

# *eVOLUCIÓN*

Boletín de la Sociedad Española de Biología Evolutiva  
*Vól. 16(11) Octubre 2022*



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

# Sumario

Carta del Presidente de la SESBE .....	3
<i>Toni Gabaldón</i>	
Expansión global de <i>Vibrio</i> en un planeta en calentamiento.....	5
<i>Jaime Martínez-Urtaza, Departamento de Genética y Microbiología, Universidad Autónoma de Barcelona</i>	
Radiaciones aviarias y el origen de las especies: diversificación rápida en los juncos de Norteamérica.....	19
<i>Borja Milá, Guillermo Friis, y Javier Sala-García</i> <i>Departamento de Biodiversidad y Biología Evolutiva, Museo Nacional de Ciencias Naturales (MNCN-CSIC)</i>	
Evolución de algunos comportamientos en insectos a la luz del estudio del ámbar .....	32
<i>Enrique Peñalver, Instituto Geológico y Minero de España, Consejo Superior de Investigaciones Científicas</i>	
El papel de ADN móvil en la evolución tumoral .....	45
<i>Sonia Zumalave, Jose M. C. Tubio</i> <i>Centro de Investigación en Medicina Molecular (CiMUS), Universidade de Santiago de Compostela</i>	
An interview with Kostas Kampourakis .....	56
<i>By Juan Gefaell, PhD student at the Department of Biochemistry, Genetics, and Immunology, University of Vigo</i>	
Libros de la colección SESBE .....	62
Cómo hacerse miembro de la SESBE... ..	66

# Carta del Presidente de la SESBE

*Toni Gabaldón*



Espero que disfruteis de este nuevo número de la revista eVOLUCIÓN, donde encontrareis artículos e información de gran interés. No me cansaré de agradecer a todo el comité editorial, con Antoni Fontdevila a la cabeza, su gran esfuerzo por hacer posible dos excelentes números por año, en este nuevo formato que tanta aceptación ha tenido. Como siempre, en esta carta que os dirijo en cada número resaltaré algunas acciones y noticias de interés que conciernen a nuestra sociedad. Este verano tuve el placer de participar en el congreso de la Sociedad Europea de Biología Evolutiva (ESEB) que tuvo lugar en Praga (República Checa). Allí se convocó oficialmente el siguiente congreso de la ESEB, que organizaremos desde la SESBE en Barcelona en los días 18-22 de agosto de 2025. El congreso de la ESEB es uno de los mayores

eventos científicos en nuestro campo, y es un honor poder ser anfitriones y atraerlo a nuestro país, lo que facilitará que muchos de nosotros podamos asistir. Anotadlo en vuestras agendas y no olvidéis que el 2024 tendremos nuestro congreso de la SESBE en Málaga, en breve esperamos poder daros más detalles. Durante el congreso de Praga tuvo lugar un interesante encuentro entre más de 30 sociedades de biología evolutiva, incluyendo la nuestra y otras sociedades internacionales o de ámbito nacional de diferentes países de Europa y de otros lugares del mundo. El objetivo de esta reunión fue poner en común los objetivos y las acciones de cada una de las sociedades. Fue interesante constatar que muchas sociedades compartimos preocupaciones similares, incluyendo la falta de suficiente presencia de conceptos evolutivos en la

educación básica y secundaria, así como la necesidad, y dificultad, de divulgar evolución a todos los niveles. Otras cuestiones discutidas trascienden del campo de la evolución pero nos afectan en gran medida, como el cambio del panorama de publicaciones científicas, la dificultad de obtener financiación (particularmente en etapas tempranas de la carrera investigadora), y las desigualdades a distintos niveles y sobre distintos colectivos. Muchas de las acciones que se hacen a nivel individual por cada una de las sociedades podrían coordinarse y alcanzar un mayor impacto, mientras que otras deben abordarse más específicamente, atendiendo a la realidad de cada país o situación. El encuentro concluyó con la decisión de repetir regularmente esos encuentros (en formato virtual) para aumentar nuestra coordinación y pensar acciones conjuntas, con la idea de tener un mayor impacto en la consecución de nuestros fines de fomentar la investigación y divulgación de la evolución. Por otro lado, la Junta Directiva al completo se reunió de manera presencial en Madrid y tuvimos una reunión muy fructífera. Entre las próximas acciones se encuentra la intención de organizar un curso sobre mentorazgo para asegurar una mentorización de calidad. Me gustaría recordar que el programa de Mentorazgo de la SESBE va dirigido a personas en etapa postdoctoral o dando los primeros pasos como investigador/a independiente. Además de la formación, el programa está dotado de ayudas

económicas en el marco de la actividad de Mentorazgo. Ya hay cinco personas que forman parte como mentorizadas, y si estás en esa etapa te animo a considerarlo. Se discutió también dar pasos en pos de analizar y posicionarse respecto a los cambios que pudieran derivar en la enseñanza de la evolución en secundaria del nuevo decreto estatal derivado de la LOMLOE para la ESO (Real Decreto 217/2022, de 29 de marzo), por el que se establece la ordenación y las enseñanzas mínimas de la Educación Secundaria Obligatoria. Para ello estamos en contacto con expertas en la materia. Como sabes la SESBE ya se posicionó anteriormente en favor de una mayor presencia de conceptos de evolución en la educación. Además de estas acciones, estamos trabajando en otras y estamos abiertos a contemplar vuestras propuestas. Cualquier persona socia puede tomar la iniciativa y hacernos llegar una propuesta, la SESBE podría dar apoyo logístico y económico a actividades organizadas por personas asociadas y en nombre de la SESBE que se alineen con los objetivos de la sociedad. Como siempre, os animo a seguir estos y otros desarrollos de la SESBE en esta revista, en nuestra web y en nuestra cuenta de Twitter, así como a participar en las actividades de la sociedad. Pero sobre todo a sentirnos parte de ella. Si quieres contribuir no dudes en escribirnos.

Toni Gabaldón

*Presidente de la SESBE*

# Expansión global de *Vibrio* en un planeta en calentamiento

Jaime Martínez-Urtaza, Departamento de Genética y Microbiología, Universidad Autónoma de Barcelona, [jaime.martinez.urtaza@uab.cat](mailto:jaime.martinez.urtaza@uab.cat)

## La vida en un planeta en calentamiento

La actividad humana está causando un impacto sin precedentes en el planeta. La combustión del carbón y otros combustibles fósiles han generado una cantidad de gases con efecto invernadero que ha alterado el clima. Desde los trabajos pioneros de Charles David Keeling en 1958 para medir el dióxido de carbono en el Observatorio de Mauna Loa (Hawái), los científicos han ido acumulando un número creciente de evidencias que muestran como la actividad humana ha causado un calentamiento general del planeta a una velocidad no observada con anterioridad, causando cambios en todas las escalas ecológicas. El reciente informe del Panel Intergubernamental del Cambio Climático (IPCC 2022) publicado en 2022 muestra

de forma inequívoca la dimensión e intensidad de estos cambios, cuyos pronósticos no hacen más que empeorar debido a la falta de consenso político y social para implementar medidas que contengan las emisiones de gases de efecto invernadero.

*“Los científicos han ido acumulando un número creciente de evidencias que muestran cómo la actividad humana ha causado un calentamiento general del planeta a una velocidad no observada con anterioridad”*

Los efectos del cambio climático tienen un fuerte componente regional. En líneas generales, el calentamiento es mayor en el hemisferio norte que en el sur, y con un efecto mayor en los ecosistemas marinos que en los terrestres. Esto es principalmente debido a que la mayor parte del calentamiento que se está generando por la actividad humana está siendo incorporado a los océanos, que capturan más del 90% de todo este calor. A nivel oceánico, el cambio climático está afectando globalmente la dinámica de las corrientes marinas, los ciclos biológicos y la distribución del plancton marino, con implicaciones a lo largo de toda la escala trófica y en la distribución de las distintas especies y comunidades que habitan los distintos ecosistemas marinos. A un nivel costero, el aumento de temperatura ha podido apreciarse de forma generalizada con tasas de calentamiento que difieren de una zona a otra, con ciertas regiones mostrando un calentamiento mayor que la media global, lo que las convierte en “zonas calientes” (o “hot spots” en terminología inglesa) de calentamiento. Entre otros, el mar Báltico, el mar Mediterráneo y la región Noreste de Estados Unidos son tres zonas marinas que están calentándose por encima de la media global. Otra manifestación del cambio climático son los eventos de clima extremos, como olas de calor o lluvias torrenciales, ya que afectan intensamente a las zonas costeras que, debido a sus aguas someras, sus

*“A nivel biológico, la alteración del medio generada por el cambio climático está causando una reducción de la viabilidad de muchas especies, con una pérdida de biodiversidad en muchos ecosistemas”*

condiciones de temperatura y salinidad se ven rápidamente alteradas por las condiciones meteorológicas extremas de las zonas adyacentes que absorben el calor o asimilan el agua de lluvia causando una subida de temperatura y bajada de salinidad de forma casi inmediata. Por otra parte, la subida del nivel del mar generado por la descongelación de las masas de hielo en los polos y glaciares está movilizandando grandes cantidades de agua dulce a los océanos con consecuencias para los movimientos de masas de agua a través de las corrientes, así como generando una subida del nivel de agua de mar que está causando la inundación de zonas costeras a nivel global con la consiguiente destrucción de infraestructuras y consecuencias para los asentamientos humanos.

A nivel biológico, la alteración del medio generada por el cambio climático está

causando una reducción de la viabilidad de muchas especies, con una pérdida de biodiversidad en muchos ecosistemas. Varios estudios predicen la extinción masiva de especies en un futuro cercano como consecuencia de los cambios en el clima y la incapacidad de muchos organismos a adaptarse a estas nuevas condiciones (Bradshaw y Holzapfel 2006). La magnitud de estos cambios va a estar estrechamente ligada a factores complejos e interconectados, como la tolerancia fisiológica a temperaturas más altas, alteraciones en la disponibilidad de alimentos, o la supervivencia en un nuevo contexto ecológico que introducirá cambios en las interacciones entre especies. Se ha podido observar que la pérdida de *fitness* -o eficacia biológica- (medida como una reducción en la tasa de supervivencia o de reproducción) puede ser aminorada cuando las especies responden adaptativamente a estos cambios para mantener un equilibrio entre fenotipo y medio ambiente. Estos cambios adaptativos de los fenotipos, o respuestas adaptativas al cambio climático, pueden estar basados en la existencia de una plasticidad fenotípica o en microevolu-

ción, o una combinación de ambas, y una respuesta adaptativa deficiente va a generar un peligro para la persistencia de la especie.

### **Vibrio como organismo modelo para el estudio del cambio climático**

Existen numerosas pruebas que asocian el cambio climático con la extinción de un número creciente de especies. Sin embargo, este nuevo contexto ambiental no siempre tiene que ser perjudicial y puede causar la expansión de organismos que se ven favorecidos por estas nuevas condiciones. Determinados insectos, como los mosquitos, están siendo favorecidos por esta nueva situación climática con mayores temperaturas y alta humedad que facilita su expansión hacia los polos, y ocupando nuevos nichos ecológicos a alta latitud que hasta recientemente no eran idóneos para estos organismos. Con los mosquitos, también se están extendiendo ciertas enfermedades que son transmitidas por estos organismos, como el dengue, lo que ha afectado a nuevas zonas que estaban libres de esta enfermedad.

*“Unas bacterias tropicales del género Vibrio se están convirtiendo en una especie de barómetro indicador del cambio climático”*

Entre todos los ejemplos de especies bajo la influencia del cambio climático, cabe resaltar que unas bacterias tropicales del género *Vibrio* se están convirtiendo en una especie de barómetro indicador del cambio climático (Baker-Austin et al. 2018). El género *Vibrio* incluye los patógenos de origen marino más dañinos

para el hombre (Figura 1). *Vibrio cholerae*, bacteria causante del cólera, es uno de los organismos más conocidos y estudiados del mundo que ha causado diversas pandemias a lo largo de la historia de la humanidad y que todavía causa miles de infecciones anualmente con epidemias que emergen en distintas zonas geográficas como parte de la expansión pandémica actual de esta enfermedad (Colwell 1996). Esta bacteria está entre los primeros patógenos que fueron identificados como causantes de una enfermedad por Filippo Pacini en 1854, así como en ser cultivadas en el laboratorio gracias al trabajo de

Robert Koch en 1883. El interés por este organismo captó también la atención de los taxónomos que lo incluyeron en el primer árbol de la vida publicado en 1866 por Ernst Haeckel en su libro “Generelle Morphologie der Organismen” (Morfología general de los organismos) (Haeckel 1866). En tiempos más modernos, *V. cholerae* estuvo entre los primeros genomas secuenciados (Heidelberg et al. 2000), lo que permitió avanzar en el conocimiento de las bases genéticas y evolutivas de estas bacterias en su adaptación al medio y como causa de infecciones. En particular, la presencia de dos cromosomas en esta

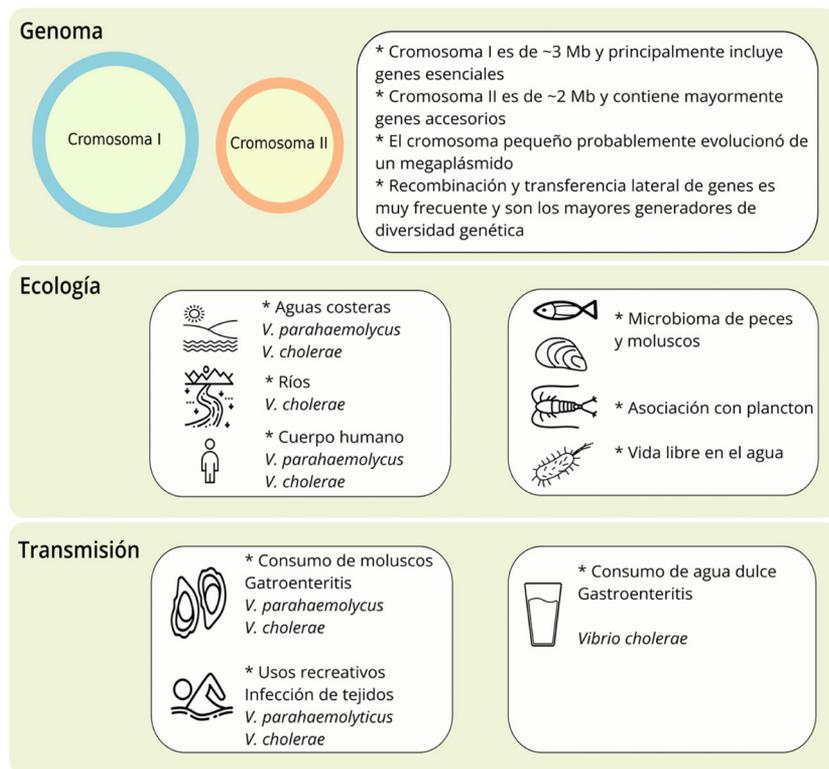


Figura 1. Características del genoma, ecología y transmisión de infecciones de las dos especies patógenas más importantes del género *Vibrio*: *V. cholerae* y *V. parahaemolyticus*

bacteria ha suscitado un amplio debate científico sobre los beneficios de esta organización genómica y el origen del cromosoma pequeño a partir de la conversión de un megaplásmido en su elemento constitutivo permanente.

En los años 50 del siglo pasado, se describió en Japón una nueva especie patógena humana del género *Vibrio*, *V. parahaemolyticus*, que se ha convertido en la principal causante de diarreas asociadas al consumo de productos marinos a nivel mundial. Entre las características que comparte *V. parahaemolyticus* con *V. cholerae*, cabe destacar su tasa de crecimiento, una de las mayores entre todas las bacterias, que se ha mostrado esencial para explicar su gran éxito adaptativo y su relevancia como agente patógeno, ya que permite que sus poblaciones se dupliquen en cuestión de pocos minutos en condiciones de temperatura favorables, como las generadas por el cambio climático. Esta particularidad hace que las poblaciones aumenten de forma rápida y exponencialmente en respuesta a condiciones favorables. Por otra parte, existen diferencias entre las dos especies en lo referente a sus preferencias ecológicas que van a marcar la dimensión de su impacto epidemiológico (Figura 1). *V. cholerae* tiene una afinidad por aguas poco saladas y está presente en aguas dulces, lo que facilita la infección a través del consumo de agua y una rápida transmisión de persona a per-

sona. En contraste, *V. parahaemolyticus* es un halófilo estricto y necesita sal para su crecimiento, lo que restringe su distribución y preferencia ecológica a zonas marinas costeras de moderada salinidad (por debajo de 30 ppm) y solo puede causar infecciones mediante la exposición ambiental a productos marinos (Baker-Austin et al. 2018).

### Expansión global de *Vibrio parahaemolyticus*

Las preferencias ecológicas de *V. parahaemolyticus* por aguas cálidas de moderada salinidad convierte a este organismo en un modelo perfecto para estudiar los efectos del cambio climático. El calentamiento de la franja costera a consecuencia del cambio climático, unido a las bajadas frecuentes de salinidad como consecuencia de la acción de las lluvias

*“Estudios llevados a cabo durante las últimas décadas han podido demostrar que las zonas costeras con condiciones favorables para Vibrio han experimentado una expansión imparable durante los últimos 30 años”*

torrenciales, promueve que las condiciones ambientales en las costas sean cada vez más idóneas para estos organismos, con dos efectos evidentes: la amplificación de su estacionalidad (presencia durante periodos más largos del año), y la extensión de su área de distribución hacia altas latitudes (Trinanes y Martínez-Urtaza 2021). Estudios llevados a cabo durante las últimas décadas han podido demostrar que las zonas costeras con condiciones

favorables para *Vibrio* han experimentado una expansión imparable durante los últimos 30 años (Figura 2). Desde sus zonas endémicas tropicales, estas bacterias se han expandido de forma que actualmente han alcanzado áreas cercanas al Círculo Polar Ártico. Globalmente, se estima que el número de días con condiciones favorables para la presencia de *Vibrio* han incrementado desde los años 80 alrededor de un 10%.

