

MARCELINO PÉREZ DE LA VEGA

Catedrático de Genética  
Escuela Superior y Técnica de Ingeniería Agraria

# Plantas, personas y genes

Lección Inaugural del Curso Académico  
2005-2006  
Campus de León



Universidad de León

2 0 0 5

UNIVERSIDAD DE LEÓN



7907344657

L 18542842

B-14 348 242

BIBLIOTECA ULE  
VACIADO DIALNET  
NO EXPURGABLE

MARCELINO PÉREZ DE LA VEGA

CATEDRÁTICO DE GENÉTICA  
ESCUELA SUPERIOR Y TÉCNICA DE INGENIERÍA AGRARIA

## PLANTAS, GENES Y PERSONAS

**Lección Inaugural**  
del Campus de León  
del Curso Académico  
2005-2006



Universidad de León  
2005



*A los miembros de mi familia, con quienes  
además de genes comparto amor.*

*A mis maestros.*

La elección de un tema para un acto como éste es siempre una decisión arriesgada, pero permítanme que para justificarla use una frase del prefacio del libro de Edwin Schrödinger *¿Qué es la vida?*<sup>1</sup>: "Se supone que un científico tiene un conocimiento completo y profundo, de primera mano, de algunos temas, por tanto, normalmente se espera que no escriba sobre cualquier materia de la que no sea un maestro. Esto se tiene como una forma de *noblesse oblige*. Pero les pido renunciar a la *noblesse* para los fines actuales, y ser liberado de la consiguiente obligación". Con esta frase de Schrödinger trato de justificarme al incluir en mi lección algunos temas en los que ciertamente no soy especialista. Preparar una lección sobre alguna de las líneas sobre las que investigo o he investigado, y por tanto de las que algo sé de primera mano, hubiese sido demasiado técnico y aburrido. Finalmente decidí centrar la lección en un tema que sirviese de reconocimiento a mis maestros, aquellos que me enseñaron casi todo lo que sé de Genética, y que además justificase, más que mis muchos años como docente en la Escuela Superior y Técnica de Ingeniería Agraria, mi presencia hoy en esta tribuna. Mis maestros fueron por orden cronológico el Prof. Enrique Sánchez-Monge, el Prof. Juan Ramón Lacadena y el Prof. Robert W. Allard, los tres agrónomos aunque los dos últimos han realizado más intensamente actividades científicas básicas en el campo de la genética que actividades aplicadas en el campo de la mejora genética vegetal. Inicialmente pensé en hablar de la relación entre la Genética y la Agricultura, sobre todo en los inicios de la Genética, y de los cambios genéticos que la agricultura había causado en las plantas como consecuencia de su domesticación. Pero la Genética, como una "ciencia horizontal" tiene relación con casi cualquier otra materia relacionada con los seres vivos, con las plantas, con los animales, los microorganismos y también con los humanos como especie. Por tanto hablar de las consecuencias de una actividad humana como la agricultura sobre las plantas y no hablar de las consecuencias genéticas que la agricultura había tenido a su vez en la especie humana era dejar la función a la mitad. Así que decidí incluir también ese último tema, aunque eso significaba que cada vez me alejaba más de materias que conociese "de primera mano". El encontrarme con esta frase de Schrödinger me dio la confianza, espero que no temeridad, para presentar todas estas ideas. Eso sí, puesto que siempre he trabajado con especies vegetales, me he limitado a usar datos y ejemplos de plantas en aquellos temas en los que también se podían haber usado ejemplos de animales.

Muchas de las ideas de esta lección han sido tomadas de revisiones y artículos publicados en *Science*, con ello quiero destacar el 125 aniversario de esta revista y reconocer públicamente a la American Association for the Advancement of Science la distinción que me hizo al elegirme como Fellow.

---

<sup>1</sup> Schrödinger, E. 1944. Edwin Schrödinger (1887-1961) nació en Viena donde estudió ciencias naturales. Catedrático de Física en varias universidades europeas. Fue uno de los creadores de la mecánica ondulatoria, Premio Nobel en 1933. Su libro *What is life?* fue un hito para el desarrollo de la biología molecular.

## Introducción

Una de las ideas que quisiera desarrollar a lo largo de esta lección es aquella de que la dicotomía entre ciencia básica y ciencia aplicada es una dicotomía estéril. Cuando investigamos no sabemos qué resultados vamos a obtener ni la aplicación que éstos puedan tener. Muchos conocimientos "teóricos" han dado lugar a avances tecnológicos importantísimos, y muchas investigaciones "prácticas" han aportado avances conceptuales significativos a la ciencia. Algunos ejemplos de esto aparecerán a lo largo de esta lección.

La investigación científica es una de las actividades exclusivamente humanas. La creación de tecnología y la creación artística, aunque típicamente humanas, pueden considerarse compartidas con otros animales. Por ejemplo, al menos los chimpancés son capaces de desarrollar en la naturaleza cierta tecnología asociada sobre todo con la consecución de algunos alimentos. En cuanto a la creación estética, ciertas aves como los pergoleros son capaces de desarrollar estructuras relativamente complejas que adornan con objetos que recolectan con ese fin, y los primates parecen tener cierta capacidad estética para realizar pintura (Morris, 1971). Podemos discutir hasta qué punto son innatas, están en los genes ("nature"), o son transmitidas culturalmente y aprendidas ("nurture"), pero muy probablemente este tipo de comportamiento en ciertas especies animales tenga algo de "cultural". Sin embargo, al igual que la filosofía, la investigación científica, entendida ésta como la búsqueda de soluciones o respuestas a problemas o preguntas abstractas, no materializables en un objeto concreto, es una actividad que, hasta donde sabemos, es exclusiva de los seres humanos, con sus limitaciones, virtudes y tribulaciones.

Una de las tribulaciones actuales de la investigación científica es la discusión sobre la prioridad que ésta debe tener: básica o aplicada. Hoy día el trinomio I+D+i (investigación, desarrollo, innovación) está generando una enorme confusión sobre qué debe ser prioritario en la investigación, porque el desarrollo y la innovación, necesarios para mantener los niveles productivos y por tanto de renta, determinan y condicionan al primer componente, la investigación. La investigación científica básica, generadora de conocimientos que no sabemos si serán de utilidad práctica o cuándo lo serán, es hoy día mirada con sospecha por muchos, y como dirían los más exagerados, es una actividad cara y que parece servir sólo para justificar el sueldo del investigador; y a veces ni eso. Sabemos que ese razonamiento es falso porque si repasamos la historia de la ciencia y de la técnica veremos que toda innovación se basa en algún descubrimiento básico a veces muy pretérito. Ejemplos tan cotidianos como el transistor o el microondas son una buena prueba. El problema surge de la acelerada necesidad de alimentar un desarrollo que cada vez más rápidamente apremia a las sociedades desarrolladas para seguir manteniendo un buen puesto entre ellas.

La agricultura y la genética son un ejemplo de la interrelación entre la tecnología y la ciencia básica. Durante siglos la aplicación de las técnicas agrícolas de un modo precientífico ha tenido consecuencias genéticas sobre muchas especies, incluida la especie humana. Después, la agricultura y las ciencias básicas, fundamentalmente la biología, se mezclaron en el desarrollo protohistórico y en las primeras etapas de la genética como ciencia. A partir de la aplicación de los conocimientos genéticos a la mejora vegetal se considera que comienza el desarrollo de la agricultura científica. A este respecto la **mejora vegetal** es entendida en muchas fuentes autorizadas exclusivamente como mejora genética. Así, por ejemplo, la Enciclopedia Británica, una fuente popular pero autorizada de información, la define como: "La aplicación de los principios genéticos para producir plantas que son más útiles a los humanos" (*es obvio que lo mismo se puede decir cambiando planta por animal*). Y continúa en su definición: "Esto se consigue mediante la selección de plantas económica o estéticamente más deseables, primero controlando la reproducción de individuos seleccionados, y después seleccionando parte de los descendientes. Este proceso, repetido durante muchas generaciones, puede cambiar el acervo y valor hereditario de una población vegetal más allá de los límites naturales de las poblaciones previas". Curiosamente esto es lo que habían venido haciendo durante siglos los agricultores aunque de forma inconsciente, sobre todo el control de la reproducción, a pesar de que como veremos no se sabía si la planta tenían o no reproducción sexual. La diferencia fundamental entre la mejora precientífica y la mejora genética radica en que los resultados eran impredecibles mediante la primera, mientras que la aplicación de los principios genéticos los ha hecho predecibles.

### La ciencia básica (Biología) y la tecnología (Agronomía) en el origen de la Genética Antes de 1900

Pocas Ciencias tienen un origen histórico tan claramente definido como la **Genética**<sup>2</sup>. Existe un acuerdo casi unánime en definir el nacimiento de la Genética en 1900 cuando se publican de forma independiente tres trabajos (por Hugo De Vries, Carl Correns, y Eric Tschermak, respectivamente, aunque los historiadores de la ciencia discuten si se puede considerar realmente a este último como descubridor) que reproducen el proceso deductivo de Mendel y confirman sus resultados. Es lo que se conoce con el **Redescubrimiento de la Leyes de Mendel**. Sin embargo, el trabajo de Mendel (1822-1884) es prácticamente único. Aunque publicó algunos otros trabajos, lo que posteriormente fue bautizado como Leyes de la herencia o Leyes de Mendel se recoge en un único trabajo publicado en 1866. - El chiste fácil y conocido es que

<sup>2</sup> El término de genética se usó en el siglo XIX con otro concepto totalmente diferente. No tenía el contenido conceptual específico que hoy tiene, sino que se usaba en el sentido general del origen de los órganos e historia de su formación en el transcurso de la ontogénesis. El término de genética en el sentido de ciencia de la herencia biológica fue acuñado por Bateson en 1905.

como Mendel publicó tan poco y en revistas sin "índice de impacto" nunca habría llegado a ser Catedrático de Genética -. Pero me interesa destacar que los orígenes de la Genética están estrechamente ligados a las plantas y a la mejora. No sólo los experimentos de Mendel y los de los redescubridores se hicieron con plantas, sino que muchas de las contribuciones pioneras y esenciales en el desarrollo de esta Ciencia se deben a genéticos<sup>3</sup> y mejoradores de plantas. De hecho en 1905 se propuso el nombre de **Genética** para definir a esta nueva ciencia, entonces naciente, durante la Tercera Conferencia sobre Hibridación y Mejora Vegetal que pasó a conocerse desde entonces como Tercer Congreso Internacional de Genética<sup>4</sup>.

Si nos remontamos a los antecedentes históricos de la genética vemos que los trabajos de Mendel son el resultado de una inquietud generalizada en el siglo XIX sobre la existencia o no de reproducción sexual en las plantas, y la naturaleza mutable o inmutable de las especies, lo que a su vez estaba relacionado con la controversia sobre si se podían producir nuevas especies por hibridación entre especies distintas. Las investigaciones protogenéticas se basaban en la observación de la variación de caracteres fácilmente observables en dos tipos de híbridos (Jahn et al., 1990):

- 1) Híbridos de especies cultivadas, con una importancia eminentemente práctica en agricultura y jardinería.
- 2) Híbridos "naturales", dirigidos al intento de explicar cuestiones sobre los límites y transformaciones de la especies con fines taxonómicos.

Por tanto, los experimentos de hibridación<sup>5</sup>, tan típicos en el siglo XIX respondían a una doble inquietud. El análisis teórico del concepto de especie y los niveles de variabilidad de éstas, y la preocupación por obtener nuevas formas cultivadas útiles y estables. Es decir, ¡investigación y desarrollo!

Un reflejo del interés que existía en el siglo XIX sobre la experimentación con híbridos lo podemos ver en los concursos que convocaron diversas academias científicas. Por ejemplo, la Academia Prusiana en 1828 (¿Existe la fecundación híbrida en el Reino Vegetal?), la Academia Neerlandesa de la Ciencias de Haarlem en 1830 (¿Qué enseña la experiencia respecto a la producción de nuevas especies y variantes mediante la fecundación artificial de unas flores con el polen de otras, y qué plantas útiles o decorativas pueden producirse y reproducirse de esta manera?), la Facultad de Filosofía de la Universidad de

<sup>3</sup> La denominación que el Diccionario de la RAE da a las personas que cultivan o dominan los estudios de la genética es de **genetistas**. Sin embargo, en España los que cultivamos o dominamos esta ciencia preferimos llamarnos **genéticos/as**. Se lo razonamos a la RAE pero, como puede verse, sin éxito. Para mí que fue un empeño personal de algunos colegas biólogos que eran académicos de la RAE.

<sup>4</sup> Fue Bateson quien acuñó el término de Genética. Las anteriores conferencias o congresos fueron: International Conference on Hybridization, Londres, 1899; International Conference on Plant Breeding and Hybridization, Nueva York, 1902; Conference on Hybridization and Plant Breeding, Londres, 1905 (Lacadena, 1984).

