

# *eVOLUCIÓN*

Boletín de la Sociedad Española de Biología Evolutiva  
*Vól. 15(11) Octubre 2021*



**SESBE**<sup>e</sup>  
Sociedad  
Española de  
Biología  
Evolutiva

# Sumario

Carta del Presidente de la SESBE .....	3
<i>Toni Gabaldón</i>	
El conflicto sexual como motor de etodiversidad.....	5
<i>Adolfo Cordero-Rivera, Universidade de Vigo</i>	
Dos maneras de acumular la información según la Teoría de la Herencia Dual: evolución cultural y herencia genética .....	18
<i>Álvaro Moreno Marín, Universidad de Málaga</i>	
Ética y moral: una perspectiva evolutiva.....	29
<i>Bernabé Robles del Olmo</i>	
<i>Pau Valls Murtra, Fundació Víctor Grífols i Lucas</i>	
Cuando la estructura precede a la función: un mundo de exaptaciones.....	46
<i>Manuel Piñero Hernández, Universidad de Granada</i>	
An interview with Cristina Vieira-Heddi.....	63
<i>Maria Pilar García Guerreiro, Universitat Autònoma de Barcelona</i>	
Los organismos y la evolución.....	67
<i>Reseña de Organisms, Agency, and Evolution</i>	
<i>Juan Gefaell, Universidade de Vigo</i>	
Becas para estudiantes que quieran asistir al congreso EVOKE.....	77
Últimas novedades sobre el próximo Congreso de la Sociedad SESBE VIII en Vigo .....	79
Libros de la colección SESBE .....	80
Cómo hacerse miembro de la SESBE... ..	84

# Carta del Presidente de la SESBE

*Toni Gabaldón*

Un nuevo número de la revista eVOLUCIÓN marca el avance del 2021, segundo año de la pandemia, y la aproximación del 2022, un año que todos miramos con la esperanza, quizás no exenta de cierta ansiedad, de recuperar algo más de esa vieja normalidad. Uno de los aspectos de la vida académica que tan triviales nos parecían antes y que han estado prácticamente desaparecidos estos meses, es la asistencia de manera presencial a congresos. Pese a los claros avances que han dotado de mayor sofisticación a la virtualidad, yo me encuentro entre los que echan de menos la oportunidad de interactuar con ponentes y asistentes de una manera presencial. Saturado de zooms-jitsis-meets-webex-teams-whatever, cansado de sonidos distorsionados y de imágenes encuadradas, echo en falta el efecto inmersión que proporciona el compartir un espacio y un tiempo real. La espontaneidad de un encuentro informal en la pausa del café, la intensidad de una discusión en persona con



algún colega o la riqueza del lenguaje no verbal. Uno de los últimos congresos que asistí en persona fue el de nuestra sociedad en Sevilla. Recuerdo lo vivido y aprendido entonces mejor que lo que me han podido aportar los muchos encuentros virtuales que he tenido desde entonces. Afortunadamente, la situación actual permite volver a contemplar congresos presenciales, siempre acompañados de medidas de se-

guridad apropiadas. Desde la SESBE, nos gustaría que nuestro próximo congreso en Vigo (2-4 Febrero de 2022) sea una oportunidad de volver a las exposiciones y discusiones científicas presenciales, así como un foro de re-encuentro entre colegas. El comité organizador del congreso, liderado por Emilio Rolán, lleva muchos meses preparando este encuentro, que cuenta con un programa científico excepcional y que estoy seguro que todos disfrutareis... en persona! Desde aquí mi reconocimiento a este equipo organizador y a todos los y las ponentes que ya han aceptado darnos una de las charlas principales. Desde aquí os animo a enviar comunicaciones y empezar a planificar el viaje a Vigo. Allí nos vemos.

En nuestro congreso, como siempre, discutiremos de las pasadas y futuras acciones de la SESBE, que no han cesado en este tiempo. Mientras escribo estas líneas, se aproxima el plazo de presentación de candidaturas al I premio Pere Alberch a la mejor tesis sobre evolución. La ganadora o ganador, además de recibir tan prestigiosa mención y un premio en metálico, nos deleitará con una charla plenaria sobre su trabajo durante el congreso. Con esta actividad la SESBE quiere fomentar la visibilidad de la investigación de alta calidad que hacen los más jóvenes. Para los que ya terminaron la tesis, y se encuentran en etapa postdoctoral o en las primeras etapas de su carrera independiente, la SESBE ha

puesto en marcha el programa de Mentoría, que facilita la interacción con personas más experimentadas que pueden brindar apoyo y algún consejo en estas etapas, quizás las más inciertas y difíciles de la carrera investigadora. En breve se abrirá una convocatoria para aportar ayuda económica a visitas y actividades entre las personas que participen del programa. Desde aquí animo a nuestros socios y socias en esas etapas a participar de este programa de apoyo. Otras acciones dirigidas a la divulgación y concienciación sobre la evolución están siendo planificadas y os iremos informando. Desgraciadamente, todavía hay voces en nuestro país que claman contra la realidad de la evolución y que reciben atención mediática. Uno de los recientes ejemplos más sonados fue un artículo del escritor Juan Manuel de Prada, que fue contestado con contundencia por muchos, también por un artículo en *The Conversation* firmado por la junta directiva de la SESBE, que os animo a leer.

Como siempre, os animo a seguir los desarrollos de la SESBE en esta revista, en nuestra web y en nuestra cuenta de Twitter, así como a venir al congreso de Vigo y a participar en las actividades de la sociedad. Pero sobre todo a sentirnos parte de ella. Si quieres contribuir no dudes en escribirnos.

Toni Gabaldón

Presidente de la SESBE

# El conflicto sexual como motor de etodiversidad

*Adolfo Cordero-Rivera, Universidade de Vigo, ECOEVO Lab., E.E. Forestal, Campus Universitario, 36005 Pontevedra. [adolfo.cordero@uvigo.gal](mailto:adolfo.cordero@uvigo.gal)*

La inmensa mayoría de las especies de animales se reproducen sexualmente (el 99,99%; Suomalainen et al., 1987), lo que implica que dos individuos, habitualmente no emparentados, tienen necesariamente que colaborar para llevar adelante la reproducción (Figura 1). Este hecho podría llevarnos a pensar, como ha sucedido durante mucho tiempo, que existe una colaboración perfecta entre los dos individuos de la pareja. Nada más lejos de la realidad: el conflicto sexual es (casi) ubicuo.

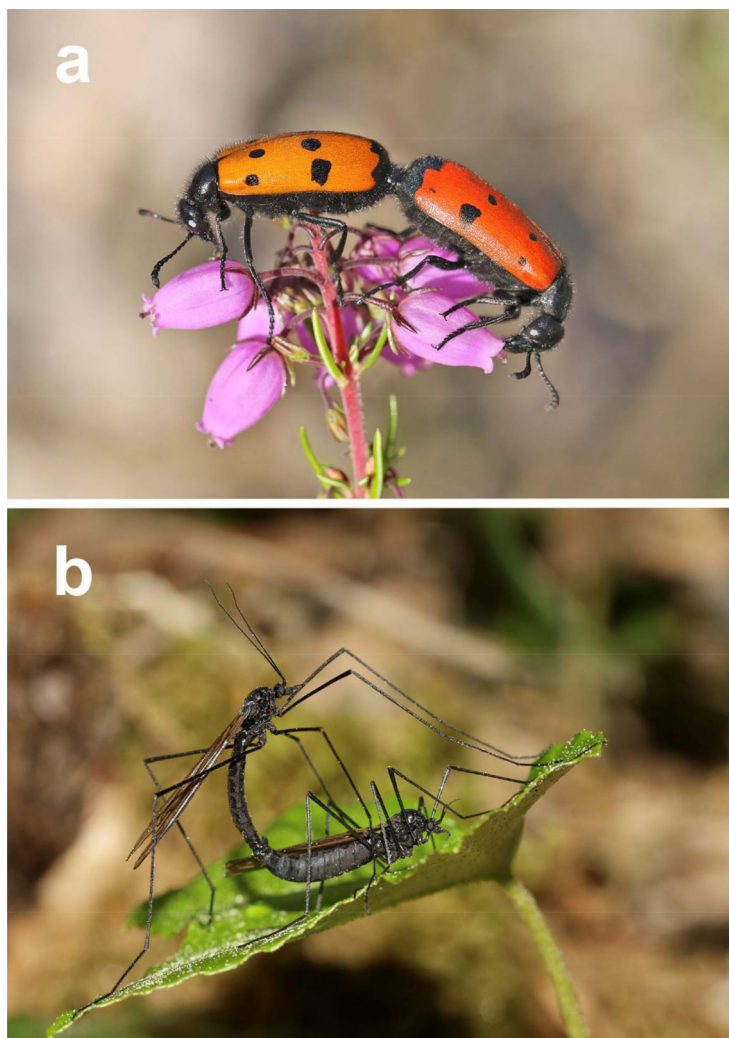
Se entiende por conflicto sexual la existencia de intereses evolutivos no coincidentes y a menudo contrapuestos, entre los dos sexos (Parker, 1979). Esto ocurre por ejemplo cuando el macho y la hembra obtienen diferente éxito reproducti-

vo al invertir una determinada cantidad de recursos en la descendencia, o puede simplemente existir conflicto sobre si aparearse o no, y con cuántas parejas. A veces este tipo de conflicto es muy evidente al observar el comportamiento de los individuos, llegando incluso a los casos extremos de forzar el apareamiento, lo que en términos humanos sería una violación. Incluso en especies como las libélulas, con una postura de cópula que parece impedir el apareamiento forzado -como discutiremos más abajo- existen ejemplos claros de machos que consiguen aparearse a la fuerza (Cordero Rivera & Andrés, 2002).

Este fenómeno evolutivo ha atraído la atención de muchos investigadores en las últimas dos décadas, y ya existe un cuerpo teórico y experimental amplio

que demuestra la relevancia del conflicto sexual como fuerza evolutiva (Arnqvist & Rowe, 2005), y se sabe que correlaciona positivamente con la tasa de especiación (Arnqvist et al., 2000). Sin embargo, la relación entre el conflicto sexual y la diversidad del comportamiento o etodiver-

sidad (Cordero-Rivera, 2017a) está mucho menos estudiada y, especialmente, se ha prestado poca atención a los aspectos ecológicos detrás de la intensidad del conflicto (Cordero-Rivera & Rivas-Torres, 2019), que es el objetivo principal de este artículo.



**Figura 1.** En las especies con fertilización interna, la cópula es el mecanismo mediante el cual los dos sexos interactúan para la unión de los gametos, pero es también fuente de conflicto con relación a su duración o frecuencia, entre otros aspectos. a) Cópula de coleópteros del género *Mylabris* (familia Meloidae) sobre una ericácea en Lobios (Orense); b) cópula de dípteros del género *Hexatoma* (familia Limoniidae) en un arroyo de Cangas (Pontevedra). Fotografías del autor.

## El teatro ecológico y el conflicto sexual

El contexto ecológico puede tener muchos efectos sobre la intensidad del conflicto y sobre su ruta evolutiva (Perry & Rowe, 2018). No obstante, nuestro conocimiento sobre cómo el conflicto sexual determina rasgos de las poblaciones (demografía, adaptabilidad) y cómo afecta a la probabilidad de extinción en ambientes cambiantes (como los debidos a efectos antrópicos), es todavía limitado, particularmente en poblaciones naturales (Plesnar-Bielak & Łukasiewicz, 2021). En una revisión reciente del comportamiento reproductor de los insectos acuáticos, hemos propuesto que la dimensionalidad del ambiente donde viven las especies podría ser una variable muy relevante que influya sobre la intensidad del conflicto sexual (Cordero-Rivera & Rivas-Torres, 2019). La idea surge al revisar lo que se conoce sobre conflicto sexual sobre la tasa de apareamientos en animales que viven en un ambiente bidimensional, como los heterópteros que se han especializado en alimentarse de los insectos que quedan atrapados en la superficie del agua, que pertenecen a varias familias (Figura 2; Gerridae, Hydrometridae, Veliidae, Mesoveliidae, entre otras). Ciertamente muy pocos animales viven en ambientes donde sólo hay dos dimensiones relevantes. Además de la superficie del agua, otra posibilidad podría ser la superficie del suelo

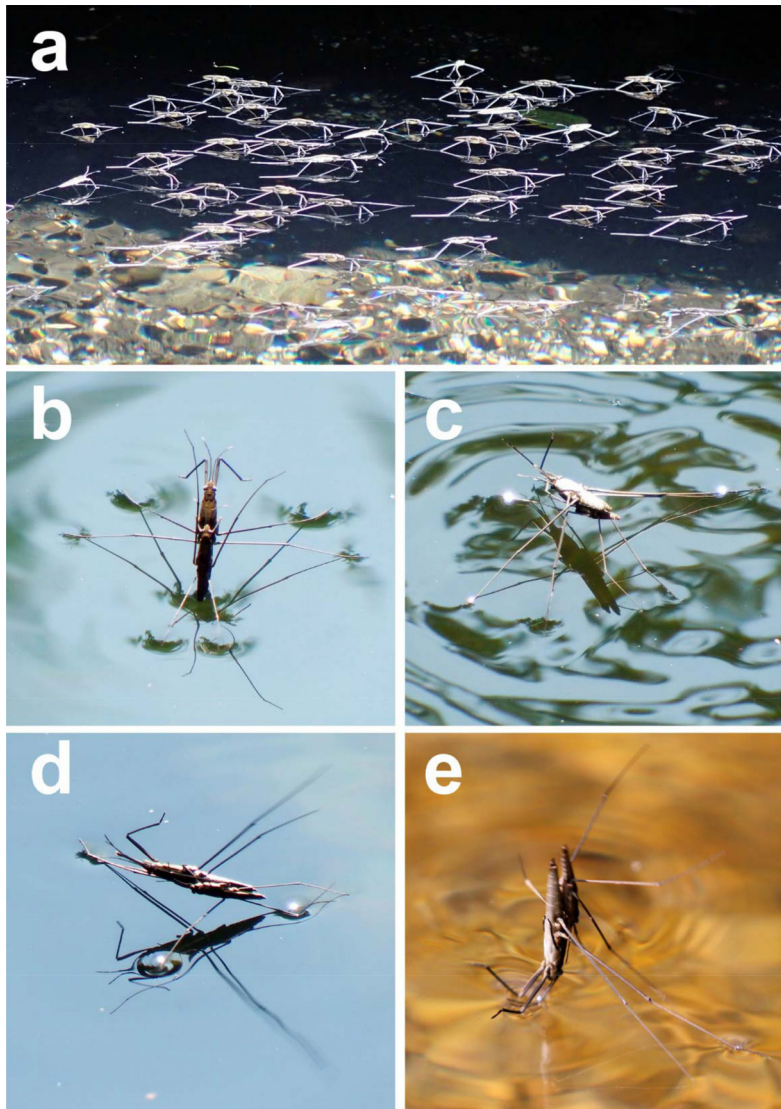
*“La dimensionalidad del ambiente donde viven las especies podría ser una variable muy relevante que influya sobre la intensidad del conflicto sexual”*

en el caso de animales que no puedan volar ni enterrarse.

Cuando la mayor parte del tiempo transcurre en un ambiente así, la tasa de encuentro entre machos y hembras puede ser muy elevada si las densidades poblacionales lo son, algo similar a lo que se ha hallado al comparar las tasas de encuentro en *Drosophila* cuando se usan los tubos estándar de cría frente a cajas con una mayor estructura tridimensional (Yun et al., 2017). Es de esperar por lo tanto que la selección sexual sea muy intensa, con machos insistentes y hembras “reluctantes” como papeles sexuales predominantes. En esta situación, las hembras tienen muy pocas posibilidades de escapar del acoso masculino (salvo que puedan volar o sumergirse), y el conflicto es muy intenso (Arnqvist, 1997). En muchas especies de gérridos, las luchas entre machos y hembras son muy evidentes, a veces de elevada intensidad, y caracterizadas por

comportamientos de evasión y rechazo por parte de las hembras (Figura 2), y se ha sugerido que los machos incluso atraen a los depredadores para “forzar” a las hembras a aceptar la cópula rápidamente-

te (Han & Jablonski, 2010). Poco sabemos sobre otras familias de Gerromorpha, pero la predicción es que el conflicto será elevado, especialmente en las especies con altas densidades poblacionales.

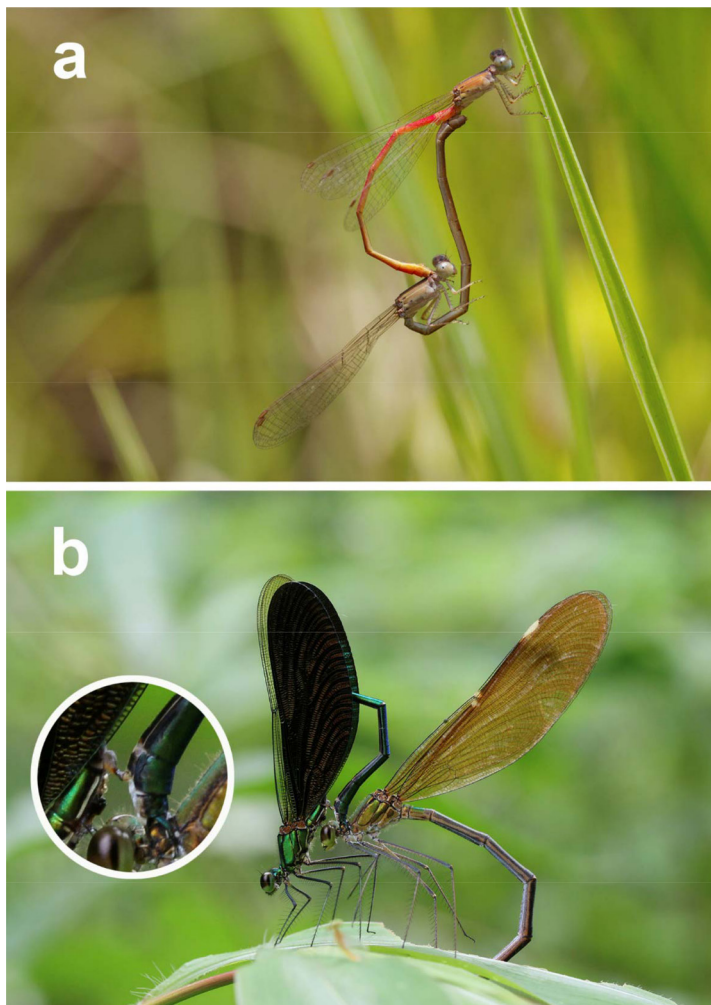


**Figura 2.** Los gérridos (*Gerris najas*) viven habitualmente a altas densidades, en un ambiente esencialmente bidimensional, como la superficie del agua (a). En estas condiciones el conflicto sexual se intensifica, como muestran las cuatro imágenes de la interacción entre dos individuos (b-e). La hembra ha sido montada por un macho y no está dispuesta para el apareamiento, por lo que se levanta bruscamente (b), se voltea repetidas veces (c, d), e incluso se sumerge en el agua de cabeza (e), con la clara intención de desembarazarse del macho. La interacción es peligrosa puesto que puede llamar la atención de los peces depredadores. Al final, después de unos 5 min de lucha, la hembra consiguió liberarse. Río Caldo, Lobios (Orense). Fotografías del autor.



Pensemos ahora en otro grupo de insectos cuyo hábitat sea tridimensional, y con grandes habilidades motoras, como los odonatos. Este es un orden muy particular, puesto que para el apareamiento macho y hembra se unen por dos puntos: el cuello o la cabeza (a veces el mesotórax) de la hembra es asido por el macho mediante

apéndices anales especializados, y la hembra debe curvar el abdomen hacia arriba para hacer contactar su orificio genital con el aparato genital secundario del macho (Figura 3a). Esta particularidad anatómica de los machos de los odonatos, que no tienen una genitalia primaria conectada a los testículos, les obliga a un comportamiento único, la translocación espermática intra-macho (Figura 3b). Posiblemente debido a la intensidad del conflicto sexual en odonatos, han evolucionado al menos cinco alternativas etológicas para hacer la translocación de espermia (Rivas-Torres et al., 2019), y aún desconocemos este comportamiento en la inmensa mayoría de las especies.



**Figura 3.** La cópula de los odonatos es única: el macho agarra a la hembra por el protórax (la cabeza en los anisópteros) y ésta dobla su abdomen para contactar con el aparato copulador del macho, situado en la base del segundo segmento abdominal. a) Cópula de *Telebasis corallina*, de Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. Este hecho determina que los machos tengan que translocar el espermia del octavo al segundo segmento, como se observa en la imagen (b), para el caso de *Neurobasis chinensis*, de Yunnan (China). Fotografías del autor.

Podríamos pensar que la anatomía de los odonatos impide por lo tanto que los machos puedan forzar la cópula, ya que la colaboración femenina es imprescindible para el apareamiento. Esto es lo que probablemente ocurre en la mayor parte de las situaciones, tal como predice nuestra hipótesis ecológica: las hembras pueden fácilmente esquivar a los machos con sus habilidades de vuelo, pueden esconderse entre la vegetación, pueden desplazarse a zonas lejanas de las masas de agua, donde se concentran los machos, y por lo tanto tienen un gran control sobre la tasa de encuentro con los machos. Todas ellas son estrategias etológicas surgidas como consecuencia del conflicto sexual. Además, el conflicto sexual también puede desembocar en soluciones “drásticas”, como el canibalismo sexual, una posibilidad que siempre puede presentarse en animales depredadores voraces, como los odonatos. De hecho, las hembras de odonatos pueden atacar a los machos y devorarlos, pero no se conocen casos de machos que devoren a hembras de su misma especie que fuesen sexualmente maduras, aunque sí casos donde hembras recién emergidas son devoradas (Cordero, 1992).