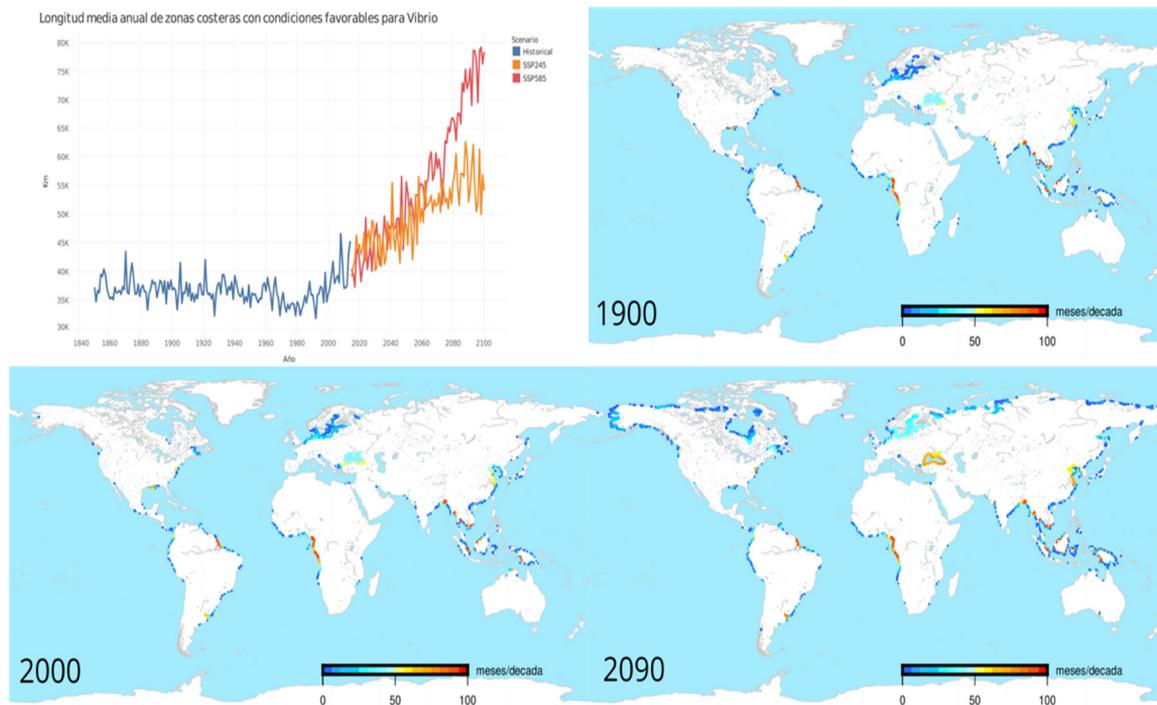


Figura 2. Cambios en la extensión (en miles de Km) de las zonas con condiciones favorables para *Vibrio* en el planeta desde la época pre-industrial (1840), y distribución de estas áreas en 1900, 2000 y proyecciones para el 2090 en base a los escenarios de calentamiento establecidos. Figura adaptada de Trinanes y Martínez-Urtaza (2021).

Todos los avances en el conocimiento de la ecología de *Vibrio* han podido ser aplicados a la construcción de modelos ecológicos predictivos que han permitido desarrollar sistemas remotos de identificación de áreas con condiciones ecológicas favorables para estos organismos basados en datos ambientales obtenidos por satélites. La utilización de bases de datos ambientales de última generación, que se extienden desde la época pre-industrial (1850), conjuntamente con la aplicación de modelos climáticos avanzados, ha permitido reconstruir el pasado, conocer el presente y predecir el futuro de las condiciones ambientales favorables para *Vibrio* en el planeta (Trinanes y Martínez-Urtaza 2021). En base a estos estudios, ha sido posible establecer que en las zonas costeras se mantuvieron relativamente estables hasta 1980, incrementándose rápidamente las áreas con condiciones favorables para *Vibrio* desde esa fecha en paralelo al ritmo del calentamiento global con una expansión hacia los polos, mayormente en el hemisferio norte. Los periodos favorables para la presencia de bacterias se han estado ampliando a una tasa de un mes cada 30 años y la distribución de *Vibrio* está alcanzando nuevas zonas que eran consideradas adversas para la presencia de estos organismos hasta hace muy pocos años. Al ritmo de calentamiento actual, se espera que su distribución se vaya a extender alrededor de 38.000 Km hasta el año 2100.

## El reto de la genética de poblaciones en microorganismos

Mientras los estudios ecológicos han mostrado una clara amplificación de las condiciones favorables para *V. parahemolyticus* bajo la acción del cambio climático, nuestro conocimiento sobre el éxito de este organismo en su respuesta al cambio climático, a nivel poblacional y evolutivo, es todavía muy limitado. Por ejemplo, sería necesario determinar si la colonización de nuevas áreas está teniendo algún impacto en el tamaño efectivo de su población, entendido de forma sencilla como el número de individuos en una población que contribuye a las generaciones siguientes (ver referencia Caballero 2022 para mayor detalles sobre este concepto), o esta expansión es simplemente el resultado de la dispersión de ciertas variantes genéticas exitosas a nivel adaptativo y su éxito para colonizar nuevas áreas, aumentando únicamente el tamaño de sus censos poblacionales (número total de individuos) pero sin efecto sobre el tamaño efectivo de su población. Otro aspecto esencial sería conocer si ha existido algún cambio reciente en el planeta ligado a la actividad humana o causado por un evento de origen natural que haya facilitado la dispersión reciente de *Vibrio* a través de los océanos, con los consiguientes efectos a nivel demográfico y evolutivo.

Para poder evaluar estas hipótesis, es imprescindible conocer las oscilaciones demográficas y su estudio dentro de un contexto teórico de genética de poblaciones. Pero ésta no es una tarea simple, ya que, aunque las bacterias se han considerado tradicionalmente como organismos sencillos, su dinámica y estructura poblacional se ha revelado muy compleja (Hanage 2016). El acceso a la información obtenida de los genomas bacterianos puso de relieve un aspecto fundamental en estas poblaciones: la recombinación, en el sentido de la adquisición de material genético de una dotación genética y su inserción en otra. Una característica esencial de los organismos procariontes es la “fluidez” de sus genomas como consecuencia de la transmisión horizontal de genes o recombinación no homóloga (Hanage 2016), que constituye un motor primordial de innovación genética y que genera una alta variabilidad del contenido génico de los genomas dentro de una misma especie. Los análisis genómicos de poblaciones bacterianas han permitido comprobar que la transferencia de genes no estaba restringida a ciertos saltos evolutivos poco frecuentes, sino que era un mecanismo generalizado en la evolución microbiana,

*“Una característica esencial de los organismos procariontes es la “fluidez” de sus genomas como consecuencia de la transmisión horizontal de genes o recombinación no homóloga”*

y que estos procesos no solo están asociados con procesos de innovación genética ventajosa de adaptación a nuevos nichos, sino que también pueden introducir efectos deletéreos en las poblaciones. Por otra parte, esta fluidez y la alta diversidad de los genomas bacterianos también suponen una dificultad añadida para su comparación y análisis, ya que pueden generar que la parte del genoma compartido por todos los miembros de una especie -core genome- sea muy baja en muchos casos, dificultando la reconstrucción de su historia filogenética. En cuanto a las estimaciones del tamaño efectivo de la población en bacterias, este ha sido un aspecto particularmente complejo y enigmático, ya que mientras estos organismos alcanzan grandes censos de tamaño poblacional, las estimaciones de sus tamaños efectivos de población son normalmente varios órdenes de magnitud más bajos, sugiriendo la existencia de frecuentes fluctuaciones demográficas y otros mecanismos que pueden contribuir a la pérdida de buena parte de su diversidad genética (Bobay y Ochman 2018).

Trabajos pioneros -como los de Smith y colaboradores (Smith et al. 1993) y Tibay-

renc y (Tibayrenc et al. 1990), colaboradores intentaron proporcionar un contexto conceptual para el estudio de la genética de poblaciones en microorganismos. En estos trabajos se analizaban distintas especies para estudiar su organización a nivel poblacional en función de su diversidad genética e identificar los mecanismos básicos para mantener su diversidad y estructura poblacional a través de las generaciones. Las poblaciones procariontas se movían entre dos modelos extremos: clonalidad y panmixia. En el primer caso, las poblaciones evolucionan fundamentalmente por mutaciones aleatorias durante la replicación del ADN, manteniendo a niveles casi inexistentes la tasa de transferencia horizontal y la recombinación homóloga. En el otro extremo tendríamos a las poblaciones panmíticas que mostrarían una alta tasa de transmisión horizontal de genes y de recombinación, lo que erosionaría su estructura poblacional. Las distintas poblaciones bacterianas mostrarían una estructura poblacional entre estos dos extremos, con distinto grado de *clonalidad* en base al nivel en el que la recombinación había contribuido a la historia de la población. Entre los dos extremos, existiría una situación definida como “estructura poblacional epidémica”, frecuente entre organismos patógenos, que se caracteriza por tener un gran número de variantes genéticas poco frecuentes y no relacionadas entre sí que recombinan con una frecuencia muy alta que suele erosionar la señal filogenética;

superpuesta sobre esta base de poblaciones altamente recombinogénicas, se eleva un número pequeño de genotipos que forman complejos clonales que típicamente surgen de un único genotipo ancestral altamente adaptativo y cuyas poblaciones se expanden rápidamente.

### **Dinámica poblacional y evolutiva de *Vibrio parahaemolyticus* en un planeta en calentamiento**

A pesar de los retos que supone el estudio de las poblaciones bacterianas, existe una serie de aspectos que reconcilian los genomas procariontas y los genes que los constituyen con las previsiones derivadas del marco teórico de la genética de poblaciones. Al menos, existe una serie de factores que están altamente correlacionados: el estilo de vida del organismo está asociado con el tamaño del pangenoma, siendo mayor en organismos de vida libre que presentan un mayor tamaño efectivo de población y que a su vez se correlaciona positivamente con la eficacia de la selección natural. Estas características son observables en las poblaciones de *Vibrio* que se caracterizan por tener una alta diversidad genética, un genoma altamente variable rico en genes accesorios, con una de las tasas de recombinación más altas entre todas las bacterias, y con poblaciones poco estructuradas como consecuencia de su dinámica evolutiva. En el caso de las espe-

cies patógenas, como *V. parahaemolyticus*, entre todas estas poblaciones altamente recombinantes emergen un número pequeño de genotipos altamente exitosos que causan la mayoría de las infecciones, alineando su población casi a un modelo perfecto de estructura poblacional epidémica (Figura 3). En cuanto al tamaño efectivo de población, en el caso específico de *V. parahaemolyticus*, este organismo tiene un tamaño efectivo de población superior a  $10^8$ , de los mayores entre todas las bacterias, y se ha comprobado que sus pobla-

ciones se aproximan a un estado de equilibrio de ligamiento (ausencia de patrones de asociación entre sitios variantes en un genoma) en la mayoría de los loci distanciados más de 3 kb en el genoma (Cui et al. 2020). *V. parahaemolyticus*, junto con *Helicobacter pylori*, son las únicas especies con una estructura poblacional que se aproximan a un estado de panmixia.

Esta gran diversidad genética y amplio repertorio de genes observable en *Vibrio* viene en parte definido por su complejo

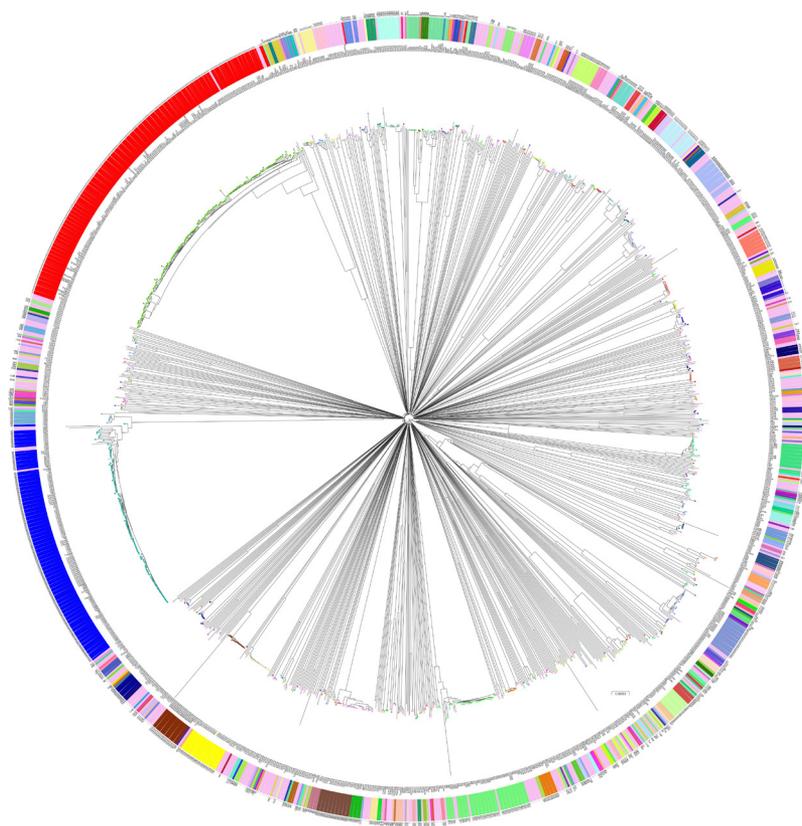


Figura 3. Filogenia global de *Vibrio parahaemolyticus* basada en el análisis de 1300 genomas representativos de los distintos continentes del planeta. Se puede observar la organización típica de una estructura poblacional epidémica caracterizada por unas poblaciones poco estructuradas con numerosos genotipos no relacionados entre si y la existencia de unos pocos complejos clonales altamente exitosos que están actualmente causando expansiones epidémicas globales (en azul el CC36 y en rojo el CC3). Los colores representan los distintos genotipos (sequence type, ST).

estilo de vida. Su presencia en hábitats con condiciones muy diferentes (agua de mar, parte del microbioma de especies de plancton y de peces, en el cuerpo humano como patógeno) requiere un repertorio genético muy amplio y variado para poder adaptarse de manera eficaz a estos distintos ambientes y poder sobrevivir bajo las condiciones tan variables que prevalecen en el medio marino o en el cuerpo humano. Por otra parte, entre todas estas poblaciones altamente recombinantes de *V. parahaemolyticus* emergen un número pequeño de genotipos o complejos clonales altamente exitosos que causan la mayoría de las infecciones, alineando su población casi a un modelo perfecto de estructura poblacional epidémica.

En la última década, la disponibilidad de genomas completos de *V. parahaemolyticus* de todo el mundo ha permitido introducir un nivel de resolución sin precedentes al estudio de la dinámica poblacional y evolutiva de esta especie. Estos estudios han permitido determinar los cambios demográficos y los procesos evolutivos que han gobernado su proceso de adaptación a las condiciones ambientales impuestas por el cambio climático en las últimas décadas (Yang et al. 2019). Mediante el análisis de 1103 genomas de esta bacteria, se ha podido establecer que los patrones de diversidad en sus poblaciones han sido consistentes con el hecho de haber surgido por divergencia progresiva a través de deriva

*“Estos estudios han permitido determinar los cambios demográficos y los procesos evolutivos que han gobernado su proceso de adaptación a las condiciones ambientales impuestas por el cambio climático en las últimas décadas”*

genética durante aislamiento geográfico a lo largo de su historia evolutiva. Sin embargo, esta situación ha sido alterada recientemente y las barreras genéticas que mantenían el aislamiento han sido erosionadas, lo que ha facultado dispersiones transoceánicas y transcontinentales de estas poblaciones. Esta expansión geográfica y migraciones a través de largas distancias ha contribuido a la introducción de nuevas poblaciones en áreas remotas, lo que ha favorecido el intercambio genético y la aparición de solapamiento entre distintas poblaciones, consolidando un cambio en el patrón de distribución de esta especie. El análisis de árboles de divergencia calibrados por tiempo ha permitido poner fecha a este proceso, mostrando que los procesos de mezcla genética entre las distintas poblaciones han tenido lugar en las últimas décadas.

Estos resultados sugieren que la actividad humana o cambios ecológicos de gran magnitud ocurridos recientemente han sido los responsables del cambio de patrón de distribución de *V. parahae-molyticus*. Claramente ciertas actividades humanas como el transporte marítimo, el mercado global de productos acuícolas, o el aumento de los flujos migratorios entre continentes pueden haber contribuido total o parcialmente a los cambios observados en estas poblaciones. Todas estas actividades se han intensificado durante las últimas décadas y han originado un flujo de masas de aguas o de organismos vivos entre continentes. Pero tampoco se pueden descartar otras causas de origen natural, como cambios en patrones de distribución del plancton o en las corrientes oceánicas generados por el cambio climático, que hayan podido facilitar migraciones a largas distancias. A fecha de hoy, gana peso la hipótesis de que estos procesos complejos e interconectados a escala global puedan haber influido en el cambio en la distribución de las poblaciones de *Vibrio* dada la naturaleza planctónica de estas bacterias y su conexión con las migraciones de otros organismos marinos.

### Futuras líneas de investigación

Después de casi dos siglos desde el descubrimiento de *Vibrio*, estos organis-

mos todavía conservan muchos enigmas que necesitarán la contribución de futuras generaciones de científicos para que puedan ser desvelados. En la actualidad, se está trabajando en varios proyectos con el objetivo de alcanzar mayor resolución en los análisis poblacionales que ayuden a resolver las incógnitas existentes sobre las causas de la expansión de poblaciones de *Vibrio*. Dos aspectos van a ser esenciales en estas nuevas iniciativas: mejorar la representatividad de la colección de genomas incluyendo muestras de todos los continentes y el desarrollo de nuevas herramientas para el análisis de poblaciones bacterianas que permitirán obtener estimaciones más robustas de parámetros básicos de genética de poblaciones.

*“La gran incógnita en todo este proceso reside en conocer el papel que los océanos pueden estar jugando en la dispersión de Vibrio a nivel planetario”*

Pero posiblemente la gran incógnita en todo este proceso reside en conocer el papel que los océanos pueden estar jugando en la dispersión de *Vibrio* a nivel planetario. La investigación de la presencia de *Vibrio* en aguas oceánicas había estado muy restringida debido a la dificultad para obtener muestras biológicas a través

de las enormes dimensiones de los océanos. Proyectos como el Tara Oceans expedition (<https://fondationtaraocean.org/en/home/>) han supuesto una revolución en el estudio de los ecosistemas oceánicos y han aportado una nueva visión sobre la organización biológica y la composición de las comunidades de organismos en los

océanos. El análisis del material genético de estas muestras de los océanos va a ser clave para determinar si existe la posibilidad de que se produzca una dispersión transoceánica de las poblaciones de *Vibrio* y poder establecer la existencia de corredores biológicos transoceánicos similares a los que existen para otros organismos.

