



Carlos M.
Herrera

cmherrera@infonegocio.com

A vueltas con los vestigios: recuerdos que se heredan

Algunos vestigios que observamos en la naturaleza no sólo informan acerca del pasado, sino que también ofrecen claves sobre el futuro. Las plantas guardan “recuerdos” moleculares del ataque de los herbívoros que se transmiten a sus descendientes en forma de marcas epigenéticas en el ADN.

Suelen pasar desapercibidos, pero el mundo natural emite continuos mensajes informativos sobre sucesos acaecidos durante las últimas horas, semanas o años. Esa mariposa con un par de muescas triangulares, perfectamente simétricas, en el borde de sus alas anteriores nos cuenta que logró escapar, en el último momento, del pájaro que la había atrapado. Las hojas de rosal con nítidas muescas circulares nos narran que una abeja cortadora del género *Megachile* las mutiló para obtener material con el que construir su nido. Si aprendemos a leerlos, estos y otros muchos vestigios nos informarán sobre el pasado reciente del lugar que visitamos, los organismos que lo habitan y las interacciones ecológicas que los entrelazan, como expliqué en un artículo anterior (1) e ilustran las fotografías interpretadas que aparecen en el recuadro de la página 8.

Dejando aparte los indicios ecológicos a largo plazo, como los fósiles o los anillos de crecimiento de los árboles, la mayoría de los vestigios que apreciamos cotidianamente en la naturaleza son efímeros y sus consecuencias ecológicas, cuando las hay, afectan sólo al futuro más inmediato de los organismos implicados. La mariposa con marcas de un pico tal vez vuele peor y muera antes que las intactas; y el rosal con las hojas agujereadas quizá produzca esa temporada menos flores que sus vecinos de jardín que no fueron visitados por la abeja. Las consecuencias de los fenómenos ecológicos que dieron lugar a vestigios relativamente sutiles suelen desvanecerse sin dejar rastro. Pero no siempre. Está empezando a descubrirse que mucho tiempo después de que ciertos indicios visibles desaparezcan, hay plantas que conservan “recuerdos” que, ocultos a nuestros ojos, condicionarán su futuro y el de sus descendientes.

MEMORIA DEFENSIVA

La acción destructiva de los herbívoros reduce la eficacia biológica (*fitness*) de las plantas y la selección natural ha promovido la evolución de innumerables rasgos defensivos en el mundo vegetal. Algunas defensas son permanentes, como las espinas, pero otras se producen solamente cuando es necesario. Pertenecen al segundo grupo las defensas químicas inducidas, sustancias tóxicas que las plantas sintetizan en respuesta inmediata al ataque de los fitófagos. Gracias a este mecanismo, el consumidor ve reducida la calidad nutritiva del alimento inmediatamente después de haber empezado a comer, siendo incitado a abandonar el lugar y buscar otro más favorable. La inducción de defensas químicas puede quedar circunscrita a las zonas dañadas por el herbívoro o extenderse desde allí hasta abarcar la planta entera. Una inducción muy local puede producir fenómenos tan curiosos como el que muestra la fotografía adjunta: un insecto herbívoro comió pequeños trocitos aquí y allá en la

misma hoja, en vez de comérselo todo de una vez como aconsejaría la economía de recursos.

La inducción de defensas contra los herbívoros fue descrita por primera vez hace unos cuarenta años y hoy en día se considera un factor ecológico muy importante y extendido en el mundo vegetal. El éxito evolutivo de este tipo de defensa probablemente se debe al ahorro de costes que supone, ya que la planta únicamente gasta recursos y energía en producir defensas cuando son necesarias. Pero en los últimos años se ha descubierto que este mecanismo



es sorprendentemente sofisticado. Los individuos que ya estuvieron expuestos en algún momento al ataque de un herbívoro son capaces de responder con una inducción más rápida y eficaz ante una nueva acometida que los individuos sin antecedentes de haber padecido herbivoría. El fenómeno se conoce como “imprimación” o “troquelado” (*priming* en inglés) y guarda un parecido superficial con la mejorada defensa de los animales frente a los patógenos después de haber tenido contacto con ellos (2). Cuando no hay herbívoros, las plantas troqueladas se comportan exactamente igual que las demás. La mayor rapidez y potencia de su respuesta defensiva se manifiesta sólo cuando son atacadas. En un sentido bastante literal, las plantas troquela-

