

eVOLUCIÓN

Boletín de la Sociedad Española de Biología Evolutiva
Vól. 15(1) Marzo 2021



SESBE^e
Sociedad
Española de
Biología
Evolutiva

Sumario

Carta del Presidente de la SESBE	3
<i>Toni Gabaldón</i>	
De la dicotomía animal/vegetal a los eucariotas: de los inicios de la taxonomía a la filogenómica	5
<i>Eduard Ocaña-Pallarès, Department of Biological Physics, Budapest</i>	
El drama evolutivo no se entiende sin el teatro ecológico (y viceversa).....	18
<i>Adolfo Cordero-Rivera, Universidade de Vigo</i>	
El debate sobre la necesidad de una Síntesis Extendida	28
<i>Antonio Diéguez, Universidad de Málaga</i>	
La adaptación de los organismos al ambiente: una aproximación científica y ciudadana	43
<i>Josefa González Pérez, Instituto de Biología Evolutiva, Barcelona</i>	
An interview with Tobias Uller	54
<i>Pau Carazo, Cavanilles Institute of Biodiversity and Evolutionary Biology, Valencia</i>	
Reseña de libro: Insect Metamorphosis, por Xavier Bellés	64
<i>Fernando Casares, Centro Andaluz de Biología del Desarrollo, Sevilla</i>	
En recuerdo de José Luis Gómez Skarmeta	69
Lanzamiento del Programa Mentores de la SESBE	73
Próximo Congreso EVOKE 2021	74
Próximo Congreso SESBE en VIGO 2022 (SESBE VIII)	76

Carta del Presidente de la SESBE

Toni Gabaldón

El año 2020 cerraba con la esperanzadora noticia de que las ansiadas vacunas contra el coronavirus causante de la covid19 empezaban a estar disponibles, tras obtener resultados positivos en las fases clínicas y las preceptivas licencias por las autoridades sanitarias. La velocidad de este desarrollo ha constituido un hito científico sin lugar a dudas, y resalta el poder que tiene la colaboración científica entre industria, academia y autoridades a nivel internacional. Esta crisis ha puesto de relevancia también que sólo allí donde existía un tejido investigador fuerte se ha podido responder con premura a esta emergencia, y ha aumentado la conciencia sobre la importancia de invertir en ciencia, tanto básica como aplicada, sin esperar a tener la necesidad urgente delante de nuestras narices. 2021, el año que verá la progre-



siva vacunación de nuestras sociedades, también evidenciará las desigualdades a nivel mundial, a nivel social y a nivel de las relaciones de poder de las grandes industrias y los estados. Entre tanto el virus sigue su evolución, nunca mejor dicho, con nuevas variantes, la brasileña, la sudafricana, la británica, sucediéndose en las noticias, y avivando el temor a una mayor capacidad de dispersión, de una

mejor evasión del sistema inmune, y quizás de una posible resistencia a la vacuna. Esta pandemia ha puesto a la ciencia en el foco, incluyendo a la evolución, entre otras disciplinas.

La SESBE tiene el convencimiento de que la adquisición de conocimientos básicos sobre la evolución reviste importancia general, ya que facilita la comprensión de muchos procesos cotidianos. Es por ello que estamos trabajando en un manifiesto sobre la importancia de revisar los contenidos sobre evolución en la enseñanza pre-universitaria. Esta iniciativa, surgida a raíz de un estudio revelando amplias carencias de conocimiento entre estudiantes universitarios, pretende ser un punto de partida para mejorar la actual situación actual, apelando a la participación de docentes, gobiernos y otros actores. En futuros números de esta revista, y en nuestra web, os iremos informando de esta acción. Otra de las iniciativas que hemos lanzado a propuesta de la última asamblea es la de un programa de Mentoría. Este programa pretende poner en contacto investigadores e investigadoras establecidas y con cierta experiencia, y aquellos que están en una etapa postdoctoral. Aunque la utilidad de estas interacciones puede ser muy diversa, pensamos que puede ayudar particularmente a aquellas personas que llevan años de investigación fuera y quieren establecerse en nuestro país, o

aquellas que se inician en la ardua tarea de establecer sus propios grupos de investigación. Nuestra página web ya incorpora un nutrido grupo de personas que se ofrecen como mentores y está abierta a nuevas incorporaciones. Además de ayudar a establecer el contacto, la SESBE colaborará en facilitar encuentros entre los implicados bien en nuestro congreso o mediante la financiación de visitas.

Quisiera recordaros que sigue en pie el próximo congreso de la SESBE que tendrá lugar en Vigo a principios de 2022. El congreso bienal de la ESEB, nuestra sociedad homóloga a nivel Europeo, que anunciamos para Barcelona en 2023 se retrasa a 2025, ya que el de Praga, previsto para 2021 se ha retrasado por la pandemia. El compromiso de la ESEB con el congreso de Barcelona y con la SESBE, se ha renovado. Os animo a seguir los desarrollos de la SESBE en esta revista, en nuestra web y en nuestra cuenta de Twitter, a participar en los congresos y en las actividades de la sociedad, pero sobre todo a sentirnos parte de ella. Necesitamos socios y socias activas que nos ayuden a organizar todavía más acciones para así poder fomentar el estudio y el conocimiento de la evolución. Si quieres contribuir no dudes en escribirnos.

Toni Gabaldón
Presidente de la SESBE

De la dicotomía animal/vegetal a los eucariotas: de los inicios de la taxonomía a la filogenómica

Eduard Ocaña-Pallarès, Department of Biological Physics, Eötvös Loránd University, Budapest, Hungría. ed3716@gmail.com

La necesidad de conocer y estructurar la biodiversidad ha sido una motivación intelectual que ha acompañado a la humanidad desde hace milenios. Pese a ello, hasta hace poco más de un siglo, todo organismo era clasificado en última instancia como animal o vegetal. Gracias a la microscopía y más recientemente a la secuenciación de muestras ambientales, nuestra visión contemporánea de la biodiversidad es mucho menos sesgada y sabemos que los microorganismos, otrora invisibles, ocupan gran parte de ésta. El ser macroscópico es precisamente la excepción y, detrás de las formas multicelulares más complejas, aquellas perceptibles por el ojo humano, se encuentra un evento evolutivo trascendental en la historia de la vida: la eucariogénesis, el origen de la célula eucariota. El texto que sigue a conti-

nuación busca ser una síntesis de aquellas innovaciones intelectuales y tecnológicas que permitieron superar la dicotomía animal/vegetal hasta alcanzar el paradigma actual sustentado por la filogenómica, el cual sitúa la eucariogénesis como un proceso evolutivo clave para entender el origen y diversificación de las formas de vida más complejas que habitan nuestro planeta (Vargas y Zardoya 2012).

La dicotomía animal/vegetal

En occidente, Aristóteles (384-322 a. C.) habría sido el primer pensador en realizar una clasificación taxonómica basada en la comparación anatómica entre animales. Fue seguido por su discípulo Teofrasto (371-287 a. C.), quien ideó una clasificación sobre plantas basada en característi-

cas como hábitat y forma de la hoja. Desde entonces, diversas obras complementaron las clasificaciones propuestas sin que se produjera ningún cambio significativo hasta finales del siglo XVI. Se considera que el invento de los primeros microscopios ópticos y el descubrimiento de nuevas especies en territorios inexplorados produjeron un notable incremento del volumen de información taxonómica publicada. Para estructurar dicho conocimiento, Carl Linnaeus (1707-1778) ideó un sistema de clasificación basado en categorías taxonómicas jerarquizadas de un menor a mayor rango de inclusividad (de la especie al reino). En la primera edición de su obra *Systema Naturae* (1735), Linnaeus clasificó todo lo que hoy en día consideramos seres vivos en reino animal y reino vegetal. Esta clasificación refleja el pensamiento de la época, donde se consideraba que toda la diversidad biológica podía categorizarse en última instancia en una de estas dos categorías. De forma general, los organismos con motilidad y fagótrofos eran considerados animales, mientras que aquellos sin movimiento eran considerados vegetales (incluyendo plantas, algas, hongos y hasta las esponjas, hoy en día consideradas sin lugar a duda como grupo animal).

“Carl Linnaeus ideó un sistema de clasificación basado en categorías jerarquizadas”

Los microorganismos y el tercer reino

La descompensación entre concepciones pasadas y presentes de la diversidad biológica se explica por las limitaciones de nuestra capacidad de percepción, las cuales fueron superadas gracias al progreso de la tecnología. Antonie van Leeuwenhoek (1632-1723) es considerado el primer microbiólogo, la primera persona en observar y describir especies microbianas a través de un microscopio diseñado por el mismo con una resolución de hasta $1.4 \mu\text{m}$. Sabemos que el descubrimiento del mundo microbiano no impactó la concepción de la diversidad biológica de forma inmediata. De hecho, el mismo Leeuwenhoek usó el concepto pequeños animales (del latín *animalcula*) para referirse a los microorganismos observados. En esta línea, algunos pensadores interpretaron los microorganismos descritos por Leeuwenhoek como fracciones vivientes disgregadas de animales y plantas. Más adelante, la existencia de microorganismos unicelulares quedó legitimada tras la teoría celular promulgada por Schleiden y Schwann a principios del siglo XIX. En 1820, Georg Goldfuss introdujo el término Protozoa (animales tempranos) como clase dentro del reino Animalia que incluía algunos grupos de microorganismos, así como corales y medusas. En los años posteriores, hubo controversia respecto al rango taxonómico de Protozoa (si debía

considerarse como clase, filo o reino), si debía incluir sólo organismos unicelulares o también algunos animales invertebrados, o hasta si los protozoos debían considerarse como grupo de animales o de plantas. De hecho, dada la amplia gama de formas y comportamientos, además de Protozoa, fueron varias las categorías propuestas para clasificar los microorganismos, como Protophytozoa o Phytozoa (Ragan 1997).

las tres ramas dan lugar a ramas cada vez más estrechas, cuyo grueso corresponde al rango taxonómico correspondiente. A diferencia de clasificaciones taxonómicas anteriores, la representación en forma de árbol conlleva una direccionalidad, una dimensión temporal, de la raíz a las ramas terminales. Inspirado por las teorías de Charles Darwin (1809-1882), lo que Haeckel propuso fue que los diferentes linajes se habrían originado mediante un

“En 1866, Ernest Haeckel representó una clasificación taxonómica de los seres vivos en forma de árbol”

En 1866, Ernst Haeckel (1834-1919) representó una clasificación taxonómica de los seres vivos en forma de árbol (Figura 1). Dicho árbol consta de un tronco del cual ramifican tres ramas principales, cada una de ellas correspondiente a un reino: Plantae, Animalia y Protista. En su propuesta de reino Protista (el primero de todos, el primordial), Haeckel agrupó aquellos organismos cuya clasificación era ambigua con respecto animales o plantas. La figura también muestra cómo

proceso de divergencia y cambio a partir de un ancestro común (*communis Organismorum*), representado en la raíz del árbol (*Radix*). Además, la figura indica que dicho ancestro presentaría características similares a Moneres, grupo dentro de Protista que incluía microorganismos con morfologías simples. Por lo tanto, animales y vegetales habrían adquirido un mayor nivel de complejidad biológica a lo largo de su evolución desde dicho ancestro común.

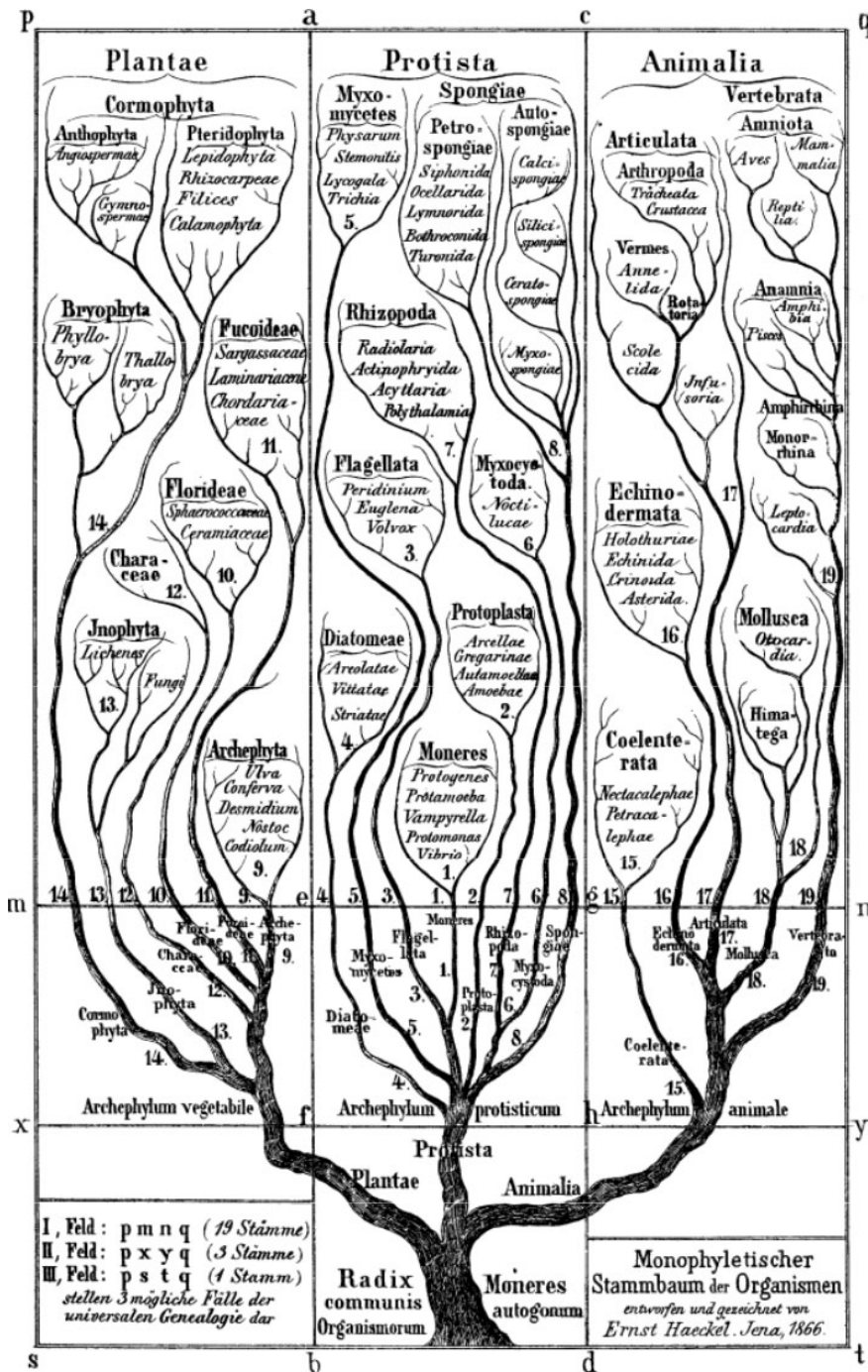


Figura 1. “Monophyletischer Stammbaum der Organismen (del alemán, árbol genealógico monofilético de los organismos), publicado por Ernst Haeckel el año 1866 en su obra *Generelle Morphologie der Organismen: allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von C. Darwin reformirte Decendenz-Theorie*. En éste, Haeckel combinó la propuesta de clasificación taxonómica de los seres vivos en tres reinos (Plantae, Protista, Animalia) junto con la idea darwiniana de que las especies actuales son el resultado de un proceso evolutivo basado en descendencia y cambio a partir de un ancestro común.

Haeckel no fue el primero en proponer la existencia de un tercer reino para romper la dicotomía animal/vegetal. Ya el propio Linnaeus, en una edición posterior de *Systema Naturae* publicada en 1767, propuso el *Regnum Chaoticum* ante las dificultades de acomodar algunos organismos dentro de animales y plantas (Ragan 1997). Tampoco fue el primero en proponer que dicho tercer reino habría precedido a animales y plantas. La idea de que no todas las especies estaban presentes en la Tierra desde el inicio de los tiempos, y que toda vida orgánica (incluidos los humanos) podría haber surgido a partir “de un filamento vivo” o “de un animal microscópico” ya fue propuesta en 1801 por Erasmus Darwin (abuelo de Charles Darwin) (Ragan 1997). Haeckel tampoco fue el primero en dibujar lo que hoy entendemos como árbol evolutivo, en eso ya lo habían precedido Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829) y Charles Darwin. A pesar de no ser ninguna de estas ideas original de Haeckel, su mérito fue integrarlas todas ellas en el marco conceptual sintetizado en la Figura 1, el cual ha servido de modelo para posteriores representaciones de las relaciones

evolutivas entre organismos, lo que hoy en día entendemos por filogenia.

Taxonomía y organización celular: procariotas y eucariotas

Ni el término Protista ni la necesidad de un tercer reino fueron aceptados con unanimidad en los años siguientes a Haeckel. En 1938, Herbert Copeland propuso un sistema taxonómico que incluía los tres reinos de Haeckel más un cuarto: Monera. Este nuevo reino se basaba en una división de Protista de acuerdo con una característica celular que Roger Y. Stanier en los años 60 del pasado siglo definió como la mayor discontinuidad a nivel evolutivo observable en los organismos actuales: la presencia o ausencia de núcleo. La observación de células sin núcleo, considerada como un posible artefacto en la época de Haeckel, se confirmó gracias a la mayor resolución de los microscopios de principios del siglo XX, los cuales revelaron importantes diferencias estructurales entre las células nucleadas y las anucleadas. Edouard Chatton, en 1937, ideó los términos procariota “(antes del núcleo)” y eucariota “(verdadero núcleo)”, los cuales quedaron en el olvido hasta que R.Y. Stanier

“En 1938, Herbert Copeland propuso un sistema taxonómico que incluía los tres reinos de Haeckel más un cuarto: Monera”

y Cornelis B. van Niel los recuperaron en 1962 con el objetivo de aportar un marco conceptual que permitiera distinguir la por aquel entonces difusa barrera entre bacterias y el resto de microorganismos (Stanier y van Niel 1962).

Endosimbiosis y eucariogénesis

En 1968, Lynn Margulis (1938-2011) propuso un sistema de cuatro reinos basado en el de Copeland, hasta entonces el único que reconocía la discontinuidad entre procariotas (reino Monera) y eucariotas (reinos Protista, Animalia y Plantae). Margulis partió de dicha clasificación para explicar su teoría endosimbiótica sobre el origen de la célula eucariota.

Dos supuestos habituales de la época eran, por un lado, que los eucariotas descendían de un linaje procariota fotosintético debido a la presencia de pigmentos fotosintéticos también en las cianobacterias. Así, hongos y animales habrían perdido la capacidad fotosintética mientras que plantas y algas la habrían conservado y compartimentalizado en un orgánulo (cloroplasto o, de forma más general, plastidio). Por otro lado, se consideraba la mitocondria como una adquisición *de novo* en un linaje previo a la divergencia de plantas, animales y hongos. Margulis propuso una hipótesis radicalmente distinta (Margulis 1968), según la cual los orgánulos eucariotas serían el

resultado de endosimbiosis ancestrales. El linaje procariota que dio lugar a los eucariotas habría fagocitado procariotas que excepcionalmente habrían establecido una relación endosimbiótica dentro de la célula hasta derivar en los orgánulos actuales. La mitocondria habría sido adquirida por un ancestro común de animales, hongos y plantas, mientras que el plastidio derivaría de una endosimbiosis posterior. Por lo tanto, según Margulis, la célula eucariota sería una entidad quimérica compuesta por orgánulos algunos de los cuales tendrían origen bacteriano.

“Margulis propuso una hipótesis radicalmente distinta según la cual los orgánulos eucariotas serían el resultado de endosimbiosis ancestrales”

A pesar de no ser la primera en proponer un origen bacteriano para orgánulos eucariotas –en ello fue precedida por Konstantin Mereschkowsky (1855-1921) entre otros–, Margulis integró hipótesis de autores anteriores con resultados experimentales del momento (homologías estructurales y metabólicas entre bacterias y orgánulos y presencia de ADN en

éstos) para formular una teoría evolutiva que explicaba el salto de complejidad entre procariotas y eucariotas. A pesar de ser controvertida en su momento, el origen endosimbiótico de la mitocondria y del plastidio quedó fuera de duda una vez demostrado el componente bacteriano del genoma de ambos orgánulos mediante filogenias moleculares.

Filogenias moleculares

En 1957, Francis Crick (1916-2004), principalmente conocido junto a James Watson (1928) por el descubrimiento de la estructura de doble hélice del ADN, dio una conferencia explicando lo que hoy se conoce como el dogma central de la biología. En dicha conferencia también mencionó una idea que posiblemente pasó desapercibida para la mayoría de la audiencia:

Biologists should realise that before long we shall have a subject which might be called 'protein taxonomy'—the study of the amino acid sequences of the proteins of an organism and the comparison of them between species. It can be argued that these sequences are the most delicate expression possible of the phenotype of an organism and that vast amounts of evolutionary information may be hidden away within them.

“las filogenias moleculares con ácidos nucleicos y proteínas revolucionaron la resolución del árbol de la vida”

Tal y como Crick predijo, las filogenias moleculares con ácidos nucleicos y proteínas revolucionaron las clasificaciones taxonómicas y la resolución del árbol de la vida. Tras Haeckel, había consenso en que éstas debían basarse en criterios estrictamente filogenéticos. La dificultad radicaba en determinar los caracteres observables adecuados para reconstruir las filogenias, especialmente en el caso de los microorganismos. Las secuencias de ADN acumulan sustituciones de forma proporcional al tiempo de divergencia y, por lo tanto, representan una fuente de información abundante y no sesgada para inferir relaciones filogenéticas entre especies. Ahora bien, no todos los genes son apropiados para resolver cualquier relación filogenética. Para resolver relaciones profundas del árbol de la vida se requieren marcadores universales y conservados. En la década de los años 70 se estableció el ARN ribosomal (ARNr) de la subunidad corta del ribosoma (18S en eucariotas, 16S en procariotas) como el marcador filogenético por excelencia al estar éste presente en todas las células, ser abundante, fácil de aislar y presentar una baja tasa de sustitución.

Observando el patrón de digestión de la ribonucleasa T1, técnica pionera por aquel entonces, Linda Bonen y Ford Doolittle publicaron en 1975 (Bonen y Doolittle 1975) que el ARNr de la subunidad ribosomal del plastidio del alga roja eucariota *Porphyridium sp.* es más similar a nivel de secuencia nucleotídica al de las subunidades ribosomales bacterianas que al de la subunidad ribosomal citoplasmática de la misma alga. En paralelo, el grupo de Carl Woese (1928-2012) reportó resultados similares en *Euglena gracilis*, otra alga eucariota. Experimentos similares demostraron un año más tarde una mayor similitud también entre las subunidades ribosomales mitocondriales y las bacterianas. El análisis comparativo de los patrones de digestión de la secuencia de la subunidad 16S no solo sirvió para validar y determinar el origen bacteriano independiente de mitocondria y plastidio, sino también para identificar los linajes bacterianos de los cuales derivarían (Alphaproteobacteria y Cyanobacteria, respectivamente).

