 CM



Placentarios



Las pequeñas cúspides se desplazaron hacia la lengua en los molares inferiores y hacia la mejilla en los molares superiores formando los dientes denominados simetrodontos.



En los molares tribosfénicos, las cúspides de las piezas superiores encajan con las fosetas de las piezas inferiores, creando una estructura similar a un mortero que permite triturar alimentos de lo más variado.

mamaliaforme que sobrevivió hasta época tardía, era del tamaño de un perrito de las praderas, con manos y pies palmeados y cola aplanada como la de un castor. Es el mamífero más antiguo que se conoce con adaptaciones a la natación. *Docofossor* excavaba galerías gracias a sus manos con garras en forma de pala y sus dedos anchos con la articulación fusionada, a semejanza de los actuales topos dorados africanos. *Agilodocodon* era capaz de trepar ágilmente a los árboles y chupar su savia después de roer la corteza con sus dientes en forma de pala. Quizás el más extraño de todos sea *Volaticotherium*, cuyo aspecto recordaría al de una ardilla voladora cuando planeaba entre las ramas gracias a una membrana que se extendía entre sus miembros anteriores y posteriores. Estos especialistas no solo se han hallado en China. Luo y John Wible, del Museo Carnegie de Historia Natural, en Pittsburgh, han descrito en Colorado el fósil de *Fruitafossor*, un excavador mirmecófago. De alguna forma, en todos estos nuevos fósiles de mamíferos del Jurásico se aprecian casi todas las morfologías propias de los pequeños mamíferos actuales.

Durante el Jurásico medio, hace entre 174 y 164 millones de años, el número de mamíferos se multiplicó por doquier.



EL FÓSIL de este pequeño mamífero arborícola hallado en China, *Agilodocodon scansorius*, de 165 millones de años, demuestra que las adaptaciones a la vida arbórea surgieron antes de lo que se pensaba.

Roger Close, actualmente en la Universidad de Birmingham, ha realizado un estudio estadístico sobre las características esqueléticas en un linaje para calcular el ritmo de cambio anatómico a largo del tiempo. Su análisis revela que las especies del Jurásico evolucionaron mucho más rápido que sus antepasados mamaliaformes del Triásico, hasta dos veces más. Este ritmo acelerado creó las bases de la división del árbol de los mamíferos actuales: los linajes que conducen a los monotremas (ovíparos) y a los terios modernos (el grupo mayoritario, integrado por marsupiales y placentarios) se separaron como si fuesen dos hermanos que deciden emanciparse por separado para engendrar su descendencia.

En realidad, muchos mamíferos del Jurásico que hemos descrito pertenecen a linajes extintos, situados en un punto intermedio entre los monotremas y los terios. Pero son esenciales para entender el origen de los mamíferos actuales, pues nos revelan la morfología de sus antepasados. Estos linajes convivieron con los ancestros de los mamíferos actuales durante el Jurásico y más tarde en el Cretácico, antes de desaparecer. Y en esa explosión evolutiva adoptaron los mismos hábitos de alimentación y locomoción, en convergencia con los ancestros

de los mamíferos actuales. Así, los paleontólogos pueden desentrañar por qué algunos de esos animales tan especializados no sobrevivieron hasta épocas modernas.

UNA NUEVA FUENTE DE ALIMENTO

A inicios del Cretácico, hace unos 145 millones de años, la morfología básica de los mamíferos ya estaba consolidada. El cerebro voluminoso y el rápido crecimiento siguieron siendo rasgos clave de la clase. Pero un nuevo cambio evolutivo en apariencia secundario vino a sumarse: la aparición de los molares tribosfénicos, en los que las cúspides de las piezas dentales superiores encajan con las fosetas de las piezas inferiores y permiten triturar la comida como un mortero. Esta disposición de la dentición abrió un abanico de formas de alimentación a los mamíferos.

Gracias a esa versátil dentición, los mamíferos terios iniciaron un proceso de diversificación. Los linajes que acabarían engendrando a los grandes grupos actuales —los euterios que evolucionaron en los placentarios y los metaterios que se convertirían en los marsupiales— tomaron derroteros distintos. En China se han hallado restos de los miembros más antiguos y primitivos de ambos linajes, donde vivieron hace más de 125 millones de años, escondidos en el sotobosque entre los pies de los dinosaurios con plumas.