Hoja de aguacatillo (*Licaria campechiana*), un arbolito perennifolio que crece en los bosques secos de América central, plagada de marcas dejadas por insectos fitófagos.

das “recuerdan” su anterior contacto con los herbívoros y esa memoria defensiva las hace más expeditivas y contundentes cuando han de repeler una nueva agresión.

RECUERDOS QUE SE HEREDAN

Apenas sabemos nada de cómo funcionan las memorias defensivas vegetales, pero los indicios disponibles son realmente excitantes. Se ha demostrado, por ejemplo, que para troquelar a una planta no es imprescindible que sea físicamente consumida por un herbívoro, basta con exponerla a alguna de las sustancias liberadas habitualmente por los vegetales cuando reciben este tipo de ataque.

También se ha demostrado que una exposición experimental a dichas sustancias modifica rápidamente ciertas características del ADN, en concreto el grado y distribución de su metilación (3).

Aunque lo que confiere al ADN su papel decisivo en los seres vivos es el orden en que se disponen sus unidades elementales o nucleótidos (su “secuencia”), otros factores condicionan también de manera muy importante el resultado fenotípico final producido por una misma secuencia de nucleótidos. Uno de esos factores —denominados “epigenéticos”— es precisamente la metilación, que consiste en añadir grupos metilo ($-CH_3$) a bases de citosina (C), par-



ticularmente cuando están asociadas en tándem con guanina (G) en series del tipo CCGG. En las plantas, la metilación del ADN controla la expresión y regulación de los genes. El hecho de que sustancias asociadas con la herbivoría alteren dicha metilación indica, por tanto, que inducen modificaciones estables y duraderas en la metilación del ADN, cuya consecuencia es el troquelado, es decir, la predisposición a respuestas defensivas más rápidas y eficaces ante ulteriores ataques (3).

Los hallazgos anteriores se vuelven realmente apasionantes cuando los relacionamos con el descubrimiento de que muchas “marcas” epigenéticas debidas a la metilación del ADN no sólo son estables a lo largo de la vida de una

planta, sino que también son heredables y pasan inalteradas de madres a hijos (4). De este modo, la mayor solvencia defensiva que una planta haya podido adquirir durante su vida, gracias al troquelado inducido por el ataque de los herbívoros, podrá ser transmitida a sus descendientes, que obtendrán inequívocas ventajas cuando les llegue la hora de enfrentarse a los fitófagos.

Hasta ahora, casi todos los estudios sobre las implicaciones ecológicas de la variación epigenética se han hecho en condiciones experimentales y con la planta modelo por antonomasia, *Arabidopsis*, un género perteneciente a la familia de las crucíferas. Queda un largo trecho por recorrer antes de saber si los fenómenos y mecanismos epigenéticos descubiertos en condiciones experimentales son ecológicamente significativos en poblaciones naturales. Los dos únicos estudios detallados que se han hecho hasta ahora sobre poblaciones naturales sugieren que las variaciones epigenéticas individuales debidas a metilación diferencial del ADN son cuantitativamente importantes, están muy extendidas y tienen consecuencias ecológicas considerables. En colaboración con Pilar Bazaga, de la Estación Biológica de Doñana (CSIC), he estudiado cómo varía la metilación del ADN en algunas poblaciones de violetas de Cazorla (*Viola cazorlensis*), así como su posible significado ecológico (5, 6). Entre otros resultados, encontramos que el grado de herbivoría por mamíferos que sufren las plantas no sólo está relacionado con sus características genéticas convencionales —es decir, con las secuencias de su ADN— sino también con sus rasgos epigenéticos debidos a la metilación del ADN.