En base al mismo criterio, es decir, midiendo diferencias entre los perfiles de oligómeros (conjunto finito de monómeros)

y considerando éstas como representantes (*proxy*) de distancias evolutivas, en el laboratorio de Carl Woese se observó que los ribosomas de un grupo de metanógenos no eran más similares a los del resto de procariotas que a los de eucariotas. Este descubrimiento, que hoy en día podemos considerar como revolucionario, supuso dividir los procariotas en dos grupos: Eubacteria (incluía la mayoría de procariotas conocidos en aquel momento) y Archaeobacteria (incluía metanógenos y varios extremófilos [organismos que viven en ambientes extremos]). En los siguientes años, diversas características dife-

ferenciales como la composición lipídica de las membranas, así como diferencias a nivel de pared celular y de transcripción y transferencia de ARN apoyaron

dicha división. En relación con este descubrimiento, Woese propuso en 1990 (Woese *et al.* 1990) reorganizar la taxonomía creando la categoría dominio, de rango superior a reino, y propuso tres dominios: Bacteria, Archaea y Eucarya, los cuales representaban, respectivamente, Eubacteria, Archaeobacteria y los eucariotas. Woese también se aventuró a proponer que Archaea estaría posiblemente más relacionado con Eucarya que con Bacteria, e ilustró sus propuestas mediante una filogenia del gen ribosomal publicada tres años antes. Además, en dicha

*“Woese propuso en 1990
reorganizar la taxonomía
creando tres dominios:*

Bacteria, Archaea y Eucarya”

publicación aparece una filogenia de la subunidad ribosomal 18S en eucariotas, en la que el grupo Microsporidia (hoy en día considerado como grupo hermano de hongos) aparece como la primera rama del árbol. Teniendo en cuenta las características anaeróbicas de este grupo así como la en aquel momento errónea concepción de ausencia de cualquier vestigio mitocondrial, Woese propuso que este linaje podría conservar características de eucariotas ancestrales previas a la adquisición de la mitocondria.

Aparte de Microsporidia, las filogenias basadas en el gen del ARNr 18S de aquella época también recuperaban otros linajes antaño considerados libres de vestigios mitocondriales como primeras ramas del árbol eucariota. Thomas Cavalier-Smith los consideró como un nuevo grupo de eucariotas (Archezoa) (Cavalier-Smith 1989), al cual le otorgó categoría de reino al ser la distancia (longitud de ramas) entre Archezoa y el resto de eucariotas mayor que la distancia entre Archaea y Bacteria. Hoy en día sabemos que lo que entonces se interpretó como un indicador de gran distancia evolutiva fue en realidad producto de un artefacto metodológico en la reconstrucción de filogenias conocido como *atracción entre ramas largas*. El reino Archezoa fue por un lado producto de dicho artefacto y por otro de la errónea interpretación que la mayor simplicidad observada en estos linajes era una

característica ancestral y no derivada de pérdidas secundarias asociadas a la transición a un estilo de vida parasítico.

La mejora de las técnicas de secuenciación y la aparición de la técnica de la PCR permitió progresos significativos en el campo de la filogenia molecular en los años 90 del siglo pasado. El incremento de la cantidad de datos junto al desarrollo de métodos de inferencia más robustos comportó importantes avances en cuanto a la relación entre Archaea y eucariotas, el reino Archezoa y la filogenia eucariota en general. Por lo que respecta al primer punto, ya a finales de la década de 1980 James Lake propuso en base a características estructurales del ribosoma que Archaea podría no ser monofilético, y que algunos linajes de Archaea parecerían ser filogenéticamente más cercanos a eucariotas que al resto de Archaea. Ésta fue la primera propuesta firme de la hipótesis de los dos dominios: (1) Bacteria y (2) Archaea + eucariotas. A lo largo de la década de 1990 hubo controversia sobre si los eucariotas (mitocondria aparte) se habrían originado a partir de Archaea (dos dominios) o si éstos conforman un dominio independiente (tres dominios).

En cuanto a la propuesta de Archezoa, ésta quedó obsoleta a finales del siglo pasado de acuerdo con múltiples evidencias (Keeling 1998). En primer lugar, se reportó la presencia de genes mitocondriales en los

genomas nucleares de estos linajes, lo que sugería cuanto menos que la mitocondria habría estado presente en los ancestros de éstos. En segundo lugar, se reportó la presencia de orgánulos de doble membrana que habrían derivado de la mitocondria en todos los Archezoa. Por lo que respecta a las relaciones filogenéticas entre eucariotas, éstas confirmaron que animales, plantas, hongos y otras formas multicelulares han evolucionado independientemente a partir de ancestros unicelulares, y que los hongos están más emparentados con animales que con plantas. También quedó claro que los organismos unicelulares ocupan una fracción mayoritaria en el árbol eucariota respecto los grupos multicelulares. Quedaba por lo tanto definitivamente obsoleta la dicotomía animal/vegetal, que había reinado durante gran parte de la historia de la taxonomía desde sus inicios.

Filogenómica

A pesar de que el gen ribosomal 18S sigue siendo el marcador molecular por excelencia para estudios de diversidad eucariota, la señal filogenética proporcionada por un único marcador puede no ser suficiente para resolver relaciones filogenéticas profundas como las que estamos comentado en este artículo. Dicho factor dejó de ser limitante gracias a la revolución genómica que comenzó a principios del siglo XXI con la publicación del gen-

“Gracias al salto del gen al genoma nos estamos acercando a la resolución de preguntas evolutivas que resultaban inalcanzables”

noma humano y siguió con la llegada de las técnicas de secuenciación masiva y el consiguiente abaratamiento del coste de secuenciación. La posibilidad de secuenciar el genoma entero de cualquier organismo está permitiendo producir datos de muchas más especies, así como disponer de un número mucho mayor de marcadores filogenéticos.

Gracias al salto del gen al genoma, de la filogenética a la filogenómica, nos estamos acercando a la resolución de preguntas evolutivas que hace pocas décadas resultaban inalcanzables, como la del origen de los eucariotas. Las filogenias basadas en múltiples marcadores, junto al uso de modelos evolutivos más realistas, demostraron que Archezoa no es un grupo natural como se ha comentado anteriormente, siendo los linajes que componían Archezoa en realidad filogenéticamente distantes entre sí. Actualmente solo se conoce una especie eucariota que no presente vestigio mitocondrial alguno (*Monocercomonoides sp.*, el cual vive en ambientes anaeróbicos). Sin embargo, di-

cha ausencia no representa la retención de un estado ancestral al no corresponder este linaje a una rama temprana del árbol eucariota. Podemos afirmar con rotundidad que todo eucariota descrito hasta la fecha desciende de un linaje posterior a la adquisición de la mitocondria.

La filogenómica también ha proporcionado fuertes evidencias a favor de la hipótesis de los dos dominios. En ello jugó un rol clave la metagenómica, que consiste en secuenciar directamente muestras ambientales y utilizar herramientas bioinformáticas para discriminar entre los distintos genomas presentes en la muestra secuenciada. En 2015 se publicaron datos metagenómicos que apoyaban la existencia de un linaje de Archaea más estrechamente relacionado a eucariotas que cualquier otro descrito hasta la fecha. En 2017 se publicaron más metagenomas de este grupo, al cual se le refirió como Asgard en alusión al recinto que habitaban los dioses según la mitología nórdica (el primer metagenoma Asgard fue muestreado en unas fuentes hidrotermales situadas en el mar de Groenlandia conocidas como Castillo de Loki). Pese a que una parte minoritaria de la comunidad científica mostró cierto escepticismo a dichos resultados al estar fundamentados en datos metagenómicos y no en especies descritas, recientemente ha sido aislada en cultivo una especie perteneciente al grupo Asgard, llamada

'*Candidatus* Prometheoarchaeum syntrophicum' cepa MK-D1 (Imachi *et al.* 2020). Se trata de un organismo que por lo menos en cultivo crece en simbiosis estableciendo una relación sintrófica con otros microbios, quizá siendo ésta una característica heredada del ancestro común compartido con el linaje de arquea a partir del cual surgieron los eucariotas, el cual experimentó por lo menos una simbiosis (la que dio lugar a la mitocondria). Hay diversos modelos simbiogénéticos que proponen que la célula eucariota habría evolucionado a partir de una simbiosis metabólica que implicaría una arquea y uno o más linajes procariotas (p. ej., ver Figura 2; para más información sobre este tema se recomienda leer López-García y Moreira 2020). En cuanto a la especie Asgard recientemente aislada, es relevante añadir que su genoma posee, como ya mostraban los metagenomas Asgard publicados con anterioridad, genes que en eucariotas están implicados en funciones tales como tráfico de membranas, formación y transporte vesicular y formación del citoesqueleto. Por delante queda un apasionante trabajo de caracterización de la biología de dicha especie, incluido el papel que estos genes juegan en ella, así como potencialmente identificar nuevos linajes que puedan representar un eslabón aún más intermedio en cuanto a la complejidad que diferencia la célula eucariota de la procariota.

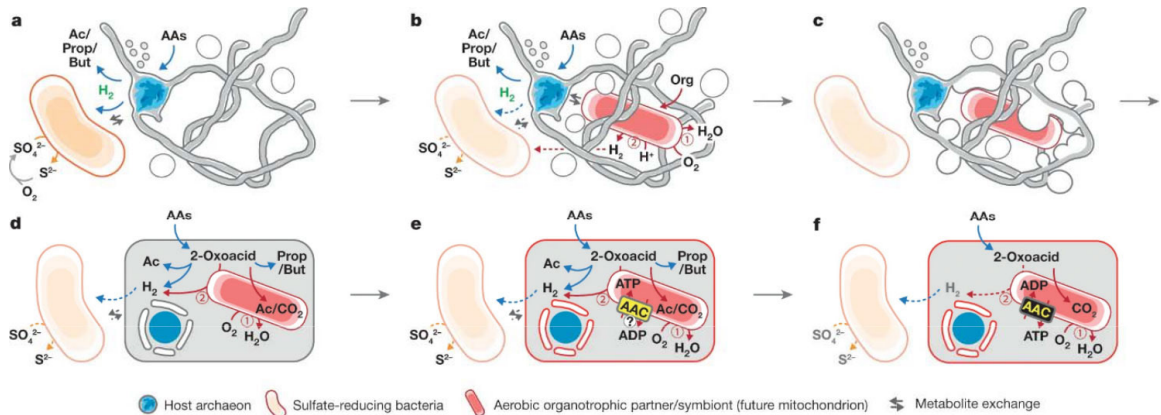


Figura 2. Los autores del artículo en el que se describe la arquea *Candidatus Prometheoarchaeum syntrophicum* cepa MK-D1, la especie procarionta filogenéticamente más cercana a eucariotas entre las que han sido cultivadas hasta la fecha, proponen el siguiente modelo para la eucariogénesis basado en las relaciones sintróficas observadas en cultivo por parte de MK-D1 y otras especies procariontas. Esta figura corresponde a la Fig. 5 de Imachi *et al.* 2020 y ha sido reproducida bajo la licencia *Creative Commons Attribution 4.0 International* a partir de la versión disponible en [WIKIMEDIA COMMONS](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Imachi_et_al_2020_Fig5). **a)** En un inicio, la arquea (color azul) podría haber establecido una relación sintrófica con la bacteria reductora de sulfato (color naranja) que aprovecharía el H_2 producido por la arquea. **b)** Mientras que esta primera interacción podría haber sido beneficiosa pero no necesariamente esencial, la arquea podría haber interactuado también con un organótrofo aeróbico facultativo (la futura mitocondria, color rojo). Dicho organótrofo se beneficiaría de los ácidos grasos de cadena corta producidos por el catabolismo de amino ácidos

(2-oxoácido) por parte de la arquea y consumiría O_2 del medio, el cual habría aumentado tras la oxigenación de los océanos y sería tóxico para la arquea. **c)** Las estructuras externas de la arquea (similares a las observadas en MK-D1, en color gris) podrían haber favorecido la interacción física con la futura mitocondria, que habría terminado envuelta por dichas estructuras. **d)** La arquea y la futura mitocondria habrían continuado su relación sintrófica como una forma primitiva de endosimbiosis. Además de consumir O_2 , el endosimbionte complementaría las auxotrofías de la arquea. Simultáneamente se habría desarrollado una membrana que separaría lo que será el futuro núcleo de la célula eucariota. **e)** El hospedador remodela la composición de su membrana, adoptando un perfil lipídico tipo bacteriano, con unos fosfolípidos menos rígidos que los de arquea. **f)** El desarrollo de un transportador mitocondrial ADP/ATP (abreviado como AAC en la figura) para transportar ATP del endosimbionte al hospedador habría permitido delegar en la futura mitocondria el catabolismo de 2-oxoácido y la síntesis de ATP.

Referencias

- Bonen, L. y Doolittle, W.F. 1975. On the prokaryotic nature of red algal chloroplasts. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 72: 2310-2314.
- Cavalier-Smith, T. 1989. Archaeobacteria and Archezoa. *Nature*, 339: 100-101.
- Imachi, H. et al. 2020. Isolation of an archaeon at the prokaryote–eukaryote interface. *Nature*, 577: 519–525.
- Keeling, P.J. 1998. A kingdom's progress: Archezoa and the origin of eukaryotes. *BioEssays*, 20: 87-95.
- López-García, P. y Moreira, D. 2020. The Syntrophy hypothesis for the origin of eukaryotes revisited. *Nature Microbiology*, 5: 655-667.
- Margulis, L. 1968. Evolutionary criteria in Thallophytes: a radical alternative. *Science*, 161: 1020-1022.
- Ragan M. 1997. A Third Kingdom of eukaryotic life: History of an idea. *Archiv für Protistenkunde*, 148: 225-243.
- Stanier, R.Y. y van Niel, C.B. 1962. The concept of a bacterium. *Archiv für Protistenkunde*, 42: 17-35.
- Vargas, P. y Zardoya, R. 2012. *El árbol de la vida: sistemática y evolución de los seres vivos*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
- Woese, C.R., Kandler, O y Wheelis, M L. 1990. Towards a natural system of organisms: Proposal for the domains Archaea, Bacteria and Eucarya. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 87: 4576-4579.

El drama evolutivo no se entiende sin el teatro ecológico (y viceversa)

Adolfo Cordero-Rivera, *Universidade de Vigo, ECOEVO Lab., E.E. Forestal, Campus Universitario, 36005 Pontevedra* adolfo.cordero@uvigo.gal

La naturaleza dual de la Ecología

Para Barbault (2000) la Ecología es la menos biológica de todas las Ciencias de la Vida, pero también podríamos decir que es la más biológica de todas las Ciencias Sociales, puesto que la mayoría de las investigaciones ecológicas tienen consecuencias sociales, particularmente en cuestiones ambientales y en relación con el concepto de **adaptación** (Cordero-Rivera, 2014). Desde que Darwin propusiera su teoría de evolución por Selección Natural, la “supervivencia del más apto” (frase acuñada en realidad por Spencer), ha sido utilizada para explicar la evolución de las sociedades humanas, dando lugar a muchas controversias estériles. Pero la Selección Natural tiene más que ver con la reproducción que con la super-

vivencia: de nada sirve sobrevivir si no se dejan copias de los genes para la siguiente generación.

En 2001 la Sociedad de Naturalistas Norteamericanos dedicó un suplemento de la revista *The American Naturalist* al problema de la dimensión social de la investigación (Meagher & Futuyma, 2001) De este documento destaco el último párrafo, donde se menciona la importancia de la evolución para la resolución de los problemas ambientales:

“Evolution is the source of biocomplexity. [...] Current and projected population levels will result in increasing environmental impacts, increasing pressure on food production, ever greater challenges to

biological diversity, and enhanced opportunities for the emergence of new diseases." (el énfasis es mío)

En el contexto actual de la pandemia por el Covid19 puede parecer premonitória esa referencia a la emergencia de nuevas enfermedades, pero no es casualidad: la teoría ecológica predice ese tipo de problemas cuando se desestructura el equilibrio dinámico que impera en las redes tróficas.

La Ecología es "polifilética" en sus orígenes (Matagne, 2002), y también en sus métodos, porque algunos ecólogos son reduccionistas (prefieren ver los árboles) y otros holistas (prefieren ver el bosque). Una escuela -particularmente relevante en España- ha defendido que la Ecología es la Biología de los ecosistemas (González Bernáldez, 1970; Margalef, 1978), y que debe centrarse en los niveles superiores de la organización de la vida. Pero otros muchos -entre los que me incluyo- sostenemos que **la Ecología es el estudio de la interacción bidireccional entre la vida y el ambiente**, o, como argumento más adelante, **es el estudio del comportamiento de las entidades orgánicas**, por lo que no puede reducirse sólo a algunos de los niveles de organización. En realidad se puede argumentar que el organismo es la unidad central de

"la Ecología es el estudio de la interacción bidireccional entre la vida y el ambiente, o ... el estudio del comportamiento de las entidades orgánicas"

la Ecología (Guerra Sierra & Pascual del Hierro, 2008), pero también se puede argüir que el ecosistema lo es, lo que nos lleva a la dualidad que empleo como título de esta sección, y que se manifiesta en estas dos citas:

*"I continue to put high value on [...] **an appreciation of the organism as the fundamental unit of ecology.**" (Ricklefs 1990, p. vii) (énfasis en el original)*

*"**The fundamental unit of study in ecology, which cuts across all three levels of biological organization, is the ecosystem.**" (McNaughton and Wolf 1973, p. 6) (énfasis en el original)*

Algunos ecólogos han defendido que los métodos de la Física deben ser empleados en la investigación ecológica, en particular usando analogías con las máquinas (Margalef, 1995). Pero los ecosistemas tienen metabolismo, y por tanto los átomos que componen cada uno de

los individuos vivos están cambiando de forma continua, lo que no ocurre en las máquinas ni en los objetos (Weber 2014, p. 57). Paradójicamente, una visión molecular de la Biología, desde una aproximación reduccionista, nos lleva a una conclusión “física” similar, que asume que todos los fenómenos biológicos pueden ser explicados empleando únicamente leyes físicas (Rosenberg, 2013). A pesar del éxito del reduccionismo como estrategia de investigación, numerosas personas consideran que la Biología no podrá ser reducida completamente a un análisis físico, aunque ciertamente esta postura es, a primera vista, incongruente. La aproximación “física” a la Ecología caracterizó el desarrollo histórico del concepto de ecosistema, pero no ha tenido mucho éxito, porque los sistemas biológicos se distinguen de una manera radical de los sistemas físicos: son sistemas con **componentes adaptativos**. Por eso las teorías físicas no son suficientes.

Las propiedades emergentes no son propiedades “mágicas”

La Ecología permite presentar en perspectiva los niveles de organización biológica, y discutir si las propiedades de las entidades de un nivel pueden ser explicadas en términos de las propiedades del nivel inferior, o bien si emergen

propiedades nuevas al pasar de un nivel al siguiente. Esta idea es fundamental a la hora de entender el concepto de ecosistema como **algo más que la suma de sus partes**. En palabras de Odum, uno de los ecólogos más influyentes del siglo XX:

“[...] an emergent property of an ecological level or unit is one that cannot be predicted from the study of components that are isolated [...]” (Odum, 1997).

Sin embargo, Salt (1979) distingue entre “propiedades emergentes” y “propiedades colectivas”, que también serían impredecibles al estudiar los componentes. No obstante, no se trata de una diferencia esencial, y sólo se distinguen ambos tipos de propiedades porque en el caso de las “propiedades emergentes” desconocemos las reglas por las cuales dichas propiedades se configuran. Lo que esto supone es que las interacciones que determinan las propiedades

“los sistemas biológicos se distinguen de una manera radical de los sistemas físicos: son sistemas con componentes adaptativos”

ecosistémicas no son lineales o aditivas, pero ello no implica que no se puedan predecir las “propiedades emergentes” dado un conocimiento adecuado. Nuestra incapacidad para estudiar de manera conjunta el comportamiento de sistemas complejos impide la predicción, pero no se debe a que dichos sistemas tengan propiedades “mágicas”, imposibles de predecir. De hecho, las propiedades de los ecosistemas (la “biocomplejidad”), y de la mente humana, con sus claras propiedades emergentes, se han originado por mecanismos evolutivos, y por lo tanto llegaremos a entenderlas gracias a la investigación en Biología Evolutiva. O quizás no... ¿Puede el cerebro llegar a comprenderse a si mismo?

La Ecología es el estudio del comportamiento de los sistemas biológicos

Creo que el objetivo central de la Ecología es comprender y predecir el funcionamiento de los ecosistemas, y para ello hay que estudiarlos desde abajo hacia arriba y desde arriba hacia abajo. La ecología que estudia la adaptación se ha denominado a menudo Ecología Evolutiva, e incluye también a la Ecología del Comportamiento. **Mi posición es que el comportamiento es precisamente el objeto de estudio de la Ecología** (Cordero-Rivera, 2003). Es curioso, pero he llegado a esta conclusión sólo para com-

probar que estaba “inventando la rueda” otra vez. Enrique Rioja Lo Bianco y Orestes Cendrero Curiel precisamente definieron la Ecología Animal en términos parecidos, en el primer libro de texto con contenidos ecológicos publicado en España, en 1927:

“La ecología animal se ocupa particularmente del modo en que los animales reaccionan ante las circunstancias del medio ambiente.”
(Rioja Lo Bianco & Cendrero Curiel, 1927, p. 185)

Todavía es más explícita la definición dada en el “Compendio de Biología Edelvives” de 1935:

[la Ecología Animal es] “el modo peculiar de comportarse cada animal en relación con las circunstancias del medio en el que vive.”
(citado por Jiménez Artacho et al. 2005) (el énfasis es mío)

Por lo tanto, si **definimos el comportamiento como la respuesta de una entidad orgánica frente al ambiente** (una definición que posiblemente sería aceptada por los estudiosos del comportamiento) quedará claro que las definiciones tradicionales de Ecología (por ejemplo, la propia definición de Haeckel) se refieren precisamente a este fenó-

meno. Como el comportamiento puede observarse a diferentes niveles de organización, podemos argumentar que la Ecología estudie el comportamiento de los individuos, de las poblaciones o de los ecosistemas (e incluso de los genes, aunque esto ya sería parte de la Genética). De estas ideas se deriva que el comportamiento también es una pieza clave en el concepto de biodiversidad, de ahí que recientemente haya propuesto que se incluya en los estudios sobre conservación de la biodiversidad con el término **etodiversidad** (Cordero-Rivera, 2017).

