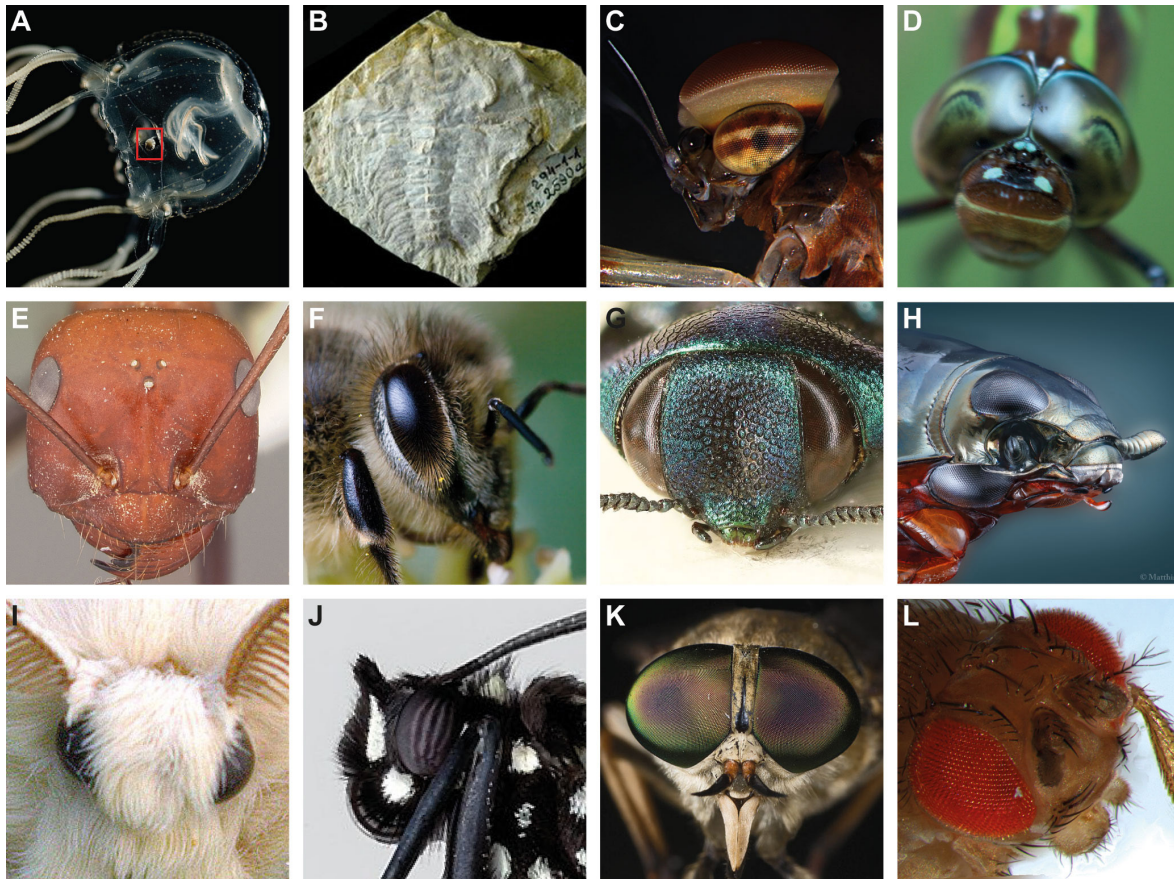


eVOLUCIÓN

Boletín de la Sociedad Española de Biología Evolutiva
Vól. 18(1) Marzo 2024



Sumario

Carta del Presidente de la SESBE	3
<i>Toni Gabaldón</i>	
El papel del tiempo de desarrollo en la evolución de los filos animales con segmentación espiral.....	5
<i>José M. Martín-Durán</i>	
Selección y conflicto sexual en ambientes complejos.....	17
<i>Pau Carazo</i>	
El ojo de los insectos: una perspectiva evolutiva.....	33
<i>Tòt Senar, Isabel Almudí</i>	
Las reglas de Lewontin desde la perspectiva de los paisajes adaptativos.....	46
<i>Álvaro Sánchez</i>	
An interview with Jonathan Losos.....	61
<i>Joan Garcia-Porta</i>	
Evolutionary insights into plant size increase in crops	72
Reseña del libro: “Bailando con moscas” Por Antonio Fontdevila	75
<i>Manuel Soler</i>	
Próximo Congreso de la Sociedad Europea de Biología Evolutiva ESEB 2025 en BARCELONA	79
Libros de la colección SESBE.....	81
Cómo hacerse miembro de la SESBE	85