Las arañas de tela son un grupo donde el canibalismo sexual es relativamente frecuente, y que viven la mayor parte del tiempo en un hábitat también bidimensional: la propia tela que tejen. Es por lo tanto muy interesante el estudio del conflicto en estas especies, y descubrimos que el mayor tamaño de las hembras las pone en una situación de ventaja en el control del conflicto (Figura 4). Esto ilustra la idea de que el conflicto sexual puede resolverse a favor de cualquiera de los dos sexos, en el sentido de cuál de los dos tiene mayor control de la situación. Precisamente en las arañas ha evolucionado lo que se ha denominado “cópula remota”, un mecanismo que aumenta la cantidad de espermatozoides que el macho es capaz de inseminar cuando abandona sus palpos en la abertura genital de la hembra (Li et al., 2012), evitando así el canibalismo. Una solución interesante, pero que sólo permite dos apareamientos, uno por cada palpo, si los machos son capaces de usar ambos para inseminar a la hembra. Otra opción es la miniaturización del macho, haciéndolo muy poco interesante como presa (Figura 4). Precisamente en un animal sexual pero hermafrodita, un nudibranchio, donde el

*“El conflicto sexual puede resolverse a favor de cualquiera de los dos sexos, en el sentido de cuál de los dos tiene mayor control de la situación”*

conflicto no es entre machos y hembras, sino entre la función masculina y la femenina, ha evolucionado otra solución sorprendente, la genitalia desechable, y la elaboración de varios órganos intromitentes (hasta tres) para sustituir a los perdidos en cada cópula (Sekizawa et al., 2013), otro ejemplo de la potencia del conflicto sexual como marco teórico para entender la evolución del comportamiento. Todos estos ejemplos ilustran que el conflicto sexual determina una “carrera coevolutiva” entre sexos, con adaptaciones y contra-adaptaciones continuas, de tal forma que difícilmente podemos decir que hay un ganador.

En condiciones de muy elevada densidad poblacional, los machos de los odonatos se concentran en las cercanías del agua, lugar que las hembras tienen necesariamente que visitar para la puesta, y entonces el conflicto por la tasa de cópula está asegurado. En dichas circunstancias, con muchos machos intentando aparearse, algunas hembras optan por aceptar la cópula a pesar de haber sido forzadas, aparentemente porque los beneficios de este comporta-



**Figura 4.** Las arañas de tela viven en un medio bidimensional -su tela- durante buena parte de su vida. El conflicto sexual es extremo en muchas especies, y a menudo deriva en canibalismo sexual, siendo el macho la presa. En la imagen, una especie de *Nephila* en la reserva de la Fundación Jocotoco en Canandé (Ecuador). El macho es probablemente el individuo diminuto en las patas traseras de la hembra. Fotografía del autor.

miento superan a los costes, un ejemplo de lo que se conoce como “poliandria de conveniencia” (Cordero Rivera & Andrés, 2002). Los machos pueden ser muy insistentes, y una vez “atrapada” la hembra, esperar incluso durante horas, hasta que la hembra acepta aparearse, como el caso que se describe en la Figura 5. Obviamente, existen alternativas etológicas que las hembras emplean para disminuir el conflicto, como visitar las masas de agua antes o después del máximo momento de actividad de los machos, comportarse de forma críptica para no ser detectadas, unirse a una hembra que ya está en puesta en el territorio de un macho y asegurarse así su protección sin tener que aparearse, presentar aspecto masculino y confundir así al macho, sumergirse para realizar la puesta lejos del alcance de los machos, pueden “hacerse las muertas” (Khelifa, 2017), etc. Todas estas alternativas han sido demostradas en varias especies de libélulas.

Cuando los machos no pueden monopolizar los recursos que se necesitan para

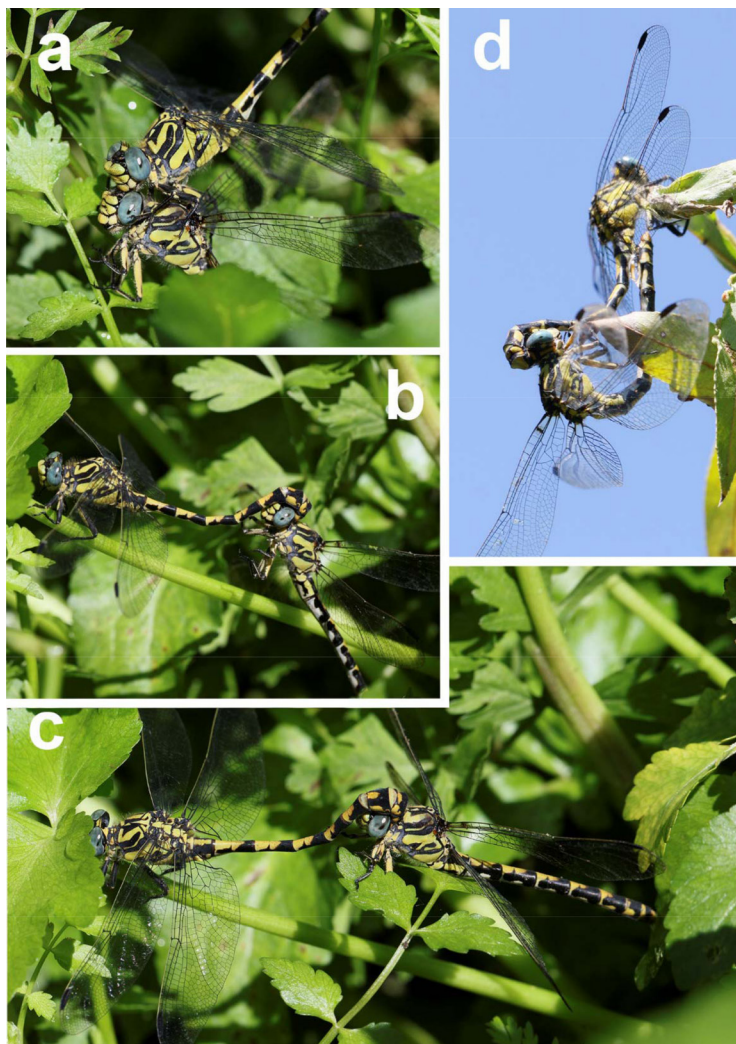
la reproducción, porque están distribuidos por el ambiente de forma impredecible en el tiempo y/o en el espacio, el conflicto sexual se reduce. En estas especies han evolucionado los que probablemente son los comportamientos sexuales más diversos, extraordinarios, extravagantes y sorprendentes, asociados a sistemas de apareamiento de lek, o de exhibición de caracteres sexuales secundarios. Seguramente las aves del paraíso son el paradigma de esta situación (Laman & Scholes, 2012).

*“Cuando los machos no pueden monopolizar los recursos que se necesitan para la reproducción, porque están distribuidos por el ambiente de forma impredecible en el tiempo y/o en el espacio, el conflicto sexual se reduce”*

### **El conflicto sexual y la evolución genital**

Volviendo a los odonatos, orden en el que se conoce

mucho sobre la función de los órganos reproductores, nos encontramos con otra fuente de conflicto: el control de la fertilización. Cuando las hembras se aparean con varios machos antes de fertilizar los huevos, que es lo habitual en los insectos, se producirá competencia entre los eyaculados por el acceso al gameto femenino, lo que se conoce como competencia espermatóica. Es obvio que esto también puede



**Figura 5.** El conflicto por el apareamiento ha dado lugar a la evolución de comportamientos especializados en los machos de odonatos. Esta secuencia muestra un macho de *Onychogomphus uncutus* que ha capturado a una hembra que volaba cerca del arroyo (a). Se mantuvo así durante unos 5 minutos, hasta que consiguió agarrarla con sus apéndices anales (b) y mantuvo la posición (c) durante más de 20 minutos. La hembra se mantuvo inmóvil, diríamos que impasible, pero finalmente se produjo la cópula (d). En este caso la insistencia del macho dio sus frutos, pero muy a menudo la hembra consigue ser liberada sin aparearse. Arroyo en Meis (Pontevedra). Fotografías del autor.

generar muchos conflictos, y en el caso de los odonatos, el conflicto en general se ha resuelto hacia los machos, que son capaces de emplear su genitalia para retirar el espermatozoos de los machos rivales (Waage, 1979). Desde que este mecanismo fue descubierto la investigación ha demostrado que está presente en otros grupos de animales (ortópteros, tijeretas, coleópteros, pero también tiburones o pulpos). Pero como no podía ser de otra manera, la evolución de muchos mecanismos eco-etológicos determina que las hembras retomen el control (por ejemplo, haciendo físicamente imposible que los machos retiren el esperma de los rivales mediante una reducción del ancho del conducto de la espermateca). Podemos hablar de nuevo de coevo-

lución entre los sexos, de tal forma que las hembras muestran más resistencia ante las manipulaciones reproductivas de los machos de su especie, pero pueden ser más fácilmente “explotadas” por machos con los que no han coevolucionado, como los de especies cercanas (Cordero-Rivera, 2017b): etodiversidad debida al conflicto sexual una vez más.

Uno de los ejemplos más contraintuitivos de comportamiento animal está constituido por aquellos casos en los que un miembro de la pareja produce daños en el otro. En ciertas especies los machos pueden ser tan agresivos que dañen a las hembras, a veces de forma “no intencionada” (evolutivamente hablando). Esto ocurre cuando al pelearse entre sí acaban por dañar o incluso matar a la hembra, como los anuros que al unirse en amplexo a la hembra no le permiten respirar y la acaban ahogando. Este comportamiento es evidentemente negativo para el macho, y obviamente para la hembra. Otras veces el daño es “intencionado”, en el sentido de que los beneficios para el individuo que daña superan los costes reproductivos sobre la pareja.

Siempre me ha parecido insólito cuanto menos, que los machos de ciertas especies sean tan agresivos que dañen claramente a sus hembras. Pero también

ocurren conflictos crípticos, como cuando el daño lo producen los genitales. Existen toda una serie de ejemplos, en un elevado número de especies, donde los machos producen un daño a la hembra al aparearse, mediante espinas u otras estructuras de los genitales, o incluso mediante la inseminación de proteínas “tóxicas”, lo que se conoce como “daño copulatorio” (copulatory wounding, Reinhardt et al., 2014). Este es un ejemplo de conflicto sexual intenso, que ha dado lugar a una diversificación de estrategias en los machos, y a una evolución rápida de mecanismos de respuesta/defensa por parte de las hembras.

Probablemente la así denominada “inseminación traumática” de las chinches de la cama (género *Cimex*) sea uno de los ejemplos más extraordinarios, que ha dado lugar a la evolución de mecanismos de defensa únicos, incluyendo un órgano para reducir el daño (Reinhardt et al., 2003). En este tipo de apareamientos el macho posee un órgano intromitente que se asemeja a una aguja hipodérmica, y lo emplea para inyectar el esperma a través de la pared corporal de la hembra, y no a través de la vagina. Es posible que esto haya evolucionado como respuesta a un mayor control de la fertilización por parte de las hembras, y es un ejemplo extraordinario de lo que el conflicto sexual puede producir.

## Conclusión

El conflicto es casi inevitable cuando dos individuos interactúan, ya que una coincidencia absoluta en los intereses reproductivos es, en la práctica, imposible. Y precisamente la existencia de este conflicto es una fuerza evolutiva muy intensa que actúa sobre el comportamiento de ambos sexos, diversificándolo, y generando por lo tanto biodiversidad, en este caso a nivel etológico, algo que creo sigue siendo poco tenido en cuenta cuando se habla de la diversidad biológica (Cordero-Rivera, 2017a). Es evidente que el propio conflicto puede ser una fuente de estrés, y sabemos que ante situaciones de estrés es cuando se agudiza el ingenio. En este caso, es el ingenio evolutivo el que es estimulado y da lugar a muchos de los comportamientos sexuales más extraños que conocemos. ¡Y los que aún no conocemos!

*“El conflicto es casi inevitable cuando dos individuos interactúan, ya que una coincidencia absoluta en los intereses reproductivos es, en la práctica, imposible”*

## Agradecimientos

Este artículo se enmarca en un proyecto financiado por el Ministerio de Ciencia, Innovación y Universidades (PGC2018-096656-B-I00).

## Referencias

- Arnqvist, G. 1997. The evolution of water strider mating systems: causes and consequences of sexual conflicts. En J.C. Choe y B.J. Crespi (eds.), *The Evolution of Mating Systems in Insects and Arachnids*. pp. 146–163. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Arnqvist, G., Edvardsson, M., Friberg, U. y Nilsson, T. 2000. Sexual conflict promotes speciation in insects. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97: 10460–10464.
- Arnqvist, G. y Rowe, L. 2005. *Sexual Conflict*. Princeton University Press, New Jersey, USA.
- Cordero-Rivera, A. 2017a. Behavioral diversity (ethodiversity): a neglected level in the study of biodiversity. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5: 1–7.
- Cordero-Rivera, A. 2017b. Sexual conflict and the evolution of genitalia: male damselflies remove more sperm when mating with a heterospecific female. *Scientific Reports*, 7: 7844.
- Cordero-Rivera, A. y Rivas-Torres, A. 2019. Sexual conflict in water striders, dragonflies and diving beetles. En K. Del-Claro y R. Guillermo-Ferreira (eds.), *Aquatic Insects*, pp. 295–320. Springer Nature, Basingstoke, UK
- Cordero, A. 1992. Sexual cannibalism in the damselfly species *Ischnura graellsii* (Odonata: Coenagrionidae). *Entomologia Generalis*, 17: 17–20.
- Cordero Rivera, A. y Andrés, J.A. 2002. Male coercion and convenience polyandry in a Calopterygid damselfly (Odonata). *Journal of Insect Science*, 2: 14.
- Han, C.S. y Jablonski, P.G. 2010. Male water striders attract predators to intimidate females into copulation. *Nature Communications*, 1: 52.
- Khelifa, R. 2017. Faking death to avoid male coercion: extreme sexual conflict resolution in a dragonfly. *Ecology*, 98: 1724–1726.
- Laman, T. y Scholes, E. 2012. *Birds of Paradise: Revealing the World's Most Extraordinary Birds*. National Geographic, Washington, USA.
- Li, D., Oh, J., Kralj-Fiser, S. y Kuntner, M. 2012. Remote copulation: male adaptation to female cannibalism. *Biology Letters*, 8: 512–515.
- Parker, G.A. 1979. Sexual selection and sexual conflict. En M.S. Blum y N.A. Blum (eds.), *Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects*, pp. 123–166. Academic Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Perry, J.C. y Rowe, L. 2018. Sexual conflict in its ecological setting. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B Biological Sciences*, 373: 20170418.
- Plesnar-Bielak, A. y Łukasiewicz, A. 2021. Sexual conflict in a changing environment. *Biological Reviews*, 96: 1854–1867.
- Reinhardt, K., Anthes, N. y Lange, R. 2014. Copulatory wounding and traumatic insemination. En W.R. Rice y S. Gavrillets (eds.), *The Genetics and Biology of Sexual Conflict*, pp. 115–140. Cold Spring Harbor Laboratory Press.
- Reinhardt, K., Naylor, R. y Siva-Jothy, M.T. 2003. Reducing a cost of traumatic insemination: female bedbugs evolve a unique organ. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270: 2371–2375.



- Rivas-Torres, A., Outomuro, D., Lorenzo-Carballa, M.O. y Cordero-Rivera, A. 2019. The evolution and diversity of intra-male sperm translocation in Odonata: a unique behaviour in animals. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 73: 54.
- Sekizawa, A., Seki, S., Tokuzato, M., Shiga, S. y Nakashima, Y. 2013. Disposable penis and its replenishment in a simultaneous hermaphrodite. *Biology Letters*, 9: 15–18.
- Suomalainen, E., Saura, A. y Lokki, J. 1987. *Cytology and Evolution in Parthenogenesis*. CRC Press, Boca Ratón, Florida, USA.
- Waage, J.K. 1979. Dual function of the damselfly penis: sperm removal and transfer. *Science*, 203: 916–918.
- Yun, L., Chen, P.J., Singh, A., Agrawal, A.F. y Rundle, H.D. 2017. The physical environment mediates male harm and its effect on selection in females. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284: 20170424.

# Dos maneras de acumular la información según la Teoría de la Herencia Dual: evolución cultural y herencia genética

Álvaro Moreno Marín, Doctorando en Filosofía, Universidad de Málaga

A principios de la década de 1980 comenzaron a publicarse una serie de trabajos dentro del campo de la genética de poblaciones, que introducían elementos de tipo cultural en los modelos de transmisión genética, permitiendo estudiar la manera en que los procesos de transmisión de unidades genéticas y culturales podían influirse mutuamente<sup>1</sup>. Estos trabajos serían

el comienzo de lo que se denominó como **Teoría de la Herencia Dual o Teoría Coevolutiva** (Durham, 1991). Hasta poco antes de esta fecha, la mayoría de estudios que abordaban la dinámica cultural habían venido concibiéndola como un proceso radicalmente distinto al de su contrapartida genética, ya fuera negando todo lazo de unión entre ambos, o bien entendiendo a la cultura como sometida a los dictámenes de la genética (Wilson, 1975). Si bien con anterioridad se habían producido algunos intentos por vincular ambos procesos en tanto fenómenos paralelos de transmisión de información, dichos intentos carecían del rigor matemático de los modelos que aparecieron en ese momento.

---

1 Los planteamientos de la Teoría de la Herencia Dual o Coevolución han sido muy importantes en el desarrollo de la “Síntesis Evolutiva Extendida” (Laland et al., 2015) en lo que refiere al reconocimiento de la existencia de múltiples mecanismos de herencia igual de importantes que los mecanismos genéticos. Estos últimos quedan desplazados, dentro de esta perspectiva, de su tradicional posición privilegiada en la construcción del fenotipo de los individuos, dejando abierta la posibilidad de influencia sobre el fenotipo por parte de otros mecanismos de transmisión de información, en

---

especial los que intervienen en los procesos de desarrollo.

## Los orígenes de la Teoría de la Herencia Dual

El primero de estos modelos fue el propuesto por Luca Cavalli-Sforza y Marcus Feldman (1981) quienes analizan por primera vez la manera en que los rasgos culturales podían influir sobre las presio-

nes selectivas que actúan en la línea de herencia genética. Para ello definen las unidades de transmisión cultural como rasgos adquiridos “por medio de cualquier proceso de transmisión no genética”, cuya dinámica analizan empleando los mismos instrumentos matemáticos que venían siendo utilizados en el es-



**Figura 1.** La complejidad cultural y tecnológica humana supera lo que un individuo por sí mismo sería capaz de inventar a lo largo de toda su vida. El uso de una tecnología compleja es posible para los humanos gracias a la conservación de los esfuerzos colectivos, los cuales pueden integrar el trabajo de cientos o miles de individuos en la resolución de un mismo problema. En la imagen, el astronauta de la NASA Nicholas Patrick realiza un paseo espacial en la Estación Espacial Internacional, uno de los grandes logros tecnológicos de nuestro tiempo fruto de la cooperación internacional.

Fuente: [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:STS-130\\_EVA3\\_Nicholas\\_Patrick\\_1.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:STS-130_EVA3_Nicholas_Patrick_1.jpg)

## *“La distribución de los culturgenes en la población depende de la frecuencia de ciertas reglas epigenéticas asociadas a ellos”*

tudio de la transmisión genética (Figura 1). Examinan así cómo los procesos de transmisión cultural afectan a la distribución final de estas unidades mediante procesos análogos a los que influyen en la evolución genética.

En ese mismo año, Charles J. Lumsden y Edward O. Wilson (1981) proponen que las unidades de transmisión cultural o “culturgenes” quedan vinculadas a la línea de transmisión genética en la medida en que son procesadas a través de “reglas epigenéticas” heredadas, que dirigen el desarrollo cognitivo y conductual de los individuos. La distribución de los culturgenes en la población depende de la frecuencia de ciertas reglas epigenéticas asociadas a ellos, y a su vez esta distribución afecta a la eficacia biológica de quienes portan dichas reglas, produciéndose así una interdependencia entre las líneas de transmisión cultural y genética que modifica los patrones de difusión de ambas.<sup>2</sup>

La nueva línea de investigación se consolidaría finalmente con el trabajo de Peter J. Richerson y Robert Boyd (1985). En este modelo, la selección natural actúa de manera paralela e independiente sobre las líneas de transmisión genética y cultural, convirtiendo a ésta última en un sistema de herencia en el pleno sentido de la palabra, enfrentada a veces con la línea de herencia genética en su intento por influir sobre el fenotipo de los individuos.

La cultura viene a ser entendida aquí como información transmitida por cualquier aprendizaje de tipo social. Dicha transmisión vendrá a estar a su vez influida por la acción de varias fuerzas que operan en su distribución final: sesgos de transmisión (los individuos eligen qué o a quién imitar en función de sus intereses y preferencias); variación no aleatoria (las variantes culturales son modificadas intencionadamente para ajustarlas a las necesidades de los individuos); selección natural (éxito en la supervivencia y reproducción de los individuos que poseen una variante cultural); deriva cultural (factores azarosos que afectan a la transmisión como consecuencia de una reducida población); o migración (transferencia de variantes culturales, o de los

---

2 El complejo y farragoso aparato matemático empleado por Lumsden y Wilson para modelar este proceso coevolutivo resultó, sin embargo, poco atractivo para quienes se interesaron por estas cuestiones, y no recibió la buena acogida que los autores esperaban.

individuos que las portan, entre distintas poblaciones). La acción combinada de estas fuerzas configura la dinámica de cambio cultural, en un proceso interdependiente con los caminos por los que discurre la evolución a nivel genético.

En resumidas cuentas, la Teoría de la Herencia Dual viene a sostener que la información social puede constituirse en un sistema de herencia de pleno derecho, paralelo a la herencia genética. En aquellas especies que transmiten y manejan información social, ésta supone una vía útil de información sobre cómo ajustar el comportamiento a las demandas del entorno. De este modo la aplicación de los modelos de herencia cultural no queda restringida al caso humano, pudiendo aplicarse a cualquiera de las especies en la que los individuos transmitan y manejen información social con fines adaptativos.

No obstante, algunas características de la transmisión cultural humana hacen de nuestra especie un caso particular. En algunas especies de primates, cetáceos, aves o algunos invertebrados se ha constatado la existencia tradiciones culturales (Whiten, 2021), lo que indica que la información cultural elaborada por los miembros de un grupo puede influir en el comportamiento exhibido dentro de él durante generaciones. Sin embargo, la manera en que los humanos transmiten y manejan información

cultural genera la puesta en marcha de un proceso que permite no sólo conservar la información entre generaciones sino también ir incorporando al bagaje cultural las innovaciones que van surgiendo de manera sucesiva dentro de un grupo, de tal manera que el resultado puede llegar a ser mucho más complejo de lo que un individuo aislado podría haber producido por sí mismo.

### **La cultura como un sistema alternativo de herencia**

La transferencia y conservación de los rasgos adaptativos viene a efectuarse en nuestra especie por ambas vías de herencia. Los individuos necesitan *información transmitida* por otros individuos, ya sea por medio de mecanismos genéticos o bien por aprendizaje social, y esta información permite después producir unos rasgos fenotípicos más o menos adaptativos para el entorno en el que se desenvuelve el organismo. No obstante, ambos sistemas de transmisión se diferencian en dos importantes aspectos.

En primer lugar, la transmisión cultural permite que los rasgos de comportamiento adquiridos durante la vida del individuo puedan ser transferidos a los demás miembros de la población, algo que no suele ser usual en la herencia genética. En la transmisión cultural las modificaciones

realizadas por los individuos pasan a sus descendientes (culturales), que pueden a su vez reelaborarlas y transmitir las.

