

eVOLUCIÓN

Boletín de la Sociedad Española de Biología Evolutiva
Vól. 19(11) Octubre 2024



Sumario

Carta del Presidente de la SESBE	3
<i>Toni Gabaldón</i>	
Estrés y Elementos Transponibles: Desvelando las huellas Genéticas y su significado evolutivo	5
<i>Maria Pilar García Guerreiro</i>	
Parasitismo de cría: Uno de los mejores modelos para estudiar Coevolución.....	18
<i>Manuel Soler</i>	
De cómo los dioses nórdicos (o un tipo de arqueas) dieron origen a los eucariotas (incluido tú).....	38
<i>Rafael Laso-Pérez</i>	
Evolución de relojes y hormonas que sincronizan la reproducción en el mar ...	52
<i>Patricia Álvarez-Campos, Irene del Olmo y Paula Moreno-Martín</i>	
An interview with Michael Nachman	67
<i>Antonio Barbadilla</i>	
Libros de la colección SESBE	74
Cómo hacerse miembro de la SESBE... ..	78

Carta del Presidente de la SESBE

Toni Gabaldón



Llega un nuevo número de eVOLUCIÓN, el boletín de nuestra sociedad, y con el más artículos de alta divulgación sobre la evolución. Este boletín, junto con la web y nuestra cuenta de X (siguenos en [@sesbe_org](https://twitter.com/sesbe_org)) son las principales vías de difusión que tenemos para dar a conocer nuestras actividades y otras de interés, así como hacer divulgación sobre temas evolutivos. Para mejorar estas vías de comunicación estamos en proceso de adaptar la revista al formato OJS (Open Journal System) para obtener un DOI (digital object identifier) para cada uno de los artículos que se publiquen en el boletín. La asignación de un DOI facilitará la búsqueda e indexación de nuestros artículos que serán citables y conseguirán una mayor difusión, además de otorgar mejor reconocimiento a los autores y autoras que amablemente

han contribuido artículos. Para aumentar la difusión del boletín más allá de la lista de correo de la SESBE y del acceso a través de la página web, en breve crearemos la posibilidad de suscribirse para recibirla automáticamente en la dirección de correo. Pensamos que así eVOLUCIÓN podrá llegar más lejos, a sectores más amplios como profesorado de secundaria, otras asociaciones y potenciales personas lectoras en todo mundo hispanohablante. La página web está en proceso de profunda renovación y te animo a visitar la nueva versión, más moderna y atractiva. Tenemos otros planes para aumentar las acciones de difusión que en breve anunciaremos.

Otra línea de acción es la promoción de encuentros científicos sobre evolución,

como nuestro congreso bienal de la SESBE que tendrá lugar en València en 2026. En el periodo entre congresos la SESBE sigue apoyando otros eventos relacionados con la evolución celebrados en nuestro país, generalmente en forma de bolsas de viaje para la asistencia de socios/as de la SESBE. En este periodo hemos apoyado diversos eventos entre los que se encuentran la “Citizen Primavera of Science” (Zaragoza, 12-13 Abril 2024), la “Conference on Unicellular Eukaryotes” (Sant Feliu de Guixols, 30 Septiembre- 5 Octubre 2024), y el curso “New technologies for developmental evolutionary studies” (Madrid, 16-19 Diciembre 2024), al que todavía puedes apuntarte. Si eres socio/a de la SESBE y organizas un curso o congreso relacionado, no dudes en contar con la SESBE, uniendo esfuerzos podemos multiplicar el impacto. Hablando de proximos eventos, no quiero dejar de recordar que del 17 al 22 de Agosto de 2025, la SESBE organiza el congreso de la ESEB (www.eseb2025.com) en Barcelona. Todavía está abierto el plazo para enviar propuestas de simposios y te animo a hacerlo. Este verano

tuve la oportunidad de promocionar ESEB 2025 en el congreso “Evolution” que tuvo lugar en Montreal (Canada) y puedo decir que generó mucha expectativa.

Finalmente quiero recordar las demás acciones que siguen en marcha: El III premio Pere Alberch a la mejor tesis doctoral sobre evolución que se abrirá el año que viene para las tesis leídas entre el 1 de Octubre de 2023 y el 30 de Septiembre de 2025. Si has leído la tesis recientemente o lo vas a hacer próximamente no pierdas la oportunidad de optar a este prestigioso reconocimiento. Por otro lado el programa de Mentorazgo, pensado para personas en etapa postdoctoral o dando sus primeros pasos dirigiendo un grupo, sigue en pie y hemos recibido comentarios muy positivos de las personas que forman parte del mismo. Todas estas acciones funcionan gracias a personas socias que aportan ideas, esfuerzo, y tiempo desinteresadamente. Si quieres contribuir solo tienes que escribirnos a cualquier persona de la Junta Directiva. Y nada más, ya te dejo disfrutar del contenido de este número de eVOLUCIÓN.

Toni Gabaldón

Presidente de la SESBE

Estrés y Elementos Transponibles: Desvelando las huellas Genéticas y su significado evolutivo

Maria Pilar García Guerreiro, Grupo de Genómica, Bioinformática y Evolución. Departament de Genètica i Microbiologia, Facultat de Biociències, Universitat Autònoma de Barcelona, 08193 Bellaterra, Barcelona. mariapilar.garcia.guerreiro@uab.es

El genoma de los organismos está formado por genes y un gran abanico de secuencias entre las que se encuentran los elementos transponibles. Estos elementos fueron descubiertos a mediados de los años 40 por Barbara McClintock en el genoma del maíz (McClintock, 1950) constatándose posteriormente su omnipresencia en la mayoría de los genomas eucariotas y conociéndose actualmente muy pocos organismos cuyo genoma se encuentre desprovisto de estas secuencias. De acuerdo con los mecanismos de transposición los elementos transponibles se dividen en dos clases principales. Los de clase I, comúnmente llamados retrotransposones, transponen a través de un ARN intermediario mediante un mecanismo de “copiar y pegar” y se subdividen a su vez en elementos con o sin LTRs

(Long Terminal Repeats), de acuerdo con la presencia o ausencia de estas repeticiones en su estructura. Los elementos de clase II, comúnmente llamados transposones o elementos transponibles de ADN, incluyen tanto los elementos originalmente incluidos en el mecanismo de transposición de “corta y pega”, como nuevos elementos con mecanismos diferentes de transposición. Esta clase se subdivide en elementos con TIRs (repeticiones invertidas terminales), Helitrones (replicación a través de un modelo similar al de círculos rodantes) y los MITEs (Miniature Transposable Elements) que son no autónomos (incapaces de codificar para la transposasa, necesaria para la transposición) y altamente representados en algunos genomas como los de las plantas.

Los elementos transponibles representan un componente variable e importante de la mayor parte de los genomas, que puede ir desde el 1 al 90%, en algunos casos. En el caso del genoma humano las últimas estimas, usando las más modernas técnicas de secuenciación, muestran que entre el 60-69% de las secuencias son repetitivas, correspondiendo la mayoría a elementos transponibles. En la mayor parte de los casos un alto contenido en elementos transponibles conlleva un aumento del genoma del organismo hospedador. Sin embargo, el porcentaje del genoma ocupado por estas secuencias no está asociado a la complejidad de los organismos hospedadores. Dada su naturaleza errante y repetitiva, son responsables de un gran número de mutaciones asociadas directa o indirectamente a sus inserciones. Esta actividad mutagénica hace que constituyan un arma de doble filo: son una amenaza para la aptitud del individuo y, en contrapartida, constituyen una fuente valiosa de variabilidad genética, lo que hace que sean considerados verdaderos motores evolutivos. De hecho, su papel evolutivo muy probablemente esté siendo infraestimado debido a

Los elementos transponibles representan un componente variable e importante de la mayor parte de los genomas, que puede ir desde el 1 al 90%, en algunos casos

la falta de herramientas que nos permitan identificar secuencias cortas antiguas de estos elementos con un papel funcional.

Los factores capaces de activar los elementos transponibles en los genomas han sido y son objeto de muchos estudios en las últimas dos décadas. Aunque muchos de estos factores quedan por descifrar, el estrés parece tener un efecto significativo en la activación de estas secuencias. La investigación en este campo es de vital importancia para comprender cómo estos elementos pueden contribuir a la modulación de la función de los genomas y a su evolución.

Efectos del estrés ambiental sobre la actividad de los elementos transponibles

Los organismos están continuamente expuestos a estrés ambiental fruto de la contaminación, la radiación, la exposición a diferentes agentes patógenos y los cambios de temperatura, entre otros. Estos factores se han a menudo asociado a la actividad de algunas familias de elementos transponibles (García Guerreiro, 2012). Por ejemplo, los efectos del ca-

Los organismos están continuamente expuestos a estrés ambiental fruto de la contaminación, la radiación, la exposición a diferentes agentes patógenos y los cambios de temperatura, entre otros. Estos factores se han a menudo asociado a la actividad de algunas familias de elementos transponibles

lentamiento global, que está provocando intensas olas de calor, ha sido uno de los tipos de estrés más estudiados en *Drosophila*, humanos y plantas. Se sabe que los cambios de temperatura afectan a la estabilidad de algunos elementos transponibles en diferentes especies de *Drosophila*. En el caso de *D. subobscura*, una especie indicadora de cambio climático, no se observaron cambios masivos de expresión de elementos transponibles, pero sí de algunas familias específicas de elementos, particularmente de retrotransposones con LTRs de la familia Gypsy (Bodelón et al., 2023). En humanos el estrés térmico activa la expresión de un tipo particular de retrotransposones sin LTR (las secuencias ALU) y de los elementos con LTRs en plantas. En otro estudio, con la especie *D. melanogaster* (de Oliveira et al., 2021), el estrés oxidativo y el asociado a la exposición de la luz ultravioleta parece también aumentar la expresión de algunas familias de elementos. Sin embargo, el estrés no siempre conlleva un aumento de la actividad de estos elementos, sino

que en algunos casos disminuciones de la expresión, o aumentos seguidos de disminución, han sido también observados. En la planta *Arabidopsis thaliana* el estrés térmico produce activación o represión de la actividad de los elementos transponibles, dependiendo del ecotipo (subpoblación genéticamente diferenciada que está restringida a un hábitat específico). Todos estos resultados nos plantean la pregunta de por qué el efecto del estrés es variable, por qué sólo algunos elementos se ven afectados y cuáles son los efectos reales sobre el genoma.

Por otra parte, el cambio climático está ocasionando al desplazamiento de especies y la ruptura del aislamiento geográfico cuando éstas aumentan su área de distribución, creando oportunidades sin precedentes para la hibridación interespecífica. Si bien la hibridación puede amenazar la integridad de la biodiversidad local, también permite acelerar los procesos de especiación y el aumento de la biodiversidad. Además, la hibridación conlleva una

serie de cambios genéticos en los individuos que incluyen aumentos de tasas de mutación, reordenaciones cromosómicas, aumentos de la tasa de transposición, etc. De hecho, Barbara McClintock ya predijo en los años 80 (McClintock, 1984) que la hibridación interespecífica podría ser una fuente de activación de las secuencias repetitivas, que estaban en un estado quiescente, promoviendo la reestructuración genómica. A este conjunto de fenómenos resultantes de la hibridación se le denominó “choque genómico”. Desde entonces múltiples artículos de investigación en híbridos, tanto en animales como plantas, han aparecido en el panorama científico con el propósito de elucidar los efectos reales de la hibridación en la estabilidad de los elementos transponibles y su posible papel en la formación de nuevas especies. Múltiples casos de reactivación de elementos transponibles han sido reportados, entendiendo como tales mo-

La hibridación conlleva una serie de cambios genéticos en los individuos que incluyen aumentos de tasas de mutación, reordenaciones cromosómicas, aumentos de la tasa de transposición

dificaciones de los niveles de expresión, aumentos en la tasa de transposición y cambios epigenéticos (cambios químicos asociados a la expresión) en estos elementos. Nuestros propios estudios realizados con híbridos entre las especies cactófilas de *Drosophila*: *D. buzzatii* y *D. koepferae*, sugieren que la hibridación interespecífica puede alterar la expresión genética de los elementos transponibles y de algunos de los genes implicados en la síntesis de piRNAs (RNAs que controlan los elementos transponibles, véase cuadro 1) en hembras híbridas de *Drosophila* (Bodelón *et al.*, 2022). Alrededor del 6.8% de los elementos transponibles estaban diferencialmente expresados en híbridos con respecto a ambas especies parentales, aunque la mayoría presentaban una disminución de la expresión. De éstos, tan solo unas pocas familias presentaban valores de expresión mucho más elevados que las especies parentales, lo cual concuerda con nuestros estudios previos en los que se observaba un aumento de la tasa de transposición de elementos pertenecientes a estas mismas familias. La comparación de algunas marcas epigenéticas en las colas de las histonas mostró que, aunque el epigenoma está altamente conservado entre las especies parentales, se detectaron algunos cambios en los híbridos que podrían estar asociados a la desregulación de genes y elementos transponibles. Sin embargo, estos cambios no

Principales mecanismos epigenéticos de control de los elementos transponibles

piRNAs

Son RNAs de interferencia de 24-31 nucleótidos que están asociados a la proteína PIWI. La mayoría de ellos proceden de regiones genómicas, muchas heterocromáticas, denominadas *clusters*. Estas regiones están formadas por inserciones de elementos transponibles que se transcriben y regulan las copias de los elementos homólogos activos de la eucromatina. Actúan antes de la transcripción, favoreciendo la deposición de marcas cromáticas represoras dentro del elemento, o bien después favoreciendo la degradación de los RNAs mensajeros de elementos activos. Regulan elementos transponibles mayoritariamente en la línea germinal de *Drosophila*, levadura, nemátodos, ratón, primates, humanos, etc.

siRNAs

Son RNAs de interferencia de 21-22 nucleótidos que promueven la degradación de los transcritos de elementos transponibles activos en el genoma. Son muy importantes en la regulación de elementos transponibles de plantas, así como en la línea somática de muchos animales.

Metilación del DNA

Modifica la accesibilidad a proteínas de unión al DNA conllevando, en la mayor parte de los casos, a la inhibición de la transcripción. La metilación de las citosinas es un mecanismo ampliamente usado por muchos eucariotas para reprimir los elementos transponibles. Sin embargo, *Drosophila*, las levaduras y el nematodo *C. elegans* carecen prácticamente de este sistema de represión por el bajo contenido en citosinas metiladas. En plantas, la metilación de los elementos transponibles está guiada por un proceso mediado por siRNAs, producidos a partir de los propios elementos y que se unen a las secuencias de elementos activos promoviendo su metilación.

Modificaciones de las marcas de las histonas

Las modificaciones de las colas histónicas alteran su afinidad por el DNA cambiando la configuración de la cromatina y la accesibilidad a las enzimas implicadas en la transcripción. Estas modificaciones pueden depender de piRNAs u otros sistemas encargados de reconocer las copias de elementos transponibles y dirigir la modificación de sus histonas. Regulan los elementos transponibles de la mayoría de los eucariotas.

Cuadro 1

explican toda la desregulación observada, lo que lleva a pensar que otros mecanismos podrían estar implicados. De hecho, en un estudio previo, hemos observado

un aumento de la expresión de los genes implicados en la síntesis de piRNAs, sugiriendo que ésta podría ser la primera respuesta del genoma híbrido al estrés

de la hibridación. Nuestros estudios concuerdan con otros que muestran que los eventos de desregulación de elementos transponibles, como consecuencia de la hibridación, no son generalizados, afectando a un grupo reducido de familias, o a ninguna, en algunos casos. Las diferencias en los resultados pueden depender de la presencia de familias TE activas en al menos una de las especies parentales, el fondo genético de las especies implicadas y su tiempo de divergencia. Un caso extremo lo constituyen los híbridos de girasol en el que los híbridos naturales muestran desregulación de elementos transponibles, mientras que los híbridos recientes artificiales no presentaban tal desregulación. Es posible que, en este caso particular, en los híbridos naturales el proceso de hibridación estuviera acompañado de algún tipo de estrés que activara los elementos transponibles, mientras que en los artificiales este estrés no estuviera presente (Renaut et al., 2014). Esto demuestra que la activación de los elementos trans-

ponibles es un proceso complejo, que involucra diversos factores, y en el que la regulación epigenética de estos elementos podría jugar un papel relevante. Bien es verdad que la magnitud del impacto de la hibridación en la transposición puede, en algunas ocasiones, estar sesgada debido a: i) La tendencia a publicar solo los casos en los que se observan cambios y ii) los cambios observados pueden representar una pequeña parte de los cambios reales ya que algunos híbridos presentan una baja viabilidad por lo que escaparían a los estudios moleculares.

De un modo u otro parece haber un claro consenso de que por lo general la hibridación interespecífica puede desregular algunas familias de elementos transponibles dependiendo de las especies y el contexto genómico. El “shock” genómico por hibridación interespecífica podría conducir a una reprogramación epigenética y a una liberación de elementos transponibles asociada a mutaciones y nuevas formas de

El “shock” genómico por hibridación interespecífica podría conducir a una reprogramación epigenética y a una liberación de elementos transponibles asociada a mutaciones y nuevas formas de regulación genética. Algunas de estas mutaciones podrían fijarse mediante selección en un entorno nuevo contribuyendo a los procesos de especiación

regulación genética. Algunas de estas mutaciones podrían fijarse mediante selección en un entorno nuevo contribuyendo a los procesos de especiación. Cada vez hay más pruebas que sugieren que los elementos transponibles tuvieron y tienen un papel muy relevante en los procesos evolutivos. Se ha sugerido que los estallidos de transposición que siguen a la hibridación son responsables de rápidas reorganizaciones del genoma y fuente de innovaciones evolutivas, aunque será necesario más trabajo empírico para abordar estas cuestiones de manera concluyente.

Los elementos transponibles pueden promover la adaptación a los cambios ambientales

Bárbara McClintock fue la primera en proponer que el estrés promovía la movilización de los elementos transponibles los cuales producían mutaciones que facilitaban la adaptación a las condiciones estresantes (McClintock, 1984). Si bien es verdad que un estrés fuerte puede conducir a la movilización de algunos elementos transponibles, originando mutaciones deletéreas o letales para la célula, un estrés

más débil podría desencadenar procesos que permitirían a las células resistir mejor al estrés. Son bien conocidas las diferentes cascadas moleculares de genes que se activan frente a diferentes tipos de estrés tales como el oxidativo o el choque térmico. Se ha visto que algunos elementos transponibles, sobre todo los que contienen LTRs, albergaban secuencias reguladoras (Figura 1A) similares a las de genes activados en respuesta a diferentes tipos de estrés. Esto garantizaría al elemento la posibilidad de moverse en condiciones de estrés, propagaría las secuencias de respuesta al estrés por el genoma, y explicaría porque tan solo unas pocas de familias de elementos transponibles suelen verse afectadas por un u otro tipo de estrés. En *D. melanogaster* secuencias de unión a factores de transcripción relacionados con la respuesta a diferentes tipos de estrés se encuentran amplificados dentro de las secuencias de elementos transponibles. En nemátodos y en humanos se encontraron motivos de unión a factores de choque térmico (HSF) en elementos transponibles del tipo *Helitron* y *ALU* respectivamente.

La variación alélica de las inserciones de elementos transponibles puede estar asociada a variaciones en la expresión de genes de respuesta a estrés asociando estos elementos a las respuestas adaptativas al estrés

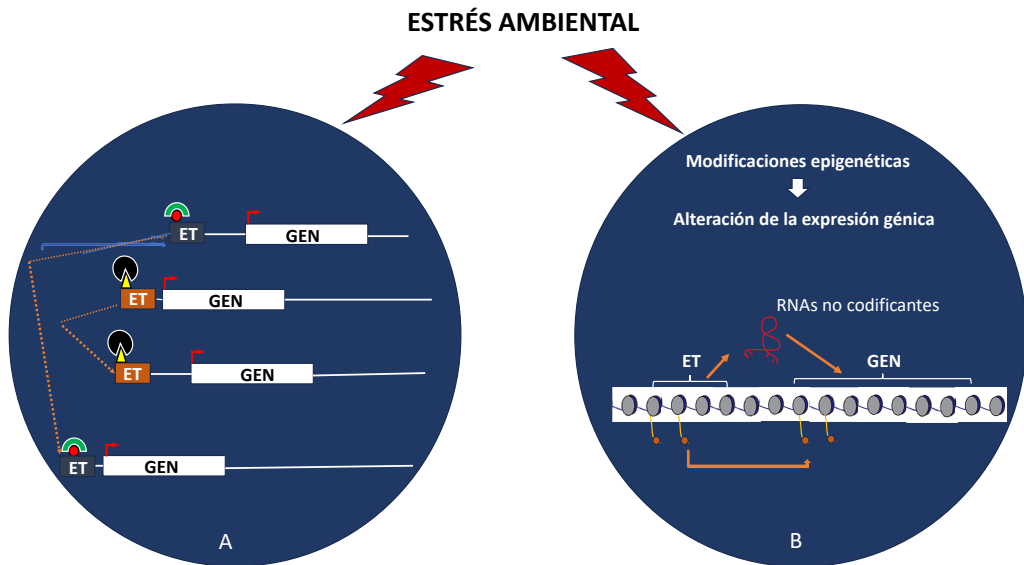


Figura 1. Ejemplos de algunos mecanismos moleculares implicados en las respuestas de los elementos transponibles al estrés ambiental: A) Algunos elementos transponibles (ETs) contienen secuencias de unión (círculos rojos y triángulos amarillos) a factores de transcripción (símbolos verdes y negros) implicados en la respuesta a estrés. Esto facilita la movilización (líneas discontinuas) de los ETs a otras regiones genómicas y la expansión de las secuencias reguladoras, afectando la expresión de genes colindantes B) Los ETs pueden expandir sus marcas epigenéticas (círculos naranja) hacia genes colindantes, así como producir RNAs pequeños que regulan genes de respuesta al estrés.

te. En *D. melanogaster* el transposon *Bari-Jheh*, añade elementos de respuesta a estrés (AREs) a genes de respuesta al estrés oxidativo y propaga sus marcas cromáticas a las regiones promotoras de estos genes, modificando su expresión (Guio *et al.*, 2018). En plantas, conocidas por tener un contenido alto en elementos transponibles, diferentes familias de elementos con secuencias reguladoras han sido asociadas a la sobreexpresión de genes de respuesta

a estrés tanto biótico como abiótico. Son también conocidos los casos en los que la inserción de un elemento transponible, en la vecindad o dentro de un intrón de un gen de respuesta a estrés, puede promover su regulación. En *D. melanogaster* los polimorfismos de inserciones del transposón P, en la región promotora de un gen de choque térmico (*hsp70*), están asociadas a diferentes cambios de su expresión y a la termotolerancia (Lerman

y Feder, 2005). Por lo tanto, la variación alélica de las inserciones de elementos transponibles puede estar asociada a variaciones en la expresión de genes de respuesta a estrés asociando estos elementos a las respuestas adaptativas al estrés. Sin embargo, la capacidad de los elementos transponibles de activarse y/o regular la actividad de algunos genes en condiciones de estrés no está siempre relacionada con la presencia de secuencias reguladoras en su estructura.