<sup>5</sup> En este contexto hibridación incluía tanto cruzamiento entre especies diferentes como cruzamientos intraespecíficos, como los que realizó Mendel.

Munich en 1834 sobre la definición y variabilidad de las especies (Jahn et al., 1990), o la Academia de Francia. No es extraño por tanto que en un ambiente científico donde la hibridación, la fijeza o variabilidad de los caracteres de las especies, la esterilidad de ciertas formas híbridas de las plantas, la "dilución" de los caracteres híbridos en las siguientes generaciones, la posibilidad de obtener nuevas especies por hibridación, etc., eran materia de intensas discusiones surgiese el trabajo de Mendel. No es el objeto de esta lección incidir sobre el trabajo de Mendel, sus aciertos en el diseño experimental y sus consecuencias inmediatas porque se ha recogido en numerosas publicaciones<sup>6</sup>. Pero no es de extrañar que en un ambiente científico donde estos temas eran candentes, y el número de publicaciones sobre ellas muy numeroso, los resultados de su trabajo pasasen desapercibidos, aunque no es tan disculpable en el caso de Nägeli, un sabio oficial de la época<sup>7</sup> con quien Mendel mantuvo una intensa correspondencia científica. Jahn et al. (1990) han reflejado muy bien la situación en aquellos años: "Sin embargo, las publicaciones sobre híbridos en los 20 años siguientes a la aparición del Origen de las Especies de Darwin (1859) fueron tan numerosas que apenas pudo haber alguien, interesado en trabajar en experimentos de cruce, que pudiera revisarlas en su totalidad". La razón de tal inflación de obras sobre el tema se debió a que la publicación de la obra de Darwin enconó la discusión sobre el concepto de especie, y la inmutabilidad o no de éstas, haciendo más interesantes desde el punto de vista teórico los experimentos de hibridación<sup>8</sup>.

Fue Focke quien hizo visible al resto de la comunidad científica los trabajos de Mendel. Este investigador revisó la literatura científica producida por los "hibridadores" o "hibridicultores" y publicó en 1881 un libro titulado "Híbridos vegetales" (Die Pflanzen-Mischlinge), que incluía una recopilación de las observaciones sobre el tema, incluyendo las de Mendel, aunque paradójicamente en su revisión destacó ciertos trabajos de hibridación realizados por Mendel en *Phaseolus* e *Hieraecium*, hoy día intrascendentes, y no resaltó suficientemente los resultados con guisantes (*Pisum*)<sup>9</sup>.

<sup>6</sup> Por ejemplo: Stern y Sherwood, 1973; Mayr, 1982; Lacadena, 1984; Pérez de la Vega, 1984.

<sup>7</sup> Cinco años mayor que Mendel, fue profesor y catedrático de botánica en varias universidades, Friburgo, Munich y Zurich.

<sup>8</sup> A este respecto parece interesante incluir unos párrafos del libro de Mayr (1982) en relación al trabajo de Darwin. "La herencia implica continuidad y constancia; la variación implica cambio y discontinuidad. Cuando un mejorador cruzaba animales o plantas, frecuentemente encontraba variantes inesperadas entre los descendientes. .... De hecho, ¿de dónde viene la nueva variación? se convirtió en una pregunta importante. Pero hasta que Darwin estableció la teoría de la selección natural la fuente de la variación no fue un problema para la biología. La selección natural sólo puede ser efectiva si hay una fuente abundante de variación, fuente que debe ser renovable permanentemente. ¿Cómo podía reconciliarse esto con la creencia en la constancia de la herencia?" Y continúa más adelante. "Es una de las grandes ironías de historia de la ciencia el que la respuesta al problema de la herencia se hubiera alcanzado ya mientras tantos distinguidos investigadores la buscaban de forma tan asidua durante los 70, 80 y 90 del siglo XIX".

<sup>9</sup> Sobre esto Stern y Sherwood (1973) dicen. "Las menciones que Focke hace específicamente del trabajo de Mendel son muy a la ligera. .... La única referencia a Mendel en el mencionado capítulo - sobre la historia de la hibridación - se halla en lo que se lee en la página 444: Entre los experimentos científicos más recientes sobre hibridación, los de Rob. Caspari con las Ninfáceas, los de G. Mendel con *Phaseolus* e *Hieraecium*, y los de D. A. Godron con *Datura*, *Aegilops*, *Triticum* y *Papaver*, se les puede calificar de especialmente instructivos".

## Desde 1900

Para seguir el hilo de mi exposición sobre la interrelación de la Biología y la Agronomía en el nacimiento y desarrollo de la Genética es interesante detenerse un poco en los perfiles de Mendel y de los redescubridores de sus principios. Podemos considerar que Mendel era un aficionado, un no profesional de la biología y de la horticultura, que practicaba en el huerto monástico en Brno-Brünn, aunque había estudiado Ciencias<sup>10</sup> en Viena y Viticultura y Arboricultura en Olomouc (Jahn et al., 1990; Mayr, 1982).

Como he mencionado el redescubrimiento del mendelismo se produce en 1900 de forma simultánea e independiente por parte de tres científicos, Correns, De Vries y Tschermak. Aparentemente Correns y De Vries habían empezado sus experimentos sin conocimiento de los trabajos de Mendel, según contestación suya a preguntas sobre el redescubrimiento hechas por Roberts, aunque resulta algo difícil de creer en el caso de Correns puesto que su director de Tesis había sido Nägeli, con quien Mendel había mantenido correspondencia sobre sus trabajos.

¿Qué perfil científico tuvieron estos "redescubridores"? Hugo de Vries (1848-1935) nació en Haarlem, estudió biología y se doctoró en 1870, fue profesor de Botánica y de Fisiología Vegetal en varias universidades holandesas y alcanzó la cátedra de Botánica en 1881. Desde 1880 se dedicó a investigar la variabilidad vegetal realizando numerosos experimentos de cruzamientos, sobre todo en el género *Oenothera*. Carl Erich Correns (1864-1933) nació en Munich, estudió botánica, química y física y se doctoró en 1889, era profesor de Botánica de la Universidad de Tubinga en 1900, más adelante fue director del Instituto Kaiser-Wilhelm de Biología en Berlín. Fue catedrático honorífico de Botánica en la Universidad de Berlín. Erich von Tschermak-Seysenegg (1871-1962) nació en Viena y estudió agricultura en la Escuela Superior de la Universidad de Viena, se doctoró en 1895. Empezó a hacer cruzamiento en guisante en la Universidad de Gante. En 1906 obtuvo la cátedra de Fitogenética en la Escuela Superior de Viena y en 1909 la de Botánica en la Universidad de Viena. Como podemos ver el redescubrimiento de los principios de la herencia biológicas, como todo lo que había rodeado a las propias investigaciones de Mendel, está ligado a la botánica y la agronomía: a las ciencias básicas y a las aplicadas.

Rápidamente, tras la publicación en 1900 de varios trabajos sobre el mendelismo, algunos investigadores abrazaron esta nueva rama de la ciencia. La experimentación con animales empezó enseguida gracias a Bateson (gallinas), Cuénot (roedores) y Castle (roedores y *Drosophila*). La primera década de la Genética estuvo dominada por el genio de Bateson, de Vries y

<sup>10</sup> El profesor de Botánica de Mendel, Fank Unger, había adoptado la teoría de la evolución en 1852 (obviamente no la de Darwin, cuya obra no se publicó hasta 1859, pero la teoría o teorías de la evolución eran anteriores a Darwin). A este respecto Mendel dice en su publicación que realizar unos experimentos tan laboriosos era necesario para "alcanzar la solución de una pregunta, cuya importancia no puede ser sobrestimada en relación con la historia de la evolución de la formas orgánicas".

Johannsen. Este último, Wilhelm Johannsen (1857-1927), danés y profesor de botánica en la Universidad de Copenhague desarrolló la teoría de las líneas puras trabajando con *Phaseolus vulgaris* (la alubia) lo que llevó a demostrar la influencia del ambiente en la manifestación del genotipo, cuya expresión, el fenotipo, es el resultado de la combinación del propio genotipo y el ambiente<sup>11</sup>. A Johannsen debemos también la acuñación de la palabra **gen** en 1909 como una abreviación del término "pangén" de de Vries<sup>12</sup>. Otra contribución decisiva en estos primeros años de la Genética fue la demostración que los caracteres cuantitativos, cuyo resultado es la variación continua, se rigen por las mismas reglas básicas de la herencia que los cualitativos (discontinuos). Esta aportación se debe a dos mejoradores vegetales de forma independiente al sueco Nilsson-Ehle y al norteamericano East<sup>13</sup>, quienes trabajando con trigo, el primero, y con maíz y tabaco, el segundo, demostraron (1910) este hecho. También por aquellos años Shull (1911) introducía el concepto de heterosis gracias a sus trabajos con maíz (la superioridad de los genotipos heterocigóticos respecto a uno o más caracteres, en comparación con los correspondientes homocigóticos, lo que suele conocerse como vigor híbrido). La aplicación de este concepto la podemos observar en nuestro entorno mirando las miles de hectáreas de maíz híbrido sembradas en los regadíos leoneses (millones en todo el mundo - el aumento en la producción de maíz gracias al uso de maíces híbridos es uno de los mejores ejemplos de la aplicación práctica del conocimiento científico. La aplicación del "vigor híbrido" primero en el maíz y ahora en otros cultivos significa, a nivel mundial, un avance en la agricultura de una magnitud difícilmente imaginable, pero que puede llegar a significar aumentos en la producción de varias veces el valor original - Figura 1). A partir de esos años y hasta que Ellis y Delbrück empiezan en 1939 a introducir a los fagos en la experimentación genética, la mayoría de los avances de la Genética se basan en la experimentación con dos organismos muy diferentes, la mosca del vinagre, *Drosophila melanogaster*, fundamentalmente por la escuela de Morgan, y el maíz, *Zea mays*, por East y Emerson. Dos aproximaciones a la herencia muy diferentes, una la de Morgan y sus discípulos más biológica y basada en la experimentación en el laboratorio, otra más agronómica basada en los esfuerzos por desarrollar una mejora genética del maíz. De entre las contribuciones a la Genética debidas a la investigación con maíz, destacaré dos aportaciones de Bárbara McClintock: la primera es la demostración del tercer principio de la

<sup>11</sup> Fenotipo: las propiedades observables (estructurales y funcionales) de un organismo, producidas por la interacción entre el potencial genético del organismo (su genotipo) y el ambiente en que se encuentra. Rieger et al. (1982).

<sup>12</sup> Es curioso que de Vries, quizás el más "genético" de los redescubridores del trabajo de Mendel estaba tan influido por la teoría de la herencia de la pangénesis que no encontraba diferencia real entre el material genético y el "fenotipo". Igualmente, gran estudioso de la mutación, sin embargo usó el concepto de mutación de forma errónea en su intento de explicar el origen de las especies.

<sup>13</sup> Hermann Nilsson-Ehle (1873-1949), aunque profesor de Botánica en Lund es considerado un mejorador. Fue director del del Instituto de Fitogenética de Svalöf, en Suecia. Murray Edward East (1879-1938), estudió Química y se doctoró en 1907, fue ayudante de agricultura en Connecticut y catedrático de Bioquímica en Harvard; es sin embargo considerado un mejorador.

teoría cromosómica de la herencia (Creighton y McClintock, 1931)<sup>14</sup>; y la segunda el descubrimiento de los elementos móviles en el genoma de los seres vivos. Por este último descubrimiento le dieron el Premio Nóbel en 1983 ¡unos 30 años después de la publicación de sus primeros trabajos sobre los elementos móviles! Bárbara McClintock (1902-1992) estudió en la Escuela de Agricultura de la Universidad de Cornell, donde obtuvo el doctorado en botánica en 1927. Gracias entre otros a Emerson, en la Universidad de Cornell el maíz se había convertido en los primeros años del siglo XX en un poderoso instrumento para el estudio de la genética. Sin embargo, y a diferencia de *Drosophila*, apenas se había desarrollado el análisis cromosómico en esta especie. Bárbara McClintock, utilizando la nueva técnica de Belling, fue capaz de realizar toda una serie de estudios citogenéticos que la llevaron a demostrar el tercer principio y años más tarde la presencia de elementos móviles en el genoma de los seres vivos. De Bárbara McClintock dice Mayr (1982): "Usó las características del maíz durante treinta años de brillantes estudios para una interpretación de la acción génica cuya relevancia no fue entendida hasta que años después los genéticos moleculares llegaron a conclusiones similares".