## Referencias

- Baker-Austin C., Oliver J.D., Alamo M., Ali A., Waldor, M.K., Qadri, F, y Martinez-Urtaza J. 2018. *Vibrio* spp. infections. *Nature Reviews Disease Primers*, 4: 1–19 .
- Bobay, L.M. y Ochman, H. 2018. Factors driving effective population size and pan-genome evolution in bacteria. *BMC Evol Biol* 18: 153.
- Bradshaw, W. y Holzapfel, C. 2006. Evolutionary Response to Rapid Climate Change. *Science*, 312: 1477-1478.
- Caballero, A. 2022. Consanguinidad, censo efectivo de población y variación funcional en la era genómica. eVOLUCIÓN, Boletín de la SESBE, 16: 24-35.
- Colwell, R.R. 1996. Global climate and infectious disease: the cholera paradigm. *Science*, 274: 2025-2031.
- Cui Y, Yang C, Qiu H, Wang H, Yang R y Falush D. 2020. The landscape of coadaptation in *Vibrio parahaemolyticus*. *Elife*, 9: e54136.
- Haeckel, E. 1866. *Generelle Morphologie Der Organismen*. 2. 10.1515/9783110848281.
- Hanage, W.P. 2016. Not So Simple After All: Bacteria, Their Population Genetics, and Recombination. *Cold Spring Harb Perspect Biol.*, 8: a018069.
- Heidelberg, J.F., Eisen, J.A., Nelson, W.C., Clayton, R.A., Gwinn, M.L., et al. 2000. DNA sequence of both chromosomes of the cholera pathogen *Vibrio cholerae*. *Nature*, 406: 477-83.
- IPCC, 2022: *Climate Change 2022: Impacts, Adaptation, and Vulnerability*. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, M. Tignor, E.S. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, M. Craig, S. Langsdorf, S. Löschke, V. Möller, A. Okem, B. Rama (eds.)]. Cambridge University Press. Cambridge, UK and New York, NY, USA, 3056 pp.

- Smith, J.M., Smith, N.H., O'Rourke, M. y Spratt, B.G. 1993. How clonal are bacteria? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 90: 4384-8.
- Tibayrenc, M., Kjellberg, F. y Ayala, F.J. 1990. A clonal theory of parasitic protozoa: the population structures of *Entamoeba*, *Giardia*, *Leishmania*, *Naegleria*, *Plasmodium*, *Trichomonas*, and *Trypanosoma* and their medical and taxonomical consequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 87:2414-2418.
- Trinanes, J. y Martínez-Urtaza, J. 2021. Future scenarios of risk of *Vibrio* infections in a warming planet: a global mapping study. *The Lancet Planetary Health*, 7: e426-e435.
- Yang, C., Pei, X., Wu, Y., Yan, L., Yan, Y., Song, Y., Coyle, N.M., Martínez-Urtaza, J., Quince, C., Hu, Q., Jiang, M., Feil, E., Yang, D., Song, Y., Zhou, D., Yang, R., Falush, D. y Cui, Y. 2019. Recent mixing of *Vibrio parahaemolyticus* populations. *ISME Journal* 13: 2578-2588.

# Radiaciones aviarias y el origen de las especies: diversificación rápida en los juncos de Norteamérica

Borja Milá, Guillermo Friis, y Javier Sala-García  
Departamento de Biodiversidad y Biología Evolutiva, Museo Nacional de Ciencias Naturales (MNCN-CSIC), Madrid, [b.mila@csic.es](mailto:b.mila@csic.es)

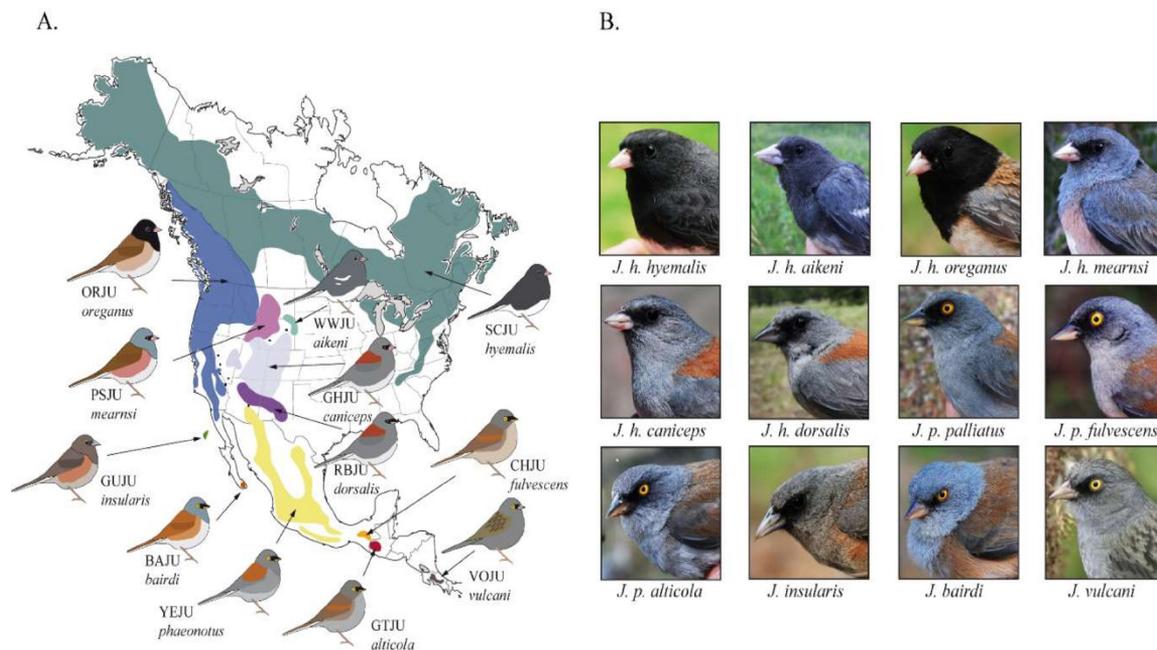
La biodiversidad que nos rodea es el producto de millones de eventos de especiación, en cada uno de los cuales dos nuevas especies se formaron a partir de un ancestro común. Este proceso, al que en su momento Charles Darwin, citando al filósofo Joseph Herschel, se refirió como el “misterio de los misterios”, constituye aún hoy un tema central de estudio en la biología evolutiva moderna. Aunque gracias a los avances en genética y genómica de las últimas décadas ya no se puede considerar un misterio, los mecanismos evolutivos que dan lugar a nuevas especies siguen encerrando no pocos secretos que nos siguen fascinando a muchos.

Aunque existen distintos conceptos de lo que constituye una especie biológica,

prevalece en la actualidad un cierto consenso que define especies como linajes evolutivos independientes y aislados reproductivamente, de manera que los cruces entre sus individuos no den lugar a descendencia fértil y causen una interrupción del flujo génico entre ellos. Estos linajes suelen presentar fenotipos diferenciados debido a las presiones selectivas impuestas por adaptación local mediada por selección natural, o por la evolución de caracteres ornamentales de señalización mediados por selección sexual. Por tanto, entender el proceso evolutivo de la especiación requiere abordarlo desde distintos marcos teóricos, a fin de entender la interacción de los factores históricos (demografía), neutros (aislamiento y deriva génica), y selectivos

(selección natural y selección sexual) que interactúan para diferenciar unas poblaciones de otras y dar lugar a nuevos linajes evolutivos.

Para detectar estos factores y su importancia relativa en el proceso de especiación, resulta particularmente útil estudiar radiaciones recientes, donde nuevos linajes se han creado en un periodo de tiempo suficientemente corto como para que las



**Figura 1.** Diversidad fenotípica en el género *Junco* de Norteamérica. A. Mapa de distribución de las especies y principales subespecies. Las áreas coloreadas corresponden a la distribución de cría. Los puntos negros corresponden a localidades con poblaciones híbridas. B. Fotografías de las especies del género *Junco*, y de las principales subespecies del junco de ojos oscuros (*Junco hyemalis*) y del junco ojilumbre (*Junco phaeonotus*).

Foto del *Junco vulcani*: Boris Nikolov,

[www.fotobiota.com](http://www.fotobiota.com)

Resto de fotos: Borja Milá.

señales que dejan los eventos demográficos (cuellos de botella, expansiones) y la selección (picos de divergencia, frecuencias alélicas en loci de valor adaptativo) sean todavía detectables con los métodos a nuestro alcance. Por eso, un modelo excelente para estudiar procesos de especiación son los gorriones del género *Junco* de Centro y Norteamérica, pertenecientes a la familia Passerellidae. El género está compuesto por cinco especies: *Junco vulcani* en Costa Rica, *Junco insularis* en

Isla Guadalupe, *Junco bairdi* en Baja California, *Junco phaeonotus* en las montañas de México y Guatemala, y *Junco hyemalis* en EEUU y Canadá. Esta última especie, el junco de ojos oscuros, tiene particular interés pues contiene una enorme variabilidad

fenotípica geográficamente estructurada a lo largo y ancho del continente norteamericano: los individuos del grupo *J. h. caniceps* del suroeste son grises con dorso rojo, los del grupo *J. h. oreganus* tienen el dorso marrón y capucha negra, mientras que los del grupo *J. h. hyemalis* son de un gris pizarra uniforme (Figura 1). Diferencias de este porte suelen corresponder a especies distintas en la mayoría de géneros aviares, y sin embargo, cuando estos grupos entran en contacto en los límites

de sus distribuciones, se aparean sin problema aparente y sus cruces dan lugar a descendencia fértil (razón por la que a día de hoy estos grupos se consideran subespecies en lugar de especies). Esta ausencia de aislamiento reproductivo a pesar de la obvia diferenciación fenotípica ha desconcertado a los ornitólogos durante siglos, y no ha sido hasta principios de éste, con nuevas herramientas genómicas a nuestra disposición, que hemos podido empezar a resolver el misterio.

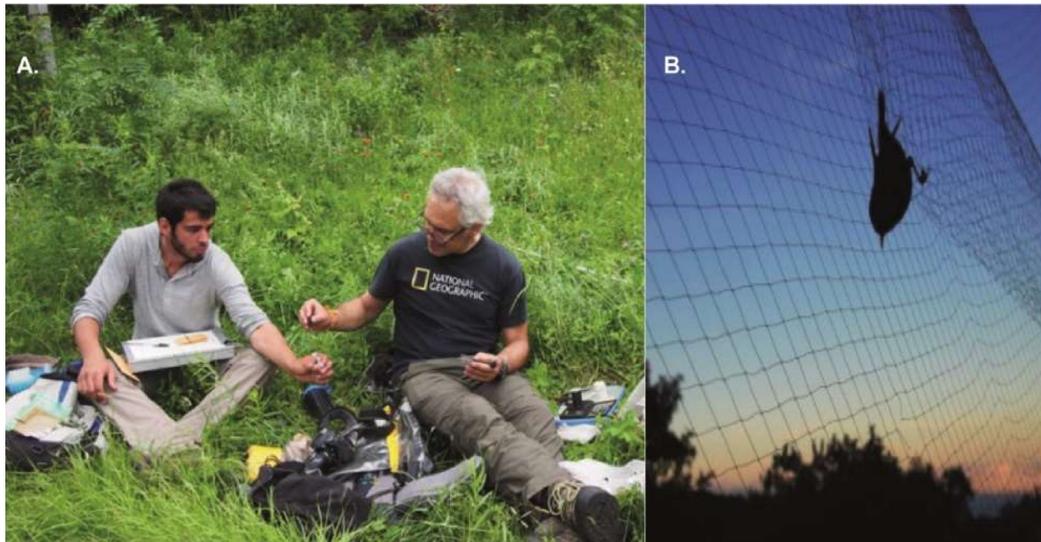
*“El junco de ojos oscuros, tiene particular interés, pues contiene una enorme variabilidad fenotípica geográficamente estructurada a lo largo y ancho del continente norteamericano”*

El primer paso para entender la evolución del grupo era obtener datos genéticos que nos permitieran generar un árbol filogenético a fin de entender las relaciones entre las distintas especies y subespecies de juncos. Para que la

filogenia fuese informativa y reflejara de forma fehaciente la historia del grupo, era importante contar con un muestreo taxonómico y geográfico completo. Tras varios años de muestreos y expediciones a varias localidades remotas, obtuvimos muestras genéticas de todas las especies y subespecies principales de junco, desde Costa Rica hasta Canadá, pasando por Guatemala, varios estados de México, isla Guadalupe, las Sierras de La Laguna y San Pedro Mártir en Baja California, las “sky islands” de

los desiertos de Arizona y Nuevo México (cordilleras boscosas aisladas por un mar de desierto), las Montañas Rocosas de Utah y Colorado, los bosques de coníferas de California y Oregón y los bosques caducifolios de Maine, New Hampshire y Virginia. Durante estas campañas utilizamos redes ornitológicas para capturar las aves, valiéndonos de reclamos para atraer los machos territoriales a la red. Una vez capturados, recogimos información sobre la edad, patrón de muda, medidas morfométricas, muestras de sangre y plumas y fotografías (Figura 2). Tras anillar cada individuo con una anilla de aluminio numerada los liberamos en el lugar de captura pocos minutos más tarde.

Ya en el laboratorio molecular, y una vez extraído el ADN de los cientos de muestras de juncos, generamos secuencias de genes del genoma mitocondrial, marcadores haploides y maternolineales muy útiles para inferir historias evolutivas, y construimos la primera hipótesis filogenética (Figura 3). Además, mediante calibrado del árbol con un “reloj molecular” (una técnica de calibrado basada en regiones del genoma que mutan a un ritmo conocido y uniforme a lo largo del tiempo), estimamos tiempos de divergencia entre distintos linajes de juncos y a fin de asociarlos con eventos climáticos o geológicos del pasado. Al analizar los primeros datos genéticos



**Figura 2.** Trabajo de campo. A. Obtención de muestras genéticas y datos fenotípicos de poblaciones de juncos en los bosques de New Hampshire, EEUU. De izquierda a derecha, Guillermo Friis y Borja Milá. B. Captura de un individuo mediante redes de niebla.

la sorpresa fue mayúscula. Los juncos de ojo oscuro de EEUU tenían un origen muy reciente, de menos de 10.000 años, y eran genéticamente idénticos a los ojilumbre de México, indicando que su separación fue muy reciente. El análisis de su historia demográfica, basado en patrones de frecuencias haplotípicas, revelan una clara reducción de la diversidad genética con la latitud y otras

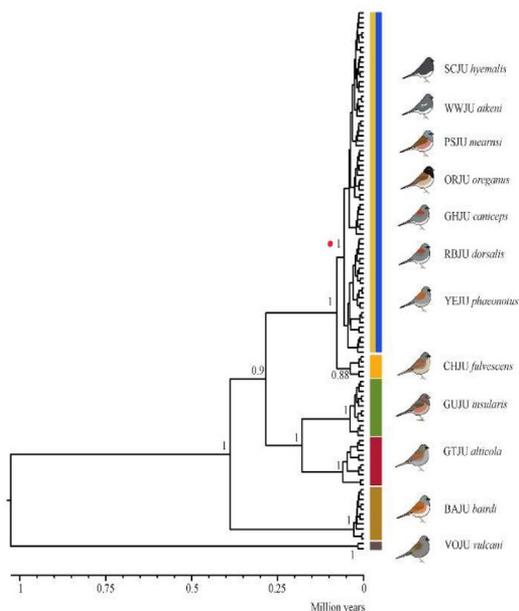
evidencias que indican una rápida expansión poblacional, lo cual concuerda con lo que sabemos sobre los ciclos climáticos del Pleistoceno. El último máximo glacial cubrió gran parte del Holártico con amplias capas de hielo y tuvo lugar hace 18.000 años, y desde entonces, a medida que se retiraron los glaciares, multitud de especies de plantas y animales recolonizaron Nor-

*“El junco ojilumbre se diversificó dando lugar a distintas formas del junco de ojos oscuros que evolucionaron en tiempo récord”*

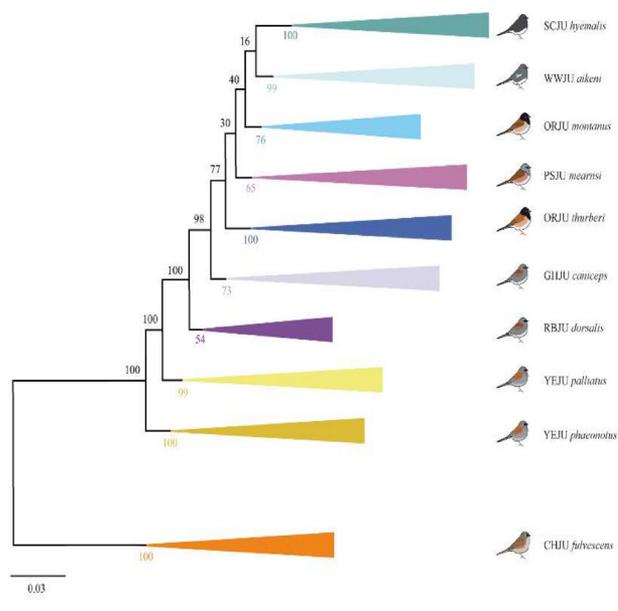
teamérica y Eurasia en pocos miles de años. Nuestros datos genéticos indican que el junco ojilumbre de México fue una de esas especies, y durante esa expansión postglacial se diversificó dando lugar a distintas formas de junco de ojos oscuros con plumajes de colores diversos que evolucionaron en tiempo récord desde México hasta Canadá (Milá et al. 2007). Con estos análisis iniciales, que luego confirmamos con datos de todo el genoma (Friis et al. 2016), inferimos la

principal causa del misterio: las distintas formas de los juncos de ojo oscuro se han formado en tan solo 10.000 años, un periodo de tiempo muy corto en términos evolutivos. Estudios sobre otras aves de Norteamérica habían mostrado expansiones postglaciales similares, pero no habían dado lugar a cambios fenotípicos apreciables. ¿Por qué los juncos se habían diversificado de esta forma, y cuáles eran los factores neutros y selectivos involucrados?

A.



B.



**Figura 3.** Historia evolutiva de la radiación de los juncos de Norteamérica. A. Filogenia bayesiana basada en datos del genoma mitocondrial (Región Control y genes ND2, COI and ATPasa 8&6) y el intrón FGB-15. El nodo marcado con un asterisco rojo corresponde a 16.132 años antes del presente. B. Filogenia reconstruida con el método de Máxima Verosimilitud basada en 26.393 loci de nucleótido simple (SNP) repartidos por todo el genoma, y que reconstruye la expansión hacia el norte de la radiación de los juncos de ojo oscuro a partir del junco ojilumbre (*fulvescens*, *phaeonotus*, *palliatus*). Las cifras sobre los nodos indican el soporte estadístico. Modificada de Friis et al. (2016).