Por otro lado, la herencia cultural se diferencia de la genética en el hecho de que los rasgos culturales pueden ser transmitidos por vías diferentes y además simultáneamente (Cavalli-Sforza y Feldman 1981). En la mayor parte de las especies, la transmisión de la información que se requiere para construir el fenotipo queda limitada a los aportes genéticos de sólo uno o dos progenitores. En aquellas que poseen capacidad de transmisión cultural, por el contrario, la información adaptativa puede transferirse no sólo de manera

vertical (de los progenitores biológicos a la descendencia), sino también entre diversos miembros de una misma generación (transmisión horizontal) o entre individuos no emparentados de generaciones distintas (transmisión oblicua). Esta diversidad de vías potenciales de transmisión hace que, dentro de los grupos humanos, los individuos de quienes se adquiere una variante cultural puedan ser distintos de quienes proporcionan el

material genético. A su vez, el hecho de que el número de potenciales progenitores o “padres culturales” refiera a todos los miembros de un grupo abre la puerta a que los efectos de ambos sistemas de herencia sobre la eficacia biológica puedan ser independientes entre sí. Esto conduce a que aparezcan conflictos entre la selección operando en ambos sistemas cuando la selección natural difunda comportamientos que resulten maladaptativos desde el punto de vista genético, pero que tengan sin embargo un gran éxito a nivel cultural.

*“La herencia cultural se diferencia de la genética en el hecho de que los rasgos culturales pueden ser transmitidos por vías diferentes y además simultáneamente”*

La relación entre los dos sistemas viene a ser entonces, usando la denominación dada por Boyd y Richerson (1985), *asimétrica*, situación

que se origina cuando dos sistemas de herencia complementarios poseen patrones o estructuras de transmisión diferentes. Por ejemplo, como apuntábamos antes, la transmisión genética se produce casi siempre de manera vertical: en las especies con reproducción sexual, un organismo recibe su genotipo exclusivamente de sus dos progenitores. Esto es, el recorrido de la información genética transcurre desde dos individuos de una generación

hasta sus descendientes inmediatos. Por el contrario, cuando la transmisión cultural se produce de la misma manera, adoptando un individuo un rasgo cultural proveniente de uno de sus dos progenitores biológicos, el patrón de transmisión de ambos sistemas de herencia viene a ser *simétrico*, ocurriendo en tal caso que la selección natural actuará con efectos similares tanto en uno como en otro. En ambos casos los individuos reciben de sus padres la información que necesitan para elaborar un rasgo de comportamiento, y por lo que respecta a la selección de dicho comportamiento en base exclusivamente a sus efectos sobre la eficacia biológica del individuo, poco importará que haya sido recibido por uno u otro sistema (Richerson y Boyd, 2005).

*“Cuando los patrones de difusión de los genes y de la cultura son asimétricos es posible que un rasgo de comportamiento muy exitoso desde el punto de vista cultural acabe siendo perjudicial para los genes”*

## Los genes pueden salir beneficiados

Como puede observarse con frecuencia, cuando los patrones de difusión de los genes y de la cultura son asimétricos es posible que un rasgo de comportamiento muy exitoso desde el punto de vista cultural acabe siendo perjudicial para los genes. Pensemos, por ejemplo, en el consumo de tabaco, los *selfies* en lugares extremos o la tan exitosa moda del *balconing* durante los últimos veranos, comportamientos que vendrían a elevar la probabilidad de que los genes de estos individuos no se transmitan, a menos que hayan logrado dejar descendencia antes de manifestar tales comportamientos.

Sin embargo, no debemos olvidar que nuestra capacidad para obtener y procesar información social depende de estructuras cognitivas y neuronales que son en gran medida producto de la evolución a nivel genético. Si el sistema de herencia cultural puede tener efectos perjudiciales para el sistema genético, ¿cómo es posible entonces que éste último haya favorecido la capacidad para la transferencia cultural? ¿Cómo pueden los genes haber favorecido la existencia de otra vía de transmisión de rasgos cuando esto puede conducir a la difusión de comportamientos maladaptativos para esos mismos genes? Para que esto haya sido así, el sistema de herencia

genético ha de haberse visto beneficiado de algún modo de la existencia de esta vía de herencia alternativa, de manera que la posibilidad de adquirir un comportamiento contrario a los intereses genéticos se vea compensada por los potenciales beneficios que le otorga.

La transferencia de información cultural, al posibilitar la trasmisión de los rasgos adquiridos durante la vida del individuo a un número potencialmente elevado de receptores, permite también que la adaptación humana a entornos novedosos o cambiantes sea mucho más rápida que por medio de mecanismos exclusivamente genéticos. Según las condiciones del entorno, la rapidez en la transmisión de información adaptativa puede suponer una ventaja (Richerson y Boyd, 2005), lo que convierte a la transmisión cultural en un mecanismo muy ventajoso desde un punto de vista evolutivo. Cuando el entorno cambia con facilidad, disponer de un mecanismo de adaptación cultural permite que las innovaciones conductuales se extiendan dentro de las poblaciones con un menor retardo adaptativo. Los comportamientos favorables pueden difundirse rápidamente por vía cultural hasta otros miembros de la población, quienes pueden evitar así los costes en tiempo y esfuerzo que requerirían los intentos individuales por alcanzar este mismo comportamiento, lo que

en determinadas condiciones del entorno se traduce en una adaptación mucho más eficiente.

De esta forma, siguiendo de nuevo a Boyd y Richerson (1985), podemos distinguir dos maneras en que la transmisión genética puede resultar beneficiada. Por un lado, la asimetría entre los dos sistemas puede ser ventajosa si las características sociales y económicas del grupo en el que vive un individuo disminuyen las oportunidades de tomar a sus padres biológicos como modelos de comportamiento. Esto ocurre, por ejemplo, en sociedades donde existen grupos especializados en el comercio a larga distancia o en sociedades pastoriles, en los que los padres pasan normalmente largas temporadas fuera del hogar familiar. La capacidad de adoptar a otros individuos como modelos de comportamiento puede entonces compensar las carencias en la transmisión vertical.

En segundo lugar, existe otra razón mucho más simple por la que la transmisión cultural es ventajosa: aumentar el número de “padres” culturales proporciona información acerca de cómo están distribuidas las variantes dentro de la población, e incrementa a su vez la probabilidad de que el individuo o individuos elegidos como modelo sean los que poseen el rasgo más favorable.



## Cultura acumulativa

En nuestra especie, los individuos adquieren un gran número de rasgos conductuales aprendiendo de los demás miembros del grupo, en un proceso *intra* e *inter*generacional que conduce a la preservación de las innovaciones de tipo conductual y tecnológico. Estas innovaciones son normalmente incorporadas al repertorio existente, de tal manera que éste puede ir cambiando a lo largo de un gran número de generaciones, haciéndose cada vez más complejo, sofisticado o efectivo, en un proceso conocido como *evolución cultural acumulativa*.

La acumulación cultural permite a los grupos humanos generar y mantener comportamientos, conocimientos y artefactos que ningún individuo habría sido capaz de inventar por sí mismo. Algunas otras especies animales son también capaces de transmitir y manejar información social aunque, con la excepción de unos pocos casos, como el cuervo de Nueva Caledonia (*Corvus moneduloides*) (Kacelnik et al., 2006), la rata negra (*Rattus rattus*) (Richerson y Boyd 2005) y ciertos pájaros cantores (Catchpole y Slater 2008), no existen evidencias firmes de que el repertorio cultural de otras especies experimente un proceso acumulativo, aunque existe una fuerte controversia al respecto

(Bonduriansky 2012; Mesoudi 2015; Whiten 2017)<sup>3</sup>.

A diferencia de lo que ocurre con los humanos, la complejidad de los rasgos culturales en la mayoría de especies animales parece no superar lo que un individuo aislado puede llegar a conseguir por sus propios esfuerzos. Los artefactos y comportamientos complejos no experimentan una mejora acumulativa generación tras generación, y su complejidad suele estar limitada a lo que las capacidades cognitivas individuales de dichas especies pueden producir.

En las poblaciones homínidas, sin embargo, el desarrollo de las industrias líticas parece indicar que el proceso de acumulación cultural ha venido produciéndose, al menos, desde los últimos dos millones de años. La existencia de un sofisticado nivel de desarrollo acumulativo, a lo largo de tan elevado número de generaciones sucedidas en este lapso de tiempo, requiere entonces de la presencia de un mecanismo de transmisión lo suficientemente preciso

---

3 Ninguna de las especies no humanas en las que se ha confirmado la presencia de acumulación cultural pertenece, sorprendentemente, al orden de los primates, lo que pone de manifiesto que la presencia de transmisión e innovación cultural dentro de un grupo no conlleva necesariamente que ésta experimente un proceso acumulativo.

**Figura 2.** Como se aprecia en este trinquete de bronce procedente de China, el mecanismo retenedor impide que la rueda dentada gire en sentido inverso. De la misma manera, según Tomasello (1999), el aprendizaje imitativo permite retener los desarrollos culturales el tiempo suficiente como para poder ser modificados por las generaciones posteriores sin que se produzca un retroceso o pérdida de la complejidad cultural.



como para que tenga lugar la retención de los elementos culturales sin que estos se pierdan rápidamente.

Dicho mecanismo suele ser identificado con el aprendizaje imitativo. Tomasello (1999) propone que la capacidad de imitación, reforzada y potenciada por una inclinación natural a enseñar a los más jóvenes, permite que en el caso humano se genere lo que denomina como “efecto trinquete” (*ratchet effect*; Figura 2). Esto es, cuando la transmisión de las innovaciones culturales es llevada a cabo con un grado de fidelidad lo suficientemente alto, dichas innovaciones pueden ser conservadas con relativamente pocas alteraciones hasta el momento en que surgen otras nuevas, que son así incorporadas al

repertorio conductual previo. La imitación viene a servir entonces de mecanismo de retención, de igual manera que en un trinquete el retenedor de la rueda dentada impide que ésta gire en sentido inverso.

El carácter acumulativo de la cultura es lo que le permite convertirse verdaderamente en un segundo sistema de herencia. Los mecanismos de aprendizaje social, si logran transmitir con precisión los

*“El carácter acumulativo de la cultura es lo que le permite convertirse verdaderamente en un segundo sistema de herencia”*

comportamientos, técnicas o ideas existentes, hacen que estos pasen no sólo de unos individuos a otros sino también de una generación a otra, haciendo posible que esta generación “herede” un conjunto de comportamientos que, si son retenidos, pueden a su vez ser modificados y transferidos a la siguiente.

El hecho de que los rasgos de comportamiento sean transferidos por aprendizaje social y no de manera genética, junto con la acumulación gradual de modificaciones, hace que el repertorio cultural de una generación alcance a generaciones muy posteriores en el tiempo y convierte a la transmisión cultural en un sistema de conservación y transferencia de información adaptativa extremadamente valioso. La cultura permite así responder de forma rápida a las demandas del entorno sin que cada generación haya de partir de cero, aprovechando la experiencia y los esfuerzos de los miles de individuos que ya dedicaron tiempo y esfuerzo en resolver los problemas a los que se enfrentan los nuevos miembros de una población.

## Conclusión

Los modelos y herramientas empleados en la Teoría de la Herencia Dual han permitido una mejor comprensión de los

procesos evolutivos que intervinieron en la conformación de nuestra especie, desde una perspectiva complementaria a la que presentaban los enfoques estrictamente genéticos y a las concepciones de la transmisión cultural como una esfera humana alejada de cualquier influencia biológica. Estos estudios han evidenciado que para obtener una comprensión integral de la dinámica de la cultura humana es necesario tener presente sus conexiones con el desarrollo evolutivo de nuestra especie. El hecho de que los humanos hayamos conseguido sobrevivir y asentarnos en una amplísima diversidad de entornos ecológicos es difícilmente explicable sin aludir a la existencia de un mecanismo de transferencia de información adaptativa entre individuos mucho más rápido y eficaz que la transmisión genética. De esta manera, la necesidad de manejar y transmitir información social referente al entorno y a las maneras de sobrevivir en él ha sido respondida por el sistema de herencia genético potenciando las estructuras cognitivas encargadas del aprendizaje y el manejo de información social. Cuando la transmisión de información social puede realizarse con fidelidad es posible acumularla durante generaciones, lo que evita a los individuos tener que partir de cero frente a cada dificultad ecológica, disponiendo así de la experiencia acumulada en el pasado por los esfuerzos de quienes ya se enfrentaron a ellas.

## Referencias

- Bonduriansky, R. 2012. Rethinking heredity again. *Trends in Ecology & Evolution*, 27: 330-336.
- Boyd, R. y Richerson, P.J. 1985. *Culture and the evolutionary process*. Chicago, IL: University of Chicago Press.
- Catchpole, C.K. y Slater, P.J.B. 2008. *Bird song: Biological themes and variations (2nd ed.)*. Cambridge, MA: Cambridge University Press.
- Cavalli-Sforza, L.L. y Feldman, M.W. 1981. *Cultural transmission and evolution*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Durham, W.H. 1991. *Coevolution: Genes, Culture and Human Diversity*. Stanford, CA: Stanford University Press.
- Kacelnik, A., Chappell, J., Kenward, B. y Weir, A. 2006. Cognitive Adaptations for Tool Related Behavior in New Caledonian Crows. En Wasserman, E.A. y Zentall, T.R., *Comparative Cognition: Experimental Explorations of Animal Intelligence*. New York, NY: Oxford University Press.
- Laland, K., Uller, T., Feldman, M., Sterelny, K., Müller, G., Moczek, A., Jablonka, E., y Odling-Smee, J. 2015. The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282: 20151019.
- Lumsden, C.J. y Wilson, E.O. 1981. *Genes, Mind and Culture: The Coevolutionary Process*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Mesoudi, A. 2015. Cultural evolution: a review of theory, findings and controversies. *Evolutionary Biology*, 43: 481-497.
- Richerson, P.J. y Boyd, R. 2005. *Not by genes alone: how culture transformed human evolution*. Chicago, IL: University of Chicago Press.
- Tomasello, M. 1999. *The Cultural Origins of Human Cognition*. Cambridge, MA: Cambridge University Press.
- Whiten, A. 2017. A second inheritance system: the extension of biology through culture. *Interface Focus*, 7: 20160142.
- Whiten, A. 2021. The burgeoning reach of animal culture. *Science*, 372(6537): eabe6514.
- Wilson, E. O. 1975. *Sociobiology*. Cambridge, MA: The Belknap Press of Harvard University Press.

# Ética y moral: una perspectiva evolutiva

*Bernabé Robles del Olmo, Neurólogo y Profesor Bioética y Neurología (Departamento de Ciencias Experimentales y Metodológicas, Universitat de Vic). Servicio de Neurología Hospital General Sant Boi (Parc Sanitari Sant Joan de Déu) [bernabe.robles@sjd.es](mailto:bernabe.robles@sjd.es)*

*Pau Valls Murtra, Filósofo. Fundación Víctor Grífols i Lucas [pauvallsm@gmail.com](mailto:pauvallsm@gmail.com)*

¿Puede la teoría evolutiva decirnos lo que es correcto hacer o no hacer en cada situación? Parece difícil negar que existe una íntima conexión entre nuestros cerebros y nuestras conductas, y también una peculiar relación entre nuestros cerebros y nosotros mismos. En los últimos 20 años, la posibilidad que se ha abierto de estudiar funciones cerebrales “in vivo”, mediante resonancia funcional o estudios neurofisiológicos, ha hecho reparar a neurocientíficos y filósofos en que muy a menudo se interrogan por las mismas cosas: la consciencia, el yo, el pensamiento, las decisiones, la voluntad o la moral. Se han producido, con mayor o menor atino, diferentes intentos de compartir experimen-

tos y reflexiones entre ambas disciplinas. La nueva neurociencia postula que todas las funciones superiores son productos cerebrales y, por ende, productos evolutivos aparecidos por selección natural.

El aluvión reciente de pruebas neurocientíficas sobre conducta social y, pretendidamente, sobre aspectos de la moral, hace imprescindible un abordaje desde la filosofía de la ciencia para conseguir una honesta aplicación del método científico, respetando la falsación de hipótesis y sin olvidar las fronteras de la lógica. Los datos científicos son aproximaciones perceptivas a la realidad desde un punto de vista concreto y con un mé-

todo de observación concreto, siempre limitado. La verdad es a la ciencia lo que la corrección es a la ética, aspiraciones racionales que se desarrollan en el contexto de una comunidad deliberativa.

Nos proponemos abordar en el presente artículo qué participación pueden haber tenido los mecanismos de la evolución biológica de las especies en diferentes aspectos relacionados con la ética y la moral, abordados tradicionalmente desde la óptica de las humanidades. Para hacer esto es muy relevante establecer unas precisiones terminológicas iniciales desde la filosofía. El primer paso para todo abordaje científico es definir de forma precisa el objeto de estudio.

## Ética y moral

Generalmente, cuando se habla de los conceptos «ética» y «moral» desde disciplinas científicas, se acostumbra a usarlos dando por sentado que son ya sobradamente conocidos por el lector y se obvia entrar a definirlos. Si bien es cierto que ambos conceptos son etimológicamente análogos y se pueden utilizar cotidianamente de forma indistinta—por ejemplo «hay que tener moral para aguantar esto» o «su comportamiento denota una completa falta de ética»—, es a la hora

*“El concepto «ética» se explica en relación al concepto «moral», y los dos tienen que ver con guiar la conducta humana”*

de profundizar en su significado que empezamos a apreciar las diferencias. En contextos académicos existe un consenso generalizado sobre la necesidad de comprender que nos estamos refiriendo a dos términos distintos (Ricoeur, 2008) y, dado el objetivo de este artículo, creemos conveniente remarcar esta distinción.

El concepto «ética» se explica en relación al concepto «moral», y los dos tienen que ver con guiar la conducta humana. Por un lado, la moral es un conjunto de valores, criterios y reglas para evaluar la corrección de las conductas, es decir, juzgar si son «buenas» o «malas». Estos principios son especialmente sensibles al contexto y, por lo tanto, evolucionan y caducan con facilidad, diríamos que la moral está viva. La cuestión a la que debe hacer frente la moral es «¿qué debo hacer?». Por otro lado, la ética alude a la reflexión filosófica (crítico-racional) sobre la moral, de modo que la moral es el objeto de dicha reflexión. La cuestión que se plantea la ética es «¿por qué debo hacerlo?», buscando ofrecer argumentos —ra-

zones— a favor y en contra de los distintos criterios, normas y principios morales. En este sentido, podemos entender la conocida distinción entre la moral «vivida» y la ética «pensada» (López Aranguren, 1994). Así, mientras que la moral evalúa la conducta humana, la ética evalúa morales, es la filosofía de la moral. Es decir, la reflexión crítico-racional sobre las morales (la ética) no es lo mismo que dichas morales.

Esta distinción es la responsable de que hablemos de Comités de Ética, en vez de Comités de Moral, ya que en dichos comités no se discute solamente sobre «qué se debe hacer» (¿Qué principio priorizar?, por ejemplo), sino que también se delibera sobre «por qué se debe hacer o no» (¿Por qué priorizar este principio frente a otro?, por ejemplo). De igual forma, en ámbitos académicos nos referimos a las asignaturas o los libros de ética, y no de moral, porque no pretenden abordar las distintas formas de moralidad —costumbres, doctrinas morales o formas de vida—, sino de la reflexión filosófica alrededor del fenómeno moral. Seguramente también sería preciso que se tuviera en mente esta distinción cuando mencionamos los «Códigos éticos», que muchas empresas hacen públicos, ya que

*“El ser humano dispone de una estructura moral de pensamiento para poder gestionar la duda, a la que no puede renunciar”*

en verdad no son otra cosa que un conjunto de normas morales —que bien podrían ser sometidas a un examen filosófico-ético—, pero nunca podremos decir que se tratan de normas éticas.

La insistente tendencia de la neurociencia a fundamentar valores a la luz —o a la sombra— de diferentes hallazgos con tecnologías de imagen cerebral (conocida como «neurociencia de la ética»), incurre en una contradicción lógica fundamental.

Siendo muy optimistas, dichos estudios nos podrían explicar minuciosamente los mecanismos de nuestro comportamiento y, en el mejor de los casos, orientar respuestas a la pregunta de la moral «¿qué

debo hacer?». Pero en ningún caso podrían afrontar la pregunta ética «¿por qué debo hacerlo?». Las respuestas a esta pregunta —respuestas en plural, en tanto que no existe una única respuesta válida— no son uniformes ni invariables, ni tampoco existe modo alguno de revelarlas en una fotografía o en un soporte magnético.

El ser humano dispone de una estructura moral de pensamiento para poder gestionar la duda, a la que no puede renunciar. Eso no implica necesariamente

*“En los primates se inicia, por razones todavía no bien concretadas, la llamada telencefalización, mucho más evidente en los humanos”*

una «ley moral» preexistente e inquebrantable. Nos alivia pensar que tanto el bien como el mal están completamente predefinidos, pero lo que ocurre es que probablemente somos menos reticentes a aceptar valores o criterios de conducta en función de si responden, o han respondido, a necesidades adaptativas universales.

### **Filogenia de la consciencia: una membrana celular especializada**

Los seres unicelulares no tienen oportunidad para la ética, pero la esencia funcional de lo que representa el sistema nervioso ya está en ellos (Robles, 2017). Su «sistema de relación» es la membrana celular, que asume el «diálogo» con el medio externo, aunque se trate de una relación automatizada y predecible, sin apenas grados de libertad. En este estadio no existe prácticamente nada entre estímulo y respuesta.

El desarrollo filogenético provocó la especialización tisular apareciendo órganos y sistemas. Cuando los seres tienen

más de una célula y crecen en volumen, se hace necesario que algunas de ellas se especialicen en esas funciones de relación que asumía la membrana. El primer remedo de sistema nervioso se parecería mucho al conocido reflejo rotuliano: dos neuronas, una aferente que informa y otra eferente que reacciona. Cuando aparece la capacidad de desplazarse por el medio —especialmente en los vertebrados— resulta vital anticipar obstáculos, y entonces ya no hablamos de una sola sinapsis. Aparecen las interneuronas, que modulan la información recibida y la respuesta emitida en función de muchos más datos y variables. Esta proliferación progresiva de conexiones se interpone entre las primitivas neuronas aferente y eferente, constituyendo lo que conocemos como sistema nervioso central. Así pasamos del cerebro reptiliano con respuestas casi-automáticas, pero que va adquiriendo «consciencia del espacio», al «cerebro emocional» de los mamíferos, que articula respuestas rápidas para adaptarse a estímulos y amenazas del medio. Aparece entonces el «estrés neural», más allá del estrés puramente metabólico celular, así como la «consciencia de lo otro».