Los primeros terios surgieron al inicio del Cretácico, pero su momento álgido llegaría más tarde. Pocos y menudos, raramente superaban la talla de un jerbo. Durante los primeros 30 millones de años del Cretácico, mamíferos más primitivos de los grupos de los triconodontos y simetrodontos ocuparon una posición más preeminente, un estatus heredado del Jurásico. Algunos integrantes de ambos grupos fueron los mayores mamíferos del Mesozoico, como *Repenomamus*, que alcanzaba el metro de largo, pesaba una quincena de kilos y tenía el aspecto de un glotón. Hallado en rocas del Cretácico inferior de China, su estómago fosilizado contenía huesos de dinosaurios pequeños.

Entonces ocurrió algo inesperado, un acontecimiento que cambiaría el curso de la historia de los mamíferos. Surgió un nuevo tipo de plantas, las angiospermas: los arbustos y árboles con flores y frutos que constituyen el grueso de la flora actual y que nos brindan la mayor parte de nuestros alimentos básicos y decoran nuestros jardines. A mitad del Cretácico, las angiospermas colonizaron los ecosistemas de todo el planeta y proporcionaron nuevas fuentes de alimentos a los mamíferos: las frutas y las flores, así como los insectos que se nutrían de ellas. La capacidad de corte y trituración de los molares tribosfénicos dotó a los terios de la herramienta idónea para ingerirlos. Y prosperaron. Mientras tanto, los mamíferos de dentición más primitiva, como el cazador de dinosaurios *Repenomamus*, cayeron en declive y no sobrevivieron al Cretácico.

Con todo, el aumento de las opciones de alimentación no garantizaba el éxito de los terios. Se estaba fraguando una lucha por la subsistencia. Mientras que algunos terios se volvieron insectívoros a mitad o a finales del Cretácico, otros grupos primitivos desarrollaron denticiones más complejas adaptadas al corte y la trituración de las nuevas angiospermas. Los continentes boreales fueron colonizados por animales similares a las ratas con dentición multituberculada e incisivos prominentes. A pesar de su apariencia, no eran parientes cercanos de los roedores, sino que habían convergido en su anatomía por consumir alimentos similares. Estudios recientes de Gregory Wilson, de la Universidad de Washington, y David M. Grossnickle, de la Universidad de Chicago, basados en la aplicación de complejos métodos estadísticos a una gran base de datos con medidas

de fósiles, han demostrado que los multituberculados estaban prosperando en las postrimerías del Cretácico. En paralelo con la propagación de las angiospermas surgieron numerosas especies de multituberculados, algunas de gran talla y armadas de molares muy intrincados.

En los continentes del hemisferio sur también vivieron algunos competidores de los terios. Los paleontólogos saben muy poco acerca de los mamíferos australes del Cretácico superior, pero algunos hallazgos recientes sugieren que un grupo extraño estaba prosperando: los gondwanaterios, que a pesar de su nombre no eran verdaderos terios. Durante décadas, el único rastro sobre estos misteriosos mamíferos consistió en dientes sueltos: unos molares de corona alta que crecían toda la vida y similares a los dientes de los caballos y las vacas, sumamente útiles para triturar vegetales tenaces. En 2014, un equipo dirigido por David Krause, de la Universidad Stony Brook, dio a conocer el primer cráneo de un gondwanaterio perteneciente a la nueva especie *Vintana*, que vivió en Madagascar a finales del Cretácico. Era similar a un castor y posiblemente se alimentaba de las primeras herbáceas que surgieron en ese período.

LA CATÁSTROFE CREA LA OPORTUNIDAD

En las postrimerías del Cretácico, hace unos 66 millones de años, los mamíferos gozaban de una buena situación. Habían prosperado desde sus inicios en el Triásico, y numerosos terios insectívoros, multituberculados y gondwanaterios herbívoros habían hallado su lugar en la cadena trófica que coronaban los grandes dinosaurios, entre ellos *Tyrannosaurus*. No obstante, aún debían conformarse con habitar el sotobosque, sin posibilidad de ocupar nuevos hábitats.

Pero su suerte, como la de tantos otros, cambió de repente cuando un asteroide cayó del cielo desencadenó una oleada de incendios forestales, terremotos, maremotos y erupciones que modificó la faz del planeta en cuestión de días o semanas. Los dinosaurios no soportaron el cataclismo y el cambio climático y ambiental desatado por el impacto. Y de esta forma, las majestuosas criaturas que habían reinado durante más de 150 millones de años quedaron condenadas a la extinción.