Carta del Presidente de la SESBE

Toni Gabaldón



Escribo estas líneas cuando todavía está fresco el grato recuerdo del congreso de la SESBE en Málaga, que celebramos en Enero. Desde aquí quiero reiterar mis felicitaciones al equipo organizador, y resaltar que fue un éxito de asistencia, y que tuvo una alta calidad científica tanto en las presentaciones orales, como en las sesiones de póster. Felicito también a la ganadora del II Premio Pere Alberch a la mejor tesis sobre biología evolutiva: Alicia Gómez Fernández. En su segunda edición, este premio se ha consolidado como un prestigioso reconocimiento a personas que han obtenido recientemente el doctorado en cualquier área de la biología evolutiva. Nos complace ver la alta calidad de las tesis evaluadas, que hace siempre difícil la elección de una ganadora. En el congreso tuvimos tam-

bién nuestra asamblea, en la que discutimos posibles acciones y elegimos nuevos cargos. Quiero agradecer a las personas salientes de la Junta Directiva (Ester Lázaro, Juan Arroyo, y Ricarda Rina) su excelente trabajo y dedicación, siempre desinteresada. También doy la bienvenida a nuestras nuevas vocales: Patricia Álvarez-Campos, Marta Barluenga, Iván Gómez-Mestre y Aida Verdes. Encaminamos esta nueva etapa que nos conducirá a la siguiente asamblea en el congreso de que celebraremos en València en 2026. Pero antes nos veremos en Barcelona los días 17 al 22 de Agosto de 2025, fechas en las que celebraremos el congreso de la ESEB (www.eseb2025.com) os animo a permanecer atentos a las próximas llamadas para simposios. En la última asamblea constatamos un aumento sos-

tenido del número de socios, superando la barrera de los 400, con 422, de los cuales 92 son estudiantes. Esto nos va a permitir mantener todas las actividades que ya realizamos, y emprender nuevas. Para ello, sin embargo, necesitamos la implicación de personas socias más allá de las que estamos en la junta directiva, mediante la implicación en diferentes grupos de trabajo como el comité editorial, premio Pere Alberch, o el programa de mentorazgo. Una forma de colaborar es hacer propuestas de actividades concretas que puedan organizarse desde la SESBE o con la colaboración de la SESBE. En este sentido, nuestra sociedad suele apoyar otras reuniones científicas celebradas en nuestro país y co-organizadas por personas socias. El apoyo suele consistir en becas de asistencia de doctorandos o postdocs inscritos en la SESBE. Así hemos apoyado el encuentro sobre genómica comparada de eucariotas unicelulares que se celebrará en Septiembre en Sant Feliu de Guixols (Girona), y apoyaremos otros encuentros durante este año. Si estas organizando al-

gún evento, curso, o congreso en el marco de la biología evolutiva, háznoslo saber. La promoción del conocimiento de la evolución más allá de los ámbitos científicos es uno de los objetivos de la SESBE y por eso también estamos especialmente interesados en ayudar a la promoción de obras de divulgación o actos dirigidos al público general o a sectores clave como el profesorado de secundaria. En este sentido, durante el congreso, se promocionaron los libros de Pablo Vargas (*"Evolución en 100 preguntas"*, ediciones Nowtilus) y de Antonio Fontdevila (*"Bailando con moscas"*, ediciones Menoscuarto). Antes de acabar, quiero recordar nuestro programa de Mentorazgo, dirigido a personas en etapa postdoctoral o dando sus primeros pasos dirigiendo un grupo. Si estás en esa situación, no dudes en aprovechar la oportunidad de contar con una persona más establecida como mentora. Y ahora sí, te dejo adentrarte en este número de la revista eVolución que, como siempre, viene repleta de información importante y artículos de alta calidad.

Toni Gabaldón

Presidente de la SESBE

El papel del tiempo de desarrollo en la evolución de los filos animales con segmentación espiral

José M. Martín-Durán, Facultad de Ciencias Biológicas y del Comportamiento, Queen Mary University of London. Londres, Reino Unido. chema.martin@qmul.ac.uk

Hoy en día, reconocemos 31 filos animales, cada uno con una morfología o plan corporal básico único y distinguible. La mayoría de estos planes corporales aparecieron en el Cámbrico, hace más de 500 millones de años, en un estallido de diversificación morfológica y ecológica conocido como la “explosión Cámbrica” (Budd y Jensen, 2017). A pesar de las radiaciones, extinciones y adaptaciones posteriores, estos planes corporales se han mantenido prácticamente estáticos. La morfología de un animal aparece durante la embriogénesis, un proceso gradual a través del cual una única célula, el cigoto, se divide y define un conjunto primario de células organizadas espacialmente, que luego se diferencian en la gran cantidad de tipos celulares, tejidos y órganos de los animales adultos. ¿Cómo surgen los pla-