En los primates se inicia, por razones todavía no bien concretadas, la llamada telencefalización, mucho más evidente en los humanos. El encéfalo crece de forma exuberante hacia delante, adoptando los ojos una posición más frontal y, también, más elevada gracias a la bipedestación. Ello libera las manos para interactuar con los elementos de la naturaleza y transformarlos. Además, la nueva perspectiva visual ofrece más oportunidades de supervisión, control y anticipación.

De hecho, las interneuronas humanas son infinitamente más abundantes que las neuronas meramente aferentes o eferentes. Cada sinapsis es una oportunidad de modulación en una galaxia de neuronas (unas 20 000 conexiones por neurona, es decir, unos 100 billones de sinapsis; (Zimmer, 2011). A nivel probabilístico, las combinaciones de respuestas y las posibilidades de modulación son casi ilimitadas y extremadamente difíciles de abarcar o programar con el conocimiento y la tecnología actuales —es una de las aspiraciones de la bioinformática. Su funcionamiento conjunto permite la creación de interpre-

taciones y de estímulos internos intracerebrales. Algunos autores interpretan esto como libertad, otros como determinación (Greene & Cohen, 2004). El cerebro humano procesa información ingente de forma reverberante, siendo capaz de generar «realidades mentales» no ligadas necesariamente a los estímulos externos. Es el comienzo de la imaginación, las artes, las vivencias espirituales, la razón, la lógica, y las preguntas no resueltas.

Justamente, el «diálogo» en los humanos ya no se establece únicamente con el exterior. Existe un «diálogo interior» que genera la autoconsciencia y la duda, apareciendo la deliberación. Los sistemas nerviosos complejos son anticipatorios, versátiles y adaptativos. Y mezclando los conceptos que han ido apareciendo en este viaje: duda, deliberación, responsabilidad y grados de libertad, tenemos las bases de la inquietud ética.

La mente humana ya no es únicamente reactiva, como la membrana celular, sino proactiva. Los *Homo sapiens* no precisan experimentar un daño o una amenaza para adaptarse. Puede reaccionar anticipadamente, sin la necesidad de modificar su cuerpo ni de esperar los tiempos genéticos, o epigenéticos. El humano se proyecta hacia el medio, pero también tiene «consciencia de ser en el tiempo». Es lo que el físico teórico Michiu Kaku

*“El «diálogo» en los humanos  
ya no se establece únicamente  
con el exterior”*

(2017) propone como definición de autoconsciencia: «la capacidad de mirarse a sí mismo y mirar al exterior (espacio y tiempo) conociendo y transformando el entorno en el tiempo». De hecho, el humano adapta el medio a él, un medio que incluye ahora al resto de sapiens, y a la cultura. Podríamos decir que, en cierta forma, nuestra especie se convierte en agente, ya no solo objeto, de las reglas de selección evolutiva.

Sin embargo, nunca debemos olvidar que entorno y tecnología también transforman la propia consciencia, y el propio cuerpo. Los humanos no tienen más remedio que seguir adaptándose a un medio complejo, aunque éste haya sido transformado por ellos mismos. Algunos autores han propuesto incluso que no se puede descartar que la intuición o percepción del «yo» individual no sea más que una ilusión neural seleccionada evolutivamente por sus ventajas adaptativas con relación a la supervivencia (Hood, 2012).

Al mismo tiempo, vivimos interconectados a otras mentes, y sabemos reconocerlas. Tenemos sistemas neuronales complejos dedicados a ello, como el de las «neuronas espejo» (Rizzolatti, 2005). Esta facultad es una oportunidad de adaptación, pero también de manipulación. Buena parte de las técnicas publicitarias se

basan en esta característica humana, por otro lado, vital para el aprendizaje, la comunicación y el éxito adaptativo. Las tecnologías de la información y comunicación conforman ya una especie de «consciencia abierta» modelada por un océano de mensajes que fluyen casi obscenamente. Se genera así una «mente global» en red. Vladimir Verdnasky (1945), mucho antes de la revolución tecnológica, ya propuso el término «noosfera» como evolución de la geosfera y de la biosfera, constituida por nuestras «consciencias expandidas».

### **Ética y Etología evolutiva: ¿Son meros autómatas el resto de los animales?**

Ética y etología son, también, vocablos similares, pero hacen referencia a conceptos diferentes. La conducta humana es la que es, no necesariamente la que debería ser. De lo primero se encarga la etología, y de esto último la ética. La moral se encuentra entre ambas disciplinas. En la encrucijada entre autoconsciencia y poder sobre el medio emerge la responsabilidad y la duda: el terreno de la ética, que pone en cuestión hábitos y criterios de conducta.

Parecería que no deberíamos hablar de etología (el estudio de la conducta animal) cuando nos referimos a los *Homo sa-*

*“Nuestro sentido de la realidad se inicia y depende de nuestro sistema sensitivo-motor, así como de estructuras cerebrales, moduladas tanto por la evolución biológica como por la experiencia”*

piens. Tradicionalmente se nos consideró «especiales» por ser racionales, amparados en una concepción cartesiana dualista (cuerpo y razón), aunque esto ha sido ampliamente criticado proponiendo que no existe una facultad racional autónoma separada e independiente de las capacidades corporales (Lakoff & Johnson, 1999). Nuestro sentido de la realidad se inicia y depende de nuestro sistema sensitivo-motor, así como de estructuras cerebrales, moduladas tanto por la evolución biológica como por la experiencia. Por tanto, proponer una separación categorial entre los conceptos de ser humano y animal es, cuando menos, miope.

Otras muchas facultades han sido aducidas para «segregar» nuestra especie del resto de animales: la autoconsciencia, el lenguaje, la tecnología, el libre albedrío, la capacidad para anticipar y, finalmente, nuestra «agencia moral». Pero ninguna de ellas

marca una frontera nítida. Estas facultades van apareciendo en la filogenia de manera progresiva y no son totalmente exclusivas de los humanos. Hemos aprendido que los animales pueden tener lenguaje, aunque no sepamos entenderlo, o que algunos de ellos (primates, cetáceos, algunos córvidos) pueden reconocerse como individuos con relación al entorno, interaccionando con una marcha sobre su cuerpo al mirarse en un espejo (test de Gallup; Delfour & Marten, 2001). En resumen, no somos de verdad tan especiales como para «abstraernos» de la evolución de las especies.

Ya desde Darwin, muchos autores han encontrado destellos de conducta «moral» en los animales, aunque no podemos descartar que se trate simplemente de nuestra lectura de sus comportamientos sociales adaptativos (Krebs, 2011). ¿Por qué no extender también esta explicación a los *Homo sapiens*? Igual sólo tenemos conducta social adaptativa, y todo aquello a lo que llamamos «moralidad» sea simplemente que le echamos mucha imaginación, y que adolecemos de un «prejuicio de especie», también ventajoso para la supervivencia.

*“No somos de verdad tan especiales como para «abstraernos» de la evolución de las especies”*

Ahora bien, resulta más difícil de discernir si algún otro animal presenta duda consciente. El ser humano está condenado a la incertidumbre por su inédita—casi obsesiva— capacidad de proyectarse en el tiempo y formular preguntas, que supera ampliamente su capacidad para encontrar respuestas adecuadas, es decir, un desbalance entre curiosidad y sabiduría. La ética nace de esa inquietud autorreflexiva, anticipativa, autoconsciente y responsable.

Sin apartarse de la teoría evolutiva se puede explicar cómo y porqué algunos organismos cooperan y desarrollan conductas que podríamos leer, en algún grado, como «morales» o «altruistas». La teoría darwinista aplicada a la conducta animal, mejorada con los conocimientos que vamos acumulando del diálogo constante entre la expresión génica y el entorno (epigenética), puede ser de mucha ayuda para entender cómo se comportan los *Homo sapiens*, pero es poco probable que nos diga nunca cómo debemos comportarnos.

*“Nuestros antecesores directos optaron por la empatía como lubricante social, y ahí radicó su éxito adaptativo”*

## **Ética, Antropología y Evolución: Cooperación y limitación de recursos**

Tanto la antropología como la biología evolutiva mantienen que el «sentido» evolutivo de lo que llamamos moralidad sería promover una cooperación mantenida que garantice la cohesión grupal (Bailey & Geary, 2009). Las teorías más aceptadas sostienen que hace unos 6 millones de años, cambios climáticos en África redujeron la extensión de las selvas y provocaron una limitación de recursos que impulsó a los homínidos a bajar de los árboles. Ante esta situación hostil existían dos vías de respuesta: la agresividad y la empatía. Nuestros primos, los chimpancés, etológicamente beligerantes y agresivos, no evolucionaron de forma acelerada. Sin embargo, nuestros antecesores directos optaron por la empatía como lubricante social, y ahí radicó su éxito adaptativo, al fructificar la cooperación y el aprendizaje, que optimizaban la adquisición y explotación de recursos. Dichas conductas trajeron aparejadas normas, renuncias, organización y necesidad de comunicación compleja. La interacción social y el lenguaje desligaron el aprendizaje de la experiencia directa. Los humanos podían aprender a reaccionar ante situaciones que no habían vivido «en directo», con el consiguiente efecto multiplicador del conocimiento adaptativo.

Desde una perspectiva darwinista, la vulnerabilidad del ser humano y la limitación de recursos naturales favorecieron la selección de conductas empáticas, seguramente mal llamadas «altruistas»; es decir, aquellas que beneficiaban al resto de sujetos del grupo, precisamente porque el grupo aportaba un valor para la supervivencia de la comunidad, mayor a la suma del valor de los individuos. Al contrario, se penalizaron, reprimieron o reprobaron las conductas que fueran en contra del colectivo. Este hecho está en el origen de que existan conductas reprobadas de forma universal en prácticamente todos los grupos sociales de la especie a lo largo de su historia: no compartir alimentos o agua; no proteger las crías, no cuidar a los enfermos, hacer trampas, traicionar, no colaborar en la defensa del grupo, mentir, abusar de los débiles, no respetar a los ancianos, etc. Hauser defendió la existencia de esta «moral universal», basándose en los resultados de su proyecto «Moral Sense Test» (Hauser, 2007) en el que las respuestas a situaciones hipotéticas de conflicto moral o social eran altamente uniformes en diferentes grupos. Además, constató que a la gente le costaba razonar sus respuestas de forma lógica o racional, proponiendo la existencia de una «intuición moral» universal.

En este análisis, una primera dificultad conceptual ya radica en distinguir conducta social y conducta moral. En el plano social, un acto aparentemente desinteresado acaba siendo una inversión para afrontar futuros problemas y/o vulnerabilidades individuales. Este pacto no escrito es el fundamento de toda sociedad. «Hoy tengo un esguince y no cazaré mamut, pero comeré mamut. Y de aquí a dos semanas cazaré mamut para que coma otro lesionado como yo ahora». No es más que la «regla de oro»: hoy por ti y mañana por mí.

Muchos expertos están de acuerdo en que casi todos los mamíferos sociales presentan este «altruismo recíproco». Sin embargo, ha sido más debatido el concepto de «altruismo genuino», otra vez, como algo exclusivo de los humanos (Collins, 2007). Ahora bien, el altruismo —para ser genuino— implicaría darse uno mismo realmente a los demás sin tener ningún interés personal en absoluto. ¿Podemos estar seguros de que los grandes altruistas, los héroes o los filántropos no obtienen beneficios más o menos aparentes de sus conductas benevolentes para con los demás? Lo que puede parecer altruismo genuino podría ocurrir simplemente porque estamos «ca-

*“Casi todos los mamíferos sociales presentan este  
«altruismo recíproco»”*

bleados» para desarrollar estas respuestas. Soportamos muy mal el sufrimiento ajeno (nos conmueve) o, cuando menos, tenemos remordimientos si no intentamos mitigarlo. Tenemos sistemas neuronales dedicados específicamente a la empatía (por ejemplo, el sistema de neuronas espejo), tanto al componente emocional como al componente racional de la misma. El «altruista genuino», conceptualiza al grupo como una parte de sí mismo, difuminando sus límites e intereses individuales en nombre de un «bien mayor».

Los actos llamados «morales» estarían basados, desde la óptica de la psicología evolutiva, en lo que llamamos «sentimientos morales complejos», constituidos alrededor de una mezcla de procesos racionales y emocionales (motivaciones) orientados a favorecer la eficiencia de la convivencia grupal. Podemos distinguir dos ejes:

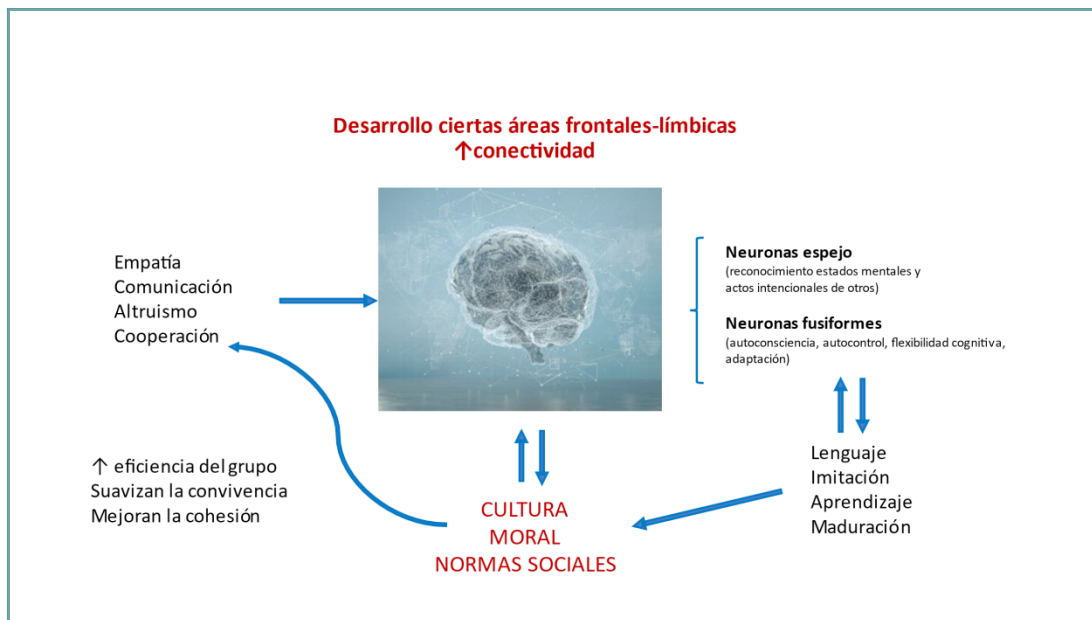
- Motivación positiva: Orgullo / gratitud (adhesión-atracción-afiliación), ligadas a cooperación, reciprocidad y cuidado.
- Motivación negativa: Culpa o vergüenza / indignación (rechazo-aversión), ligadas a castigo, exclusión del grupo y/o prejuicio.

Es decir, la cooperación parece una conducta natural, compatible con la

teoría de la evolución, seleccionada por las ventajas adaptativas que aporta. No precisaría una impronta sobrenatural, como propone incluso el director del Proyecto Genoma Humano (Collins, 2007), ni una autofundamentación racional para explicarla. Podríamos decir que un sistema mental de aprobación y rechazo («moral») resultó útil a la supervivencia de la especie, y por este camino se incrustó como premisa inherente en la naturaleza biológica del hombre. Tenemos pues una «estructura moral» de la mente.

No obstante, la complejidad evolutiva, tanto biológica como cultural, de la especie humana, integró y remodeló ambos ejes, apareciendo sentimientos y abstracciones más complejos (empatía, altruismo, rechazo moral, generosidad, solidaridad, etc.). Cooperación y ayuda pueden coexistir con castigo o agresión, hacia otros grupos de humanos o incluso hacia individuos del mismo clan que no respetan los valores aceptados (abstracciones del «bien» compartido).

Se ha propuesto un modelo de «adhesión extendida» (Moll, De Oliveira-Souza, & Zahn, 2008) en el origen de lo que conocemos como moralidad. La adhesión hacia otros humanos podría extenderse, mediante la capacidad de abstracción, a objetos inanimados que relacionamos con



**Figura 1:** Interacciones biológicas, culturales y sociales en la evolución del cerebro humano.  
Fuente: elaboración propia.

ellos y, evolucionando cerebro y cultura, también hacia ideas abstractas, símbolos y/o relatos. Se ponían en contacto motivaciones primitivas y cultura, generando «elementos morales» como las virtudes o los valores.

Pero no debemos confundir el plano ético con el evolutivo. Superficialmente, se podría llegar a interpretar que la evolución es un camino a la perfección, por lo que alguno asumiría que también es un «camino moral». La evolución es adaptación, no tiene otro fin, y puede producir resultados no siempre perfectos o estra-

tégicos. No hay un «finalismo evolutivo» demostrado, aunque algunos lo han aprovechado para fundamentar lecturas sociopolíticas amparadas en el concepto «darwinismo social» pertrechadas en la «ley del más fuerte». Estas lecturas darían sustento a la competitividad consustancial, a los sistemas capitalistas y ultraliberales. «El crecimiento de un gran negocio es meramente la supervivencia del más apto» decía J. D. Rockefeller (Hofstadter, 1944). De hecho, estirando las analogías entre teoría evolutiva y sociopolítica se podría relacionar «selección natural» con discriminación, «adaptación» con biopo-

der y «supervivencia del más apto» con la competitividad destructiva (curiosamente, también llamada «salvaje»). Pero adaptarse no es necesariamente mejorar ni triunfar, sobre todo si lo vemos desde un punto de vista global de la biosfera. De hecho, definir «mejora» ya se enfrenta a severas dificultades epistemológicas, porque no es más que un juicio de valor.

Estos conceptos tampoco deben retrotraernos a una visión individualista de la biología evolutiva. El mismo Richard Dawkins reconoce que «El gen egoísta» (Dawkins, 2000) no fue quizá el título más afortunado para su *best-seller* de 1972. Los genes no son ególatras, ni siquiera metafóricamente, dado que la cadena de ADN es compartida. Cuando se habla del «criterio de perpetuación de la cadena de ADN» no nos referimos a un solo individuo. Y por eso observamos criterios de sacrificio por el otro en nombre del «bien común», que no sería más que la cadena de ADN que permita adaptarse mejor al medio. Sin ir más lejos, la exaptación, el verdadero «reciclaje evolutivo», puede haber tenido una relevancia importante en el desarrollo de la especie humana. Se pueden seleccionar o «reutilizar» rasgos o conductas desfavorables a nivel individual, pero beneficiosos para el clan, simulando un «altruismo genuino», cuando realmente se trata de selección con criterios de clan, o de grupo. Además, cuando el «medio» es la sociedad

*“Un cúmulo de conductas adaptativas podría ser la base de aquello que denominamos «conducta moral»”*

y la cultura, los criterios de grupo pesan a la hora de priorizar los caracteres adaptativos, admitiéndose «sacrificios» individuales si ello conduce a que el entramado social tenga éxito.

Recapitulando, podríamos decir que un cúmulo de conductas adaptativas podría ser la base de aquello que denominamos «conducta moral», aunque con el desarrollo de otras estructuras neurales evolutivas hemos sublimado instintos en principios y hemos generado una inquietud reflexiva que vivimos como propia y autónoma. Los humanos crean otro medio —el cultural— inicialmente para controlar el medio «natural», pero no por ello dejan de tener que adaptarse a este nuevo medio que nace de su actividad mental proyectada, dentro y fuera del cerebro. Debemos reparar en que, a menudo, la reflexión ética conduce hacia decisiones muy alejadas de los propios impulsos o inclinaciones innatas. Entendemos cada vez más las razones evolutivas de nuestras conductas e impulsos, aunque, desde la reflexión ética, podemos juzgarlos —en ocasiones— como inadecuadas, y, por tanto, tomar la decisión



consciente de no seguirlas. Por supuesto, esta capacidad deliberativa pretendidamente «especial» es también un producto evolutivo, pero dicha deliberación vive más allá de cada organismo individual, porque se construye con el diálogo entre mentes, y entre dichas mentes y el entorno (físico y/o cultural).

No conocemos el mecanismo exacto por el cual las personas interactúan bidireccionalmente con el entorno. Este es el punto de convergencia entre los focos de la antropología, la biología evolutiva y la neurociencia (Northoff, 2010). De las observaciones empíricas y experimentales se desprende que la separación entre naturaleza y cultura es más artificiosa de lo que parece. El cerebro mismo desafía esta dicotomía, puesto que la actividad neural no puede ser clasificada ni como meramente natural ni como puramente cultural. Está colocado, con la primitiva membrana unicelular, en la encrucijada entre el organismo y el mundo, permitiéndonos constituir y mantener la propia biología, pero también la propia identidad y los diferentes entornos humanos que estudia la antropología (evolutivo, sociocultural, lingüístico, histórico, etc). La llamada neuroantropología evolutiva nos transporta desde nuestros orígenes biológicos hasta las fronteras de la inteligencia artificial y el posthumanismo.

## **Principios morales, responsabilidad e instintos biológicos.**

Se estima que la reflexión sobre la moral —es decir, la ética— se inauguró propiamente hacia el siglo V a.C. con los diálogos de Platón protagonizados por los sofistas. Desde aquel entonces se han ido proponiendo distintas motivaciones que justifiquen los comportamientos morales: ayudar a los demás, un mínimo sentido del bien y el mal, evitar causar daño a los demás, un sentido básico —o primitivo— de justicia, etc. Tradicionalmente, podemos distinguir tres grandes perspectivas sobre las cuales se orienta la reflexión ética: a partir de principios (ética deontológica), de consecuencias (éticas teleológicas) o de las virtudes (ética de la virtud). Ahora bien, ¿significa esto que el cerebro humano viene «equipado de serie» con una brújula moral más o menos calibrada, o que son únicamente nuestras experiencias las que van esculpiendo dichas inclinaciones morales?

Para diversos autores, los principios éticos y morales tienen su origen en la educación y la influencia de nuestros contextos sociales. El filósofo escocés David Hume, anticipó en su momento que los comportamientos morales tienen como base las propias emociones. Y otros, como Kant, han defendido que se desprenden de la

razón pura. No son pocos los autores que ofrecen una explicación evolutiva, visualizándolos como instintos biológicamente estratégicos sublimados en el diálogo filogenia-cultura, pero ligados profundamente a nuestra propia biología. Parece claro que nuestras intuiciones morales, aceptadas de forma prácticamente universal, evolucionaron a partir de reacciones emocionales que supusieron ventajas de supervivencia para la especie. Los descubrimientos neurocientíficos y antropológicos nos llevarían a pensar que los principios instrumentales que utilizamos en la deliberación bioética podrían estar basados en meros prejuicios derivados de instintos primitivos o de conductas seleccionadas de forma darwiniana. Es decir, los instintos animales adaptativos se convirtieron en normas —o incluso, creencias— mediante el pensamiento mítico y religioso, siendo interpretadas después como principios éticos por la evolución cultural.