Es bien sabido que las perturbaciones ambientales afectan a los cambios epigenéticos (cambios que no afectan a la secuencia del ADN), encargados de la modulación de la expresión de genes y elementos transponibles (véase cuadro 1). De hecho, se ha observado que las respuestas fenotípicas adaptativas a los cambios en el ambiente pueden ocurrir de una forma extraordinariamente rápida a pesar de que las respuestas evolutivas se esperaría que fuesen lentas. Cabe entonces preguntarnos qué mecanismos moleculares permiten a los organismos reaccionar y adaptarse a estos cambios tan rápidos. Los cambios epigenéticos y los elementos transponibles son posiblemente unos de los principales actores de esta adaptación. Por ejemplo, la metilación del DNA en las regiones promotoras de los genes suele estar asociada a una reducción en la expresión génica, mientras que la metilación

en el interior del gen puede tener consecuencias variables tales como la represión de los promotores intragénicos o la regulación del *splicing* alternativo (proceso por el cual los exones de un gen se pueden unir de diferentes maneras al procesar el ARN mensajero (ARNm) precursor), entre otros. Bien conocidos son los fenotipos alternativos influenciados por el ambiente (polifenismos) en el sistema de castas de algunos insectos, como las abejas o las hormigas. En plantas, donde los patrones de metilación del DNA pueden persistir durante generaciones, se piensa que los cambios en la metilación del DNA serían necesarios para las respuestas adaptativas a cambios en el ambiente. Por su parte, los elementos transponibles también son susceptibles a los cambios epigenéticos (Figura 1B), siendo capaces de modular la expresión de las complejas redes génicas del hospedador en respuesta a cambios ambientales. Hay un aumento creciente de casos reportados de cambios locales en el paisaje epigenético atribuido a los elementos transponibles en plantas y ratón. Por ejemplo, cambios en el fenotipo del fruto de la palma aceitera han sido asociados a la pérdida de la metilación de un elemento transponible dentro el intrón de un gen. En el ratón se ha observado variabilidad en el color del pelaje asociada a la dieta y causada por patrones de metilación variables en la región que rodea la inserción de un elemento trans-

ponible dentro del gen de la coloración. Además, los elementos transponibles son una fuente de RNAs de interferencia pequeños (siRNAs) y RNAs no codificantes largos (lncRNAs) que regulan genes. Muchos de estos RNAs han sido asociados a respuestas al estrés, sobre todo en plantas como el maíz, en las cuales la respuesta al estrés abiótico se ha asociado a algunos lncRNAs derivados de elementos transponibles que participan en complejas redes de regulación génica (Rey *et al.*, 2016).

Ante situaciones ambientales extremas, es posible concebir procesos inmediatos de adaptación mediante la generación de nuevos rasgos fenotípicos a través de mecanismos epigenéticos, los cuales mejoran la capacidad de supervivencia en el entorno actual. En este sentido los elementos transponibles pueden ser considerados mediadores de la adaptación fenotípica acelerando los procesos evolutivos. La activación de los elementos transponibles generada después de situaciones de estrés podría constituir un potencial para la resiliencia de la biodiversidad. Como ejemplo de este tipo de procesos podríamos citar la radiación adaptativa, al estrés del ambiente volcánico, de las especies de *Drosophila* hawaianas. Una hipótesis propuesta para explicar esta diversificación adaptativa de *Drosophila* en las islas fue la de una explosión de la transposición, inducida por estrés (Craddock, 2016).

La activación de los elementos transponibles generada después de situaciones de estrés podría constituir un potencial para la resiliencia de la biodiversidad

La mayor parte de los ejemplos reportados en la bibliografía parecen inclinar la balanza hacia que los elementos transponibles juegan un papel muy importante en la adaptación al estrés, aunque esto no es siempre así. Por ejemplo, en plantas se han reportado al menos dos casos en los que los elementos transponibles podrían tener un efecto negativo sobre genes de respuesta a estrés (Mao *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2017). Estos resultados enfatizan la compleja relación entre estos elementos y la adaptación al estrés y subrayan la importancia de la necesidad de estudios a gran escala que evalúen la frecuencia de las inserciones adaptativas. Afortunadamente el progreso en las técnicas de secuenciación masiva de fragmentos largos está permitiendo un gran avance en este campo.

La paradoja evolutiva de los elementos transponibles

Como bien detallamos en los apartados previos, los elementos transponibles

han tenido y tienen un papel evolutivo importante. Sin embargo, constituyen una amenaza para la integridad de los genomas por su capacidad de interrumpir secuencias funcionales por inserción o producir reordenaciones cromosómicas, por recombinación no alélica entre diferentes copias. Los clásicos modelos de genética de poblaciones, propuestos en los años 80, han sido muy visionarios puesto que ya señalaban la importancia de dos tipos de fuerzas para evitar la proliferación de estos elementos: la regulación de la transposición y la selección purificadora. Los avances del conocimiento de la última década han demostrado que para restringir los efectos deletéreos de los elementos transponibles los genomas han desarrollado mecanismos basados sobre todo en el control epigenético (véase cuadro 1). Estos mecanismos reducen la actividad de los elementos y benefician al hospedador. No obstante, la deposición de marcas epigenéticas para controlar estos elementos no es tan precisa como cabría esperar (a pesar de los estrictos controles del genoma), extendiéndose a los genes colindantes, afectando su expresión y comprometiendo la eficacia biológica. Estudios recientes apuntan a que la propagación de marcas epigenéticas asociadas a elementos transponibles puede variar entre poblaciones y especies, indicando que probablemente los efectos epigenéticos podían también evolucionar. Podríamos entonces suponer

que el silenciamiento de los elementos transponibles y los efectos derivados podrían fluctuar entre estados sin alcanzar un equilibrio estable.

En cualquier caso, estos elementos siguen siendo ubicuos y altamente frecuentes en algunos genomas. Su éxito evolutivo no parece explicarse por su capacidad de evasión de los mecanismos de control desarrollados por el genoma hospedador en una especie de juego del “gato y el ratón”. La persistencia de los elementos transponibles podría verse favorecida, si además son capaces de mitigar el conflicto con su huésped bien autocontrolándose o aportándole un beneficio que compense su coste. Algunos elementos han adoptado estrategias para escapar a los mecanismos de control del hospedador, por ejemplo, el elemento *I* (retrotransposon sin LTR) de *Drosophila* se transcribe y ensambla sus proteínas en células permisivas como las células nodrizas de los ovarios, que son refractarias a la transposición. Esta estrategia parece reducir el número de transposiciones que posteriormente tendrán lugar en el ovocito. En plantas se han observado casos en los que la inserción de un retrotransposón protege parcialmente sus mRNAs de la degradación por siRNAs del huésped. Otra estrategia de los elementos transponibles es tener como diana sitios específicos de inserción donde no confieren efectos deletéreos para el genoma

(Cosby *et al.*, 2019). Esto se observó preferentemente en organismos que poseen genomas muy compactos, como algunos hongos o levaduras, en los que algunos elementos transponibles se insertan en regiones colindantes a los genes de tRNA, donde resultan inocuos para la expresión de estos genes. Otros elementos como los transposones de DNA *Tc1/Mariner*, entre otros, autorregulan su trasposición inhibiendo la función de la transposasa (enzima necesaria para la trasposición) cuando ésta alcanza un determinado nivel. Estos mecanismos de autocontrol mitigan los efectos de los elementos transponibles, pero *per se* no proporcionan una ventaja selectiva. No obstante, hay innumerables casos documentados en la bibliografía donde los elementos transponibles aportan beneficios para el hospedador. A los casos mencionados en los apartados anteriores relativos a la adaptación al estrés en eucariotas, cabe añadir ejemplos en procariotas donde estos elementos aportan resistencia a antibióticos o resistencia

a cambios ambientales. En *Drosophila*, que carece de la telomerasa, los elementos transponibles permiten el alargamiento de los telómeros y el mantenimiento de los centrómeros. En mamíferos algunas secuencias de elementos han sido adoptadas (fenómeno de domesticación) por el genoma para la embriogénesis, la formación de la placenta o la formación de la gran variedad de anticuerpos, entre otros (Cosby *et al.*, 2019).

Es difícil evaluar el peso que los diferentes mecanismos pueden tener en la persistencia de estos elementos en el genoma. Más análisis comparativos de la dinámica de los elementos transponibles y los efectos en la eficacia biológica, así como de los mecanismos de control del hospedador, serían relevantes para desentrañar cómo las diferentes fuerzas interconectadas dan forma a la prevalencia y distribución diferencial de los elementos transponibles en todo el árbol de la vida.

Bibliografía

Bodelón, A. *et al.* 2023. Impact of heat stress on transposable element expression and derived small RNAs in *Drosophila subobscura*. *Genome Biology and Evolution*, 15: evad189.

Bodelón, A. *et al.* 2022. High stability of the epigenome in *Drosophila* interspecific hybrids. *Genome Biology and Evolution*, 14: evac024.

- Cosby, R.L., Chang, N.C. y Feschotte, C. 2019. Host–transposon interactions: Conflict, cooperation, and cooption. *Genes and Development*, 33: 1098–1116.
- Craddock, E. M. 2016. Profuse evolutionary diversification and speciation on volcanic islands: Transposon instability and amplification bursts explain the genetic paradox. *Biology Direct*, 11:1–15.
- de Oliveira, D. S. et al. 2021. Oxidative and radiation stress induces transposable element transcription in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Evolutionary Biology*, 34: 628–638.
- García Guerreiro, M. P. 2012. What makes transposable elements move in the *Drosophila* genome? *Heredity*, 108: 461–468.
- Guio, L., Vieira, C. y González, J. 2018. Stress affects the epigenetic marks added by natural transposable element insertions in *Drosophila melanogaster*. *Scientific Reports*, 8: 1–10.
- Lerman, D. N., y Feder, M. E. (2005). Naturally occurring transposable elements disrupt hsp70 promoter function in *Drosophila melanogaster*. *Molecular Biology and Evolution*, 22: 776–783.
- Mao, H. et al. 2015. A transposable element in a NAC gene is associated with drought tolerance in maize seedlings. *Nature Communications*, 6: 8326.
- McClintock, B. 1950. The origin and behavior of mutable loci in maize. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 36: 344–355.
- McClintock, B. 1984. The significance of responses of the genome to challenge. *Science*, 226: 792–801.
- Renaut, S. et al. 2014. Genomics of homoploid hybrid speciation: diversity and transcriptional activity of long terminal repeat retrotransposons in hybrid sunflowers. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 369: 20130345.
- Rey, O. et al. 2016. Adaptation to global change: A transposable element–epigenetics perspective. *Trends in Ecology and Evolution*, 31: 514–526.
- Wang, D. et al. 2017. Transposable elements (TEs) contribute to stress-related long intergenic noncoding RNAs in plants. *Plant Journal*, 90: 133–146.

Parasitismo de cría:

Uno de los mejores modelos para estudiar Coevolución

Manuel Soler, Departamento de Zoología. Facultad de Ciencias. Universidad de Granada. 18071 Granada, msoler@ugr.es

Introducción

Coevolución es un proceso que provoca cambios evolutivos recíprocos en las especies que están interactuando. Esa reciprocidad es una condición imprescindible: las adaptaciones desarrolladas como resultado de la interacción entre dos especies tienen que aparecer en ambas. Entre los sistemas coevolutivos más importantes se podrían destacar algunos como depredadores – presas, plantas – herbívoros, plantas – polinizadores y parásitos – hospedadores. Este último es seguramente el más relevante, se calcula que el 40% de las especies que existen en nuestro planeta son parásitas. Las interacciones antagonistas entre parásitos y hospedadores han sido protagonistas de multitud de estudios que han aportado ejemplos excelentes de evolución recípro-

ca, con adaptaciones defensivas por parte de los hospedadores y contradaptaciones por parte de los parásitos que, a su vez, pueden ser seguidas de contradaptaciones en los hospedadores y en los parásitos, y así sucesivamente. Esta interacción de escalada continua se conoce como “carrera de armamentos coevolutiva”. Sin embargo, un proceso coevolutivo suele incluir muchas poblaciones de la misma especie hospedadora y, además, un número de especies interactuando que suelen ser más de dos. Ambos factores contribuyen a que el

Coevolución es un proceso que provoca cambios evolutivos recíprocos en las especies que están interactuando

proceso sea más complejo y abre otras posibilidades coevolutivas: ciclos y alternancia coevolutiva. La existencia de ciclos se basa en una selección dependiente de la frecuencia que favorece genotipos raros en poblaciones hospedadoras mientras que, en el modelo de alternancia coevolutiva, la selección natural favorece el parasitismo de la especie hospedadora con las defensas menos desarrolladas. Además, la complejidad de las interacciones también se incrementa debido a las diferencias entre poblaciones, ya que factores como densidad de parásitos, infectividad, virulencia y nivel de defensas de los hospedadores, pueden variar entre poblaciones. La teoría del mosaico geográfico coevolutivo postu-

la que las características diferenciales entre poblaciones y las migraciones de individuos de unas zonas a otras (flujo de genes) son los factores que dirigen la dinámica del proceso coevolutivo (Thompson, 2005).

Hay un tipo de parasitismo bastante peculiar que lo que hace es aprovechar (parasitar) los costosos cuidados parentales que los padres realizan en beneficio de sus hijos. Los que siguen esta estrategia son los conocidos como parásitos de cría, cuyo representante más famoso es el cuco común (*Cuculus canorus*). Los cucos no hacen nido ni cuidan de sus descendientes; las hembras de cuco ponen sus huevos en los nidos de otras especies (hospedadoras) que son las que se encargan de incubar el huevo y, posteriormente, alimentar al pollo parásito, normalmente mucho mayor que ellas (Figura 1).

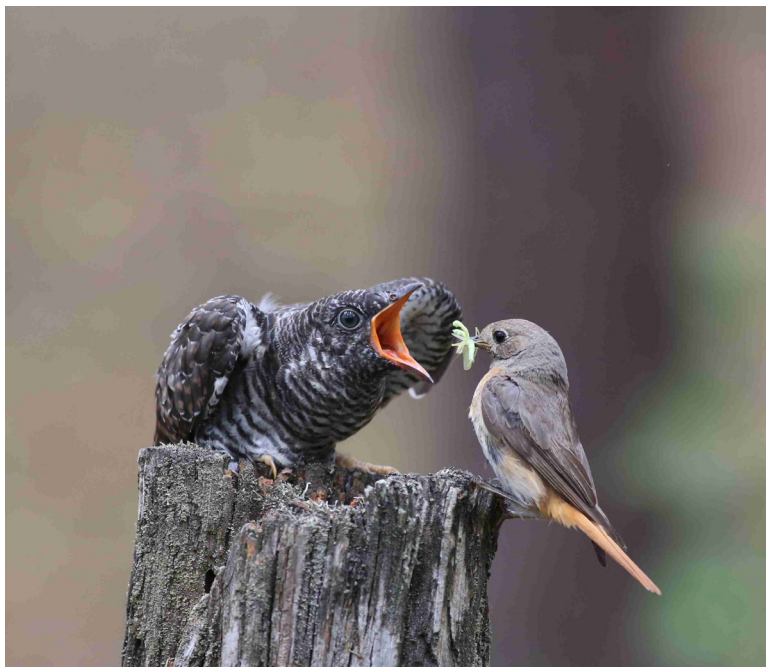


Figura 1: Pollo de cuco común (*Cuculus canorus*) recién salido del nido alimentado por una hembra de colirrojo real (*Phoenicurus phoenicurus*). Fotografía de Oldřich Mikulica.

El parasitismo de cría está ampliamente extendido por todo el reino animal. Se pueden distinguir dos tipos: facultativo y obligado. En el parasitismo de cría facultativo las hembras, además de cuidar de una parte de sus descendientes, distribuyen algunos de sus huevos entre los nidos de otras hembras vecinas, normalmente de su misma especie. Las especies parásitas de cría obligadas nunca cuidan de sus hijos, por tanto, siempre tienen que poner sus huevos en los nidos de otras especies, por lo que también se le conoce como parasitismo de cría interespecífico. Desde el punto de vista coevolutivo este es el tipo que más interesa, porque con frecuencia provoca en las especies hospedadoras importantes costos que favorecen la aparición de estrategias defensivas. Está muy extendido en la naturaleza; un reciente estudio ha mostrado que ha evolucionado independientemente al menos en 59 ocasiones: 49 en insectos, 7 en aves y 3 en peces. La mayor parte de las especies parásitas de cría (más del 98%) son insectos (Sless *et al.* 2023); sin embargo, han sido poco estudiadas. Casi la totalidad de la información de que disponemos sobre la coevolución entre parásitos de cría y

sus hospedadores proviene de estudios realizados en aves. Esto no es de extrañar, es la consecuencia lógica de que es más fácil estudiar lo que ocurre en los nidos de las aves, grupo en el que los sentidos dominantes son la vista y el oído (al igual que en los humanos), que lo que ocurre en los hormigueros y otros hábitáculos de los insectos, grupo en el que el olfato suele ser el sentido dominante en su comunicación, un sentido que en los humanos está poco desarrollado. En aves, existen 109 especies parásitas de cría obligadas pertenecientes a 27 géneros, aunque las estrategias de parasitismo utilizadas y los costes provocados a las especies hospedadoras son enormemente variables.

El parasitismo de cría en aves

El parasitismo es una estrategia muy beneficiosa, pues permite aprovechar los recursos de otros individuos. El parasitismo de cría no es una excepción. El hecho de no tener que cuidar de los descendientes permite a las especies parásitas poder invertir esos recursos que ahorran en poner un mayor número de huevos. Las hembras de las especies parásitas de cría ponen un número de huevos tres o cuatro veces superior al de las especies no parásitas de su mismo tamaño. Sin embargo, teniendo en cuenta estos elevados beneficios, sorprende que sólo el 1% de las especies de aves sean parásitas de

*El parasitismo de cría está
ampliamente extendido por
todo el reino animal*

El hecho de no tener que cuidar de los descendientes permite a las especies parásitas poder invertir esos recursos que ahorran en poner un mayor número de huevos

cría. Aunque esta estrategia reproductora ha evolucionado siete veces en las aves, está claro que no es fácil convertirse en parásito de cría. Primero, porque hay que superar importantes desafíos evolutivos, principalmente conseguir que sus pollos, a la hora de llegar a adultos y tener que reproducirse, aprendan a reconocer a los individuos de su propia especie a pesar de haber sido criados por otra diferente; y segundo, tienen que hacer frente a las variadas y frecuentemente eficaces estrategias defensivas que van desarrollando las especies hospedadoras.

Los estudios sobre el parasitismo de cría en aves, siempre se enfocaron desde el punto de vista de la teoría coevolutiva. De hecho, la primera revisión sobre el tema publicada en 1990 por Stephen Rothstein llevaba el sugestivo título de “A model system for coevolution: avian brood parasitism” (Rothstein 1990). Hasta comienzos del siglo XXI, el tema protagonista era la expulsión de huevos como defensa desarrollada por los hospedadores, frente a la cual los parásitos respondían con el mimetismo de sus huevos que, a veces, podía llegar a ser casi perfecto. El

hecho de que las especies de paseriformes que no podían ser parasitadas por el cuco (por hacer sus nidos en estrechos agujeros o por alimentar a sus pollos con semillas en lugar de insectos) no tenían la capacidad de reconocer y expulsar huevos extraños, mientras que las especies que sí podían ser parasitadas sí disponían de esa capacidad y, además, eran parasitadas con huevos miméticos, se consideró una de las pruebas más consistentes de la existencia de un proceso coevolutivo a nivel general (Davies 2000). Hasta finales del siglo XX se pensaba que la carrera de armamentos entre las aves parásitas de cría y sus hospedadores estaba restringida a la expulsión de huevos y al mimetismo; se asumía que si una especie no reconocía huevos extraños estaba indefensa frente al parasitismo y que, si el mimetismo era lo suficientemente bueno, esa guerra coevolutiva habría sido ganada por el parásito. Con la llegada del siglo XXI estas ideas quedaron muy anticuadas; una avalancha de estudios experimentales utilizando, además de los clásicos, otros sistemas parásito de cría –hospedador nuevos, pusieron de manifiesto que ninguna de las dos asunciones eran correctas: el mimetismo

no derrota definitivamente la defensa basada en el reconocimiento y expulsión de huevos, y las adaptaciones y contradaptaciones se pueden producir, no sólo en la fase de huevo, sino en todas las etapas del ciclo reproductor (Soler 2017): antes de la puesta, etapa de huevo (huevos en el nido), etapa de pollo (pollos en el nido) y etapa de volantón (pollos todavía dependientes, pero ya fuera del nido).

Adaptaciones y contradaptaciones en cada fase del ciclo reproductor

Se han descrito una gran cantidad de defensas y contradefensas. Las más importantes se especifican en la Tabla 1. Aquí en el texto sólo vamos a destacar algunas de las más importantes o interesantes en cada una de las etapas del ciclo reproductor.