La naturaleza dual de la Ecología nos debe hacer olvidar que sus orígenes hay que buscarlos en los escritos de Darwin, y muchos historiadores están de acuerdo sobre esto (Matagne, 2002). Ahora bien, la Ecología, a caballo entre la Biología y las Ciencias Sociales (Barbault, 2000), se distingue de otras ciencias por su tendencia a la síntesis más que a la especialización, lo que da lugar a que se combine con otras ciencias para producir numerosos campos de trabajo

(Figura 1). Para mí, esto es lo que hace fascinante a la Ecología.

Entre estas nuevas Ciencias surgidas de la interacción entre la Ecología u otra ciencia, algunas se han desarrollado de forma exponencial en apenas unos años. Esto es una buena prueba de la vitalidad de la Ecología. También es motivo de

*“la moda por lo “eco”
ha invadido la sociedad,
tergiversando el significado
de la palabra “ecología”
hasta llegar a casos extremos
que no soportan una mínima
crítica objetiva”*

cierta alarma, ya que la moda por lo “eco” ha invadido la sociedad, tergiversando el significado de la palabra “ecología” hasta llegar a casos extremos que no soportan una mínima crítica objetiva. Muchos de los movimientos ins-

pirados en el ecologismo, usan la palabra “ecología” para referirse a cuestiones sociológicas (por ejemplo, el “ecofeminismo”), psicológicas (“ecología mental”), religiosas (“deep ecology”, “ecología y teología de la liberación”), políticas, y similares (Merchant 1994). De la misma manera el término “ecosistema” se está empleando en contextos que nada tienen que ver con su significado, como cuando se habla de un “ecosistema empresarial” para referirse a una simple

red colaborativa. Esto ocurre incluso en el ámbito científico: no tiene ningún sentido crear una especialización de la ecología que se llame “Molecular Ecology”, porque una técnica, por muy útil que sea, no define una ciencia (Guerra Sierra & Pascual del Hierro, 2008), y por

eso no he incluido esa y otras modas en la figura 1. De hecho, es paradójico que un libro de texto con el título “Molecular Ecology”, ni siquiera intente definir qué es la Ecología Molecular, a pesar de incluir un apartado titulado “What is Molecular Ecology?” (Freeland, 2005).

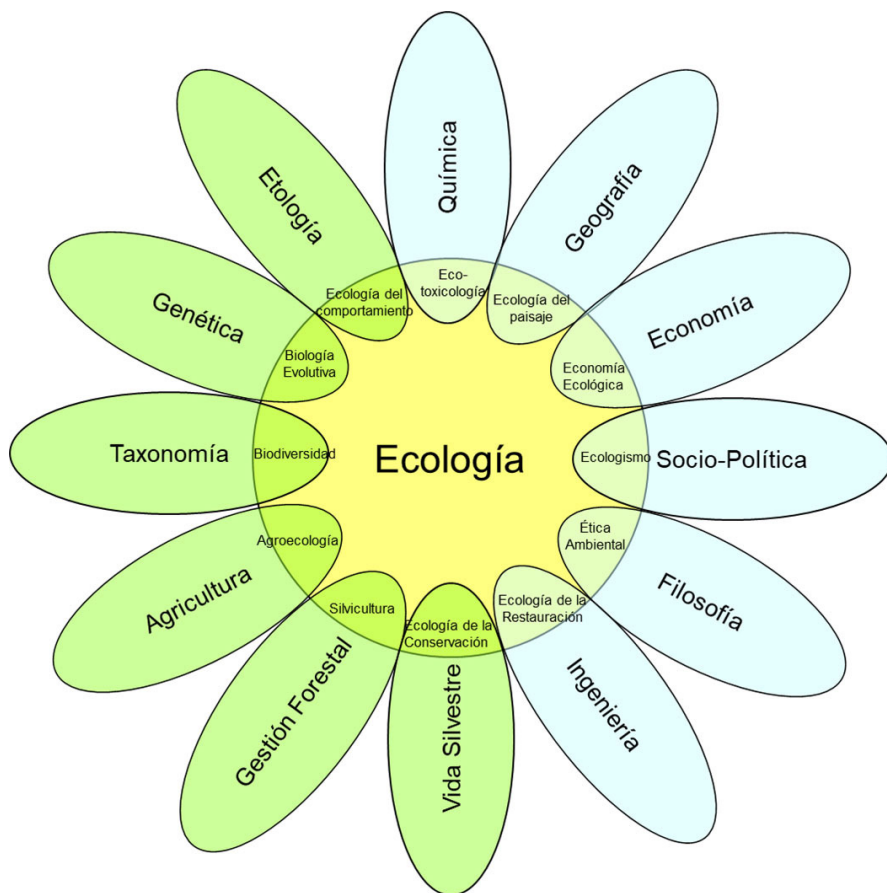


Figura 1. La relación de la Ecología con otras ciencias produce nuevas ciencias (o campos del saber), que en su mayor parte se han desarrollado en los últimos 40 años. Aquí se presenta una selección personal de estos nuevos campos del saber originados “al borde de la Ecología”. En verde se presentan las ciencias biológicas, y en azul las no biológicas.

He decidido poner en la “margarita” de la Figura 1 un número igual de pétalos biológicos y pétalos sociales, y ello es premeditado. Algunos autores defienden que no hay que considerar a la Ecología como una ciencia biológica (Odum, 1992). La diversidad de las Ecologías o “ecodiversidad” (permítaseme el juego de palabras), debe tomarse como una buena prueba de que la Ecología tiene éxito (Krebs, 2016).

La Ecología y la Evolución

La Teoría de la Evolución por Selección Natural nos ofrece -con sus refinamientos actuales- el marco conceptual para la Ecología. El famoso aforismo de Theodosius Dobzhansky, según el cual nada tiene sentido en Biología si no es a la luz de la Evolución, se aplica por supuesto a la Ecología. En la Figura 1 he indicado que la interacción entre Genética y Ecología da lugar a la Biología Evolutiva. El cambio de las frecuencias génicas a lo largo del tiempo es la clave de la evolución en el contexto neodarwinista, pero esta evolución ocurre en un ambiente determinado: el “Teatro” ecológico de Hutchinson (1965), del cual he parafraseado el título de este ensayo. La Biología Evolutiva surge por tanto al analizar el funcionamiento de los ecosistemas desde la perspectiva más propiamente biológica, la evolución. Las conclusiones evolutivas se derivan de forma natural de las premisas ecológicas, y las

interacciones ecológicas actuales tendrán efectos evolutivos en el futuro. De hecho, una de las revistas de mayor impacto en el campo de la Ecología se llama precisamente *Trends in Ecology and Evolution*, y este nombre no es casualidad. A pesar de esto, la relación entre la Ecología y la Evolución ha sido conflictiva en muchos casos, particularmente en la visión ecosistémica (Loehle & Pechmann, 1988).

“En ciertos países, incluido España, la reticencia de muchos ecólogos a tener presente la visión evolutiva en sus investigaciones tiene evidentes causas históricas”

En ciertos países, incluido España, la reticencia de muchos ecólogos a tener presente la visión evolutiva en sus investigaciones tiene evidentes causas históricas, al ser la mayoría de los pioneros especialistas en oceanografía y limnología (Cordero-Rivera, 2003), campos donde los organismos “se diluyen en el agua”. El conflicto “ecología ecosistémica-evolución” tiene en buena parte que ver con la discrepancia acerca de cuáles son los niveles de actuación de la Selección Natural (Cordero-Rivera, 1999). Muchos de los conceptos ecológicos han sido criticados por estar basados en selec-

ción a niveles superiores al individuo, algo que Odum defendía en su influyente libro de texto (Hagen, 2008). Pensemos, por ejemplo, en la Sucesión Ecológica, y en el uso de la palabra “facilitación” para el mecanismo según el cual las especies pioneras “preparan el terreno” para las tardías. Este término induce a pensar en una especie de colaboración entre especies por un bien común. Sin embargo, no es así: incluso objetos inanimados, como rocas, pueden proteger a las plántulas en ambientes desérticos y “facilitarles” su instalación.

“Haeckel consideraba que la Ecología tenía que ser evolutiva en su propia esencia”

Conclusión

En las páginas anteriores he mencionado varias veces que la esencia de la Ecología está íntimamente unida a la Evolución. Pero a lo largo del siglo XX hubo momentos en que esto no ha sido así. Me parece oportuno resaltar que el propio Haeckel, inventor de la palabra “Ecología”, en una conferencia que pronunció en 1869 en la Universidad de Jena (Alemania) reflexionó que la palabra Ecología estaba destinada a reemplazar a la palabra “Biología”, para integrar los nuevos conceptos enunciados por Darwin en “The Origin of Species”

(Matagne, 2002). Es decir, **Haeckel consideraba que la Ecología tenía que ser evolutiva en su propia esencia**. Un pionero en España fue José Fuset i Tubiá, que en un libro aparecido en 1941 dedicaba un centenar de páginas a la Ecología e indicaba:

*“Persuadidos de la importancia de la Ecología, hemos dado a esta parte del libro la extensión y **el sentido evolucionista** que requiere el contenido de esta rama de la Biología.” (Citado por Jiménez Artacho et al. 2005) (el énfasis es mío)*

En la década de 1960, Salustio Alvarado, en su libro de Biología Preuniversitaria, definía la Ecología haciendo referencia a la evolución:

*“La Ecología se puede definir como la Ciencia que estudia las condiciones extrínsecas de la vida de los organismos y **los fenómenos adaptativos que éstos experimentan.**” (Alvarado, 1962, p. 33) (el énfasis es mío)*

El desarrollo de la Ecología en España se apartó sin embargo de la línea marcada por estos pioneros. En 2003 publiqué un análisis sobre las tendencias temporales en los contenidos de 61 libros de texto de Ecología, y descubrí que la “Ecología evolutiva” está siendo más relevante de lo que lo fue

“La Ecología Ibérica tiene finalmente una Sociedad que unifica los diferentes puntos de vista y los diferentes ámbitos, la Sociedad Ibérica de Ecología (SIBECOL)”

en la primera mitad del siglo XX, aunque la Ecología en las Universidades españolas ha seguido siendo eminentemente ecosistémica (Cordero-Rivera, 2003). La Ecología española cuenta con varios grupos de investigación muy productivos en Ecología evolutiva y del comportamiento, pero no se encuentran en el área de Ecología, sino en el área de Zoología. La mayoría de los ecólogos que trabajan en centros del CSIC están relacionados con la escuela evolutiva, mientras que la mayoría de los ecólogos de las universidades tienen un enfoque más ecosistémico.

La Ecología Ibérica tiene finalmente una Sociedad que unifica los diferentes puntos de vista y los diferentes ámbitos, la Sociedad Ibérica de Ecología (SIBECOL), fundada en julio de 2018, y de la que soy socio fundador, en mi calidad – entonces – de presidente de la Sociedad

Española de Etología y Ecología Evolutiva. SIBECOL aglutina a las sociedades preexistentes, y fue promovida por las Juntas Directivas de diferentes asociaciones científicas españolas y portuguesas: la Asociación Ibérica de Limnología (AIL), la Asociación Española de Ecología Terrestre (AEET), la Sociedade Portuguesa de Ecologia (SPECO) y la Sociedad Española de Etología y Ecología Evolutiva (SEEEE). Quiero resaltar que la SEEEE se llamaba hasta 2016 “Sociedad Española de Etología”, y que fue durante mi presidencia cuando finalmente se añadió formalmente la Ecología Evolutiva, porque el sentir mayoritario de los socios era que la palabra “Ecología” debería aparecer en el nombre de la sociedad. La situación actual es por lo tanto coherente con la evolución de la Ecología mundial, en la cual la aproximación evolutiva es central (Cordero-Rivera, 2003).

Referencias

- Alvarado, S. 1962. *Biología Preuniversitaria. Libro segundo: Sistemática y Ecología de los seres vivos*. Imprenta S. Aguirre Torre, Madrid.
- Barbault, R. 2000. Ecology, a science in the midst of society. *Web Ecology*, 1: 48–53.
- Cordero-Rivera, A. 1999. Adaptación, Selección Natural y la falacia de la supervivencia de la especie. *Boletín de La Sociedad Entomológica Aragonesa*, 26: 613–617.

- Cordero-Rivera, A. 2003. Trends in the evolution of ecology: "Spain is different." *Web Ecology*, 4: 14–21.
- Cordero-Rivera, A. 2014. El triunfo de la Sociobiología. *Nova Acta Científica Compostelana*, 21: 1–17.
- Cordero-Rivera, A. 2017. Behavioral diversity (ethodiversity): a neglected level in the study of biodiversity. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5: 1–7. <https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00007>
- Freeland, J. R. 2005. *Molecular Ecology*. John Wiley & Sons, Chichester.
- González Bernáldez, F. 1970. Ecología. *Graellsia*, 25: 339–346.
- Guerra Sierra, A., & Pascual del Hierro, S. 2008. *La descomposición de la Ecología*. Netbiblo, A Coruña.
- Hagen, J. B. 2008. Teaching Ecology during the environmental age, 1965-1980. *Environmental History*, 13: 704–723.
- Hutchinson, G. E. 1965. *The ecological theater and the evolutionary play*. Yale University Press, Yale.
- Jiménez Artacho, C., Fernández Pérez, J., & Fonfría Díaz, J. 2005. La introducción a la Ecología en los libros de texto españoles. *ILUIL*, 28: 435–459.
- Krebs, C. J. 2016. *Why Ecology matters*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Loehle, C., & Pechmann, H. K. 1988. Evolution: the missing ingredient in systems ecology. *The American Naturalist*, 132: 884–899.
- Margalef, R. 1978. *Perspectivas de la teoría ecológica*. Blume, Barcelona.
- Margalef, R. 1995. La ecología, entre la vida real y la física teórica. *Investigación y Ciencia*, junio 1995: 66–73.
- Matagne, P. 2002. *Comprendre l'Écologie e son histoire*. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel.
- McNaughton, S. J., & Wolf, L. L. 1973. *General Ecology (1st ed.)*. Holt, Rinehart and Winston, New York.
- Meagher, T. R., & Futuyma, D. J. 2001. Executive document: Evolution, Science and Society. *The American Naturalist*, 158 (supplement): 1–46.
- Merchant, C. 1994. *Ecology. Key concepts in critical theory*. Humanities Press, New Jersey.
- Odum, E. P. 1992. Great ideas in ecology for the 1990s. *Bioscience*, 42: 542–545.
- Odum, E. P. 1997. *Ecology. A bridge between science and society*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Ricklefs, R. E. 1990. *Ecology (3rd ed.)*. W.H. Freeman, New York.
- Rioja Lo Bianco, E., & Cendrero Curiel, O. 1927. *Biología*. Aldus Artes Gráficas, Santander.
- Rosenberg, A. 2013. *Darwinian reductionism. Or, how to stop worrying and love molecular biology*. The University of Chicago Press, Chicago. <https://doi.org/10.7208/chicago/9780226727318.001.0001>
- Salt, G. W. 1979. A comment on the use of the term Emergent Properties. *The American Naturalist*, 113: 145–148. <https://doi.org/10.1007/BF02483703>
- Weber, A. 2014. *Matter & desire. An erotic Ecology*. Chelsea Green Publishing, White River Junction, Vermont.

El debate sobre la necesidad de una Síntesis Extendida

Antonio Diéguez, Departamento de Filosofía, Universidad de Málaga dieguez@uma.es

Usamos la expresión ‘síntesis extendida’ para identificar un conjunto diverso de hipótesis que hacen del proceso de desarrollo la fuente próxima de variación sobre la cual trabaja la selección.

Depew & Weber 2013, p.409.

Desde hace unos años se viene produciendo un intenso debate entre biólogos evolucionistas, en el que también han participado filósofos de la biología, acerca de si la Teoría Sintética de la Evolución o Síntesis Moderna puede seguir proporcionando herramientas conceptuales adecuadas para dar cuenta de fenómenos evolutivos que han ido adquiriendo una creciente importancia, o si, por el contrario, necesita de una importante revisión y extensión, o incluso se requiere su sustitución por algo mejor.

Este debate no debería causar demasiada extrañeza puesto que se trata de algo bastante común en la historia de cualquier disciplina científica madura. Las teorías científicas ni son eternas ni son inamovibles, y son los cambios más o menos radicales en ellas los que producen los mayores progresos en la ciencia. No obstante, dada la importancia cultural que la teoría de la evolución ha adquirido desde sus mismos orígenes y dado que su rechazo por razones religiosas e ideológicas está muy extendido en algunos países,

no han faltado quienes han visto en este debate técnico, que entre los especialistas no tiene más repercusiones que las meramente científicas y profesionales, una nueva oportunidad para considerar refutado el darwinismo y para intentar poner en su lugar alternativas más o menos descabelladas que encajan mejor con su cosmovisión preferida.¹

Las teorías no tienen fronteras precisas, ni son estructuras inamovibles. Toda teoría está sometida a cambios históricos y, a menos que haya una auténtica revolución científica, es difícil decir cuando la reforma de una teoría hace que ya no estemos ante una simple ampliación de la misma, sino ante un cambio radical del marco interpretativo. Aquí, en este debate, estamos en ese caso. Si podemos integrar las innovaciones teóricas de modo que permanezcan las tesis centrales y que el resultado mantenga una coherencia estricta, podemos hablar de extensión. En caso de que no pueda ser de este modo, es decir, de que los principios centrales que constituyen lo que el filósofo de la

“Las teorías científicas ni son eternas ni son inamovibles, y son los cambios más o menos radicales en ellas los que producen los mayores progresos en la ciencia”

ciencia Imre Lakatos llamaba el “núcleo firme” sean abandonados, habría que hablar de sustitución. Pero no es nada fácil decidir por el momento si estamos ante lo primero o ante lo segundo, o si más bien es otra alternativa la que se avecina.

En 2014, la revista *Nature* publicó un artículo cuyo título era: “Does evolutionary theory need a rethink?” (Laland et al. 2014).² En él, un grupo de autores se adscribía como respuesta al epígrafe “Sí, urgentemente” y otros al epígrafe “No, todo está bien”. ¿Quién tiene la razón? Es una simplificación excesiva del debate, y ciertamente no es una discusión que se pueda cerrar en un breve artículo en una revista. Tampoco, claro está, pretendemos hacerlo aquí. Solo podremos ofrecer una breve presentación de sus aspectos principales.

1 Una pequeña historia ilustrativa de este fenómeno la cuenta Massimo Pigliucci (2018, pp. 121-125). El debate pionero sobre la necesidad de extender la teoría sintética que se celebró en Altenberg en 2008 fue interpretado por una periodista de forma sensacionalista y su artículo fue utilizado por internautas creacionistas para apoyar sus ideas.

2 Un antecedente que puede señalarse, puesto que en cierto modo inició la discusión en los términos actuales, es Pigliucci (2007).

La Teoría Sintética de la Evolución y los primeros desafíos

Aunque sobre este asunto no cabe esperar total unanimidad, la Teoría Sintética de la Evolución (a partir de ahora TSE) ha sido caracterizada por Douglas Futuyma (2017, p. 2) mediante las siguientes tesis:

1. El proceso evolutivo se da en el nivel poblacional, no en el nivel de los organismos individuales. Se trata de cambios en la frecuencia de las variaciones heredables dentro de una población.³
2. La herencia está basada en los genes, compuestos de ADN o ARN.
3. La variación heredable surge a causa de mutaciones aleatorias, la mayoría de las cuales son perjudiciales o mortales. Son aleatorias en el sentido de que sus efectos fenotípicos no están dirigidos por las necesidades de los organismos, pero no en el sentido de que todas sean igualmente probables, o que todos los genes muten en la misma proporción, o que las tasas de mutación no puedan ser influidas por el ambiente.
4. Las frecuencias de las variaciones heredadas se ven alteradas por mutación, flujo genético, deriva genética y selección natural. La única causa conocida de las adaptaciones es la selección natural direccional. La selección natural no es un agente, sino el nombre que le damos al resultado del éxito reproductivo diferencial. La selección natural actúa principalmente sobre los organismos individuales, pero puede actuar también sobre los genes, las poblaciones, las especies y otros niveles biológicos.
5. Las especies de organismos con reproducción sexual son grupos de poblaciones relativamente aislados que surgen principalmente por divergencia geográfica (alopátrica). Las especies evolucionan gradualmente.
6. Los grandes cambios fenotípicos que distinguen a los taxones superiores se producen gradualmente, por acumulación de pequeños cambios incrementales.

La discusión, en realidad, no es nueva. En los años 70 y 80 aparecieron propuestas teóricas que en ocasiones se presentaron como un desafío a la TSE, fundamentalmente el neutralismo de Motoo Kimura, la teoría del equilibrio puntuado de Gould y Eldredge y la teoría endosimbiótica del

³ Sin embargo, Ernst Mayr se manifestó en desacuerdo con esa definición de la evolución, que procede de Th. Dobzhansky.

origen de los eucariotas de Lynn Margulis. En 1980 Gould llega a afirmar:

*He sido reacio a admitirlo –porque a menudo el hechizo es permanente– pero si la caracterización que hace Mayr [en su libro de 1963 **Animal Species and Evolution**] de la teoría sintética es acertada, entonces esta teoría, como una propuesta general, está efectivamente muerta, a pesar de su persistencia como ortodoxia de libro de texto. (Gould 1980, p. 120).⁴*

Y, sin embargo, en todos los casos señalados terminó llegándose a un consenso acerca de su integración. El neutralismo quedó restringido prácticamente a la evolución en el nivel molecular, e incluso a algunas zonas dentro de las moléculas (proteínas y ADN). Se admitió que en este nivel muchas variaciones son neutras con respecto a su valor adaptativo, y, por tanto, su evolución es azarosa y no el producto de

4 Gould se está refiriendo aquí en concreto al breve resumen que hace Mayr en la página 586 de su libro según la cual “los defensores de la teoría sintética mantienen que toda evolución es debida a la acumulación de pequeños cambios genéticos, guiada por la selección natural, y que la evolución transespecífica no es sino una extrapolación y magnificación de eventos que tienen lugar en el interior de las poblaciones y las especies.” (citado por Gould 1980, p. 120).