En este contexto, las redes neuronales encargadas de la empatía (neuronas espejo) han invitado a hacer extrapolaciones rawlsianas (Pfaff, Kavaliers, & Choleris, 2008) que relacionan dichos mecanismos con el principio de justicia, relacionando la capacidad de ponerse en el lugar del otro con la solidaridad y las conductas redistributivas. No obstante, no todos los autores comparten esta relación postulada entre empatía y neuronas

espejo (Heyes, 2009). Del mismo modo que existen pruebas científicas que sugieren que estamos «programados» para la empatía, existen multitud de argumentos a favor de que lo estamos también para la autonomía (Casado & Moreno, 2008). Según nuestro planteamiento, si la empatía nos sitúa en buena posición para desarrollar una conducta social aceptable, es la autonomía el factor limitante que permite al individuo la reflexión ética que necesita, cuando menos, algún grado de libertad y responsabilidad.

Desde hace ya un tiempo, hay un sector de la neurociencia que aduce que realmente no tenemos libre albedrío, entendiendo que las decisiones que —nos parece que— tomamos en realidad están determinadas por nuestras funciones cerebrales. Tenemos ejemplos como el estudio de Libet (Libet, Wright, & Gleason, 1983) del que muchos concluyeron que el acto voluntario empieza de forma inconsciente en nuestro cerebro antes de que tengamos intención consciente de hacerlo. Si aceptamos que nuestra libertad es ilusoria, esto tiene consecuencias directas sobre nuestra concepción de la responsabilidad, esencial para emitir todo tipo de juicios morales. Esto significaría que nosotros no somos responsables de nuestros actos, sino que lo son nuestros cerebros. Además, debemos tener en cuenta que análisis posteriores del modelo de Libet

no comparten sus conclusiones (Braun, Wessler, & Friese, 2021) y que, afortunadamente para nuestra libertad, esta no es la opinión de todos los expertos. Gazzaniga (2006) asume que, aunque nuestro cerebro esté condicionado físicamente, la libertad de decisión no queda invalidada, ya que esta se genera en la interacción con otras personas en el contexto de una estructura social o de relación con el mundo en general. La responsabilidad es atribuible a las personas, no a los cerebros.

### *“Hay un modelado sociocultural a lo largo de la historia de la especie”*

#### **Reflexiones finales: responsabilidad humana y evolución.**

Por lo expuesto hasta aquí, parece evidente que ni la neurociencia ni la biología evolutiva pueden —por ellas mismas— fundamentar una teoría ética universal. En cambio, sí que pueden ayudar a comprender mejor el comportamiento humano, el funcionamiento de nuestro cerebro o las ventajas evolutivas de la moral. Con esto, se quiere poner de manifiesto que la ética se sitúa en una dimensión diferente

que el estudio de la conducta. En otras palabras, que la forma de comportarse que tienen las personas sea de esta o aquella forma no explica cómo deberían comportarse. Y esto no está reñido con que los conocimientos científicos sobre la conducta puedan ser de utilidad, al contrario: pueden ayudarnos a formular criterios morales. Igualmente, desde la perspectiva de la neurotecnología, los futuros avances nos permitirán saber aún más sobre la conducta humana, bastante sobre las conductas sociales, algo sobre conductas morales y prácticamente nada sobre ética.

El desarrollo tecnológico relacionado con la evolución biológica del cerebro genera un poder y una responsabilidad sobre el medio. Dicha potencialidad se extiende ya incluso a los mecanismos más íntimos de la evolución de las especies (edición génica y/o modulación epigenética), convirtiendo a los sapiens en agentes morales en el proceso evolutivo, sin que por ello hayan dejado de ser nunca objeto de dichos procesos. Somos un animal que contempla, y puede modificar a conciencia, los entresijos de su propia evolución biológica.

Así, podríamos sostener que la formulación de normas morales, leyes, sistemas de justicia y los principios en que se basan, tienen orígenes lejanos en instintos biológicos y en ciertas formas de emo-

ción, pero hay un modelado sociocultural a lo largo de la historia de la especie. El ser humano utiliza la razón, (que también es un producto evolutivo) para la ética sin olvidar que, en su origen y todavía en la actualidad de forma intensa,

es un animal emocional, y como tal se comporta. La razón sería a las emociones lo que una sinfonía es al sonido. La partitura sería el lenguaje, y continuamos sin saber quién es el director de orquesta. Si falta uno de los tres, no hay música.

## Bibliografía

- Bailey, D. H., & Geary, D. C. (2009). Hominid Brain Evolution Testing Climatic, Ecological, and Social Competition Models. *Humane Nature*, 20, 67–79.
- Braun, M. N., Wessler, J., & Friese, M. (2021). A meta-analysis of Libet-style experiments. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 128, 182–198.
- Casado, A., & Moreno, A. (2008). Wired for Autonomy. *The American Journal of Bioethics*, 8(5), 23–25.
- Collins, F. S. (2007). *The Language of God: a Scientist Presents Evidence for Belief*. New York: Free Press.
- Dawkins, R. (2000). *El gen egoísta* (2a). Barcelona: Salvat Editores.
- Delfour, F., & Marten, K. (2001). Mirror image processing in three marine mammal species: killer whales (*Orcinus orca*), false killer whales (*Pseudorca crassidens*) and California sea lions (*Zalophus californianus*). *Behavioural Processes*, 53(3), 181–190.
- Gazzaniga, M. S. (2006). *El cerebro ético*. Barcelona: Paidós.
- Greene, J., & Cohen, J. (2004). For the law, neuroscience changes nothing and everything. *Philosophical Transactions*, 359, 1775–1785.
- Hauser, M. D. (2007). *Moral minds: How Nature Designed Our Universal Sense of Right and Wrong*. New York: Harper Collins.
- Heyes, C. (2009). Where do mirror neurons come from? *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 34(4), 575–583.
- Hofstadter, R. (1944). *Social Darwinism in American Thought*. New York: University of Pennsylvania Press.
- Hood, B. M. (2012). *The self illusion : how the social brain creates identity*. Oxford: Oxford University Press.
- Kaku, M. (2017). *El futuro de nuestra mente : el reto científico para entender, mejorar y fortalecer nuestra mente* (1a). Barcelona: Debolsillo.
- Krebs, D. (2011). *The origins of morality : an evolutionary account*. Oxford: Oxford University Press.
- Lakoff, G., & Johnson, M. (1999). *Philosophy in the Flesh: The embodied mind and its challenge to Western thought*. Berkeley: Basic Books Press.

- Libet, B., Wright, E. W., & Gleason, C. A. (1983). Preparation-or intention-to-act, in relation to pre-event potentials recorded at the vertex. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 56, 367–372.
- López Aranguren, J. L. (1994). Ética. Obras completas, II. Barcelona: Trotta.
- Moll, J., De Oliveira-Souza, R., & Zahn, R. (2008). The Neural Basis of Moral Cognition. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1124(1), 161–180.
- Northoff, G. (2010). Humans, brains, and their environment: marriage between neuroscience and anthropology? *Neuron*, 65(6), 748–751.
- Pfaff, D. W., Kavaliers, M., & Choleris, E. (2008). Mechanisms Underlying an Ability to Behave Ethically. *The American Journal of Bioethics*, 8(5), 10–19.
- Ricoeur, P. (2008). Lo justo 2. Estudios, lecturas y ejercicios de ética aplicada (1st ed.). Madrid: Trotta.
- Rizzolatti, G. (2005). The mirror neuron system and its function in humans. *Anatomy and Embryology*, 210(5), 419–421.
- Robles, B. (2017). ¿Manipular la consciencia? Una perspectiva bioética. *Folia Humanística*, 7, 1–27.
- Vernadsky, V. (1945). The biosphere and the Noosphere. *American Scientist*, 33(1), 1–12.
- Zimmer, C. (2011). Cien billones de conexiones. *Investigación y Ciencia*, 414, 28–33.

# Cuando la estructura precede a la función: un mundo de exaptaciones

Manuel Piñero Hernández, exalumno del Máster en Genética y Evolución, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada, [manuelph96ph@gmail.com](mailto:manuelph96ph@gmail.com)

Estas son algunas de las cosas hechas por las moléculas en 4000 millones de años de evolución.

Carl Sagan, *Cosmos*.

En 1982, los paleontólogos Stephen Jay Gould y Elisabeth S. Vrba enriquecieron el pensamiento evolutivo gracias a la invención del término “exaptación”, enunciado por primera vez en el artículo *Exaptation—a missing term in the science of form* (Gould y Vrba, 1982). Estos autores habían apreciado una notable confusión en torno al concepto de adaptación, un proceso central en biología evolutiva. El término “adaptación” comprendía dos definiciones, basadas en criterios diferentes: 1) **el origen evolutivo**: carácter heredable — molecular, morfológico, etc.— moldeado por la selección natural, que en la actualidad cumple la misma función que en su

origen evolutivo; y 2) **la función actual**: carácter que en la actualidad aumenta la eficacia biológica<sup>1</sup> de un organismo, independientemente de su origen evolutivo. Además, este concepto suele representar tanto el proceso de adquisición de tal carácter como el carácter en sí.

---

1 La eficacia biológica o *fitness* es el número de descendientes producidos por un individuo en relación con los producidos por un individuo medio de la población. Esto implica que los individuos de la población que posean ciertos caracteres tendrían una mayor probabilidad de reproducirse y, por tanto, una mayor eficacia biológica. La selección natural actúa sobre los caracteres que influyen en la eficacia biológica.

De esta dualidad de significados surgían dos problemas principales. El primero constituía la gran dificultad para separar la función actual de un rasgo de su origen evolutivo (*historical genesis*, en el artículo original de Gould y Vrba). El segundo radicaba en obviar el hecho de que existen caracteres heredables no surgidos como productos de la selección natural. En consecuencia, no pueden ser calificados como adaptaciones. Sin embargo, muchos de ellos albergan la potencialidad de ser “cooptados” —reclutados— en el futuro por la selección natural, y pueden así acabar cumpliendo una función.

### (Ex)aptaciones

Los conceptos introducidos por Gould y Vrba enlazan la función actual con el origen evolutivo de un carácter, considerando ambos criterios para denominarlo de una u otra forma (Figura 1). De esta manera, definen una **adaptación** como un carácter que aumenta la eficacia biológica y ha sido moldeado por la selección natural dentro del mismo rol que cumple en la actualidad (definición 1 de adaptación). Por otra parte, una **exaptación es un carácter cooptado**, es decir, un carácter que aumenta la eficacia biológica, aunque en su origen no cumplía la misma función que en la actualidad (o no tenía función). Así, estos autores proponen llamar “**aptación**” a cualquier carácter que

en el presente aumente la eficacia biológica (previa definición 2 de adaptación). Todas las aptaciones de un individuo serían la suma de sus adaptaciones y de sus exaptaciones. En ocasiones, puede haber cierta dificultad para clasificar un carácter en un grupo u otro, sin embargo, generalmente es posible distinguir una adaptación de una exaptación (Brosius, 2019).

*“Definen una adaptación como un carácter que aumenta la eficacia biológica y ha sido moldeado por la selección natural dentro del mismo rol que cumple en la actualidad”*

Según el origen evolutivo de la exaptación, se distinguen dos tipos. Una **exaptación de tipo I** es la que ocurre cuando una adaptación es cooptada en la realización de una función nueva. Antes de Gould y Vrba este proceso era conocido como “preadaptación”, un término con un cariz teleológico (finalista) impropio de los argumentos evolutivos. Más adelante expondré la historia evolutiva de las plumas, un ejemplo clásico de este tipo de exaptación. Por otro lado, la fuente de una **exaptación de tipo II** es un carácter desprovisto de función conocida, el cual es cooptado. Gould y Vrba llaman a esos caracteres “**noaptaciones**” (véase más abajo).

*“Una exaptación de tipo I es la que ocurre cuando una adaptación es cooptada en la realización de una función nueva”*

Las **noaptaciones** son todos aquellos caracteres que no contribuyen de manera directa a la eficacia biológica. Pueden ser subproductos genómicos o morfológicos de adaptaciones, u otros caracteres neutros, que al surgir *de novo* pueden ser fijados en las poblaciones por un proceso de deriva genética<sup>2</sup> — especialmente común en las poblaciones pequeñas. Los elementos transponibles constituyen la mayoría de las veces secuencias genómicas neutras que se mantienen y expanden dentro del genoma no por procesos selectivos, sino

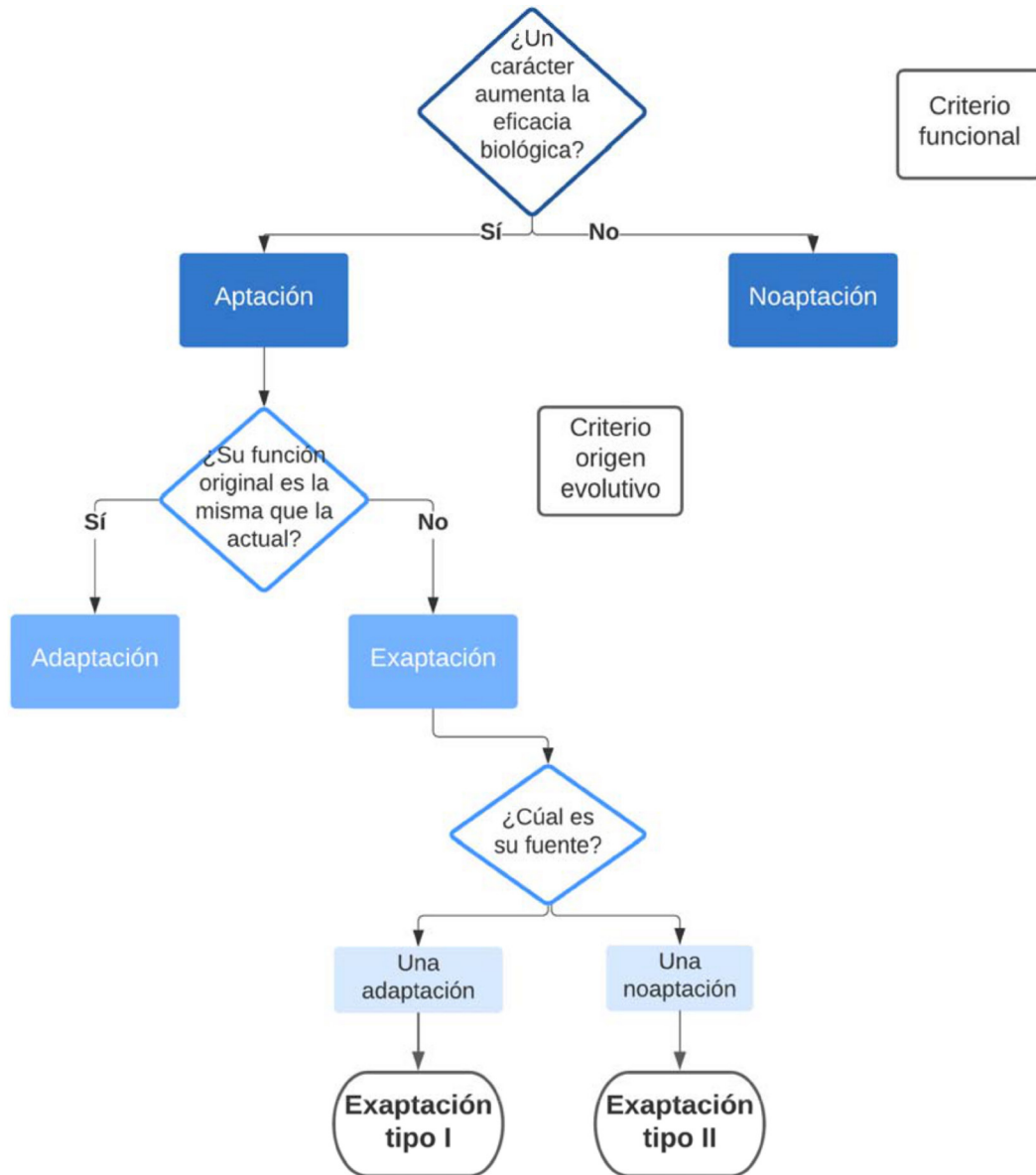
autorreplicativos. Sin embargo, estos caracteres tienen el potencial de ser cooptados, y son una fuente fundamental de novedad evolutiva.

Las próximas secciones relatan algunas historias que nos llegan desde diversas disciplinas de la biología evolutiva, como la paleontología y la genómica. En concreto, abordaremos el origen de las plumas y el potencial exaptativo de los elementos transponibles, dos temas esenciales en el artículo de Gould y Vrba. Hemos aprendido mucho en estos 40 años.

---

2 Las mutaciones neutras —aquellas que ni aumentan ni disminuyen la eficacia biológica— pueden fijarse en poblaciones finitas debido al efecto aleatorio de la finita muestra de gametos que pasa a la siguiente generación. Esta fuerza evolutiva aleatoria se denomina “deriva genética”. El resultado final es una reducción en la diversidad genética de estas poblaciones, pero, por otra parte, acentuaría el proceso de diferenciación entre poblaciones. Cabe destacar que alelos ligeramente deletéreos o beneficiosos (que disminuyen o aumentan la eficacia biológica, respectivamente) pueden escapar al efecto de la selección en poblaciones pequeñas, y acabar comportándose como alelos neutros cuyas frecuencias varían por un proceso de deriva genética (Fontdevila, 2011).





**Figura 1: Diagrama que clasifica un carácter atendiendo a los criterios de función y origen evolutivo.** Explicación en el texto.

## I Plumas de dinosaurio: antiguas y nuevas perspectivas

### La Biota de Jehol y el origen de las plumas

Las plumas representan, probablemente, el ejemplo más conocido de exaptación. El hallazgo del fósil de *Archaeopteryx* a finales del siglo XIX, con capacidad de vuelo limitada pero cubierto de plumas, abrió un apasionante debate sobre el origen de estas. Muchos autores defendían que las plumas surgieron en un ancestro de *Archaeopteryx*, no como una adaptación al vuelo, sino como aislantes frente al frío o el agua (Ostrom, 1976). Antes de Gould y Vrba las plumas se clasificaban como una preadaptación, un término que no convenía a la mayoría de biólogos evolutivos. Entender las plumas como una **exaptación —de tipo I—** al vuelo evita pensar en su evolución de una forma finalista.

Hace un cuarto de siglo se descubrió una espectacular serie de fósiles de terópodos con impresiones de lo que, para alegría de muchos, fueron identificadas como plumas (Ksepka, 2020). Estos animales pertenecen al Cretácico Inferior —hace entre 131 y 120 millones de años— y son integrantes de la denominada Biota de Jehol, en China. Tales hallazgos proporcionaron pruebas fehacientes de la estrecha relación entre los terópodos y las aves.

Por otro lado, este hallazgo también reavivó el antiguo debate sobre el origen funcional de las plumas. No obstante, la aparición de celurosaurios basales con plumas, como el *Sinosauropteryx prima*, indicaría que estas ya estaban presentes, al menos, en el antepasado común de todos los celurosaurios —el clado de terópodos al que pertenecen las aves. Tal descubrimiento proporcionó evidencias muy robustas de que el origen de las plumas está desacoplado del origen de las aves y del vuelo (Norell y Xu, 2005). Entonces, ¿qué función tenían las plumas en aquellos dinosaurios? ¿Cómo se produjo su exaptación al vuelo?

*“Tal descubrimiento proporcionó evidencias muy robustas de que el origen de las plumas está desacoplado del origen de las aves y del vuelo”*

### Las primeras plumas: el pelo de los terópodos

Se han postulado otras hipótesis para explicar el origen funcional de las plumas en los dinosaurios no aviares. Entre ellas destacan la termorregulación, la función táctil y el cortejo. La termorregulación es la explicación más popular

en la actualidad, debido a la acumulación de evidencias que apoyan tal interpretación. Por un lado, la existencia de terópodos con cubiertas de plumas en extensas zonas del cuerpo, compuestas por fibras de un solo filamento, lleva a pensar que podrían funcionar como aislante térmico. Estas son las plumas más simples encontradas, y se corresponden con el Estadio I de los cinco propuestos por Richard Prum, quien elaboró un modelo para la evolución de las plumas, basándose en evidencias sobre su desarrollo (Prum, 1999). Por otro lado, interpretaciones postuladas por diferentes disciplinas apuntan a que los celurosaurios eran endotermos.

Con una función y estructura análogas a la del pelo de los mamíferos, una cubierta de plumas simples crea una barrera contra la pérdida del calor generado internamente, ya que atrapa una capa de aire caliente en permanente contacto con el cuerpo (Persons y Currie, 2015). Tal cubierta de plumas sería especialmente útil en terópodos pequeños, como el *Sinosauropteryx prima*, donde la pérdida de calor es más acusada que en los animales más grandes.