La morfología de un animal aparece durante la embriogénesis, un proceso gradual a través del cual un conjunto de células se diferencian en la gran cantidad de tipos celulares, tejidos y órganos de los animales adultos

nes corporales durante la embriogénesis? ¿Qué mecanismos celulares y genéticos controlan la embriogénesis animal, y, por tanto, la formación de los planes corporales? ¿Cómo cambian estos mecanismos con el tiempo? y ¿Cómo contribuye el

cambio de estos mecanismos a la evolución morfológica de los animales?

El campo de la evolución y el desarrollo (EvoDevo) animal intenta dar respuesta a estas preguntas (Raff, 1996). Cimentado en observaciones que datan de la época previa y contemporánea a Charles Darwin, la moderna EvoDevo surge en los años 80 y 90 del siglo pasado, amalgamando distintas aproximaciones teóricas y experimentales para proveer una visión holística de la evolución animal a través del estudio comparado del desarrollo embrionario (Hall, 2012). La aparición de las técnicas de filogenia molecular — y más recientemente de la filogenómica — separaron el estudio de la diversificación morfológica animal de los esfuerzos para inferir relaciones filogenéticas, transformando la topología del árbol evolutivo animal y aportando un nuevo marco conceptual sobre el cual inferir direcciones de cambio fenotípico. A la vez, los avances en biología molecular en los años 70 permitieron empezar a diseccionar las bases genéticas del desarrollo embrionario animal, revelando la por entonces paradójica, pero fundamental, observación que mecanismos genéticos similares con-

trolan procesos de desarrollo equivalentes en organismos filogenéticamente dispares, como vertebrados, insectos y gusanos (Wolpert et al., 2019). Hoy, la revolución genómica y de análisis de datos masivos están facilitando el establecimiento de nuevas especies tratables experimentalmente y la exploración de una mayor diversidad de linajes animales. Así, el campo de la EvoDevo atraviesa una etapa dorada en la que se disfrutaron de las condiciones tecnológicas ideales para ir más allá de las especies modelo tradicionales, mayoritariamente terrestres, y abordar el estudio de la gran diversidad de organismos invertebrados marinos, paso imprescindible para desentrañar los orígenes y mecanismos responsables de las mayores transiciones en la historia evolutiva animal.

Spiralia y el desarrollo espiral

Con 15 de los 31 filos animales, Spiralia es el clado de animales con simetría bilateral con mayor número de planes corporales diferentes, incluyendo grupos y especies de gran importancia ecológica (p. ej., lombrices de tierra) y económica (p. ej.,

Mecanismos genéticos similares controlan procesos de desarrollo equivalentes en organismos filogenéticamente dispares, como vertebrados, insectos y gusanos

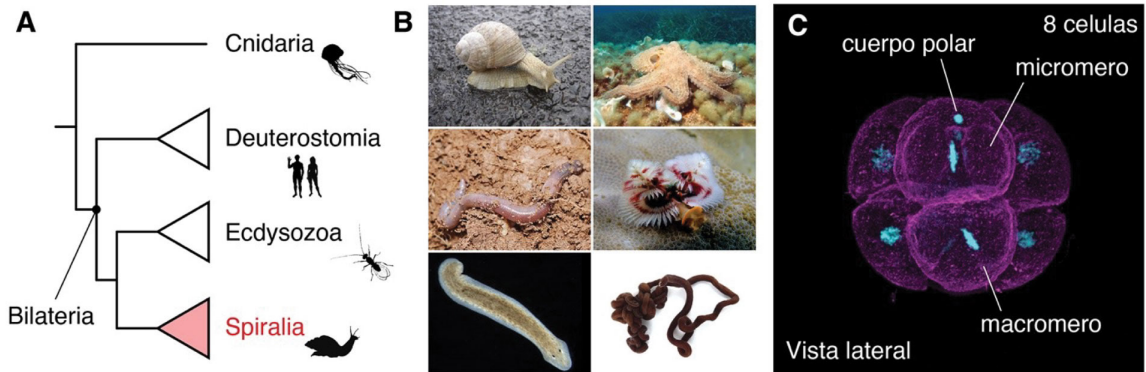


Figura 1. Spiralia y el desarrollo espiral. A. Cladograma de la posición filogenética de Spiralia en el contexto de Bilateria, u organismos con simetría bilateral. Siluetas obtenidas en Phylopic y bajo licencias de dominio público. B. Ejemplos representativos de organismos pertenecientes a Spiralia. De de arriba a abajo y de izquierda a derecha: gasterópodo y cefalópodo (Mollusca), lombriz de tierra y serpúlido (Annelida), planaria (Platyhelminthes) y nemertino (Nemertea). Imágenes obtenidas en Wikicommons. C. Embrión de ocho células del anélido *Owenia fusiformis*. Nótese el ligero desplazamiento de los blastómeros del polo animal sobre los del polo vegetal. Imagen en C modificada de Carrillo-Baltodano *et al.* 2021.