## Selección vs. deriva génica

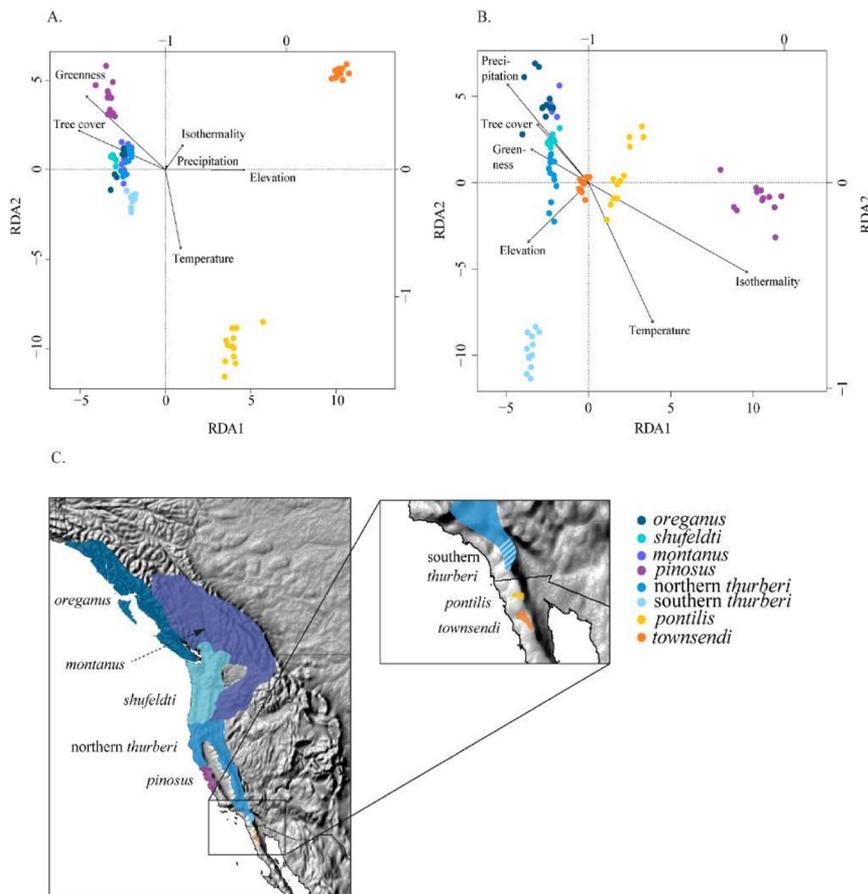
Una pregunta central en la investigación sobre la formación de las especies es el papel relativo de factores selectivos, como la selección natural y la selección sexual, y factores neutros como la deriva génica y el aislamiento geográfico. En estudios de fauna silvestre los factores neu-

tros han recibido menos atención que los selectivos, en parte porque muchos biólogos evolutivos tenemos un sesgo hacia el estudio de la selección como motor principal de las innovaciones evolutivas, y en parte porque influyentes estudios teóricos de finales del siglo XX parecían indicar que factores que propiciaban la deriva génica, como la reducción de ta-

*“Otro ejemplo particularmente impactante de divergencia mediada por procesos neutros en el grupo *oreganus* es el de la población de juncos que colonizó el campus de la Universidad de California en San Diego (UCSD) en la década de 1980”*

maño poblacional causada por cuellos de botella, no parecían ser suficientes para generar nuevas especies. Sin embargo, estudios empíricos recientes demuestran que la deriva puede jugar un papel importante en la diferenciación de poblaciones pequeñas y aisladas, y combinada con factores selectivos puede dar lugar a linajes bien diferenciados. En la radiación de los juncos hemos documentado ejemplos de fuerte deriva génica en la radiación del grupo *oreganus*, los juncos con capucha negra del occidente de Norteamérica. Utilizando datos genómicos basados en decenas de miles de marcadores de nucleótido simple (SNP) repartidos por todo el genoma, documentamos que las subespecies aisladas en cordilleras de Baja California, como *townsendi* y *pontilis*, en las Sierras de San Pedro Mártir y de Juárez, respectivamente, están fuertemente diferenciadas de las demás poblaciones. Sin embargo, al realizar análisis de asociación genoma-ambiente (Genome-En-

vironment Association analysis en inglés) y controlar por factores neutros utilizando la estructura neutra como covariable en los análisis, las diferencias se redujeron considerablemente, lo cual indica que gran parte de esa diferenciación se debe a factores neutros y no a factores ambientales asociados a la adaptación local en esas cordilleras (Fig. 4; Friis et al. 2018). Otro ejemplo particularmente impactante de divergencia mediada por procesos neutros en el grupo *oreganus* es el de la población de juncos que colonizó el campus de la Universidad de California en San Diego (UCSD) en la década de 1980. Modelos demográficos indican que la población se ha diferenciado genéticamente del resto de poblaciones de juncos en tan solo 20 a 30 generaciones debido a un fuerte cuello de botella genético, un proceso que además ha estado influido por selección direccional aparentemente relacionada con la adaptación a ambientes antrópicos (Friis et al. 2022).

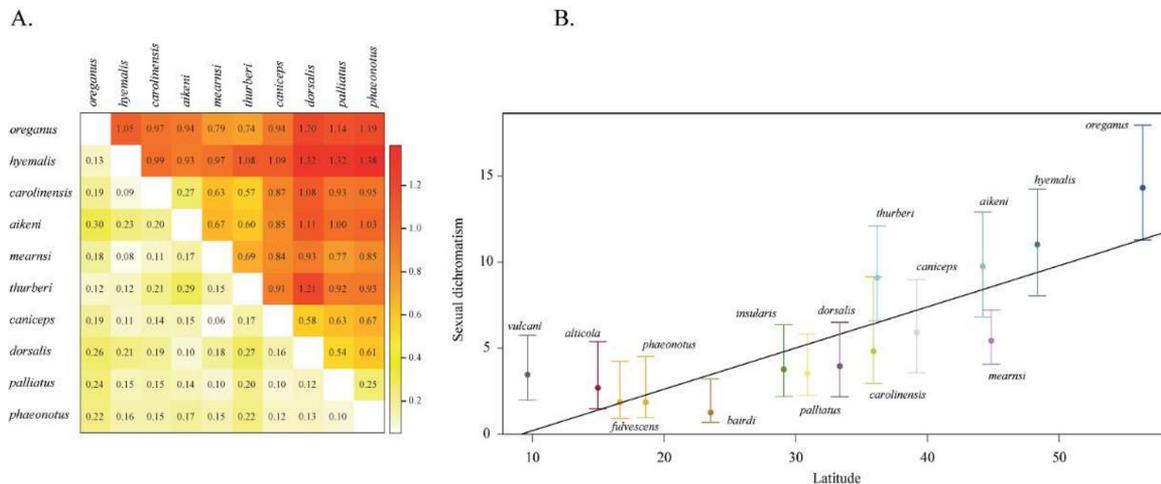


**Figura 4.** Evidencia del papel de la deriva génica en la diferenciación subspecífica de juncos del grupo *oreganus*. Resultados de un análisis de asociación genoma-ambiente mediante un análisis de redundancia (RDA). Los puntos representan individuos, proyectados sobre los dos primeros ejes del RDA según su genotipo, basado en 15.252 loci de nucleótido simple (SNP). Las variables ambientales explicativas están indicadas por vectores etiquetados. A. RDA simple, mostrando la marcada divergencia genética de *pontilis* y *townsendi*, dos poblaciones pequeñas y aisladas. B. RDA parcial, condicionado por la estructura genética neutra a fin de controlar por deriva génica. Al controlar por variación genómica neutra debida a deriva génica, los individuos de *pontilis* y *townsendi* se desplazan al origen, indicando que las variables ambientales explican poca variación (debido a que viven en hábitats muy similares) y su diferenciación es debida principalmente a la deriva. En cambio, algunas poblaciones de *thurberi* (azul claro) sí se diferencian en esta gráfica, indicando que están adaptadas a las condiciones ambientales locales. C. Distribución de las distintas subespecies del grupo *oreganus*. Modificada de Friis et al. (2018).

## Selección sexual vs. selección natural

Aunque vemos que la deriva génica juega un papel importante en la diferenciación de poblaciones aisladas y de tamaño reducido, la diversificación fenotípica de los juncos a lo largo y ancho del continente está principalmente causada por procesos selectivos, y nos interesa entender el papel relativo de la selección natural y de la selección sexual en este caso de evolución rápida. En un estudio reciente, utilizamos más de 700 especímenes depositados en varias colecciones ornitológicas de museos de historia natural de EEUU para obtener

datos fenotípicos. En cada espécimen medimos caracteres morfológicos como longitud de ala, cola, tarso o pico (asociados a la selección natural) y también caracteres del color en distintas partes del cuerpo (asociados a señalización y selección sexual) mediante un espectrofotómetro. Análisis estadísticos multivariados revelan que los datos de coloración muestran mayor estructura y magnitud, y se corresponden mucho mejor con los patrones de variación genómica que los datos morfológicos, lo cual sugiere que la selección sexual ha jugado un papel particularmente importante en esta radiación (Figura 5).



**Figura 5.** Divergencia en caracteres fenotípicos entre distintas especies y subespecies de juncos de México y EEUU. A. Gráfica de calor mostrando distancias de Mahalanobis entre parejas de taxones para datos colorimétricos (encima de la diagonal) y datos morfológicos (debajo de la diagonal). Valores más altos están indicados en rojo, y valores bajos en blanco. B. Regresión lineal entre dimorfismo sexual en color de plumaje y latitud media para cada taxón de junco. Los puntos indican el promedio y las barras los intervalos de confianza del 95%. Modificadas de Friis et al. (2020).

*“Los datos de coloración se corresponden mucho mejor con los patrones de variación genómica que los datos morfológicos, lo cual sugiere que la selección sexual ha jugado un papel particularmente importante en esta radiación”*

En general, la selección de caracteres ornamentales en machos por parte de las hembras genera diferencias entre los sexos (dimorfismo sexual), de forma que el grado de dimorfismo sexual puede ser usado como proxy de la intensidad de la selección sexual. Como sabemos que la radiación de los juncos de ojo oscuro tuvo lugar de sur a norte durante la rápida expansión postglacial, decidimos testar la hipótesis de un mayor grado de dimorfismo sexual en las especies y subespecies más boreales, recientemente diversificadas. Al comparar un índice de dimorfismo entre todos los juncos, percibimos un claro aumento que está positivamente correlacionado con la latitud (Figura 5B), sugiriendo una vez más que la selección sexual ha sido más intensa en la diversificación de los juncos de ojo oscuro que en los lina-

jes más antiguos del sur. Sin embargo, hay que tener en cuenta que hay componentes intrasexuales que contribuyen a la selección sexual y que están también asociados a la latitud. Por ejemplo, en latitudes altas, las poblaciones son migratorias y los machos compiten entre ellos para establecer territorios al llegar a las áreas de cría al inicio de la temporada reproductiva, y esta competencia está asociada por ejemplo con la cantidad de blanco en las plumas de la cola, que los machos exponen en enfrentamientos agresivos. Por tanto, la selección de ornamentos por parte de la hembra puede ser uno de varios factores asociados a la selección sexual, pero seguramente no el único.

### **Base genética de diferencias de coloración en los juncos de ojo oscuro**

Una de las principales metas en investigación sobre especiación es llegar a identificar los genes que codifican caracteres bajo selección que sean importantes para la aptitud del individuo (*fitness*) y para el proceso de especiación. La reciente divergencia de los juncos proporciona una excelente oportunidad para detectar los genes responsables de la diferenciación de los colores de su plumaje, que como hemos visto representan el principal distintivo fenotípico en la radiación. Estos colores son debidos a la combinación de

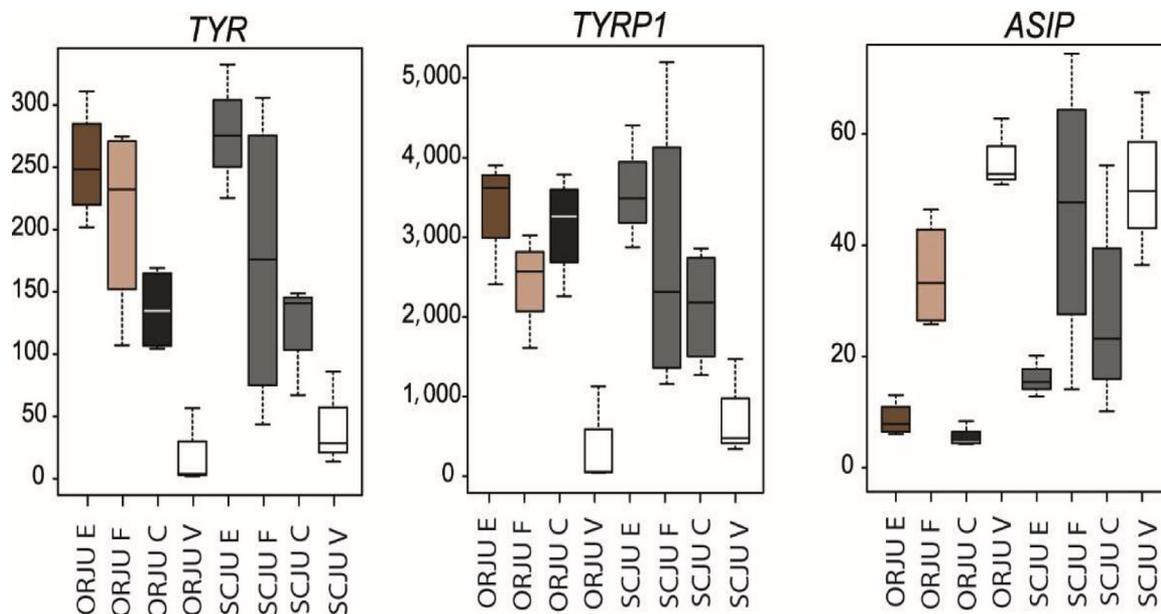
dos pigmentos melánicos, la eumelanina (grises y negros) y la feomelanina (rojos y naranjas), que depositados en distintas partes de las plumas y del cuerpo logran crear distintos colores y patrones. La cría en cautividad de individuos de dos subespecies bien diferenciadas (*oreganus* y *hyemalis*) en instalaciones de nuestra colaboradora Ellen Ketterson en la Universidad de Indiana, EEUU, nos permitió diseñar un experimento de transcriptómica con individuos en cautividad y condi-

fin de determinar no solo qué genes se están expresando en ese momento sino también su nivel de expresión génica en cada parte del cuerpo. Los resultados del análisis transcriptómico dieron lugar a dos hallazgos importantes: que los distintos colores en cada junco están determinados por el nivel de expresión de unos cuantos genes de la ruta de la melanina (así como varios genes HOX), y (que) las diferencias entre *oreganus* y *hyemalis* son debidas a diferencias de regulación, no

*“Los distintos colores en cada junco están determinados por el nivel de expresión de unos cuantos genes de la ruta de la melanina (así como varios genes HOX), y (que) las diferencias entre oregonus y hyemalis son debidas a diferencias de regulación, no a mutaciones en la región codificante de los genes”*

ciones de cría controladas para identificar los genes involucrados en las diferencias de color entre los dos juncos. En el experimento, desplumamos pequeñas áreas en cuatro partes del cuerpo de varios individuos de cada subespecie, y cuando los cañones de las nuevas plumas estaban apenas abriéndose (en pleno desarrollo del color de las plumas) los extrajimos y los sometimos a un análisis de RNAseq a

a mutaciones en la región codificante de los genes (Figura 6). Esto es importante porque nos indica que simplemente regulando la expresión de genes existentes en todos los juncos se pueden generar colores y patrones de coloración muy diferentes en muy poco tiempo, y explica que los juncos hayan podido lograr su gama de colores en un periodo de tiempo tan corto.



**Figura 6.** Niveles de expresión de genes con regulación diferencial significativa asociados al desarrollo del color melánico entre subespecies y partes del cuerpo. ORJU: *J. h. oreganus*; SCJU: *J. h. hyemalis*; E: espalda; F: flanco; C: cabeza; V: vientre. La línea central de la caja representa la mediana, la caja representa el primer y tercer cuartil, y los segmentos punteados muestran la amplitud de los datos. Los genes TYR y TYRP1 activan la expresión de las melaninas en las partes marrones y grises, mientras que ASIP (Agouti Signalling Protein) es antagonista y se expresa más en el vientre blanco de los juncos. Modificada de Abolins-Abols et al. (2018).

En conclusión, la radiación de los juncos nos permite estudiar el papel de distintos mecanismos evolutivos en el proceso de divergencia evolutiva y especiación, y combina dos características muy favorables, como son el hecho de que sea muy reciente en el tiempo, y que constituya lo que llamamos un “continuo de especiación”, con distintos grados de diferenciación entre grupos de juncos, desde poblaciones ligeramente diferenciadas dentro de una

subespecie, hasta especies desarrolladas y diferenciadas por completo. Esto nos permite estudiar mecanismos evolutivos a distintos niveles y diferenciar entre los factores que dan lugar a divergencia fenotípica y aquellos que están involucrados más directamente en el aislamiento reproductivo que confirma la formación de nuevas especies.

Más información y bibliografía detallada en [www.borjamila.com](http://www.borjamila.com)

## Referencias citadas

- Friis, G., J.W. Atwell, A.M. Fudickar, T.J. Greives, P.J. Yeh, T.D. Price, E.D. Ketterson, B. Milá. 2022. Rapid evolutionary divergence of a songbird population following recent colonization of an urban area. *Molecular Ecology*, 31: 2625-2643.
- Friis, G. and B. Milá. 2020. Change in sexual signaling traits outruns morphological divergence in a recent avian radiation across an ecological gradient. *Journal of Evolutionary Biology*, 33: 1276-1293.
- Friis, G., G. Fandos, A. Zellmer, J. McCormack, B. Faircloth, B. Milá. 2018. Genome-wide signals of drift and local adaptation during rapid lineage divergence in a songbird. *Molecular Ecology*, 27: 5137-5153.
- Abolins-Abols, M., E. Kornobis, P. Ribeca, K. Wakamatsu, M.P. Peterson, E. Ketterson, B. Milá. 2018. A role for differential gene regulation in the rapid diversification of melanic plumage coloration in the dark-eyed junco (*Junco hyemalis*). *Molecular Ecology*, 27: 4501-4515.
- Friis, G., P. Aleixandre, R. Rodríguez-Estrella, A. Navarro-Sigüenza, B. Milá. 2016. Rapid postglacial diversification and long-term stasis within the songbird genus *Junco*: phylogeographic and phylogenomic evidence. *Molecular Ecology*, 25: 6175–6195.
- Milá, B., J. E. McCormack, G. Castañeda, R. K. Wayne and T. B. Smith. 2007. Recent postglacial range expansion drives the rapid diversification of a songbird lineage in the genus *Junco*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274:2653-2660.