*“Con una función y estructura análogas a la del pelo de los mamíferos, una cubierta de plumas simples crea una barrera contra la pérdida del calor generado internamente”*

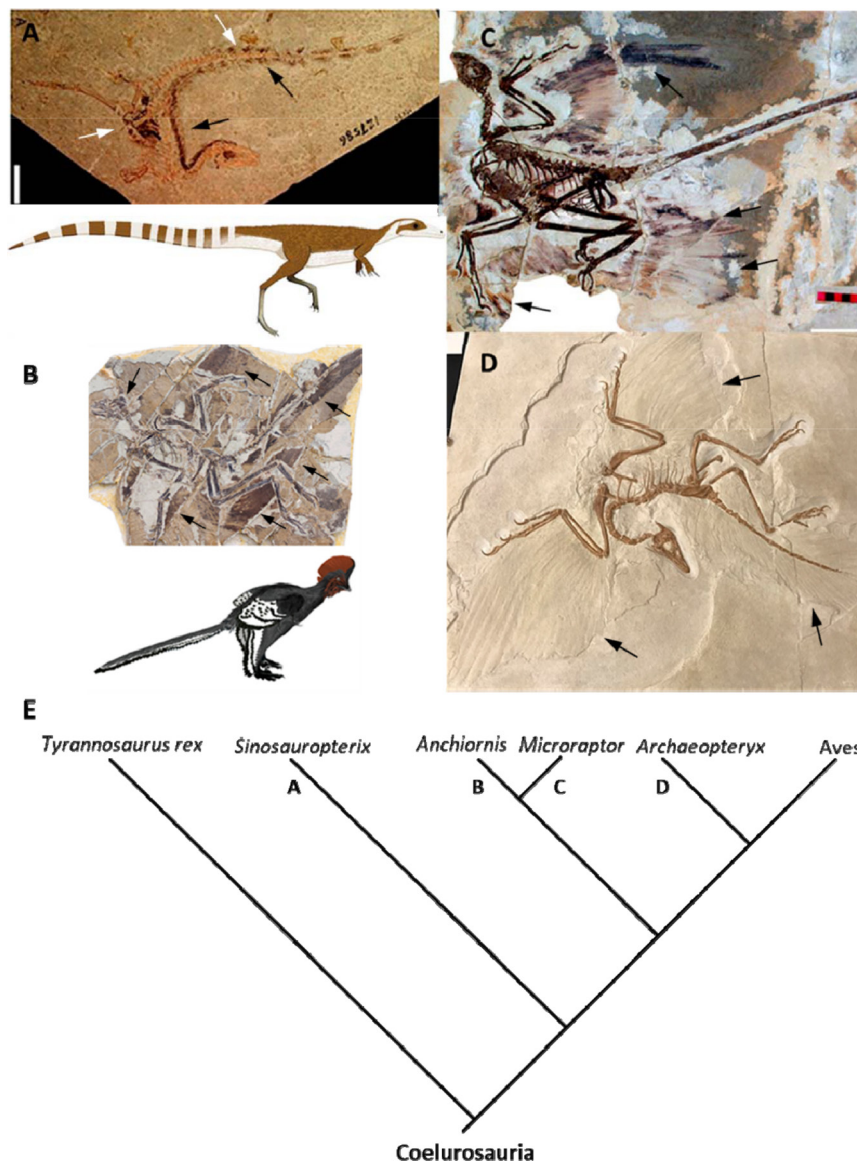
En 2017, se publicó un artículo en el que se describían varios especímenes de *Sinosauropteryx* de la Biota de Jehol, que revelaba la utilidad de las cubiertas de plumas en otras funciones, como el camuflaje. Los especímenes estudiados presentaban impresiones de plumas simples y pigmentadas con melanina en la parte dorsal del cuerpo, que estaban ausentes en la parte ventral.

En aves y reptiles, la melanina se almacena en unos orgánulos denominados melanosomas. Curiosamente, se ha descubierto que es la melanina la que posibilita la preservación de las plumas. Se propuso que *Sinosauropteryx* habría adquirido una cubierta de plumas amarronadas en la parte dorsal del cuerpo, y

una capa de plumas blancas en la ventral, que no habría fosilizado debido a la ausencia de melanina (Smithwick et al., 2017). Este patrón de coloración, más oscuro en la parte dorsal —sobre la que inciden los rayos del sol— que en la ventral —que permanece a la sombra por el propio cuerpo del animal— se denomina contracoloración. Algunas de sus funciones incluyen la termorregulación, la protección frente a los rayos UV y la cripsis o camuflaje (Smithwick et al., 2017).

**Figura 2:**  
**Representación simplificada de las relaciones de parentesco entre los celurosaurios.**

**A) *Sinosauropteryx prima*** presenta impresiones oscuras en la parte dorsal (flecha negra sobre la espalda), que corresponden a plumas simples de color marronado, así como franjas de estas que rodean segmentos de la cola (flecha negra sobre la cola). La flechas blancas indican la ausencia de preservación de las plumas, las cuales eran de color blanco en el animal en vida. La cubierta de plumas ofrecería termorregulación y cripsis. La ilustración inferior revela el patrón de contracoloración de este pequeño terópodo, adaptado a entornos abiertos.



**B) *Anchiornis huxleyi*** exhibe plumas más complejas, en las extremidades superiores, en las inferiores y en la cola, además de una cresta rojiza. Los colores del plumaje se determinaron tras el estudio de los melanosomas vía microscopía electrónica. Las flechas negras indican las impresiones

correspondientes a las plumas en las diferentes partes del cuerpo, las cuales fueron analizadas. *Anchiornis* era incapaz de planear o volar, por lo que la función de las plumas se ha asociado al cortejo. **C) *Microraptor gui*** planeaba valiéndose de sus cuatro extremidades, de una forma similar a como lo hacen actualmente las ardillas voladoras. Las dos flechas de la derecha señalan las impresiones correspondientes a las plumas de las patas; las de la parte superior y la esquina inferior izquierda muestran las de las alas. **D) *Archaeopteryx*** presenta impresiones de plumas muy avanzadas en las alas y la cola (flechas negras), adaptadas a vuelos cortos. **E)** Cladograma que muestra las relaciones filogenéticas de los celurosaurios mencionados en el texto. Nota: Las imágenes mostradas tienen licencias de Wikicommons.

### **Vibrisas antes que plumón: ¿una hipótesis más elegante?**

Persons y Currie (2015) advierten de que el problema de considerar la termorregulación como el origen funcional de las plumas es que el aislamiento térmico solo se produce con concentraciones suficientemente altas de estas. Parece muy improbable que tal cubierta de plumas surgiera sin pasos intermedios. En contraposición, proponen que las primeras plumas eran análogas a las vibrisas de los mamíferos. Las vibrisas son pelos alargados y rígidos, normalmente pigmentados y situados cerca de la nariz. Tienen función táctil, debido a que están conectados a mecanorreceptores. Numerosos grupos de aves actuales se valen de estructuras similares que, curiosamente, son muy parecidas al Estadio I de evolución de las plumas. Las vibrisas de las aves cumplen dos funciones. Las formadas sobre los párpados hacen las veces de pestaña, cumpliendo una función higiénica. Además, estas y otras vibrisas tienen función táctil.

A primera vista, la hipótesis táctil del origen de las plumas se atisba más elegante, ya que no necesita de la súbita aparición de una cubierta de plumón. Una sola vibrisa de pequeño tamaño sería funcional.

No obstante, esta hipótesis todavía necesita ser demostrada empíricamente. Hasta el momento no se han identificado vibrisas en ningún fósil de terópodo, posiblemente debido a la dificultad que atañe su preservación, además de su identificación<sup>3</sup>. Técnicas como la microscopía electrónica serán de gran utilidad para el descubrimiento de estas estructuras en especímenes bien preservados, tanto de colecciones como aquellos aún por desenterrar.

3 Se han identificado estructuras similares a vibrisas en los dinosaurios ornitisquios (*Ornithischia*). También se han hallado las denominadas “picnofibras” en los pterosaurios, un grupo de arcosaurios voladores. Sin embargo, no hay pruebas suficientes para afirmar que cualquiera de dichas estructuras sea homóloga a las plumas de los terópodos (Ksepka, 2020).

*“Al igual que las aves actuales, se estima que los terópodos eran animales altamente visuales. Las plumas de las aves constituyen elementos de cortejo y reconocimiento inter- e intraespecífico, gracias a su gran diversidad de formas y colores”*

### La cascada adaptación-exaptación-adaptación

Una de las lecciones más importantes del artículo original de Gould y Vrba radica en que las novedades evolutivas y el aumento de la complejidad surgen de “cascadas” sucesivas de adaptaciones y/o noaptaciones que conducen a exaptaciones. Posteriormente, las exaptaciones experimentan adaptaciones secundarias a la nueva función. El origen de las plumas supone un caso magnífico para entender esta idea.

Según la hipótesis táctil, los primeros celurosaurios emplearían plumas monofilamentosas a modo de vibrisas. El origen de las vibrisas, y los consiguientes cambios asociados a mejorar la función táctil — como un aumento en el número y longitud de estas— corresponden a adaptaciones. Paulatinamente se sucedería un proceso de **exaptación** de tipo I a la función higiénica primero, y termorreguladora de la cara después, gracias a un aumento en la concentración de vibrisas alrededor de la

cara. Esto dio paso a adaptaciones a la termorregulación, como la expansión de una densa cubierta de plumas a todo el cuerpo, y la aparición de la contracoloración. Esta última se **cooptó** en otras funciones, como la de camuflaje.

Al igual que las aves actuales, se estima que los terópodos eran animales altamente visuales. Las plumas de las aves constituyen elementos de cortejo y reconocimiento inter- e intraespecífico, gracias a su gran diversidad de formas y colores. Se han identificado plumas complejas en celurosaurios más derivados. El estudio de los melanosomas de *Anchiornis huxleyi* vía microscopía electrónica de barrido revela que poseía una cresta roja amarillada (Li et al., 2010). El aumento progresivo de la complejidad de las plumas en los celurosaurios habría comenzado como una adaptación al cortejo y reconocimiento individual. Por ejemplo, una mayor superficie de las plumas aumenta la exposición de sus colores. Solo después fueron **cooptadas** al planeo, como en *Microraptor gui*, y al vuelo pro-

pulsado de las aves (Ksepka, 2020). Más adelante, sufrirían múltiples adaptaciones secundarias a sus nuevas funciones. En este contexto, las plumas son probablemente el rasgo que propulsó a las aves a su éxito evolutivo actual.

A continuación, dejaremos a un lado los fósiles para adentrarnos en el mundo de la genómica, donde exploraremos el inmenso potencial exaptativo del “ADN chatarra”.

## II Exaptaciones genómicas: el potencial de los elementos transponibles

Los elementos transponibles (ET) son una clase de ADN repetitivo que es capaz de movilizarse (“transponerse”) por el genoma, y de crear e insertar copias de sí mismo en él. Hallamos dos clases en el genoma eucariota: los transposones de ADN y los retrotransposones. Los primeros se movilizan por el genoma hospedador mediante el corte de la secuencia de ADN que codifica el transposón, seguida de su inserción en una posición distinta del genoma. Este mecanismo se ha denominado “de corta y pega”. Fueron los primeros descubiertos, gracias a los trabajos que Barbara McClintock realizó en maíz durante los años 40. Por otro lado,

*“Los elementos transponibles (ET) son una clase de ADN repetitivo que es capaz de movilizarse (“transponerse”) por el genoma, y de crear e insertar copias de sí mismo en él”*

los retrotransposones se expanden mediante un proceso de “copia y pega”: el retrotransposón se transcribe, de manera que el ARN funciona como un molde durante la síntesis del ADN complementario (*cDNA*, en inglés) por una enzima ADN polimerasa dependiente de ARN. El *cDNA* resultante se integra en el genoma. Los retrotransposones son capaces de movilizarse en el genoma de humanos y ratones, al contrario que los transposones de ADN (Erwin et al., 2014).

Alrededor del 48% del genoma humano corresponde a secuencias de ET, la gran mayoría a retrotransposones, como LINE (*long interspersed nuclear elements*) y SINE (*short interspersed nuclear elements*), que constituyen el 18% y el 11% del genoma, respectivamente. Para poner estos datos en perspectiva, solo el 1,5% del genoma corresponde a secuencias codificantes de proteínas (Gregory, 2005).

## Efectos de los ET en el genoma hospedador

En general, los ET se movilizan a través del genoma hospedador sin otorgar un efecto beneficioso. Ciertamente, la mayoría de los eventos de transposición resultan en mutaciones neutras, es decir, no afectan al fenotipo celular o del individuo (Arkhipova, 2018). Corresponderían, por tanto, a **noaptaciones**. Prueba de ello es la acumulación de mutaciones puntuales aleatorias tras la transposición (Nishihara, 2019). Las inserciones también pueden acarrear efectos negativos: se han descrito como causa de defectos genéticos, relacionados, por ejemplo, con enfermedades neurodegenerativas, así como con ciertos tipos de cáncer (Erwin et al., 2014). Sin embargo, los ET y secuencias derivadas de ellos han impulsado positivamente la evolución del genoma eucariota.

Durante los últimos años el uso rutinario de la secuenciación de genomas completos (WGS, *wholegenome sequencing*)

en estudios de genómica funcional y evolutiva ha demostrado que el papel de los elementos transponibles en la evolución ha sido primordial. Ahora sabemos que los ET y secuencias cooptadas a partir de ellos intervienen en el tamaño del genoma, la regulación de la expresión génica en *cis* —de genes cercanos—, la evolución de las redes génicas, la regulación epigenética —estado de condensación de la cromatina—, e incluso han surgido multitud de secuencias codificantes derivadas de ellos (Nishihara, 2019). En la literatura científica se habla de **elementos transponibles “cooptados”, “exaptados” y/o “domesticados” con mucha frecuencia.**

Dichas exaptaciones son causa de importantes novedades fisiológicas y morfológicas, y han podido ser responsables de grandes transiciones evolutivas (Nishihara, 2019). En las próximas líneas me centraré en el potencial de los ET a la hora de moldear la expresión génica, lo que puede ser fruto de innovaciones evolutivas de gran calibre.

*“En la literatura científica se habla de elementos transponibles “cooptados”, “exaptados” y/o “domesticados” con mucha frecuencia”*



## La exaptación de elementos reguladores en *cis*

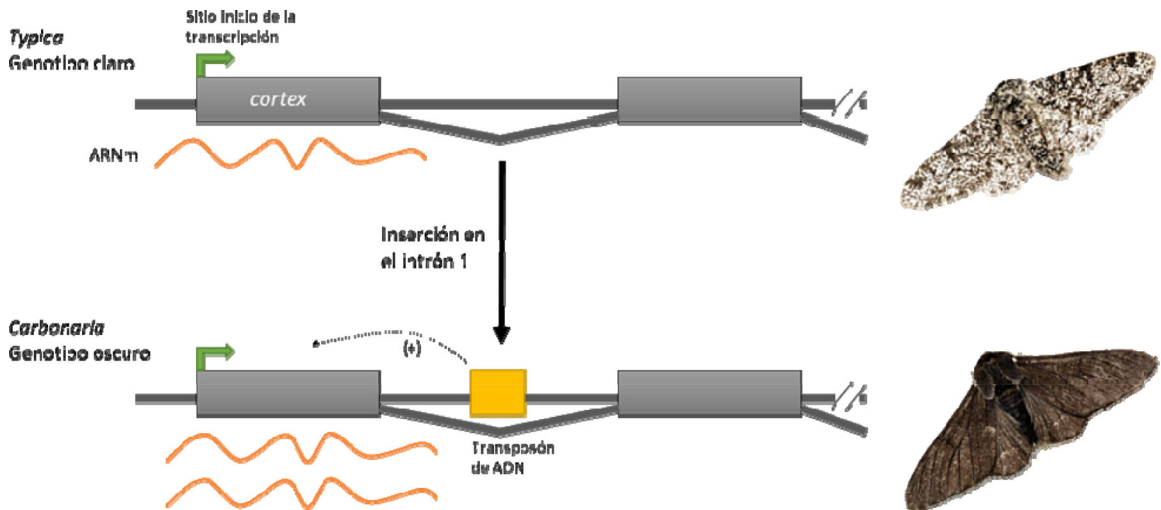
La exaptación a nivel genómico consiste en la adaptación exitosa a un nuevo ambiente gracias a que secuencias de ADN chatarra (“inútiles”) adquieren una nueva función. Entre otras causas, los elementos transponibles pueden activarse en masa —en células de diferentes tejidos— debido a eventos de estrés exógeno (sequía, falta de nutrientes, etc.) y endógeno (cambios en el genoma, como procesos de hibridación) (Joly-Lopez y Bureau, 2018). Tales estreses provocan, entre otros efectos, una desregulación epigenética que afecta al control de la expresión de los ET y genes colindantes (Choi y Lee, 2020). Si la transposición ocurre en la línea germinal, los nuevos cambios genotípicos pueden pasar a la siguiente generación. Los ET poseen secuencias que mimetizan promotores y regiones de unión a factores de transcripción<sup>4</sup> del genoma hospedador, las cuales son necesarias en la expresión del propio elemento móvil. Tras la transposición, estas secuencias reguladoras pue-

den aparecer cercanas a un nuevo gen y afectar a la unión de factores de transcripción, y con ello al patrón de expresión del gen adyacente. Si una variación en la expresión de dicho gen propicia una ventaja adaptativa al individuo, la selección natural tenderá a mantener y extender la nueva variante en la población. En otras palabras, se ha producido una **exaptación —de tipo II—** de un ET, que ahora funciona como un elemento regulador en *cis* (Chuong et al., 2017).

Un ejemplo remarcable es el de la mutación que originó el melanismo industrial de la polilla moteada inglesa (*Biston betularia*), que fue causada por la inserción de un transposón de ADN en el primer intrón del gen *cortex*, implicado en el desarrollo del ala (Hof et al., 2016). La inserción produce un aumento en la expresión de *cortex* (Figura 3). El descubrimiento del origen genómico de esta famosa adaptación a un cambio ambiental —derivado de la actividad humana— es una prueba de que los elementos transponibles son una fuente de novedad fenotípica.

---

4 Un factor de transcripción es una proteína que afecta a la regulación y el inicio de la transcripción de un gen al unirse a una secuencia reguladora cerca o dentro de un gen e interactuar con la ARN polimerasa y/u otros factores de transcripción. Debido a su importante papel en la regulación génica, los factores de transcripción son uno de los componentes de las redes génicas, junto a los genes que regulan.



**Figura 3: Representación del origen molecular de la forma melánica en la polilla moteada (*Biston betularia*).** La inserción de un transposón de ADN en el intrón 1 del gen *cortex* permitió la aparición del melanismo industrial. El transposón aumenta la expresión de *cortex*, por un mecanismo aún desconocido. La transposición tuvo lugar durante el siglo XIX en una población de genotipo claro (*typica*), la cual originó individuos de genotipo oscuro (*carbonaria*). La coloración oscura proporciona camuflaje frente a la depredación por aves en los bosques cubiertos de polvo de carbón, consecuencia de la actividad industrial. Este clásico ejemplo de adaptación ilustra cómo los ET pueden ser fuente de novedad evolutiva frente a súbitos cambios ambientales. Adaptada de Chung et al., 2017. Nota: Las imágenes mostradas tienen licencias de Wikicommons.

### ET exaptados y la creación de redes génicas

Las redes de regulación génica describen las interacciones entre los factores de transcripción y los genes regulados por ellos en un proceso complejo de expresión. Las modificaciones en la arquitectura de la regulación en *cis* son una importante fuerza implicada en la evolución

de las redes. Se ha comprobado que la transposición es una fuente recurrente de remodelado de las interacciones génicas en *cis*, lo que provoca la reestructuración y creación de las redes. Por ejemplo, múltiples eventos de retrotransposición de elementos de la misma familia pueden extender una secuencia reguladora concreta a genes diferentes (Figura 4A). De esta manera sus programas de expresión

espacial (ej. de tipo celular), y temporal (ej. en presencia de una señal molecular) acaban interrelacionándose: son controlados por los factores de transcripción de una misma red (Chuong et al., 2017; Nishihara, 2019).

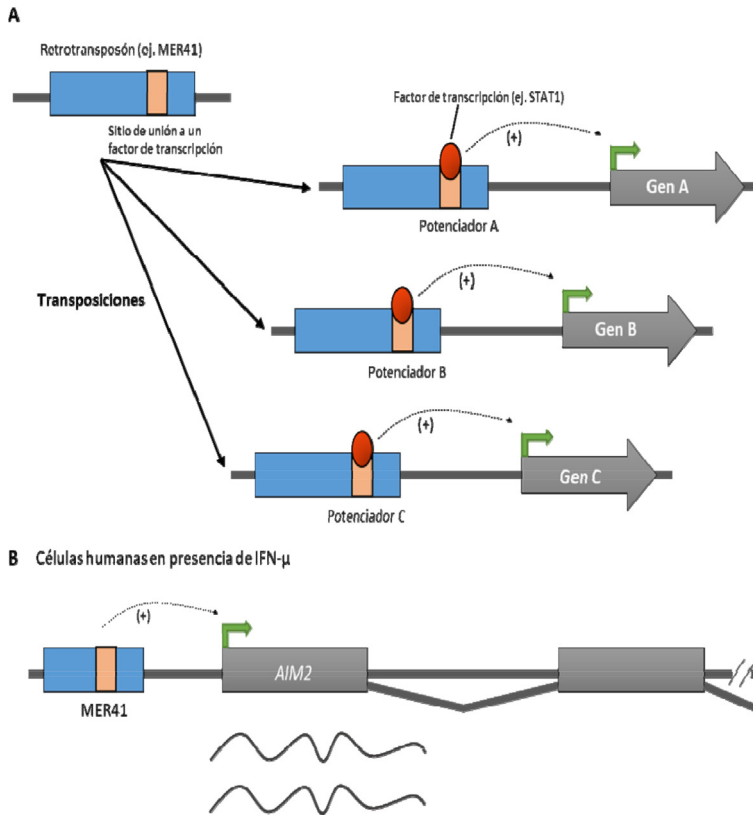
En 2016 se aplicó por primera vez la tecnología CRISPR-Cas9 para demostrar que múltiples miembros de la familia de endorretrovirus humanos MER41 —un grupo de retrotransposones— habían sido exaptados como elementos reguladores en la red génica del interferón gamma (IFN- $\gamma$ ), una citocina que orquesta la respuesta inmune innata (Chuong et al., 2016). En primer lugar, mediante análisis genómicos se halló a estos retrotransposones en *loci* cercanos a genes implicados en la respuesta a IFN- $\gamma$ . Además, contenían potenciadores (*enhancers* en inglés) —secuencias que aumentan la expresión de los genes que regulan— a los que se unía, entre otros, el factor de transcripción STAT1, esencial en la cascada de señalización de esta citocina.

Con aquellos datos en mente, se aplicó el sistema CRISPR-Cas9 para generar líneas celulares con deleciones (eliminaciones) en *loci* de varios endorretrovirus MER41 estudiados. CRISPR-Cas9 es una tecnología de edición genética que actúa como unas “tijeras moleculares”. Cas9

es una endonucleasa —una enzima que corta el ADN— que une un fragmento de ARN guía, el cual permite la interacción y corte de secuencias específicas. El ARN guía puede ser sintetizado en el laboratorio. Gracias a la precisión de esta tecnología es posible, por ejemplo, la eliminación de *loci* específicos, como es el caso de este estudio.

*“Puede afirmarse que un potenciador cooptado a partir de un endorretrovirus juega un papel en la respuesta inflamatoria a la infección”*

Se observó que la deleción del endorretrovirus situado próximo al gen *Absent in Melanoma 2 (AIM2)* impide la expresión de la proteína AIM2 tras exponer las células a IFN- $\gamma$ . Tal proteína está implicada en la inflamación, y desencadena la muerte celular programada tras la detección de ADN viral o bacteriano en el citosol. En consecuencia, puede afirmarse que un potenciador cooptado a partir de un endorretrovirus juega un papel en la respuesta inflamatoria a la infección, pues es esencial para la expresión de *AIM2* (Chuong et al., 2016) (Figura 4B).