Antes de la puesta

Al conjunto de adaptaciones evolucionadas en los hospedadores que dificultan la puesta del huevo por parte de la hembra parásita se le denominan defensas de primera línea. La más frecuente es la defensa activa del nido acosando y atacando a la hembra parásita cuando la ven en las proximidades. Si la especie hospedadora es de un tamaño similar o superior al de la especie parásita puede ser muy eficaz. Los parásitos para contrarrestar

esta defensa, además de adoptar un comportamiento poco llamativo con el que consiguen a veces no ser descubiertos, han desarrollado dos contradaptaciones sorprendentes. Primera, en algunas especies el macho colabora en la puesta del huevo actuando como señuelo para que mientras él recibe los ataques, la hembra pueda poner el huevo. La segunda, descubierta en el cuco, consiste en imitar la coloración del gavián común (*Accipiter nisus*), presentando una zona ventral con barras claroscúras muy similar a la que tiene esta rapaz que frecuentemente actúa como depredadora de las especies hospedadoras (Feeney et al. 2012).

Otras defensas importantes de primera línea son un inicio de puesta imprevisible y sincronizar el inicio de puesta, de manera que la mayoría de las hembras hospedadoras ponen casi a la vez. La primera de estas estrategias consigue que sea más

Al conjunto de adaptaciones evolucionadas en los hospedadores que dificultan la puesta del huevo por parte de la hembra parásita se le denominan defensas de primera línea

	ADAPTACIONES DEL HOSPEDADOR	ADAPTACIONES DEL PARÁSITO
DEFENSAS DE PRIMERA LÍNEA	<p>Anidar lejos de posaderos</p> <p>Nidos ocultos</p> <p>Arquitectura del nido</p> <p>Defensa activa del nido</p> <p>Fecha de puesta impredecible</p> <p>Sincronización de la puesta</p> <p>Evaluación del riesgo de parasitismo</p> <p>Hembra permanece dentro del nido</p>	<p>Adaptaciones cognitivas – memoria espacial</p> <p>Búsqueda activa de nidos</p> <p>Elección de hospedador</p> <p>Pequeño tamaño</p> <p>Cooperación entre sexos</p> <p>Mimetismo con gavilán</p> <p>Estrategia del “farming”</p> <p>Comportamiento sigiloso</p> <p>Parasitismo rápido</p> <p>Parasitismo con hembra en el nido</p>
ETAPA DE HUEVO	<p>EXPULSIÓN de huevos parásitos</p> <p>Alta variación entre puestas</p> <p>Baja variación dentro de puesta</p> <p>Polimorfismo en huevos del hospedador</p>	<p>Mimetismo de huevos</p> <p>Crisis</p> <p>Huevos supranormales</p> <p>Huevos atractivos</p> <p>Cáscara más gruesa</p> <p>Comportamiento mafioso</p> <p>Gritos similares a depredadores</p> <p>Seleccionar nidos con huevos similares a los propios</p> <p>Polimorfismo en huevos del parásito</p>
ETAPA DE POLLO	<p>Rechazo de pollos</p> <p>Marcas identificativas en los pollos hospedadores</p> <p>Negativa a alimentar a los pollos parásitos</p>	<p>Mimetismo de pollos</p> <p>Marcas identificativas en los pollos parásitos</p> <p>Señales manipuladoras</p> <p>Estímulos supranormales</p>
ETA DE VOLANTÓN	<p>Discriminación de volantones parásitos</p> <p>Negativa a alimentar volantones parásitos</p>	<p>Mimetismo visual de volantones</p> <p>Mimetismo en gritos de petición de alimento</p> <p>Cambio de padres adoptivos</p>

Tabla 1: Adaptaciones y contradaptaciones descritas entre parásitos de cría y sus hospedadores en cada una de las fases del periodo reproductor. Reelaborada a partir de la publicada en Soler (2017).

difícil para la hembra parásita poner su huevo en el momento adecuado (durante la puesta de la hembra hospedadora). La segunda, puesto que las hembras parásitas sólo pueden poner como máximo un huevo cada día, reduce el riesgo de parasitismo gracias al efecto dilución; es decir, conforme el número de nidos disponibles para ser parasitados aumenta, cada nido tiene una menor probabilidad de ser parasitado. Frente a ambas estrategias algunos parásitos han desarrollado una adaptación fascinante conocida como “*farming*”, que consiste en matar a todos los descendientes del hospedador (huevos o pollos) en los nidos que no pueden ser parasitados porque ya está muy avanzada la incubación o porque han eclosionado los huevos. Esta depredación de sus nidos obliga a esas parejas a realizar una puesta de reposición que podrá ser parasitada en el futuro (Swan *et al.* 2015).

Durante la puesta

Como ya hemos destacado, el principal mecanismo de defensa es reconocer y expulsar los huevos parásitos. Lógicamente, al principio, expulsarán los que menos se parecen a los suyos e irán quedando en el nido los más parecidos. Conforme va mejorando la habilidad de reconocimiento irán expulsando otros que son más parecidos a los suyos, con lo que se estarán seleccionando los que presentan

un mejor mimetismo. De esta manera se puede llegar a un mimetismo casi perfecto que puede conseguir que ya el hospedador no pueda reconocerlos. Sin embargo, la carrera de armamentos no finaliza aquí, los hospedadores disponen de dos posibilidades para evitar perder esta batalla coevolutiva. La primera es disminuir la variación intrapuesta a la vez que se aumenta la variación entre puestas. Esto implica que cada hembra pondrá huevos muy similares entre sí y diferentes a los que ponen otras hembras, lo cual reducirá considerablemente la eficacia del mimetismo. Frente a esto se ha comprobado que la hembra parásita puede seleccionar nidos que tengan huevos similares a los que ella pone.

La segunda se ha comprobado en varios sistemas parásito de cría – hospedador de Asia y África; consiste en que las especies hospedadoras ponen unos huevos con unos patrones de coloración y moteado muy complejos, diferentes entre hembras, que dan lugar a un extraordinario polimorfismo en la morfología de sus huevos. La diversidad de colores y moteados es enorme, no sólo entre diferentes especies hospedadoras, sino también entre distintas hembras de la misma especie (Figura 2). Esta defensa basada en el polimorfismo dificulta que los parásitos pongan huevos que los imiten y ayuda al hospedador a identificar

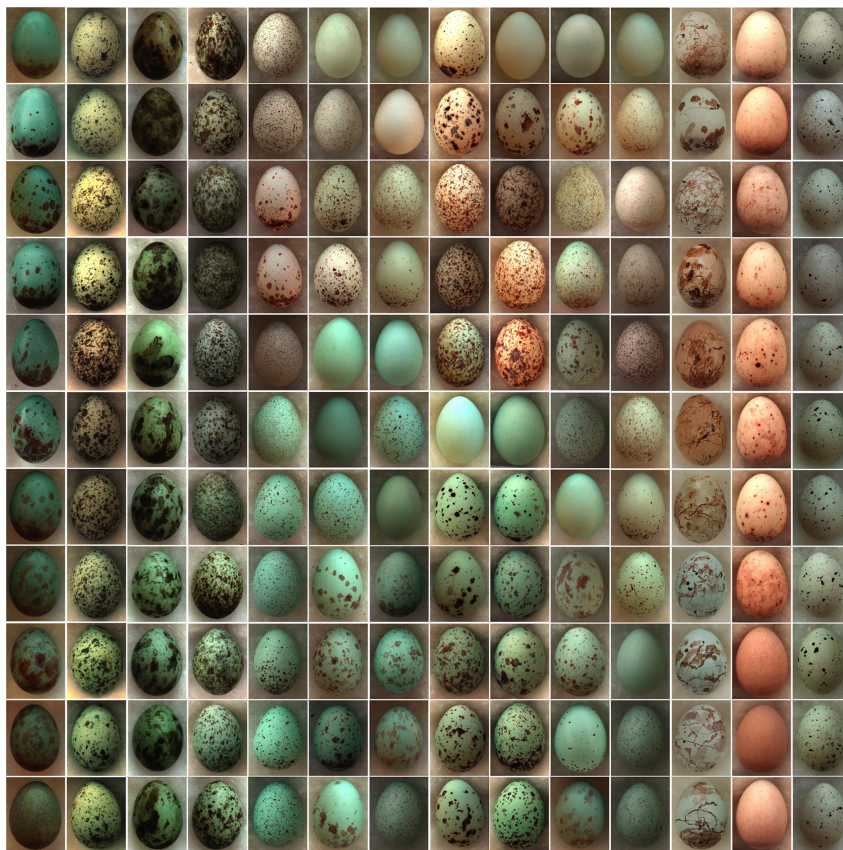


Figura 2: Huevos polimorfos. Los huevos de cada columna se corresponden con los que pone cada especie hospedadora de dos especies de cucos africanos, y los de las filas dentro de cada columna corresponden a hembras diferentes de esa especie hospedadora. Figura amablemente cedida por Eleanor Caves y Claire Spottiswoode.

los huevos ajenos. Este mecanismo de defensa que da lugar a tan espectacular variación entre huevos se podría pensar que no es posible que sea contrarrestado por los parásitos, sin embargo, se ha comprobado que en algunos casos las especies parásitas pueden responder también con polimorfismo, consiguiendo patrones muy similares a los de los huevos de los hospedadores (Spottiswoode y Stevens 2010).

Las fuertes presiones selectivas ejercidas por la expulsión de huevos han provocado la aparición de diversas contradaptaciones por parte de las especies parásitas (ver Tabla 1). Vamos a comentar una que, probablemente, es la más fascinante: el comportamiento mafioso. La hipótesis sugería que los parásitos de cría podrían detener o impedir la evolución de la expulsión de huevos aumentando los costos de la expulsión. La idea era que

visitarían los nidos previamente parasitados y, si su huevo había sido expulsado, rompiendo todos los huevos de esa pareja conseguirían que no fuera rentable desde el punto de vista evolutivo rechazar los huevos parásitos porque las parejas expulsoras tendrían menos éxito reproductor que las no expulsoras, puesto que éstas tendrían la posibilidad de criar alguno de sus pollos. Un estudio experimental comprobó que esta hipótesis se cumplía en el caso del críalo europeo (*Clamator glandarius*), al encontrar que la mayoría (73%) de los nidos experimentales de su principal especie hospedadora, la urraca común (*Pica pica*), en los que se retiró el huevo parásito fueron depredados, mientras que los nidos control en los que no se retiró el huevo fueron depredados raramente (11%). Los críalos depredadores tenían una ventaja inmediata: al depredar el nido conseguían que las urracas realizaran una puesta de reposición y, como les habían “enseñado” y ellas habían “aprendido” que si expulsaban el huevo su nido sería depredado, en esas puestas de reposición, la mayoría no expulsaron el huevo parásito introducido en otro estudio experimental (Soler *et al.* 2017).

Fase pollo en el nido

Observaciones tan espectaculares como la que representa la Figura 1, un hospedador de pequeño tamaño cebando a un gi-

gantescos pollo de cuco, planteaba un gran interrogante: si los hospedadores son capaces de reconocer huevos parásitos bastante parecidos a los suyos, ¿cómo es posible que no puedan reconocer un pollo tan diferente? Este fue considerado durante muchos años el gran enigma del parasitismo de cría. Se asumía que el reconocimiento de pollos no existía en ninguna especie hospedadora y se propusieron varias hipótesis para explicarlo. Incluso se publicó un modelo matemático en *Nature* que demostraba que ese potencial mecanismo de defensa de reconocer y expulsar –o dejar de cebar– al pollo parásito no podía evolucionar al menos en el cuco común y otras especies en las que el pollo parásito expulsa todos los huevos del hospedador consiguiendo quedarse solo en el nido. Esta idea se derrumbó estrepitosamente cuando se descubrió que el maluro soberbio (*Malurus cyaneus*), un hospedador de dos especies de cucos australianos del género *Chrysococcyx* era capaz de abandonar los nidos ocupados por un pollo solitario de *C. basalis*, su parásito especialista en el 40% de los casos y, en el 100% los ocupados por *C. lucidus*, un parásito ocasional de este hospedador (Langmore *et al.* 2003). Posteriormente se descubrió que otras especies de hospedadores, incluso expulsaban de su nido los pollos parásitos de otro cuco agarrándolos con su pico. Desde entonces, se fueron encontrando más pruebas de discriminación de los pollos parásitos que,

a veces, incluso iban acompañadas de evidencias de la existencia de contradaptaciones por parte de los parásitos (ver Tabla 1). Al igual que ocurría durante la fase de huevo, la principal contradaptación frente al reconocimiento de pollos es el mimetismo. Hay casos en los que el pollo parásito es prácticamente idéntico a los pollos del hospedador (Figura 3).

Fase Volantón

El descubrimiento de la existencia de defensas durante la fase pollo hizo sospechar que también podrían haber evolucionado durante la fase volantón. En todas las especies de aves en las que los pollos se desarrollan en un nido, cuando lo abandonan, siguen necesitando del cuidado de los padres durante un periodo de tiempo considerable, aproximadamente similar al de estancia en el nido. Esta es la etapa más difícil de estudiar del ciclo reproductor de las aves y hay pocos trabajos que hayan abordado las relaciones entre parásitos de cría y sus hospedadores en ella. Sin embargo, ya se han conseguido pruebas experimentales de la existencia

En todas las especies de aves en las que los pollos se desarrollan en un nido, cuando lo abandonan, siguen necesitando del cuidado de los padres durante un periodo de tiempo considerable, aproximadamente similar al de estancia en el nido

de adaptaciones y contradaptaciones durante esta fase en dos sistemas parásito de cría – hospedador. Primero, una especie hospedadora sudamericana, el tordo músico (*Agelaioides badius*), que es parasitada por dos especies del género *Molothrus*, una especialista que sólo parasita al tordo músico (*M. rufoaxillaris*) y otra generalista que utiliza a muchas especies hospedadoras

(*M. bonariensis*), se comprobó que el tordo músico alimentaba a los volantones del parásito especialista, pero rehusaba cebar a los pollos del generalista. Esto tenía una clara explicación: los jóvenes de la especie especialista habían desarrollado un mimetismo muy bueno tanto del aspecto como de los

gritos de petición de alimento, mientras que los de la especie generalista no lo habían hecho (de Mársico *et al.* 2012).

Segundo, también se ha comprobado la discriminación de pollos volantones en el sistema Críalo – urraca y la contradaptación de los críalos frente a esta defensa por parte de las urracas no implica la evolución de mimetismo que es lo



Figura 3: El mimetismo de los pollos parásitos puede llegar a ser casi perfecto. El pollo de la izquierda es un parásito de viuda colicinta (*Vidua macroura*), y el de la derecha es el pollo de la especie hospedadora, la estrilda común (*Estrilda astrild*). Además del mimetismo de las manchas y patrones de coloración del interior de la boca, el pollo parásito también imita con bastante exactitud los gritos de petición de alimento del pollo hospedador. Fotografía de Justin Schuetz.

más habitual. Se descubrió que las urracas dejaban de alimentar a los críalos volantes cuando éstos habían sido criados en el nido en compañía de pollos de urraca; sin embargo, si no habían compartido el nido con pollos del hospedador sí eran alimentados por las urracas tras el abandono del nido. Sorprendentemente, los pollos volantes rechazados por las urracas no morían de hambre, lo que hacían era volar pidiendo alimento a otras urracas y conseguían hacerse adoptar por las que estaban cuidando a pollos volantes de críalo que habían sido criados solos en el nido. Este es el único caso conocido en el que los pollos parásitos, tanto fuera como dentro del nido, desarrollan una

adaptación distinta del mimetismo que les permite seguir siendo cuidados por los hospedadores (Soler et al. 2014).

Relación entre defensas de distintas fases del ciclo reproductor

Las adaptaciones y contradaptaciones que hemos descrito en los apartados anteriores plantean muchos interrogantes; quizás el más importante sea por qué la expulsión de huevos ha evolucionado en muchas especies hospedadoras, la discriminación de pollos en pocas y la de volantes en muy pocas. La respuesta está vinculada con dos hechos, primero, que los beneficios que aportan las distintas de-

fensas son muy diferentes; y segundo, que existe una relación muy estrecha entre las defensas que evolucionan en cada sistema parásito de cría – hospedador.

Los costes que provoca el parasitismo son importantes desde el principio, ya durante la puesta del huevo las hembras parásitas suelen romper o comer alguno de los huevos de la pareja hospedadora. Los mayores costes tienen lugar con la eclosión del pollo parásito porque en algunas especies éste expulsa del nido todos los huevos del hospedador y, en las que no lo hace, consigue acaparar la mayor parte del alimento llevado por los padres adoptivos, con lo que mata de hambre a la mayoría de sus compañeros de nido. Los pollos volantones, en todos los casos, provocan importantes costes energéticos derivados de tener que alimentarlos, pero también pueden provocar costes reproductivos, pues en las especies hospedadoras en las que suelen criar a sus propios pollos además de al parásito, está documentado que pueden perder la mayoría de sus volantones como consecuencia de la competencia del pollo parásito. Esta descripción de los costes en cada fase pone de evidencia que, puesto que se van acumulando, cuanto antes aparezca un mecanismo de defensa, más beneficioso será. Cuando una adaptación eficaz evita que se produzca la puesta del huevo parásito, los costes del parasitismo serán casi

nulos, pero si la adaptación eficaz aparece en la fase pollo volantón, los costes provocados ya han sido enormes. De todas formas, siempre será beneficiosa, pues evita seguir gastando energía y recursos. Por tanto, aunque las presiones selectivas son mucho más fuertes para que se produzca un mecanismo de defensa al principio (defensas de primera línea o expulsión de huevos), si el hospedador no ha desarrollado una defensa eficaz en las primeras fases, habrá más posibilidades de que se desarrolle en las siguientes.

Esta interdependencia que existe entre diferentes defensas ha dado lugar a dos hipótesis. La primera, conocida como “facilitación de estrategias”, sugiere que una defensa que evoluciona en primer lugar puede favorecer la aparición de otras; esta hipótesis explicaría la existencia de varias adaptaciones y contradaptaciones en diferentes fases del mismo sistema parásito de cría – hospedador. La segunda hipótesis, llamada “bloqueo de estrategias” propone que cuando evoluciona una defensa muy eficaz en una fase del ciclo reproductor limita o impide la evolución de otras defensas en fases posteriores. Esta hipótesis ofrece una explicación convincente a la escasez de adaptaciones defensivas durante las fases de pollo en el nido y volantón en muchas especies hospedadoras: no han evolucionado en las que presentan defensas eficaces en

Está ampliamente demostrada la existencia de una compleja secuencia de etapas coevolutivas en las cuales todas las defensas y contradefensas están interconectadas entre sí

las fases previas del ciclo reproductor. Las especies en las que se ha encontrado reconocimiento de pollos no presentaban la capacidad de reconocer y expulsar huevos y en las dos que se ha documentado rechazo de pollos volantones no presentaban una defensa eficaz ni de expulsión de huevos ni de discriminación de pollos.

Secuencia coevolutiva de la carrera de armamentos

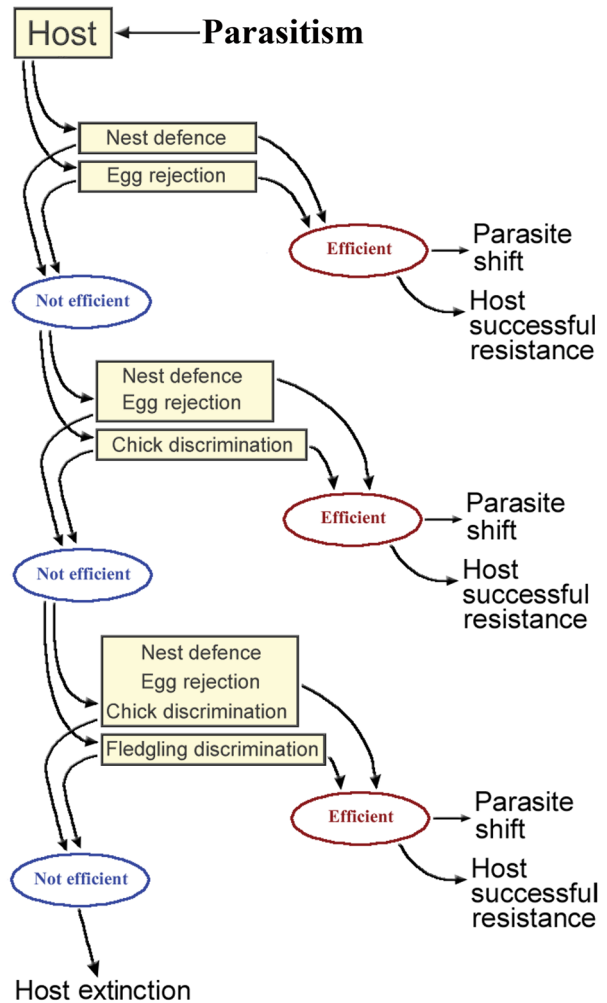
En la actualidad está ampliamente demostrada la existencia de una compleja secuencia de etapas coevolutivas en las cuales todas las defensas y contradefensas están interconectadas entre sí (Figura 4). Una defensa –o grupo de defensas– eficaz que no pueda ser contrarrestada por el parásito puede aparecer en cualquier fase del ciclo reproductor, dando lugar a una resistencia exitosa que obligaría al parásito a cambiar de especie hospedadora como única forma de evitar la extinción; si no evoluciona una defensa eficaz y las presiones selectivas impuestas por el parasitismo son elevadas, el hospedador podría extinguirse (Soler 2014).

Otros modelos

La carrera de armamentos coevolutiva es el modelo tradicionalmente más aplicado a las interacciones entre parásitos de cría y sus hospedadores, pero existen otros dos tipos basados en los cambios dinámicos que siguen los parásitos seleccionando las poblaciones o especies de hospedadores con defensas menos desarrolladas. En ambos casos se puede dar lugar a relaciones cíclicas, pero si el cambio es de especie hospedadora el modelo se denomina alternancia coevolutiva. En ambos modelos se asume que, puesto que las defensas resultan costosas en ausencia de parasitismo, irán perdiendo intensidad, con lo que esa población –o especie– será susceptible de volver a ser parasitada en el futuro.