¿SI PLINIO HUBIERA TENIDO UN MICROSCOPIO!

Las plantas superiores poseen dos sistemas superpuestos de transmisión hereditaria: uno principal, genético, basado en las secuencias del ADN, y otro secundario, epigenético, que consiste sobre todo en variaciones estables de la metilación del ADN. El primer sistema es rígido, duradero y su integridad sólo se ve alterada por las mutaciones. El segundo es relativamente lábil y reversible, lo que permite ajustes rápidos inducidos por condiciones ambientales cambiantes (4).

Resulta inevitable que estos descubrimientos recientes sobre la epigenética de las plantas susciten preguntas importantes en torno a los procesos evolutivos. Por ejemplo, ¿qué papel ha jugado la herencia epigenética en la fijación estable de caracteres fenotípicos adquiridos por efecto del ambiente? ¿Qué grado de autonomía tienen los dos sistemas de herencia, genético y epigenético?

Es prematuro tratar de responder ahora a estas preguntas, pero el mero hecho de formularlas ya indica que ciertas premisas del paradigma evolutivo actual necesitan ser revisadas. Así progresa la ciencia, revisando y modificando continuamente las premisas y teorías establecidas cada vez que nuevos hechos las ponen en entredicho. La fiabilidad de la ciencia descansa, paradójicamente, en su permanente precariedad.

Los mecanismos de la herencia eran desconocidos en tiempos de Darwin, cuyas teorías pudieron ser corregidas y ampliadas por la Nueva Síntesis neodarwinista a raíz de los descubrimientos en genética. Otras ampliaciones del paradigma evolutivo están ahora en marcha, propiciadas por descubrimientos y tecnologías ausentes cuando se fraguó la Nueva Síntesis. Hasta un laboratorio tan modesto

como el mío puede permitirse hoy estudiar la metilación del ADN en una planta silvestre, así que puedo vislumbrar lo que habrían progresado los brillantes evolucionistas de la primera mitad del siglo XX si hubiesen tenido acceso a la tecnología y los conocimientos actuales.

Estas injusticias históricas son muy propias de la ciencia desde sus comienzos. El príncipe italiano Federico Cesi (1585-1630), fundador de la Accademia dei Lincei, la primera sociedad científica de la historia europea moderna, al referirse a los minuciosos dibujos anatómicos de

las partes de una abeja confeccionados por Francesco Stelluti (1577-1652) con la ayuda de un microscopio construido por Galileo Galilei (1564-1642), escribió: “¿Imagínense si Plinio hubiera tenido un microscopio lo que hubiera podido decir sobre las partes del cuerpo de la abeja, que tanto le interesaron!”. Cuando la ciencia todavía no se había convertido en la industria desalmada que es hoy, no era infrecuente que el hecho de desbancar unas ideas o teorías fuese arropado de admiración y respeto hacia lo desbancado. ♣

Los lectores de *Quercus* aceptaron el reto

Reproduzco en este recuadro las tres fotografías que ilustraron el artículo *Aprender a leer*, publicado en el número 289 de *Quercus* hace ahora exactamente un año (1). Allí planteé un desafío a los lectores, animándoles a escudriñar los indicios ecológicos presentes en cada una de ellas. Todas las interpretaciones que recibí coincidieron total o parcialmente con las mías, las cuales resumo aquí en forma de pies de foto. Mi gratitud a José María Catarineu, José A. Díaz, Rocío Fernández Alés, Víctor Fernández Pasquier, Trino Ferrández Verdú, Jesús García-Latorre, Alejandro Martínez-Abraín, Alicia Montesinos, José L. Pérez Chiscano, Julián Simón López-Villalta, Rafel Mas Ferrer y Miguel Ortega Martínez, por aceptar el desafío y decidirse a participar en el juego.