“En los años 70 y 80 aparecieron propuestas teóricas que en ocasiones se presentaron como un desafío a la TSE, fundamentalmente el neutralismo ... y el equilibrio puntuado”

la selección natural. Esto llevó a reconocer un papel mayor a procesos evolutivos no adaptativos, como la deriva genética, que ya había sido analizada por Sewall Wright, uno de los fundadores de la TSE, pero no se consideró que fuera incompatible con la explicación de los rasgos adaptativos mediante la acción de la selección natural.⁵

Gould, por su parte, fue bajando el tono de sus críticas y se limitó a afirmar que la TSE no podía explicar todos los fenómenos evolutivos. El equilibrio puntuado se consideró aplicable a un cierto número de casos mientras que el gradualismo filético, en la forma que le dio G. G. Simpson al añadir

5 Wright, inicialmente, a comienzos de los años 30, presentó la deriva genética en términos que parecían no darwinistas, como si la deriva genética fuera el origen por sí sola de nuevas especies. Más adelante, sin embargo, habló de ella encajándola en el adaptacionismo, como fuente de variación interdémica (Gould 2004, pp. 552-3 y 585).

la posibilidad de “evolución cuántica”, se mantuvo para otros, e incluso se contemplaron patrones intermedios (Skelton (ed.) 1996, pp. 489-505, Ridley 1996, pp. 562-565). Al fin y al cabo, el propio Darwin había admitido ritmos de evolución diferentes a escala macroevolutiva (algo que después reafirmaría Simpson) y sostuvo que la selección natural ejercía una acción intermitente y localizada.⁶ Además, los rápidos cambios evolutivos que aparecen en los cladogramas que ejemplifican la teoría del equilibrio puntuado no son saltos instantáneos, sino que aparecen como cambios graduales, aunque relativamente rápidos, si utilizamos una escala de tiempo más fina.

6 En *El origen de las especies*, Darwin introduce sólo una ilustración; un diagrama que muestra la evolución de diversos linajes, algunos de ellos sin cambio morfológico apreciable. Poco después del diagrama, Darwin explica: “Pero debo subrayar que no supongo que el proceso siempre continúe tan regularmente como aparece representado en el diagrama, aunque éste es algo irregular, ni que siga de forma continuada. Es mucho más probable que cada forma permanezca inalterada durante largos periodos y que después experimente otra vez alguna modificación. Tampoco supongo que las variedades más divergentes sean preservadas invariablemente. A menudo, una forma media puede durar mucho tiempo y puede o no producir más de un descendiente modificado, pues la selección natural actuará siempre de acuerdo con la naturaleza de los lugares que o bien no estén ocupados por otros seres o no lo estén perfectamente; y esto dependerá de relaciones infinitamente complejas.” (Darwin 1872, pp. 91-92).

Quizás lo que más chocaba con la TSE eran los periodos de estasis. Las especies, según la teoría del equilibrio puntuado, pasan por largos periodos de estasis o invariabilidad, a los que suceden periodos relativamente breves en los que se dan cambios evolutivos que conducen a la especiación. El cambio adaptativo está concentrado en esos periodos breves y discretos, en lugares muy localizados y en poblaciones pequeñas. En otras palabras, el cambio morfológico se da sobre todo durante la especiación y ésta afecta sólo a poblaciones pequeñas y aisladas, permaneciendo el resto estables. Esto explicaría la escasez de formas intermedias en el registro fósil. La idea de que el cambio morfológico afecta a poblaciones pequeñas y aisladas podía ser armonizada con la concepción peripátrida de la especiación, al modo en que la desarrolló Ernst Mayr, mientras que los periodos de estasis, cuando existen, como en el caso documentado de varios linajes de bivalvos del terciario y cuaternario, podrían ser explicados mediante selección estabilizadora, oscilando entre valores concretos, mediante la existencia de constricciones, o simplemente, como hizo el propio Eldredge, mediante la emigración de la población a un hábitat similar cuando cambiase el hábitat en el que hasta entonces vivía. La defensa de Gould y Eldredge de las especies como unidades de la selección, frente a la tradicional defensa de la selección en el nivel de los individuos, quedó también

integrada en una concepción pluralista de los niveles sobre los cuales puede actuar la selección natural.

“la teoría endosimbiótica, se vio como una aportación importante en lo concerniente al origen no gradual de ciertas novedades evolutivas”

En cuanto a la teoría endosimbiótica, se la vio como una aportación importante en lo concerniente al origen no gradual de ciertas novedades evolutivas que complementaba a las formas tradicionalmente más aceptadas de mutacio-

nes genéticas, recombinaciones y deriva genética. Margulis aceptaba, de hecho, que es la selección natural la que favorece la endosimbiosis como origen de los eucariotas y la que explica la evolución posterior de las mitocondrias.

Estos envites, sin embargo, mostraron que algunos aspectos de la TSE podían y debían ser repensados. El gradualismo empezó a perder un papel tan central y se abrió la discusión acerca del origen de las novedades evolutivas, puesto que empezaba a ser evidente que las mutaciones puntuales no lo eran todo. Aun así, todavía a mediados de los 90 podía leerse una afirmación tan rotunda como la que hacía el manual de Skelton, según la cual “la explicación más

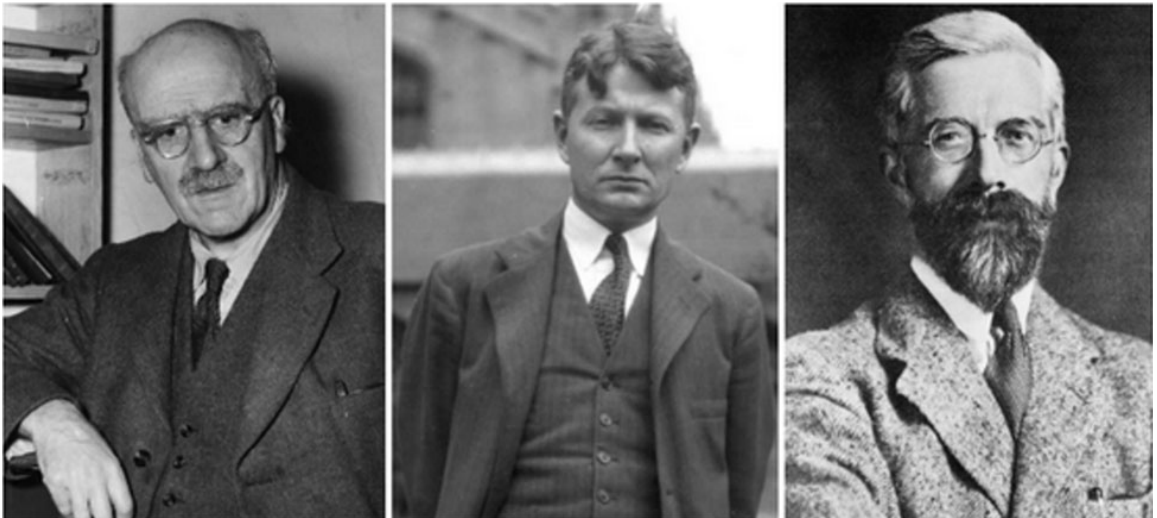


Figura 1: Tres de los principales artífices teóricos de la TSE: de izquierda a derecha, J. B.S. Haldane, Sewall Wright y Ronald Fisher.

simple de las novedades evolutivas es que un carácter surge de una nueva mutación, o de una nueva combinación de genes, la cual produce una estructura lo suficientemente adaptativa para el organismo como para ser favorecida por la selección natural.” (Skelton 1996, p. 57).

El debate se ha recrudecido desde entonces

En lo que puede considerarse como una segunda fase de este debate, el surgimiento del campo disciplinar conocido como genética evolutiva del desarrollo (abreviadamente “evo-devo”) ha servido para poner en cuestión el gradualismo propio de la TSE y el origen de las novedades evolutivas más importantes. Como suele decirse al respecto, la TSE explicaría a lo sumo “*the survival of the fittest*”, pero no “*the arrival of the fittest*”, que es lo que pretendidamente sí podría explicar la evo-devo.

Evo-devo se interesa ante todo por el modo en que los sistemas de desarrollo ontogenético han ido cambiando a lo largo del proceso evolutivo y cómo, a su vez, esos cambios han influido en dicho proceso evolutivo. Entre los propósitos fundamentales de esta disciplina está estudiar la acción de los genes que regulan el desarrollo de los organismos. Los resultados obte-

nidos parecen chocar inicialmente con el gradualismo de la teoría de la evolución.

Esto suele ilustrarse con el descubrimiento de cambios genéticos de gran importancia, como la duplicación de genes homeóticos (en especial los genes *Hox*), que controlan la expresión de los genes que a su vez son los responsables causales de la diferenciación celular y dan lugar a estructuras concretas en los procesos de desarrollo. Los genes homeóticos son muy antiguos, presentes ya en las medusas (filo Cnidaria), y al duplicarse forman complejos cuya expresión diferencial en diversas zonas del embrión, genera cambios morfológicos en dichas estructuras. Es esta expresión diferencial, debida a elementos genómicos reguladores, que incluyen factores de transcripción, que activan o reprimen los genes homeóticos, la responsable de los cambios morfológicos.

Los principales fenómenos (Figura 2) que suelen citarse en esta segunda fase del debate como novedades cuya investigación exige una modificación o extensión sustancial de la TSE son los siguientes (véase Pigliucci y Müller 2010, Laland et al. 2015, Futuyma 2017 y Müller 2017):

Plasticidad fenotípica: El entorno modifica directamente a los organismos en un cierto grado. El mismo genotipo genera fenotipos

distintos en ambientes diferentes debido precisamente a la acción de determinados factores ambientales sobre el desarrollo del organismo. Esta variación fenotípica facilita la colonización de nuevos ambientes y puede afectar a otros procesos adaptativos y evolutivos. De particular importancia sería la acomodación fenotípica, que es el ajuste mutuo de diversas partes del organismo durante el proceso de desarrollo, y que podría generar acomodación genotípica si estos fenotipos inducidos por el entorno son estabilizados por la selección natural.

Construcción de nichos: Los organismos no se adaptan pasivamente a ambientes pre-existentes, sino que construyen su ambiente y coevolucionan con él.

Herencia inclusiva o extragenética: En el caso de la herencia epigenética, cambios químicos que alteran la expresión de los genes, aunque no la secuencia de nucleótidos, pueden heredarse y contribuir a la adaptación de los organismos. A ello debemos añadir la herencia cultural o conductual y la herencia ecológica, que no se transmiten a través de los genes.

Sesgos o constricciones en el desarrollo (developmental bias): Las modificaciones en los procesos del desarrollo son una fuente central de novedad evolutiva al facilitar o canalizar cambios fenotípicos hacia la realización de determinadas funciones. Tienen un carácter creativo, no meramente restrictivo o negativo, puesto que no solo favorecen unas variaciones frente a otras, sino que abren rutas en el morfoespacio que probablemente no se habrían dado de otro modo. Esto marca una diferencia fundamental con la forma en que eran entendidas las constricciones hasta el momento, esto es, como meros límites con los que se encuentra la acción de la selección natural.

En respuesta al desafío explicativo que estos fenómenos pueden representar para la TSE, ha habido fundamentalmente tres posiciones:⁷

1. No es necesario hacer ninguna modificación sustancial en la TSE. Esta puede explicar todos esos fenómenos, y, de hecho, algunos llevan tiempo sien-

⁷ Se podría añadir una cuarta: no necesitamos una gran teoría evolutiva unificadora que recoja las nuevas aportaciones. Es lo que defiende, por ejemplo, Stolfus (2017).

do explicados en su seno teórico. Esta posición estaría bien representada por Douglas Futuyma, quien escribe lo siguiente:

La teoría de la evolución ha sido extendida casi continuamente desde la síntesis evolutiva (SE), pero excepto por la mayor importancia concedida a la deriva genética, los principios fundamentales de la SE han sido fuertemente respaldados. Las adaptaciones son atribuibles a la elección de las variaciones genéticas por parte de la selección natural, que continúa siendo la única causa conocida del incremento en eficacia biológica (fitness). [...] La teoría evolutiva continuará siendo extendida, pero no hay ninguna señal de que necesite enmienda. (Futuyma 2017, p. 1).

2. La TSE necesita una extensión o ampliación cuyas consecuencias no son aún previsibles, y cabe incluso la posibilidad de que no se consiga una integración final de los recursos explicativos complementarios. Un texto que creo que representa bien esta posición es este de Massimo Pigliucci:

La plasticidad fenotípica, la evolucionabilidad, la epigenética, la construcción de nichos, la varia-

ción facilitada y todo eso han venido para quedarse. [...] Marcan avances significativos en nuestra comprensión del mundo [...]. No hay ciertamente necesidad de antagonismo entre los partidarios de cada lado en la disputa. Podemos y debemos trabajar juntos en beneficio de la ulterior investigación biológica. Pero es difícil ver –dado todo lo mencionado y mucho más– cómo pueda justificarse la renuencia para reconocer que la biología está entrando en una nueva fase de su historia. Una fase apasionante que, afortunadamente, estará pronto en las manos de los actuales estudiantes de grado e investigadores jóvenes. (Pigliucci 2014).

3. Los cambios que se exigen en la TSE son de tal magnitud que puede decirse que, si bien algunos aspectos centrales de la teoría se conservarán, el resultado final será una teoría muy diferente. Esta posición estaría bien reflejada, por ejemplo, en el siguiente texto de Gould, que no es de los más radicales:

Pienso, con Darwin, que el armazón darwiniano, y no sólo los cimientos, persisten en la estructura emergente de una teoría de la evolución más adecuada. Pero también sos-

tengo [...] que los cambios sustanciales introducidos en la segunda mitad del siglo XX han creado una estructura tan expandida en torno al núcleo darwiniano original, y tan engrandecida por nuevos principios explicativos a nivel macroevolutivo, que la exposición completa, aún sin salirse de la lógica darwiniana, debe interpretarse como básicamente distinta de la teoría canónica de la selección natural, y no como

una simple extensión de la misma. (Gould 2004, p. 27).⁸

8 También valdría, para expresar esta posición, lo que manifiestan Jablonka y Lamb en su libro de 2005 *Evolution in four dimensions*: “Nuestra afirmación básica es que el pensamiento biológico sobre la herencia y la evolución está experimentando un cambio revolucionario. Lo que está emergiendo es una nueva síntesis que desafía la visión genocéntrica del neodarwinismo que ha dominado el pensamiento biológico durante los últimos cincuenta años.” (Jablonka y Lamb 2005, p. 1).

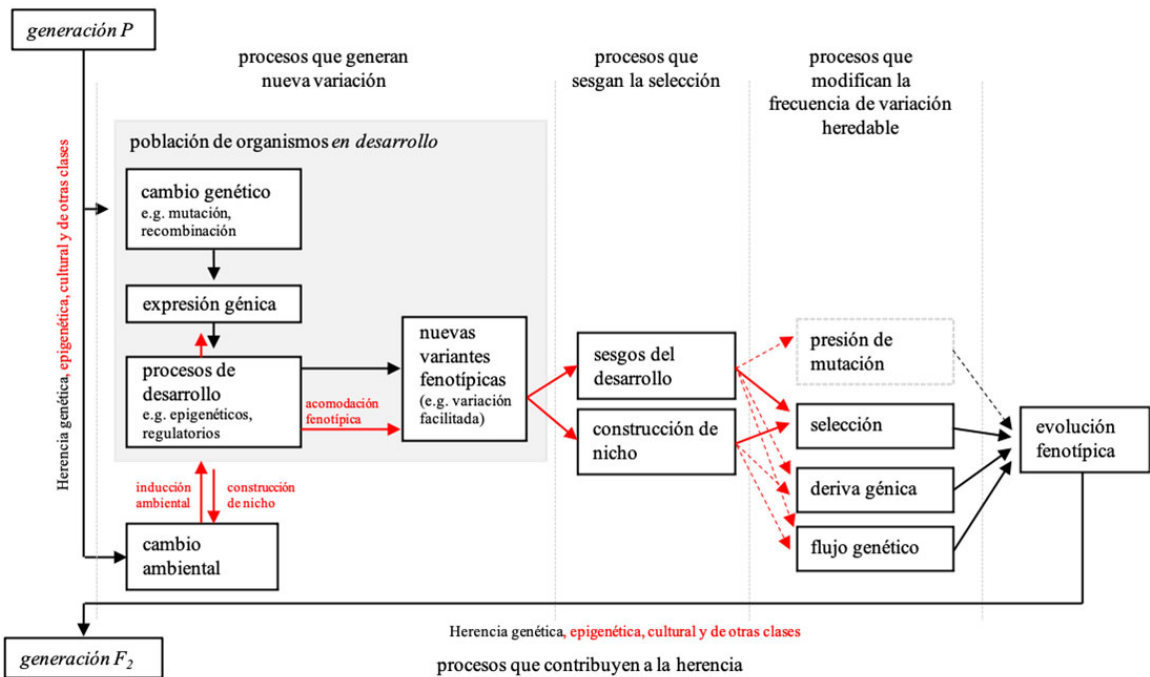


Figura 2: Estructura de las explicaciones en la Síntesis Extendida. En rojo se enfatizan los nuevos mecanismos no considerados por la TSE. Tomada y modificada de Laland et al (2015).

Los términos esenciales del debate

Sobre la plasticidad fenotípica, la respuesta de los defensores de la TSE es que ha sido ampliamente considerada en el seno de dicha teoría. No hay manual de biología evolutiva que no incluya algún apartado sobre la norma de reacción de un genotipo en diferentes ambientes. Sin embargo, tampoco hay evidencias que muestren claramente que la plasticidad fenotípica genera directamente, sin el concurso de la selección natural, nuevos fenotipos adaptativos.

Sobre la construcción de nichos la respuesta habitual sostiene que ni es un fenómeno descuidado (Darwin lo describió bien en su estudio de las lombrices) ni puede considerarse un factor evolutivo en el mismo nivel o comparable al de la selección natural. En todo caso, es un factor más que puede influir en el proceso evolutivo, pero no exige ninguna revisión teórica (Caponi 2017).

Sobre la herencia inclusiva se suele decir, en el caso de la herencia epigenética, que no hay constancia de que se transmita durante las generaciones suficientes como para que pueda considerarse como un fenómeno con efectos evolutivos relevantes. Y, desde luego, debe evitarse cualquier interpretación de la misma que sueñe a lamarckismo (Haig 2007, Pigliucci y

Finkelman 2014). En cuanto a la herencia cultural, en el caso de los humanos puede haber tenido su importancia evolutiva, pero actúa en conjunción con la herencia genética, no como algo opuesto a ella.

Sobre los cambios en el desarrollo, se asume que pueden explicar el origen de algunas novedades evolutivas importantes, pero de nuevo cabe afirmar que estos descubrimientos de novedades relativamente súbitas no van en contra del papel de la selección natural como mecanismo evolutivo. Para los defensores de la TSE, la evolución gradual es la forma más común de evolución, pero debe admitirse que ciertas novedades pueden surgir de forma más rápida de lo que se había pensado, sin que ello deba conducir a la aceptación del saltacionismo. Las mutaciones en los genes reguladores y los cambios en sus relaciones pueden considerarse, en efecto, como una de las causas principales de la evolución morfológica (Futuyma 1998, p. 667 y 2017, p. 8). Sin embargo, este sigue siendo un proceso de mutaciones graduales, sin saltaciones, sobre las que actúa la selección natural. Hay pruebas (Carroll *et al.* 2001) de que la evolución de los elementos genómicos reguladores de los genes *Hox* es gradual y genera ligeras modificaciones morfológicas en especies próximas que al cabo de largos periodos de tiempo hacen factible los grandes cambios entre linajes

que observamos. Esto apoyaría la idea de que la macroevolución no sería más que microevolución del desarrollo actuando en largos periodos de tiempo. En todo caso, debe admitirse que la cuestión del origen de las novedades evolutivas sigue siendo un problema científico abierto. La selección natural, por otra parte, no se limita a eliminar aquellas innovaciones perjudiciales para el organismo, consiguiendo de ese modo extender y fijar en la población las que son adaptativas, sino que también tiene un papel creativo. Aunque no fue ni el primero ni el último en subrayar esto, Francisco J. Ayala lo ha expresado con nitidez:⁹

A veces se tiene la idea de que la selección natural es un proceso puramente negativo, la eliminación de mutaciones perjudiciales. Pero la selección natural es mucho más que eso, pues es capaz de generar novedad al incrementar la probabilidad de combinaciones genéticas

9 Diversos autores, en efecto, han defendido el carácter creativo de la selección natural. Ya Dobzhansky, el maestro de Ayala escribía lo siguiente: “La analogía clásica entre la acción de la selección natural y la de una criba es ... desorientador. El mejor análogo de la selección natural es un mecanismo cibernético; transmite ‘información’ al genotipo sobre el estado del entorno”. (Dobzhansky 1967, p. 60). Una recomendable discusión y defensa de este papel creativo puede verse en Neander (1995).

que de otro modo serían extremadamente improbables. La selección natural es pues un proceso creativo. No “crea” las entidades componentes sobre las cuales opera (las mutaciones genéticas), pero produce combinaciones adaptativas que no podrían haber existido de otro modo. (Ayala 2007, p. 70).

En cuanto a los sesgos en el desarrollo, se trata del efecto de constricciones que solo explican por qué no todos los rasgos adaptativos son posibles, o no aparecen, o los que surgen no son los más óptimos. La creatividad evolutiva y la explicación de las adaptaciones se funda, pues, en la selección natural. Los sesgos del desarrollo no pueden explicar por sí solos la existencia de adaptaciones.

Los defensores de la Síntesis Extendida (ya sea en su versión más conservadora o en su versión sustitutiva), sin embargo, no ven las cosas del mismo modo. A las respuestas defensivas que acabamos de resumir oponen réplicas contundentes:

La plasticidad fenotípica y la acomodación genética no son fenómenos secundarios y sin relevancia evolutiva. Son nuevos tipos de mecanismos evolutivos, comparables a la selección natural, y como tal deben ser aceptados. Son factores importantes en la potenciación de la evolucion-

nabilidad de las especies, entendida como “la capacidad para generar variación fenotípica heredable y seleccionable” (Kirschner and Gerhart 1998, p. 8420) y, por tanto, tienen una función relevante en la generación de adaptaciones.

La construcción de nichos implica una retroalimentación causal (una relación causal recíproca) entre organismos y ambiente, puesto que los cambios en el ambiente influyen, por ejemplo, en la expresión de los genes. Esta relación causal de ida y vuelta constituye un proceso evolutivo genuino en el que el organismo tiene un papel activo en su propia evolución. y ese aspecto no ha sido suficientemente atendido por la TSE, por mucho que se diga.