La teoría coevolutiva predice que el resultado del proceso coevolutivo más frecuente en las relaciones entre parásitos y hospedadores debería de ser el de los ciclos, puesto que cuando los hospedadores mejoran el nivel de sus defensas, llega un momento en que esa población o especie deja de ser rentable para el parásito

Figura 4: Secuencia completa de las distintas líneas de defensa que pueden evolucionar en los hospedadores como respuesta a los parásitos de cría considerando todas las etapas del ciclo reproductivo. Reelaborada a partir de la publicada en Soler (2014).



que saldrá beneficiado cambiando de población o de especie hospedadora. ¿Qué ocurre con los parásitos de cría, se cumple esa predicción? Como ya hemos destacado, las relaciones coevolutivas en este sistema son muy complejas con adaptaciones y contraadaptaciones que pueden aparecer en cualquier fase del ciclo reproductor y estrechamente relacionadas entre ellas, pero no tendría por qué ser una excepción. Para responder a esa pregunta nos vamos a centrar en sólo un mecanismo de defensa, el reconocimiento y expulsión de huevos, porque de las defensas que actúan en las otras fases tenemos todavía muy poca información. A priori, se podría pensar que la respuesta a esa pregunta debe de ser positiva, porque, por un lado, es bien sabido que sólo algunas de las poblaciones de una especie hospedadora están siendo parasitadas en un periodo de tiempo determinado, y por otro, está bien documentado que el porcentaje de expulsión de huevos suele ser mayor en

poblaciones que están siendo parasitadas que en las que no. Sin embargo, sorprendentemente, esa predicción no se cumple. La evidencia de la existencia de ciclos sólo se ha encontrado en un 3,3% de las especies hospedadoras. El motivo de este bajo porcentaje es que la relajación de

las defensas en ausencia de parasitismo es mucho más escasa de lo esperado; la pérdida de la capacidad de expulsión de huevos en ausencia de parasitismo sólo se ha comprobado en una especie (0,5%). Estos resultados indican que el mantenimiento de la capacidad de reconocer y expulsar huevos no es tan costoso como se pensaba, un hecho que se ha ido confirmado durante las dos últimas décadas (Soler 2014).

Coevolución a largo plazo y sus resultados

La coevolución entre parásitos de cría y sus hospedadores a largo plazo puede dar lugar a tres resultados coevolutivos diferentes fácilmente detectables mediante la realización de experimentos de reconocimiento de huevos (introducción de un huevo extraño en los nidos de los hospedadores), los cuales nos permiten determinar el porcentaje de expulsión en cada población o especie. Un porcentaje de expulsión intermedio indicaría la posibilidad de que se tratara de una relación cíclica en la que ese porcentaje podría estar aumentando, si esa población o especie está siendo parasitada, o disminuyendo, si no está siendo parasitada. Además, existen otras dos posibilidades de resultado de trayectoria coevolutiva: ausencia de rechazo (porcentaje de expulsión igual o muy próximo a 0%) y rechazo generalizado (porcentaje de expulsión igual o muy

próximo a 100%). La ausencia de expulsión, que implica que no ha evolucionado la capacidad de reconocer huevos extraños, aparece en especies en las que, o bien han comenzado a ser parasitadas muy recientemente (hipótesis del retraso evolutivo), o bien los costes provocados por el parasitismo no son lo suficientemente importantes como para inducir la evolución del reconocimiento y expulsión de huevos (hipótesis del equilibrio evolutivo). Esta es la situación de la mayoría de las especies hospedadoras de los parásitos del género *Molothrus* en América. El rechazo generalizado se encuentra en especies hospedadoras que no están siendo parasitadas y, en algunos casos, se tiene evidencia de que esa ausencia de parasitismo viene de largo, por lo que se interpreta como resistencia exitosa; es decir, una especie que ganó su batalla coevolutiva a su parásito de cría y no ha perdido sus defensas en ausencia de parasitismo. Esta es la situación de la mayoría de las especies hospedadoras potenciales del cuco común en Europa.

Las relaciones entre parásitos y hospedadores son enormemente variadas y complejas. A pesar de eso, se podría afirmar que las existentes en el parasitismo de cría son de las más variadas y complejas que existen. A modo de ejemplo y por profundizar un poco en el mecanismo de defensa más importante de los hospeda-

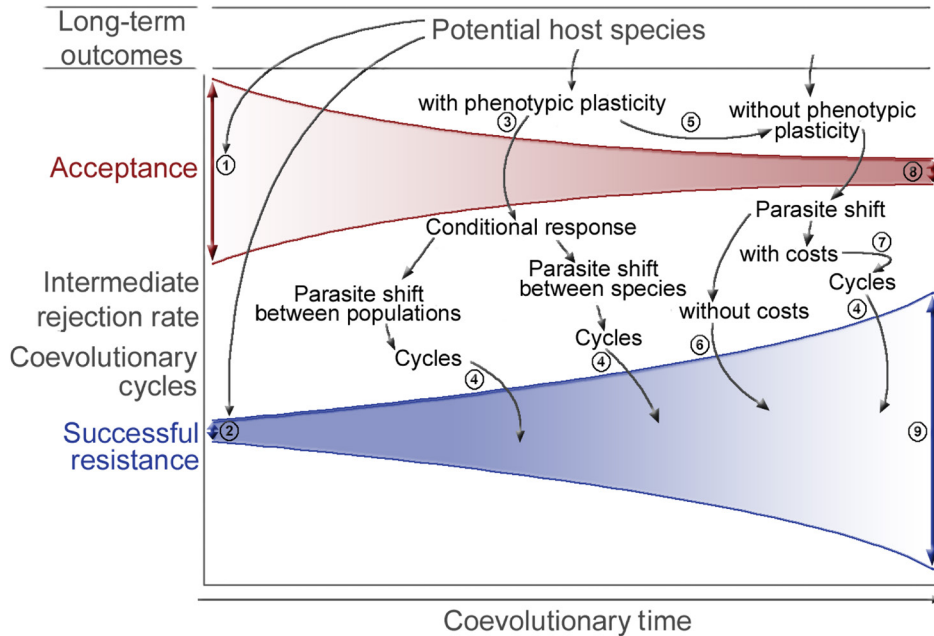


Figura 5: Trayectorias a largo plazo y resultados de las interacciones coevolutivas entre los parásitos de cría y sus hospedadores con respecto a la evolución del principal mecanismo de defensa: reconocimiento y expulsión de huevos. Los grupos de especies que muestran aceptación y resistencia exitosa se representan como regiones sombreadas con respecto al tiempo evolutivo. (1) Cuando el primer parásito de cría comenzara a actuar como parásito, todas las especies hospedadoras serían aceptoras y el parásito de cría generalista. Algunas especies hospedadoras sometidas a presiones de selección muy fuertes por parte de los parásitos de cría (aquellas con poblaciones numerosas y nidos fáciles de encontrar) podrían extinguirse pronto, sin tener tiempo para desarrollar defensas. (2) Incluso al comienzo de la carrera de armamentos, frente a una elevada presión selectiva ejercida

por el parásito, algunas especies hospedadoras podrían desarrollar una resistencia exitosa. El número de especies que muestran resistencia exitosa aumentará continuamente a medida que otras especies desarrollan un rechazo eficiente y retienen sus defensas. (3) Las especies hospedadoras que muestran plasticidad fenotípica podrán mejorar su habilidad expulsando huevos mediante el uso de señales adicionales como la presencia de parásitos de cría, desarrollando respuestas condicionadas al riesgo de parasitismo. Después de un cambio de hospedador por parte del parásito, la tasa de rechazo disminuirá, dando lugar a ciclos coevolutivos. (4) En especies hospedadoras en las que los ciclos están actuando, si las presiones selectivas del parásito aumentan y la población (o especie) no es abandonada por el parásito de cría, el hospedador perderá su

plasticidad fenotípica y entrará en el grupo de resistencia exitosa. (5) Es posible que algunas especies hospedadoras con una tasa de rechazo intermedia que muestren plasticidad fenotípica la pierdan si esa plasticidad no proporciona beneficios, dado que la plasticidad es costosa. (6) Si el mantenimiento de la capacidad de expulsión no es costosa, el hospedador no perderá su capacidad de expulsar después de ser abandonado por el parásito y entrará en el grupo de resistencia exitosa. (7) Como se ha asumido tradicionalmente, si el mantenimiento de la

capacidad de expulsión es costoso, después de un cambio de hospedador por parte del parásito, el hospedador perderá su capacidad de expulsión y podrá ser explotado nuevamente por el parásito en el futuro. Los resultados de estas complejas interacciones coevolutivas entre los parásitos de cría y sus hospedadores son: (8) a medida que pasa el tiempo coevolutivo, el número de especies aceptoras disponibles disminuirá; y (9) aumentará el número de especies hospedadoras que muestren resistencia exitosa. Reelaborada a partir de la publicada en Soler (2014).

dores frente a sus parásitos de cría, el de expulsión de huevos, la Figura 5 representa las trayectorias evolutivas que se pueden derivar de las interacciones coevolutivas entre ambas partes a largo plazo, así como los resultados a los que se puede llegar, especificando los factores principales que afectan la evolución de la expulsión de huevos dependiendo de la existencia o no de plasticidad fenotípica (capacidad de modificar la respuesta a los huevos parásitos dependiendo de las condiciones medioambientales, principalmente, la presencia o no de parásitos por la zona). En este modelo se puede observar que a medida que un número cada vez mayor de especies hospedadoras adquieren resistencia exitosa, otras especies hospedadoras potenciales que anteriormente no eran utilizadas porque no eran rentables por diferentes razones ecológicas o de estrategias vitales, pasan a considerarse ren-

tables y a ser parasitadas. Entonces, estas especies que comienzan a ser parasitadas empiezan a sufrir los costos impuestos por el parasitismo de cría, lo que favorece la selección de defensas en estos nuevos hospedadores. Esta dinámica conlleva que al principio de la interacción muchas especies no dispondrían de defensa (1 en Fig. 5), mientras que al final, muchas habrían alcanzado la resistencia eficaz (9 en Fig. 5). La lógica indica que, al principio, un parásito comenzaría a utilizar como hospedadoras a las especies más adecuadas, las que habiten el mismo hábitat del parásito y tengan nidos fáciles de localizar, y, conforme éstas fueran adquiriendo una defensa eficaz, pasarían a parasitar otras especies menos adecuadas de otros hábitats y/o más difíciles de parasitar.

Este proceso se observa muy claramente en el sistema cuco común – hospeda-

dores en Europa, y el estudio que mejor lo ha puesto de manifiesto ha sido uno llevado a cabo en Sierra Nevada (sur de España). En esta zona existen 26 especies hospedadoras potenciales del cuco, pero sólo tres son parasitadas; el resto presenta un porcentaje de expulsión de huevos próximo al 100%, indicador de un pasado evolutivo de parasitismo por el cuco. De acuerdo con lo comentado anteriormente, las especies que no son parasitadas son de bosque (hábitat de alimentación del cuco) y construyen sus nidos en árboles o arbustos (fácilmente localizables); mientras que las tres que están siendo parasitadas en la actualidad y que presentan un porcentaje de expulsión de huevos bajo o nulo, nidifican fuera del bosque y en el suelo, con nidos muy difíciles de localizar (Martín-Vivaldi *et al.* 2013). A nivel de Europa ocurre algo parecido: las especies de bosque presentan una tasa de expulsión de huevos del 100%, y las más utilizadas como hospedadoras son las que habitan las zonas palustres (donde no hay alimento para el cuco), que presentan un porcentaje de expulsión de huevos intermedio o bajo. La falta o bajo nivel de rechazo de huevos en las especies que están siendo parasitadas en la actualidad sería la consecuencia de una corta historia de parasitismo con el cuco, puesto que hay evidencia de que el porcentaje de expulsión de huevos es mayor en las zonas con un periodo de simpatria más prolongado.

Conclusiones

Las relaciones coevolutivas entre parásitos de cría y sus hospedadores están entre las más variadas y complejas que existen. Los estudios realizados sobre este sistema aportaron, ya a finales del siglo XX, algunas de las pruebas más claras que se conocen de la existencia de un proceso coevolutivo. Desde entonces se han producido avances impresionantes en el conocimiento de este tema que, incluso, han supuesto varios cambios de paradigma. El más importante es que la evolución de mecanismos de defensa no está restringida a la fase de huevos en el nido, como se pensaba hasta el inicio del siglo XXI, sino que puede actuar en cualquiera de las etapas del periodo reproductor.

Como suele ocurrir en ciencia, el hecho de que se hayan producido importantes avances, no quiere decir que haya menos interrogantes, más bien todo lo contrario. Queda mucho trabajo por hacer, sigue habiendo muchos enigmas sin resolver. Entre los más importantes podemos destacar: (1) ¿Por qué hay hospedadores que no desarrollan un mecanismo eficaz de defensa, sino múltiples defensas en todas las fases del ciclo reproductor? Este conjunto de defensas puede ser eficaz, como ocurre en los túrdidos, grupo de especies hospedadoras potenciales del cuco que ya no son parasitadas (Grim *et al.* 2011); o ineficaz,

como ocurre en la urraca que sigue siendo parasitada por el críalo. (2) ¿Por qué hay algunos parásitos que nunca utilizan el mimetismo como un mecanismo de contra-defensa frente al reconocimiento? Este es el caso del críalo: ha desarrollado adaptaciones que contrarrestan las defensas evolucionadas en la urraca en cada etapa del periodo reproductor, pero en ningún caso el mimetismo. (3) ¿Por qué en Europa ha evolucionado el reconocimiento de hue-

vos y en Australia el reconocimiento de pollos? La existencia de tantas preguntas sin responder, y el hecho de que el número de grupos de investigación que trabajan sobre el tema está en continuo aumento en zonas muy diversas del mundo, vaticina que el estudio del parasitismo de cría continuará produciendo en los próximos años grandes aportaciones científicas que seguirán ayudando a comprender mejor los procesos coevolutivos.

Referencias bibliográficas

- Davies N.B. 2000. *Cuckoos, Cowbirds and Other Cheats*. T. & A.D. Poyser, London.
- De Mársico, M.C., Gantchoff, M.G. y Rebores, J.C. 2012. Host-parasite coevolution beyond the nestling stage? Mimicry of host fledglings by the specialist screaming cowbird. *Proceedings of the Royal Society B*, 279: 3401–3408.
- Feeney, W.E., Welbergen, J.A. y Langmore, N.E. 2012. The frontline of avian brood parasite-host coevolution. *Animal Behaviour*, 84: 3–12.
- Grim, T. et al. 2011. Constraints on host choice: why do parasitic birds rarely exploit some common potential hosts? *Journal of Animal Ecology*, 80: 508–518.
- Langmore, N.E., Hunt, S. y Kilner, R. M. 2003. Escalation of a co-evolutionary arms race through host rejection of brood parasitic young. *Nature*, 422: 157–160.
- Martín-Vivaldi, M. et al. 2012. Importance of nest site and habitat in egg recognition ability of potential hosts of the European Cuckoo *Cuculus canorus*. *Ibis*, 155: 140–155.
- Rothstein, S.I. 1990. A model system for coevolution: avian brood parasitism. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21: 481–508.
- Sless, T.J., Danforth, B.N. y Searle, J.B. 2023. Evolutionary origins and patterns of diversification in animal brood parasitism. *The American Naturalist*, 202: 107–121.
- Soler, M. 2014. Long-term coevolution between avian brood parasites and their hosts. *Biological Reviews*, 89: 688–704.
- Soler, M. 2017. Brood parasitism in birds: a coevolutionary point of view. En: M. Soler (ed.), *Avian Brood Parasitism - Behaviour, Ecology, Evolution and Coevolution*, pp. 1–19. Springer International Publishing, Cham.

- Soler, M., Pérez-Contreras, T. y Soler J.J. 2017. Brood parasites as predators: farming and mafia strategies. En: M. Soler (ed.), *Avian Brood Parasitism - Behaviour, Ecology, Evolution and Coevolution*, pp. 271–286. Springer International Publishing, Cham.
- Soler, M. et al. 2014. Great spotted cuckoo fledglings often receive feedings from other magpie adults than their foster parents: which magpies accept to feed foreign cuckoo fledglings? *PLoS ONE* 9 (10), e107412.
- Spottiswoode, C.N. y Stevens, M. 2010. Visual modeling shows that avian host parents use multiple visual cues in rejecting parasitic eggs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107: 8672–8676.
- Swan, D.C., Zanette, L.C. y Clinchy, M. 2015. Brood parasites manipulate their hosts: experimental evidence for the farming hypothesis. *Animal Behaviour*, 105: 29–35.
- Thompson, J.N. 2005. *The Geographic Mosaic of Coevolution*. University of Chicago Press, Chicago.

De cómo los dioses nórdicos (o un tipo de arqueas) dieron origen a los eucariotas (incluido tú)

Rafael Laso-Pérez, Departamento de Biogeoquímica y Ecología Microbiana, Museo Nacional de Ciencias Naturales, calle José Gutiérrez Abascal, 2, 28006, Madrid
rafael.laso@mncn.csic.es

Introducción

Según la mitología griega, la humanidad fue creada por Prometeo, un titán que se había puesto de parte de los dioses olímpicos durante la batalla de estos contra los titanes. Prometeo creó a la humanidad a partir de barro dotándola del don del pensamiento y otras muchas artes, mientras que la diosa Atenea le insufló el hálito de vida. Prometeo quería que los humanos fueran como dioses así que robó para ellos el fuego de los dioses. Sin embargo, Zeus descubrió el engaño y condenó a Prometeo a vivir el resto de la eternidad encadenado a una roca donde un águila devoraba su hígado cada día, ya que por la noche el órgano se regeneraba. Este es

uno de los muchos mitos de la creación de la humanidad. En otra de las grandes mitologías, la nórdica, los seres humanos son creados por el dios Odín a partir de unos troncos varados en una playa. Aunque pueden verse puntos en común, en general suele haber divergencias entre los mitos de la creación. Pero... ¿Y si todos estos mitos fueran verdad? ¿Y si ahora se hubiese descubierto que muchas divinidades dieron forma a lo que somos? Acompáñame en este viaje en el que descubrirás porque podemos considerarnos “hijos de los dioses”.

En 2010, se tomaron unos núcleos de sedimento marino a 3282 metros de profundidad en una dorsal oceánica del

Atlántico Norte. La zona de muestreo se conoce como el Castillo de Loki y se caracteriza por sus surgencias hidrotermales. Los análisis del sedimento utilizaron el gen de ARNr 16S como marcador para estudiar la diversidad procariota, ya que este gen se ha utilizado para estudiar los distintos grupos del árbol de la vida (ver Cuadro 1). Estos análisis mostraron una gran abundancia de un grupo de arqueas para las que no existía más información que este gen: el “*Deep-Sea Archaeal Group/*

Marine Benthic Group B” (DSAG). Es por ello que la investigadora Anja Spang de la Universidad de Uppsala, junto con otros colegas, decidió realizar una secuenciación metagenómica (ver Cuadro 2) para intentar obtener los genomas de alguno de los organismos del grupo. El equipo científico consiguió el objetivo y en 2015 publicaron los primeros genomas de este grupo de arqueas en *Nature* (Spang *et al.*, 2015). Y aquí es donde las divinidades creadoras entran en escena.

CUADRO 1

El árbol de la vida y los estudios filogenéticos

Durante gran parte del siglo XX, el árbol de la vida se dividió en cinco grandes reinos: moneras, protistas, hongos, plantas y animales. Esta división se basaba en numerosas características (morfológicas, de estilo de vida...), pero pronto se vieron inconsistencias en esta clasificación. Todos los grupos mencionados, excepto los moneras, son eucariotas, es decir, tienen células nucleadas. Los moneras en cambio son procariotas, microorganismos consistentes en células sin núcleo y con menor complejidad estructural. En los años 70, los avances en la genómica permitieron la secuenciación de ciertos genes antes desconocidos. Esto permitió la reconstrucción de los primeros árboles filogenéticos para estos genes ilustrando las relaciones evolutivas entre distintos grupos de organismos. Carl Woese fue un pionero al utilizar el gen del ARNr 16S (para procariotas) y del 18S (para eucariotas) con el objetivo de obtener el primer árbol de la vida basado en una filogenia rigurosa (Woese y Fox, 1977). Utilizó este gen porque se le considera un marcador universal al ser imprescindible para el proceso de traducción. Es por ello, que este gen tiene una tasa de mutación relativamente baja, y se considera un “reloj molecular”. Este análisis evolutivo a partir del gen de ARNr 16S/18S permitió reescribir el árbol de la vida. En vez de cinco reinos, el árbol mostraba la existencia de tres grandes ramas que se bautizaron como dominios. Estos dominios corresponden a *Bacteria*, *Archaea* y *Eukarya* (Figura 1). Así, *Bacteria* y *Archaea* eran dos dominios que antes estaban agrupados en el antiguo reino de *Monera*, reino que se demostró que era un grupo parafilético. De hecho, es en este momento que se da entidad a las arqueas como grupo de microorganismos diferenciados respecto a las bacterias. *Eukarya* por otro lado agrupaba a todos los eucariotas (animales, plantas, hongos, protistas). Este nuevo sistema se conoció como el de “tres dominios” y numerosos análisis posteriores demostraron su mayor

valor en comparación con el modelo de cinco reinos. A principios del siglo XXI, la reducción de los costes y los avances en secuenciación posibilitaron la obtención de un gran número de genomas de distintos organismos. En este momento, se vio que el gen del ARNr 16S/18S podría tener ciertos sesgos al utilizarse para estudiar las relaciones evolutivas. Por ello, se decidió pasar de árboles filogenéticos a árboles filogenómicos. Estos árboles se realizan utilizando múltiples genes de cada genoma. Estos genes deben ser universales (o estar presentes en la mayoría de los organismos) y de una sola copia. Los árboles construidos así han mostrado una mayor resolución evolutiva e incluso han sugerido que el árbol de la vida contiene solo dos dominios, ya que en algunos de estos árboles la rama de los eucariotas surge de dentro de las arqueas.