# Evolución de algunos comportamientos en insectos a la luz del estudio del ámbar

Enrique Peñalver, Instituto Geológico y Minero de España, Consejo Superior de Investigaciones Científicas [e.penalver@igme.es](mailto:e.penalver@igme.es)

El comportamiento animal es acción, o en ocasiones el cese de la misma. Precisamente, los animales son aquellos seres “que están animados”, cuando se habla de forma muy general y coloquial; este texto se centrará en el comportamiento de los insectos y con algún ejemplo de los arácnidos. La Etología es la disciplina que estudia el comportamiento y pretende describir y explicar los cambios conductuales en el día a día, de un individuo o un grupo, y en diferentes situaciones ambientales. El comportamiento implica acciones que modifican las condiciones en las que se encuentra el animal, y sin duda son muy importantes para su supervivencia y/o reproducción. La panoplia de comportamientos animales es muy elevada y se pueden establecer muchos tipos, por

ejemplo, los encaminados a alimentarse, defenderse o reproducirse. Un tipo muy especial es el comportamiento eusocial. Las características anatómicas (y la información genética) son clave para establecer las relaciones filogenéticas, y en el caso de los animales, el comportamiento también nos informa sobre parentesco. Darwin lo descubrió de forma muy precoz, y lo reflejó en su obra “La expresión de las emociones”, de 1872. Darwin describió algunos movimientos característicos en los individuos de ciertas especies, por ejemplo, para cortejar, luchar, alimentarse, etc. También hizo muchas observaciones, como que la sonrisa humana tenía características de la mueca de sumisión del mono, intentando indicar que la primera derivaba de la segunda.

Actualmente, para registrar y describir mejor un comportamiento, se usa en gran medida la fotografía y la filmación, aparte de la observación directa por el investigador del comportamiento, es decir, el etólogo. Resulta que, en general, el comportamiento es algo “etéreo”, muchas veces fugaz, y si queremos estudiar su evolución o datarlo en el tiempo geológico vamos a tener importantes limitaciones. En efecto, el registro fósil no contiene muchas evidencias de comportamiento. Cuando tenemos fósiles que nos informan de un comportamiento, éstos suelen ser fascinantes. El estudio del comportamiento de animales actuales, ya sea en condiciones naturales o en experimentos de laboratorio, es muchas veces espinoso en cómo se puede interpretar, mientras que en el caso del comportamiento del pasado (Paleoetología) ya es un logro concluir qué comportamiento se produjo y alguna generalidad del mismo.

De forma similar a la *tabula rasa*, o tablilla con una superficie alisada de cera, en donde los romanos escribían usando un punzón, el barro o el sedimento bajo el agua pudieron registrar los rastros dejados por animales mientras se alimentaban, entre otras actividades. Quizá fueron también el continente de cavidades que construyeron los animales para refugiarse o mientras se alimentaban. El sedimento, por el conjunto de procesos llamado diagénesis, se convertirá en roca estrati-

ficada. Los rastros de pisada de dinosaurios, como por ejemplo las agrupaciones de rastros que muestran a un grupo de dinosaurios de la misma especie desplazándose en paralelo, son bien conocidos por el público general. Menos conocidas son, por ejemplo, las marcas dejadas por orugas al alimentarse de hojas que ahora encontramos fosilizadas. La rama de la Paleontología que estudia este tipo de registros se denomina Paleoicnología. El problema que se produce con estos fósiles es que tenemos “un cierto registro del comportamiento”, pero no el “generador de ese registro”, excepto en muy escasas ocasiones en que se encuentran juntos.

El comportamiento se puede inferir a partir del estudio de los fósiles corporales si de ellos se concluye que el animal originalmente poseía una estructura que en los actuales del mismo grupo taxonómico es similar en lo determinante, y tiene una funcionalidad muy clara. No necesariamente los animales actuales deben ser del mismo grupo, pero entonces las conclusiones pueden ser menos firmes. La llamada morfología funcional sirve para este propósito. Podemos decir que en estos casos tenemos evidencia indirecta de un comportamiento. Un ejemplo muy claro es un insecto fósil que conserve una probóscide muy larga, con una estructura acolchada al final de la misma con hendiduras seriadas, pues ello nos indica que estaba especializado en tomar néctar de las flores, y casi

con toda seguridad actuaba como polinizador (Figura 1). No “vemos” el comportamiento, aunque lo inferimos con mucha certidumbre. Las evidencias directas en el registro fósil, en lo que respecta a los

comportamientos, son mucho más esquivas; un ejemplo de esto sería que el insecto descrito, además de la probóscide, presentase granos de polen adheridos al cuerpo (Peñalver et al. 2015).



Figura 1: Parte anterior de una mosca de la familia extinta Zhangsolvidae mostrando una larga probóscide para alimentarse de néctar presente dentro de un órgano reproductor de gimnosperma, y reconstrucción tridimensional de la cabeza. El ejemplar es el holotipo de la especie *Buccinatormyia magnifica* y se halló en ámbar de El Soplao (Cantabria), con una edad de unos 105 millones de años (Albiense medio, Cretácico). El ejemplar mostraba una agrupación en la superficie del abdomen de numerosos granos de polen, *Exesipollenites* sp., idénticos a uno de los dos palinomorfos de *Exesipollenites* encontrados en las muestras de la roca con ámbar; este tipo de polen se puede relacionar con la familia Bennettitales, un grupo de gimnospermas extintas. Ejemplar de la Colección Institucional de la Cueva de El Soplao, Cantabria. La reconstrucción fue realizada por el ilustrador José Antonio Peñas.

## ¿Qué tienen los insectos de especial?

La respuesta, de forma muy rápida, es que los insectos son los organismos más diversos en la historia de la vida, y pueden proporcionar todo tipo de claves sobre la evolución. Los insectos no sólo son muy diversos, también son muy abundantes en los ecosistemas terrestres. Cuando se descubre un yacimiento paleoentomológico, es decir, de insectos fósiles, suele ser muy rico. Los yacimientos de ámbar o resina fósil no son una excepción. Por ejemplo, en los yacimientos de ámbar de Birmania (actual Myanmar), de unos 99 millones de años (periodo Cenomaniense) y de la República Dominicana, de unos 17-16 millones de años (periodo Mioceno), es muy común extraer piezas con docenas de insectos perfectamente fosilizados. Algunos museos cuentan con colecciones de estos ámbares con decenas de miles de ejemplares fosilizados.

La investigación sobre el comportamiento de los vertebrados es fascinante y estamos acostumbrados a que los ejemplos para explicar algún aspecto de la evolución los tengan como protagonistas. ¿Quién no ha admirado el tesón y los descubrimientos extraordinarios de Dian Fossey, Birutė Galdikas y Jane Goodall, también llamadas “las Trimates”? La investigación etológica con insectos no es menos interesante ni menos fascinante.

*“Cuando se descubre un yacimiento paleoentomológico, es decir, de insectos fósiles, suele ser muy rico”*

Por ejemplo, las hormigas, con su gran diversidad actual, muestran una panoplia de comportamientos que ha sido estudiada con mucha dedicación. No es casualidad que el padre de la Sociobiología, Edward O. Wilson, recientemente fallecido, fuese una autoridad en Mirmecología, o estudio de las hormigas. A este respecto, Bert Hölldobler y E.O. Wilson nos hacen vibrar al descubrirnos el comportamiento de estos insectos en su famosa obra “Viaje a las hormigas: una historia de exploración científica”.

La vida de los insectos es frenética, y éstos muestran muchos comportamientos muy variados, por lo que, en principio, es esperable que algunos de los muchos ejemplares conservados en las piezas de ámbar muestren una evidencia de su comportamiento pasado. Son especialmente interesantes las que muestran evidencias directas, no sólo estructuras anatómicas que nos informan indirectamente de un comportamiento. A esas evidencias directas se les ha llamado “fotogramas del pasado” o “comportamientos congelados”. ¿Cómo ha podido

registrarse algo así? Vamos que ver que la respuesta se encuentra en la naturaleza peculiar de la resina cuando es exudada al exterior por los árboles.

### ¿Qué tiene el ámbar de especial?

El ámbar es resina fósil, ya sea de gimnospermas o de angiospermas. Por ello, era una materia tan viscosa y pegajosa originalmente, formando masas de distintas morfologías en los árboles, como la resina que se puede observar en los bosques actuales de ciertas araucarias (principalmente del género *Agathis*) o de ciertas leguminosas (como el género *Hymenaea*). Con facilidad, esas resinas del pasado atrapaban insectos y arañas, entre otros artrópodos, pero también restos de vertebrados, o algunos pequeños individuos de vertebrados, y restos de plantas como hojas, flores, etc. Hasta aquí lo que se suele conocer del ámbar.

La resina del pasado cubrió a muchos insectos y otros artrópodos interrumpiendo sus actividades cotidianas de forma “dramática” y, en ocasiones, produjo la

muerte de forma tan rápida que quedaron “congelados” en acción. Este es un aspecto muy interesante e importante para que en algunas ocasiones esos artrópodos se conservasen con alguna evidencia directa que delate un comportamiento. En paleontología, algunas condiciones de conservación instantánea se llaman trampas de conservación, como ocurre con el ámbar, pero son extremadamente raras.

A esto último indicado, hay que añadir que la resina cubre los cadáveres y restos de organismos, muchas veces con nuevas coladas emitidas por el árbol, protegiéndolos de manera muy eficaz del exterior. La resina, en cuanto se encuentra expuesta, comienza a transformarse y se endurece. En el proceso deshidrata los cadáveres y los esteriliza de manera lenta pero inexorable. Además, establece un armazón que evita que los cadáveres colapsen. El resultado son esos ejemplares fósiles de organismos que cuentan con millones de años, pero que parece que murieron hace poco. Plinio el Viejo, un naturalista romano tan sagaz, no llegó a imaginar que

*“La resina del pasado cubrió a muchos insectos y otros artrópodos interrumpiendo sus actividades cotidianas de forma ‘dramática’ y, en ocasiones, produjo la muerte de forma tan rápida que quedaron ‘congelados’ en acción”*

los insectos dentro de piezas de ámbar Báltico, que llegaban a Roma para ornamentar la vida de las élites, eran siquiera un poco antiguos, tal era la conservación que constataba con sus propios ojos. La resina endurecida y transformada en ámbar no solo es transparente o semitransparente, lo que nos permite estudiar los insectos en su interior con cierta comodidad, también se coló por cada resquicio de la anatomía externa, por entre los pelos de las alas, por ejemplo, conduciendo a esta conservación excepcional. Esta será otra clave para poder estudiar ciertos comportamientos en insectos en ámbar.

## La herramienta imprescindible

Los procesos de fosilización y la formación de los yacimientos paleontológicos (la formación y dinámica del registro fósil) son muy complejos y variados, y a su estudio se dedican los tafónomos (derivado de la disciplina llamada Tafonomía, y ésta del griego *taphos*, enterramiento, y *nomos*, ley). Las piezas de ámbar que contienen numerosos insectos y otros restos en el interior deben estudiarse desde un punto de vista tafonómico antes de llegar a ninguna conclusión, como ocurre de forma similar en la investigación de una escena en donde se ha cometido un crimen. Los diversos restos conservados juntos en una pieza de ámbar provienen de organismos

que vivieron en el mismo entorno cercano y durante un mismo corto periodo de tiempo, aunque a veces hay excepciones. Si tenemos varios organismos o restos fosilizados que potencialmente pueden estar indicándonos un comportamiento registrado, es imprescindible que esté claro que no quedaron engullidos por azar en la misma colada de resina. Por ejemplo, un insecto en ámbar de un grupo actualmente polinizador que muestre varios granos de polen sueltos cerca del cuerpo, no en contacto, carece de interés para el estudio de los procesos de polinización entomófila. Antes de continuar, y recordando que ya se ha indicado cómo actuó la resina, este ejemplo puede ilustrar lo dicho de “fotogramas del pasado”. Un insecto polinizador no exhibe un comportamiento para polinizar las flores y hacerlo de forma eficiente. El comportamiento que le lleva a localizar las flores es para obtener algo de ellas, por ejemplo, néctar o polen para alimentarse. La selección natural sí actuará sobre las características de las plantas de modo que en las flores se presente un atractivo para que sean visitadas por los insectos. Se establece un proceso de coevolución. Ahora bien, el registro fósil en ámbar no nos mostrará el comportamiento del insecto para nutrirse de néctar, por ejemplo, el cual conduce a la polinización. Lo que nos mostrará con suerte será el polinizador con el cuerpo cubierto de polen y quizá estructuras especializadas para obtener néctar. Es solo

un “fotograma” de ese proceso de actividad “captado” durante los desplazamientos entre flores, pero en cualquier caso se trata de un “fotograma” muy revelador.

### **El ámbar nos muestra “comportamientos congelados”**

Gracias a esa trampa que puede ser la resina y a la muerte tan rápida que muchas veces produce en los pequeños insectos, cuando contactan con la superficie pegajosa y se hunden, podemos encontrar “comportamientos congelados”. Una parte de estos comportamientos solo implican al insecto y son reacciones debidas a la agonía que experimentan en la resina. Un ejemplo es cuando las hembras expulsan huevos debido a esa situación y se observan al final del abdomen. Estos registros no son informativos para los estudios del comportamiento del pasado, a lo sumo para conocer las características de los huevos de la especie implicada.

Los casos de gran interés se pueden separar en dos tipos: los intraespecíficos (involucra a dos o más individuos de la misma especie) y los interespecíficos (de más de una especie). Los interespecíficos son especialmente informativos sobre la dinámica ecológica de los ecosistemas del pasado y muchos están relacionados con la alimentación. Aunque estos implican especies distintas, normalmente la

*“Los casos de gran interés se pueden separar en dos tipos: los intraespecíficos (involucra a dos o más individuos de la misma especie) y los interespecíficos (de más de una especie)”*

evidencia de comportamiento solo atañe a una de las especies, por ejemplo, a un depredador que ha cazado a su presa. Lo que interesa es cómo la cazó, o qué hacía la presa para evitar su captura, por ejemplo, si desprendió gases de forma violenta como defensa, algo que quedará bien registrado en el ámbar. Cuando las dos especies corresponden a grupos de organismos muy distintos, como es una relación planta-insecto, entonces el interés evolutivo aumenta más si cabe.

Los intraespecíficos implican asociaciones fósiles generalmente muy vistosas. Es el caso de ejemplares en cópula. Tiene un cierto interés conocer la posición relativa de los cuerpos de la hembra y el macho, algo que es objeto de estudio en los grupos de insectos actuales, y lo que se ha observado es que se trata de posiciones que se han mantenido invariables durante muchos millones de años. En estos casos

suele ser más relevante poder establecer las características anatómicas del macho y de la hembra (dimorfismo sexual) para una misma especie extinta, algo ciertamente muy poco común en paleontología. Como evidencia indirecta a partir de la interpretación de estructuras anatómicas, es destacable el estudio publicado este mismo año por Soszyńska-Maj et al. (2022) en el que tratan el conflicto sexual en insectos mecópteros a partir del estudio de estructuras coercitivas abdominales en los machos. Estas estructuras se usan para limitar el movimiento de la hembra durante el cortejo y el apareamiento. Estudian un ejemplar en ámbar de El Soplao (Albiense medio; unos 105 millones de años de antigüedad) tan particular que describieron una nueva familia de mecópteros, *Cantabridae*, dedicada a Cantabria. Los ejemplares estudiados de diversos ámbares y edades sirvieron a los autores para inferir los patrones evolutivos más plausibles relacionados con el conflicto sexual en el grupo y de forma más general en insectos. Algunas de las conclusiones que obtuvieron son que durante el periodo Eoceno es cuando se registran las estructuras más coercitivas y que estas estructuras y comportamiento estaban mucho más diversificados en el pasado, y más de lo esperado.

También interesantes son las piezas de ámbar con muchos ejemplares evidenciando casos de enjambamiento. Destaca el estudio realizado por Sánchez García y

colaboradores, en 2018, de una pieza de ámbar cretácico de Peñacerrada I (Albiense superior; poco más de 100 millones de años) que contiene abundantes colémbolos (hexápodos no insectos) que evidencia que se agregaron en gran número en la hojarasca del bosque. El estudio tafonómico mostró que los ejemplares quedaron atrapados de forma virtualmente simultánea en una colada de resina que alcanzó la hojarasca. Este comportamiento se puede seguir en ámbares progresivamente menos antiguos hasta la actualidad. Hoy en día, estas agregaciones pueden estar formadas por cientos de millones de individuos. Otro ejemplo son dos enjambres conservados en ámbar mioceno de la República Dominicana de mosquitos flebótomos machos y hembras del género *Lutzomyia* que están asociados a pelos de solenodóntidos, grupo emparentado con las musarañas. En ellos, algunas hembras están engordadas por la sangre que tomaron de estos mamíferos y se pudo establecer que los enjambres se produjeron cerca de los nidos arbóreos de este mamífero para el encuentro de los dos sexos y para que las hembras se alimentasen de la nutritiva sangre de cara a la puesta (Peñalver y Grimaldi, 2006).

Los casos interespecíficos son más relevantes, si cabe, pues se puede deducir una intensa coevolución. Es el caso de las avispas agaónidas que hoy día, y durante el periodo Mioceno como documenta el ámbar dominicano, son polinizadores

exclusivos de las higueras. Estas avispas, con ciertas especializaciones de la cabeza, son los únicos insectos capaces de entrar en las inflorescencias de las higueras que son verdaderas fortalezas con una única entrada muy estrecha. La estructura aserrada de la cabeza con la dirección adecuada de los “dientes” (Figura 2) les permite avanzar lentamente hacia el

interior sin ser expulsadas por la presión que se produce en la apertura. Polinizan estas inflorescencias y sirven de correo a los nematodos que se desarrollan dentro de los higos, y que actúan como endoparásitos para las avispas agaónidas. Como se ha comentado antes, en el proceso de polinización entomófila están implicados ciertos comportamientos interesantes.

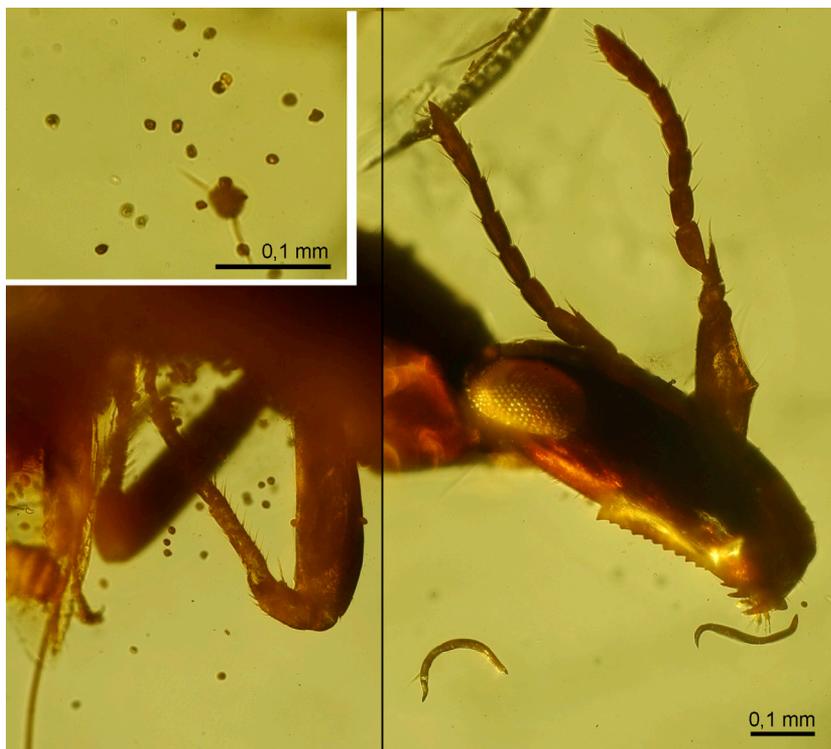


Figura 2: Detalle de la parte anterior de una avispa hembra de la familia Agaonidae con dos nematodos cerca de la cabeza, que escaparon del interior del cuerpo por la apertura bucal cuando la avispa quedó atrapada en resina, y granos de polen de higuera (género *Ficus*) desprendidos de la masa pegada en la parte ventral del cuerpo. El detalle superior muestra algunos granos de polen de higuera que este ejemplar dejó a modo de estela cuando quedó incluido en la resina. La cabeza alargada y su estructura aserrada,

así como la morfología peculiar de las antenas, son especializaciones para entrar en el sicono (o inflorescencia) de la higuera en donde actúa como polinizador específico. El ejemplar es el holotipo de la especie *Tetrapus delclosi* y se halló en ámbar de la República Dominicana, con una edad de unos 17-16 millones de años (Mioceno, Neógeno). Colección del American Museum of Natural History en Nueva York.