Tanto la herencia epigenética como el papel creativo de los procesos de desarrollo, que ya no pueden ser ignorados y que constituyen la fuente principal de innovación evolutiva, deben llevar al abandono del geno-centrismo que ha caracterizado tradicionalmente a la TSE. Los factores no genéticos, internos a los orga-

nismos, y las propiedades de los sistemas ontogenéticos, que no están por completo genéticamente programadas y son capaces de generar auto-organización y rediseños modulares, deben ocupar un lugar preeminente en la explicación de los cambios evolutivos. Por otra parte, los cambios en el desarrollo producidos por mutaciones en los genes reguladores generan novedades importantes y son la causa principal de las diferencias fenotípicas entre especies, como es el caso de la evolucionabilidad mencionado anteriormente. Se trata de una propiedad disposicional de linajes de poblaciones, no de organismos (Sterelny 2006, p. 181), una propiedad que fomenta su propia evolución.

“el enfoque de los defensores de la Síntesis Extendida sería más internalista, pero abandonando la idea de que el desarrollo viene dado en exclusiva por el despliegue de un programa genético”

Laland et al. (2015, pp. 6 y 7 y Figura 2) han resumido las diferencias principales de la Síntesis Extendida con respecto al enfoque dominante en la TSE en dos puntos que implican una transformación en los problemas que resultan relevantes en la investigación. La primera diferencia estaría en lo que llaman ‘el desarrollo constructivo’, es decir, el hecho de que el

organismo “tiene la capacidad para dar forma a su propia trayectoria por medio de la respuesta constante a, y la alteración de, los estados internos y externos”. A ello habría que añadir como otra diferencia, al menos en el énfasis que se pone en su importancia, ‘la causación recíproca’, es decir, “la idea de que los organismos en desarrollo no solo son los productos, sino también las causas, de la evolución”. Frente al externalismo propio de la TSE, centrado en la acción de la selección natural, el enfoque de los defensores de la Síntesis Extendida sería más internalista, pero abandonando la idea de que el desarrollo viene dado en exclusiva por el despliegue de un programa genético.

Conclusión

¿Quién vencerá en este debate? Por el momento, el resultado es aún incierto, aunque nada hace presagiar que vaya a caer la idea de la selección natural como factor explicativo. Lo que está en juego es más bien la importancia del papel que juega junto con otros factores y mecanismos evolutivos. Es un debate, sin embargo, que se debe realizar con prudencia y máximo rigor para no alimentar innecesariamente las posiciones creacionistas, que tanta fuerza tienen en la población de algunos países, como los Estados Unidos.

Referencias

- Ayala, F.J. 2007. *Darwin y el Diseño Inteligente*, Madrid: Alianza.
- Caponi, G. 2017. Sobreestimación epistemológica de la construcción de nicho. *Metatheoria* 8(1): 129-144.
- Carroll, S., J.K. Grenier y S.D. Weatherbee 2001. *From DNA to Diversity. Molecular Genetics and the Evolution of Animal Design*. Malden: Blackwell Publishing,
- Darwin, C. 1872. *The Origin of Species by Means of Natural Selection*, London: John Murray, sexta edición (1ª ed. 1859). (Disponible online en: <http://darwin-online.org.uk/content/frame.set?viewtype=side&itemID=F391&pageseq=1>).
- Depew, D.J. and B.H. Weber 2013. Challenging Darwinism: Expanding, Extending, Replacing. In M. Ruse (ed.), *The Cambridge Encyclopedia of Darwin and Evolutionary Thought*, Cambridge: Cambridge U.P.
- Dobzhansky, Th. 1967. *The Biology of Ultimate Concern*. New York: New American Library.
- Futuyma, D.J. 1998. *Evolutionary Biology*, Sunderland, MA: Sinauer Associated.
- Futuyma, D.J. 2017. Evolutionary biology today and the call for an extended synthesis. *Interface Focus*, 7: 20160145. <http://dx.doi.org/10.1098/rsfs.2016.0145>

- Gould, S.J. 1980. Is a new and general theory of evolution emerging? *Paleobiology* 6(1): 119-130.
- Gould, S.J. 2004. *La estructura de la teoría de la evolución*, Barcelona: Tusquets.
- Haig, D. 2007. Weismann Rules! OK? Epigenetics and the Lamarckian temptation. *Biology and Philosophy*, 22, pp. 415-428.
- Jablonka, E. y M.J. Lamb 2005. *Evolution in four dimensions: genetic, epigenetic, behavioral, and symbolic variation in the history of life*. Cambridge, MA: The MIT Press.
- Kirschner, M. and J. Gerhart 1998. Evolvability, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 95: 8420-8427.
- Laland, K. et al. 2014. Does evolutionary theory need a rethink? *Nature*, vol. 514, 8 October 2014, pp. 161-4. <https://www.nature.com/news/does-evolutionary-theory-need-a-rethink-1.16080>
- Laland, K. et al. 2015. The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions. *Proc. R. Soc. B*, 282: 20151019. <http://doi.org/10.1098/rspb.2015.1019>
- Müller, G.B. 2017. Why an extended evolutionary synthesis is necessary. *Interface Focus*, 7: 20170015. <http://dx.doi.org/10.1098/rsfs.2017.0015>
- Neander, N. 1995. Pruning the Tree of Life. *The British Journal for the Philosophy of Science*, Vol. 46, No. 1, pp. 59-80.
- Pigliucci, M. 2007. Do we need an extended evolutionary synthesis? *Evolution*, 61(12): 2743-2749.
- Pigliucci, M. 2014. The (ongoing) evolution of evolutionary theory, *Scientia Salon*, URL: <https://scientiasalon.wordpress.com/2014/11/10/the-ongoing-evolution-of-evolutionary-theory/> (Consultado el 28/10/20).
- Pigliucci, M. 2018. *Nonsense on stilts* (2nd ed), Chicago: The University of Chicago Press.
- Pigliucci, M. and L. Finkelman 2014. The Extended (Evolutionary) Synthesis debate: Where science meets philosophy. *BioScience*, 64(6): 511-516.
- Pigliucci, M. and G. B. Müller (eds.) 2010. *Evolution. The Extended Synthesis*, Cambridge, MA: The MIT Press.
- Ridley, M. 1996. *Evolution*. Cambridge, MA: Blackwell.
- Skelton, P. (ed.) 1996. *Evolution. A Biological and paleontological approach*. Harlow: Addison-Weley.
- Sterelny, K. 2006. What is evolvability?, in M. Matthen and C. Stephens (eds.), *Philosophy of Biology*, Amsterdam: North-Holland, pp. 177-192.
- Stolzfuß, A. 2017. Why we don't want another "Synthesis". *Biology Direct*, 12: 23.

La adaptación de los organismos al ambiente: una aproximación científica y ciudadana

Josefa González, Instituto de Biología Evolutiva (CSIC-UPF), Barcelona.

josefa.gonzalez@csic.es

Si observamos con un poco de atención lo que nos rodea, ya sea mientras paseamos por el campo o por la ciudad, podemos darnos cuenta de que la adaptación biológica está en todas partes. La mayoría de plantas tienen sus raíces en el suelo, sin embargo si nos fijamos en la corteza de algunos árboles descubriremos que pueden crecer diversas especies de musgos y helechos, que están adaptadas a vivir sobre superficies sin contacto directo con el suelo. Estas plantas epífitas, no son especies parásitas y la capacidad de vivir sobre la corteza de los árboles les proporciona un mayor acceso a la luz del sol y pueden además aprovechar la materia orgánica que está disponible por encima del nivel del suelo. La adaptación está también presente en ambientes urbanos. En muchas ciudades podemos ver

personas con colores de piel muy diversos. El color de la piel en los humanos es una adaptación a los diferentes niveles de radiación ultravioleta existentes en el planeta. El color oscuro nos protege de la intensa radiación ultravioleta existente en zonas tropicales, mientras que el color claro nos permite sintetizar, con menor tiempo de exposición, la vitamina D en regiones donde la radiación ultravioleta es más débil. El color de la piel no es la única adaptación ambiental que ha ocurrido en las poblaciones humanas. Desde la salida de África de las primeras poblaciones, los humanos nos hemos adaptado a vivir en altitudes elevadas, a dietas ricas en grasa o a ambientes con una alta concentración de tóxicos como el arsénico (Fan *et al.* 2016). Descubrir todos los caracteres que nos han permitido, no solo a

los humanos sino a todos los organismos que habitan nuestro planeta, adaptarnos a los diferentes ambientes donde existe vida, así como descubrir los genes responsables de estos cambios, es una de las ramas de estudio de la biología evolutiva. El primer paso hacia el descubrimiento de las bases genómicas de la adaptación es disponer de la secuencia del genoma de la especie de interés.

Las técnicas de secuenciación genómica

La mayoría de estudios sobre la base genómica de la adaptación se centran en el análisis de un tipo de variación genética: los cambios de un solo nucleótido (SNP de las siglas en inglés “single nucleotide polymorphism”) o mutaciones puntuales. Sin embargo, los SNPs son solo uno de los múltiples tipos de cambios que ocurren en el ADN. Las variantes estructurales, es decir, las inserciones, deleciones, duplicaciones, inversiones y translocaciones, afectan de hecho a una proporción mayor de la secuencia de ADN del genoma que los SNPs. Este tipo de variantes han sido menos estudiadas debido a las limitaciones de las técnicas de secuenciación a las que teníamos acceso hasta hace poco tiempo.

Las primeras técnicas de secuenciación de ADN permitían obtener la secuencia de fragmentos cortos del genoma: unos

“Descubrir todos los caracteres que nos han permitido... adaptarnos a los diferentes ambientes..., así como descubrir los genes responsables..., es una de las ramas de estudio de la biología evolutiva”

pocos cientos de nucleótidos. Con este tipo de secuenciación de fragmentos cortos es sencillo identificar cambios de un solo nucleótido (o SNPs) en regiones de copia única del genoma. La secuenciación del genoma humano, publicada en el año 2001, puso de manifiesto la necesidad de desarrollar técnicas de secuenciación más rápidas y más económicas para poder contestar a las preguntas biológicas surgidas del análisis de esta primera secuencia del genoma de nuestra especie. El desarrollo de las técnicas conocidas como “secuenciación masiva” ha permitido incrementar en varios órdenes de magnitud nuestra capacidad de generar datos e impulsar el desarrollo de metodologías que facilitan una primera aproximación al análisis de las variantes estructurales presentes en el genoma. Estas aproximaciones, sin embargo, solo permiten inferir la presencia de las variantes estructurales

en el genoma y es necesario combinar los resultados de varias de estas metodologías antes de poder concluir, con un cierto grado de confianza, que una variante estructural está presente.

Esta limitación en el análisis de las variantes genéticas presentes en un genoma se ha podido superar actualmente gracias al desarrollo de técnicas de secuenciación de lecturas largas que permiten obtener la secuencia contigua de varios miles de nucleótidos del genoma. Aunque inicialmente, la tasa de error en estas secuencias largas era mucho mayor que la de las lecturas cortas, recientemente estas tasas de error han disminuido considerablemente. Existen hoy en día dos metodologías mayoritarias de secuenciación de lecturas largas, *PacBio* y *Oxford Nanopore Technologies*. Esta última metodología se puede realizar en un dispositivo móvil lo que permite llevar a cabo la secuenciación en cualquier laboratorio o incluso directamente en el lugar donde las muestras son recolectadas. El acceso a estas nuevas técnicas de secuenciación está permitiendo incorporar las variantes estructurales al estudio de la base genómica de la adaptación.

Los elementos móviles y su importancia en el estudio de la adaptación

En varios organismos, los elementos móviles son el tipo de variante estructural más común. Los elementos móviles son fragmentos de ADN que tienen la capacidad de moverse de un lado a otro en el genoma y están presentes en la inmensa mayoría de organismos que se han estudiado hasta ahora (Bourque et al. 2018). Estos elementos representan entre el 80 y el 90 % del genoma en varias especies de plantas y constituyen al menos dos tercias partes de nuestro propio genoma (Guio and González 2019). Existen muchos tipos distintos de elementos móviles en los genomas que podemos clasificar en dos grandes grupos: los retrotransposones, que se caracterizan por utilizar un intermediario de ARN como molde para generar nuevas copias, y los transposones, que utilizan como intermediario una molécula de ADN. Los elementos móviles pueden contener secuencias reguladoras como promotores, señales de empalme alternativo, lugares de unión a factores de transcripción, o señales de poliadenilación que pueden afectar la estructura y la expresión de genes cercanos. Los elementos

“los elementos móviles también generan cambios que afectan positivamente a la capacidad de adaptación de los organismos”

móviles también pueden generar cambios al insertarse en otras secuencias reguladoras o codificantes destruyendo la función de las mismas. Además de generar cambios en el ADN cuando se mueven de una posición a otra, también pueden generar cambios debido a que son secuencias repetidas entre las que se puede producir recombinación dando lugar a inversiones, duplicaciones y translocaciones. La mayoría de estos cambios en el genoma son deletéreos por lo que afectan negativamente a la supervivencia o a la reproducción de los organismos, o bien son neutros, es decir, no tienen efectos sobre la reproducción o la supervivencia. No obstante, los elementos móviles también generan cambios que afectan positivamente a la capacidad de adaptación de los organismos y por lo tanto a su supervivencia. Por ejemplo, en humanos se ha demostrado que un tipo de elementos móviles, los retrovirus endógenos (ERV de las siglas en inglés Endogenous RetroViruses), son responsables de la red transcripcional de respuesta a interferón, muy importante en la inmunidad innata (Chuong *et al.* 2016). Estos retrovirus endógenos han dispersado numerosos lugares de unión a factores de transcripción de la respuesta a interferón de forma independiente en varios genomas de mamíferos, incluido el humano. Utilizando la técnica de edición genética CRISPR-Cas9 (Mojica y Almendros 2017) se ha demostrado que la delección de es-

tos retrovirus endógenos afecta la expresión de genes cercanos y la regulación de funciones inmunes esenciales. Este es uno de los múltiples ejemplos que demuestran el papel adaptativo de los elementos móviles. Sin duda, una de las especies en las que más se han estudiado los elementos móviles ha sido la mosca de la fruta *Drosophila melanogaster*.

***Drosophila melanogaster* como organismo modelo para el estudio de la genómica de la adaptación**

Uno de los organismos más utilizados en investigación genética y genómica es la mosca de la fruta *Drosophila melanogaster*. Desde finales del siglo XIX, los científicos se lanzaron a la búsqueda de organismos modelo con los que experimentar y poder estudiar los mecanismos de la vida desde un punto de vista bioquímico, genético y fisiológico, entre otros. Estos organismos modelo incluyen bacterias (*Escherichia coli*), levaduras (*Saccharomyces cerevisiae*), plantas (*Arabidopsis thaliana*) y varios animales como gusanos (*Caenorhabditis elegans*), peces (*Danio rerio*), el ratón (*Mus musculus*) o la ya mencionada mosca de la fruta (para una explicación accesible de todos estos organismos consultar la web: <http://seresmodelicos.csic.es>). Los organismos modelo se caracterizan por ser fáciles de mantener y de criar en el laboratorio, una característica indis-

pensable para poder llevar a cabo experimentos con ellos. En el caso de la mosca de la fruta, que se utiliza como organismo modelo desde inicios del siglo pasado, una sola mosca puede generar miles de descendientes y además es un animal de pequeño tamaño lo cual nos permiten mantener miles de individuos en un espacio reducido. Otra ventaja, que la hace muy apropiada para estudios genéticos, es su corto tiempo de generación: su ciclo vital se completa en unas dos semanas aproximadamente a 25°C. El pequeño tamaño del genoma de la mosca de la fruta, unos 180 millones de nucleótidos (o 180 Mb), lo hace también ideal para los estudios genómicos. De hecho, *Drosophila melanogaster*, fue el segundo metazoos cuyo genoma fue secuenciado.

*“Drosophila melanogaster
es ideal para llevar
a cabo estudios de
genómica adaptativa”*

La experimentación con *Drosophila melanogaster* ha conducido a grandes descubrimientos científicos como: el papel de los cromosomas en la herencia, el descubrimiento de las rutas de señalización génica que controlan la inmunidad innata, o los mecanismos moleculares que controlan los ritmos circadianos, entre muchos

otros (se puede consultar la lista de Premios Nobel otorgados a descubrimientos científicos realizados gracias a la mosca de la fruta en la web: <https://www.nobelprize.org/drosophila/>). Estos descubrimientos científicos han ido acompañados, muchas veces, del desarrollo de técnicas y de recursos que se ponen a disposición de la comunidad científica para su utilización en el estudio de otras incógnitas científicas. Como ejemplo, la comunidad de investigadores que trabajan con este organismo modelo tienen a su disposición varios centros que mantienen miles de cepas de esta especie y las distribuyen a los científicos que las soliciten (ver el artículo publicado en el *New York Times* sobre la importancia de los trabajadores de uno de estos centros durante la pandemia del Covid-19: <https://www.nytimes.com/2020/12/14/science/fruit-flies-covid.html>). Además, *Drosophila melanogaster* es ideal para llevar a cabo estudios de genómica adaptativa ya que esperamos que los cambios adaptativos recientes sean abundantes en su genoma. Esto es debido a que, al igual que los humanos, la mosca de la fruta también tiene su origen en África. Se estima que la salida de África de poblaciones de esta especie ocurrió hace tan solo unos 12.000-19.000 años. Actualmente encontramos poblaciones de *Drosophila melanogaster* en todos los continentes excepto en la Antártida. Por lo tanto, esta pequeña mosca se ha adaptado en un corto espacio de tiempo

(12.000-19.000 años es muy poco tiempo a escala evolutiva) a una gran variedad de zonas climáticas (Figura 1). Además, esta especie es muy fácil de recolectar en la naturaleza lo que hace factible obtener muestras de poblaciones naturales de diferentes regiones geográficas, y por lo tanto de diferentes zonas climáticas, lo que nos permite tener una visión más global del proceso adaptativo.

La importancia de las redes de colaboración científica y ciudadana para entender la adaptación

A pesar de que capturar *Drosophila melanogaster* en la naturaleza es muy fácil, muestrear poblaciones naturales de un número elevado de regiones geográficas a lo largo del tiempo es complicado sobre todo para grupos de investigación peque-

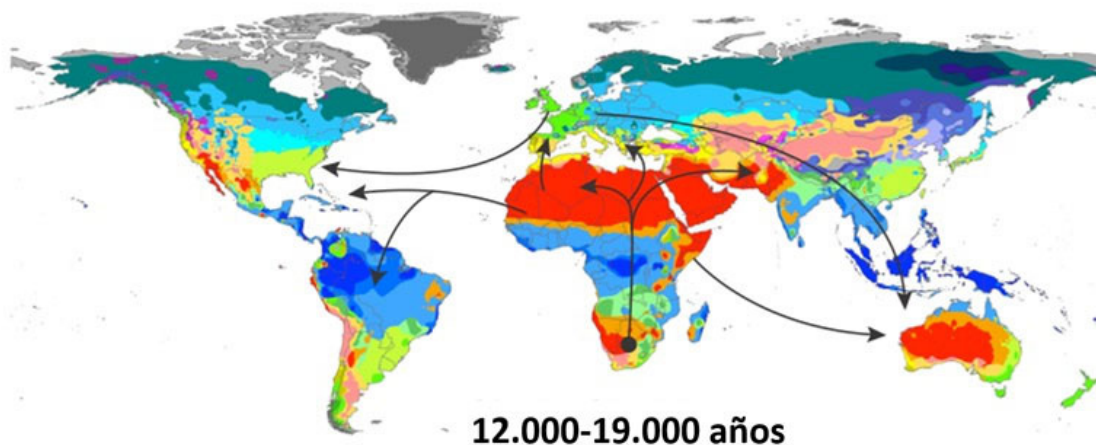


Figura 1. Expansión de las poblaciones naturales de *Drosophila melanogaster*. *Drosophila melanogaster* es original del sur de África y hace aproximadamente unos 12.000-19.000 años cruzó el Sahara y se expandió por Oriente medio. La expansión de Oriente medio a Europa ocurrió aproximadamente hace unos 1.800 años y solo en los últimos siglos *Drosophila melanogaster* ha invadido los continentes americano y australiano. Los colores del mapa representan las diferentes zonas climáticas de acuerdo a la clasificación de Köppen-Geiger.

ños, como lo son la mayoría de los grupos de investigación a nivel mundial. Este tipo de recolectas son necesarias para poder contestar dos preguntas centrales en el estudio de la base genómica de la adaptación: ¿cuál es la escala espacial de la adaptación? y ¿cuál es la escala temporal de la adaptación? El consorcio de investigadores “DrosEU” (*Drosophila* Population Genomics Consortium, <http://droseu.net>), co-liderado desde nuestro país, se creó en

el año 2013 con el objetivo de coordinar a investigadores interesados en contestar estas preguntas. El consorcio está integrado por más de 60 laboratorios de 29 países que están recogiendo poblaciones naturales de forma continuada desde el año 2014. El análisis de las recolectas del año 2014 ha permitido describir, por primera vez, la existencia de estructura poblacional longitudinal en poblaciones europeas de *Drosophila melanogaster*, la presencia de regiones genómicas que han sido seleccionadas positivamente en todo el continente y la descripción de nuevos virus de ADN (Kapun et al. 2020). Estos resultados demuestran la importancia de la ciencia colaborativa para el avance del conocimiento. Es más, en nuestro país, hemos involucrado también a los institutos de educación secundaria (y a un colegio de educación primaria) en la captura y clasificación de moscas de la fruta. España tiene las únicas zonas áridas continentales de toda Europa y la participación de varios institutos, distribuidos en estas zonas climáticas, nos permite obtener un muestreo amplio de las poblaciones de *Drosophila melanogaster* adaptadas a vivir en climas

áridos. Este proyecto de ciencia ciudadana nos permite también involucrar a los alumnos, profesores y comunidades de estas localidades, en su mayoría rurales, en un proyecto científico europeo (más información sobre el proyecto de ciencia ciudadana *Melanogaster: Catch The Fly!* en: <http://melanogaster.eu>). La participación de la ciudadanía es indispensable para poder realizar amplios muestreos de las poblaciones naturales que nos van a

“La participación de la ciudadanía es indispensable para poder realizar amplios muestreos de las poblaciones naturales que nos van a permitir analizar la base genómica de la adaptación”

permitir analizar la base genómica de la adaptación con un nivel de detalle nunca hasta ahora conseguido. El proyecto de ciencia ciudadana está actualmente expandiéndose a otras localidades europeas gracias a la financiación de

la Fundación Española para la Ciencia y la Tecnología/Ministerio de Ciencia e Innovación y del Consejo Europeo de Investigación (ERC).