Bibliografía

- (1) Herrera, C.M. (2010). Aprender a leer. *Quercus*, 289: 6-7.
- (2) Karban, R. (2011). The ecology and evolution of induced resistance against herbivores. *Functional Ecology* (disponible en DOI: 10.1111/j.1365-2435.2010.01789.x).
- (3) Verhoeven, K.J.F. y otros autores (2010). Stress-induced DNA methylation changes and their heritability in asexual dandelions. *New Phytologist*, 185: 1.108-1.118 (disponible en DOI: 10.1111/j.1469-8137.2009.03121.x).
- (4) Jablonka, E., y Raz, G. (2009). Transgenerational epigenetic inheritance: prevalence, mechanisms and implications for the study of heredity and evolution. *Quarterly Review of Biology*, 84: 131-176 (disponible en DOI: 10.1086/598822).
- (5) Herrera, C.M., y Bazaga, P. (2010). Epigenetic differentiation and relationship to adaptive genetic divergence in discrete populations of the violet *Viola cazorlensis*. *New Phytologist*, 187: 867-876 (disponible en DOI: 10.1111/j.1469-8137.2010.03298.x).
- (6) Herrera, C.M., y Bazaga, P. (2011). Untangling individual variation in natural populations: ecological, genetic and epigenetic correlates of long-term inequality in herbivory. *Molecular Ecology* (en prensa).



Abeja solitaria del género *Anthophora* sobre una flor de asperón

La mancha amarilla del dorso de la abeja está formada por granos de polen. El polen de asperón (*Lithodora fruticosa*) es blanquecino y además se deposita en otra zona del cuerpo del insecto (cabeza y piezas bucales), por lo que esta foto revela que la abeja se está comportando como un polinizador promiscuo, que visita indistintamente flores de asperón y de otra especie diferente cuyo polen es amarillo (posiblemente alguna especie de *Linaria*). Como el polen de las dos especies se deposita en partes diferentes del cuerpo de la abeja, la promiscuidad no parece disminuir su calidad como polinizador para ninguna de las dos plantas.

Frutos en desarrollo de piorno azul

Los agujeros que se aprecian en el cáliz de estos futuros frutos de piorno azul (*Erinacea anthyllis*) son vestigios dejados por los abejorros (*Bombus terrestris*), que los hicieron semanas atrás para alcanzar el néctar de las flores. La costumbre de taladrar el cáliz o la corola está bastante extendida entre ciertos polinizadores, técnica que ponen en práctica cuando no son capaces de alcanzar la recompensa floral entrando legítimamente por la abertura normal de la corola. En principio, dicho comportamiento los convierte en unos explotadores del sistema mutualista, ya que su actividad generalmente no proporciona a la planta el beneficio de la polinización. En esta planta podríamos verificar muy fácilmente la hipótesis anterior: bastaría con examinar si los cálizos taladrados (flores que fueron robadas) ven reducida su fecundidad en comparación con los intactos (flores no robadas).



Inflorescencia de gamón blanco

La foto fue tomada pocas semanas después de que terminara la floración de un gamón blanco (*Asphodelus albus*), con frutos en desarrollo sobre el tallo y restos de flores que no tuvieron éxito. Las flores de gamón necesitan ser visitadas por polinizadores para producir frutos. Cada flor dura solamente dos o tres días y van abriéndose escalonadamente desde la base hasta el ápice de la inflorescencia durante dos o tres semanas. La alternancia de flores fracasadas y frutos exitosos en la vara refleja una secuencia de rachas de mal y buen tiempo intercaladas. Las flores que se abrieron durante las rachas de días lluviosos no fueron polinizadas y fracasaron. Las que se abrieron en los días de buen tiempo tuvieron éxito. Es como si la vara del gamón se hubiera convertido en un registrador de las condiciones meteorológicas.