Las evidencias directas más antiguas de polinización se han documentado en el ámbar Cretácico de España, en un periodo, el Albiense (Cretácico inferior), que fue clave en la transformación profunda de los ecosistemas terrestres debido al desplazamiento de las gimnospermas por las angiospermas, tal y como han demostrado Peris y colaboradores en 2017. Volviendo a la alimentación de sangre,

un comportamiento que llama mucho la atención es el ectoparasitismo por garrapatas. En el ámbar Cretácico de Birmania se han documentado las garrapatas que se alimentaban de la sangre de dinosaurios emplumados, pertenecientes a la familia actual Ixodidae (Figura 3) y a otra extinta denominada Deinocrotonidae (Peñalver et al. 2017). El comportamiento de las extintas garrapatas deinocrotónidas

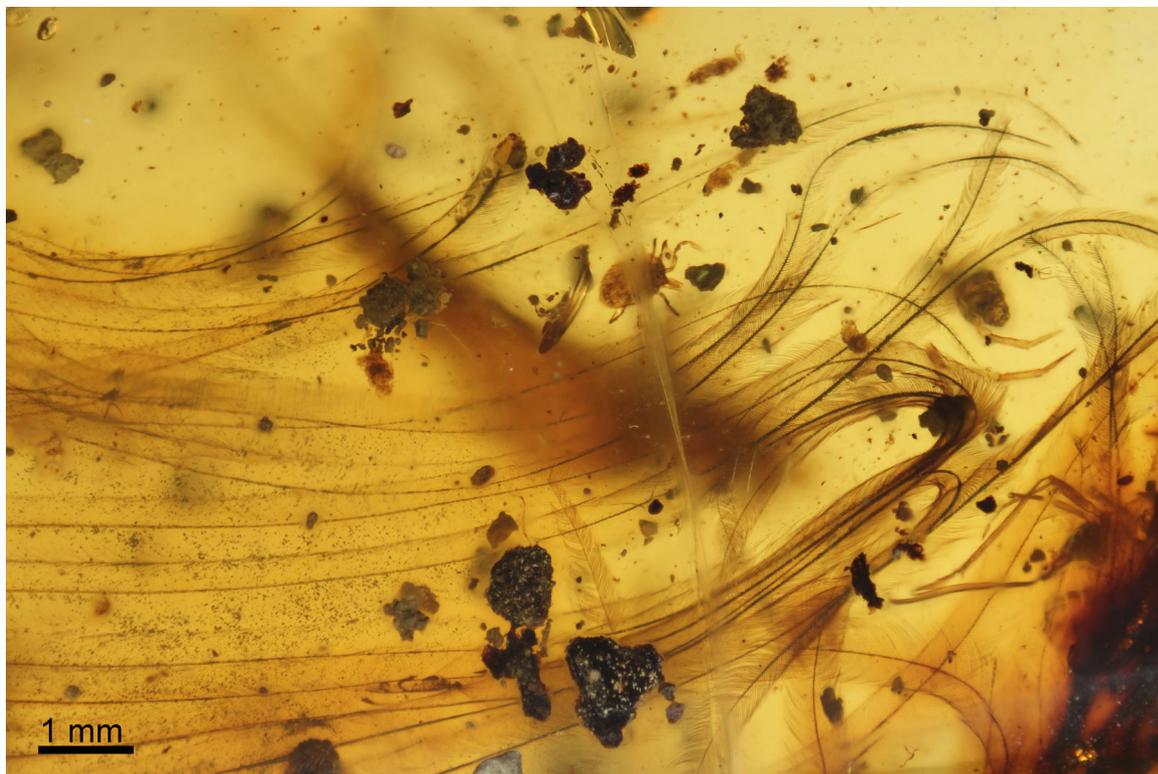


Figura 3: Garrapata de la familia actual Ixodidae con una pata enganchada a las barbas de una pluma de dinosaurio emplumado. Esta pieza de ámbar proviene de Myanmar (antigua Birmania) y tiene una edad de unos 99 millones de años (Cenomaniense, Cretácico). Colección del American Museum of Natural History en Nueva York.

se ha podido establecer con cierto detalle, por ejemplo que eran nidícolas (vivían agrupadas en los nidos de los dinosaurios o en su proximidad aguardando su oportunidad) y que se alimentaban como ocurre en las garrapatas argásidas y nutaliélicas actuales, es decir, se desprendían del hospedador una vez estaban muy llenas de sangre (el comportamiento se denomina *dropping*), pero en absoluto tan llenas como se observa en las garrapatas ixódi-

das, que solo se desprenden voluntariamente cuando han aumentado su tamaño más de cien veces.

Una telaraña con presas conservada en ámbar es un fósil sorprendente, y es uno de los pocos ejemplos en ámbar en los que podemos “visualizar” un comportamiento sin que esté presente el protagonista (Figura 4). Son fósiles que evidencian un comportamiento de



Figura 4: Fragmento de tela de araña con tres insectos atrapados (presas) en ámbar de la República Dominicana y araña aislada presente en otra pieza del mismo origen, con una edad de unos 17-16 millones de años (Mioceno, Neógeno). Este es un caso muy particular de comportamiento en ámbar, la elaboración de telas para capturar presas, ya que las arañas que hicieron las telas casi nunca se encuentran junto a las telas conservadas. Ambas piezas son de la colección privada de Luis Manuel Lozano (Madrid).

depredación y son relativamente abundantes en ámbares del Cenozoico. En ámbar cretácico de San Just, en Teruel, se encontró la porción de tela de araña con sus presas más antigua (Peñalver et al. 2006). Lo más interesante del trozo de tela en la pieza es que al estudiar las relaciones de los hilos conservados se llegó a la conclusión de que la tela construida era del tipo orbicular, y estas telas de estructura compleja y ordenada implican comportamientos estereotipados cuando se construyen. Un comportamiento así se pudo constatar, por tanto, en ámbar de más de 100 millones de años de antigüedad (Albiense superior).

En ámbar se han documentado muchos otros comportamientos de diverso tipo, tanto en ámbares del Mesozoico como del Cenozoico, pero su descripción excedería la extensión adecuada de este texto. Algunos ejemplos son las relaciones mutualistas, el cuidado de los ejemplares inmaduros, el transporte de alimento

o materiales, el camuflaje (Pérez-de la Fuente et al., 2012), la foresis<sup>1</sup>, etc. En definitiva, estos registros en ámbar son muy valiosos para determinar la paleobiología de los organismos implicados, muchos de ellos pertenecientes a grupos extintos, para conocer mejor la paleoecología de los bosques, y para establecer algunas pautas en la evolución de ciertos comportamientos. Sin embargo, una limitación es que la más antigua asociación rica en fósiles en ámbar que se conoce tiene una antigüedad de unos 128-127 millones de años –es el ámbar libanés del Cretácico–, y eso no es tan antiguo como parece en un primer momento. Muchos de los comportamientos deducidos de ejemplares de insectos en ámbar se observan en la biota actual, quizá con algunas pequeñas diferencias, en los mismos grupos o muy cercanos. Por todo ello, los estudiosos del ámbar terminamos concluyendo, en general, que se ha dado una estasis en estas estrategias de supervivencia desde el Cretácico hasta la actualidad.

*“En ámbar cretácico de San Just, en Teruel, se encontró la porción de tela de araña con sus presas más antigua conocida”*

---

1 Cuando individuos de una especie usan a otra como medio de transporte.

## Referencias

- Darwin, Ch. 2009. *La expresión de las emociones*. Laetoli Editorial: 366 pp.
- Hölldobler, B. y Wilson, E.O. 1996. *Viaje a las hormigas: una historia de exploración científica*. Ed. Crítica-Grijalbo Mondadori, Barcelona: 270 pp.
- Peñalver, E. y Grimaldi, D. 2006. Assemblages of mammalian hair and blood-feeding midges (Insecta: Diptera: Psychodidae: Phlebotominae) in Miocene amber. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences*, 96: 177-195.
- Peñalver, E.; Arillo, A.; Delclòs, X.; Peris, D.; Grimaldi, D.A.; Anderson, S.R.; Nascimbene, P.C. y Pérez-de la Fuente, R. 2017. Ticks parasitised feathered dinosaurs as revealed by Cretaceous amber assemblages. *Nature Communications*, 8, 1924: 13 pp.
- Peñalver, E.; Arillo, A.; Pérez-de la Fuente, R.; Riccio, M.L.; Delclòs, X.; Barrón, E. y Grimaldi, D.A. 2015. Long-proboscid flies as pollinators of Cretaceous gymnosperms. *Current Biology*, 25: 1917-1923.
- Peñalver, E.; Grimaldi, D.A. y Delclòs, X. 2006. Early Cretaceous spider web with its prey. *Science*, 312: 1761 pp.
- Pérez de la Fuente, R.; Delclòs, X.; Peñalver, E.; Speranza, M.; Wierzchos, J.; Ascaso, C. y Engel, M.S. 2012. Early evolution and ecology of camouflage in insects. *PNAS*, 190 (52): 21414-21419.
- Peris, D.; Peñalver, E.; Delclòs, X.; Barrón, E.; Pérez-de la Fuente, R. y Labandeira, C.C. 2017. False blister beetles and the expansion of gymnosperm–insect pollination modes before angiosperm dominance. *Current Biology*, 27: 897-904.
- Sánchez-García, A.; Peñalver, E.; Delclòs, X. y Engel, M.S. 2018. Mating and aggregative behaviors among basal hexapods in the Early Cretaceous. *PLoS ONE*, 13(2): e0191669.
- Soszyńska-Maj, A.; Krzemińska, E.; Pérez-de la Fuente, R.; Wang, J.-S.; Szpila, K.; Skibińska, K.; Kopeć, K. y Krzemiński, W. 2022. Evolution of sexual conflict in scorpionflies. *eLife*, 11: e70508.

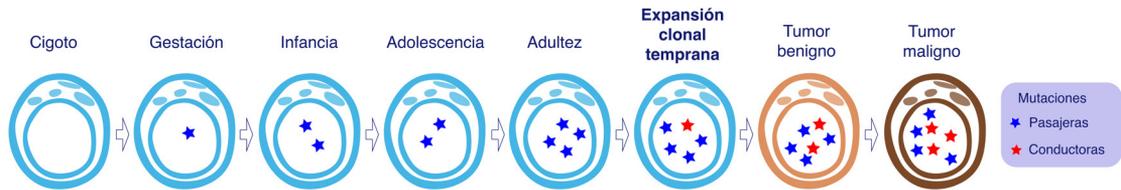
# El papel del ADN móvil en la evolución tumoral

Sonia Zumalave, Jose M. C. Tubio, [jose.mc.tubio@usc.es](mailto:jose.mc.tubio@usc.es)

*Genomas y Enfermedad, Centro de Investigación en Medicina Molecular (CiMUS),  
Universidad de Santiago de Compostela, España*

A lo largo de toda nuestra vida, desde que somos un cigoto hasta que perecemos, el material genético de nuestras células acumula mutaciones somáticas; es algo inevitable, inherente al proceso de envejecimiento (Stratton, et al. 2009). Se denominan somáticas porque son variantes genéticas que aparecen *de novo* en las células del cuerpo (soma) a partir de la concepción, a diferencia de las variantes germinales, las cuales son aquellas que portan los óvulos o los espermatozoides y son heredadas durante la fecundación. Dichas mutaciones somáticas pueden ser consecuencia de procesos endógenos como, por ejemplo, fallos en la replicación del ADN que no son reparados, o también procesos exógenos como, por ejemplo, los derivados de respirar las substan-

cias carcinogénicas del tabaco. Aunque la inmensa mayoría de esas mutaciones son inocuas, algunas de ellas pueden alterar la función de genes que están directa o indirectamente implicados en la regulación del ciclo celular. A estas últimas las denominamos mutaciones “conductoras” del proceso tumoral, ya que promueven una proliferación celular descontrolada, mientras que las primeras, que no tienen efecto sobre la proliferación, son denominadas “pasajeras” (**Figura 1**). Esta proliferación tumoral se inicia como una pequeña expansión clonal de células que, con el paso del tiempo, puede progresar hacia un tumor maligno que crece y compromete la función de los tejidos circundantes, e incluso los más alejados, provocando ocasionalmente la muerte del individuo que



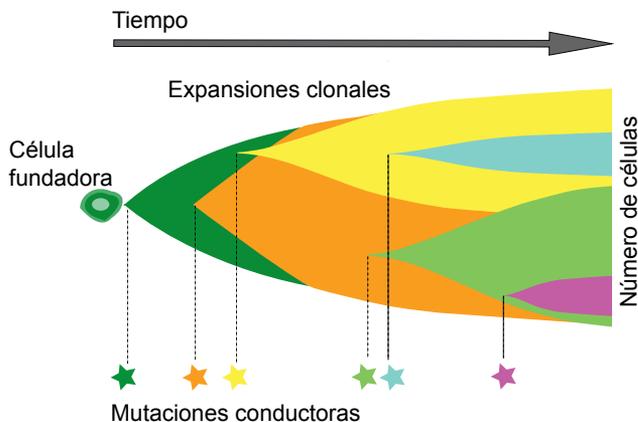
**Figura 1. Mutaciones conductoras y pasajeras en el proceso tumoral.** A medida que envejecemos, nuestras células adquieren mutaciones genéticas. La mayor parte de estas mutaciones son pasajeras (estrellas azules), y no tienen ningún efecto sobre la proliferación celular. Sin embargo, también ocurren mutaciones conductoras (estrellas rojas), las cuales afectan a los genes del cáncer, activando la proliferación celular e iniciando las expansiones clonales que acaban dando lugar a un tumor maligno. Figura basada en Stratton et al. (2009).

lo padece. Es así cómo se origina y progresa el cáncer, un término que agrupa a más de cien enfermedades distintas.

El cáncer es además un proceso evolutivo principalmente moldeado por selección darwiniana. Todas las células de un tumor proceden de una misma célula, pero la adquisición de mutaciones somáticas a lo largo del tiempo genera variabilidad genética en el conjunto de células que conforman el tumor. Así, un tumor está virtualmente constituido por diferentes sublinajes (clones) que han divergido genéticamente a partir de un origen único y común a todos ellos (**Figura 2**). En el contexto de esta heterogeneidad intratumoral, las mutaciones conductoras proporcionan ventajas a las células que las portan ante diferentes procesos selectivos como, por ejemplo, la anoxia (esto es la falta de oxígeno) o la aplicación de agentes quimioterápicos, permitiendo la expan-

sión de determinados sublinajes celulares dentro del tumor, que son seleccionados favorablemente. Aquellos clones que no porten dichas mutaciones conductoras proliferan más lentamente, viendo con el tiempo reducida su frecuencia en el conjunto del tumor.

Los tipos de mutación genética que están implicados en el origen y la progresión tumoral son múltiples y diversos, así como los mecanismos moleculares que producen dichas mutaciones. Entre los tipos de mutación más comunes se encuentran los cambios en la estructura de los cromosomas (variantes estructurales), los cuales pueden afectar al número de copias de las regiones cromosómicas (CNAs, del inglés *Copy Number Alterations*) o a la reorganización de dichas regiones (reordenamientos). Las CNAs incluyen las pérdidas y ganancias de material genético, denominadas deleciones



**Figura 2. El cáncer es un proceso evolutivo darwiniano.** El cáncer se inicia en una única célula, que adquiere mutaciones conductoras que la hacen proliferar, dando lugar a una primera expansión clonal. Con el paso del tiempo, se van acumulando otras mutaciones genéticas que generan heterogeneidad en el conjunto de células del tumor. Algunas de estas mutaciones son conductoras, promoviendo la expansión de diferentes linajes con un origen común. Las células que componen dichos linajes están sometidas a la acción de la selección, de manera que sus frecuencias cambian a lo largo del proceso tumoral.

y duplicaciones en tándem, respectivamente. Por su parte, el catálogo de reordenamientos incluye a los cambios de orientación de las regiones cromosómicas (inversiones), la movilización de regiones entre cromosomas diferentes (translocaciones), y la inserción de material genético *de novo*. En ésta última categoría se encuadran las integraciones somáticas de retrotransposones que saltan de un punto a otro del genoma. Con cierta frecuencia, las mutaciones estructurales no aparecen de forma individual y aislada, sino conformando alteraciones más complejas que combinan un mayor número de mutaciones de diferentes tipos. Todos estos tipos de mutación, desde las más sencillas hasta las más complejas, pueden impactar la función del genoma tumoral y proporcionar la variabilidad que las células tumorales necesitan para sobrevivir y proliferar.