Spiralia es el clado de animales con simetría bilateral con mayor número de planes corporales diferentes, ¿cuál es el origen de la fascinante diversidad morfológica en este grupo animal?

especies de bivalvos explotados en acuicultura) (Marletaz *et al.*, 2019) (Figura 1A, B). Sorprendentemente, siete filos dentro de Spiralia con morfologías muy diferentes, incluidos platelmintos, anélidos, moluscos y nemertinos, comparten el mismo modo de embriogénesis temprana, denominado desarrollo espiral (Martin-Duran y Marletaz, 2020) (Figura 1C). Este es un programa de divisiones cigóticas altamente estereotipado y que no sólo da nombre al clado — Spiralia — sino que es también probablemente su característica ancestral. Mayoritariamente marinos, aunque con linajes que han colonizado prácticamente

todos los ecosistemas de la Tierra, el estudio moderno de la evolución y el desarrollo de Spiralia está, sin embargo, en su infancia, pese a ser de vital importancia para entender los orígenes de casi la mitad del reino animal y, por tanto, de los eventos más importantes que llevaron a la aparición de la diversidad morfológica y ecológica de nuestro planeta.

Las similitudes de desarrollo en Spiralia se extienden más allá de un programa de división compartido y linajes celulares ampliamente conservados. Existe amplia evidencia de que regiones corporales, órganos y tipos celulares expresan marcadores moleculares similares en Spiralia, y los movimientos morfogenéticos durante y después de la gastrulación se basan en principios similares y son probablemente homólogos en clados filogenéticamente alejados. ¿Cuál es, entonces, el origen de la fascinante diversidad morfológica en este grupo animal? Recientemente, varios estudios han demostrado que la cooptación génica y los genes específicos de linaje, así como la innovación genómica y epigenética podrían estar detrás de la aparición de muchas de las novedades

morfológicas en Spiralia, desde la formación de la concha de los moluscos hasta la evolución del sofisticado plan corporal de los cefalópodos. De todos modos, hasta qué punto estos fenómenos juegan un papel general en la evolución del desarrollo y plan corporal de Spiralia es todavía incierto, en gran medida porque el estudio genómico y molecular del desarrollo espiral y de los filos que pertenecen a Spiralia es aún incipiente, retraso que iniciativas paneuropeas en las que la SESBE tiene un papel destacado, como ERGA (*European Reference Genome Atlas*), contribuirán afortunadamente a resolver. En este artículo, sin embargo, quiero centrarme en un proceso quizás menos estudiado, pero posiblemente más fundamental en la diversificación de la embriogénesis espiral y el cambio fenotípico en Spiralia como son las heterocronías del desarrollo. Originalmente descritas en el contexto de la evolución morfológica y la paleobiología, las heterocronías son cambios en el tiempo de inicio o finalización de procesos del desarrollo o en la velocidad de este, lo cual conduce a una diferenciación fenotípica con respecto al estado ancestral. Como detallaré a continuación,

Las heterocronías predominan durante el desarrollo espiral y se encuentran en el centro de muchas de las características polimórficas de este grupo animal

las heterocronías predominan durante el desarrollo espiral y se encuentran en el centro de muchas de las características polimórficas de este grupo animal. Identificarlas, pero, sobre todo, entender cómo ocurren y se originaron, es el reto inmediato en el estudio evolutivo y del desarrollo de Spiralia.

Heterocronías en el desarrollo temprano

Condicionada por la estrategia reproductiva de cada linaje, la embriogénesis animal temprana es morfológicamente variable (Raff, 1996). Sin embargo, la división del cigoto siempre da como resultado un aumento de la organización espacial del embrión, al definirse las áreas de competencia de desarrollo básicas (p. ej., la región anterior o posterior). Normalmente, la especificación de estas áreas y destinos celulares ocurre primero por aportes maternos que se segregan de manera asimétrica para definir amplias zonas de competencia de manera autónoma, que se refinan a continuación por mecanismos condicionales de comunicación célula-célula. Según el peso relativo que tenga cada uno de estos dos fenómenos, el desarrollo animal temprano se ha clasificado tradicionalmente como “condicional” (o “regulativo”; cuando in-