En España la genética se desarrollo también por una doble vía: la de los "drosofilistas" y la de los mejoradores. De entre los pioneros de la genética en España mencionaré sólo a Gallástegui por su condición de mejorador. Cruz Ángel Gallástegui Unamuno (1891-1960), nació en Vergara, estudió en al Escuela Superior de Agricultura de Hohenheim de 1910 a 1914, y con una beca de Junta de Ampliación de Estudios viajó a EE.UU. (1917-1920), donde estableció contactos y estudió con East, Castle, Jones (creador de los híbridos dobles en maíz) y Jenkins. A su regreso a España desarrolló la mayor parte de su labor como mejorador en la Misión Biológica de Galicia (Ordás, 2003).

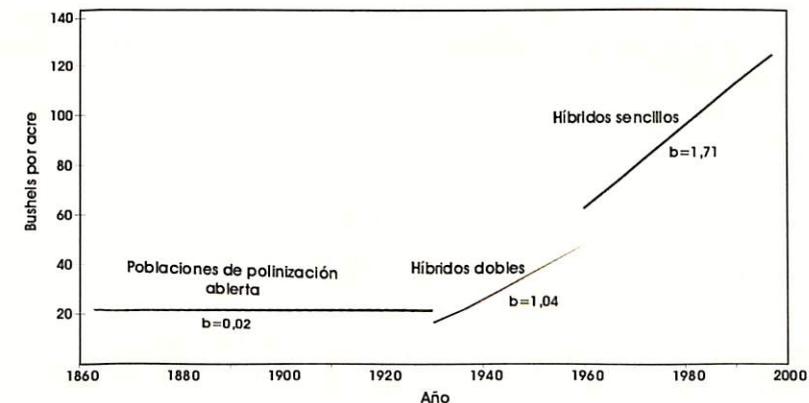


Figura 1. Aumento del rendimiento del maíz en Estados Unidos en los periodos dominados por la siembra de poblaciones de polinización abierta, híbridos dobles e híbridos sencillos. Dibujada a partir de datos facilitados por F. Troyer.

<sup>14</sup> El mismo año Stern publicó un trabajo demostrando también, por un método similar al usado por Creighton y McClintock, el tercer principio de la teoría cromosómica.

Creo que esta breve revisión de los orígenes de la Genética puede haber servido para demostrar que la contribución y la interacción de las ciencias básicas (Biología) y de las aplicadas (Agronomía) estuvieron íntimamente ligadas en su nacimiento y en el periodo en que se establecieron la mayoría de los principios básicos de esta ciencia.

### Los hombres cambian las plantas Los orígenes de la agricultura

Según los creadores de mitos de la Antigua Grecia, los humanos le debemos la habilidad para cultivar plantas a la repentina generosidad de una diosa. En un arrebatado de buena voluntad, Deméter, la diosa de la agricultura, le dio unas semillas de trigo a Triptólemo, un sacerdote de su confianza, quien surcó la Tierra con un carro tirado por dragones alados, sembrando la doble bendición de la agricultura y la civilización. Sin embargo los nuevos métodos científicos demuestran que los hombres comenzaron a cultivar plantas por todo el mundo mucho antes de lograr una agricultura plena, y esta actividad agrícola y la vida en poblados, a menudo, no ocurrieron de forma simultánea.

Hasta el final del Pleistoceno, todos los seres humanos vivían como cazadores-recolectores. Desde entonces, en momentos y lugares distintos y en un periodo que abarca desde aproximadamente el año 8500 hasta el 2000 a.C. (Tabla 1), se desarrolló independientemente la producción de alimentos a partir de unas pocas especies de plantas y animales en, por lo menos, nueve núcleos de origen de la agricultura y la ganadería repartidos por todos los continentes, excepto Australia. Para esta lección utilizaré el ejemplo de Próximo Oriente<sup>15</sup> como ilustración de esta hipótesis.

**Tabla 1.** Centros de origen de la agricultura y fechas<sup>1</sup> aproximadas de comienzo

Creciente Fértil	9000
Valles del Yantsé y Amarillo	7000
India-Indonesia	4000
Mesoamérica	3000-2000
Región Andina	3000-2000
Este de EE. UU.	2000-1000
Amazonía	¿?
Tierras Altas de Nueva Guinea	7000-5000
África subsahariana-Etiopía	3000-2000

<sup>15</sup> Con Próximo Oriente me refiero a la región oriental del Mediterráneo, correspondiente al término inglés de Near East. Esta región solapa con lo que en castellano se designa Oriente Medio, que incluiría, según algunos, hasta la India

<sup>1</sup> Fechas a.C. Datos recientes apuntan hacia un comienzo más temprano en alguno de estos centros.

Durante décadas, los arqueólogos consideraron el nacimiento de la agricultura como una transformación drástica, denominada Revolución Neolítica, que llevó al nacimiento de las ciudades y la civilización. Según esta idea, la agricultura habría nacido hacia el final de la última Era Glacial, hace unos 10000 años, cuando grupos de cazadores-recolectores se asentaron en pequeñas comunidades en el Creciente<sup>16</sup> Fértil, un estrecho arco de tierra a través del Próximo Oriente (Figura 2). Aprendieron rápidamente a producir su propia comida sembrando granos de cereal y seleccionando las mejores plantas. En estas sociedades aumentó entonces el número de niños que llegaban a adultos, comenzaron a disfrutar de excedentes alimenticios, se agruparon en poblados e iniciaron el camino hacia la civilización. Esta nueva forma de vida se extendió entonces por todo el Viejo Mundo.

Pero como tantas otras teorías, pasado el tiempo, ésta ha caído ante la embestida de los nuevos datos. Recientes investigaciones, basadas en el empleo de nuevas y más sensibles técnicas - desde el tamizado de núcleos de polen hasta la medición de los diminutos cambios en la forma de los granos de cereales primitivos -, están aportando una nueva imagen sobre los orígenes de la agricultura. Se han alejado las fechas en que se domesticaron las plantas y los animales en varias partes del mundo, y muchos investigadores ven ahora el cambio hacia un estilo de vida agrario como una evolución larga y compleja, más que como una revolución drástica. En el Próximo Oriente, los arqueólogos han estudiado los albores de la agricultura durante décadas. Aunque fue aquí precisamente donde nació la idea de la Revolución Neolítica, parece que incluso en el Creciente Fértil se produjo una larga y tortuosa transición hacia la agricultura. Y aunque la vida sedentaria en poblados apareció en una fase temprana en esta región, su conexión precisa con la agricultura es aún oscura.

Las últimas evidencias sugieren que los cazadores-recolectores del Próximo Oriente cultivaron campos de centeno por primera vez hace al menos 13000 años. Pero durante siglos continuaron cazando especies salvajes y recolectando un número cada vez menor de plantas silvestres, llegando a ser agricultores plenos, que vivían en poblados populosos, sólo alrededor del 8500 a.C. Incluso en algunos casos los poblados aparecieron bastante antes que la agricultura intensiva. La transición de cazadores-recolectores a agricultores no fue tan rápida, fue probablemente un proceso largo y que no se produjo necesariamente a la par que la necesidad del asentamiento en poblados.

<sup>16</sup> Soy consciente de que Creciente es una traducción literal de "Crescent" y que en castellano sería más correcto usar Media Luna, pero en el contexto arqueológico y del origen de la agricultura prefiero mantener el término Creciente Fértil.

Los últimos descubrimientos proceden de Abu Hureyra<sup>17</sup>, un asentamiento al este de Alepo, Siria (Figura 2), donde los habitantes eran seminómadas. Ocupaban el poblado por lo menos desde principios de la primavera hasta finales del otoño, a juzgar por las fechas en que se recolectan las más de 150 especies identificadas hasta la fecha en el yacimiento arqueológico. Entre los restos de plantas hay semillas de centeno cultivado, que se distingue de los granos silvestres por su grosor y tamaño mucho mayores. Los arqueobotánicos han datado una de estas semillas en unos 13000 años. Según este dato, el centeno sería el cereal más antiguo domesticado en el mundo.

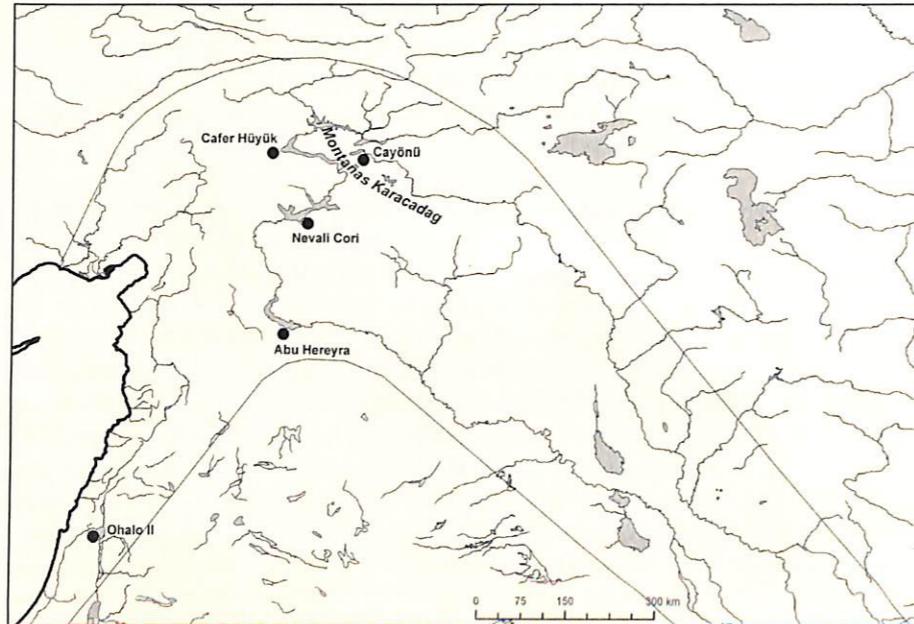


Figura 2. Localización de algunos de los primeros asentamientos en el Próximo Oriente. Las líneas indican el área aproximada ocupada por el Creciente Fértil. Las Montañas de Karacadag es el lugar más probable donde se domesticó el trigo.

Estas fechas son casi un milenio más tempranas que las anteriores evidencias de domesticación de plantas. Y el centeno no es ni siquiera el primer signo de agricultura en el yacimiento de Abu Hureyra: justo antes de la aparición de este cereal como domesticado se ha encontrado un drástico incremento en restos de semillas de plantas que crecen típicamente como malas hierbas entre las cosechas. Todo esto ocurrió unos 2500 años antes de las fechas más generalmente aceptadas para una agricultura a gran escala y poblados populosos en el Próximo Oriente. Aunque el semisedentarismo de estos habitantes se ajusta a las hipótesis sobre los orígenes de la agricultura, la gran extensión de tiempo contradice las ideas una rápida "revolución" agrícola. Esta cronología tan temprana para la domesticación de plantas en el Próximo

<sup>17</sup> Abu Hureyra. Asentamiento del epipaleolítico, neolítico acerámico y cerámico (c8000-5000 a.C.) que cubre unas 11 ha en la margen sur del Eufrates en el norte de Siria.

Oriente no es totalmente inesperada. Por ejemplo, los habitantes de Ohalo II, en lo que es ahora Israel, hicieron de las semillas de cereal silvestre una importante parte de su dieta en una fecha tan temprana como el 17000 a.C.

Se están alcanzando conclusiones similares en relación con otras zonas de origen de la agricultura en Sudamérica, Mesoamérica, Norteamérica y China. A pesar de que la agricultura parece haber nacido primero en el Próximo Oriente, las últimas evidencias sugieren que los hombres de otros continentes comenzaron a cultivar las plantas con las que convivían - calabaza en la costa tropical de Ecuador y arroz a lo largo de las marismas del Yantsé en China, por ejemplo - hace al menos 10000 u 11000 años, miles de años antes de lo que se creía y bastante antes que los primeros signos de poblados agrícolas en estas regiones. Para muchos investigadores, la cronología sugiere que el cambio ambiental a nivel mundial - fluctuaciones climáticas al final de la Era Glacial - bien podría haber estimulado la actividad agrícola, a pesar de que aún se está sopesando cómo este cambio climático pudo estimular a los cazadores-recolectores a empezar a plantar semillas, cultivar los campos y cosechar sus frutos regularmente en diferentes partes del mundo. Durante muchos años, numerosos expertos en el Próximo Oriente han favorecido la teoría de que el cambio climático asociado al periodo Younger Dryas<sup>18</sup> fue el disparador más probable. Se ha sugerido que los habitantes del Creciente Fértil plantaron cereales para aumentar las provisiones de grano cuando el cambio climático asociado al periodo Younger Dryas disminuyó drásticamente la recolección de grano silvestre. Además se piensa que la sequía que acompañó al Younger Dryas fue también un factor desencadenante. Sin embargo, como se ha mencionado antes, hay evidencias de que el cultivo de centeno pudo haber empezado en Abu Hureyra antes de la aparición del fenómeno del Younger Dryas (Pringle, 1998).