La contribución de los elementos móviles a la capacidad de adaptación de la mosca de la fruta

A pesar de que hay múltiples ejemplos del papel adaptativo de los elementos

móviles, hasta hace relativamente poco tiempo no se había cuantificado su contribución a la adaptación. En el año 2008 se publicó el primer estudio que cuantificaba la contribución de los elementos móviles en la evolución adaptativa de *Drosophila melanogaster* (González *et al.* 2008). En este estudio, se analizaron varias poblaciones norteamericanas y una población africana donde se identificaron 13 inserciones de elementos móviles potencialmente adaptativas. Una de las inserciones identificadas en este trabajo era la de un elemento de la familia *pogo*, perteneciente al grupo de los transposones, que está insertado en la región no traducida del gen *CG11699* (Mateo *et al.* 2014). Este gen tiene dos señales de poliadenilación y por tanto da lugar a dos transcritos que se diferencian en la longitud de la región 3' no traducida (Figura 2). La inserción del elemento móvil, a tan solo siete nucleótidos de uno de los lugares de poliadenilación, hace que solo el transcrito más corto se exprese en las moscas que tienen esta inserción (Figura 2A). El análisis de la expresión del gen *CG11699*, en moscas con y sin la inserción del elemento móvil, mostró que las moscas con la inserción tienen unos niveles más altos de expresión del gen comparadas con las moscas sin la inserción. Además, las moscas con esta inserción tienen mayor capacidad de metabolizar xenobióticos comparadas con las moscas que no tienen la inserción. Esto

es muy probablemente debido a que la proteína codificada por el gen *CG11699* interacciona con la enzima aldehído deshidrogenasa 3 que está implicada en la metabolización de estos compuestos (Figura 2B). Los xenobióticos son compuestos químicos ajenos al organismo, naturales o artificiales, como los insecticidas y otros contaminantes ambientales, que si se acumulan pueden ser tóxicos. En este caso, los experimentos se hicieron con benzaldehído, un compuesto natural que se genera en la fruta en descomposición y que en cantidades elevadas resulta también tóxico. Finalmente, también se demostró que las moscas que tienen esta inserción también tienen mayor capacidad de supervivencia en ambientes con elevadas concentraciones de benzaldehído (Figura 2C). Además del benzaldehído, se realizaron también experimentos con carbofurano, un insecticida que ha sido utilizado durante décadas en el control de plagas en árboles frutales. De nuevo, se encontró que las moscas que tenían el elemento móvil sobrevivían más que las moscas que no lo tenían. Este es uno de los primeros trabajos, junto a los trabajos pioneros de otros investigadores como P.J. Daborn y colaboradores (Daborn *et al.* 2002) y Y.T. Aminetzach y colaboradores (Aminetzach *et al.* 2005), que relacionan la presencia de un elemento móvil con un cambio adaptativo en el ambiente en la especie *Drosophila melanogaster*.

“se encontró que las moscas que tenían el elemento móvil sobrevivían más que las moscas que no lo tenían”

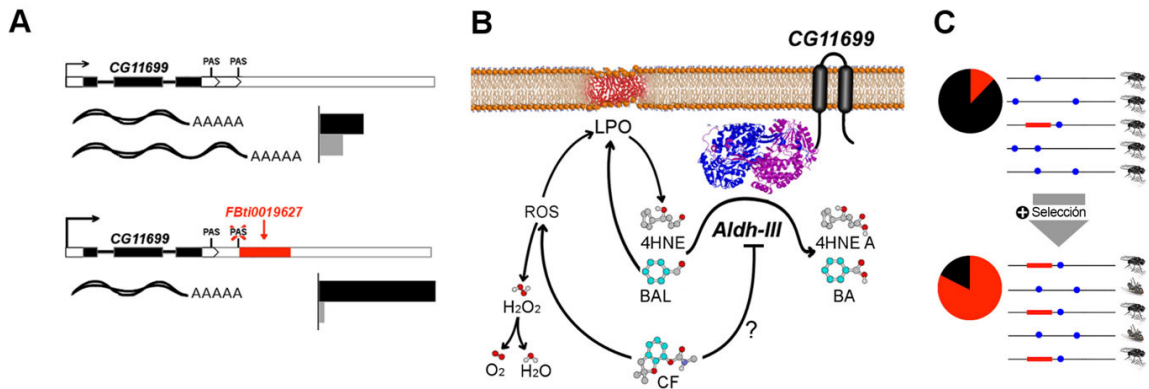


Figura 2. Una inserción de un elemento móvil confiere resistencia a xenobióticos en *Drosophila melanogaster*. A) El elemento móvil *FBti0019627* afecta a una de las señales de poliadenilación (PAS) del gen donde esta insertado y como consecuencia la expresión de los dos transcritos del gen cambia y la expresión total del gen es más elevada. B) La proteína codificada por el gen *CG11699* es una proteína transmembrana que interacciona físicamente con el enzima aldehído deshidrogenasa 3 (ALDH-III). El benzaldehído (BAL) es oxidado por la ALDH-III en ácido benzoico (BA). El carbofurano (CF) podría inhibir la ALDH-III o podría generar especies de oxígeno reactivas (ROS) que conducen a la peroxidación de lípidos (LPO) generando aldehídos como el 4HNE que son sustratos de la ALDH-III. C) El benzaldehído y el carbofurano son muy probablemente los agentes selectivos responsables del incremento de frecuencia en las poblaciones de la inserción *FBti0019627*. Los gráficos circulares muestran la frecuencia de moscas con el elemento (en rojo) y sin el elemento (en negro). La línea horizontal representa un haplotipo, el rectángulo rojo el elemento móvil, y los puntos azules otras mutaciones presentes en esos haplotipos. Figura adaptada de Mateo et al. (2014).

Un estudio posterior, que incluyó poblaciones naturales de 60 localidades geográficas de los cinco continentes, incrementó substancialmente el número de elementos móviles candidatos a ser adaptativos, pasando de 13 a 300 elementos (Rech et al. 2019). Este mayor número de

inserciones permitió también descubrir, por primera vez, cuáles eran los caracteres más relevantes para la adaptación mediada por elementos móviles en *Drosophila melanogaster*: la respuesta al estrés, el comportamiento y el desarrollo. La combinación de técnicas genómicas, y en

especial las técnicas de secuenciación de lecturas largas, junto a técnicas como la transcriptómica, que permite analizar la expresión de todos los genes de un genoma, y las técnicas de análisis de la cromatina, entre otras, permitirán en un futuro cercano un análisis detallado del papel funcional de los elementos móviles en el genoma. La aplicación de estas técnicas

a poblaciones adaptadas a las diferentes regiones climáticas de nuestro planeta nos proporcionará un conocimiento detallado de la base genómica de la adaptación. Para alcanzar este objetivo es indispensable la colaboración no solo entre científicos sino también entre científicos y ciudadanos, como avala nuestro proyecto *Melanogaster: Catch The Fly!*

Referencias

- Aminetzach, Y.T., Macpherson, J.M., Petrov, D.A. 2005. Pesticide resistance via transposition-mediated adaptive gene truncation in *Drosophila*. *Science* 309: 764-767.
- Bourque, G., Bursn, K.H., Gehring, M., Corbunova, V., Seluanov, A., Hammell, M., Imbeault, M., Izsvák, S., Levin, H.L., Macfarlan, T.S., Mager, D.L., Fechtotte, C. 2018. Ten things you should know about transposable elements. *Genome Biology* 19: 199.
- Chuong, E.B., Elde, N.C., Feschotte, C. 2016. Regulatory evolution of innate immunity through co-option of endogenous retroviruses. *Science* 351: 1083-1087.
- Daborn, P.J., Yen, J.L., Bogwitz, M.R., Le Goff, G., Feil, E., et al. 2002. A single P459 allele associated with insecticide resistance in *Drosophila*. *Science* 297: 2253-2256.
- Fan, S., Hansen, M.E.B., Lo, Y., y Tishkoff, S.A. 2006. Going global by adapting local: A review of recent human adaptation. *Science* 354: 54-59.
- González, J., Lenkov, K., Lipatov, M., Macpherson, J.M., Petrov, D.A. 2008. High rate of recent transposable element-induced adaptation in *Drosophila melanogaster*. *PLoS Biol* 6: e251.
- Guio L., González J. 2019. New Insights on the Evolution of Genome Content: Population Dynamics of Transposable Elements in Flies and Humans. In: Anisimova M. (eds) *Evolutionary Genomics. Methods in Molecular Biology*, vol 1910. Humana, New York, NY.
- Kapun, M., Barron, M.G., Staubach, F., Vieira, J., Obbard, D., et al. 2020. Genomic analysis of European *Drosophila* populations reveals major longitudinal structure, continent-wide selection, and unknown DNA viruses. *Mol Biol Evol* 37: 2661-2678.
- Mateo, L., Ullastres, A., Gonzalez, J. 2014. A transposable element insertion confers xenobiotic resistance in *Drosophila*. *PLoS Gen* 10: e1004560.

Mojica, F.J.M., Almendros, C. 2017. El descubrimiento del sistema CRISPR-Cas. *Investigación y Ciencia*. Prensa Científica, Barcelona. <https://www.investigacionyciencia.es/files/28861.pdf>.

Rech, G.E., Bogaerts-Márquez, M., Barrón, M.G., Merenciano, M., Villanueva-Cañas, J.L. et al. 2019. Stress response, behavior, and development are shaped by transposable element-induced mutations in *Drosophila*. *PLoS Gen* 15: e1007900.

An interview with Tobias Uller

Pau Carazo, Assistant Professor at the Cavanilles Institute of Biodiversity and Evolutionary Biology. pau.carazo@uv.es

Dr. Tobias Uller is professor of Evolutionary Biology at the University of Lund (Sweden). He obtained his PhD at the University of Gothenburg, followed by post docs at the Universities of Wollongong (Australia), Arizona (USA) and Oxford (UK). In 2013 he moved to Lund as a Wallenberg Academy Fellow. Despite his young age, Prof. Uller has made important contributions in several fields of evolutionary biology, such as in the study of maternal effects, the causes and consequences of hybridization, or the study of phenotypic plasticity and its role in evolution. Over the past few years, he has also been an active player in the EES (Extended Evolutionary Synthesis) debate. Prof. Uller's current research mostly explores the interface of development, ecology and evolution, and includes a profound interest in the philoso-

phy of science. With the occasion of his recent launch of a book on precisely this issue (Kampourakis & Uller. 2020. *Philosophy of Science for Biologists*. Cambridge University Press), I had the opportunity to interview him for eVOLUCIÓN. As transpires from our conversation, Prof. Uller is a clear example of an evolutionary biologist that seeks out complex conceptual issues and relishes scientific enquiry from a multifaceted approach.

Q- What scientific influences have shaped your career?

I started out as a very classic evolutionary ecologist, I suppose, testing things like sexual selection theory, plasticity theory, local adaptation etc. Pretty early on I was interested in plasticity, and my PhD was

on maternal effects, which at that time was a concept about which it was not entirely clear how to think about. I liked that, because it meant that there was more conceptual unresolved work to be done beyond applying well defined theory onto a specific problem. The timing of Mary Jane's book [West-Eberhardt 2003, *Developmental plasticity and evolution*, Oxford University Press]. Developmental plasticity and evolution] was good because it arrived when I was two years into my PhD, and that was very influential. My supervisor too, Mats Olsson, and Alex Badyaev, my thesis opponent and host for my short Fulbright fellowship, were important for me to understand the literature on maternal effects and phenotypic plasticity. Since then, I've been exploring things that I've found interesting. Today we do a lot more genomics-oriented work and, actually, phylogeography and phylogenomics, which I used to find boring as a PhD student. I now find it extremely interesting to explore the evolutionary history of my lizards [wall lizards; *Podarcis muralis*] and this is very important for my other main line of research on the origin of novel traits, and the genetic and developmental basis for adaptive change.

Q- Your career certainly showcases a variety of scientific approaches to evolutionary questions, including experimental, field-based, mathematical and even philosophical, why do you think this is?



Tobias Uller

Well, one reason is I already did quite a lot of diverse things at the beginning of my career working with lizards, where combining field and lab experimental stuff is quite natural. But generally speaking I would say I get bored quite easily, so it's not very often that I would stay and dig deeper for more and more detail once I have understood how something works overall. I am generally drawn to fields where it is not exactly clear how to think about the phenomena, or how to

approach them, and typically there are multiple ways to do this. So, when I feel I understand a phenomenon sufficiently, I tend to get a little bit bored and look for something I don't understand at all. In fact, I find myself often invited to meetings where I'm the person who doesn't really work in the field and doesn't really know what's going on, and that is really interesting. I am grateful that biologist in other fields and philosophers of science find it useful to have me around. Typically, you learn more by working with people who do things you don't really know much about than from people who do exactly the same thing as you.

Q- Like I mentioned, you seem to have a keen interest in the philosophy of science. Why is this? Do you think philosophy has yet a lot to offer to evolutionary biology?

Yes, I've always been interested in philosophy, I studied philosophy in parallel to my biology degree for a couple of years. People often ask me if I think there should be more teaching on the philosophy of science and I typically answer yes, but not necessarily as philosophy of science as such, but as it applies to subjects students are interested in. For me, the philosophical questions I am interested in, such as scientific explanations, arise because I want to understand how

evolution works. One of the things that I am increasingly convinced of is that the complexity of biological phenomena has more influence over our scientific explanations than we may realize. When we apply theories, we have already made representations, or idealizations, designed to identify particular causes. This means we are screening off other actual causes of the phenomena we are interested in – and this distortion of reality influences what counts as explanatory causes. For evolution, there are always multiple causes that explain why something happened the way it did, or how it happened. That means we have to take a much more pluralistic view on explanation. We cannot be focused on one particular way of doing things, we cannot just have a hammer and treat everything as a nail. Forgetting that theories are designed to pick out particular causal patterns can lead to certain controversies in evolutionary biology about what is a good explanation and what is explanatory relevant. Is natural selection the only explanation for adaptation? Well, it depends on how you idealise the world, on whether or not you primarily are interested in differences in fitness as the cause of adaptation. You could also be interested in how the developmental basis of traits contributes to adaptation. If so, you could perfectly say that certain features of development can facilitate rather than constrain adaptation.

Q- One of the main questions in the philosophy of biology has been to ask whether there are fundamental laws in biology. What distinguishes biology as a science, is biology just physics?

I think that when you look into a cell or an ecosystem what strikes me is how incredibly complex it is. In a cell there is an insane number of things going on, and it goes on in an organized way. If you think about evolution, it also plays out over time. It is impossible for us to fully grasp that kind of thing. What we are trying to do when we explain something is to pick out particular causal patterns in all that causal complexity. Processes or interactions that are truly contributing to the regularities we see. For example, when we see adaptation all over the place there should be some recurrent feature that plays out in essentially all organisms, in all populations, at all times. Otherwise, we wouldn't see adaptation across the board. What could that then be? To answer this, we try to find a way of thinking about the evolutionary process that can make it possible to pick out a causal pattern, and then try to see to what extent it is important. The fundamental process that we are thinking about, evolution by natural selection, requires that variants keep appearing, there has to be differences in the persistence of variants - differences in fitness - and they have to be heritable. When you recognise

that abstract way of thinking about evolution you can now ask, what is the contribution of differences in fitness to the phenomena I am interested in?

To address this question, we want to eliminate other causal patterns, because we are interested in understanding how differences in fitness between individuals contribute to adaptation. Therefore, we might use an idealisation of evolution akin to the classic population genetics idealisation, or what we may refer to as the genetic representation of evolution by natural selection. The important thing is actually not that it is genetic, but that it treats the fundamental components of evolution by natural selection - variation, differential fitness and inheritance - as if they were causally autonomous. So, when I am now explaining the persistent directional evolution of a trait, the only thing that does the explanatory job is fitness differences. But the reason for this is not a fundamental feature of the causal fabric of the world, it is not the case that fitness differences necessarily provide all the directionality in evolution. It is the idealisation of evolution that makes fitness differences explanatory, while the mechanisms that generate variation only count as constraints. A focus on fitness differences has taught us very much, like the conditions that allow the maintenance of polymorphisms, for example, or whether or not

populations will evolve local adaptation. But we could of course instead be interested in understanding how the developmental basis of evolution contributes to adaptive change. In that case we could make a different idealisation that focuses on the developmental phenomena, the mechanistic basis for adaptive change in terms of genotype-phenotype maps for example, and then we would screen off natural selection.

To return to your question about fundamental laws; living things are fundamentally different from non-living things and they probably share properties that are fundamental to life, perhaps even to the extent that you might want to call them laws. But the causal complexity of the world means that we are always using representations of the world that are idealised, that are actually false. So, to me it is perhaps not that important to seek a grand unifying theory. Some biologists, and of course many physicists, appear to want there to be a single fundamental theory but I think that is unlikely. I am a very strong scientific pluralist. I think the world is just too messy for us to be able to find this single way of representing it that will be applicable to all the different situations. Picking out the different causal patterns of the world will require different ways of thinking about the world, and that implies a different set of theo-

ries. I am not a person who looks for that grand unifying theory.

Q- One of your main areas of research is trying to understand the causative role of phenotypic plasticity and development at large in evolution. Mary West-Eberhard (2003) wrote “The causal chain of adaptive evolution begins with development...From these causal relations, it is clear that development, not selection, is the first-order cause of design.” But, the first replicators may well have preceded development and from there on selection of genes and development seem to be causally entangled, is this not an egg-chicken type of question?

It's a great quote in the sense that, if you want to understand why lineages evolved in a particular way - why they “found” a particular adaptation instead of another - you have to remember that there are always a very large number of possible solutions to an environmental problem. Part of understanding evolution is thus to understand where adaptive variation comes from and, if you think about development as the mechanisms by which phenotypes arise, then that is in many ways a logical starting point. This being said, there is not really an actual starting point. You can start wherever you want, it just depends on what you are interest-

ed in. If you are interested in the extent to which biases in the generation of phenotypic variation make some things more likely to evolve than others, then you start with development. If you are primarily interested in understanding how fitness differences between defined types, such as hawks and doves [in the game theory sense] or a normal distribution of a given trait, contribute to evolution you define your variants and start with selection. If you are interested in evolvability, then it is probably better to start with development, conceptualize it as some form of mapping genotypes to phenotypes for example, see what random genetic change can do, and then try to understand how the underlying developmental interactions and phenotypes evolve. A lot of the research on evolvability really illustrates how intertwined the variational properties of organisms are with the fitness differences between phenotypes. Natural selection can change variational properties, and variational properties determine what can be selected. To conclude, I think Mary-Jane's quote is an effective statement to get that message across but it is open for anyone to decide where they want to start in the causal chain because it depends on what they are interested in. What is problematic is to adhere to a particular way of thinking about a phenomenon that makes you think that there is only one place to start.

Q- What do you think is the current evidence that phenotypic plasticity can “lead” evolutionary change, and do you think it is growing?

This is a very interesting field because people think about it in many different ways. Some essentially adopt an approach that is entirely compatible with the standard representation of evolution by natural selection, where you think about plasticity as a reaction norm that is a property of genotypes and then ask the extent to which there is additive genetic variation, and so on. Another line of research, exemplified by the evolutionary development biology community, is trying to understand this phenomenon not by reducing plasticity to properties of genotypes. This can be very difficult to communicate. But if you are actually interested in how variational properties influence the direction of adaptive evolution, then it does seem to me that there will be reasons that plastic responses can be said to take the lead. When the environment changes, phenotypes respond, and that modifies the phenotype distributions that selection can act upon. If those phenotypes are bad, selection may drive phenotypes back to what they were and you would not see that plasticity ever did anything. However, if plastic responses to environmental change are reasonably good, selection is no longer going to push them back but

perhaps direct evolution further along that path, making plastic responses provide directionality to the evolutionary trajectory. It is in that sense that we can say plasticity takes the lead in adaptive evolution. The distribution of phenotypes that development can generate is always going to be biased in some respect. There is nothing controversial in that. The question is: when will these biases direct evolutionary change? My prediction is that, if plastic responses to a persistent environmental change are dramatic, it will look like plasticity took the lead because selection can only modify those phenotypes so much. But if plasticity is minor relative to heritable standing variation then the shift in the phenotype distribution is likely to be transient and plastic responses will not align well with adaptive evolutionary change. Importantly, to study this we need to focus on multivariate phenotypic measures because studying a single trait, which can only vary in one dimension, is not going to be very informative.

Q- Under a “transformative” view, the role of phenotypic plasticity as a leader in evolution underscores it as a creative source of variation directed by the limited number of ways in which biotic/abiotic factors covary, by developmental restrictions and by past selection. Given this, and the fact that most organisms share an incredible amount

of DNA and developmental pathways with related species, to what degree can we talk of lineages as being exposed to novel environments?

Of course, if an environmental change is entirely different to everything else that happened during the existence of life then everything is likely to just die. But I think what you are getting at is that responses to an environmental change are evolved responses, in the sense that they are defined by what organisms are like. Some responses will have been directly selected for, meaning that past environmental fluctuation has very effectively shaped the way in which organisms respond, what we call adaptive plasticity. In these cases you might be more likely to continue to evolve along those particular dimensions of the phenotype. If, for example, organisms encounter a saline environment and have a way of coping with salinity that modifies certain traits, even if there are multiple other ways to cope with salinity, Mary-Jane’s [Eberhard] work predicts that organisms will continue to evolve by modifying the plastic suite of traits they have, rather than coming up with new solutions. I think we do not really know yet if that is the case because we have not really studied such phenomena enough from this perspective. Now, you may want to say that this is not very interesting because if there are directional long-term effects of

a plastic response it is because those responses are adaptive and therefore natural selection is the really interesting cause here anyway. To that I would respond like I did before - that natural selection only appears to be the 'right' explanation if you adhere to an idealisation that make fitness differences do all the explanatory job.

It is very important to remember that when we are asking why an adaptation has evolved we can mean different things: why it changed from the ancestral state or why this particular trait evolved rather than another trait, for example. As a case in point, we may ask why water fleas (*Daphnia*) have adapted to high UV exposure by evolving increased pigmentation. If you are an evolutionary ecologist you may be mostly interested in the fitness consequences of the transparent versus pigmented phenotypes under UV exposure, and look for fitness differences that can explain why they are found in different environments. But someone else may actually ask why water fleas became pigmented rather than change their behaviour or evolve upregulated reactive oxygen systems or something else that would protect them from UV. It might be that one alternative is superior due to fitness cost/benefit differences, but it could also be that evolving melanisation is very easy, perhaps in part because it is plastic, and that the other solutions are a lot harder to 'find'. There is

of course an evolutionary explanation for why some variants readily are produced by development and others are rare but, as we talked about before, this does not rule out developmental biases as being explanatory for adaptive change.