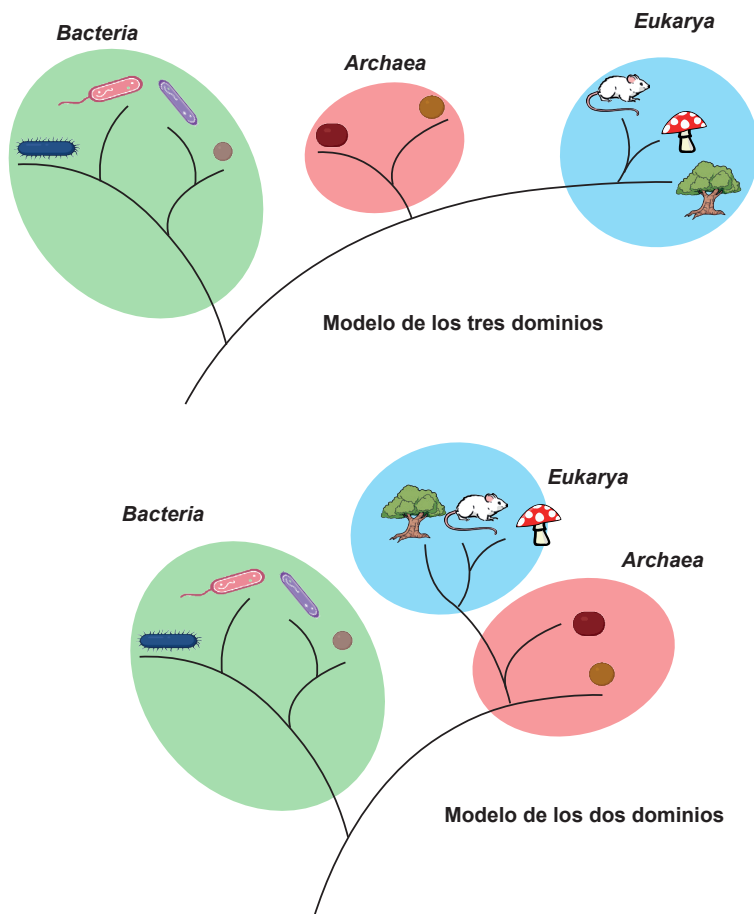


Figura 1. Comparación entre los modelos de los tres dominios y de los dos dominios. En el primero, *Bacteria*, *Archaea* y *Eukarya* forman tres grupos diferentes, mientras que en el segundo los eucariotas habrían surgido a partir de un ancestro perteneciente a las arqueas.

Una vez que obtuvieron los genomas, Spang y su grupo dieron un nombre científico al grupo DSAG. Lo bautizaron como *Lokiarchaeota* en honor al lugar de origen, recibiendo así el nombre de Loki, un dios artero de la mitología nórdica. En honor a su nombre, estas nuevas arqueas mostraron codificar en su genoma unos “trucos inusuales”. Estos “trucos” son unas proteínas conocidas como “*eukaryotic signal proteins*” (ESP, proteínas propias de eucariotas en castellano). Se pensaba que estas proteínas eran propias de los organismos eucariotas, ya que están involucradas en procesos complejos propios de las células eucariotas como la

formación del citoesqueleto, la vesiculación, la remodelación de la membrana o la fagocitosis. Sin embargo, los genomas de *Lokiarchaeota* codificaban para un número inusualmente alto de estas proteínas, mayor que cualquier otro organismo procarionta. Estudios filogenómicos mostraron que los eucariotas estaban relacionados directamente con *Lokiarchaeota*, sugiriendo que ambos tenían un origen común. Estas relaciones evolutivas, junto al elevado número de ESP, sugería que el ancestro de los eucariotas era una arquea relacionada con *Lokiarchaeota* que ya poseía algunas características que luego definirían a los eucariotas.

CUADRO 2 La metagenómica

La metagenómica es una técnica de secuenciación en la que se recupera todo el ADN presente en una muestra. Así, en los estudios de microbiología ambiental estas técnicas permiten la obtención de información genética de toda la comunidad presente en una muestra: una gota de agua, una cantidad de sedimento, un trozo de roca... Sin embargo, los fragmentos recuperados están mezclados y fragmentados y la labor de los investigadores en metagenómica consiste en intentar reconstruir que piezas de ADN pertenecen a un mismo genoma mediante técnicas de ensamblaje y “*binning*”. Los avances en bioinformática han permitido que estas reconstrucciones sean más fáciles, posibilitando la recuperación de cientos de nuevos genomas de microorganismos ambientales que antes eran desconocidos. A estos genomas se les conoce como genomas ensamblados metagenómicamente y su análisis permite inferir el posible rol ecológico de estos microorganismos. Sin embargo, estas hipótesis deben ser confirmadas posteriormente con nuevos experimentos de laboratorio, incluido su cultivo, puesto que las inferencias ecológicas se basan en lo que sabemos a partir de organismos ya cultivados. Se han dado ya varios casos que predicciones iniciales han dado lugar a conclusiones diferentes cuando se ha trabajado en el laboratorio. En cualquier caso, gracias a la metagenómica, el árbol de la vida se ha ampliado de forma exponencial y hoy conocemos muchos grupos presentes en distintos ambientes naturales que antes nos eran desconocidos por la dificultad para cultivarlos en el laboratorio.

El ancestro de los eucariotas era una arquea relacionada con Lokiarchaeota que ya poseía algunas características que luego definirían a los eucariotas

Este artículo provocó un terremoto en el estudio de las arqueas y su evolución. Algunos científicos pusieron en duda los hallazgos, pero pronto numerosas investigaciones confirmaron la existencia de este grupo de arqueas y su posición evolutiva. Así, se puso de manifiesto que *Lokiarchaeota* era sólo un grupo (algunos investigadores lo califican como filo y otros como clase) dentro de un linaje de arqueas conocido como *Asgard* (Figura 2). Este linaje se dividía en varios clados que recibieron los nombres de distintas divinidades de la mitología nórdica (*Odinarchaeota*, *Heimdallarchaeota*, *Thorarchaeota*...), o incluso de otras mitologías como la china al nombrarse a uno de los grupos como *Wukongarchaeota*, en honor al Rey Mono, una figura de la épica china⁴a two-domain versus a three-domain tree of life. Recientemente, un grupo de *Asgard* ha sido nombrado como *Atabeyarchaeia* en honor a la diosa puertorriqueña del suelo (Valentin-Alvarado et al., 2024).

Las revisiones más recientes acerca de las arqueas *Asgard* muestran que es un grupo muy diverso de organismos presente en multitud de ecosistemas, pero destacando

especialmente los sedimentos, sobre todo de carácter anóxico, aunque también se han encontrado en ambientes con oxígeno. Grupos como *Lokiarchaeota* o *Heimdallarchaeota* parecen abundar en sedimentos marinos, mientras que otros como *Odinarchaeota* son típicos de ambientes geotermales (Cai et al., 2021; Liu et al., 2021). No todos los grupos tienen la misma distribución, y así *Lokiarchaeota* parece agrupar a un conjunto de organismos cosmopolitas presentes en todo tipo de ambientes con distintas abundancias, mientras que otros grupos tienen distribuciones más restringidas (por ejemplo, los mencionados *Odinarchaeota* y *Heimdallarchaeota*).

Las revisiones más recientes acerca de las arqueas Asgard muestran que es un grupo muy diverso de organismos presente en multitud de ecosistemas, pero destacando especialmente los sedimentos, sobre todo de carácter anóxico

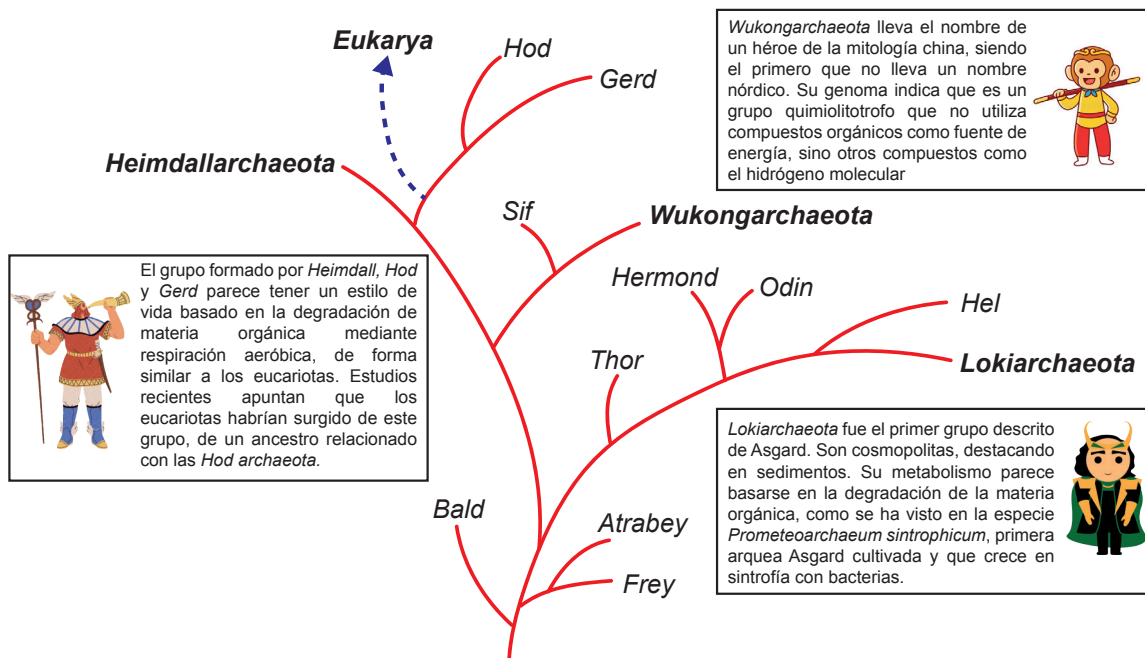


Figura 2. Árbol de la vida del grupo Asgard. Representa las relaciones evolutivas de distintos grupos. La escala no representa distancias evolutivas. Se han indicado la mayoría de grupos Asgard descritos hasta la fecha con el nombre de la divinidad correspondiente, aunque pueden faltar alguno de los clados más recientes. También se indica de dónde habrían surgido los eucariotas de acuerdo a la literatura más reciente.

De igual manera, las arqueas Asgard implicadas en muchos metabolismos sugiriendo variados estilos de vida. La mayoría de estos metabolismos se han inferido a partir de sus genomas, faltando estudios de cultivo que confirmen estas predicciones metabólicas. Así, se han localizado genes que permiten la fijación del dióxido de carbono, mostrando que algunas de estas Asgard son autótrofas (MacLeod et

al., 2019). No obstante, la mayoría parecen ser heterótrofas, degradando distintos tipos de materia orgánica. En algunas de estas arqueas hay genes para rodopsina, proteínas capaces de captar la luz solar como forma de obtener energía; mientras que otras codifican la maquinaria necesaria para oxidar compuestos de nitrógeno y azufre. A pesar de esta gran diversidad, los distintos grupos de Asgard se han conseguido agrupar en tres metabolismos prin-

cipales (Liu *et al.*, 2021). El primero incluye a organismos anaeróbicos heterótrofos como son las *Lokiarchaeota*, o las *Thorarchaeota*. Estos organismos parecen tener el potencial para vivir en ambientes sin oxígeno, degradando la materia orgánica presente. Probablemente, como resultado de la degradación de esta materia orgánica producen compuestos como hidrógeno o acetato utilizados por otros organismos con los que establecen relaciones simbióticas (ver Cuadro 3). Por otro lado, se ha propuesto un segundo grupo de arqueas quimiolitotrofas, que correspondería a las *Wukongarchaeota*. En este caso, las

arqueas de *Wukongarchaeota* utilizarían distintos compuestos inorgánicos como el hidrógeno molecular como fuente de energía en vez de degradar la materia orgánica. Además, serían autótrofos al poder fijar dióxido de carbono. Finalmente, el tercer tipo de metabolismo sería la oxidación aerobia facultativa heterótrofa. Este estilo de vida parece estar presentes en algunos subgrupos de las *Heimdallarchaeota* como *Hodarchaeota* o *Gerdarchaeota*. Este metabolismo se basaría en la capacidad de oxidar compuestos orgánicos acoplado a la respiración de oxígeno, y es equivalente al presente en organismos eucariotas.

CUADRO 3 La simbiosis

La simbiosis es un tipo de relación simbiótica que se establece entre dos microorganismos basada en la interdependencia metabólica. En este tipo de relación simbiótica, existe un organismo que produce un metabolito que es excretado como por ejemplo hidrógeno o acetato. El otro organismo es capaz de utilizar este metabolito como nutriente, por lo que es incorporado a la célula del organismo consumidor. Lo importante, es que como consecuencia de que el segundo organismo puede usar el metabolito de desecho, la concentración en el medio de estos productos intermedios es muy baja. Esto permite que el productor pueda seguir metabólicamente activo, ya que, si el metabolito de desecho se acumulará, el metabolismo del productor no podría funcionar eficientemente o incluso no podría producirse por consideraciones termodinámicas. Como consecuencia se forman interacciones entre microorganismos que se consideran obligadas, ya que uno no puede vivir sin el otro.

Todas estas propuestas de metabolismos para las arqueas *Asgard* se han basado en análisis del genoma a partir de muestras ambientales. Sin embargo, estas propuestas son inferencias que requieren de experimentos adicionales para confirmarlas como es el cultivo de estos microorganismos en el laboratorio. Hasta la fecha se han conseguido escasos cultivos de las arqueas *Asgard*. Y es aquí donde volvemos a hablar de mitología y enlazamos con los dioses griegos. El primer caso de cultivo de una arquea *Asgard* fue *Prometheoarchaeum syntrophicum*, que pertenece al clado de las *Lokiarchaeota* (Imachi et al., 2020, 2024). Los investigadores japoneses que cultivaron esta arquea la nombraron así en honor de Prometeo, haciendo analogía entre la relación evolutiva de las arqueas *Asgard* con los eucariotas, y la implicación de Prometeo en la creación de la humanidad a partir de barro. Curiosamente tanto el Prometeo griego como el Loki nórdico son seres mitológicos astutos, considerados arteros por sus acciones. Los avances más recientes nos

han permitido saber que los eucariotas no surgieron del grupo de *Asgard* cercano a *P. syntrophicum*, sino de otro del que hablaremos más adelante. Sin embargo, al ser el primer *Asgard* cultivado, su estudio ha sido muy relevante para plantear hipótesis sobre los mecanismos evolutivos.

Prometheoarchaeum syntrophicum fue cultivada a partir de sedimentos marinos en un proceso de laboratorio que duró más de 5 años debido al lento crecimiento de este organismo, el cual crece bajo condiciones anaerobias utilizando materia orgánica (Imachi et al., 2020). Uno de los hechos más interesantes de este cultivo, fue mostrar la relación sintrófica que *Prometheoarchaeum syntrophicum* establece con algunas bacterias. A pesar de los esfuerzos, no se ha conseguido cultivar a esta arquea de manera aislada, sino sólo con un compañero sintrófico, concretamente una bacteria sulfatorreductora del grupo *Halodesulfobivrio* (Imachi et al., 2024). Los análisis de laboratorio han mostrado que *P. syntrophicum* fermenta aminoácidos produciendo hidrógeno (y acetato). Este hidrógeno es utilizado por la bacteria para reducir sulfato a sulfuro, estableciendo una interdependencia metabólica, que también se refleja a nivel físico. De hecho, imágenes microscópicas han mostrado que ambos organismos establecen una estrecha relación basada en que *P. syntrophicum* parece formar unas

El primer caso de cultivo de una arquea Asgard fue Prometheoarchaeum syntrophicum, que pertenece al clado de las Lokiarchaeota

prolongaciones de su membrana que le permiten interactuar con otros microorganismos, incluidos su compañero sintrófico. Estas prolongaciones no son estructuras celulares comunes en organismos procariontes. De hecho, el cultivo de un pariente cercano a *P. syntrophicum* llamado "*Candidatus Lokiarchaeum ossiferum*" ha podido mostrar la arquitectura de estas prolongaciones. En "*Ca. Lokiarchaeum ossiferum*" los científicos encontraron que las prolongaciones celulares se sustentaban con base a un citoesqueleto de actina, una de las proteínas marcadoras de eucariotas que aparecen en el linaje de *Asgard* (Rodrigues-Oliveira et al., 2023). Esto parecía indicar que los citoesqueletos de actina, no son características únicas de eucariotas, sino que ya estaban presentes en las arqueas *Asgard* permitiéndoles ensamblar complejas estructuras celulares de membrana.

Pero, ¿cómo se propone entonces que los eucariotas tienen una relación evolutiva con las arqueas *Asgard*? ¿Cómo surgen de ellas? ¿Por qué se podría decir que los seres vivos eucariotas, incluidos los seres humanos, "son creados" por parte de estos "dioses" microbianos? Para responder a estas preguntas, tenemos que hablar primero de las hipótesis que se habían planteado sobre el origen de los eucariotas como células con una mayor complejidad. Todas las células eucariotas tienen (o

Los citoesqueletos de actina, no son características únicas de eucariotas, sino que ya estaban presentes en las arqueas Asgard

sus antecesores han tenido) mitocondrias indicando que el origen de este orgánulo es clave para entender el proceso de eucariogénesis. Este hecho no ha pasado desapercibido y se han propuesto varias teorías que utilizan los datos conocidos sobre el material genético de la mitocondria.

A finales de los años 60, la bióloga Lynn Margulis propuso la teoría endosimbiótica como hipótesis sobre el origen de la célula eucariota (Sagan, 1967). En ella proponía que la célula eucariota había surgido a raíz de un evento de simbiosis entre varios organismos, que con el tiempo se habría convertido en una relación tan estrecha por la que uno de estos organismos, el hospedador, habría incorporado al otro a su interior como simbionte intracelular o endosimbionte. Con el tiempo, el endosimbionte habría dado origen a la mitocondria, perdiendo gran parte de su genoma, pero conservando la función de central de energía de la célula. Según avanzaban las investigaciones, esta teoría fue ganando cada vez más apoyos.

Estudios filogenéticos llegaron a proponer que el endosimbionte incorporado estaba relacionado con una *Alphaproteobacteria* del grupo *Rickettsiales* que habría tenido capacidad para utilizar el oxígeno, permitiendo al hospedador vivir en ambientes óxicos (Wagan y Wu, 2015). Sin embargo, existían menos certezas respecto al organismo hospedador, aquel que incorporó al endosimbionte. Algunos estudios genéticos sugerían que el hospedador podría haber sido un antecesor de los eucariotas relacionado con las arqueas, pero diferente a ellas (modelo de los tres dominios), mientras que otros afirmaban que habría sido una arquea (modelo del oocito o de los dos dominios). La falta de evidencias claras evitaba que alguno de los dos modelos se impusiera claramente.

El descubrimiento de las arqueas *Asgard* dio un vuelco a este debate, ya que aportaba nuevas evidencias en dirección al modelo de los dos dominios. Numerosos estudios genéticos parecían relacionar a estas arqueas con los eucariotas. De hecho, el descubrimiento de nuevos grupos de arqueas *Asgard* aportó nuevos datos. Al incorporar a estos clados recientemente

descubiertos, las reconstrucciones del árbol de la vida sugieren que los eucariotas están muy relacionados con un clado conocido como *Heimdallarchaeota*, concretamente con un grupo llamado *Hodarchaeota*. Este hecho es relevante porque como se ha mencionado antes, las *Heimdallarchaeota* parecen tener la capacidad de utilizar oxígeno en su metabolismo de manera similar a como lo hacen los eucariotas (Liu et al., 2021). Hasta ahora, se pensaba que el hospedador habría sido un organismo incapaz de utilizar el oxígeno, y que el endosimbionte le habría dado esta capacidad, suponiendo un hecho crítico de la teoría. Sin embargo, si el antecesor de los eucariotas tuviese ca-

pacidades similares a las de *Hodarchaeota*, la capacidad de utilizar oxígeno habría sido anterior a la endosimbiosis, y quizás no habría sido el hecho que desencadenó la eucariogénesis (Apler et al., 2024). En cualquier caso, la posible capacidad de utilizar oxígeno de los antecesores de los eucariotas podría haber permitido su éxito durante el evento de la Gran Oxidación (cuadro 4), dándole una ventaja en el nuevo mundo que se abría paso. Los genomas del grupo de *Hodarchaeota* tam-

*Los eucariotas están
muy relacionados con
un clado conocido como
Heimdallarchaeota,
concretamente con un grupo
llamado Hodarchaeota*

bién codifican un número alto de ESP, sugiriendo una vez más su cercanía con los eucariotas. Así, hasta ahora este grupo de organismos parece ser el más relacionado dentro del mundo procariota con los actuales eucariotas. Por así decirlo, *Hodar-*

chaeota sería nuestro tío tatarabuelo muy, muy lejano, sería un dios nórdico, concretamente un hijo ciego del dios Odin que fue engañado por el dios Loki para matar a su hermano.

CUADRO 4 La Gran Oxidación

La Gran Oxidación fue un evento de la historia de la Tierra acaecido hace 2000-2400 millones de años. Durante este evento, se produjo una gran acumulación de oxígeno en la atmósfera que hasta ese momento era anóxica. La razón de este evento fue la aparición de la fotosíntesis oxigénica realizada por cianobacterias, por la que se produce oxígeno como producto final. Este oxígeno fue primero consumido por minerales y otros compuestos (dando lugar a registros geológicos como bandas de hierro), para luego se empezó a acumular en la atmósfera. Como resultado se dio un cambio en las condiciones de vida en la Tierra, afectando negativamente a muchos organismos anaerobios, mientras que los organismos aerobios prosperaron en este nuevo ambiente.