Sabemos muy poco de cómo fueron exactamente los procesos de domesticación, de qué fue lo que exactamente movió a los humanos a domesticar diversas especies de plantas en momentos y lugares diferentes. Porque en muchos casos no eran obvios los resultados que se podían obtener. Voy a poner el ejemplo de una especie en la que he trabajado, la lenteja, y tomaré gran parte de los datos de dos publicaciones de Ladizinsky (1993, 1999), el mejor especialista en esta especie. Hasta el descubrimiento de América, el cultivo de la lenteja se extendía por la cuenca del Mediterráneo, Próximo Oriente y Asia Central hasta el Subcontinente Indio. Datos morfológicos y genético indican que el origen de la lenteja cultivada, *Lens culinaris* ssp. *culinaris*, está en la forma silvestre, *L. c.* ssp. *orientalis* (*L. orientalis*) (Figura 3). La forma silvestre, que se distribuye por Próximo Oriente y Asia Central, es muy variable en muchas características. Sin embargo, casi todas las muestras examinadas de la lenteja cultivada han

<sup>18</sup> La recesión del periodo glacial empezó hace unos 13000 años y terminó hace unos 6000, pero se interrumpió por un periodo opuesto durante unos 1000 años hace unos 11000. Este periodo es conocido como Younger Dryas.

resultado ser monomórficas para la organización del cariotipo, potencial de cruzabilidad y patrón de restricción del ADN de cloroplasto, a pesar de que existe un gran polimorfismo para estas características en las formas silvestres. Tres poblaciones de *orientalis*, las tres del este de Turquía y norte de Siria, comparten características con el conjunto de las cultivadas y por tanto se piensa que formaron parte del conjunto de lentejas domesticadas (Figura 4). ¿Pero qué movió a los protoagricultores a domesticar *Lens orientalis*? Esta especie está adaptada a un hábitat xérico en el que la dormancia es una adaptación evolutiva. De forma natural, no todas las semillas germinan en la misma estación sino que cada estación, y dependiendo de las condiciones ambientales, germina una parte de las semillas producidas en años previos. En un hábitat donde las precipitaciones son escasas e irregulares esta dormancia escalonada asegura una mejor supervivencia para la descendencia. Este fenómeno de la dormancia, unido al bajo rendimiento en el número de semillas producidas por cada planta en estos ambientes, determina que el número de semillas recolectadas sea aproximadamente igual al de semillas sembradas<sup>19</sup>, haciendo a *L. c. ssp. orientalis* inapropiada para el cultivo. Se ha demostrado que conseguir altos rendimientos mediante la selección de semillas sin dormancia requiere de cinco a seis ciclos de cultivo sin ninguna ganancia neta apreciable en el número de semillas recolectadas. Es dudoso que los protoagricultores se embarcasen en una tarea como esa dado que es difícil creer que sabían algo sobre la dormancia y la obtención de variantes sin ella. El éxito pudo radicar en una población de lentejas silvestres en la que las variantes (mutantes) sin dormancia eran abundantes. En estas circunstancias se ha demostrado experimentalmente que siete u ocho ciclos seguidos bajo circunstancias ambientales favorables para el crecimiento de las plantas y una recolección humana intensa podría haber dado origen a una población sin apenas dormancia, donde prácticamente todas las semillas germinasen después de la siembra haciendo el rendimiento del cultivo suficientemente atractivo. Por tanto, para la domesticación de la lenteja parece que debieron confluír varios factores: un grupo de protoagricultores interesados en la especie, una población particularmente favorable donde los mutantes sin dormancia abundaban y varios años seguidos favorables para las condiciones de cultivo.



Figura 3. Lentejas silvestres (*Lens culinaris ssp. orientalis*), la izquierda, y de las dos formas cultivadas, macrosperma en el centro, y microsperma a la derecha de *L. c. ssp. culinaris*.

La evidencia más clara de la domesticación de especies tales como el trigo y la cebada en el Próximo Oriente corresponde a fechas próximas al 8500 a.C., después de que el efecto del Younger Dryas hubiese disminuido y el clima hubiese mejorado de nuevo. Por entonces otros factores pudieron haber contribuido a la transición. Los cazadores recolectores de la región, por ejemplo, ya se asentaban durante todo el año en pequeños poblados desde unos 2000 años antes de esa fecha. El aumento de la población humana y la sobreexplotación de los alimentos silvestres pudieron haberles llevado a adoptar la agricultura, pero además el hecho de vivir en un único lugar les habría permitido usar todos los recursos de la zona, no sólo los de una estación. Durante la transición, las poblaciones humanas crecieron notablemente y las aldeas se convirtieron en pueblos. Un ejemplo lo tenemos en yacimientos arqueológicos del Creciente Fértil intensivamente estudiados, durante este período de transición aumentaron su tamaño en más de diez veces, de 0,2 a 2 o 3 hectáreas. La combinación de asentamientos y comida segura ocasionó probablemente un mayor período de fertilidad humana, asentando las bases de las ciudades y la civilización.

Reuniendo todas las evidencias a nivel mundial, empieza a surgir una nueva imagen sobre los orígenes de la agricultura. En Próximo Oriente, surgieron algunas aldeas antes de que la agricultura fuese una realidad y el hecho de vivir en comunidades sedentarias o semisedentarias pudo haber forzado su adopción en algunos casos. Pero en otros sitios - China<sup>20</sup>, Norteamérica y Mesoamérica -

<sup>19</sup> Sólo una parte de las semillas sembradas germinan el primer año y cada planta que sobrevive hasta la madurez produce pocas semillas.

<sup>20</sup> Se pensaba que el arroz, el cereal más importante en la dieta humana, se había domesticado hace unos 6500 años en Sudeste Asiático, donde el clima cálido permite hoy día la presencia de extensos campos de arroz silvestre. Sin embargo en los años 80 del siglo XX se encontraron en bancales del curso medio del Yantse, en el límite norte de la distribución actual del arroz silvestre, muestras carbonizadas de arroz cultivado datadas hace unos 8000 años. Datos más recientes basados en fitolitos de arroz encontrados en cuevas indican que hace unos 13000 años cazadores-recolectores ya consumían en esa zona arroz silvestre. Ese consumo se interrumpe coincidiendo con el fenómeno del Younger Dryas. Tras su fin se encuentran las primeras evidencias en estas cuevas de consumo de arroz cultivado por una sociedad

las plantas fueron cultivadas y domesticadas por cazadores recolectores nómadas, quizás para aumentar su sustento durante el drástico cambio climático que acompañó la fase final de la Era de las Glaciaciones. En cualquier caso, no tiene ya sentido suponer una fuerte relación causal entre la agricultura y la vida sedentaria en poblados.

Lo cierto es que en muchas regiones los agricultores sedentarios aparecieron siglos o milenios después que la agricultura. Muchos pueblos prehistóricos estuvieron simplemente a medio camino entre el forrajeo y la agricultura, creando una economía que combinaba ambas actividades. Al cabo del tiempo, por razones que aún no están claras, muchos de los primeros domesticadores llegaron a ser verdaderos agricultores (hace unos 10500 años en el Próximo Oriente, 7000 años en China, y más tarde en América y África).

De manera que parece que los antiguos mitos griegos encerraban una media verdad: la agricultura se extendió por el mundo pero no tuvo un único origen, además las ciudades y la civilización no llegaron necesariamente al mismo tiempo que las semillas.

#### Cambios genéticos asociados con la domesticación de las plantas

Daniel Zohary (1999) señala que de las ocho especies (Figura 4) sobre la que se fundó la agricultura Neolítica en el Próximo Oriente<sup>21</sup>, el trigo duro (*Triticum turgidum* subsp. *dicoccum* [*T. dicoccum*]), el trigo diploide (*T. monococcum*), los guisantes (*Pisum sativum*), y las lentejas (*Lens culinaris*), fueron muy probablemente domesticadas una única vez. En el caso de los garbanzos (*Cicer arietinum*), los yeros (*Vicia ervilia*) y el lino (*Linum usitatissimum*) probablemente ocurrió lo mismo, pero las evidencias son menores. Sólo en el caso de la cebada (*Hordeum vulgare*) hay evidencias de que fue domesticada más de una vez, pero en cualquier caso pocas veces. Un ejemplo de domesticación múltiple probado mediante evidencias genética es el de la alubia, *Phaseolus vulgaris*. Esta especie fue domesticada al menos en dos regiones muy distintas del Nuevo Mundo, una en Mesoamérica, principalmente México, y otra en los Andes (sur de Perú y Bolivia) y noroeste de Argentina. Además hay un probable centro menor de domesticación en Colombia, aunque esto último no está totalmente demostrado (Santalla et al., 2002).

formada todavía por cazadores-recolectores. Tendrían que pasar algunos milenios hasta que el arroz se convirtiese en la base esencial de su alimentación.

<sup>21</sup> Daniel Zahory (comunicación personal) afirma que los procesos de domesticación incluyeron una o varias fuentes de hidratos de carbono, cereales por ejemplo, de proteínas, generalmente leguminosas, de grasas vegetales, y de fibra textil. A veces alguna especie suministraba más de uno de estos productos.

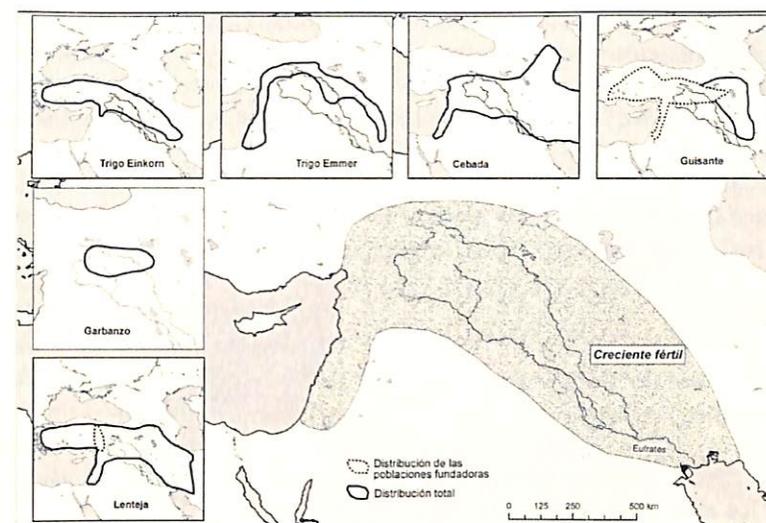


Figura 4. Distribución natural de algunas de las especies fundadoras de la agricultura en el Creciente Fértil. Las líneas continuas indican el área total de distribución y las discontinuas, en su caso, el lugar ocupado por las poblaciones silvestres de las que se originó el acervo genético cultivado. Modificado de Lev-Yadun et al., 2000.

La domesticación de las plantas fue acompañada de cambios drásticos en la constitución genética de las poblaciones. Por una parte un cambio cuantitativo en el acervo genético, puesto que sólo una parte de los genes presente en la especie silvestre pasaron a las poblaciones domesticadas<sup>22</sup>, y por otro un cambio cualitativo debido a la selección de aquellas alternativas génicas más favorables para los objetivos buscados por el agricultor, el síndrome<sup>23</sup> de domesticación. La selección de genes que contribuían a un síndrome de domesticación y la eliminación de los genes alternativos<sup>24</sup> contribuyó también a la pérdida de genes, además de cambiar la morfología general de las plantas. Por tanto, desde el punto de vista genético, el efecto más notable de la domesticación fue la reducción en la variabilidad genética del conjunto de las poblaciones cultivadas frente a la variabilidad presente en el conjunto de las poblaciones silvestres, lo que se conoce como erosión genética.

¿Qué características definen un síndrome de domesticación? Los cambios generales que podemos encontrar en la inmensa mayoría de los procesos de domesticación son:

- 1) Pérdida de los mecanismos naturales de dispersión de frutos y semillas. Las especies vegetales suelen tener mecanismos más o menos eficaces de dispersión. Aquellas plantas que mantenían por más tiempo los frutos o

<sup>22</sup> Dado que en la mayoría de los casos los procesos de domesticación fueron únicos y localizados sólo una parte de la variabilidad genética presente en la especie silvestre pasó a las formas cultivadas. Este fenómeno es conocido como erosión genética.

<sup>23</sup> Síndrome: conjunto de síntomas que caracterizan una situación determinada.

<sup>24</sup> De esos genes y de otros ligados a ellos.

semillas sin dispersar contribuirían mucho más al conjunto de las recolectadas por los agricultores primitivos, con lo que se estableció un sistema de selección artificial muy potente, hasta conseguir la eliminación total o casi total de los mecanismos naturales de dispersión y pasar a depender de la dispersión artificial por el agricultor.