La mortandad también diezmo a los mamíferos. Hay pruebas de su declive gracias al programa intensivo de excavaciones dirigido inicialmente por William Clemens, de la Universidad de California en Berkeley, y ahora por Wilson. Durante cinco décadas se han recopilado meticulosamente fósiles en rocas de Montana que abarcan el momento de la extinción. Los resultados muestran que la mayoría de los mamíferos más grandes y más especializados en su dieta desaparecieron con los dinosaurios. Los metaterios, surgidos durante el Cretácico superior, se extinguieron casi por completo. De no ser por un puñado de supervivientes, sus descendientes, los canguros y los koalas de Australia, no habrían existido jamás.

Entre los que consiguieron sobrevivir a la crisis también se hallaban algunos de los primeros placentarios, que como nosotros dan a luz crías en un avanzado estado de desarrollo. Los estudios del llamado reloj molecular permiten calcular, a partir de las diferencias de ADN entre las especies actuales, en qué momento se separaron unas de otras. Tales estudios indican que el ancestro común de los placentarios convivió con los dinosaurios cretácicos. Pero solo después de su extinción, a finales de ese período, pudieron diversificarse y dividirse para dar lugar a la mayor parte de los grupos actuales, desde los roedores a los primates. La razón del cambio es clara. Con *Tyrannosaurus*, *Triceratops* y otros dinosaurios fuera de combate, los

placentarios tuvieron vía libre y, de nuevo, evolucionaron con rapidez para llenar los nichos ecológicos vacantes.

Que la muerte de los dinosaurios fue fundamental para los mamíferos no es una idea nueva en absoluto. Pero ahora entendemos mejor el papel exacto que desempeñó y, sobre todo, cuál fue la chispa que encendió la revolución de los placentarios. Como todas las revoluciones, todo sucedió muy rápido, en escasos miles de años; un instante en la escala geológica. Uno de nosotros (Brusatte) ha emprendido numerosas expediciones a Nuevo México para conocer mejor ese momento crítico de la evolución, de qué forma los mamíferos pudieron sobrevivir a la catástrofe y cómo su alimentación y sus costumbres los ayudaron en ese mundo apocalíptico. En los terrenos áridos de la Formación Nacimiento existe el mejor registro del mundo para averiguar cómo prosperaron los mamíferos después de la extinción de los dinosaurios. El compañero de Brusatte, Thomas Williamson del Museo de Historia Natural y Ciencia de Nuevo México, ha estado recorriendo estas rocas durante más de 25 años y ha recogido miles de fósiles que, gracias a su memoria fotográfica, puede recordar con todo detalle uno por uno. Los fósiles consisten en mandíbulas y dientes de numerosas especies de mamífero que van desde insectívoros del tamaño de una musaraña hasta depredadores con dientes de sable y herbívoros de la talla de una vaca. Vivieron apenas 500.000 años después del impacto del asteroide, una prueba de la rapidez con la que los placentarios conquistaron el planeta, cuando tuvieron la oportunidad.

Gracias a su éxito estamos aquí para contarlos. Entre los placentarios descubiertos por Williamson en Nuevo México se halla el esqueleto de un animal del tamaño de un cachorro, llamado *Torrejonia*, con extremidades alargadas y dedos muy largos. Vivió hace unos 63 millones de años, pero cuando observamos su esbeltez podemos imaginar cómo saltaba de árbol en árbol y se sujetaba a las ramas con los finos dedos de los pies. Es uno de los primates más antiguos, un lejano primo nuestro. Hubieron de transcurrir 60 millones de años para que la evolución transformase esos pequeños protoprimates en simios bípedos y dotados de filosofía. Pero eso es otro capítulo de la evolución de los mamíferos, un viaje que ahora dura 200 millones de años y que sigue su curso. ■

Artículo publicado en Investigación y Ciencia, agosto de 2016

LOS AUTORES

Stephen Brusatte es paleontólogo de la Universidad de Edimburgo. **Zhe-Xi Luo** es paleontólogo de la Universidad de Chicago. Su investigación se centra en la evolución de los primeros mamíferos.