Ya conocemos a los dioses sospechosos de “crear” los eucariotas: parece que una arquea relacionada con las *Hodarchaeota* habría sido el hospedador, mientras que una *Alphaproteobacteria* habría sido el endosimbionte que dio origen a la mitocondria (Figura 3). ¿Pero cómo se dio la “creación” o mejor dicho la eucariogénesis? Desde la propuesta de la teoría endosimbiótica han existido diversas propuestas sobre cómo se desarrolló esta interacción: modelos basados en el intercambio de

hidrógeno, modelos de flujo inverso... El hecho de que tengamos escasos cultivos de *Asgard* ha dificultado poder confirmar estas propuestas de eucariogénesis. De hecho, cuando se dispuso del cultivo de *P. syntrophicum*, se interpretó como algo relevante para la eucariogénesis la relación sintrófica de esta arquea con otros microorganismos basada en la interacción por protuberancias. Así se propuso un modelo de eucariogénesis denominado “*entangle–engulf–endogenize model*” (que

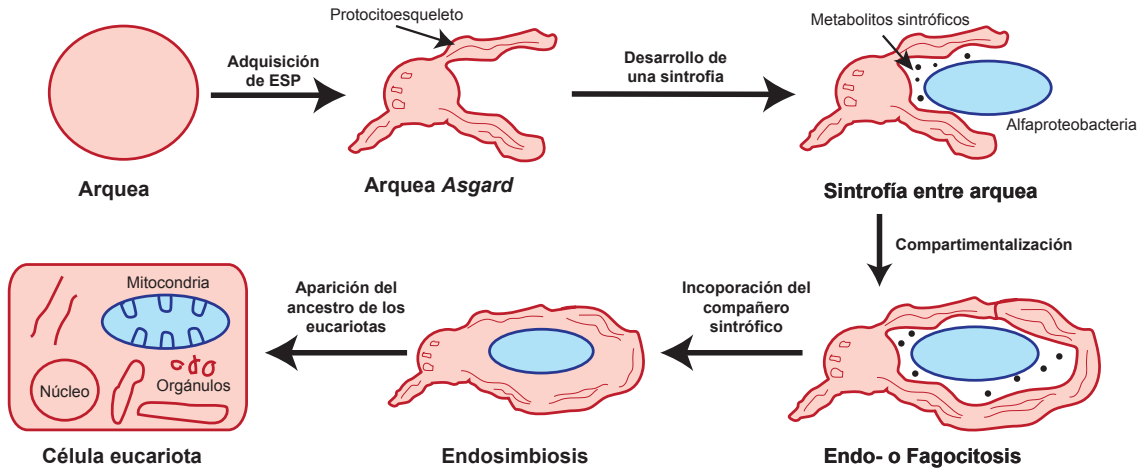


Figura 3. Esquema simplificado del proceso de eucariogénesis desde las arqueas *Asgard* hasta la célula eucariótica mediante la incorporación de una alfaproteobacteria que dio origen a las mitocondrias. Se muestra el papel de las ESP (proteínas distintivas de eucariotas) en el desarrollo de un protocitoesqueleto que habría posibilitado el desarrollo de prolongaciones para la interacción sintrófica con una alfaproteobacteria que habría sido finalmente incorporada como endosimbionte.

sería modelo de enredamiento-engullimiento-endogenización) por el que las arqueas *Asgard* habrían desarrollado numerosas prolongaciones en torno a organismos sintróficos cercanos hasta engullirlos e incorporarlos como simbioses. Estos organismos engullidos serían el endosimbionte y habría conferido la capacidad de utilizar oxígeno. A pesar de lo atractivo de este modelo, como ya se ha mencionado, las actuales evidencias sugieren que las arqueas *Asgard* que dieron origen a los eucariotas ya tenían capacidad de usar el oxígeno. Lo que sí ha aportado el estudio de *P. syntrophicum* es el conocimiento de que las arqueas *Asgard* parecen tener

la capacidad de remodelar su membrana pudiendo desencadenar eventuales procesos de endo/fagocitosis que habrían dado lugar a la incorporación del endosimbionte al interior celular.

Las arqueas Asgard habrían desarrollado numerosas prolongaciones en torno a organismos sintróficos cercanos hasta engullirlos e incorporarlos como simbioses

La investigación con *Asgard* no ha hecho más que empezar. Artículos recientes sugieren que los mecanismos de la inmunidad en eucariotas podrían tener un origen en *Asgard* (Leão *et al.*, 2024). También se han descubierto en *Asgard* mecanismos avanzados de expresión génica que se pensaban que eran distintivos de los eucariotas como proteínas argonautas (Bastiaanssen *et al.*, 2024). Todo esto sugiere que existen muchas características eucariotas que podrían haber estado ya presentes en el organismo arqueal que dio origen al grupo. Futuras investigaciones permitirán conocer mejor a este linaje de arqueas y su relación con la eucariogénesis.

Para recapitular

En 2015 se describen por primera vez un grupo de arqueas conocido como *Lokiarchaeota*. Otros estudios han detectado otros clados relacionados que han recibido el nombre de dioses de diferentes mitologías, sobre todo nórdicos.

Estas arqueas se conocen como arqueas *Asgard* y una característica destacada es que codifican en sus genomas una gran cantidad de ESP, proteínas características de los eucariotas, que se pensaban exclusivas de estos.

Estas ESP están relacionadas con procesos de remodelación celular: cambios en la membrana, citoesqueleto, tráfico vesicular...

Hasta ahora la mayoría de las arqueas *Asgard* se conocen por sus genomas ambientales. Hay escasos cultivos de estas arqueas destacando *Prometheoarchaeum syntrophicum*, que vive en una relación sintrófica con bacterias y desarrolla prolongaciones celulares para interactuar con su compañero sintrófico.

Hasta fechas recientes, la teoría endosimbiótica era la más aceptada para explicar el origen de los eucariotas. Estos habrían surgido por un proceso de interacción entre un hospedador (probablemente incapaz de utilizar oxígeno) y un organismo que habría sido incorporado convirtiéndose en un endosimbionte, que daría lugar a la mitocondria. Se pensaba que el hospedador podría ser una arquea o un organismo relacionado.

Los estudios más actuales indican que los eucariotas parecen haber surgido de una arquea *Asgard*, concretamente de una arquea relacionada con el grupo *Hodarchaeota*. Este grupo de arqueas tienen la capacidad en sus genomas de utilizar oxígeno, sugiriendo que el posible hospedador que dio origen a las células eucariotas podría haber utilizado ya oxígeno. Esto indicaría que la capacidad de utilizar oxígeno fue anterior a la incorporación de un alfaproteobacteria que daría lugar a la mitocondria.

Bibliografía

- Appler, K.E. et al. 2024. Oxygen metabolism in descendants of the archaeal-eukaryotic ancestor. 2024.07.04.601786 Preprint at <https://doi.org/10.1101/2024.07.04.601786>.
- Bastiaanssen, C. et al. 2024. RNA-guided RNA silencing by an Asgard archaeal Argonaute. *Nature Communications*, 15: 5499.
- Cai, M. et al. 2021. Ecological features and global distribution of Asgard archaea. *Science of the Total Environment*, 758: 143581.
- Imachi, H. et al. 2020. Isolation of an archaeon at the prokaryote–eukaryote interface. *Nature*, 577: 519–525.
- Imachi, H. et al. 2024. Promethearchaeum syntrophicum gen. nov., sp. nov., an anaerobic, obligately syntrophic archaeon, the first isolate of the lineage ‘Asgard’ archaea, and proposal of the new archaeal phylum Promethearchaeota phyl. nov. and kingdom Promethearchaeati regn. nov. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 74: 006435.
- Liu, Y. et al. 2021. Expanded diversity of Asgard archaea and their relationships with eukaryotes. *Nature*, 593: 553–557.
- MacLeod, F. et al. 2019. Asgard archaea: Diversity, function, and evolutionary implications in a range of microbiomes. *AIMS Microbiology*, 5: 48–61.
- Rodrigues-Oliveira, T. et al. 2023. Actin cytoskeleton and complex cell architecture in an Asgard archaeon. *Nature*, 613: 332–339.
- Sagan, L. 1967. On the origin of mitosing cells. *Journal of Theoretical Biology*, 14: 225–IN6.
- Spang, A. et al. 2015. Complex archaea that bridge the gap between prokaryotes and eukaryotes. *Nature*, 521: 173–179.
- Valentin-Alvarado, L.E. et al. 2024. Asgard archaea modulate potential methanogenesis substrates in wetland soil. *Nature Communications* 15: 6384.
- Wang, Z. y Wu, M. 2015. An integrated phylogenomic approach toward pinpointing the origin of mitochondria. *Scientific Reports*, 5: 7949.
- Woese, C.R. y Fox, G.E. 1977. Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: the primary kingdoms. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 74: 5088–5090.
- Woese, C.R., Kandler, O. y Wheelis, M.L. 1990. Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 87:4576–4579.
- Leão, P. et al. 2024. Asgard archaea defense systems and their roles in the origin of eukaryotic immunity. *Nature Communications*, 15: 6386.

Evolución de relojes y hormonas que sincronizan la reproducción en el mar

Patricia Álvarez-Campos, Irene del Olmo y Paula Moreno-Martín, Centro de Investigación en Biodiversidad y Cambio global (CIBC-UAM), Departamento de Biología (Zoología), Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Madrid, Madrid. patricia.alvarez@uam.es, irene.olmo@uam.es, paula.moreno@uam.es

Es indudable que todos los organismos que habitamos este planeta debemos adaptarnos y responder a los estímulos que nos llegan de nuestro entorno, lo cual ocurre mediante la regulación del sistema endocrino. La respuesta fisiológica de los animales ante cualquier variación ambiental implica cambios en los niveles de secreción de diferentes hormonas y, por tanto, el impacto que estas ejercen sobre el organismo resulta esencial para nuestra supervivencia. Las hormonas son moléculas que coordinan la actividad celular entre órganos muy diferentes y por ello son capaces de modificar la forma de nuestro cuerpo, nuestras emociones y también nuestro comportamiento, interviniendo en los momentos más im-

portantes del ciclo vital de casi todos los metazoos (Figura 1).

La respuesta fisiológica de los animales ante cualquier variación ambiental implica cambios en los niveles de secreción de diferentes hormonas y, por tanto, el impacto que estas ejercen sobre el organismo resulta esencial para nuestra supervivencia

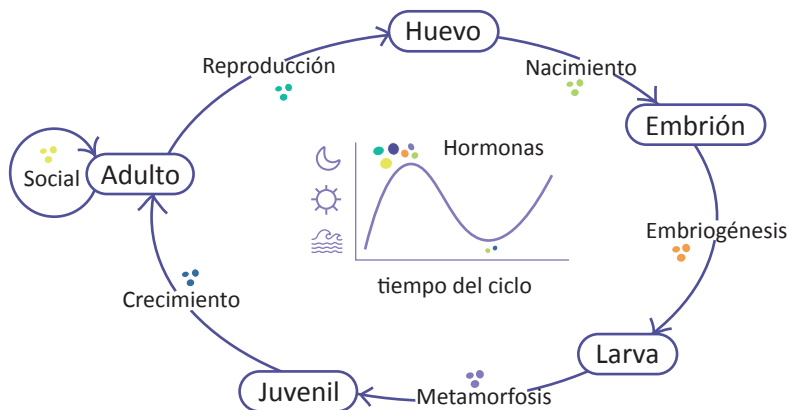


Figura 1. Ciclo de vida general de un animal. Los procesos que permiten las transiciones entre los diferentes estadios del ciclo vital están regulados por cambios hormonales. Estos cambios hormonales, y por lo tanto las transiciones entre los estadios, están controlados por ritmos biológicos complejos determinados por ciclos ambientales, como el fotoperiodo, el ciclo lunar, y las mareas.

Por ejemplo, dentro de los vertebrados, las señales ambientales que reciben numerosas especies de aves en determinados momentos del año, provocan cambios fisiológicos que promueven su migración sincronizada. Recientemente, se ha comprobado que una hormona secretada en el intestino de estas aves migratorias, la grelina u “hormona del hambre”, es la que actúa sobre el hipotálamo del cerebro y media en las decisiones de partida. Curiosamente, esta hormona junto con otras como la leptina o las hormonas tiroideas, modula también muchos procesos fisiológicos en mamíferos, como son la producción de la hormona del crecimiento, la proliferación celular o

el comportamiento sueño-vigilia (Somogyi *et al.*, 2011). La muy conocida oxitocina es uno de los reguladores más importantes del desarrollo emocional y social de los mamíferos y, por supuesto, tiene un papel clave durante nuestro nacimiento, en el que participan también las hormonas tiroideas y los glucocorticoides. De forma similar, la metamorfosis de las larvas en anfibios y peces también está mediada por estas mismas hormonas tiroideas y glucocorticoides y, además, en algunas especies de peces como en los salmónidos, son también esenciales para el cambio de juvenil a adulto y el comportamiento sincronizado de la migración reproductora (Rousseau *et al.*, 2021).

Dentro de los invertebrados, quizás dos de los procesos de los que más se conoce su endocrinología son la regulación de la muda y la metamorfosis de los artrópodos, siendo los ecdisteroides, neuropéptidos y sesquiterpenoides los tres grupos hormonales esenciales en estos importantes momentos del desarrollo. Específicamente, factores ambientales como la temperatura y la duración de la luz diurna provocan la secreción de hormonas como el metilfarnesoato, el ácido farnesoico y la hormona juvenil, que inducen la ecdisis (o muda) y la transformación en adultos en quelicerados, crustáceos e insectos (Raible *et al.*, 2017). Las implicaciones que estos procesos pudieron tener en la evolución de los artrópodos no son en absoluto desdeñables y, de hecho, se cree que estas hormonas tuvieron un papel crucial en el enorme éxito de estos animales, y en concreto en la radiación evolutiva de los insectos. En general, las larvas, juveniles y adultos de estos organismos tienen diferentes hábitos tróficos, y explotar recursos alimenticios alternativos a lo largo del ciclo vital evita la competencia intraespecífica, lo que conlleva sin duda una ventaja adaptativa (Cheong *et al.*, 2015).

Algo menos conocidas, aunque igualmente importantes en el desarrollo de los nemátodos, son las feromonas ascaroides, que en respuesta a ambientes adversos y/o a altas densidades de población, hacen que estos animales interrumpan el desa-

rollo larvario normal formando un tipo de larva (dauer) que solo dará lugar al adulto cuando mejoren las condiciones externas (Choe *et al.*, 2012). Por otra parte, en las lombrices de tierra también se han descrito algunas feromonas, en este caso sexuales (atractina y temptina), como señales químicas fundamentales para la búsqueda de pareja durante la época de apareamiento (Novo *et al.*, 2013). Por último, en la embriogénesis de moluscos gasterópodos de agua dulce, parece que la cantidad de serotonina que transmite la madre a los huevos es capaz de modular el ritmo de desarrollo de los embriones en base a los cambios estacionales y a cómo de desfavorable sea el ambiente (Voronezhskaya, 2021). Y así podríamos seguir citando multitud de casos que nos hacen darnos cuenta de lo esencial del sistema endocrino animal en todos los momentos importantes del desarrollo, y en concreto, del control que las hormonas ejercen en nuestro día a día y en el del resto de los animales. Pero ¿cómo es posible que, en numerosas ocasiones, este control hormonal ocurra de forma simultánea en todos los individuos de una misma especie o población?

El papel del ambiente en los biorritmos

Muchos organismos estructuran su comportamiento y su fisiología no sólo

en función de los ciclos regulares generados por el sol (ciclos diarios y estacionales) sino también de los producidos por la luna (ciclos mensuales) (Tabla 1). Estos regímenes temporales también pueden combinarse para, por ejemplo, sincronizar la reproducción con una estación concreta del año, un día o días concretos del mes y unas horas específicas durante esos días. Estos ritmos circadianos (a lo largo del día), circanuales (a lo largo del año) y circalunares (a lo largo de un mes), permiten que las funciones metabólicas, fisiológicas o conductuales alternen periodos de actividad y descanso para poder evitar así la aparición simultánea de funciones o comportamientos conflictivos (p. ej., dormir y alimentarse).

Además, y gracias a la estabilidad de los ciclos geofísicos, estos procesos periódicos del organismo, o biorritmos, permiten que las funciones que se realizan puedan anticiparse o estén acompasadas con acontecimientos predecibles del entorno (Raible *et al.*, 2017).

El control de estos biorritmos se realiza de manera interna a través de una red de relojes acoplados entre sí mediante los sistemas nervioso y endocrino, y sincro-

nizados por señales ambientales como la luz, la temperatura, la disponibilidad de alimento o incluso la presencia de individuos de la misma especie. En vertebrados, y sobre todo en mamíferos, estos procesos están muy bien estudiados y se sabe que están controlados por una red de múltiples relojes celulares, sincronizados mediante señales neuronales y hormonales por un reloj maestro situado en el hipotálamo, que se reajusta principalmente por

El control de estos biorritmos se realiza de manera interna a través de una red de relojes acoplados entre sí mediante los sistemas nervioso y endocrino, y sincronizados por señales ambientales

la luz ambiental percibida por la retina. Esta maquinaria de relojes internos y sus correspondientes secreciones neuroendocrinas no son, en cambio, tan conocidos en la mayoría del resto de

organismos, pero, en cualquier caso, es muy probable que la evolución de estos relojes biológicos haya supuesto una gran ventaja adaptativa para todos, ya que no sólo nos permiten reaccionar a los cambios regulares del entorno, sino también preverlos y prepararnos en consecuencia (Raible *et al.*, 2017).

En humanos, la sincronización circadiana es muy importante para nuestro comportamiento y fisiología y se conocen muy

Especie	Tipo de comportamiento	Tipo de ritmo	Genes del reloj biológico	Secreción neuroendocrina
<i>Homo sapiens</i> (mamífero)	Sueño/Vigilia	Circadiano	Clock, Bmal1, Period 1, Period 2, Criptocromo1, Criptocromo2	Melatonina
Aves de diferentes especies	Migración		Clock, Adcyap1	Melatonina, prolactina, hormonas tiroideas, gonadotropinas
<i>Danaus plexippus</i> (lepidótero)		Circadiano	Criptocromo1, Criptocromo2	Hormona juvenil, ecdisteroides, hormonas sexuales, melatonina, octopamina
<i>Syrphinae</i> (díptero)			?	
<i>Cecarcoidea natalis</i> (crustáceo)		Circadiano y circalunar?	?	Hormona Hipoglucémica de los Crustáceos (CHH)
<i>Suberites domuncula</i> (esponja)	Contracción	Circadiano	Criptocromo, nocturna	?
<i>Drosophila melanogaster</i> (díptero)	Locomoción	Circadiano	Period, Timeless, Clock, Cycle, Vriille, Double-time, Shaggy	Octopamina, dopamina, Péptido de Pigmento Dispersante
<i>Eurydice pulchra</i> (isópodo)			Period, Timeless, Clock, bmal, criptocromo2	Péptido de Pigmento Dispersante
<i>Symsagittifera roscoffensis</i> (acelo)			Timeless, Criptocromo, CREB-binding protein, Arnt	?
<i>Limulus polyphemus</i> (xifosúrido)	Locomoción/ Reproducción (apareamiento)	Circadiano y circatidal	?	Octopamina
<i>Ovis aries</i> (mamífero)	Reproducción (apareamiento)	Circanual	?	Melatonina, hormonas reproductivas (gonadotropina) y prolactina
Tortugas marinas de diferentes especies	Reproducción (puesta de huevos)	Circadiano?	?	Melatonina, hormonas esteroides
<i>Solea senegalensis</i> (pez)	Reproducción (apareamiento)	Circalunar	Clock, Period1, Period2, Period3	Melatonina y hormonas reproductivas (gonadotropinas)
<i>Echelyopus cimbrus</i> (pez)		Circatidal	?	
<i>Clunio marinus</i> (díptero)		Circalunar, circadiano	Clock, ciliary opsin 2, Timeless, Criptocromo1	?
<i>Acanthaster planci</i> (equinodermo)	Reproducción (liberación gametos)	Circalunar	?	Relaxina o la metiladenina y feromonas sexuales
<i>Rhithropanopeus harrisi</i> (crustáceo)	Reproducción (liberación larvas)	Circadiano, circatidal	?	?
<i>Acropora millepora</i> (cnidario)	Reproducción (liberación gametos)	Circanual, circalunar, Circadiano	Criptocromo1, Criptocromo2, Clock, Cycle, Bmal, Timeless, ella	Estrona y Progesterona
<i>Obelia geniculata</i> (cnidario)		Circalunar	?	?
<i>Mytilus edulis</i> (molusco)		Circalunar	?	Melatonina, serotonina
<i>Littorina neritoides</i> (molusco)		Circalunar	?	?
<i>Platynereis dumerilii</i> (anélido)		Circanual, circadiano y circalunar	Clock, Cycle/Bmal, Tr-cry, L-cry, Period, Pdp1, Vriille	Metilfarnesoato
<i>Odontosyllis phosphorea</i> (anélido)		Circanual, circadiano, circalunar	?	?
<i>Syllis magdalena</i> (anélido)		Circanual, circadiano, circalunar	Criptocromo, epindemina, opsinas	Dopamina, Derotonina, Metilfarnesoato
<i>Syllis prolifera</i> (anélido)		Circanual, circadiano, circalunar	?	?

Tabla 1. Ejemplos de especies de diferentes filos animales que exhiben comportamientos rítmicos. Se detalla el tipo de comportamiento rítmico observado en cada especie (sueño/vigilia; migración; locomoción; reproducción), la clase de ritmo que estos comportamientos siguen (circanual; circadiano; circalunar; circamareal), los genes responsables de la regulación de los relojes biológicos que controlan dichos ritmos y las secreciones neuroendocrinas involucradas en estos procesos. Los signos de interrogación (?) indican que esos datos son desconocidos.

Las especies marinas muestran una variedad de ritmos biológicos, en la mayoría de los casos combinados unos con otros, que van desde los ritmos circadianos (24h) y circanuales (estaciones) hasta los circalunares (~29 días) y circatidales o circamareales (12h)

bien los detalles de la maquinaria celular, molecular y fisiológica implicada en el proceso, además de los problemas mentales y metabólicos que puede ocasionar la alteración crónica de estos ritmos (Challet y Kalsbeek, 2017). Sin embargo, a día de hoy poco se sabe del control celular, molecular y hormonal de los biorritmos en la mayoría de organismos que exhiben sincronización en sus comportamientos (Tabla 1). Y mucho menos conocemos el impacto real que alteraciones ambientales como la contaminación química, lumínica o los cambios de temperatura debidos al cambio climático, podrían tener en los procesos periódicos de estos organismos, y sus consecuentes perturbaciones endocrinas. En nuestros océanos este desconocimiento es aún mayor, y sobre todo en lo relativo a los filos de invertebrados, que suponen la inmensa mayoría de los organismos que habitan nuestras aguas. Este hecho es bastante preocupante ya que algunos estudios recientes sostienen que la contaminación antropogénica de nuestros mares está provocando ya un

impacto muy importante en la fisiología y comportamiento de numerosas especies, afectando sobre todo a momentos cruciales del desarrollo cuyo éxito depende de su perfecta sincronización, como son la reproducción o el crecimiento de juveniles y larvas (Cuvillier-Hot y Lenoir, 2020).