- 2) Pérdida de los mecanismos de dormancia de las semillas. Igualmente muchas especies vegetales poseen mecanismos por el que las semillas, todas o una parte de ellas, no germinan hasta pasado cierto tiempo, a veces uno o más años. Un sistema de siembra y de posterior recolección al final de la estación genera de nuevo un mecanismo de selección muy potente a favor de aquellas variantes que germinan al ser sembradas, mientras que las que no lo hacen no contribuyen a la generación/cosecha siguiente.
- 3) Aumento del tamaño de frutos o semillas, según sea la parte explotada. Por razones obvias ésta fue otras de las líneas de selección establecidas en los albores de la agricultura.
- 4) Disminución o pérdida de factores de defensa. Muchos de los mecanismos naturales de defensa contra herbívoros, bien sea mediante la acumulación de sustancias repelentes o tóxicas, bien por características morfológicas (espinas, pelos, etc.), también eran desfavorables para los humanos. La gran paradoja es que al haber hecho a las formas cultivadas menos peligrosas para nosotros también lo hemos hecho para muchas de sus plagas y patógenos.
- 5) Formas compactas y erectas de crecimiento, para aumentar la producción y a veces para facilitar la recolección.

¿Podemos conocer algunos de los cambios genéticos concretos asociados al síndrome de domesticación? Gracias a las técnicas modernas de genética molecular conocemos algunos y es seguro que pronto conoceremos muchos más. Por ejemplo, hoy día tenemos información sobre las mutaciones responsables del raquis tenaz de las espigas de trigo que impiden la disgregación de las espigas cuando alcanzan la madurez. Otro de los primeros ejemplos ha sido la identificación de un gen implicado en la determinación de un cambio morfológico, el tamaño del fruto de tomate (Figura 5). A tenor de lo que conocemos de las especies silvestres del género *Lycopersicon*, el progenitor del tomate cultivado debía tener frutos no mayores de un centímetro y pocos gramos de peso, mientras que hoy día los tomates pueden tener diámetros de hasta 15 centímetros y alcanzar casi el kilo de peso. En tomate se ha localizado un gen, *fw2.2*, responsable de la variación en tamaño del fruto en aproximadamente un 30% (Frery et al., 2000). Este gen se expresa en las fases tempranas del desarrollo floral y controla el número de células del carpelo. Su función parece ser la de un gen regulador de efecto negativo, su mayor expresión reduciría el número de células y por tanto el tamaño final del fruto. Comparando secuencias alélicas diferentes parece que la diferencia en el efecto de los distintos alelos se debe a las secuencias reguladoras del gen más que a las

secuencia traducida a proteína<sup>25</sup>. La secuencia de *fw2.2* sugiere una similitud estructural con el oncogén humano *c-H-ras* p21, lo que no es tan sorprendente desde el punto de vista evolutivo puesto que los oncogenes también controlan, de una forma u otra, la proliferación celular.



Figura 5. Diferencia en el tamaño del fruto de tomate controlada en parte por el gen *fw2.2*.

El ejemplo de *fw2.2* es también interesante puesto que representa uno de los primeros ejemplos de disección molecular de uno de los genes que gobiernan los caracteres con variación continua (cuantitativos), aquella que Nilsson-Ehle demostró que se heredaba de forma similar a la cualitativa. Es una demostración de que los genes cualitativos y cuantitativos son esencialmente idénticos en cuanto a organización molecular interna, su única diferencia es el efecto fenotípico que producen: claramente discernible en clases discontinuas (verde vs. amarillo, liso vs. rugoso, etc.) o en categorías o clases con diferencias de grado (mayor o menor tamaño, peso, etc.).

Si la domesticación de las plantas representó el primer paso de la erosión genética, ésta ha continuado, acelerándose además con el advenimiento de la mejora genética moderna. Durante los últimos siglos la aplicación de métodos de mejora ha ido produciendo variedades con altos rendimientos sobre las que se basa la agricultura moderna. Pero irónicamente este proceso ha puesto en peligro la base de la que depende la propia mejora: la variabilidad. La necesidad de producir nuevas variedades cada vez más productivas eliminó de los cruzamientos a las menos productivas, ancestros primitivos de las formas mejoradas. La soja y el trigo son dos buenos ejemplos. Prácticamente todas las variedades modernas de soja de los EE. UU. se remontan a una docena de líneas provenientes de una pequeña zona del noreste de China; y la mayoría de las variedades de trigo rojo de invierno de ese país se originaron de dos líneas importadas de Polonia y Rusia (Tanksley y McCouch, 1997).

<sup>25</sup> A este respecto se puede mencionar que en la domesticación del maíz están implicados cambios en las regiones reguladoras del gen *teosinte branched1*.

En el pasado hemos conseguido cubrir la demanda de una humanidad cada vez más numerosa gracias al aumento de la productividad agrícola debido a la combinación de la mejora genética, mayores "inputs" (riego, fertilizantes, pesticidas) y la roturación de nuevos espacios. Con el agotamiento progresivo de las reservas de agua, petróleo y tierras de labor, y con los problemas de polución y erosión causadas por la agricultura, es difícil esperar que en el futuro la producción pueda aumentar como consecuencia de un aumento en los "inputs". Eso deja a la mejora genética como la fuente más viable para conseguir un aumento en la producción agrícola con que satisfacer las crecientes demandas de la humanidad. Pero para ello necesitaremos nuevas fuentes de variabilidad genética. A primera vista puede parecer que la fuente más prometedora de esta nueva variabilidad radica en la transferencia horizontal de genes entre especies, incluso de Reinos diferentes, mediante técnicas de ingeniería genética. Ciertamente esta será una de las soluciones. Pero no debemos olvidarnos de otra fuente más accesible, la enorme variabilidad presente en las formas silvestres de las especies cultivadas y otras especies afines. De ahí la necesidad, cada vez más imperiosa, de conservar los recursos genéticos presentes en la naturaleza y en las variedades cultivadas primitivas. A esa tarea se dedican muchos esfuerzos por parte de los investigadores y de una red mundial de Bancos de germoplasma. Merece la pena citar aquí a Tanksley y McCouch (1997): "Nuevos datos a partir de la investigación genómica indican que existe un enorme potencial genético guardado en los Bancos de germoplasma ....".

Volviendo a los orígenes de la agricultura, la genética nos ha proporcionado también información sobre sucesos acaecidos en la prehistoria y de los que no era posible tener información por otras fuentes como la arqueología. El análisis genético de las formas cultivadas y de las formas silvestres de las mismas especies ha aportado información muy precisa de dónde se produjeron los procesos de domesticación de algunas de estas especies, y de si el proceso de domesticación fue esencialmente único o se produjo más de una vez. Ya he mencionado el ejemplo de *Phaseolus vulgaris*, ahora mencionaré con más detalles el del trigo.

Entre las especies domesticadas en los inicios de la agricultura en Próximo Oriente se encuentran dos de trigo. Una diploide<sup>26</sup> denominada "einkorn" y otra tetraploide o "emmer". El trigo hexaploide (*Triticum aestivum*), el trigo harinero por excelencia hoy día, es una especie que no fue nunca silvestre, se originó como consecuencia de la agricultura cuando los cultivos de trigo tetraploide se extendieron desde su zona original hasta la zona donde crecía el diploide silvestre *T. tauschii*. De la hibridación entre el trigo tetraploide cultivado y el diploide silvestre surgió una nueva especie tras la duplicación de

<sup>26</sup> Diploide: con dos juegos cromosómicos; en el caso de *Triticum monococcum* denominados A,  $2n = 2x = 14$  cromosomas, AA. Tetraploide, con cuatro juegos cromosómicos, en el caso de *T. dicoccoides*, AABB,  $2n = 4x = 28$  cromosomas. Hexaploide, con seis juegos cromosómicos, en el caso de *T. aestivum*, AABBDD,  $2n = 6x = 42$ .

los cromosomas del híbrido y la fijación de los caracteres agrícolas y alimenticios deseados por los agricultores primitivos.

El trigo diploide einkorn silvestre, *Triticum monococcum* ssp. *boeoticum*, es el ancestro del cultivado, *T. m.* ssp. *monococcum*. A su vez, de este último se ha derivado una mala hierba asilvestrada, *T. m.* ssp. *aegilopoides*. El hábitat primario actual de este trigo silvestre se encuentra en las zonas norte y este del Creciente Fértil, en una zona que abarca la parte este de Turquía, norte de Irak y la zona próxima de Irán (Figura 4). El grupo de Salamini publicó en 1997 (Heun et al., 1997) un trabajo en el que, utilizando marcadores moleculares de ADN<sup>27</sup>, se demostraba el lugar más probable de la domesticación del trigo diploide. Las conclusiones más importantes de este trabajo fueron: 1) el origen del trigo diploide cultivado es monofilético (es decir, parece tener un origen único); 2) la forma asilvestrada se parece mucho más a la forma cultivada que a cualquier muestra silvestre; 3) las formas cultivada y asilvestrada se parecen más a las poblaciones silvestres de las montañas Karacadag que a cualquier otro grupo de poblaciones. Estas poblaciones de Karacadag son a su vez diferenciables de otros grupos de poblaciones agrupadas por su origen geográfico.

A su vez el trigo silvestre tetraploide *T. turgidum* ssp. *dicoccoides* es el ancestro del trigo "emmer" del que existen dos formas cultivadas, una con granos cubiertos, *T. t.* ssp. *dicoccum*, y otras con granos desnudos, *T. t.* ssp. *durum*, el trigo duro para macarrones, etc. Estos dos grupos se separan claramente entre sí desde el punto de vista filogenético, pero ambos se entroncan de forma común con la subespecie silvestre, lo que indica que ambos tienen un origen común, según resultados del grupo de Salamini (Ozkan et al., 2005) obtenidos usando marcadores genéticos<sup>28</sup>. Estos autores también demostraron que: 1) hay dos grupos diferentes de trigos silvestres: uno occidental que coloniza Israel, Siria, Líbano y Jordania, y otro oriental frecuente en Turquía y raro en Irak e Irán; 2) el grupo occidental no está tan relacionado filogenéticamente con las formas cultivadas como el grupo oriental, lo que indica que el primero no debió contribuir al acervo genético de las plantas domesticadas; 3) las poblaciones de Karacadag junto con alguna de Irán-Irak debieron ser los progenitores de los genotipos domesticados. Aunque hay algunas discrepancias en base a los datos del ADN de cloroplastos que indican otro posible origen en las montañas Kartal, algo más al oeste de las montañas Karacadag.

La conclusión de estos autores es que las montañas Karacadag fueron muy probablemente el lugar de origen de los trigos diploide y tetraploides cultivados. Esta cordillera se encuentra en la parte sureste de Turquía separando los valles del Eúfrates y el Tigris. Pero lo que hace aún más atractivo a estos resultados es que cerca de estas montañas se encuentran varias localizaciones arqueológicas como Cafer Hüyük, donde se han datado semillas

<sup>27</sup> Los marcadores eran AFLP (288), y se usaron 338 líneas de trigo en el trabajo.

<sup>28</sup> De nuevo AFLP, 169 marcadores polimórficos, analizando 226 líneas de trigo.

silvestres y cultivadas desde el 7600 al 6200 a.C.; Cayönü<sup>29</sup>, 7500 a 6700 a.C.; o Nevali Cori, con formas cultivadas en 7200 a.C. Unos cientos de kilómetros hacia el sur, en lo que hoy día es Siria, se encuentra Abu Hureyra donde se practicaba la agricultura del trigo einkorn hacia el 7800 a.C. (Lev-Yadun et al., 2000) (Figura 2). Estos trabajos son un buen ejemplo de como la investigación genética apoya a la arqueología para darnos información de la actividad humana.

Como resumen de esta sección conviene resaltar que no sabemos bien el por qué del origen de la agricultura, pero con la ayuda de la genética y la arqueología si sabemos algo del cómo, y más del dónde y el cuándo.

### La agricultura cambia al hombre

Es claro que la agricultura ha tenido un efecto muy notable sobre la humanidad, no sólo porque el mayor y más seguro aporte de alimentos haya permitido un crecimiento permanentemente acelerado del número de seres humanos, sino que de forma directa o indirecta ha influido en el acervo genético de las poblaciones humanas. Por ejemplo, la frecuencia del alelo responsable de la respuesta celiaca<sup>30</sup> a la ingesta de determinadas proteínas presentes en la harina de las triticeas (trigo y otras especies de la misma tribu<sup>31</sup>) ha estado determinada por una agricultura basada o no en especies de esta tribu. Pero me voy a referir a un ejemplo del efecto indirecto de la agricultura: su relación con la malaria y de ésta con la constitución genética de las poblaciones humanas.