PARA SABER MÁS

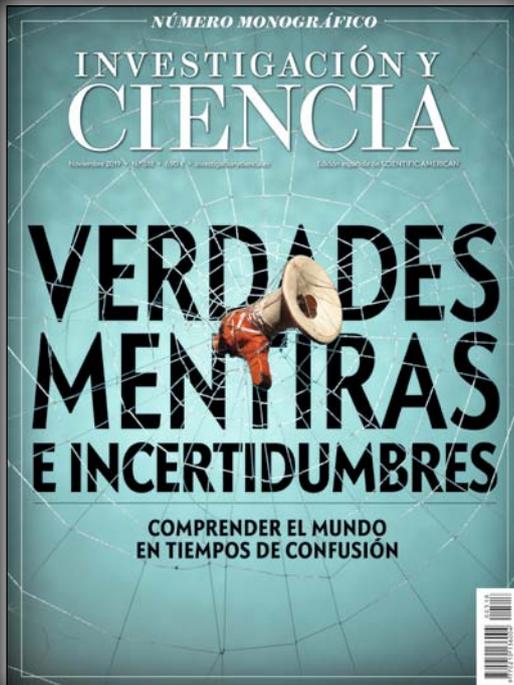
The origin and early evolution of Metatherian mammals: The Cretaceous record. Thomas E. Williamson, Stephen L. Brusatte y Gregory P. Wilson en *ZooKeys*, art. 465. Publicado online, 17 de diciembre de 2014.

An arboreal Docodont from the Jurassic and mammaliaform ecological diversification. Qing-Jin Meng et al. en *Science*, vol. 347, págs. 764-768, 13 de febrero de 2015.

EN NUESTRO ARCHIVO

Los primeros mamíferos placentarios. Maureen A. O'Leary en *JyC*, enero de 2015.
¿Qué causó la extinción de los dinosaurios? Stephen Brusatte en *JyC*, febrero de 2016.

NUESTRAS PUBLICACIONES



INVESTIGACIÓN Y CIENCIA

Desde 1976, divulga el desarrollo de la ciencia y la técnica con la colaboración de los mejores expertos internacionales

Revista mensual

Formatos: papel y digital



MENTE Y CEREBRO

Desde 2002, divulga los avances más sólidos en el dominio de la psicología y las neurociencias

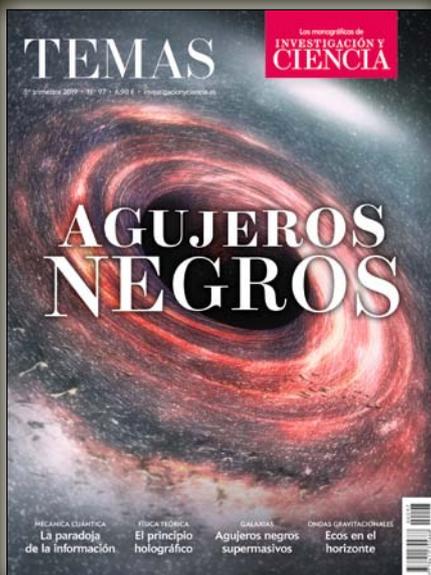
Revista bimestral

Formatos: papel y digital

Consulta promociones, suscripciones,
packs y otros productos en

investigacionyciencia.es/catalogo

MONOGRÁFICOS



TEMAS de IyC

Monografías sobre los temas clave que guían el desarrollo de la ciencia

Revista trimestral

Formatos: papel y digital



CUADERNOS de MyC

Monografías sobre los grandes temas de la psicología y las neurociencias

Revista cuatrimestral

Formatos: papel y digital



ESPECIAL

Recopilaciones de nuestros mejores artículos (en PDF) sobre temas de actualidad

Formato: digital

INVESTIGACIÓN Y
CIENCIA

Revista de psicología y neurociencias
Noviembre / Diciembre 2019 · N.º 99 · 6,90 € · menteycerebro.es

Mente & Cerebro

TINNITUS
Nueva teoría
sobre
los acúfenos

El inconsciente sale a la luz

Nuevos hallazgos
refutan la visión clásica
de una psique oculta

Nuevas tecnologías
Las desventajas
de leer en pantalla

Personalidad
Lo que la mirada
revela

Depresión
El lado oscuro
de los antidepresivos

N.º 99
en tu
quiosco



www.menteycerebro.es
contacto@investigacionyciencia.es



Prensa Científica, S.A.