**Figura 4: La retrotransposición alberga el potencial de modificar el entramado de las redes génicas.** A) Una familia de retrotransposones, como la del endorretrovirus humano MER41, se expande por el genoma hospedador, extendiendo así secuencias de unión a factores de transcripción. Estas secuencias pueden actuar como potenciadores, ya que la unión de dichos factores de transcripción, como STAT1, aumenta la expresión de genes cercanos. El resultado es la incorporación de esos genes a una red génica común, por ejemplo, la de los genes activados en respuesta al interferón gamma (IFN- $\gamma$ ). Adaptada de Nishihara, 2019.

**B)** En el linaje humano, la retrotransposición de MER41 próxima al gen AIM2 ha permitido la expresión inducible de la proteína AIM2 en la respuesta celular a IFN- $\gamma$ , una de las citocinas más importantes en la coordinación de la respuesta inmune innata. Adaptada de Chuong et al., 2017.

Sin embargo, no todas las deleciones se traducían en una disminución significativa de la expresión de los genes regulados. Cabe la posibilidad de que no todos los MER41 considerados sean indispensables en la respuesta celular a IFN- $\gamma$ . Por ejemplo, otros potenciadores no derivados de elementos transponibles coordinarían la expresión génica de la red del IFN- $\gamma$ . Aun así, las secuencias cooptadas podrían con-

tribuir a la robustez de la red génica, ya que actuarían como potenciadores parcialmente redundantes.

Estos hallazgos ponen en relieve la necesidad de realizar ensayos experimentales de biología funcional para contrastar los resultados obtenidos *in silico*. Solo así podremos revelar el rol de los ET domesticados dentro de las redes génicas.

## Conclusión

Citando a Gould y Vrba: “Como evolucionistas, estamos obligados, casi por definición, a considerar a las vías históricas como la esencia de nuestra materia.” En otras palabras, una de las cuestiones centrales de la biología evolutiva es entender cómo se originan las adaptaciones e innovaciones, responsables directas de la rica biodiversidad que acoge nuestro planeta. Se hace cada vez más patente que para responder a estas preguntas es necesaria la consecución de proyectos altamente multidisciplinares. Disciplinas emergentes, como la paleogenómica, la paleoproteómica y la metagenómica han surgido del empeño común de diversas ramas de la Biología por explorar nuestros orígenes (Lalueza-Fox, 2020). El auge de la biología computacional, capaz de elaborar simulaciones extrapolables al mundo natural, ha

revelado la capacidad exaptativa intrínseca de, por ejemplo, las redes metabólicas (Barve y Wagner, 2013). Quizá sea legítimo plantearse si el surgimiento de novedades evolutivas a partir de caracteres noaptativos es la norma, y no así la excepción. También quisiera poner en valor aquellas publicaciones fruto, más que de un trabajo de campo, experimental y/o bioinformático, de un esfuerzo intelectual por generar nuevas hipótesis —plantear que las primeras plumas eran vibrisas—, o por advertir de carencias en el pensamiento evolutivo —presentar el concepto “exaptación”. No es de extrañar que tengamos que hacer uso de tal arsenal técnico y teórico en nuestro afán por entender a los seres vivos, protagonistas de los mecanismos más complejos (y, si me preguntan a mí, fascinantes) del cosmos.

## Agradecimientos

Agradezco sinceramente a Juan Carlos Illera, Marta López y a los revisores de la SESBE por sus constructivos comentarios durante la revisión del texto, y a Maria Franco y Elena Muñoz por su ayuda en la edición de las figuras.

## Bibliografía

- Arkhipova I. R. 2018. Neutral theory, transposable elements, and eukaryotic genome evolution. *Molecular biology and evolution*, 35(6), 1332–1337.
- Barve, A., Wagner, A. 2013. A latent capacity for evolutionary innovation through exaptation in metabolic systems. *Nature*, 500: 203–206.
- Brosius, J. 2019. Exaptation at the molecular genetic level. *Sci. China Life Sci.*, 62: 437–452.
- Choi J.Y, Lee Y.C.G. 2020. Double-edged sword: The evolutionary consequences of the epigenetic silencing of transposable elements. *PLoS Genetics*, 16(7): e1008872
- Chuong, E.B., Elde, N.C., Feschotte, C. 2016. Regulatory evolution of innate immunity through co-option of endogenous retroviruses. *Science*, 351: 1083–1087.
- Chuong, E.B., Elde, N.C., Feschotte, C. 2017. Regulatory activities of transposable elements: from conflicts to benefits. *Nat. Rev. Genet.*, 18: 71–86.
- Erwin, J.A., Marchetto, M.C., Gage, F.H. 2014. Mobile DNA elements in the generation of diversity and complexity in the brain. *Nat. Rev. Neurosci.*, 15: 497–506.
- Fontdevila, A. 2011. *The dynamic genome*. Oxford University Press.
- Gould, S.J., Vrba, E.S. 1982. Exaptation—a missing term in the science of form. *Paleobiology*, 8: 4–15.
- Gregory, T.R. 2005. Synergy between sequence and size in Large-scale genomics. *Nat. Rev. Genet.*, 6: 699–708.
- Hof, A.E. van't, Campagne, P., Rigden, D.J., Yung, C.J., Lingley, J., Quail, M.A., Hall, N., Darby, A.C., Saccheri, I.J. 2016. The industrial melanism mutation in British peppered moths is a transposable element. *Nature*, 534: 102–105.
- Joly-Lopez, Z., Bureau, T.E. 2018. Exaptation of transposable element coding sequences. *Current Opinion in Genetics & Development*, 49: 34–42.
- Ksepka, D.T. 2020. Feathered dinosaurs. *Current Biology*, 30: R1347–R1353.
- Lalueza-Fox, C. 2020. Aportaciones de la paleogenómica al estudio de la evolución humana. *EVolución, Boletín de La Sociedad Española de Biología Evolutiva*, 14: 5-16.
- Li, Q., Gao, K.-Q., Vinther, J., Shawkey, M.D., Clarke, J.A., D'Alba, L., Meng, Q., Briggs, D.E.G., Prum, R.O. 2010. Plumage color patterns of an extinct dinosaur. *Science*, 327: 1369–1372.
- Nishihara, H. 2019. Transposable elements as genetic accelerators of evolution: contribution to genome size, gene regulatory network rewiring and morphological innovation. *Genes Genet. Syst.* 94, 269–281.
- Norell, M.A., Xu, X. 2005. Feathered dinosaurs. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.*, 33: 277–299.
- Ostrom, J.H. 1976. *Archaeopteryx* and the origin of birds. *Biological Journal of the Linnean Society*, 8: 91–182.
- Persons, W.S., Currie, P.J. 2015. Bristles before down: A new perspective on the functional origin of feathers. *Evolution*, 69: 857–862.
- Prum, R.O. 1999. Development and evolutionary origin of feathers. *J. Exp. Zool.*, 285: 291–306.
- Smithwick, F.M., Nicholls, R., Cuthill, I.C., Vinther, J. 2017. Countershading and stripes in the theropod dinosaur *Sinosauropteryx* reveal heterogeneous habitats in the Early Cretaceous Jehol Biota. *Current Biology*, 27: 3337-3343.e2.

## An interview with Cristina Vieira-Heddi

*Maria Pilar García Guerreiro, Associate professor at the Department of Genetics and Microbiology, Universitat Autònoma de Barcelona. [mariapilar.garcia.guerreiro@uab.es](mailto:mariapilar.garcia.guerreiro@uab.es)*

Cristina Vieira-Heddi is Associate Professor at the Université Claude Bernard Lyon1 (UCBL)- France. She obtained her PhD in Genetics in the UCBL, followed by two postdoctoral stays at the Department of Genetics, North Carolina State University, Raleigh- USA and at the UCBL. Since 2008, she is the leader of the research group Transposable Elements, Evolution and Population Genetics. She was also member of the *Institut Universitaire de France* from 2009 to 2014.

Professor Vieira focused her research on the effects of transposable elements in the evolution of the species genome, providing important advances in this field, whose results were published in high impact jour-

nals. Her current research explores the impact of colonization of invasive species and hybridization on transposable elements, together with the study of their epigenetic regulation in *Drosophila* species.

**Q- Why did you decide to focus your research on transposable elements (TEs)?**

R- I did not decide. This is the beauty of science, which catches you. I was involved in this field by my PhD Mentor, Christian Biéumont, and since then, I was unable to get out of it. It is an amazing field of research, like a fascinating novel that captures the reader's attention and you cannot get out!



**Q- When you started on this topic, did you ever imagine that this DNA, formerly called junk, would be so important in evolution?**

R- Well, I think so, but the battle was quite hard. When I started, we were just trying to understand why this junk DNA was almost ubiquitous and so abundant in some organism's genomes. We also wanted to find the way we could test the Barbara McClintock's hypothesis that this junk DNA could have an important role in evolution. In our day, there are no more doubts about this.

**Q- Genomics has advanced very fast in the last decade, notwithstanding TEs were put aside because most studies were focused on genes and by the difficulties they represented in genome assembly. How the sequencing and sequence analysis techniques have been improved for TE studies?**

R- This was a determinant step in transposable element research. First, Next Generation Sequencing (NGS) technologies allowed us to estimate the amount of TEs even with low coverage sequencing. Indeed, since TEs are repeated in genomes, it is possible to reconstruct TE consensus sequences and to estimate the proportion of the repeat genome in a relatively easy way. Second, the development

of long read sequencing constitutes also one amazing opportunity to the study of TEs because we can have access to the entire sequence of each TE copy inserted in the genome.

**Q- Barbara McClintock in her Nobel Prize speech suggests that TEs could be activated by some events: "it seemed clear that these elements must have been present in the genome, and in a silent state previous to an event that activated one or another of them...It was concluded that some traumatic event was responsible for these activations..."**

**Nevertheless, results on the effects of stress on TE activation were sometimes controversial and more information about the molecular mechanisms behind TE deregulation and their impact at the phenotypical level, are still necessary. Where the research on this topic is going now?**

R- In most of the cases people have looked for the effect of environment in transposition processes, in other words, they were expecting that stress would activate TEs, although this is not necessarily true. Since TEs are mainly silenced by epigenetic marks, we can expect that environmental stress will affect these marks, changing the way TEs are interacting with genes. However, this does not necessarily



mean an increase in transposition rates. I actually think research in this field is really progressing fast and, again, this is possible thanks to the different technologies that are available now.

**Q- Understanding how organisms cope with global change is an important scientific challenge. TEs could be a powerful molecular engine triggering rapid adaptive phenotypic responses to global change. What do you think?**

R- This is a very tempting idea and we are definitely looking for that. However, until now, I think we do not have clear empirical data to corroborate it. For example, in our last study on the invasive pest *D. sukuzii*, we were unable to exclude demography as the main factor of the changes in the TE content. Of course, that does not mean that TEs are not important, but it is really complicated to show it.

**Q- Epigenetic changes explain part of intra- and inter-species variation of gene expression, together with TE regulation. How do you think the presence of high TE percentages in some organisms shapes their epigenetic environment?**

R- As I mentioned before, epigenetics is sensitive to environment and, therefore, TEs will be probably the most affected by changes in the epigenome. If

this will be more important in genomes full of TEs, I am not sure. Each species has a very specific TE content that can be diverse regarding both the amount and activity.

**Q- It has been suggested that viral infections could play an important role on TE activity. Do you think that pandemic situations, as those experienced with Covid-19, could also have an impact on TE activity with repercussions at the evolutionary level?**

R- Very recent work by my colleague Marie Fablet, shows that in *Drosophila* viral infections have a positive or negative effect on the small RNA amounts that are responsible for TE regulation. Indeed, we have some evidences suggesting an interplay between viral infection and TE activity, at least concerning their expression. What we still do not know is how this modulation of TE expression could have consequences on transposition rates, and if this will affect the somatic or germinal cells. This last effect would have strong implications in providing genetic diversity to the genomes.

**Q- You were a member of the Institut Universitaire de France, an institution known by the excellent research quality of their members. What did this achievement mean to you?**

R- This was a very important moment of my career, not only because of the merit of this distinction, but also because it really helped me to dedicate almost full time to my research. That meant a great deal to me.

**Q- Young scientists are usually more motivated by applied than fundamental science. As a senior scientist, also aware of the enormous importance of fundamental research. What advice would you give them?**

R- We should stop opposing applied and fundamental research. Both of them are important, but the former cannot exist without the latter. Therefore, I believe an equilibrium is necessary between the investment on applied and fundamental research. Unfortunately, most of the public investment is now being dedicated to applied research and I am convinced this is a dangerous thing to do. For young people, I can just tell them that research is like an interesting novel: it is an amazing world where you have surprises every day, as you have disappointments. Nevertheless, at the end, is one of the most exciting jobs that you can have.

# Los organismos y la evolución

Reseña de *Organisms, Agency, and Evolution*, de Denis M. Walsh  
(Cambridge University Press, 2015, 279 pp.)

Juan Gefaell, Departamento de Bioquímica, Genética e Inmunología. Universidad de Vigo

## Introducción

Las dos últimas décadas han sido testigo de múltiples llamamientos a revisar, extender o incluso superar la Síntesis Evolutiva Moderna (de ahora en adelante, SEM), el modelo estándar de la biología evolutiva contemporánea (e. g. Jablonka & Lamb 2005, Pigliucci 2007, Laland et al. 2015, Huneman & Walsh 2017). Lejos de caer en saco roto, estos llamamientos han provocado múltiples discusiones entre los biólogos evolutivos, algunas de las cuales han tenido lugar en las revistas científicas más prestigiosas (Laland et al. 2014, Futuyma 2017, Müller 2017). De forma paralela, aunque relacionada con estos llamamientos, entre los filósofos de la biología ha comenzado a abordarse de forma cada vez más intensa la

necesidad de situar a los organismos en el centro de las teorías biológicas, incluida la teoría de la evolución (Huneman 2010; Nicholson 2014). De acuerdo con el diagnóstico de estos filósofos neo-organicistas, la biología contemporánea habría abandonado el concepto de organismo, sustituyéndolo por conceptos sub- y supra-organísmicos, tales como los de gen o población, que habrían pasado a ocupar los roles explicativos principales de las teorías y modelos biológicos. En el caso de la biología evolutiva, esta tendencia a olvidar los organismos quedaría patente en definiciones de la evolución como la que establece que se trata de un cambio intergeneracional en las frecuencias alélicas de las poblaciones (e. g. Herron & Freeman 2014). La propuesta de los filósofos neo-organicistas pasaría por

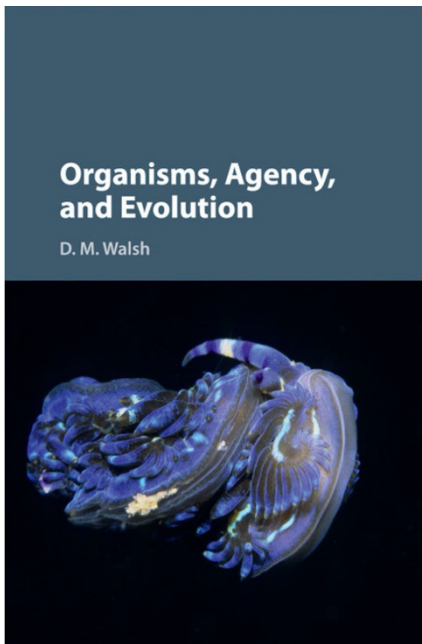
volver a otorgar primacía explicativa a los organismos, corrigiendo la tendencia hacia el genocentrismo de muchas disciplinas biológicas contemporáneas.

En lo que se refiere a la biología evolutiva, es cierto que no todos los partidarios de la SEM, el modelo estándar de la disciplina, son o han sido partidarios del genocentrismo. De hecho, figuras tan importantes para su consolidación como fueron Ernst Mayr o Theodosius Dobzhansky sintieron simpatía por alguna variante del organicismo (e. g. Depew 2011) y criticaron los excesos de la perspectiva genocéntrica (véase, por ejemplo, Mayr 2001). No obstante, su reivindicación del organismo no implicaba grandes cambios en la estructura de la teoría de la evolución estándar. No es el caso de los neo-organicistas, ni tampoco el de Denis M. Walsh y su libro *Organisms, Agency, and Evolution* (Cambridge University Press, 2015) que puede enmarcarse en esta tendencia de pensamiento y del que nos ocupamos en esta reseña. Si tuviéramos que resumir en una frase cuál es el mensaje principal de este libro, diríamos que es el siguiente: asumir la primacía del organismo en la evolución supone dar un vuelco a muchas de las ideas y métodos de la SEM.

Denis M. Walsh es un filósofo de la biología que actualmente trabaja en la Universidad de Toronto (Canadá). Aun-

que comenzó su carrera como biólogo, Walsh rápidamente dio el salto al ámbito de la filosofía de la ciencia, investigando bajo la supervisión del conocido filósofo de la ciencia Elliott Sober. Fue a partir de su contacto con Sober cuando Walsh comenzó a desarrollar su interés por los temas que conectan la filosofía de la ciencia con la biología evolutiva (Third Way of Evolution online).

Como se podría inferir a partir de la propia trayectoria académica de Walsh, *Organisms, Agency, and Evolution* (de ahora en adelante, OAE; Figura 1) es un libro de filosofía que cubre cuestiones relacionadas con la teoría de la evolución. Aunque Walsh está al día de la evidencia empírica en el campo de la biología evolutiva, y en buena medida trata de apoyar sus tesis en dicha evidencia, el hecho de que sea un libro de filosofía implica que el fundamento principal de estas tesis suele ser argumentos. También implica que Walsh no aporta un programa de investigación empírico que sea directamente extrapolable al contexto del laboratorio, algo que por otro lado deja claro desde el prefacio del libro (p. xii). Más bien, el interés explícito del autor radica en lo que él denomina la “metafísica de la evolución”, esto es, en tratar de averiguar qué clase de proceso es la evolución y qué clase de entidades involucra.



**Figura 1.** Portada de *Organisms, Agency, and Evolution*, de Denis M. Walsh.

No obstante, el que OAE sea un libro de filosofía y no ofrezca un programa de investigación directo para los biólogos evolutivos no significa que sea un libro inútil para estos. Por el contrario, pienso que OAE puede estimular la reflexión acerca de muchos presupuestos teóricos que se dan por supuesto en la teoría evolutiva estándar y que tanto la investigación empírica más novedosa como el análisis conceptual detallado sugieren que podrían estar equivocados. En última instancia, reflexiones como estas pueden llegar a impulsar nuevos programas de investigación que sí sean directamente extrapolables a la práctica diaria de los biólogos evolutivos.

## Los problemas de la SEM y sus soluciones

OAE está organizado en tres grandes apartados principales, que siguen a una breve introducción en la que Walsh expone su visión de los organismos como entidades completamente naturales que, sin embargo, están caracterizadas por una serie de propiedades únicas que las separan del resto del mundo físico. A su vez, cada uno de estos tres grandes apartados está compuesto por varios capítulos en los que se avanzan distintas ideas. El primero de estos apartados está dedicado a los principales problemas teóricos que Walsh detecta en la SEM. Por su parte, el segundo apartado trata de introducir diversos conceptos que muestran la relevancia de los organismos para la evolución y que ofrecen soluciones a los problemas de la SEM detectados en el primer apartado. Por último, en el tercer apartado Walsh expone su teoría alternativa de la evolución, a la que denomina “Darwinismo Situado” (*Situated Darwinism*), centrándose en las implicaciones epistemológicas de largo alcance de esta teoría.

Entrando en materia, los problemas de la SEM que Walsh detecta en ella son el mecanicismo, la concepción de la selección natural que esta teoría adopta y, por último, lo que el autor denomina el “fraccionamiento de la evolución”. En cuanto

al mecanicismo, por el cual se entiende la visión del mundo según la cual la naturaleza funciona como un gran reloj regido por causas físicas ciegas que obedecen a leyes universales, Walsh argumenta que se trata de una cosmovisión inadecuada para el estudio de los seres vivos y su evolución. Por supuesto, Walsh reconoce los éxitos que el mecanicismo, así como su concomitante metodológico, el reduccionismo, han producido a lo largo de la historia desde su formulación durante la Revolución Científica de los siglos XVI y XVII. Estos éxitos incluyen, como no podría ser de otra manera, a la SEM.

Sin embargo, Walsh presenta una batería de argumentos y evidencias que ponen de relieve las limitaciones explicativas de esta cosmovisión. En este sentido, es reseñable su discusión del “método de la diferencia” de J. S. Mill<sup>1</sup>, que el mecanicismo

implicaría necesariamente, y del cual argumenta, a mi juicio satisfactoriamente, que no es completamente aplicable a los seres vivos. Frente al mecanicismo y el reduccionismo, Walsh propone lo que denomina el “holismo de la herencia”, que sitúa el foco de estudio de la evolución en las interacciones que se producen entre los distintos sistemas biológicos a lo largo del desarrollo y cómo estas interacciones son reguladas por el organismo en su conjunto.

Por otro lado, tenemos la crítica que Walsh hace a la selección natural tal y como esta es concebida en la SEM, una crítica particularmente interesante en la que la argumentación de Walsh también resulta, a mi juicio, convincente. De acuerdo con su interpretación, el modelo evolutivo estándar concibe a la selec-

---

te se altera dicha parte y se observa la diferencia que genera dicha intervención en el sistema en su conjunto” (p. 38, traducción mía). Según Walsh, el problema con el método de la diferencia estaría en que este no se aplicaría adecuadamente a los seres vivos, pues estos dispondrían de propiedades, tales como la robustez, que harían que el organismo en su conjunto compensase la alteración de una de sus partes, dando lugar a un resultado similar al que se produciría si dicha alteración no hubiera tenido lugar. Walsh ilustra esta tesis comentando el escaso efecto que tienen sobre el fenotipo de los organismos la mayoría de experimentos de knock-out genético (pp. 39, 103-104). Para una exposición abreviada del método de la diferencia véase Mill (1980).

---

1 El método de la diferencia, expuesto por Mill en su clásico *A System of Logic* de 1843, se refiere al principio metodológico por el cual, si se da un caso en el que el fenómeno A tiene lugar, y otro en el que A no tiene lugar, y todas las circunstancias son iguales en ambos casos salvo un único factor (llamémosle B), que está presente en el primer caso pero no en el segundo, entonces podemos inferir que dicho factor B es la causa, o una parte indispensable de la causa de A. En OAE, Walsh reformula el método de la diferencia del siguiente modo: “(...) si se desea saber cuál es la influencia causal que tiene una parte del sistema [sobre el sistema en su conjunto], entonces simplemente

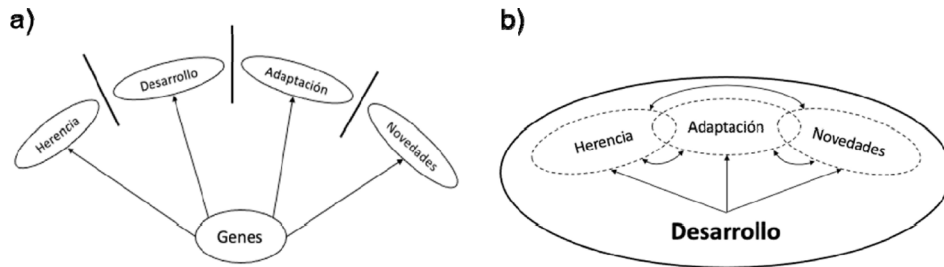
ción natural como una fuerza externa que provoca cambios en las frecuencias alélicas de las poblaciones de organismos de modo análogo a como la gravedad causa los movimientos de los objetos físicos.