La malaria, resultado de la infección por los parásitos *Plasmodium falciparum*, *P. vivax*, *P. malariae* o *P. ovale* es a nivel global la causa principal de muerte entre los seres humanos. Cada año unos 500 millones de personas sufren malaria, ocasionando unas dos millones de muertes. Durante el curso de la evolución humana, en las regiones donde la malaria es endémica han evolucionado mecanismos naturales de defensa para resistir la infección por *Plasmodium*. La mayoría de los genes que se cree intervienen en los mecanismos de resistencia se expresan en los eritrocitos o son componentes del sistema inmune. Entre estos loci se encuentran antígenos leucocitarios (*HLA*), los que codifican para las hemoglobinas  $\alpha$  y  $\beta$ <sup>32</sup>, el factor Duffy (*FY*), el factor de necrosis tumoral (*TNF*), y la glucosa-6-fosfato dehidrogenasa (*G6PD*).

<sup>29</sup> Cayönü Tepesi. Asentamiento del periodo neolítico precerámico B localizado en el sureste de Turquía junto a un tributario del Tigris y a unos 20 km de las antiguas minas de cobre y malaquita de Ergani Madem.

<sup>30</sup> La enfermedad celiaca tiene un componente genético, aunque no se conoce perfectamente sus causas genéticas. Casi todos los enfermos son portadores de los alelos *DQ2* o *DQ8* del sistema HLA, pero la frecuencia de estos alelos es mucho mayor que la incidencia de la enfermedad en las poblaciones europeas, en las que esta enfermedad es frecuente.

<sup>31</sup> Trigo, cebada y centeno, es posible que la avena también la produzca.

<sup>32</sup> Sobre los mecanismos moleculares que aumentan la resistencia a malaria de los portadores del alelo *C* de la hemoglobina  $\beta$  puede consultarse un artículo reciente de Fairhurst et al., Nature 435: 1117-1121, 2005.

La enzima glucosa-6-fosfato dehidrogenasa cataliza el primer paso de la ruta metabólica de las hexosas monofosfato y tiene un papel crítico en el metabolismo de la glucosa y en el mantenimiento del balance entre las formas reducida y oxidada del glutatión (importante para controlar el estrés oxidativo). La deficiencia de esta enzima, debido a mutaciones en el gen *G6PD* (que abarca 18 kb repartidas en 13 exones), es la enzimopatía humana más común y afecta a unos 400 millones de personas. El resultado son hemopatologías que frecuentemente son inducidas por ciertos alimentos (por ejemplo el fabismo<sup>33</sup> causado por las habas, *Vicia faba*), fármacos y drogas, o infecciones. Se conocen unas 400 variantes alélicas de la *G6PD*. La variante con una actividad normal, *G6PD B*, se distribuye por todo el mundo, pero diversas variantes, y en particular las que reducen la actividad de la enzima, se distribuyen de forma desigual entre diferentes regiones geográficas. Si descontamos los efectos de las migraciones de los últimos siglos, la mayoría están restringidas en su distribución a determinadas áreas geográficas, por ejemplo las variantes *G6PD A* y *G6PD A-* al África sub-sahariana o la variante *G6PD Med* al Sureste de Europa, Próximo Oriente e India. Se han identificado unas 130 mutaciones, en su mayoría causadas por sustitución de una única base y aminoácido, que reducen casi totalmente la actividad de la enzima. El gen está situado en el cromosoma X, por lo que los varones son portadores de una sola copia del gen mientras que las mujeres poseen dos.

La distribución de la deficiencia en la actividad de la *G6PD* está altamente correlacionada con la distribución de las zonas donde la malaria es o ha sido endémica. Este hecho llevó a pensar que el defecto en esta enzima conferiría un menor riesgo de sufrir malaria a las personas portadoras (Tabla 2). La hipótesis está apoyada por el hecho comprobado que los pacientes con deficiencia en *G6PD* tienen una menor carga de *P. falciparum*; por estudios *in vitro* que demuestran que el crecimiento del parásito se detiene en el primer ciclo de infección en células deficientes en actividad *G6PD*; y porque un estudio con una amplia muestra de niños africanos ha demostrado que la variante deficiente allí, *G6PD A-*, está asociada a una reducción cercana al 50% del riesgo de sufrir infecciones graves en las niñas heterocigóticas y en los niños hemicigóticos.

Este hecho constituye un ejemplo de sobredominancia, el mayor valor adaptativo de un individuo heterocigótico frente a los homocigóticos, que crearía un polimorfismo equilibrado entre la forma alélica normal y la defectiva en las poblaciones sometidas a la presión de selección debida a la malaria. La particularidad de la *G6PD* es que el mayor valor adaptativo también es observable en el hemicigótico portador de un único alelo. La desventaja selectiva causada por la hemopatología originada por la deficiencia de la enzima sería compensada por la ventaja debida a la resistencia a la malaria. Es

<sup>33</sup> Enfermedad relacionada con la ingesta de habas, caracterizada por hemólisis grave y aparición de púrpura.

de resaltar que otros ejemplos clásicos de sobredominancia en la especie humana, y por tanto de actuación de la selección natural en el mantenimiento de polimorfismos equilibrados y la estructura genética de poblaciones humanas, se deben a mutaciones que también causan hemoglobinopatías asociadas a resistencia a malaria: la anemia falciforme causada por alteraciones de la hemoglobina  $\beta$  y las talasemias causadas por alteraciones en una u otra de las cadenas de hemoglobina. Aunque no son los únicos ejemplos de selección balanceadora o de selección direccional que han actuado sobre la humanidad desde la prehistoria (Tabla 3).

**Tabla 2.** Relación entre actividad y protección contra malaria de la G6PD

Variante	Actividad enzimática	Frecuencia alélica en las poblaciones <sup>1</sup>	Protección contra la malaria
G6PD B	100%	60-80%	NO
G6PD A	85%	15-40%	NO
G6PD A-	12%	0-25%	SI
G6PD Med	3%	2-20%	SI

<sup>1</sup> Datos de G6PD B, A y A- de poblaciones africanas, de G6PD Med de poblaciones euroasiáticas, la variante Med alcanza una frecuencia del 70% entre judíos del Kurdistán.

El trabajo de Tishkoff et al. (2001), basado en el análisis de los haplotipos asociados a las mutaciones A- y Med presentes en varias poblaciones, indica que aparecieron y evolucionaron independientemente y que han aumentado sus frecuencias con tasas demasiado rápidas para ser compatibles con deriva genética, lo que supone que tal cambio es más probablemente debido a selección natural. El alelo G6PD B sería ancestral, el alelo A- habría aparecido en una horquilla de tiempo que abarca entre 3850 y 11750 años atrás, mientras que el alelo Med lo habría hecho entre 1600 y 6650 años. Estos datos apoyan la hipótesis de que la malaria ha tenido un efecto mayor desde la introducción de la agricultura hace unos 10000 años, además de ser un ejemplo de la huella de la selección natural en el genoma humano.

**Tabla 3.** Algunos ejemplos de genes humanos sometidos a selección<sup>1</sup>

Gen	Tipo de selección	Posible fuerza selectiva
HBB S (Glu6Val) <sup>2</sup>	Balanceadora	Malaria
HBB C (Glu6Lys) <sup>2</sup>	Direccional	Malaria
CCRS	Balanceadora	Viruela
Lactasa	Direccional	Capacidad de asimilar leche tras la niñez
ADH	Direccional	¿?
DRD4	Direccional	¿?
G6PD	Direccional	Malaria
CD40L	Direccional	Malaria

<sup>1</sup> Modificado de Olson, 2002.

<sup>2</sup> Dos mutaciones diferentes en el gen de la hemoglobina  $\beta$ , las dos afectan al aminoácido en posición 6. El alelo S es responsable de la anemia falciforme.

Según Tishkoff et al. (2001), hay dos hechos que parecen estar asociados con el aumento de la incidencia de la malaria: el incremento en el número de lagos, lagunas y charcas y el aumento de la población humana. En ambos casos la agricultura parece haber jugado un papel principal.

Para que *Plasmodium falciparum* pueda mantener poblaciones numerosas requiere de la coincidencia en tiempo y lugar de las dos especies huéspedes, el hombre y un mosquito. De entre los posibles vectores de *P. falciparum* - la especie de *Plasmodium*<sup>34</sup> asociada a la forma más grave, estable y endémica de la enfermedad - el mayor es el mosquito *Anopheles gambiae*. El aumento de lagunas y charcas soleadas, los lugares de multiplicación de *A. gambiae*, es una de las causas del aumento de la población de este vector. La actividad agrícola asociada al aumento de las poblaciones humanas en la vecindad de lagos y lagunas pudo ser una de las causas principales del aumento de *Plasmodium* debido a la mayor facilidad de transmisión.

Las fechas propuestas para la aparición del alelo A- son compatibles con un cambio climático que aumentó la temperatura y humedad en África en fechas comprendidas entre los 10000 y 5000 años a.C. Esto debió aumentar el número de lagos y lagunas bien soleados, lo que a su vez debió aumentar las poblaciones del mosquito. Estas fechas se solapan con los comienzos de la agricultura en el Noreste de África (hace 10000 - 8000 años) y, según las evidencias arqueológicas con el aumento de las poblaciones humanas alrededor de lagos y lagunas. Es posible también que la introducción de una agricultura de tala e incendio en África tropical hace unos 4000-2000 años haya tenido como efecto el aumento de charcas soleadas y por tanto un posterior incremento del paludismo en este continente.

Las fechas propuestas para la aparición del alelo A- de la G6PD no sólo coinciden bien con el origen de la agricultura, y el probable incremento en la poblaciones de *Anopheles*, sino también con la expansión de *Plasmodium falciparum*. Investigaciones genéticas de alguien que me precedió con más mérito que yo en esta tribuna, Francisco Ayala, indican que las poblaciones

<sup>34</sup> La propia historia evolutiva de *Plasmodium* y su relación con los humanos es a su vez muy interesante. Los estudios genéticos indican que las especies *P. falciparum*, *P. malariae* y *P. vivax*, las tres parásitas de humanos, están muy poco relacionadas y que divergieron evolutivamente mucho antes del origen de los homínidos. *P. ovale*, la cuarta parásita de humanos está también poco relacionada genéticamente con las otras tres. *P. falciparum* está muy relacionada con *P. reichenowi*, parásita de los chimpancés, y el tiempo de divergencia entre ambas se sitúa entre 8 y 12 millones de años, lo que grosso modo coincide con el tiempo de divergencia entre chimpancés y humanos. *P. malariae* es genéticamente indistinguible de *P. brasilianum*, un parásito de los monos del Nuevo Mundo; y *P. vivax* es a su vez indistinguible de *P. simium*, también parásito de los monos de América. De esto se deduce que la transferencia entre huéspedes ha ocurrido en los dos casos recientemente, lo que la genética no nos dice es en que dirección se ha producido, pero si se demostrase que *P. malariae* y *P. vivax* ya estaban presentes en el Viejo Mundo en tiempo prehistóricos la conclusión sería que en el América la transmisión de la infección fue del hombre a los monos.

actuales de esta especie son el resultado de una rápida expansión tras un "cuello de botella" ocurrido en los últimos 5000 a 50000 años (Rich y Ayala, 2000).

Las fechas más recientes dadas para el origen del alelo *Med* de la *G6PD*, 1600-6650 años, serían compatibles con el origen de la agricultura y su expansión desde Próximo Oriente hacia Europa y hacia el este durante el Neolítico. Sin embargo este intervalo es compatible también con una migración más tardía, con el establecimiento de las rutas de comercio y colonización en el Mediterráneo y el Índico. Además existen datos históricos que indican que la malaria debida a *P. falciparum* puede no haber sido predominante alrededor del Mediterráneo hasta una fecha tan reciente como el 500 a.C.<sup>35</sup>. Antes de esto la malaria en Egipto, Grecia y otros centros históricos sería debida a especies menos virulentas como *P. malariae* y *P. vivax*. Incluso se puede hacer algo de historia ficción y pensar que el alelo *Med* llegó hasta el Indo debido a las campañas de Alejandro Magno.

En cualquier caso, como dicen Tishkoff et al. (2001) "el estudio del polimorfismo del locus *G6PD* demuestra como el medio ambiente, la cultura (yo añadiría la agricultura), los genes y la historia interactúan para dar forma a la variación del genoma humano moderno"

Otro aspecto en el que la agricultura ha influido sobre la variabilidad genética de la especie humana y su distribución en las distintas poblaciones es en la influencia que la expansión de la agricultura ha tenido en los movimientos migratorios humanos y por tanto en la mezcla con o sustitución de las poblaciones anteriores.