Q- In some of your most recent work you have shown that plastic responses to novel environments can be biased towards phenotype dimensions with high additive genetic variation. This is an exciting finding. Why might we expect such an alignment?

The simple answer to that is that both genetic and environmental variation is channelled through the process of development, which has a certain 'structure'. You can think about it as a regulatory network of genes and environments that play out within the cell – the effects of perturbing any one component is channelled through the same system, so the effects of genetic and environmental perturbations will tend to be aligned. Modelling done by, for example, Miguel Brun-Usan and Richard Watson shows that you do not need to have highly evolved adaptive networks, but this alignment between the phenotypic consequences of genetic and environmental perturbation can get stronger if you select for plasticity. This is interesting because it helps to understand certain aspects about evolvability and the extent

to which plastic responses will shape the genotype-phenotype map. This, in turn, may have further consequences for adaptive evolution than if adaptive plasticity just changed the phenotype distribution without also affecting the genotype-phenotype map.

Q- During the last decade or so you have been a strong proponent of the EES. Why do we need a formal extension of the evolutionary synthesis?

The EES means different things to different people, so I am going to try to answer your question by explaining what we tried to do in our 2015 Darwin review paper [Laland et al. 2015. The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions. *Proceedings of the Royal Society B*, 282, 20151019]. The background to this paper is that we felt there were people from at least four different streams of research who claimed that you need fundamental revisions to evolutionary theory. These include certain parts of evolutionary development biology, work on non-genetic inheritance, the work on developmental plasticity that we have talked about, and work on niche construction. Researchers working on these topics did not just claim that these topics were neglected. They claimed that, to understand the role that such phenomena play in evolution, we have to make

some revision to how we think about evolutionary processes, perhaps in term of the idealizations that I talked about before. Our goal with this paper was to say, well, if they all make that claim, then maybe there is something that they truly share, a shared representation of biological systems that connects these lines of research, even if they may seem to be quite different. What we suggest in this paper is that what they have in common is a constructive view of how organisms develop. In addition to this, they see evolution as this complex causal intertwine of fitness, variation, and inheritance that I mentioned earlier. For example, if you change how variants are produced then this changes the conditions for evolution and so on, which means that natural selection is not really doing all the explanatory job when we try to account for adaptive change. I think that this diagnosis of shared views still holds, or at least no one has said anything that has made me think that it is wrong. I also think that many of the researchers whose work we covered probably agree, although there are of course many nuances here. The question is then, do those researchers or communities share a particular representation of evolution as well? The answer to this is still unknown, but my suspicion is that the causal complexity of the world means that the search for a single unified way of representing evolution that will make everyone

happy is likely to fail. We should probably embrace pluralism instead.

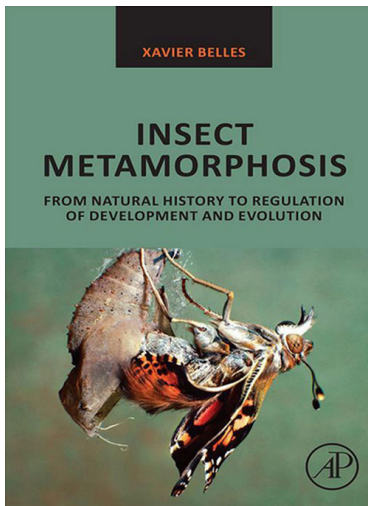
Q- Can you name a few of the main gaps in the field of evolutionary biology?

Evolvability, in the sense of understanding the evolutionary causes and consequences of the capacity to generate adaptive phenotypic variation from more or less stochastic genetic change. I think this is one of the main unresolved issues. I also think that we still do not really understand the changes in complexity during major transitions in evolution. We understand some aspects of it very well, in particular the fitness benefits of cooperation and the importance of genetic similarity. But I think there is a lot of very interesting work to be done from the more mechanistic side of things, such as

looking at internalisation of control during major transitions, for example. These are two broad issues in evolution I am currently thinking about when I have the chance. I also think that we have probably not done very well understanding the interplay between ecosystem biology and evolutionary biology, although this is something that is much further away from my own work. I feel that to some extent there are evolutionary answers to the question of how ecosystems assemble that are probably still not fully explored. Or maybe the answers are there, but just too complicated for me.

Q- What single piece of advice would you give a young scientist pursuing a career in evolutionary biology?

Do what you find interesting.



Reseña del libro: Insect Metamorphosis: From Natural History to Regulation of Development and Evolution Por Xavier Bellés

*Fernando Casares, Centro Andaluz de Biología del Desarrollo (CABD), CSIC-UPO-JA, Sevilla.
fcasfer@upo.es*

La metamorfosis dio a los insectos una nueva vida. Y, a diferencia de la de Gregorio, el personaje de Kafka, esa nueva vida les llevó a ser uno de los grupos más exitosos entre los animales. La metamorfosis está asociada al modo de crecimiento que los insectos comparten con otros artrópodos. La cutícula que constituye su exoesqueleto es a la vez una armadura, que da rigidez al cuerpo del animal y lo protege, y un corsé del que se tiene que desembarazar para crecer. Tras la eclosión, el desarrollo y crecimiento postembrionario de un insecto requiere de mudas sucesivas del exoesqueleto. A cada muda, el individuo crece y tiene la oportunidad de cambiar. No obstante, los primeros insectos llegaban a la forma sexualmente reproductora sin que hubiera grandes

cambios morfológicos desde la primera larva que emerge del huevo. Y esta forma reproductora seguía mudando. Este tipo de ciclo vital se denomina “ametábolo” -o “sin cambio”- y caracteriza todavía los insectos apterigotas (sin alas). Sin embargo, durante la todavía temprana historia evolutiva de los insectos, hacia la mitad del Devónico, la metamorfosis apareció como una innovación biológica en la que el adulto, sexualmente maduro, emergía como forma terminal reproductora tras una última muda. En algunos grupos este cambio es gradual y no muy marcado: estos son los hemimetábolos. Pero en algunos otros grupos, la forma de los estados juveniles es radicalmente distinta de la de los adultos, a los que dan lugar a través de un estadio especializado, la “pupa”: son

los holometábolos. La “invención” de la metamorfosis está asociada a otra innovación radical en los insectos: el desarrollo del ala y la capacidad de volar del adulto, que les permitió multiplicar los nichos ecológicos que podían explotar. Este proceso de metamorfosis -su origen, evolución, desarrollo, regulación y relevancia funcional- es el tema del libro de Xavier Bellés (2020).

Pero éste es mucho más que un libro sobre metamorfosis. El libro está lleno de contexto, utilizando la metamorfosis casi como hilo conductor para analizar el origen y la evolución de los insectos, sus modos de desarrollo, sus innovaciones evolutivas (asociadas en gran parte a la metamorfosis) y su relación con los diferentes ecosistemas que pueblan. Quizá Xavier Bellés sea el científico que mejor podría escribir este libro: en él se aúnan una carrera de investigación fructífera sobre los mecanismos moleculares que controlan la metamorfosis en insectos y su evolución con un conocimiento enciclopédico de la historia natural de este grupo, todo ello aderezado por un deleite casi artístico por el tema.

Insect Metamorphosis comienza con una revisión sobre el interés que la metamorfosis ha despertado a lo largo de la historia y de los intentos científicos de describirla y explicarla. En este capítulo

lo se hace referencia a las contribuciones fundamentales en occidente, desde Aristóteles hasta el comienzo del siglo XX, incluyendo las investigaciones de Jan Swammerdam, quien describió con detalle los distintos tipos de metamorfosis, o los trabajos de Marian Sibylla Merian que ilustró los ciclos de vida de los insectos en su contexto ecológico. A esta revisión histórica de ideas, hipótesis e investigaciones, sigue un capítulo que centra el tema con el origen de los hexápodos y el de la aparición de la metamorfosis, asociada a la “invención” de las alas y el vuelo. Éste es un problema antiguo y aún no totalmente esclarecido, sobre el que Bellés hace una concisa, pero completa revisión. Este tema vuelve a aparecer más adelante en el libro. El origen del vuelo en insectos es un problema que va más allá del desarrollo del ala, dado que tienen que resolver cómo co-evolucionaron otros sistemas orgánicos que son necesarios para el vuelo, incluyendo adaptaciones del sistema muscular, de la fisiología energética, del procesamiento visual, o de los sistemas propioceptores, un problema vasto que todavía está por explorar en su totalidad.

El libro, antes de la inmersión en los mecanismos que controlan la metamorfosis, hace un exhaustivo resumen de la biología de los grupos de insectos que pre-

sentan uno de los sus tres ciclos de vida característicos (ametábolo, hemimetábolo y holometábolo). También pasa revista detallada a todos los grupos de insectos e incluye “variantes” de estos ciclos de vida para incluir grupos con hipermetamorfosis (insectos con fases larvianas de muy diferente morfología) o ciclos de vida “comprimidos” característicos de algunos escarabajos cavernícolas (que Bellés conoce de primera mano como experto en entomología espeleológica).

La regulación de la fisiología de los ciclos de vida de los insectos y el papel de las hormonas en su regulación son tratados a continuación. En este capítulo, Bellés ofrece una descripción completa no solo del sistema neuroendocrino -los centros de producción de distintas hormonas y sus efectos sobre el control del ritmo de mudas, entrada en la metamorfosis y ecdisis (el proceso por el cual el adulto se deshace de la exuvia, la cutícula vacía que queda tras la muda)-, sino que presenta la visión actual de los mecanismos de regulación del crecimiento proporcionado de los órganos del individuo y que pasan por un eje que incluye a hormonas de la familia de la insulina. Quizá para futuras ediciones, el autor podría diseñar un esquema en el que se integrasen los pasos de regulación en este complejo sistema con los sitios de producción y efecto de sus múltiples hormonas y neuropéptidos.

Toda la fisiología de la metamorfosis es, a continuación, desgranada a nivel de mecanismos moleculares y su impacto sobre la expresión génica en los capítulos 7 y 8. Estos capítulos son extraordinariamente completos, y Bellés no tiene problema en llevar nuevamente al lector a otra dimensión más en su análisis. Por ejemplo, como parte de la respuesta a las diferentes señales hormonales que controlan la progresión a través del ciclo de vida en los insectos, el libro hace una introducción rigurosa de los mecanismos de modificación no genética del genoma (e.g. metilación del ADN, modificaciones covalentes de las histonas) para después ponerlos en el contexto de la regulación de esa progresión. Nuevamente, estos capítulos sirven, como antes lo hicieron los anteriores con otros aspectos de la biología de insectos, como introducción a aspectos generales de la regulación de la expresión génica.

Estos capítulos incluyen la revisión de un modelo de regulación desarrollado por el propio Bellés y sus colaboradores (“MEKRE93 pathway”, por un eje de regulación que incluye los factores de transcripción Met, Kruppel-h1 y E93 y sobre el que convergen dos hormonas clave en el control de la progresión del ciclo de vida, la hormona juvenil (JH) y la ecdisona) y que es el esqueleto de la red de regulación de la metamorfosis derivada del estudio de algunos insectos modelo. El libro viaja

después por la implementación específica de la vía MEKRE93 durante el desarrollo post-embrionario en insectos ametábolos, hemimetábolos y holometábolos. Como en otros casos, las “excepciones” ayudan a “entender mejor” la regla, y los estudios en el strepsíptero *Xenus vesparum* muestran cómo la ausencia de un pico de expresión de E93 -que normalmente se asocia a la metamorfosis- específicamente en hembras justificarían el aspecto larviforme (i.e. neoténico) de éstas. El origen del mecanismo de control de entrada en la última muda (la muda “metamórfica”) parece ser único en insectos y haber requerido la reutilización de maquinaria génica presente ya en insectos ametábolos. Por tanto, la evolución de la metamorfosis no requirió de la invención de nuevos genes, sino, muy probablemente, del “recableado” de redes de regulación existentes. De los componentes cuya reutilización parece haber sido clave destacan E93 y los genes Broad Complex (BR-C). La investigación de cómo evolucionó el “recableado” de estos genes dentro de la red de regulación que controla esta última muda podría ser clave para comprender la “invención” de la metamorfosis.

El libro termina con una discusión sobre los mecanismos que pudieron dar lugar a la holometabolía a partir de un ciclo hemimetábolo: es decir, un ciclo en el que las larvas “esconden” sus alas en de-

sarrollo, con morfología a veces muy distinta de la del adulto y al que dan lugar a través de una fase especial, la “pupa”, en la que las estructuras del adulto o “imago”, que se han ido desarrollando dentro de la larva, se ensamblan para generar al adulto. Este capítulo es extraordinariamente interesante porque, a día de hoy, no está concluido. Dos teorías compiten: por un lado, una en la que la larva de los insectos holometábolos representaría un estadio embrionario “congelado”, que se descongelaría y atravesaría el equivalente de las fases ninfales de los insectos hemimetábolos de forma condensada y reclusa en la pupa. Por otro, la teoría que considera las ninfas de los hemimetábolos y las fases larvianas de los holometábolos como homólogas -solo que las larvas habrían divergido morfológicamente más del adulto- y con la pupa representando una última fase ninfal, aunque ciertamente modificada. La solución a este dilema podría pasar por resolver la evolución de los factores de transcripción Broad Complex, cuya función podría haber cambiado de forma crítica posibilitando la transición del ciclo hemi- al holometábolo -el ciclo de vida del gusano de la seda y que a muchos de nosotros nos inició en la “biología experimental”.

La escritura es clara y directa. Y en casos en los que la literatura es confusa (por ejemplo, en la clasificación de

los distintos tipos de ciclos de vida, que en algunos momentos de la historia de la entomología se hacen muy barrocos), Bellés hace un esfuerzo didáctico de explicar las complicaciones y de aclarar la terminología, adoptando el sistema más práctico y fundamentado. La bibliografía está totalmente actualizada. El texto tiene un buen apoyo gráfico: el libro contiene un buen número de ilustraciones, que incluyen descripciones anatómicas de (partes) insectos, sus estadios embrionarios, esquemas y datos experimentales, y que ayudan al lector a seguir los diferentes capítulos.

El “telson”¹ de este libro es un epílogo con el que Bellés deja formuladas una serie de preguntas abiertas, casi una lista de temas de tesis doctorales formuladas de forma clara y precisa. Y cierra con una frase de modestia característica de Bellés: “Con un poco de suerte, podemos esperar que este libro se quedará anticuado pronto”. Probablemente no. Incluso si se encontrase la solución pronta a esas preguntas y a otras que sin duda aparecerán en el futuro, el libro de Xavier Bellés es tan completo y tan multidimensional, que es ya y será por muchos años un volumen esencial para todos aquellos interesados en obtener una visión completa de la evo-

lución, desarrollo y función de los insectos a través de la investigación de la evolución de sus ciclos de vida y, en particular, de la metamorfosis.

Xavier Bellés. 2020. *Insect Metamorphosis. From Natural History to Regulation of Development and Evolution*. Academic Press. ISBN: 978-0-12-813020-9



Xavier Bellés, en una visita a China en 2018, contemplando un modelo del ciclo de vida del gusano de la seda, *Bombyx mori*.

1 La región terminal del cuerpo de los artrópodos, que “cierra” el cuerpo.

En recuerdo de...

José Luis Gómez Skarmeta (1966-2020)

Ignacio Maeso¹, Fernando Casares¹, Renata Freitas^{2,3,4}, Manuel Irimia^{5,6,7}, y Juan J. Tena¹

El pasado 16 de Septiembre, la prematura muerte de José Luis Gómez Skarmeta conmocionó duramente a la comunidad científica. La inmensa pasión y espíritu colaborativo de José Luis no sólo dejaron un gran legado científico, sino también grandes amistades que no conocieron fronteras, forjadas a lo largo de una vida que en

sus primeros años fue casi nómada, desde su Chile natal, pasando por Puerto Rico, España y Colombia, hasta establecerse finalmente en Sevilla. Fue allí donde desarrolló la mayor parte de su carrera, impulsando desde su fundación el desarrollo de un centro de investigación al que se dedicó en cuerpo y alma, el Centro Andaluz de Biología del Desarrollo.

1 Centro Andaluz de Biología del Desarrollo, Universidad Pablo de Olavide, Sevilla, España.

2 IBMC - Instituto de Biología Celular e Molecular, Porto, Portugal.

3 I3S - Instituto de Investigação e Inovação em Saúde, Porto, Portugal.

4 Universidade do Porto, Porto, Portugal.

5 Centre for Genomic Regulation (CRG), Barcelona Institute of Science and Technology, Barcelona, España.

6 Universitat Pompeu Fabra (UPF), Barcelona, España.

7 ICREA, Barcelona, España.

Mucho se ha escrito y se continuará escribiendo en recuerdo de su vida y de su ciencia, pero hoy queremos destacar una de las mayores pasiones de José Luis, la evolución. Aunque José Luis se formó en Química y empezó su carrera científica estudiando la regulación génica durante el desarrollo embrionario, era sin duda un biólogo evolutivo nato. Su interés por la evolución de la gran diversidad de formas

animales y cómo esta evolución se reflejaba en el genoma regulador fue creciendo de manera imparable hasta convertirse en su mayor pasión. En las últimas décadas, José Luis llegó a ser uno de los científicos más importantes de la evo-devo y el impacto de sus trabajos en este campo, que en sus últimos años constituyó el eje primordial de sus proyectos y publicaciones, perdurará en las siguientes generaciones. Una frase suya resume bien por qué su trabajo ha sido siempre pionero en este campo: “Sin riesgo no hay diversión y además cuando te arriesgas en ciencia multiplicas la posibilidad de descubrir cosas interesantes”. Y aunque mantuvo esta actitud audaz en todo lo que hizo, sus trabajos evolutivos son el mejor ejemplo de cómo la extraordinaria personalidad de José Luis se plasmó en su gran originalidad como investigador.

Empezó su carrera trabajando con la mosca de la fruta en el laboratorio de Juan Modollel. Allí descubrió y caracterizó la regulación de dos de los genes del clúster iroquois (Iro) de *Drosophila*, *araucan* y *caupolican*. Esto le permitió entender la compleja interrelación entre la regulación de estos genes fundamentales para el desarrollo embrionario y el modo en que se organizaban sinténicamente en el genoma, observaciones que fueron fundamentales para el desarrollo de sus trabajos posteriores.

En los inicios de su carrera como investigador independiente junto a Elisa de la Calle Mustienes, su mujer y compañera científica a lo largo de toda su vida, asumió el riesgo de cambiar de sistema modelo y trabajar con vertebrados, las ranas *Xenopus*, para poder trabajar en especies más cercanas a humanos. Pero de este modo nació también su fructífera carrera como biólogo evolutivo, identificando y estudiando los ortólogos de los genes Iro en vertebrados, los genes *Irx*. La infinita curiosidad de José Luis por la diversidad de formas animales hizo que a esta primera comparación evolutiva le siguieran muchas otras. Primero, cuando poco después de establecerse en el CABD apostó por otro animal modelo, el pez cebrá, que pronto se convirtió en el pilar experimental de su laboratorio. La comparación de este organismo con *Xenopus* y otras especies, como pollo y ratón, le proporcionó una visión global de la evolución de la regulación génica del desarrollo de los vertebrados, y le permitió ser uno de los pioneros en el estudio del papel fundamental de la regulación distal y organización 3D del genoma en la evolución animal. Durante los siguientes años de su carrera fue sumando un cada vez mayor número de especies y grupos animales a estos estudios comparativos. Para ello no dudó en establecer colaboraciones con científicos de todos los rincones del planeta, colaboraciones que constituían el inicio de tantas

otras amistades. De nuevo, el riesgo jugó un papel fundamental en el éxito de estos trabajos. De manera rutinaria Elisa y los demás miembros del laboratorio ponían a punto las técnicas más vanguardistas de genómica funcional en contextos biológicos y especies animales en los que nunca se habían utilizado antes. En paralelo, inyectaban embriones de los modelos principales de laboratorio, peces y ranas, para estudiar la función y evolución de regiones reguladoras y genes del desarrollo de otras especies animales. Cualquiera que haya trabajado con especies modelo no tradicionales o realizado experimentos de expresión heteróloga¹ entre especies muy distantes evolutivamente entiende el gran reto que este tipo de experimentos puede suponer; el incansable entusiasmo, optimismo y generosidad de José Luis fueron determinantes para estos proyectos llegaran siquiera a plantearse.

Anfioxos, rayas, erizos y estrellas de mar, anémonas, peces cavernícolas, hemicordados, planarias, holozoos unicelulares... fuese como parte de los proyectos principales del laboratorio o de alguna de sus numerosas colaboraciones, José Luis fue progresivamente aumentando su particular zoológico de genómica funcional y evolución del desarrollo. Y he aquí el otro

aspecto clave de su talento: la diversión. Tras las numerosas preguntas evolutivas de las que se ocupó, desde la conservación de la regulación génica durante el desarrollo, el origen de la complejidad reguladora de los vertebrados, la organización tridimensional de los genes Hox o la evolución de las extremidades pares y la transición de aletas a patas en los tetrápodos, se hallaban incontables horas en las que José Luis se dedicó a lo que más le gustaba, disfrutar de la ciencia. Como un explorador de nuevos territorios, José Luis usaba el genome browser de UCSC para cartografiar el mapa regulador del genoma de las distintas especies, compartiendo la pasión de cada nuevo descubrimiento con cualquiera de sus numerosos amigos, con los que disfrutaba discutiendo en compañía de una cerveza Mahou.

Ese alegato a la ciencia básica que eran esa diversión y curiosidad como motores fundamentales de su talento y entusiasmo científico, fue quizás la clave de su genialidad y de la relevancia multidisciplinar de su trabajo. Las numerosas contribuciones que José Luis hizo al entendimiento de las bases genéticas de las enfermedades, desde la obesidad y la diabetes al cáncer, se debieron en gran medida a su perspectiva única desde la biología del desarrollo y la evolución, de su profundo conocimiento de la conservación de la regulación génica y la organización genómica de los genes

1 Sistema de expresión de genes externos insertados en bacterias para el estudio de su función.

implicados en el desarrollo embrionario de los vertebrados.