El problema con esta concepción, según Walsh, es que, a pesar de sus éxitos predictivos, no representa la verdadera naturaleza de la selección natural. En realidad, la selección natural no causaría los procesos evolutivos, es decir, no sería un factor externo que se sobrepondría a las poblaciones y que ejercería desde fuera un papel causal sobre sus dinámicas evolutivas. Por el contrario, Walsh entiende que la selección natural no es más que un resumen demográfico del conjunto de nacimientos, muertes y reproducciones de los organismos que componen una población. En este sentido, Walsh caracteriza a la selección natural como un “efecto de orden superior” de las trayectorias vitales de los organismos individuales, de modo análogo a como la difusión es un efecto de orden superior de las trayectorias de cada átomo o partícula individual. Bajo esta concepción, la selección natural sería, más que una causa, un efecto estadístico de la evolución. Las causas del cambio evolutivo y la adaptación habría que buscarlas, según Walsh, en el desarrollo de los organismos, y en propiedades específicas del mismo tales como la modularidad, la plasticidad o la robustez.

El tercer problema de la SEM para Walsh es el fraccionamiento de la evolución, esto es, el hecho de considerar como cuasi-independientes los cuatro componentes que a juicio del autor conforman el proceso evolutivo: el desarrollo, la herencia, el cambio adaptativo y la producción de novedades evolutivas. Según Walsh, el fraccionamiento de la evolución es una consecuencia directa de considerar que la evolución es un proceso molecular cuya entidad fundamental son los genes (es decir, del genocentrismo). Bajo la doctrina del fraccionamiento, cada componente de la evolución se concibe como aislado del resto de componentes, aunque todos ellos dependerían en última instancia de la acción de los genes. “Así, por ejemplo, el desarrollo de un organismo consistiría en el despliegue del programa genético y no podría contribuir a la herencia” (debido a la barrera de Weismann<sup>2</sup>). De modo análogo, el desarrollo tampoco podría contribuir al surgimiento de novedades evolutivas, pues estas se producirían exclusivamente a través de mutaciones genéticas azarosas o preadaptativas que serían impermeables a la acción de los procesos ontogenéticos. En consecuencia, el fraccionamiento establece que estu-

---

2 Es la tesis de que existe una separación radical entre la línea celular somática y la germinal de un organismo, y que la información hereditaria se mueve únicamente desde la línea germinal a la somática, pero nunca al contrario.



**Figura 2.** a) Esquema del fraccionamiento de la evolución, en el que los cuatro procesos evolutivos están separados entre ellos, aunque todos dependen de la acción de los genes. b) El “compromiso global con el desarrollo”, según el cual la herencia, la adaptación y el surgimiento de las novedades evolutivas están interrelacionados y dependen en última instancia de las dinámicas ontogenéticas de los organismos.

diando los genes se podrían comprender el desarrollo, la herencia, la adaptación o el surgimiento de novedades de forma independiente los unos de los otros.

Walsh argumenta que tanto el genocentrismo como el fraccionamiento de la evolución son inadecuados, citando en defensa de esta idea diversas evidencias recientes que cuestionan el aislamiento entre el desarrollo, la herencia, la adaptación y la producción de novedades. Muchas de estas evidencias tienen que ver con los fenómenos del efecto Baldwin<sup>3</sup>, la asimilación genética o la plasticidad fenotípica. Basándose en estos fenómenos, y como alternativa al fraccionamiento, Walsh propone lo que denomina el “compromiso global con el desarrollo”, según el cual no existirían barreras entre los cuatro procesos de la evolución en la medida en que todos ellos serían resultado de la actividad directa de los organismos actuando a través de su desarrollo (Figura 2).

El “compromiso global con el desarrollo”, según el cual no existirían barreras entre los cuatro procesos de la evolución en la medida en que todos ellos serían resultado de la actividad directa de los organismos actuando a través de su desarrollo (Figura 2).

## El Darwinismo Situado

En resumen, Walsh propone solucionar los errores de la SEM mediante el holismo de la herencia, la concepción de la selección natural como efecto de orden superior y el compromiso global con el desarrollo. Ahora bien, estas soluciones no buscan reformar la SEM, de forma que se convierta en una teoría más solvente; por el contrario, la intención de Walsh es formular una teoría alternativa al modelo estándar de la biología evolutiva. Walsh desarrolla dicha teoría alternativa en la

3 El efecto Baldwin es el proceso por el cual un comportamiento inicialmente aprendido puede llegar a convertirse en instintivo por medio de la selección natural a lo largo de varias generaciones.



tercera parte de OAE, en la que recoge e integra las anteriores ideas. El nombre con el que bautiza a su teoría evolutiva alternativa es “Darwinismo Situado”. De acuerdo con la exposición de Walsh, la premisa fundamental del Darwinismo Situado, que recoge de Darwin, es que la evolución, lejos de ser un fenómeno molecular, tal y como postula la SEM, es en realidad un fenómeno ecológico que surge de la interacción entre los organismos, entendidos como entidades intencionales o “agentes”, y su entorno, que es en gran medida el resultado de la actividad de los primeros.

La exposición de los componentes y estructura del Darwinismo Situado es sin duda la parte del libro más provechosa desde un punto de vista filosófico, puesto que en ella Walsh avanza ideas de naturaleza metacientífica que van al núcleo de algunos de los problemas clásicos de la filosofía de la biología, como el relativo al papel de la teleología en las teorías y explicaciones de naturaleza biológica. Por cuestiones de espacio no es posible detenerse a comentar estas ideas en demasiado detalle, pero baste con señalar que su defensa del concepto de *affordance*<sup>4</sup> como forma de con-

ceptualizar la relación entre organismo y entorno puede ser de gran valor para todos aquellos interesados en la cuestión de la construcción de nicho, que en las últimas décadas ha experimentado un crecimiento muy significativo (e. g. Odling-Smee et al. 2003). Del mismo modo, su defensa de la agencia y el carácter teleológico de los organismos, así como de los cambios en la estructura de las explicaciones que su plena consideración conllevaría en las ciencias biológicas, resultará muy interesante para quienes, en consonancia con algunos movimientos recientes, busquen restaurar una filosofía de la biología de corte aristotélico en el siglo XXI (e. g. Walsh 2006, Austin 2016, Lennox 2017).

## Conclusión

En definitiva, tal y como hemos visto a lo largo de esta reseña, OAE introduce múltiples innovaciones teóricas de calado. Por este motivo, el libro de Walsh supone un revulsivo que puede contribuir a la discusión y el cuestionamiento de algunas premisas clásicas de la biología evolutiva que la investigación empírica de

---

4 Traducido al castellano como “ofrecimiento”, es un concepto de la psicología ambiental que hace referencia al conjunto de estímulos de un ob-

---

jeto que proporcionan a un agente intencional la oportunidad de realizar una determinada acción.

los últimos 30 años ha ido matizando. Los argumentos que Walsh aporta en apoyo de sus tesis son persuasivos. En este sentido, se trata de una contribución valiosa para la biología evolutiva y la filosofía de la biología. Sin embargo, OAE adolece de ciertos problemas que hacen que la propuesta de Walsh no resulte todo lo atractiva que pudiera ser, al menos para quienes de antemano no simpatizan con una visión de la evolución similar a la que el autor defiende. Hay al menos tres razones para ello.

En primer lugar, OAE es un libro sumamente técnico y engorroso. Su lectura es complicada en buena medida debido a la abundancia de términos especializados que, por otra parte, son totalmente prescindibles para captar la esencia de los argumentos. En segundo lugar, la estructura del libro puede llegar a resultar al lector un tanto desordenada: a pesar de que el libro consta, como ya señalamos, de tres apartados bien delimitados, las mismas ideas se repiten una y otra vez, a la par que se matizan y se introducen nuevos argumentos que las apoyan. Esto hace difícil seguir un hilo conductor, pues provoca la impresión de que una y otra vez se está haciendo énfasis sobre los mismos puntos, si bien con palabras distintas.

Por último, una tercera razón por la cual el libro de Walsh, aunque valioso,

puede que no convenza a todos los lectores, es que en su exposición de la SEM el autor parece olvidar algunos méritos de esta teoría. La SEM cuenta con múltiples ejemplos de explicación satisfactoria de rasgos biológicos<sup>5</sup>. Walsh valora estos méritos, pero en muchas ocasiones parece que no los tiene suficientemente en cuenta a la hora de formular sus argumentos. Además, aunque parece razonable y deseable dar más énfasis al organismo y sus actividades en la evolución, u otorgar un mayor peso al desarrollo, las evidencias de que este último es el responsable de la variación adaptativa, o de que puede afectar a la herencia de forma significativa, son todavía escasas en relación a las que apuntan en una dirección distinta. Walsh no parece tener suficientemente en cuenta estas evidencias alternativas a la hora de formular sus argumentos, algo que puede restar credibilidad a sus ideas.

Por las razones anteriores es esperable que muchos partidarios de la SEM puedan sentir reticencia hacia un enfoque como el de Walsh, a pesar de su indudable valor. Pa-

---

5 Algunos de los ejemplos más clásicos son el melanismo industrial de la mariposa del abedul, *Biston betularia* o la resistencia a la malaria en los individuos heterocigotos con una sola copia del alelo para la anemia falciforme. Otros ejemplos pueden encontrarse en algunos de los principales manuales de biología evolutiva (e. g. Herron & Freeman 2014).

rece que el organismo y el desarrollo han llegado para quedarse en la biología evolutiva; no obstante, el grado en que su incorporación al corpus teórico de la biología evolutiva ponga en cuestión el modelo estándar de la SEM todavía está por determinar.

## AGRADECIMIENTOS

Este artículo ha sido realizado gracias a una ayuda predoctoral de la Xunta de GaliciaD481A-2021/274.

## Bibliografía

- Austin CJ (2016) Aristotelian essentialism: Essence in the age of evolution. *Synthese*. DOI: 10.1007/s11229-016-1066-4
- Depew DJ (2011) Adaptation as a process: The future of darwinism and the legacy of Theodosius Dobzhansky. *Stud Hist Philos Sci C*, 42: 89-98
- Futuyma DJ (2017) Evolutionary biology today and the call for an extended synthesis. *Interface Focus*, 7:20160145
- Herron JC, Freeman S (2014) Evolutionary analysis, 5th edn. Pearson, New York
- Huneman P (2010) Assessing the prospects for a return of organisms in evolutionary biology. *Hist Phil Life Sci*, 32:341-372
- Huneman P, Walsh DM (eds) (2017) Challenging the modern synthesis: Adaptation, development, and inheritance. Oxford, Oxford University Press
- Jablonka E, Lamb MJ (2005) Evolution in four dimensions. The MIT Press, Cambridge
- Laland KN, Uller T, Feldman MW, Sterelny K, Müller GB, Moczek A, Jablonka E, Odling-Smee J, Wray GA, Hoekstra HE, Futuyma DJ, Lenski RE, Mackay TFC, Schluter D, Strassmann
- JE (2014) Does evolutionary theory need a rethink? *Nature*, 514:161-164
- Laland KN, Uller T, Feldman MW, Sterelny K, Müller GB, Moczek A, Jablonka E, Odling-Smee J (2015) The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions. *Proc Biol Sci*, 282:20151019
- Lennox J (2017) An Aristotelian philosophy of biology: Form, function and development. *Acta Philos*, 26:33-52
- Mayr E (2001) What evolution is. Basic Books, New York
- Mill JS (1980) De los cuatro métodos de indagación experimental. Cuadernos Teorema, Valencia
- Müller GB (2017) Why an extended evolutionary synthesis is necessary. *Interface Focus*, 7:20170015
- Nicholson DJ (2014) The return of the organism as a fundamental explanatory concept in biology. *Philos Compass*, 9:347-359
- Odling-Smee J, Laland K, Feldman M (2003) Niche construction: The neglected process in evolution. Princeton, NJ, Princeton University Press

Pigliucci M (2007) Do we need an extended evolutionary synthesis? *Evolution*, 61: 2743-2749

Third Way of Evolution (online) Denis M. Walsh. Recuperado el 14 de diciembre de: \_

Walsh DM (2006) Evolutionary essentialism. *Brit J Phil Sci*, 57:425-448

Walsh DM (2015) *Organisms, agency, and evolution*. Cambridge University Press, Cambridge



## Becas para estudiantes que quieran asistir al congreso EVOKE

EvoKe-BCN21, es un congreso que se realizará en distintos espacios de Barcelona del 22 al 24 de noviembre de este año. Este congreso pretende abrir un espacio para reflexionar sobre los diferentes aspectos de la divulgación y promoción de la evolución en nuestras sociedades, así como sobre los retos de alfabetización científica que afronta nuestra sociedad hoy en día. La Sociedad Española de Biología Evolutiva (SESBE) todavía dispone de ayudas para apoyar a alumnos de máster, doctorado y postdocs que quieran asistir a dicho congreso. Las becas incluyen la inscripción al congreso, así como el pago de

material, coffee breaks y comidas durante toda la duración del mismo. Para solicitar la beca es necesario ser o hacerse miembro de la SESBE y acreditar ser estudiante de máster, doctorado o postdoc. La solicitud se ha de mandar a Juan Gefaell ([gefaell@uvigo.es](mailto:gefaell@uvigo.es)) con el asunto "EvoKe-BCN21 SESBE GRANTS" (más información en: <https://evokeproject.org/sesbe-grants/>).

Por otro lado, aprovechamos para informar que en los últimos días se han fichado nuevos ponentes, tales como Fernando Simón, coordinador de la crisis de la Covid-19 en España por par-

te del Ministerio de Sanidad; Leslea J. Hlusko, bióloga en la Universidad de Berkeley (California) y en el CENIEH (Centro Nacional de Investigación Sobre la Evolución Humana); Fernando González Candelas, profesor de Genética de la Universidad de Valencia; Josefa González, genetista del CSIC (Consejo Superior de Investigaciones Científicas); Sílvia Zurita, experta en Educación de la Fundación Bofill y de la Universidad Politécnica de Catalunya (UPC) y Johannes Jaeger, experto en ciencias complejas, en Viena.

Además, se va a realizar el workshop Collaborative Interfaces for the Multispecies City con la profesora Elisabeth Hénaff de la Escuela de Ingeniería Tandon de Nueva York.

Finalmente, EvoKe-BCN21 también incluirá actividades abiertas al público en el Evolution Day («Día de la Evolución»), donde podremos disfrutar de charlas plenarios e interactivas entre las que destaca como plenaria la de Gerard Talavera del Institut Botànic de Barcelona (CSIC).

A continuación, podremos ver como artistas gráficos y científicos trabajan paralelamente en el “Sci-Story Board”, donde los artistas dibujarán aquellos conceptos de los que nos estén hablando los biólogos evolutivos en vivo. Por último, el día finalizará con la combinación de ciencia y música en una diálogo protagonizado por la bióloga evolutiva Leslea J. Hlusko, la música de Jazz Carola Ortiz y el público.

En definitiva, una estupenda ocasión para encontrarse con profesionales de diversos ámbitos, para aprender y discutir sobre diversos aspectos de la evolución en nuestra sociedad. No os lo perdáis.

Programa preliminar: <https://evokeproject.org/evokebcn21-program/>

Registro: <https://evokeproject.org/registration-for-evoke-bcn-21/>

Barcelona a 2 de Octubre de 2021

Roberto Torres

Director de La Ciència AL Teu Món.

Organizador EvoKe-BCN21

# Últimas novedades sobre el próximo Congreso de la Sociedad SESBE VIII en Vigo

Estimados colegas y miembros de la SESBE,

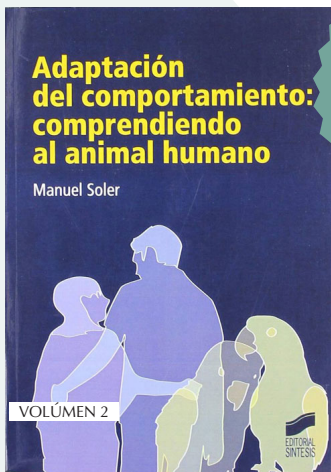
Me es grato informaros de la existencia de un par de novedades en relación al próximo congreso de Vigo que se celebrará del 2 al 4 de febrero de 2022. La primera es que se retrasa el plazo de inscripción temprana y presentación de comunicaciones en la WEB hasta el próximo 31 de Octubre de 2021. La segunda es que sigue habiendo varias becas disponibles de la SESBE para estudiantes de doctorado (se precisa acreditar pertenencia a la SESBE y al programa de doctorado de su universidad; contactar con Juan Gefaell en [gefaell@uvigo.es](mailto:gefaell@uvigo.es)). Finalmente, nos gustaría informar que estamos gestionando una cena de gala y una excursión opcional para el segundo día por la tarde noche. Todavía no hemos cerrado los acuerdos con las empresas pero esperamos que ambas contribuyan a que vuestra visita a Vigo resulte más satisfactoria si cabe... De ambas se os informará a su debido tiempo por email, aunque ninguna estaría cubierta por el pago de la inscripción.

Vigo a 14 de Octubre de 2021

Atentamente, Emilio Rolán-Alvarez

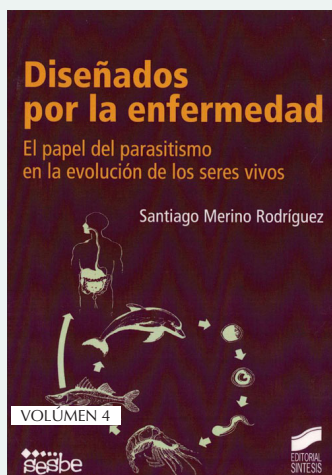
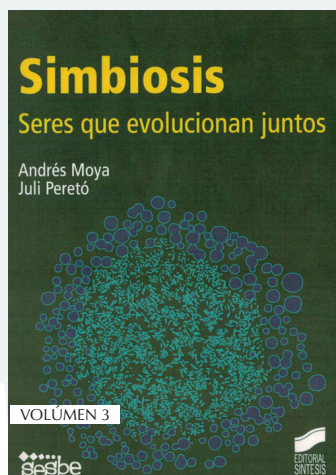
# Libros de la colección SESBE

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

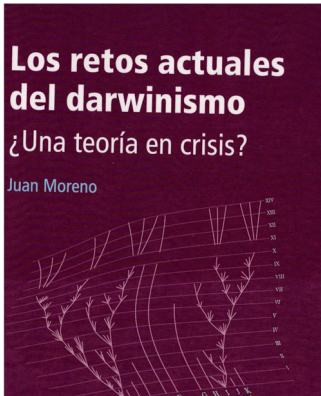
Lote de 5 títulos  
**82,50€\*\***  
Volúmenes del 1 al 5



\*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)

Para hacer un pedido contacta con Borja Milá: [b.mila@csic.es](mailto:b.mila@csic.es)





**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

---



**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

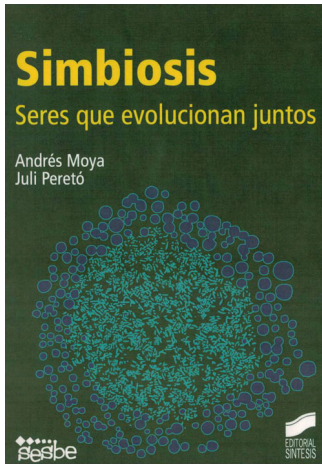
el del resto de los animales, no está justificada en absoluto, puesto que somos una especie de mamífero que está incluida en el grupo de los primates. Éste, el evolutivo, es el único enfoque científico posible que puede permitir que nos comprendamos mejor a nosotros mismos. Es cierto que somos diferentes 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

---



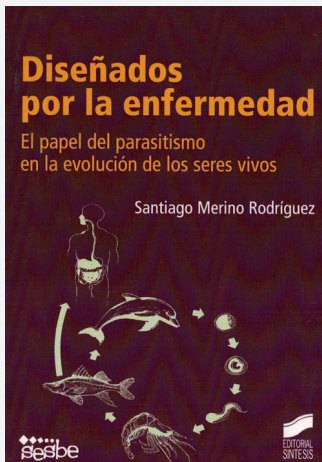
**Volumen 3.** Este libro trata sobre un fenómeno ubicuo en la Biosfera: la simbiosis (literalmente, vivir juntos). Gracias al estudio de los genomas de los seres que han unido sus destinos evolutivos, podemos conocer mejor el impacto de las simbiosis en la historia de la vida. Esta obra, dirigida a 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 simbiotes 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

---



**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.

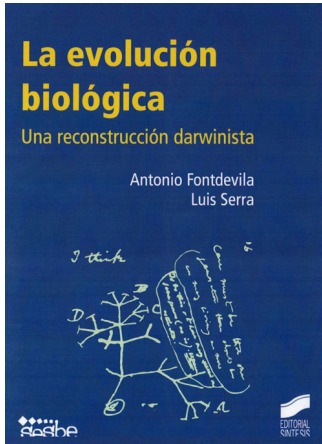
¿Por qué son tan abundantes los parásitos? ¿Quiénes son? ¿Qué influencia tienen sobre otros seres? ¿Hasta qué punto afectan a nuestra evolución? ¿Nos podemos librar definitivamente de ellos? Estas y otras preguntas se responden de manera sencilla en las páginas de “Diseñados por la Enfermedad”, lo que 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

---



**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](mailto: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/](http://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, **remite el comprobante** de pago bancario por correo electrónico (escaneado-pdf) a la Secretaría Técnica de la SESBE:

[secretaria.sesbe@kenes.com](mailto: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](http://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**

Portada: **Cópula del odonato *Telebasis corallina*.**

Fotografía cedida por **Adolfo Cordero**

Diseño: **Xiomara Cantera**

Rediseño y maquetación: **[ideasEV](#) | *diseño gráfico***

Para enviar artículos a *eVOLUCIÓN* contactar con:

**Antonio Fontdevila**

*(Universitat Autònoma de Barcelona)*

**Emilio Rolán-Alvarez**

*(Universidade de Vigo)*

email: **[antonio.fontdevila@uab.es](mailto:antonio.fontdevila@uab.es)**  
**[rolan@uvigo.es](mailto: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)*