Durante la última década, la genómica del cáncer ha tenido una transformación extraordinaria, principalmente como consecuencia de los avances en las técnicas de secuenciación genómica y también los computacionales. Con la llegada de las técnicas NGS (*Next-Generation Sequencing*), el abaratamiento de costes ha llevado a un rápido incremento del número de tumores humanos secuenciados. En esta línea, a principios de la década de 2010, el Consorcio Internacional Genoma del Cáncer (ICGC) lanzó el proyecto Pan-Cancer Analysis of Whole Genomes (PCAWG), con la intención de catalogar toda la variación genética somática asociada a unos 2.500 genomas del cáncer (Consortium 2020). Este proyecto supuso un desafío técnico y organizativo sin precedentes en el campo, y la publicación de sus resultados a comienzos de 2020, representó

## *“La inserción de retrotransposones es el tipo de variación estructural más frecuente en algunos tipos tumorales”*

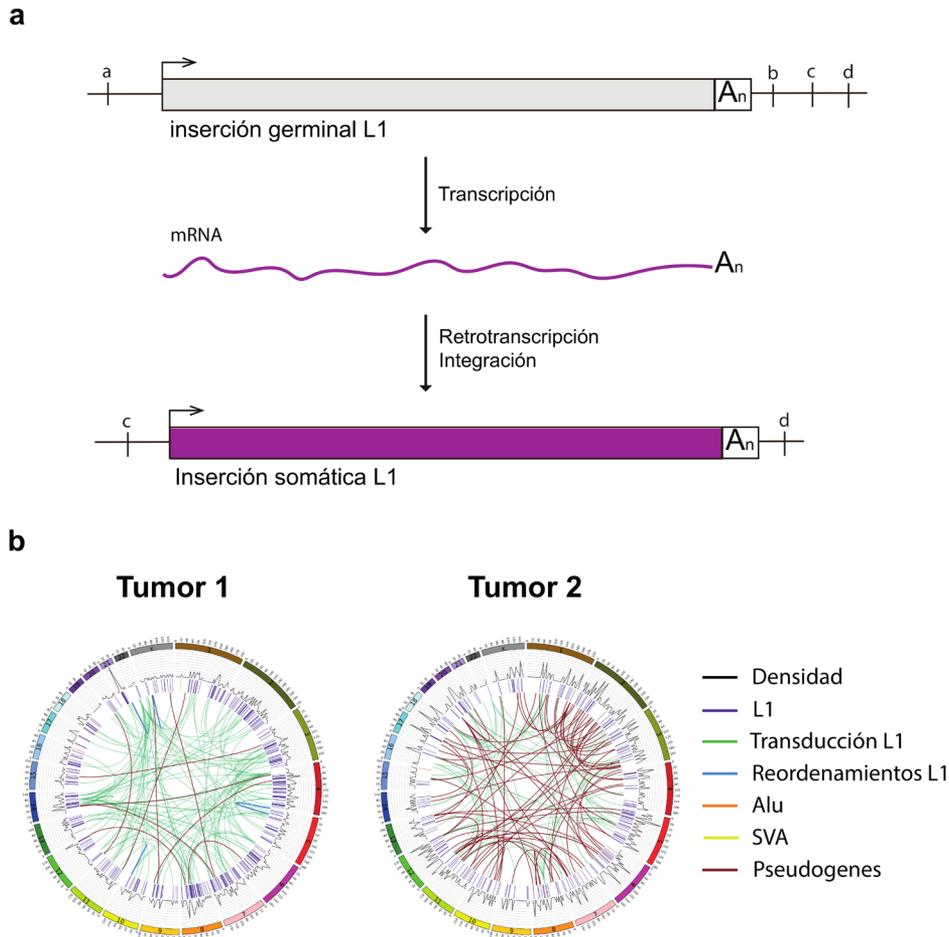
uno de los hitos más importantes en el estudio del cáncer de la última década. El análisis llevado a cabo identificó en total unas 300 mil variantes estructurales y encontró que el 95% de los tumores analizados tenían al menos una variante estructural somática, existiendo una gran variabilidad en el número y tipo de éstas. Aunque globalmente las deleciones resultaron las variantes estructurales más frecuentes, seguidas de las duplicaciones en tándem y las translocaciones, este análisis mostró que la inserción de retrotransposones es el tipo de variación estructural más frecuente en algunos tipos tumorales, confirmando al ADN móvil como una importante fuente de mutación somática en el cáncer.

### **Retrotransposones y evolución**

Los retrotransposones son elementos de tipo repetitivo que tienen capacidad para movilizarse y que están presentes en el genoma nuclear de la mayoría de las especies eucariotas, incluida la especie humana. Estos elementos se propagan en el genoma a través de un mecanismo denominado retrotransposición, que in-

volucra la transcripción del elemento en un ARN mensajero que posteriormente se retrotranscribe para formar una molécula de ADN que es integrada en otro lugar del genoma nuclear (**Figura 3a**). En este proceso intervienen tanto enzimas codificadas por los propios retrotransposones como enzimas celulares, las cuales son reclutadas para ayudar a completar el ciclo de retrotransposición. Este proceso puede repetirse una y otra vez, de manera que los retrotransposones incrementan su número en el genoma que los contiene, al tiempo que hacen uso de los recursos celulares.

En el genoma humano hay cuatro tipos principales de retrotransposones, son los elementos LINE-1 (L1), los Alu, los SVA, y los retrovirus endógenos humanos (HERVs). Mientras que los elementos L1 y los HERVs son autónomos, es decir, codifican para las enzimas necesarias en la retrotransposición, los Alu y SVA no lo son y emplean la maquinaria codificada por L1 para movilizarse. Estos elementos con capacidad móvil son importantes por dos motivos: el primero es que representan el 42% del tamaño total del genoma humano, y el segundo es que son una importante fuente de mutación en los genomas



**Figura 3. Movilización de elementos móviles en tumores humanos. a.** El mecanismo de retrotransposición implica la generación por transcripción de un ARN mensajero intermediario, el cual es convertido por retrotranscripción a una molécula de ADN, que será finalmente integrada en una nueva localización del genoma. **b.** Algunos tumores contienen centenares de movilizaciónes generadas por retrotransposición somática. Aquí se muestra el caso real de los genomas de dos tumores, en donde se pueden observar diferentes tipos de retrotransposición. Este tipo de representación circular se denomina Circos, en la cual en la parte exterior del diagrama se representan los ideogramas de los cromosomas humanos (desde el cromosoma 1 hasta el X), mientras que en la parte interior del diagrama se representan, mediante líneas de diferentes colores, la movilización somática de diferentes eventos de retrotransposición (L1, Alu, SVA, transducciones y reordenamientos mediados por L1, y pseudogenes). La curva negra muestra la densidad de movilizaciónes somáticas a lo largo de los cromosomas.

de la mayoría de las especies eucariotas, incluida la nuestra. La mayor parte de las copias de retrotransposones en nuestro genoma representan restos fósiles de actividad antigua y ya no se movilizan. Por ejemplo, prácticamente todos los HERVs saltaron por última vez en el genoma humano hace cientos de miles de años. Además, de las 500 mil copias de elementos L1 identificadas en el genoma humano de referencia, hoy sabemos que solo alrededor de un centenar se mantienen activas, y algo similar ocurre con Alu y SVA. Sin embargo, muchas de las copias incapaces de moverse están desempeñando funciones importantes, por ejemplo, manteniendo la estructura de nuestros cromosomas o interviniendo en la regulación de la expresión de nuestros genes.

En el año 1980, dos trabajos independientes publicados en la revista *Nature* (Doolittle and Sapienza 1980; Orgel and Crick 1980), postulaban que la omnipresencia de los elementos móviles (incluidos los retrotransposones) en los genomas eucariotas podría ser explicada por mecanismos que no implicaban una ventaja selectiva para el hospedador, concluyendo que el incremento de sus frecuencias y su mantenimiento en las poblaciones naturales puede ser simplemente explicada por la capacidad de estos elementos para replicarse en los genomas que los contienen. Desde entonces, para explicar la persistencia de los elementos móviles

en los genomas eucariotas, se fue retomando esta hipótesis, que los calificaba como “ADN egoísta” o “ADN parásito”. Es más, un trabajo un poco posterior (Hickey 1982), alimentó la teoría del “ADN egoísta”, cuando llegó a demostrar teóricamente que es posible la persistencia de los elementos móviles en las poblaciones naturales, aunque éstos supongan una desventaja para los organismos que los hospedan. El modelo propuesto por Hickey demostraba, en un período en el que arribaba el neutralismo, que el ADN egoísta no tenía que ser necesariamente neutro. Un hecho significativamente importante en este aspecto es que este ADN egoísta puede tener importantes efectos deletéreos sobre el hospedador y, sin embargo, seguir extendiéndose en la población. Años más tarde, varios trabajos revalorizarían esta visión, al demostrar que los efectos deletéreos asociados a la movilización de los elementos móviles podían reducir la fitness de un individuo (Charlesworth, et al. 1994). Nótese que, en el contexto de la Genética, el término “fitness” se entiende como una propiedad que refleja la probabilidad de éxito en la reproducción y/o supervivencia de un organismo.

Consistentemente con la consideración de los elementos móviles como parásitos intragenómicos, se propusieron modelos para explicar la dinámica poblacional de éstos en los organismos eucariotas (Charlesworth, et al. 1994). Estos trabajos con-

cluían que los elementos móviles se mantienen en las poblaciones principalmente como resultado de un incremento en el número de copias, debido a su actividad transposicional, al cual se opone sobre todo la selección natural frente a determinadas mutaciones deletéreas (es decir, mutaciones que reducen la fitness) generadas por la transposición.

Desde la década de 1980, el mayor conocimiento que se ha ido acumulando sobre la dinámica de los elementos móviles en los genomas eucariotas, ha cambiado la visión de éstos como estrictamente parásitos. Es cierto que su movilización puede resultar deletérea, tal y como se ha mencionado, y que tengan un comportamiento esencialmente parásito, pero se ha constatado que pueden llegar a suponer un beneficio y es evidente que han venido desempeñando un papel relevante en la evolución de los genomas y las especies eucariotas (Senft and Macfarlan 2021). Por ejemplo, hoy sabemos que los retrotransposones son fuente de secuencias nucleotídicas con capacidad para regular la expresión de nuestros genes, entre otras funciones celulares conocidas.

## **Retrotransposición somática, enfermedad y cáncer**

Aunque la mayoría de las inserciones somáticas de retrotransposones son fenotípicamente silentes, se han identificado casos que tienen consecuencias fenotípicas severas, llegando incluso a causar enfermedad. El primer caso reportado de este tipo fue hace 25 años, en un niño con hemofilia A, el cual presentaba una retrotransposición *de novo* integrada en uno de los exones del gen *Factor VIII* de la coagulación, siendo ésta la causa de la enfermedad (Kazazian and Moran 2017). Desde entonces, se han registrado numerosas inserciones somáticas en diferentes individuos que han sido relacionadas con la causa esporádica de más de 60 enfermedades humanas distintas. En el caso del cáncer, aunque desde hace varias décadas se han identificado algunas inserciones somáticas que afectan a genes implicados en el proceso tumoral, la relación causa-efecto ha resultado poco fiable para la mayoría de éstas, principalmente por la falta de resolución suficiente del contexto genómico en el cual eran encontradas y también por la falta de otros

*“Aunque la mayoría de las inserciones somáticas de retrotransposones son fenotípicamente silentes, se han identificado casos que tienen consecuencias fenotípicas severas llegando a causar enfermedad”*

datos moleculares complementarios que iluminasen una respuesta. Así, el papel que los retrotransposones puedan jugar en la oncogénesis ha sido una incógnita persistente en el campo del ADN móvil durante mucho tiempo, y no fue hasta el desarrollo de las técnicas de secuenciación masiva y de metodologías informáticas específicas para el análisis de los retrotransposones, cuando hemos podido asistir a su revelación.

Recientemente, en el marco del proyecto PCAWG, hemos tenido la oportunidad de estudiar extensamente el papel de los retrotransposones en cáncer humano (Rodríguez-Martin, et al. 2020). Tras analizar más de 2.500 genomas tumorales pertenecientes a pacientes con 38 tipos de cáncer diferentes, identificamos unos 20 mil eventos de retrotransposición adquiridos somáticamente en el 35% de los genomas. Entre los tipos de retrotransposones, las inserciones de L1 resultaron las más frecuentemente movilizadas en cáncer, representado más del 98% de todos los eventos, seguidas por los elementos Alu y SVA. La retrotransposición somática resultó ser muy frecuente en cáncer de esófago, cánceres orales, cáncer de pulmón y cáncer colorrectal. Estos cuatro tipos tumorales agrupan a más del 70% de todas las inserciones de retrotransposones identificadas en el proyecto PCAWG. En tumores de esófago, la retrotransposición representa la primera clase de variación

estructural, por encima de deleciones, duplicaciones, inversiones y translocaciones, siendo además la segunda clase más frecuente en los tumores de cabeza y cuello y también en tumores colorrectales. En estos tipos tumorales es frecuente encontrar muestras individuales con tasas de retrotransposición muy elevadas, que contienen cientos de inserciones somáticas de L1 (**Figura 3b**).

Además de los eventos de inserción canónica, en los cuales solo el elemento móvil es encontrado en el punto de inserción, en los genomas tumorales es frecuente que la movilización de L1 arrastre consigo secuencias de material genético adyacente a dicho elemento (Tubio, et al. 2014). Este mecanismo es conocido como transducción mediada por L1 y afecta a un 18% de todas las inserciones somáticas de L1 en los genomas del cáncer. En ocasiones las secuencias adyacentes movilizadas pueden contener secuencias codificadoras (como exones, o incluso genes enteros) y secuencias de tipo regulador (como sitios de unión a factores de transcripción), pudiendo representar un importante impacto funcional para el genoma de un tumor.

En algunos tumores observamos que la integración aberrante de L1 promueve reordenamientos de grandes regiones del genoma; normalmente se trata de deleciones de millones de nucleótidos que, en

ocasiones, implican la pérdida de importantes genes supresores de tumores sin los cuales puede iniciarse el proceso tumoral (Rodríguez-Martin, et al. 2020). Otras veces, la integración aberrante de elementos L1 en los genomas tumorales puede causar otros reordenamientos estructurales, tales como duplicaciones, inversiones o translocaciones. Estos reordenamientos pueden llegar a generar cromosomas dicéntricos (es decir, con dos centrómeros) que provocan fallos en el reparto del material genético durante la división celular, pudiendo llevar en último término a la amplificación de genes con capacidad para inducir tumores, los llamados oncogenes. Todos estos reordenamientos, generados por la actividad somática aberrante de L1, nos dan una visión de los elementos móviles como nunca habíamos tenido, y demuestran de una manera definitiva que los retrotransposones pueden tener un papel principal en el origen y la progresión tumoral.

Por último, los elementos L1 pueden promover indirectamente la movilización

de pseudogenes (Cooke, et al. 2014). Estos falsos genes son segmentos de ADN presentes en nuestro genoma que se asemejan a un gen funcional, pero que en la práctica no son funcionales, por lo que no suelen transcribirse y, desde luego, no codifican para proteínas. Sin embargo, en ocasiones ocurre que la maquinaria celular puesta en marcha por L1 durante su retrotransposición puede llegar a movilizar algunos pseudogenes, transcribiéndolos e integrándolos en otras partes del genoma tumoral, generando así variabilidad estructural en los genomas del cáncer.

Todos estos datos demuestran que la retrotransposición somática juega un papel importante en la remodelación

del genoma del cáncer, representando otro mecanismo por el cual los tumores adquieren nuevas mutaciones que los ayudan a sobrevivir y crecer. Curiosamente, solo una pequeña cantidad de elementos L1 presentes en nuestro genoma, apenas unas 150 copias que ocupan lugares concretos en nuestro material genético son responsables de todo este espectro de actividad somática en los genomas de los tumores humanos.

*“La retrotransposición somática juega un papel importante en la remodelación del genoma del cáncer, representando otro mecanismo por el cual los tumores adquieren nuevas mutaciones que los ayudan a sobrevivir y crecer”*

Aunque alguno de estos 150 elementos tiene una alta frecuencia en las poblaciones humanas, estando presente en los genomas de casi todos nosotros, la mayoría de ellos representan polimorfismos con diferentes frecuencias de ocupación en las poblaciones, de manera que solo están presentes en los genomas de algunos de nosotros. Alteraciones en los mecanismos celulares encargados de reprimir su actividad pueden promover su retrotransposición, mutando el genoma tumoral al que parasitan. Entre los distintos mecanismos de represión, el más conocido es la metilación del ADN, un proceso natural en nuestras células que consiste en la modificación química de los nucleótidos que componen nuestro ADN, y que está implicado en la represión de la expresión de los genes en los genomas eucariotas.

### **Retrotransposición somática en tejidos sanos**

Métodos computacionales desarrollados recientemente permiten datar una gran parte de las variantes genéticas que se observan en un tumor (Consortium 2020). La aplicación de estos métodos al estudio de la retrotransposición somática revela que los retrotransposones pueden saltar a lo largo de todas las etapas del tumor, tanto tempranas como más tardías. Nuestros resultados preliminares sugieren que, aunque existe una importante varia-

ción interindividual, en algunos pacientes, más del 70% de las inserciones de retrotransposones en cáncer son clonales tempranas, lo cual quiere decir que ocurrieron en estadios iniciales del proceso oncogénico, incluso décadas antes de que el tumor fuera diagnosticado. Así, en la actualidad hay mucho interés en estudiar la actividad somática de los retrotransposones fuera del ambiente tumoral, en lo que denominamos tejido sano o normal.

En los tejidos neoplásicos, la expansión de los clones tumorales facilita enormemente la identificación de mutaciones somáticas conductoras que incrementan su frecuencia en el conjunto de células del tumor. Sin embargo, esto no es así en los tejidos sanos, donde hay una gran subclonalidad que dificulta la identificación de las mutaciones somáticas que puedan estar involucradas en expansiones clonales tempranas. Avances recientes en las técnicas de secuenciación y análisis genómico han permitido estudiar con una mayor resolución el proceso de mutación somática en tejido sano, es decir, no tumoral. Durante los últimos años se han venido empleando tres estrategias: la secuenciación de célula única, la secuenciación de líneas celulares crecidas a partir de células individuales, y la secuenciación de pequeñas poblaciones celulares aisladas de cortes histológicos mediante microdissección por captura láser (LCM, del inglés *laser capture microdissection*). Siguiendo

estas estrategias, por un lado, un reciente estudio en tejidos de intestino grueso empleando líneas celulares expandidas, ha revelado que la retrotransposición somática es un proceso mutacional activo en tejido sano, y que su tasa aumenta con la edad de un individuo (Nam, et al. 2022). Por otro lado, resultados preliminares en otros estudios de LCM en los

que estamos participando, sugieren que las tasas de retrotransposición somática varían significativamente entre diferentes tejidos sanos. En general, estos resultados evidencian que la retrotransposición podría ser relevante no solo en determinados tipos de cáncer, sino también en el desarrollo, el envejecimiento y otras enfermedades humanas.