### La difusión de la agricultura y las lenguas: evidencias genéticas

La existencia de numerosas lenguas y la justificación de sus orígenes forman parte de los mitos o creencias más antiguas de la humanidad, y a su vez han dado origen a uno de los campos científico-humanísticos más antiguos. Como ejemplo de esta curiosidad por justificar el origen de las lenguas en el Génesis se dice: 11,1 "Era la tierra toda de una sola lengua y de unas mismas palabras", y en 11,7 "Bajemos pues, y confundamos su lengua de modo que no se entiendan unos a otros", y en 11,8 "Y los dispersó de allí por toda la haz de la tierra". Según este relato del Génesis la dispersión de la humanidad habría sido consecuencia de la diferenciación de las lenguas. La interpretación científica está más cerca del razonamiento opuesto, la diferenciación de las lenguas sería una consecuencia de la dispersión.

<sup>35</sup> Hipócrates (460-370 a.C.) describe las fiebres tercianas y cuartanas, pero no menciona las tercianas severas, lo que sugiere que *P. falciparum* no existía en la Grecia clásica antes de esta fecha.

Puesto que la producción de alimentos dio una enorme ventaja a los agricultores-pastores frente a los cazadores-recolectores, fomentó la dispersión de las sociedades agrícolas que llevarían consigo sus lenguas y forma de vida junto con las plantas y animales domésticos. Esa dispersión es colectivamente el proceso más importante en la historia de la humanidad después de la dispersión de los humanos modernos desde África.

¿Pero, la difusión de la agricultura se debió a una expansión de los agricultores que llevaron consigo sus conocimientos tecnológicos - difusión démica - o únicamente a una propagación de la tecnología - difusión cultural? Según Cavalli-Sforza (1997), antes de la segunda guerra mundial para los arqueólogos todo cambio cultural se debía a grandes migraciones; después la opinión mayoritaria dio un giro de 180 grados y todo cambio era cultural y exclusivamente local. ¡Sólo los mercaderes viajaban! El hecho de que la expansión de la agricultura durante el Neolítico fuera tan lenta está a favor de la teoría démica. Por ejemplo, la velocidad media estimada para alcanzar Inglaterra, una de las zonas más remotas de Europa, desde Anatolia y Próximo Oriente fue de un kilómetro por año. Desde aproximadamente el 7500 a.C. hasta el 4000 a.C. (Figura 6).

Según Diamond y Bellwood (2003), la expansión agrícola se habría basado en tres ventajas de los agricultores sobre los cazadores-recolectores. 1) La mayor producción de alimentos por unidad de superficie lo que permite una mayor densidad de población. 2) El sedentarismo. Mientras que la mayoría de las sociedades de cazadores-recolectores son nómadas, la mayoría de las sociedades productoras de alimento son sedentarias y por tanto pueden almacenar los excedentes, un requisito indispensable para el desarrollo de tecnologías complejas, la estratificación social, los estados centralizados y los ejércitos profesionales. 3) Las zoonosis. Las enfermedades infecciosas de los animales evolucionarían en enfermedades infecciosas epidémicas entre las densas poblaciones de agricultores, enfermedades frente a las que los agricultores evolucionaron algo de resistencia, pero de la que carecían los cazadores-recolectores no expuestos a tales enfermedades. Estas ventajas habrían permitido a los agricultores-pastores primitivos reemplazar a las sociedades y lenguas de los cazadores-recolectores que vivían en las principales áreas de expansión de los primeros. En cualquier caso, reemplazar a las sociedades debe entenderse mayoritariamente en sentido cultural, no en sentido físico. En muchos casos las poblaciones emigrantes se habrían ido mezclando con mayor o menor intensidad con las indígenas, generando un gradiente de diferencias genéticas entre el origen y el final del proceso migratorio.

Sólo de algunas de estas expansiones se conservan datos escritos, entre otras razones porque muchas ocurrieron en tiempos preliterarios. Por tanto, la evidencia de muchas de ellas proviene de cinco fuentes independientes: la arqueología, el registro de la domesticación de plantas y animales (como hemos visto, residente en parte en el acervo genético de las plantas y animales

domésticos actuales), los restos esqueléticos humanos, los genes de las poblaciones humanas actuales (y a veces ADN "fósil"), y la historia de la dispersión de las lenguas. Por tanto el estudio de la dispersión humana ligada a la expansión de la agricultura es fundamentalmente interdisciplinario<sup>36</sup>.

La forma más fácil de demostrar la hipótesis - "la agricultura prehistórica se dispersó junto con los genes y la cultura humana" - sería si los agricultores y sus culturas hubiesen reemplazado totalmente a los cazadores-recolectores y sus culturas más primitivas. Como se ha mencionado, esta hipótesis debería apoyarse en cinco tipos de evidencias independientes: cultural, especies domesticadas, genes, restos esqueléticos y lenguas, y todos estos indicios deberían ser trazables hasta el lugar de origen de la correspondiente cultura agraria.

Las complicaciones para la comprobación de esta hipótesis son:

- 1) La mezcla entre las poblaciones de agricultores y de cazadores-recolectores que generan clinas genéticas.
- 2) La adopción de la agricultura por sociedades periféricas de cazadores-recolectores.
- 3) La reversión de los agricultores a cazadores-recolectores en zonas inapropiadas para la agricultura.
- 4) El cambio de lengua por las poblaciones indígenas.
- 5) El cambio de la lengua de los agricultores en expansión por lenguas indígenas.
- 6) La expansión de cazadores-recolectores.

Estas complicaciones son en la práctica de distinta importancia dependiendo de la zona de que se trate. Según Diamond y Bellwood (2003) los mejores ejemplos de concordancia de los cinco tipos de evidencias se dan en la colonización de las previamente inhabitadas Polinesia y Micronesia por poblaciones neolíticas de lengua Austronesia, y en la expansión desde el año 1000 a.C. de poblaciones de lengua Bantú desde África occidental por la mayoría de la zona de veranos húmedos de África sub-ecuatorial.

Pero como he mencionado me centraré en la cultura clásica occidental, la familia de lenguas indoeuropeas, ligada a nuestra cultura.

Hasta el descubrimiento de América la familia de lenguas indoeuropea se extendía desde Irlanda y España por el oeste hasta el Subcontinente Indio y el oeste de China por el este. A pesar de esta enorme extensión, el número de lenguas de esta familia, 144 en 11 ramas (Diamond y Bellwood, 2003), es muy

<sup>36</sup> Pocos científicos poseen la capacidad técnica en todos estos campos, y las evidencias obtenidas en cada uno de ellos puede parecer que apunta hacia conclusiones conflictivas entre sí.

bajo en comparación con otras familias. Ello puede indicar una gran tasa de extinción de lenguas lo que complicaría la reconstrucción de su evolución.

Era posible que la genética pudiese ayudar a resolver entre la alternativa démica o la cultural de la dispersión de la agricultura, y gran parte de las respuestas se las debemos a los trabajos de Cavalli-Sforza. Sus primeros trabajos se basaron en la construcción de mapas geográficos con la distribución de unos pocos genes humanos<sup>37</sup> pero, debido precisamente al bajo número de genes, los resultados no fueron del todo concluyentes. Quince años después realizó un estudio de componentes principales con la distribución de frecuencias de 95 genes. El análisis, mucho más fiable al ser estadísticamente más robusto, fue mucho más concluyente. El mapa geográfico obtenido a partir del primer componente de los genes de Europa reproducía casi a la perfección el mapa de las fechas de la llegada de los cereales a Europa, calculadas con el método del C<sup>14</sup> (Figura 6). Por tanto la investigación genética apoya la hipótesis de la difusión démica de la agricultura. Las poblaciones de agricultores, de mayor crecimiento debido a la disponibilidad de mayores recursos, irían desplazándose y mezclándose con las poblaciones indígenas de cazadores-recolectores, generando clinas o gradientes genéticos más o menos observables en las poblaciones actuales, pero suficientemente evidentes para que un análisis con un número suficiente de genes o de marcadores genéticos pueda evidenciarlos.

El segundo componente principal mostraba una variación de norte a sur, por lo que estaba relacionado con el clima. El tercer componente mostraba un resultado más interesante que el segundo. Una expansión a partir de un área al norte del Cáucaso, entre los mares Negro y Caspio. Según Cavalli-Sforza (1997), hace ya bastantes años Gimbautas había señalado este área como la zona de origen de las poblaciones que hablaban lenguas indoeuropeas, los kurganes, un grupo de jinetes nómadas dedicados al pastoreo en las estepas al norte del Mar Negro. Sería el lugar de la domesticación del caballo, la construcción de carros y armas de bronce hacia el 3500-4000 a.C. (la llamare hipótesis de Gimbautas). La expansión se habría debido al dominio militar asociado al uso del caballo y la invención de la rueda. Además de otras objeciones, la de más peso radicaría en que la domesticación del caballo y la invención de la rueda parecen ser unos mil años posteriores.

<sup>37</sup> No confundir con los mapas genéticos.

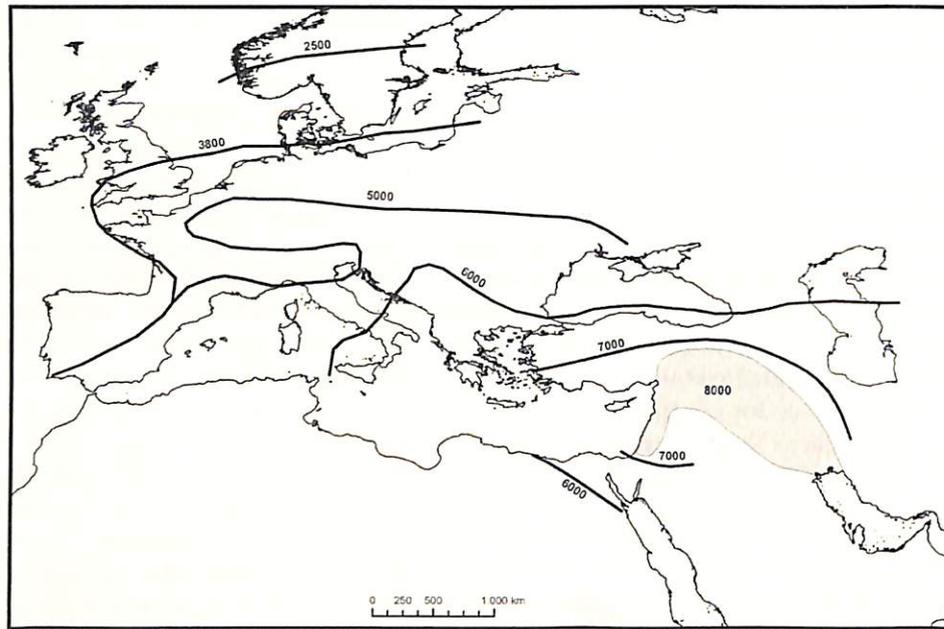


Figura 6. Dispersión de la agricultura. Las líneas indican las fechas a.C. en las que la agricultura y la ganadería alcanzaron esos límites. Fechas calibradas con radiocarbono. Dibujado a partir de Diamond, 1997.

Sin embargo otros arqueólogos defienden que el origen de las lenguas proto-indoeuropeas está en Anatolia, sería anterior en el tiempo y relacionada con lenguas extintas de durante el Neolítico. Sería la lengua de los agricultores anatólios la que se habría difundido junto con los animales y plantas domesticadas, hacia Europa en el oeste y hacia el Indo en el este<sup>38</sup>, y hacia las estepas del norte y después hacia el este, empezando hacia el 7000 a.C. (la llamaré hipótesis de Renfrew). La expansión de la agricultura desde Próximo Oriente hacia el este, Irán e India, ha sido claramente demostrada por los mapas geográfico-genéticos de Asia, lo mismo que la expansión hacia el Norte de África y de Arabia (Cavalli-Sforza, 1997). Por supuesto que la hipótesis de Renfrew tiene también objeciones, pero desde el enfoque de esta lección esta segunda hipótesis es más atractiva.

Cavalli-Sforza, basándose en sus estudios genéticos, defiende una teoría sintética. Para él está claro que, genéticamente, los pueblos de la estepa descienden con mucha probabilidad de los agricultores neolíticos que emigraron desde Próximo Oriente rodeando el mar Negro. Allí, después de su

<sup>38</sup> Uno de los factores para el análisis de los orígenes de las lenguas que usa Diamond y Bellwood (2003) es el hecho de que la expansión de las lenguas asociadas a la expansión de las sociedades agrarias debió ser más fácil en el eje este-oeste que en el norte-sur. Ello es debido a que la respuesta al fotoperiodo por la distinta duración del día influye en el desarrollo y la floración de las plantas. Por eso fue más fácil moverse a lo largo de latitudes similares que de longitudes similares. Un ejemplo de la genética de las plantas influyendo en la difusión de las sociedades humanas.

llegada, domesticarían al caballo, lo que les permitió sobrevivir en una región menos propicia para la agricultura, cambiando su cultura a otra basada más en el pastoreo nómada. La adaptación fue probablemente larga, pero una vez desarrollada una tecnología que les permitía producir suficientes alimentos, disponer de medios de transporte y de armas eficaces, esta región de las estepas se convirtió en punto de partida de numerosas expansiones en los siguientes milenios, unas hacia Europa y otras hacia el sureste, Irán, Pakistán y la India. Dice Cavalli-Sforza: "La asociación de las dos ideas, la de Gimbutas y la de Renfrew, me parece mucho más verosímil que la del origen de todas las lenguas indoeuropeas modernas de una sola vez desde Turquía".