¿Qué sabemos de los ritmos y las hormonas que regulan el comportamiento en invertebrados marinos?

La vida en nuestros océanos, que se estima contienen más del 90% de la biodiversidad total del planeta, está dirigida por multitud de ciclos ambientales, vinculados a la actividad constante del sol y la luna, y a las mareas que ésta provoca. De acuerdo con estos ciclos, las especies marinas muestran una variedad de ritmos biológicos, en la mayoría de los casos combinados unos con otros, que van desde los ritmos circadianos (24h) y circanuales (estaciones) hasta los circalunares (~29

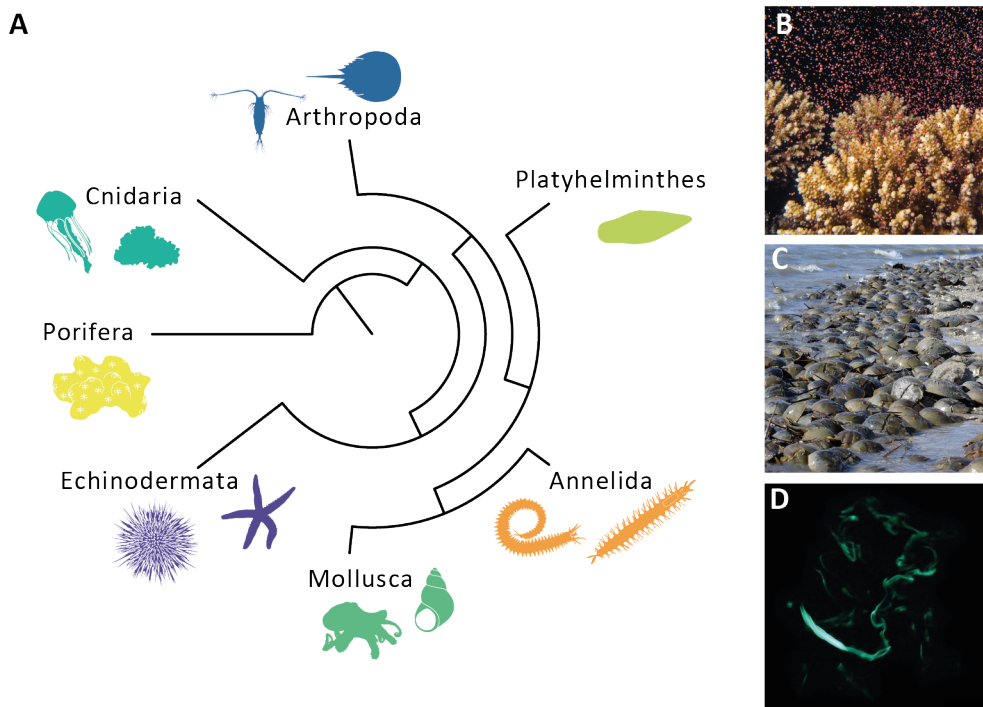


Figura 2. Filos de invertebrados marinos que exhiben ritmos en sus procesos biológicos. (A) Filogenia simplificada de los grupos de metazoos con invertebrados marinos que han sido modelos en estudios de cronobiología. Algunas de las siluetas han sido extraídas de [phylopic.com](https://www.phylopic.com), otras pertenecen a P. Tolipan, B. Duygu Özpolat o Tree of Life App y el resto son de dominio público. (B) Liberación masiva de gametos en los corales de la especie *Acropora eurystoma* (Acroporidae, Cnidaria) de forma sincronizada (The Scientist: Tom Shlesinger y Yossi Loya, Universidad de Tel Aviv) (C) *Limulus polyphemus* o cangrejo herradura (Limulidae, Arthropoda) llegando a la costa en la bahía de Delaware para reproducirse en masa (Gregory Breese/USFWS). (D) Ritual de cortejo bioluminiscente en una especie de poliqueto marino del género *Odontosyllis* (Syllidae, Annelida), Verdes *et al.*, 2017.

días) y circatidales o circamareales (12h). Las señales ambientales que promueven estos ciclos en el mar son, fundamentalmente, la luz y la temperatura (restringida a la zona intermareal o capas más superficiales), aunque otras señales como la sali-

nidad, los cambios de presión o el campo magnético, también juegan un papel muy importante.

Son muchos los filos con representantes marinos en los que podemos encontrar

comportamientos sincronizados (Tabla 1, Figura 2A), incluidos en los que divergieron primero, como las esponjas, que muestran ciclos de contracción limitados principalmente a las horas de oscuridad, gracias a la presencia de fotorreceptores sensibles a la luz azul (criptocromos) y a una proteína del reloj circadiano, nocturna, que se expresa sólo en la oscuridad. Pero la mayoría de los comportamientos rítmicos se encuentran ligados casi siempre a la reproducción sexual (Tabla 1), lo que no es de extrañar, porque la mayoría de las especies marinas presentan fecundación externa y, por tanto, el encuentro exitoso entre los gametos depende de que los tiempos de liberación estén correctamente acompañados. Quizás uno de los grupos de invertebrados mejor estudiados en este sentido son los cnidarios, y específicamente, los corales que forman arrecifes, quienes ajustando su reloj interno al de su alga endosimbionte fotosintética presentan una sincronización perfecta y espectacular durante las épocas de reproducción (Figura 2B). Especies como *Acropora millepora* han sido ampliamente estudiadas, y de hecho se sabe que presentan también criptocromos (genes como *cry2*, entre otros, Tabla 1), que en noches de luna llena aumentan mucho su expresión, provocando el desove masivo de los individuos de esta especie. Otros, como *Pocillopora damicornis*, también liberan sus gametos siguiendo las fases lu-

nares, pero alternan el momento exacto en el año, desovando en invierno durante la luna llena y en verano durante la nueva. En esta especie además se ha estudiado el control hormonal de este desove masivo, y se ha sugerido que las hormonas estrogénicas, estrona y progesterona, cumplen un papel muy importante en el proceso (Rougée et al., 2015).

Otro de los grandes grupos protagonistas de numerosos trabajos relacionados con la sincronización en el mar son los artrópodos, y en particular los crustáceos, en los que desde hace ya más de 50 años se estudian en detalle los numerosos comportamientos rítmicos que muchas de sus especies presentan (Tabla 1). Con respecto a los que tienen que ver con la reproducción, en diferentes especies del género *Uca* o cangrejo violinista, se ha comprobado que el control del cortejo, el apareamiento o los tiempos de incubación de las larvas responden a cambios en la temperatura y a los ciclos de las mareas, y todo ello está mediado por hormonas ecdisteroides (Christy, 2011). Las espectaculares salidas en masa de los xifosúridos o cangrejos herradura (*Limulus polyphemus*) para el apareamiento y desove (Figura 2C) parecen desencadenarse en momentos concretos del ciclo de la luna (en lunas nueva y llena cuando las mareas son más altas), con determinada presión en el agua y a temperaturas y fotoperiodo con-

cretos, y todo ello mediado por la neurosecreción de sustancias como la octopamina (Dalal y Battelle, 2010).

También en equinodermos podemos encontrar multitud de estudios dedicados a los comportamientos rítmicos en estrellas, erizos y holoturias, regulados a través de la secreción de diferentes sustancias, sincronizadas por señales ambientales. En *Acanthaster placi*, conocida como la estrella corona de espinas, determinados momentos del ciclo lunar unidos a cambios en la temperatura, la luz, la salinidad o la abundancia de alimento, producen la secreción de hormonas como la relaxina o la metiladenina en algunos machos, quienes liberan así sus gametos e inducen mediante feromonas sexuales la sincronización en el resto de individuos de la misma especie.

Por último, uno de los mayores grupos de interés en estudios cronobiológicos y de actividad neurohormonal son los anélidos marinos, quienes exhiben una reproducción metamórfica (con grandes cambios a lo largo del ciclo), finamente sincronizada, que ha cautivado la atención de biólogos y no biólogos desde hace décadas. Por si fuera poco, esta metamorfosis también está profundamente ligada a su capacidad para crecer y regenerar, lo que les convierte en el grupo perfecto para estudiar diferentes procesos del desarrollo.

Los anélidos marinos como modelo de estudio en cronobiología marina y neuroendocrinología

Desde principios del siglo XX, son varias las especies de anélidos marinos (comúnmente conocidos como poliquetos) en las que se han realizado estudios sobre la reproducción y la secreción hormonal asociada a ésta. En particular, la mayoría de estos trabajos se han centrado en especies de nereidos como *Hediste diversicolor*, *Alitta virens* y *Platynereis dumerilii*. En todas ellas, esta reproducción, denominada epitoquia, consiste en un único episodio reproductivo previo a la muerte de los individuos. Llegado el momento, estas especies experimentan una drástica metamorfosis para la maduración sexual, sufriendo sorprendentes modificaciones morfológicas y de comportamiento (Figura 3A). Dado que este proceso es energéticamente muy costoso, tanto el crecimiento como la capacidad de regeneración de los individuos se detienen durante este momento del ciclo. Los animales sexualmente maduros inician entonces una danza nupcial (hembras y machos nadan juntos en círculo) para liberar sus gametos y morir poco después del desove. En *P. dumerilii*, este proceso se ha estudiado con bastante detalle, y se sabe que está orquestado por un reloj endógeno sincronizado por las fases del ciclo lunar, que provocan la supresión de la hormona

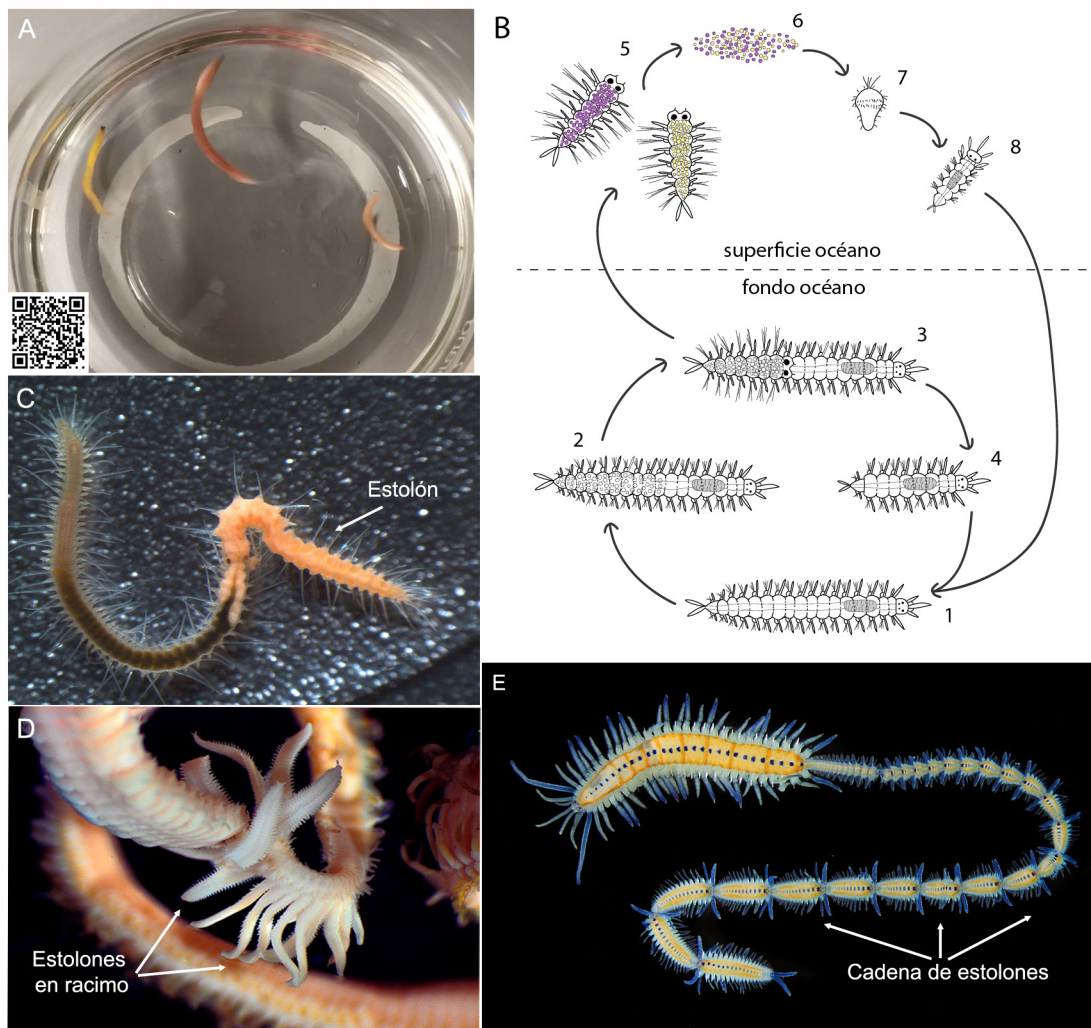


Figura 3. Tipos de reproducción anélidos marinos. A) Vídeo de la danza nupcial de individuos reproductores (epigámicos) de *Platynereis dumerilii*. B) Reproducción mediante estolonización: cuando llega la época de reproducción, los adultos de *Syllis prolifera* (1) comienzan a transformar los segmentos posteriores en individuos reproductores especializados, o estolones (2); una vez que los estolones están totalmente formados y llenos de gametos (3), se desprenden del parental, el cual regenerará de nuevo la parte posterior perdida (4), y nadan hasta la superficie para aparearse (5), liberando los gametos (6) y muriendo tras el proceso. A continuación, las larvas trocóforas (7) permanecen en la superficie durante unos días hasta que se metamorfosean en gusanos juveniles (8) que migran de nuevo al fondo marino. C) Imagen de microscopía óptica de *Syllis prolifica* con un estolón masculino en desarrollo. D) Detalle de los segmentos posteriores de *Trypanobia asterobia* generando varios estolones en forma de racimo (imagen de Álvarez-Campos et al. 2018). E) Imágen de microscopía óptica de *Myrianida pachycera* con una cadena de numerosos estolones en desarrollo (autora: Leslie Harris del Museo de Historia Natural de Los Ángeles).

cerebral metilfarnesoato (Schenk *et al.*, 2016). El metilfarnesoato permite a estos gusanos marinos crecer y regenerar los segmentos posteriores hasta el momento de la reproducción y, curiosamente, esta sustancia junto con otras de la misma ruta enzimática, se han encontrado también participando en diferentes momentos del desarrollo de insectos, crustáceos, equinodermos e incluso vertebrados (Raible *et al.*, 2017). Por otra parte, la expresión de genes del reloj biológico como *clock*, *cry* o *period*, importantes en el desarrollo y comportamiento de muchos otros animales (incluido en el ser humano, Tabla 1), también se ha encontrado esencial para la sincronización reproductora de *P. dumerilii*, lo que indica que el conjunto de procesos neuroendocrinos y la maquinaria molecular asociada a los relojes biológicos son sistemas muy conservados en todos los metazoos.

Asimismo, en algunas especies de anélidos marinos existen además varios tipos especiales de reproducción épitoca, muy similares a la descrita en *P. dumerilii*, aunque con una importante variación: la reproducción puede darse más de una vez a lo largo del ciclo vital de los individuos. Uno de los más bellos y singulares, objeto incluso de algunas leyendas, sucede en las especies del género *Odontosyllis*, que en días de verano y con luna llena emiten destellos de luz durante las danzas nupciales

para la liberación de gametos (Figura 2D). Así, se sugirió que el avistamiento de luces ocurrido el 11 de octubre de 1492 por Cristóbal Colón y su tripulación horas antes de que tocasen tierra en el continente americano, provenía de la emisión de luz por parte de estos organismos. Aunque se considera que tal acontecimiento es improbable que ocurriese por individuos de alguna especie de *Odontosyllis*, porque la fase de la luna aquella noche no era la que sincroniza la reproducción en estas especies, es cierto que este proceso ha suscitado el interés de numerosos investigadores (Verdes y Gruber, 2017), aunque a día de hoy es poco lo que se conoce sobre el detalle molecular y hormonal de este tipo de epitoquia (Tabla 1).

Otras muchas especies emparentadas con estos gusanos bioluminiscentes, exhiben también otro tipo de reproducción muy llamativo denominado estolonización o esquizogamia, en la que los gusanos sólo metamorfosean los segmentos posteriores del cuerpo para formar unos individuos reproductores especializados llamados estolones (Figura 3B–C). Los estolones poseen varios rasgos similares a los adultos, como ojos y antenas, pero están completamente llenos de gametos, ya que su breve existencia se dedica exclusivamente al apareamiento (Figura 3C). El extremo anterior del animal produce y transfiere los gametos al estolón y una vez

que éstos están maduros, se desprenden del individuo parental para nadar hacia la superficie produciendo encuentros multitudinarios que terminarán en la liberación sincronizada de los gametos (Figura 3B). Dependiendo de la especie, además, estos estolones pueden generarse *de novo* a partir de uno o varios segmentos posteriores (Figura 3D–E), lo que maximiza la cantidad de gametos que pueden ser fecundados y por tanto la supervivencia de la descendencia.

Uno de los ejemplos de especie estolonizante más estudiado desde finales del siglo XIX es el gusano palolo de Samoa (*Eunice viridis*), quien ha generado una enorme atracción entre los habitantes de estas islas, no sólo por el espectáculo natural que estos organismos ofrecen al reproducirse, sino por lo que supone para la economía local el conocido como “caviar del Pacífico Sur”. El proceso ocurre durante los meses de octubre y noviembre, siempre al amanecer de las noches de cuarto menguante, cuando cientos de individuos reproductores se desprenden del parental para nadar hasta la superficie

del océano y liberar de forma sincronizada sus gametos. Otra especie muy bien estudiada desde hace varias décadas es *Syllis prolifera*, con la que se han hecho multitud de estudios en poblaciones del Adriático, mostrando las señales ambientales que provocan la secreción endocrina para la estolonización de los individuos (Franke, 1999). Así, se ha demostrado que estos individuos responden

también al fotoperiodo, al momento del ciclo lunar y la temperatura. En concreto, la metamorfosis que desarrollan los estolones en esta especie comienza con temperaturas superiores a 10-13°C y con al menos 12-13h de luz diarias (es decir, las condiciones típicas de marzo a

octubre en el mar Mediterráneo). Además, estas señales ambientales no sólo son importantes para desencadenar el desarrollo de los estolones, sino también durante su separación del parental para subir a la superficie de forma sincronizada a liberar los gametos, lo que ocurre siempre durante el amanecer. Dado que los anélidos no poseen glándulas endocrinas, todo este proceso tiene lugar a través de neurohor-

Dado que los anélidos no poseen glándulas endocrinas, todo este proceso tiene lugar a través de neurohormonas y neuropéptidos secretadas por el ganglio cerebral y una estructura que forma parte del tubo digestivo denominada proventrículo

monas y neuropéptidos secretadas por el ganglio cerebral y una estructura que forma parte del tubo digestivo denominada proventrículo. Ambos órganos actúan de forma inversa durante el ciclo vital de la especie, ya que en condiciones no reproductoras el proventrículo es quien secreta la sustancia que permite a los individuos crecer y regenerar, mientras que cuando llega el momento de la maduración sexual, el ganglio cerebral es quien inhibe la secreción del proventrículo para que el estolón se forme (Franke, 1999). A pesar de que son muchos los trabajos que se han realizado para esclarecer los detalles de este modo de reproducción único, a día de hoy no se conoce apenas nada de la identidad de las hormonas o neuropéptidos que participan en este proceso (Tabla 1). En otras especies cercanas de *Syllis*, se ha sugerido que también el metilfarnesoato junto con la dopamina y la serotonina podrían tener un papel clave en varios momentos de este ciclo (Álvarez-Campos *et al.*, 2019), pero es mucho lo que aún se desconoce.

Mismos ritmos, diferentes relojes

Si bien es cierto que muchas de las moléculas citadas en este artículo están conservadas a lo largo de todo el árbol de la vida animal (Stanton *et al.*, 2022), su regulación y sus consecuencias evolutivas son específicas de cada grupo. Diferentes ambientes han provocado requerimientos distintos para la supervivencia de las especies en cada filo, propiciando el desarrollo de relojes internos y vías de señalización específicas para cada una de ellas a partir de un mismo marco de dominios génicos conservados para regular el reloj circadiano. Algunos trabajos muestran que ciertos linajes han sufrido pérdidas de numerosos genes de este reloj ancestral, pero a pesar de ello, estas especies conservan comportamientos y fisiología cíclica, lo que sugiere que los nuevos relojes han evolucionado repetidamente. Ahora comenzamos a conocer algunas de las rutas enzimáticas, favorecidas o inhibidas por estos genes con origen tan remoto, pero estamos aún muy

Diferentes ambientes han provocado requerimientos distintos para la supervivencia de las especies en cada filo, propiciando el desarrollo de relojes internos y vías de señalización específicas para cada una de ellas a partir de un mismo marco de dominios génicos conservados

lejos de saber los pormenores de sus funciones, y poder predecir cómo les afectarán los cambios ambientales tan drásticos que se avecinan.

A día de hoy, no existe una hipótesis que explique la evolución de los mecanismos de relojes internos y las secreciones hormonales asociadas en todos los organismos, aunque es claro que son esenciales para la sincronización de vías y eventos celulares que provocan los numerosos comportamientos rítmicos conocidos. Entre otras muchas cuestiones, aún no comprendemos en qué momento de la evolución se produjo la enorme diversificación molecular de estas herra-

mientas de sincronización que observamos en los diferentes grupos, ni cómo es posible que maquinarias moleculares tan diferentes controladas por ambientes tan dispares (incluyendo especies con nulo acceso a factores tan esenciales como la luz), regulen comportamientos tan similares (Stanton *et al.*, 2022). Es por ello, que son necesarias muchas más investigaciones que incluyan más taxones con comportamientos cíclicos, además de estudios de genómica y transcriptómica comparada para poder seguir ampliando nuestra comprensión de la evolución de los relojes internos y las consecuentes secreciones hormonales que gobiernan los biorritmos en el reino animal.