## Bibliografía

- Charlesworth B, Sniegowski P, Stephan W. 1994. The evolutionary dynamics of repetitive DNA in eukaryotes. *Nature* 371:215-220.
- Consortium ITP-CAoWG. 2020. Pan-cancer analysis of whole genomes. *Nature* 578:82-93.
- Cooke SL, Shlien A, Marshall J, Pipinikas CP, Martincorena I, Tubio JM, Li Y, Menzies A, Mudie L, Ramakrishna M, et al. 2014. Processed pseudogenes acquired somatically during cancer development. *Nat Commun* 5:3644.
- Doolittle WF, Sapienza C. 1980. Selfish genes, the phenotype paradigm and genome evolution. *Nature* 284:601-603.
- Hickey DA. 1982. Selfish DNA: a sexually-transmitted nuclear parasite. *Genetics* 101:519-531.
- Kazazian HH, Jr., Moran JV. 2017. Mobile DNA in Health and Disease. *N Engl J Med* 377:361-370.
- Nam CH, Youk J, Kim JY, Lim J, Park JW, Oh SA, Lee HJ, Park JW, Jeong S-Y, Lee D-S, et al. 2022. Extensive mosaicism by somatic L1 retrotransposition in normal human cells. *bioRxiv*:2022.2005.2018.492429.
- Orgel LE, Crick FH. 1980. Selfish DNA: the ultimate parasite. *Nature* 284:604-607.
- Rodriguez-Martin B, Alvarez EG, Baez-Ortega A, Zamora J, Supek F, Demeulemeester J, Santamarina M, Ju YS, Temes J, Garcia-Souto D, et al. 2020. Pan-cancer analysis of whole genomes identifies driver rearrangements promoted by LINE-1 retrotransposition. *Nat Genet* 52:306-319.
- Senft AD, Macfarlan TS. 2021. Transposable elements shape the evolution of mammalian development. *Nat Rev Genet* 22:691-711.
- Stratton MR, Campbell PJ, Futreal PA. 2009. The cancer genome. *Nature* 458:719-724.
- Tubio JMC, Li Y, Ju YS, Martincorena I, Cooke SL, Tojo M, Gundem G, Pipinikas CP, Zamora J, Raine K, et al. 2014. Mobile DNA in cancer. Extensive transduction of nonrepetitive DNA mediated by L1 retrotransposition in cancer genomes. *Science* 345:1251-1254.

## An interview with Kostas Kampourakis

By Juan Gefaell, PhD student at the  
Department of Biochemistry, Genetics,  
and Immunology, University of Vigo  
([gefaell@uvigo.es](mailto:gefaell@uvigo.es))



Kostas Kampourakis

Kostas Kampourakis is a science educator currently working at the University of Geneva. He is interested in the teaching and the public understanding of science, especially of evolution and genetics as well as of the nature of science. He has published dozens of scientific papers on various topics as well as authored and edited several books for specialized audiences and the general public, including *Turning Points: How Critical Events Have Driven Human Evolution, Life, and Development* (Prometheus Books, 2018), *Uncertainty: How It Makes Science Advance* (with Kevin McCain; Oxford University

Press, 2019), *Understanding Evolution* (Cambridge University Press, 2020), and *Philosophy of Science for Biologists* (with Tobias Uller; Cambridge University Press, 2020). He is also editor of the Understanding Life book series by Cambridge University Press and has been the Editor-In-Chief of the journal *Science & Education* for several years. His latest book is titled *Ancestry Re-Imagined: Dismantling the Myth of Genetic Ethnicities*, forthcoming in Oxford University Press. As a result of his participation in EvoKE BCN 2021, Kostas has been kind enough to answer the following interview.

**Q- You were formally trained as a biologist and science educator, but you have also made significant contributions to the philosophy of science and biology. What influences have shaped your work? What authors or approaches have had the most impact on you as an academic?**

R- Indeed, I have no formal training in philosophy of science, yet I am the editor or co-editor of several books on the topic, and very interested in it. I think that philosophy of science is absolutely necessary, both for doing science and for teaching it. My research focuses on the latter, and I cannot think how one might teach about scientific concepts, explanations, models and theories (this is what we actually do in science education) without drawing on the philosophy of science.

Ever since I was an undergraduate student in biology, I had the feeling that something was missing from my studies. There was something that I needed in order to complete the picture and make sense of what I was studying. Luckily, a friend of mine who is older and was at the time very well versed in the philosophy of science guided me in my first foray in philosophy of science. Since then, philosophy of science has always been around anything I am doing.

Later on, when I started working as a school teacher, I became interested in

what in science education we call “nature of science”: what science is and how it is done. A colleague at my school recommended that I read a classic chapter by (my now good friend) Bill McComas. That was a key moment for me. What Bill did was to draw on philosophy of science to dispel various myths that I had also found to be popular among my students. That was a chapter with references to Popper, Kuhn, Lakatos, and this was when I began a more serious and systematic study of philosophy of science.

Then I got involved in the International History, Philosophy, and Science Teaching group, the journal *Science & Education*, and the rest is history.

**Q- In your recent plenary talk at EvoKE-BCN 2021, you distinguished between *evolution* literacy and *evolutionary* literacy, and argued that the latter is of uttermost importance for science education. Can you briefly explain the difference between both concepts and make a sketch of your argument in favor of promoting *evolutionary* literacy?**

R- Douglas Roberts has made a very useful distinction between two types of literacy relevant to science:

- *Science literacy*: Literacy relevant to processes and products of science, re-

lated to the content of science taught in classrooms (literacy about issues within science).

- *Scientific literacy*: Literacy relevant to questions that students may encounter as citizens and to the socio-ethical implications of scientific knowledge (literacy about the implications of science for society).

Based on this, we can distinguish between two types of literacy related to evolution:

- *Evolution literacy*: Literacy relevant to the evolution content taught in classrooms
- *Evolutionary literacy*: Literacy relevant to questions that students may encounter as citizens and to the socio-ethical implications of scientific knowledge

One might argue here that in any science domain one could distinguish between elements pertaining either to science or scientific literacy. Therefore, there does not seem to be any reason to make this distinction specific to evolutionary biology. But I respectfully disagree. Evolutionary theory can have direct implications for a person's worldviews, affecting beliefs such as racist ideas. Therefore, teachers need to be aware of these implications, and

be confident and competent to discuss these in the classroom.

**Q- Given that *evolutionary literacy largely deals with non-strictly scientific issues, how do you think it can be best promoted in the classroom?***

R- This is far from simple. Teachers would need to be aware of the respective issues: understand the science, its use and misuse, as well as the interpretations and the possible misinterpretations of the findings. There is a lot to digest here, but in my case this is what my books are for. With respect to evolutionary literacy, worldview and racism, my books *Understanding Evolution* (Cambridge University Press, 2020) and *Ancestry Re-Imagined: Dismantling the Myth of Genetic Ethnicities* (Oxford University Press, 2023) cover most, if not all, of the relevant topics.

**Q- Besides those problems related to *evolutionary literacy, what are the most pervasive problems for developing *evolution literacy* among students?***

R- Students' preconceptions, which result from deeply-held intuitions, such as design teleology and psychological essentialism, which in turn make evolutionary theory seem counterintuitive. The key idea here is that intuitively we perceive the features of organisms in the same way that we ought to perceive the features of

artifacts: as designed for a purpose and as having fixed essences. As a result, the idea that evolutionary outcomes are contingent seems hard to accept.

This is why teachers at all levels need to be aware of students' preconceptions about evolution, which make it difficult to understand. These preconceptions need to be challenged explicitly during teaching, in order for students to undergo a change in their conceptions. Research has shown that this can be done by bringing them to conceptual conflict situations. These are situations to which students are brought where they can compare their preconceptions with those offered by the teacher, and subsequently come to realize that the latter are better in terms of their explanatory potential than the former.

**Q- You have recently edited a book together with Tobias Uller (Lund University) entitled *Philosophy of Science for Biologists*. What do you think philosophy of science can contribute to the practicing biologist?**

R- As we write in the Preface of that book, we do not know if Richard Feynman actually said that philosophy of science is as helpful to science, as ornithology is to birds. However, we have come across biologists, with prestigious grants and publications, who think that any philosophical dis-

ussion is a waste of time. The experienced researcher, they would say, know what has to be done; the inexperienced has to learn from the experienced ones in the lab or in the field. Whatever Kuhn or Popper said (they have not heard about Lakatos, or any philosopher after him), is irrelevant to the actual practice of science. Philosophy of science is, at best, a nice endeavor for retired scientists, if they decide to reflect upon their own career and work.

We believe that the topics covered in the book are some of the most useful ones for any biologist, especially the younger ones, to understand. These include what constitutes an explanation in biology; what biological knowledge is; and what the nature theories and models in biology is; how biology concepts are used and transformed; why it matters that many biology concepts are metaphors; how concepts contribute to scientific advancement; how conceptual analysis can contribute to scientific practice; the methods used in the life sciences; how biologists study the past and why this kind of work can be as solid as experimental science; what the basis of biological classification is; what the nature of scientific controversies in the biological sciences is; and what the relation is between facts and values in biological science.

This list is far from exhaustive, for sure, but we believe it is a good start.

**Q- If you would have to say only one particular philosophical topic on which evolutionary biologists should be versed about given its importance to understanding how evolution works, what would you choose?**

R- I do not think that there is any single philosophical topic that is more important than the others. But if the question were reframed and asked what would be the first topic to consider with young researchers and especially students, I am inclined to think that this should be the nature and structure of scientific explanation. Perhaps the most important, ultimate aim of science is to explain nature. But there are many different explananda in evolutionary biology, including patterns (such as those resulting from natural selection) and unique events (such as the Cretaceous-Paleogene extinction). The explanations required in each case are different, and so delving into their nature and structure is important.

**Q- In one of your recent books, *Uncertainty: How it Makes Science Advance* (coauthored with Kevin McCain), you argue that uncertainty is an integral part of science, and that we should view it not as a weakness, but rather as a strength of science and scientific reasoning. However, you also argue that our educational system does not teach students how to**

**effectively deal with uncertainty and accept it as a natural part of science. Instead, we tend to give students black or white answers to complex issues, and obviate the uncertainty that surrounds much of our scientific knowledge of the world. How do you think this mismatch between how science really works and how we teach it has affected public trust of science during COVID-19 pandemic? What communicative strategies should be pursued by scientists who wish to defend science against denialism yet do not misrepresent how science really works?**

R- Psychologist Gerd Gigerenzer has cogently stated the problem: we teach our children the mathematics of certainty, Euclidean geometry, but not the mathematics of uncertainty, statistics. The problem is that in trying to establish students' trust in science, we present it as certain and authoritative when it comes to the natural world. It is true that science is the single best way to approach, study and understand the natural world. It is also true that the understanding produced is solid. However, there are always factors we cannot control, there are always details we do not or cannot know, and therefore there are always uncertainties. In fact, and climate science is a fine example here, the more we understand a phenomenon, the better we become aware of the related uncertainties.

Therefore, I think that the simplest thing to do would be to help our children understand statistics and probabilities for a start. There are so many brilliant non-fiction books on these topics that could be used for teaching students. We also need to be explicit about the uncertainties inherent in science. A counter-argument here is that if we present these uncertainties to students, we might challenge their trust in science. Rather, the argument goes, we have to help them understand it first, and later deal with the uncertainties. But I disagree. I think it is a bigger challenge for students' trust in science to present it as (almost) certain, only for them to later realize that it is not. Rather, I believe that we have to explain both its strengths and its limitations right from the start.

**Q- What projects are you currently working right now? Can you tell us a little bit about them?**

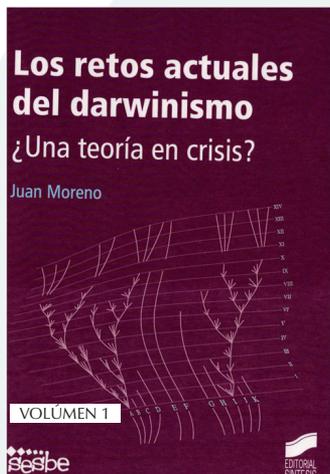
R- I am currently developing a new research project for delving deeper in teachers' construal of the concepts of evolutionary biology. I am also working, as usual, on various books: editing a collection about myths related to Charles Darwin's life and work, with some stellar historians contributing; writing a book to challenge the stereotypical account of mendelian genetics taught in schools; and writing a book about science distrust.

**Q- Do you have any advice to young evolutionary biologists who are also interested in the educational and philosophical implications of evolutionary theory?**

R- Read, read, read!!! There are many books that are relevant and interesting, and at the same time accessible. Key thinkers who have also written accessible books are Michael Ruse and Philip Kitcher.

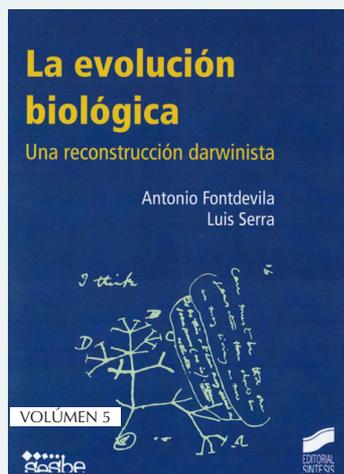
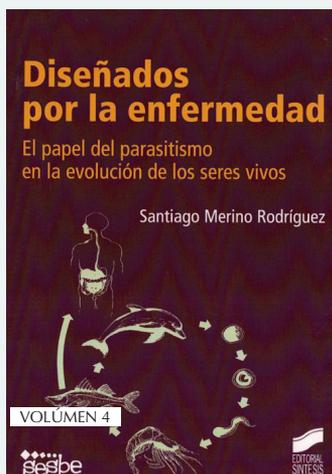
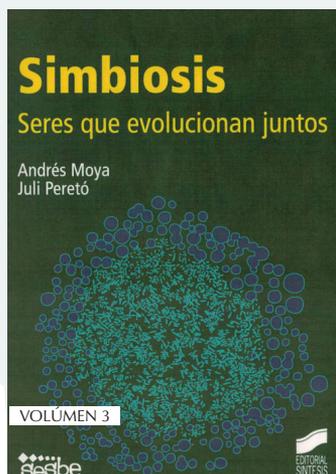
# Libros de la colección SESBE

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



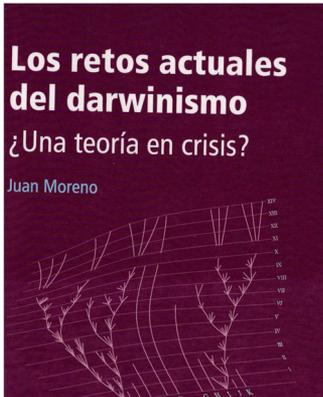
Lote de 5 títulos  
SOCIOS  
**49€\***  
Volúmenes  
del 1 al 5

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



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

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



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

---

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

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

---



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

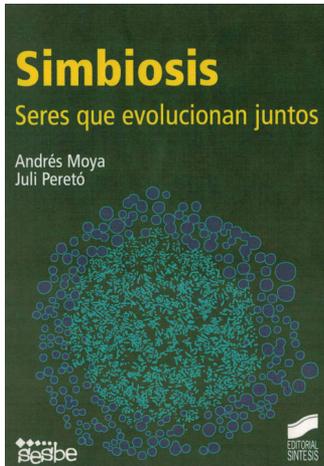
el del resto de los animales, no está justificada en absoluto, puesto que somos una especie de mamífero que está incluida en el grupo de los primates. Éste, el evolutivo, es el único enfoque científico posible que puede permitir que nos comprendamos mejor a nosotros mismos. Es cierto que somos diferentes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

---

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

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

---

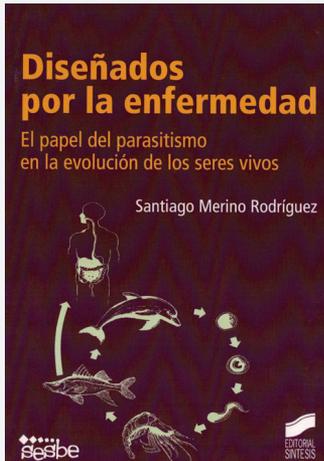


**Volumen 3.** Este libro trata sobre un fenómeno ubicuo en la Biosfera: la simbiosis (literalmente, vivir juntos). Gracias al estudio de los genomas de los seres que han unido sus destinos evolutivos, podemos conocer mejor el impacto de las simbiosis en la historia de la vida. Esta obra, dirigida a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

---

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

---



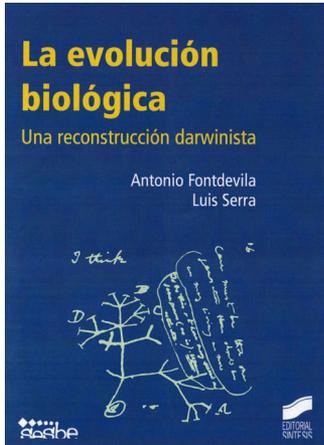
**Volumen 4.** Los parásitos, entendidos en un sentido amplio, incluyen seres tan distintos como virus o vertebrados y representan una de las formas de vida más extendidas en la naturaleza. Su influencia sobre los seres vivos que les proporcionan sustento es, sin duda, enorme y han estado implicados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

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

---

Los socios podrán disfrutar de **importantes descuentos** para la compra de los libros de la colección. [¡Hazte socio aquí!](#)  
**Volumen 4: 11 euros (40% de descuento) + gastos de envío= 17€**  
a abonar en la cuenta de la SESBE al hacer la solicitud

---



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

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

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

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

---

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

---

*“Los libros se pueden adquirir en los congresos de la SESBE o contactando con Borja Milá, [b.mila@csic.es](mailto:b.mila@csic.es)”*

# Cómo hacerse miembro de la SESBE...

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

1

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

2

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

Número de cuenta: 2038 6166 21 3000095394

Código IBAN: ES33 2038 6166 2130 0009 5394

Código BIC (SWIFT): CAIXESBBXXX

3

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

[secretaria.sesbe@kenes.com](mailto:secretaria.sesbe@kenes.com)

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

*\*\*\*Los nuevos miembros recibirán de regalo un libro de la colección SESBE de su elección\*\*\*  
(ver títulos en [www.sesbe.org](http://www.sesbe.org))*

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

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

© 2022 SESBE  
ISSN 1989-046X

## Junta Directiva de la SESBE

Presidente: **Toni Gabaldón**

Vicepresidente: **Juan Arroyo**

Secretario: **Borja Milá**

Tesorero: **Andrés Barbosa**

Vocales: **Ester Lázaro**

**Isabel Almudí**

**Pau Carazo**

**Ricarda Riina**

**Rosalía Piñeiro**

**Borja Figueirido**

Imagen de portada: **junco LEGENDA**

***Junco hyemalis oreganus* en vuelo.**

Foto realizada por: **Roy Hancliff**.

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)*

**Emilio Rolán-Alvarez**

*(Universidade de Vigo)*

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

[rolan@uvigo.es](mailto:rolan@uvigo.es)

**Sociedad Española de Biología Evolutiva (SESBE)**

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 Almudí** *(UB, Barcelona)*

**Antonio Diéguez** *(UMA, Málaga)*

**José B. Díez** *(UVIGO, Vigo)*

**Amparo Latorre** *(UV, Valencia)*

**José Martín** *(MNCN, Madrid)*

**Borja Milá** *(MNCN, Madrid)*

**Emilio Rolán-Alvarez** *(UVIGO, Vigo)*

**Ana Riesgo** *(MNCN, Madrid)*