Cavalli-Sforza y colaboradores, usando técnicas estadísticas habituales en la construcción de dendrogramas y árboles filogenéticos en genética, han construido dendrogramas en base a una lista glotocronológica de 200 palabras de lenguas indoeuropeas. Una posible conclusión es que las lenguas que aparecen aisladas en este dendrograma se originaron a partir de la primera ola migratoria desde Anatolia y su posición en éste se deba a su antigüedad, mientras que las otras lenguas, incluyendo las indo-iraníes, se originaron en segundas oleadas hacia el este y oeste desde la zona de los kurganes<sup>39</sup>.

En este ejemplo y en otros, el origen y difusión de la agricultura y la cultura asociada dista mucho de estar totalmente resuelto. La correlación entre lenguas y genes no puede ser perfecta porque la conquista rápida de ciertas zonas pudo haber ido acompañada por la sustitución de una lengua por otras no emparentada. En otros casos los contactos prolongados entre poblaciones muy diferentes pudo ocasionar el reemplazo de unos genes por otros. A pesar de esto, según Cavalli-Sforza (1997) la correlación entre genes y lenguas es positiva y estadísticamente significativa.

Para terminar resaltando la importancia de la Genética en este tipo de estudios conviene citar una frase de Diamond y Bellwood (2003). "Dado que los datos genéticos pueden, en teoría, suministrar la prueba definitiva sobre si los sistemas agrícolas y las lenguas se expandieron con las personas o sin las personas, es esencial entender mejor cómo interpretar los datos genéticos en términos de la historia humana. Los problemas de la selección natural, tasas diferentes de mutación, los efectos de los cuellos de botella poblacionales en la pérdida estadística de linajes, y los modelos de variación clinal a largo de la geografía están detrás de muchos debates entre genéticos, particularmente en el caso de Europa y Austronesia. ----- En muchos casos, los sistemas primitivos de agricultura y las lenguas se han expandido probablemente en asociación histórica, y creemos que las poblaciones humanas también se han

<sup>39</sup> Datos genéticos recientes (Science 306: 1284-1285, 2004), basados en la variabilidad alrededor del gen de la lactasa, la enzima cuya actividad prolongada en el tiempo permite degradar la lactosa y tolerar la leche a parte de los adultos humanos, apoyan la teoría de la expansión de los kurganes a Europa desde el sureste de los Urales hace entre 4500 y 3500 años, introduciendo las lenguas indo-europeas con ellos.

expandido, pero la documentación detallada de esta inferencia es un asunto futuro”.

Quien piense que la influencia de la agricultura sobre las poblaciones humanas y sus migraciones es un fenómeno fundamentalmente prehistórico se equivoca. Quizás la mayor migración en número de personas y en intensidad durante casi 400 años, se produjo en tiempos históricos. No fue una migración voluntaria y aunque no exclusivamente asociada con la producción agrícola, si debida mayoritariamente a ella. Me refiero a la deportación forzosa de millones de esclavos desde África a América. La principal causa de la trata de esclavos fue la necesidad de mano obra para los nuevos cultivos introducidos en América y cuyos productos eran demandados cada vez más en Europa. Las causas, además de en la codicia humana, hay que buscarlas en la drástica reducción de la población indígena amerindia, o su desaparición casi total como en las islas del Caribe, causada, entre otras razones, por la mortandad debida a la introducción de nuevas enfermedades aparecidas o evolucionadas en las sociedades ciudadano-agrarias occidentales y con las que no habían estado en contacto los amerindios, separados del tronco caucasoide y llegados a América antes de que la agricultura y los asentamiento en poblados diesen su primeros pasos<sup>40</sup>. Fue primero la producción de caña de azúcar en las islas del Caribe, y luego éste y otros cultivos, como el algodón, café, y el tabaco, que fueron extendiéndose por amplias regiones de las zonas templadas y tropicales de América, los que determinaron una demanda de mano de obra cuya solución desgraciadamente se encontró en la importación de esclavos.

Espero que esta lección haya servido para demostrar que la Genética es consecuencia de la conjunción de una investigación científica teórica sobre la reproducción sexual, los límites entre especies, su naturaleza mutable o inmutable y su evolución, y una investigación aplicada interesada en la obtención de nuevos y mejores híbridos estables, y de cómo ahora esta Ciencia nos sirve para conocer mejor el proceso y las consecuencias de una actividad humana como la agricultura: el hombre ha sido capaz de modificar su medio,

<sup>40</sup> Sobre el origen de los amerindios y el número de grupos que entraron en América, las vías y sus fechas no hay un acuerdo general ni entre los genéticos ni entre los arqueólogos - incluso desde las dos disciplinas se ha llegado a defender una entrada desde Europa, probablemente desde España, de pobladores solutrenses. A continuación incluyo algunas citas recientes que pueden servir de guía a los lectores interesados en el tema: Bortolini, M. C., et al. 2003. Y-chromosome evidence for differing ancient demographic histories in the Americas. *Am. J. Human Genet.* 73: 524-539. // Bortolini, M. C., et al. 2002. Y-chromosome biallelic polymorphisms and native American population structure. *Ann. Human Genet.* 66: 255-259. // Holden, C. 1999. Were Spaniards among the first Americans? *Science* 286: 1467-1468. // Hurtado de Mendoza, D., Braginski, R. 1999. Y chromosomes point to native American Adam. *Science* 283: 1439-1440. // Marshall, E. 2001. Pre-Clovis sites fight for acceptance. *Science* 291: 1730-1732. // Morell, V. 1998. Genes may link ancient Eurasian, native Americans. *Science* 280: 520. // Mulligan, C. J., et al. 2004. Population genetics, history, and health patterns in native Americans. *Ann. Rev. Genomics Human Genet.* 5: 295-315. // Schurr, T. G., Sherry, S. T. 2004. Mitochondrial DNA and Y chromosome diversity and the peopling of the Americas: Evolutionary and demographic evidence. *Am. J. Human Biol.* 16: 420-439. // Stone, R. 2003. Peopling of the Americas. Late date for Siberian site challenges Bering pathway. *Science* 301: 450-451.

en este caso el acervo genético de algunas especies vegetales y esos cambios han tenido consecuencias sobre su propio acervo genético. Pero la humanidad sólo era capaz de controlar parcialmente los cambios genéticos en las especies domésticas, pero incapaz de controlar los cambios sobre si misma y los patógenos que la afectaban. Ahora los conocimientos clásicos en genética y las nuevas herramientas genómicas nos permiten no sólo investigar sobre los procesos ocurridos sino también diseñar mejores métodos de mejora y controlar mejor los cambios sobre las especies incluida la nuestra. De la aplicación de los conocimientos actuales en Genética y de aquellos que aporten nuevas investigaciones básicas dependerá gran parte de la sostenibilidad de este planeta y la calidad de la supervivencia de nuestra especie.

He dicho.

## Bibliografía

- Candela, M. (Ed.). 2003. Los orígenes de la genética en España. Sociedad Estatal de Conmemoraciones Culturales. Madrid, 2003.
- Cann, R. L. 2001. Genetic clues to dispersal in human populations: Retracting the pas from the present. *Science* 291: 1742-1748.
- Cavalli-Sforza, L. L. 1997. Genes, pueblos y lenguas. Crítica. Barcelona, 1997. Traducción de la edición italiana de 1996.
- Creighton, H. B., McClintock, B. 1931. A correlation of cytological and genetical crossing-over in *Zea mays*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 17: 492-497.
- Damania, A. B., Valkoun, J., Willcox, G., Qualset, C. O. (Eds.). 1998. The Origins of Agriculture and Crop Domestication. ICARDA. Aleppo, Syria, 1998.
- Diamond, J. 1997. Location, location, location: The first farmers. *Science* 278: 1243-1244.
- Diamond, J., Bellwood. P. 2003. Farmers and their languages: The first expansions. *Science* 300: 597-603.
- Fox-Keller, E. 1984. Seducida por lo vivo. Vida y obra de Bárbara McClintok. Fontalba. Barcelona. 1984. Traducción de la edición en inglés de 1983.
- Frary, A., et al. 2000. *fw2.2*: A quantitative trait locus key to the evolution of tomato fruit size. *Science* 289: 85-88.
- Heun M., et al. 1997. Site of einkorn wheat domestication identified by DNA fingerprinting. *Science* 278: 1312-1314.
- Jahn, I., Lother, R., Senglaub, K. 1990. Historia de la Biología, Teorías, métodos, instituciones y biografías breves. Labor. Barcelona, 1990.
- Lacadena, J. R. (Ed). 1984. En el centenario de Mendel. La Genética ayer y hoy. Alambra. Madrid, 1984.
- Lacadena, J. R. 1984. Una perspectiva histórico-conceptual de la Genética. En "En el centenario de Mendel. La Genética ayer y hoy". Lacadena, J. R. (Ed). 1984. Alambra. Pp. 103-153. Madrid, 1984.
- Ladizinsky, G. 1993. Lentil domestication: on the quality of evidence and arguments. *Econ. Bot.* 47: 60-64.
- Ladizinsky, G. 1999. Identification of the lentil's wild genetic stock. *Genet. Resour. Crop Evol.* 46: 115-118.
- Lev-Yadum, S., Gopher, A., Abbo, S. 2000. The cradle of agriculture. *Science* 288: 1602-1603.
- Mayr, E. 1982. The Growth of Biological Thought. Diversity, Evolution, and Inheritance. Belknap Press- Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts, 1982.
- Mendel, G. 1866. Versuche über Pflazen-Hybriden. *Verhandlungen des Naturforschenden Vereins, Brünn*, 4 (1865), Abhand. 3-47. Brünn, 1886.
- Morris, D. 1971. La Biología del Arte. Siglo XXI editores. México, 1971.
- Olson, S. 2002. Seeking the signs of selection. *Science* 298: 1324-1325.
- Ordás, A. 2003. Cruz Gallástegui, pionero de la mejora genética de plantas. En "Los orígenes de la genética en España". Candela, M (Ed). Sociedad Estatal de Conmemoraciones Culturales. Pp. 299-326. Madrid, 2003
- Ozkan, H., et al. 2005. A reconsideration of the domestication geography of tetraploid wheats. *Theor. Appl. Genet.* 110: 1052-1060.
- Pérez de la Vega, M. 1984. El origen de la Genética. *Contextos* 4: 129-138.
- Pringle, H. 1998. Neolithic agriculture: the slow birth of agriculture. *Science* 282: 1446.
- Rich, S. M., Ayala, F. J. 2000. Population structure and recent evolution of *Plasmodium falciparum*. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 97: 6994-7001.
- Rieger, R., Michaelis, A., Green, M. M. 1982. Diccionario de Genética y Citogenética Clásica y Molecular. Alambra. Madrid, 1982.
- Santalla, M., Rodiño, A. P., Ron, A. M. de. 2002. Allozyme evidence supporting southwestern Europe as a secondary center of genetic diversity for the common bean. *Theor. Appl. Genet.* 104: 934-944.
- Schrödinger, E. 1944. What is life? The physical aspect of the living cell. Edición de 1989 junto con "Mind and Matter. Cambridge University Press. New York, 1989.
- Shaw, I., Jameson, R. 1999. A Dictionary of Archaeology. Blackwell. Oxford, 1999.

Shull, G. H. 1911. Experiments with maize. Bot. Gaz. 52: 480.

Stern, C. 1931. Zytologisch-genetische Untersuchungen als Beweise für die Morgansche Theorie des Faktorenaustauschs. Biol. Zentralbl. 51: 547-587.

Stern, C., Sherwood. E. R. 1973. El origen de la Genética. Alhambra, Madrid, 1973. (Traducción de The Origin of Genetics, Freeman, 1966).

Sturtevant, A. H. 1965. A History of Genetics. Electronic Scholarly Publishing project. <http://www.esp.org/books/sturt/history/> 2001.

Tanksley, S. D., McCouch, S. R. 1997. Seed Banks and molecular maps: Unlocking genetic potential from the wild. Science 177: 1063-1066.

Tishkoff, S. A., et al. 2001. Haplotype diversity and linkage disequilibrium at human *G6PD*: Recent origin of alleles that confer malarial resistance. Science 293: 455-462.

Zohary, D. 1999. Monophyletic vs. polyphyletic origin of the crops on which agriculture was founded in the Near East. Genet. Resour. Crop Evol. 46: 133-142.