Referencias bibliográficas

- Álvarez-Campos, P. *et al.* 2019. Delegating sex: differential gene expression in stolonizing syllids uncovers the hormonal control of reproduction. *Genome biology and Evolution*, 11: 295–318.
- Cheong, S.P. *et al.* 2015. Evolution of ecdysis and metamorphosis in arthropods: the rise of regulation of juvenile hormone. *Integrative and Comparative Biology*, 55: 878–890.
- Challet, E., y Kalsbeek, A. 2017. Circadian rhythms and Metabolism. *Frontiers in Endocrinology*, 8: 201.
- Choe, A. *et al.* 2012. Ascaroside signaling is widely conserved among nematodes. *Current Biology*, 22: 772–780.
- Christy, J.H. 2011. Timing of hatching and release of larvae by brachyuran crabs: patterns, adaptive significance and control. *Integrative and Comparative biology*, 51: 62–72.

- Cuvillier-Hot, V., y Lenoir, A. 2020. Invertebrates facing environmental contamination by endocrine disruptors: Novel evidences and recent insights. *Molecular and Cellular Endocrinology*, 504: 110712.
- Dalal, J.S., y Battelle, B.A. 2010. Circadian regulation of *Limulus* visual functions: a role for octopamine and cAMP. *Current Zoology*, 56: 518–536.
- Franke H.D. 1999. Reproduction of the Syllidae (Annelida: polychaeta). *Hydrobiologia*, 402: 39–55.
- Novo, M. et al. 2013. Pheromone evolution, reproductive genes, and comparative transcriptomics in Mediterranean earthworms (Annelida, Oligochaeta, Hormogastridae). *Molecular Biology and Evolution*, 30: 1614–1629.
- Raible, F., Takekata, H., y Tessmar-Raible, K. 2017. An overview of monthly rhythms and clocks. *Frontiers in Neurology*, 8: 189.
- Rougée, L.R., Richmond, R.H., y Collier, A.C. 2015. Molecular reproductive characteristics of the reef coral *Pocillopora damicornis*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 189: 38–44.
- Rousseau, K., Dufour, S., y Sachs, L.M. 2021. Interdependence of thyroid and corticosteroid signaling in vertebrate developmental transitions. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9: 735487.
- Schenk, S. et al. 2016. Discovery of methylfarnesoate as the annelid brain hormone reveals an ancient role of sesquiterpenoids in reproduction. *Elife*, 5: e17126.
- Stanton, D., Justin, H.S. y Reitzel, A.M. 2022. Step in time: conservation of circadian clock genes in animal evolution. *Integrative and Comparative Biology*, 62: 1503–1518.
- Somogyi, V. et al. 2011. Endocrine factors in the hypothalamic regulation of food intake in females: a review of the physiological roles and interactions of ghrelin, leptin, thyroid hormones, oestrogen and insulin. *Nutrition Research Reviews*, 24: 132–154.
- Verdes, A., y Gruber, D.F. 2017. Glowing worms: biological, chemical, and functional diversity of bioluminescent annelids. *Integrative and Comparative biology*, 57: 18–32.
- Voronezhskaya, E.E. 2021. Maternal serotonin: shaping developmental patterns and behavioral strategy on progeny in molluscs. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9: 739787.

An interview with Michael Nachman

Antonio Barbadilla, Departament de Genètica i Microbiologia, Universitat Autònoma Barcelona (UAB).

antonio.barbadilla@uab.es

Michael Nachman, Professor of Integrative Biology and Director of the Museum of Vertebrate Zoology at the University of California, Berkeley, is one of the most relevant evolutionary biologists of our time. His research covers areas such as population genetics, evolution, genomics, ecology, and mammalian evolution. With more than 150 articles of high impact in *Evolutionary Biology*, he has provided new significant insights on how organisms adapt to their environment and how new species arise. His main research organism is the house mouse. Thanks to his work, the house mouse is, in fact, one of the model organisms of evolutionary population genetics, rivaling the *Drosophila* model. A leitmotif in Michael's research is the idea



Michael Nachman (right) and Antonio Barbadilla (left) last June at the UAB

of integration in the broad sense. His work exemplifies the integration of molecular genetics with ecological and evolutionary theory; field and laboratory studies; experimental and theoretical/bioinformatics approaches; large multi-omics datasets. Michael is the archetype of the total evolutionary biologist. One of Michael's best-known studies deals with the genetic basis of adaptive melanism in pocket mice, which has become a textbook example of natural selection in action. He has received numerous awards and recognitions for his scientific contributions, reflecting the deep and lasting impact of his research.

Michael recently spent a sabbatical in Josefa González's group at the Institute of

Evolutionary Biology in Barcelona. During his stay he gave numerous lectures at congresses, conferences and seminars held in Spain, dealing with his most recent research on the genomic basis of environmental adaptation in house mice. I invited him to give the closing lecture of the biosciences conference that is held annually in our faculty of biosciences at the UAB. Michael generously accepted, and also agreed to participate in this interview for eVOLUCIÓN.

1st Q: An inevitable question to start our interview, what prompted you to dedicate yourself to research in evolutionary biology?

I was lucky to have been raised in a family that spent a lot of time outdoors. We went camping during the summers and visited many of the gorgeous national parks in western North America. We also had a house full of pets as I was growing up including a dog, cats, a rabbit, a tortoise, hamsters, fish, and a pet cockatiel. So, I grew up around animals. In college, I was exposed to the wonderful diversity of plants and animals through classes that took students into the field, including mammalogy, ornithology, invertebrate zoology, and systematic botany. During this time, I spent summers as a naturalist rang-

er at Yosemite National Park. So, I guess I naturally developed a love of nature and biodiversity. Research in evolutionary biology just seemed like a natural outgrowth of these experiences.

2nd Q: Why did you choose the house mouse to study the genomic basis of environmental adaptation? What evolutionary issues can be better addressed with this animal model?

I started my research career studying the South American marsh rat, *Holochilus brasiliensis*. This was the focus of my PhD thesis. This species is unusual in possessing a high degree of chromosomal polymorphism. I travelled to south America three times to collect these animals, and I brought them back alive to the University of Michigan where I established a breeding colony. The biological questions were fascinating, but the species was very difficult to work with. My interest in chromosomal evolution led me to the house mouse, *Mus musculus*, which also exhibits considerable chromosomal variation. However, house mice are easy to collect and breed in the lab. I quickly became enamored with the power of model organisms. Even in the 1990's we had a decent genetic map, and hundreds of mutations had been characterized. By 2002 we had

Model organisms as house mice make possible to study the genetic basis of adaptation for complex traits in a way that would be difficult or impossible with most organisms

a complete genome sequence and a deep database of genetic and phenotypic variation. This makes it possible to study the genetic basis of adaptation for complex traits in a way that would be difficult or impossible with most organisms. In addition, house mice have recently colonized many new environments and have adapted quickly through changes in morphology, physiology, and behavior, making them a useful model for studying evolutionary changes over short timescales.

3rd Q: By studying the phenotypic and genetic changes in 186 house mice collected across North and South America, you found plenty of evidence of recent adaptation to their living different environments. What does it tell us about the ability of mice to adapt to new environments?

Most fundamentally, it tells us that evolution can happen quickly. House mice were introduced to the Americas by Europeans during the last few hundred years. In this short amount of evolutionary time, mice

have evolved to be distinct in different geographic regions. For example, mice from Canada are 50% larger than mice from the equator. These differences persist in a common laboratory environment, indicating that they have a genetic basis. Even though we call them house mice, most mice don't live in houses. They live in barns and areas where grain is stored and are therefore exposed to the elements. Winters in Edmonton, Canada are very different from winters in Manaus, Brazil! These climatic differences imposed strong selection and resulted in the differences that we see today among mice from different environments.

4th Q: Can the observed ability of mice to adapt to new environments in a very short evolutionary time be extrapolated to the rest of rodents and/or mammal species or even to other taxonomic classes?

Rapid evolution is possible when populations harbor extensive standing genetic variation. The amount of variation depends, in part, on the demographic history of popula-

Rapid evolution is often possible for species that have large effective population sizes, a lot of genetic variation, and short generation times

tions. Populations that have experienced a prolonged bottleneck may be less equipped to respond to selection. This is a concern for many threatened or endangered species. But for species that have large effective population sizes, a lot of genetic variation, and short generation times, rapid evolution is often possible. In his famous 1974 book, *The genetic basis of evolutionary change*, Lewontin remarked that there is no aspect of the phenotype of *Drosophila* which cannot be selected. This is surely because of the large amount of genetic variation present in most natural populations.

5th Q: What is the role of standing genetic variation versus new mutations for the adaptation to new environmental in mice?

Most of the statistical “signatures of selection” that we see in the genome of house mice are consistent with selection

acting on standing variation rather than on new mutations. This makes sense because the timeframe in question is very short, probably too short for new mutations to play a major role.

6th Q: With respect to the difference between Quantitative Trait Loci (QTL) vs Mendelian traits, what is the main genetic target of the inferred adaptive changes: the quantitative traits, based on polygenes, or the Mendelian traits, based on genes with major phenotypic effect?

Most of the traits that we are studying now are highly polygenic. This is by design. Twenty years ago, my lab studied variation in the color of pocket mice that live on light and dark rocks (Nachman et al. 2003. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 100: 5268-5273). At that time, we chose to study melanism because it was a very simple trait. When we started that work in the late 1990’s, there were no genome sequences available. We were lucky and discovered that a single gene – *Mc1r* – was responsible for differences in color. That work led to similar work on a variety of traits and organisms, including beautiful studies of melanism in deer mice by my former postdoc, Hopi Hoekstra. The field of evolutionary biology now has dozens or even hundreds of examples of the

Most of evolution involves quantitative traits, where many genes each contribute a small amount of variation. We still have a poor understanding of the genetic details of how such traits evolve

genetic basis of adaptation for simple traits controlled by one or a few genes. Yet most of evolution involves quantitative traits, where many genes each contribute a small amount of variation. We still have a poor understanding of the genetic details of how such traits evolve. House mice provide a good model for this problem.

7th Q: How does the population structure of the house mouse impact its ability to adapt to environmental changes? Do migration and gene flow between populations facilitate or hinder adaptation?

On their own, house mice disperse short distances. However, long-distance migration can be facilitated by human transport. In general, though, gene flow among house mouse populations appears to be low over the geographic scale in

which we see substantial climatic variation. In other words, selection is probably a stronger force than migration. There is no evidence that migration hinders adaptation. Migration may have facilitated adaptation in the sense that the beneficial alleles that have risen to high frequency in the Americas were introduced by migrants from Europe.

8th Q: As mentioned above, a common theme of your research is the integration of evolutionary approaches. Is the study of the Genotype-Phenotype-Fitness (GPF) connection the best current approach to understanding selection and adaptation? How does the evo-devo approach to evolutionary biology integrate with the GPF approach?

Integrating development into studies of evolution is critical. For example, we found that house mice that are adapted to cold environments have shorter tails than house mice that are adapted to warm environments. This difference is due to differences in the total *number* of tail vertebrae as well as differences in the *length* of individual vertebrae. Both of these traits (number and length) arise during development. The number of vertebrae is determined around day 12 of embryogenesis, while the length of the tail vertebrae is

Integrating development into studies of evolution is critical

largely determined in the first few weeks of life. To fully understand how these differences arise we are studying gene expression in the developing tail at these different times.

9th Q: A main subject in your research is that of phenotypic plasticity vs adaptive selection. How are the two concepts related in the real world? Does phenotypic plasticity facilitate or hinder adaptation?

This is a wonderful question! And it is still unresolved. In general, phenotypic plasticity which brings a population closer to the optimum may facilitate the colonization of new environments and subsequent adaptation. Conversely, plasticity which reduces fitness in a new environment may make it harder for organisms to invade that environment. We raised warm-adapted (long-tailed) and cold-adapted (short-tailed) mice in warm and cold laboratory environments and we found that all mice grew shorter tails in cold environments! This shows us that when mice invade a new, cold environment, they exhibit a plastic response that presumably is beneficial since short-tailed mice lose less heat. In addition to that plastic response, we found a strong genetic component to differences

in tail length between warm-adapted and cold-adapted mice. So, in this particular case, phenotypic plasticity appears to facilitate adaptation.

10th Q: Another main theme in your research is that of evolutionary convergence (repeatability) vs uniqueness in evolution. What can you tell us about the genomic evidence of evolutionary convergence in the adaptation of house mice to similar environments in geographically separated populations? What is the deep level of convergent adaptation: phenotypic and/or genetic, and what is their evolutionary significance?

House mice have invaded cold environments at least three times independently in the Americas, once in western North America, once in eastern North America, and once in South America. This allows us to study whether evolution is repeatable by sampling mice across these three large geographic areas. At the level of the phenotype, evolution is repeatable. We found that mice are larger in colder environments in each transect. We also found convergent changes at the level of the genes. For example, there are many alleles that in-

crease in frequency from the equator to Tierra del Fuego, the southern tip of South America. Those same alleles also increase in frequency in northern latitudes. Thus, we see similar patterns in both the northern and southern hemispheres. This is perhaps not surprising since selection probably acted on the same ancestral pool of genetic variation in each case. Repeated evolution like this is also seen in *Drosophila* in the northern and southern hemispheres.

11th Q: What major challenges remain to be addressed in evolutionary biology? Is there a fundamental gap that is not covered by the present evolutionary theory?

There is a parallel between the state of knowledge in evolutionary genetics and the state of knowledge in medical genetics. We know a lot about the genetic basis of adaptation for simple traits, and we know a lot about the genetic basis of monogenic diseases. But most of evolution is due to complex traits, and most of the disease burden is due to complex diseases. In both cas-

es, our understanding of the underlying causes – both genetic and environmental – is still in its infancy. I see this as one of the great challenges in evolutionary biology. Addressing it will require studies of different taxa, both in nature and in the laboratory, in a way that allows us to combine genetics, development, and natural history. To truly understand how organisms evolve, we must study them in their natural environment.

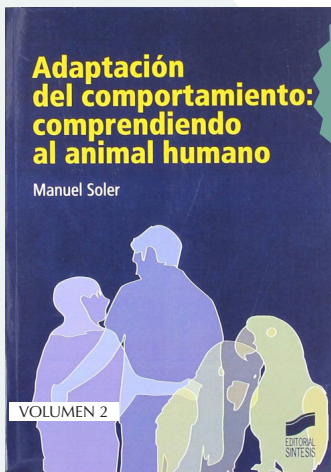
12th Q: And finally, a question especially relevant to our young readers, what advice would you give to the new generations of evolutionary biologists?

The hardest thing to do well in science is to ask the right questions. Go into nature and observe organisms in their environment. Careful observation can lead to interesting questions. It is also essential to read widely, especially the older literature, but think for yourself. The older literature is a wonderful source of ideas and unfinished stories. Finally, follow your heart. There is no substitute for enthusiasm and excitement when doing research.

The hardest thing to do well in science is to ask the right questions. Follow your heart. There is no substitute for enthusiasm and excitement when doing research.

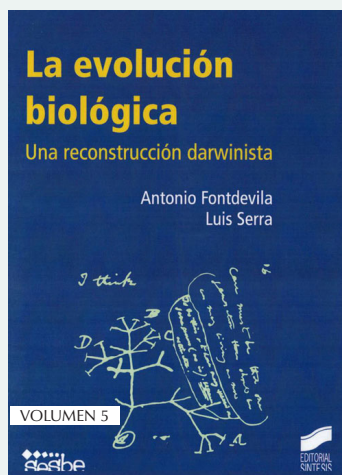
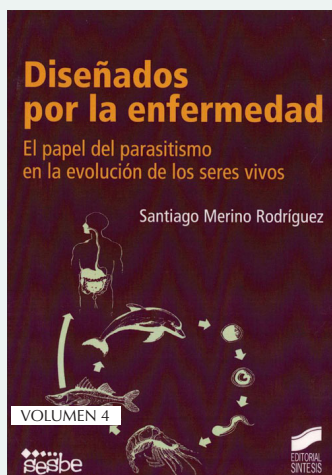
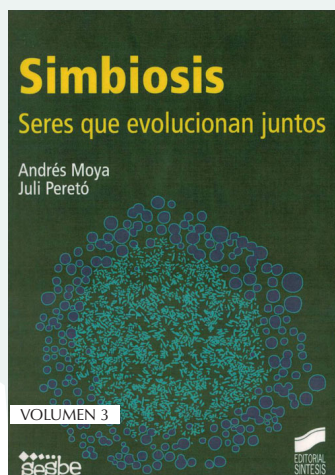
Libros de la colección SESBE

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



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

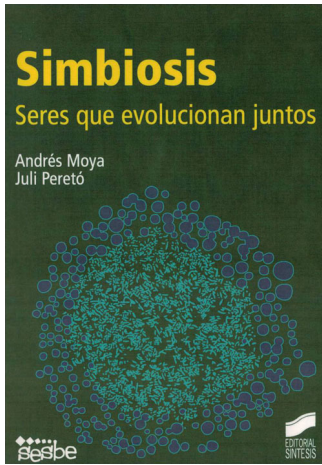


Volumen 2. La aceptación por parte de los etólogos de que el comportamiento, al igual que cualquier otra característica de los seres vivos, es el resultado de la evolución por selección natural supuso la implantación de un enfoque evolutivo que dio lugar al nacimiento de la llamada ecología del comportamiento, 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.](#)

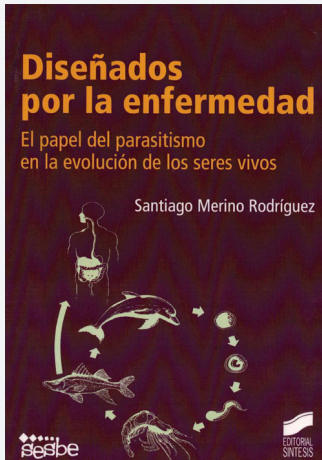
Los socios podrán disfrutar de **importantes descuentos** para la compra de los libros de la colección. [¡Hazte socio aquí!](#)

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 simbiotas nos sirve de inspiración para determinar los requisitos mínimos para la vida celular. Esta es una información muy valiosa para la biología sintética, o el intento de fabricar una célula en un tubo de ensayo, un anhelo con profundas implicaciones científicas y filosóficas. [Ver índice del libro.](#)

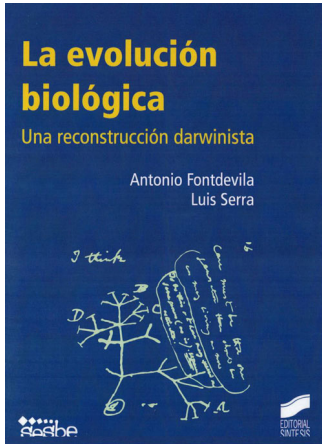
Los socios podrán disfrutar de **importantes descuentos** para la compra de los libros de la colección. [¡Hazte socio aquí!](#)
Volumen 3: 10 euros (40% de descuento) + gastos de envío= 16€
a abonar en la cuenta de la SESBE al hacer la solicitud



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”

Cómo hacerse miembro de la SESBE...

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

1

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

2

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

Número de cuenta: 21007042741300067161

Código IBAN: ES6721007042741300067161

Código BIC (SWIFT): CAIXESBBXXX

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@aimgroup.eu

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

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

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

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

© 2023 SESBE

ISSN 1989-046X

Junta Directiva de la SESBE

Presidente: **Toni Gabaldón**

Vicepresidenta: **Isabel Almuđí**

Secretaría: **Rosalía Piñeiro**

Tesorero: **Borja Milá**

Vocales: **Pau Carazo**

Borja Figueirido

Patricia Álvarez-Campos

Marta Barluenga

Iván Gómez-Mestre

Aida Verdes

Imagen de portada: Diversidad ocular de las distintas especies tratadas en este artículo. **A** *Tripedalia cystophora*.

Crédito: Oakley evolution lab. **B** *Schmidtellus reetae*.

Crédito: Gennadi Baranov. **C** *Cloeon dipterum* (Baetidae).

D *Epiaeschna heros* (Aeshnidae) Crédito: Mike Ostrowski.

E *Cataglyphis viaticus*. Crédito: April Nobile /

© AntWeb.org. **F** *Apis mellifera*. Crédito: John Harrison.

G *Anthaxia fulgurans* (Buprestidae). Crédito: Siga.

H *Dineutus sublineatus*. Crédito: Matthias Lenke.

I *Bombyx mori* (Macroheterocera). Crédito: Zivya.

J *Danaus plexippus* (Papilionoidea). Crédito: Lorie Shaull.

K *Tabanus sudeticus* (Tabanidae). Crédito: Didier

Descouens. **L** *Drosophila melanogaster*.

Rediseño y maquetación: ideasEV | diseño gráfico

Para proponer artículos a *eVOLUCIÓN* enviar una propuesta con título y abstract, así como un breve CV a:

Antonio Fontdevila

(*Universitat Autònoma de Barcelona*)

Ana Riesgo

(*Museo Nacional de Ciencias Naturales*)

email: antonio.fontdevila@uab.es

anariesgogil@mncn.csic.es

Sociedad Española de Biología Evolutiva (SESBE)

Museo Nacional de Ciencias Naturales

Consejo Superior de Investigaciones Científicas

Calle José Gutiérrez Abascal 2

Madrid 28006

Comité Editorial

Antonio Fontdevila (*UAB, Barcelona, editor en jefe*)

Isabel Almuđí (*UB, Barcelona*)

Antonio Diéguez (*UMA, Málaga*)

José B. Diez (*UVIGO, Vigo*)

Amparo Latorre (*UV, Valencia*)

José Martín (*MNCN, Madrid*)

Borja Milá (*MNCN, Madrid*)

Emilio Rolán-Alvarez (*UVIGO, Vigo*)

Ana Riesgo (*MNCN, Madrid*)

Beatriz Navarro (*UG, Granada*)