Pero el mayor legado que José Luis nos deja trasciende sus descubrimientos y sus trabajos. A lo largo de su vida, la increíble personalidad de José Luis, su pasión, su generosidad y su inagotable entusiasmo

marcaron profundamente y para siempre a los muchos científicos que tuvimos el privilegio de conocerle y crecer como personas y como científicos gracias a su amistad. De él aprendimos que es justamente eso lo más importante que se puede llegar a descubrir en ciencia: encontrar a los mejores amigos.



Foto 1: José Luis y Elisa durante una estancia en el Marine Biological Laboratory (MBL) en Woodshole. Sus estancias en el MBL desempeñaron un papel fundamental en la concepción de los últimos proyectos de su laboratorio, centrados en el estudio de la evolución a distintas escalas temporales de la regulación génica y el plan corporal de animales como los equinodermos, anfibios, rayas, peces cebrá y peces tetra cavernícolas.



Foto 2: José Luis Gómez-Skarmeta

Lanzamiento del Programa Mentores de la SESBE

Desde la SESBE, y con mucha ilusión, anunciamos el inicio de nuestro Programa Mentores. Con esta iniciativa esperamos crear espacios y oportunidades donde **investigadores sénior** ofrezcan voluntariamente su tiempo y experiencia para asesorar, orientar y discutir consultas e inquietudes de **jóvenes investigadores**. Este asesoramiento individualizado puede incluir, entre otras, consultas relacionadas con toma de decisiones sobre líneas de investigación, solicitudes de proyectos, networking, conciliación de vida personal y científica, y ayuda en la resolución de problemas y conflictos profesionales.

El Programa Mentores está **dirigido a investigadores posdoctorales miembros de la SESBE** que se encuentren en las primeras fases de su trayectoria académica, sea iniciando sus investigaciones posdoctorales, decidiendo un próximo paso profesional, o comenzando la formación de un grupo de investigación.

Todos los detalles del programa y la información sobre cómo participar están

disponibles en nuestra web (<http://sesbe.org/programa-de-mentores-de-la-sesbe/>). Allí incluimos también una lista con los primeros mentores voluntarios, a quienes desde ya agradecemos su generosidad y apoyo. Confiamos que el número de mentores continuará creciendo con la incorporación de nuevos investigadores sénior de la SESBE en el futuro inmediato. Los jóvenes investigadores interesados en beneficiarse de este programa podrán seleccionar un mentor o bien el coordinador del programa asignará el mentor más adecuado en cada caso y de acuerdo a la disponibilidad.

Las interacciones entre mentores y mentorizados pueden llevarse a cabo como lo establezcan ambas partes de mutuo acuerdo, ya sea a través de encuentros, reuniones virtuales o vía e-mail. Por otro lado, los congresos de la SESBE proporcionarán excelentes oportunidades para encuentros y reuniones de consulta y orientación entre los participantes del Programa Mentores.

Desde la Junta Directiva creemos que un buen mentor puede influir positivamente en la vida académica y profesional de una persona. Por eso ¡Os animamos a contribuir con esta idea y a participar activamente en este programa!

Barcelona acogerá el congreso internacional EVOKE 2021 del 22 al 24 de noviembre con el fin de acercar la teoría de la evolución a la sociedad

Conectar el mundo científico y académico con la ciudadanía para favorecer la socialización de la teoría evolutiva es el objetivo principal de la red internacional EvoKE, Evolution Everywhere. Con el fin de intercambiar experiencias y reunir profesionales de distintas disciplinas cada dos años celebra un congreso, que en esta ocasión se desarrollará del 22 al 24 de noviembre en el Espai Francesca Bonnemaison y el Centro de Cultura Contemporánea de Barcelona (CCCB), ambos en esta ciudad.

EvoKE 2021 será una gran oportunidad para interactuar e intercambiar experiencias y conocimientos sobre la socialización de la biología evolutiva con aportaciones de investigadores, educadores, comunicadores, periodistas y agentes culturales y

artísticos de distintos países y de disciplinas muy diversas. Así se pretende crear un entorno inclusivo e interdisciplinario.

Los asistentes podrán participar en actividades sobre diversos temas relacionados con la evolución y en distintos formatos: sesiones plenarias, charlas breves, mesas redondas y talleres prácticos. También habrá sesiones de trabajo sobre la investigación, la educación y la socialización de la evolución y su correcto entendimiento.

Los temas son: Interdisciplinariedad, especialización y exploración de nuevos campos; contribuciones de la ciencia básica y la biología evolutiva para abordar los viejos y nuevos desafíos prácticos de la sociedad; lidiar entre ideologías, intereses, creencias y la teoría evolutiva; retos y

oportunidades para acercar la evolución mediante la educación formal o informal, y su papel durante la COVID-19.

Como ponentes invitados se cuenta con la confirmación de **Oded Rechavi**, profesor del Departamento de Neurobiología de la Universidad de Tel Aviv, que contará cómo desafía nuestras suposiciones más básicas con respecto a los límites de la herencia y la evolución y compartirá sus estrategias para comunicar y dar visibilidad a su investigación a distintos públicos, y **Ute Harms**, profesora de Educación en Biología Evolutiva y Educación Científica Formal.

EvoKE 2021 incluirá actividades abiertas al público en general, como el Evolution Day. Además, quien quiera podrá contar



Figura. Logo de Congreso

sus iniciativas sobre la socialización de la teoría evolutiva mandando su propuesta a través de <https://evokeproject.org/>

También está abierto el plazo para enviar resúmenes para presentar trabajos, experiencias o realizar un taller, contemplando la posibilidad de que si por la Covid 19, no es posible el desplazamiento, pueda realizarse de manera virtual.

Más información en la web

<https://evokeproject.org/>

Comité Organizador EvoKE BCN Meeting 2021

evokebcn21@gmail.com

PRÓXIMO

Congreso de la Sociedad Española de Biología Evolutiva

SESBE VIII en VIGO

2-4 febrero de 2022

Parece que después de la tempestad llega la calma, o por lo menos las ganas de salir del refugio. Parece también que las diferentes sociedades científicas están empezando a organizar sus congresos para el año próximo. La nuestra no puede ser una excepción. La organización del VIII Congreso de la SESBE en Vigo está bastante avanzada; de hecho, ya disponéis de una página WEB para consultar los aspectos más básicos e importantes del mismo (ver Figura y link: <http://sesbeviii.webs.uvigo.es/>). En cuanto a las fechas, la primera que debéis tener en mente es el **1 de abril**, pues será cuando se abra el periodo de inscripciones y se empiecen a poder subir las propuestas de comunicaciones orales o en poster. Todavía falta casi un año para su realización y por lo tanto aún no conocemos todos los detalles del evento, pero eso sí, podemos garantizaros que el grupo de trabajo de Vigo está poniendo toda la carne en el asador para que el evento sea interesante desde una perspectiva científica, incluso desde una perspectiva temática y

divertido desde una perspectiva humana, pues ha sido muy duro todo lo que hemos y estamos pasando, y en mayor o menor medida tod@s deseamos vernos ya liberados de la dictadura del COVID-19 y poder relajarnos un poco.

Desde una perspectiva científica nos han confirmado ya su asistencia una serie de jóvenes (y no tan jóvenes) referentes de la ciencia evolutiva como Santiago F. Elena (CSIC-UV, Valencia, España), Elena Casacuberta (CSIC-UPF, Barcelona, España), Luisa Amo de Paz (MNCN, Madrid, España) y Sara Varela (Museum für Naturkunde, Berlin, Alemania). Además, en esta convocatoria haremos un esfuerzo por incluir a colegas estudiosos de la evolución de otros ámbitos afines y no tan afines, invitando por ejemplo al filósofo Antonio J. Diéguez (UMA, Málaga, España) a impartir una conferencia invitada, lo que sin duda redundará en una visión más integra y completa del proceso evolutivo. **iNo os despistéis y apuntaos cuanto antes!**



SESBE

Universidad de Vigo

Figura. Imagen de la WEB de SESBE VIII



WELCOME

WELCOME

Welcome

VIII Meeting of the Spanish Society for Evolutionary Biology (SESBE): Vigo, 2nd – 4th February 2022

The University of Vigo is pleased to organize the VIII Meeting of the Spanish Society for Evolutionary Biology (SESBE) that will take place in February 2022.

The 2022 SESBE Meeting will include a wide variety of topics of evolutionary biology including population genetics, molecular evolution, development, phylogenetics and phylogenomics, biodiversity and conservation, among others, in diverse species. In this edition we will make an effort to incorporate other evolutionary areas that have not been represented in previous editions, like philosophy, psychology, education, etc. The Meeting will include invited talks as well as contributed scientific communications (oral and poster).

For a wider diffusion, contributions must be in English or Spanish with the proposed format.

SESBE VIII conference

Welcome

Committees

Programme

Important dates

Abstracts

Registration

Location

About Vigo

Getting here

Contact

FOLLOW US ON TWITTER

sesbe_org

TRAVEL INFORMATION & QUESTIONS

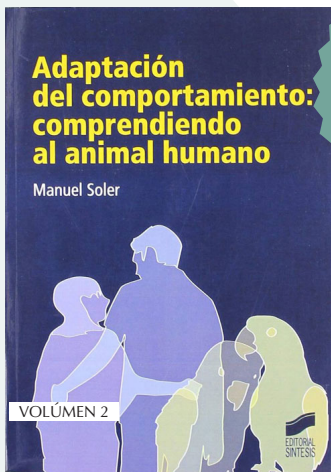
Nuria González
Technical Secretary
nlice@abramar.com

El Comité
Organizador
de SESBE VIII

sesbeviii@uvigo.es

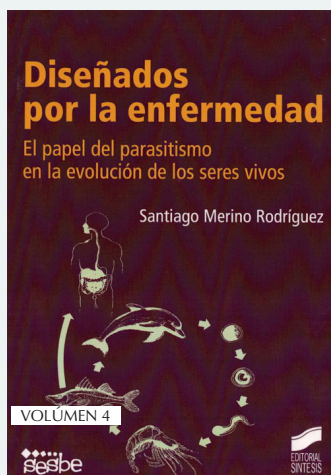
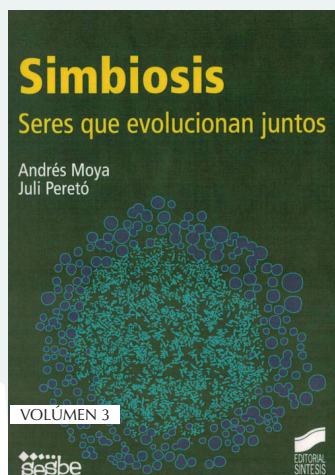
Libros de la colección SESBE

25% de descuento al comprar el lote de cinco títulos
Volúmenes del 1 al 5



Lote de 5 títulos
SOCIOS
49€*
Volúmenes
del 1 al 5

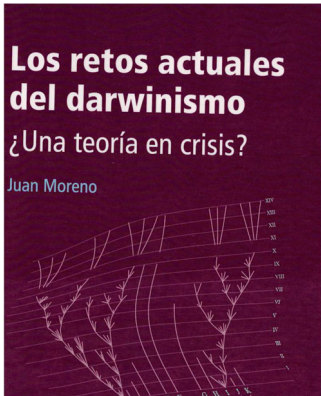
Lote de 5 títulos
82,50€**
Volúmenes
del 1 al 5



*Lote Socios: Volúmenes 1 al 5 (25% de descuento adicional) + gastos de envío = 55€
**Lote no socios: Volúmenes 1 al 5 (25% de descuento adicional) + gastos de envío = 88,50€
(Abonar en la cuenta de la SESBE al hacer la solicitud)

Comprar

Para hacer un pedido contacta con Borja Milá: b.mila@csic.es



Comprar

Volumen 1. En los últimos tiempos se ha propagado en los círculos científicos la idea de que la teoría de Darwin sobre evolución por selección natural ha perdido actualidad y vigencia, y de que existen paradigmas alternativos más adecuados. En Los retos actuales del Darwinismo ¿Una teoría en crisis?, Juan Moreno Klemming discute estos paradigmas y concluye que esta percepción no se basa en las últimas evidencias aportadas por la paleobiología, biología molecular y ecología resaltando la rabiosa actualidad del único mecanismo conocido que explica la adaptación de los seres vivos en nuestro planeta: el propuesto por Darwin hace 150 años. [Ver índice del libro.](#)

Los socios podrán disfrutar de **importantes descuentos** para la compra de los libros de la colección. [¡Hazte socio aquí!](#)

Volumen 1: **14 euros (40% de descuento) + gastos de envío= 20€** a abonar en la cuenta de la SESBE al hacer la solicitud



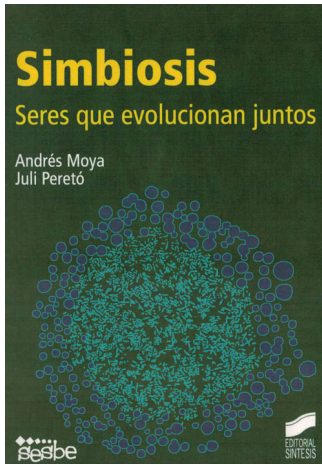
Comprar

Volumen 2. La aceptación por parte de los etólogos de que el comportamiento, al igual que cualquier otra característica de los seres vivos, es el resultado de la evolución por selección natural supuso la implantación de un enfoque evolutivo que dio lugar al nacimiento de la llamada ecología del comportamiento, que se convirtió en una de las ciencias más importantes e influyentes de la biología evolutiva. El enfoque evolutivo de la ecología del comportamiento también se ha trasladado al estudio de los seres humanos y ha aportado un aluvión de ideas que han supuesto, en muchos casos, soluciones que han iluminado el panorama intelectual. En “**Adaptación del comportamiento: comprendiendo al animal humano**”, segundo libro de la colección promocionada por SESBE, **Manuel Soler** revisa los temas más importantes relacionados con el comportamiento animal y, a continuación, aplica esos conocimientos al comportamiento humano. La negativa a que el comportamiento del ser humano sea estudiado desde el punto de vista evolutivo, como

el del resto de los animales, no está justificada en absoluto, puesto que somos una especie de mamífero que está incluida en el grupo de los primates. Éste, el evolutivo, es el único enfoque científico posible que puede permitir que nos comprendamos mejor a nosotros mismos. Es cierto que somos diferentes del resto de las especies, pero no porque nuestra inteligencia nos haya liberado de nuestros instintos –como han defendido habitualmente los filósofos a lo largo de la historia, sino porque nos permite rebelarnos contra ellos. [Ver índice del libro.](#)

Los socios podrán disfrutar de **importantes descuentos** para la compra de los libros de la colección. [¡Hazte socio aquí!](#)

Volumen 2: **14 euros (40% de descuento) + gastos de envío= 20€** a abonar en la cuenta de la SESBE al hacer la solicitud

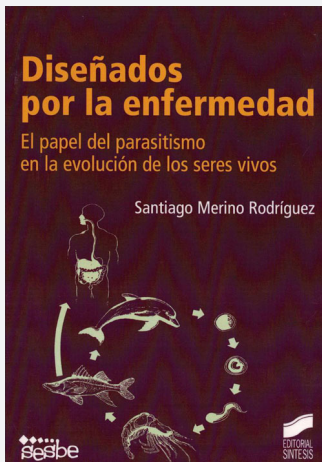


Comprar

Volumen 3. Este libro trata sobre un fenómeno ubicuo en la Biosfera: la simbiosis (literalmente, vivir juntos). Gracias al estudio de los genomas de los seres que han unido sus destinos evolutivos, podemos conocer mejor el impacto de las simbiosis en la historia de la vida. Esta obra, dirigida a un público curioso e interesado por la ciencia, nos propone un viaje fascinante a través de las simbiosis y las transiciones principales durante el origen y evolución de las células eucarióticas: la transformación de bacterias endosimbiontes en orgánulos celulares, un fenómeno que quizá se esté produciendo ahora mismo en muchas simbiosis. La evolución reductiva observada en la minimización de los genomas de las bacterias simbiotas nos sirve de inspiración para determinar los requisitos mínimos para la vida celular. Esta es una información muy valiosa para la biología sintética, o el intento de fabricar una célula en un tubo de ensayo, un anhelo con profundas implicaciones científicas y filosóficas. [Ver índice del libro.](#)

Los socios podrán disfrutar de **importantes descuentos** para la compra de los libros de la colección. [¡Hazte socio aquí!](#)

Volumen 3: 10 euros (40% de descuento) + gastos de envío= 16€
a abonar en la cuenta de la SESBE al hacer la solicitud



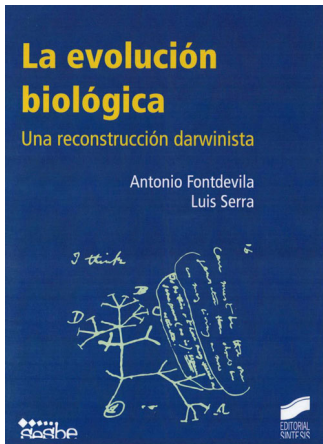
Comprar

Volumen 4. Los parásitos, entendidos en un sentido amplio, incluyen seres tan distintos como virus o vertebrados y representan una de las formas de vida más extendidas en la naturaleza. Su influencia sobre los seres vivos que les proporcionan sustento es, sin duda, enorme y han estado implicados en la evolución de todo tipo de estrategias defensivas para evitar el expolio al que someten a sus hospedadores.

¿Por qué son tan abundantes los parásitos? ¿Quiénes son? ¿Qué influencia tienen sobre otros seres? ¿Hasta qué punto afectan a nuestra evolución? ¿Nos podemos librar definitivamente de ellos? Estas y otras preguntas se responden de manera sencilla en las páginas de "Diseñados por la Enfermedad", lo que permite explicar a todos los públicos el poder de las enfermedades infecciosas y parasitarias en el desarrollo de la vida. [Ver índice del libro.](#)

Los socios podrán disfrutar de **importantes descuentos** para la compra de los libros de la colección. [¡Hazte socio aquí!](#)

Volumen 4: 11 euros (40% de descuento) + gastos de envío= 17€
a abonar en la cuenta de la SESBE al hacer la solicitud



Comprar

Volumen 5. «La Evolución Biológica» de Antonio Fontdevila y Luis Serra

Desde la formulación original de la Teoría de la Evolución por selección natural de Darwin se han ido incorporando muchas ideas y conocimientos fruto de la investigación científica. En esta obra se comentan estos nuevos avances con el objetivo de convencer al lector de que la evolución es un hecho irrefutable y que, en pleno siglo XXI, las ideas de Darwin continúan siendo imprescindibles para entender el proceso evolutivo.

En primer lugar, se explica por qué la evolución es observable y se describen los hechos que demuestran que ha ocurrido la evolución. A continuación se hace un estudio actualizado de los mecanismos fundamentales del proceso evolutivo. Por último, se justifica por qué la evolución es una revolución biológica y conceptual. Muchos de los problemas planteados en la medicina, la alimentación o el cambio climático y otros de nuestra sociedad actual pueden entenderse mejor bajo el enfoque evolutivo. Pero, además, la evolución da respuesta a muchos de los interrogantes que nos planteamos sobre el significado de nuestra naturaleza humana.

Este libro lleva al lector el mensaje de la evolución biológica tal y como Darwin creemos que hubiera deseado desde la perspectiva actual. Nuestro conocimiento de la evolución biológica ha avanzado mucho pero la máxima darwinista de “descendencia con modificación” sigue siendo tan válida como cuando Darwin la formuló. [Ver índice del libro.](#)

Los socios podrán disfrutar de **importantes descuentos** para la compra de los libros de la colección. **[¡Hazte socio aquí!](#)**
Volumen 5: 16 euros (40% de descuento) + gastos de envío= 22€
a abonar en la cuenta de la SESBE al hacer la solicitud

“Los libros se pueden adquirir en los congresos de la SESBE o contactando con Borja Milá, b.mila@csic.es”

Cómo hacerse miembro de la SESBE...

Hacerse socio de la SESBE es muy sencillo, solo tienes que seguir los siguientes pasos:

1

Rellena con tus datos personales el **formulario de inscripción** que se encuentra en la web de la SESBE: www.sesbe.org/ser-miembro/.

2

Realiza el **pago de la cuota anual** de 30€ en la siguiente cuenta corriente de Bankia:

Número de cuenta: 2038 6166 21 3000095394

Código IBAN: ES33 2038 6166 2130 0009 5394

Código BIC (SWIFT): CAHMESMMXXX

3

Una vez realizada la transferencia, **remitir el comprobante** de pago bancario por correo electrónico (escaneado-pdf) a la Secretaría Técnica de la SESBE:

secretaria.sesbe@kenes.com

Una vez completado el trámite, nos pondremos en contacto contigo para confirmar que el proceso se ha realizado con éxito, activar tu cuenta y darte la bienvenida en nombre de la Junta Directiva.

****Los nuevos miembros recibirán de regalo un libro de la colección SESBE de su elección***
(ver títulos en www.sesbe.org)*

eVOLUCIÓN es el boletín bianual de la **Sociedad Española de Biología Evolutiva (SESBE)**.

El material publicado en este boletín puede difundirse gratuitamente siempre que sea por motivos educativos y/o de divulgación y se realice sin ánimo de lucro, citando adecuadamente la fuente.

© 2021 SESBE
ISSN 1989-046X

Junta Directiva de la SESBE

Presidente: **Toni Gabaldón**

Vicepresidente: **Juan Arroyo**

Secretario: **Borja Milá**

Tesorero: **Andrés Barbosa**

Vocales:

Ester Lázaro

Jordi Garcia

Isabel Almodí

Emilio Rolán-Alvarez

Pau Carazo

Ricarda Riina

Para enviar artículos a *eVOLUCIÓN* contactar con:

Antonio Fontdevila

(Universitat Autònoma de Barcelona)

Emilio Rolán-Alvarez

(Universidade de Vigo)

email: antonio.fontdevila@uab.es
rolan@uvigo.es

Sociedad Española de Biología Evolutiva (SESBE)

Facultad de Ciencias

Universidad de Granada

18071 Granada

Comité Editorial

Antonio Fontdevila *(UAB; editor en jefe)*

Isabel Almodí *(CABD, Sevilla)*

Antonio Diéguez *(UMA)*

Bienvenido Díez *(UVIGO)*

Amparo Latorre *(UV)*

José Martín *(MNCN, Madrid)*

Borja Milá *(MNCN, Madrid)*

Emilio Rolán-Alvarez *(UVIGO)*

Ana Riesgo *(MNCN, Madrid)*

Rediseño y maquetación: [ideasEV](http://ideasEV.com) | *diseño gráfico*