teracciones celulares dominan esta etapa) y “autónomo” (o “mosaico”; cuando los determinantes maternos juegan un papel crucial) (Lawrence y Levine, 2006). Durante las etapas tempranas, los embriones con desarrollo espiral se subdividen en cuatro cuadrantes, denominados de la A a la D, siendo el cuadrante D el que forma destinos posteriores y dorsales, y exhibe actividad organizadora (Martin-Duran y Marletaz, 2020). El destino celular D se puede especificar bien de manera condicional, a través de la interacción de un blastómero en el polo vegetal — que adoptará el destino D — con las células ubicadas en el polo animal en la etapa de ~32–64 células, bien de manera autónoma, después de dos rondas de divisiones celulares asimétricas que segregan los factores citoplasmáticos maternos en un blastómero más grande — la célula D — en la etapa de 4 células (Henry, 2014) (Figura 2A). Así pues, el adelanto temporal en la especificación de los principales linajes celulares (esto es, heterocronía por pre-desplazamiento) es un evento común y central al desarrollo espiral.

Sorprendentemente, los modos autónomos y condicionales de especificación del destino celular D ocurren de manera natural en Mollusca y Annelida, incluso entre especies estrechamente relacionadas con idéntica morfología (Freeman y Lundelius, 1992). La presencia del modo

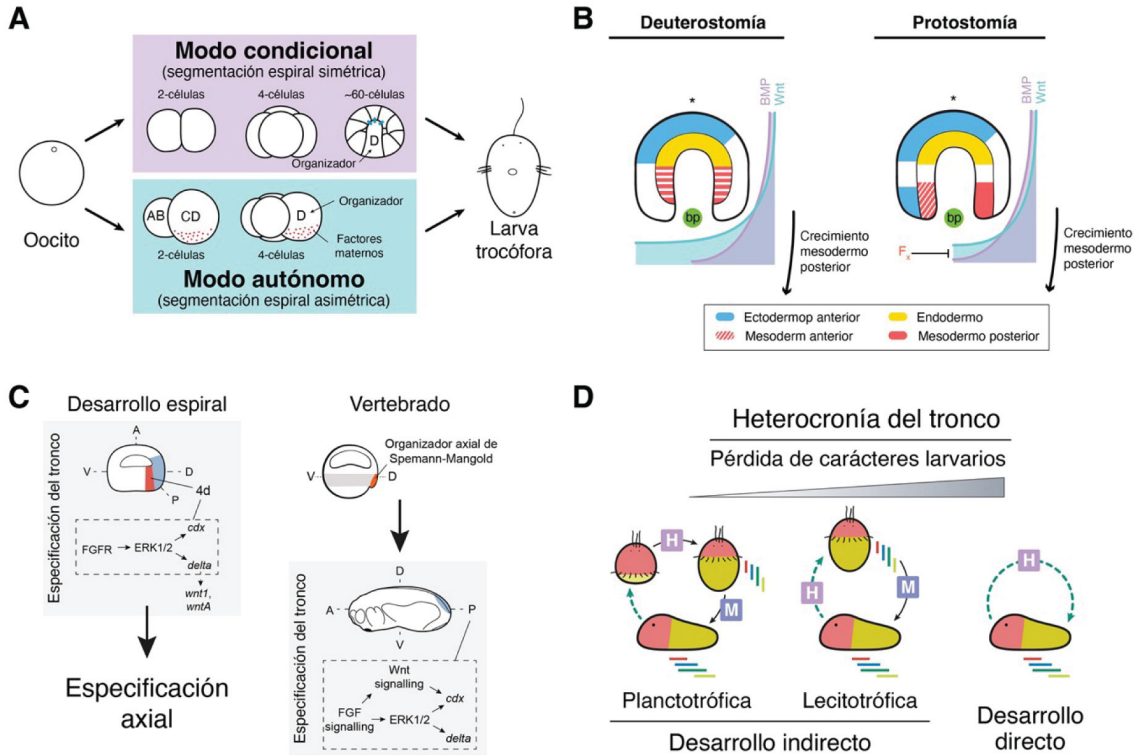


Figura 2. Heterocronías y la diversificación del desarrollo espiral. A. La especificación del cuadrante D (región posterodorsal) durante el desarrollo espiral puede ocurrir de manera condicional (ancestral) o autónoma. El desarrollo espiral autónomo implica un cambio heterocrónico al adelantarse la especificación axial al estadio de cuatro células mediante el control materno. B. La heterocronía en la formación del ectomesodermo y el mesodermo anterior antes de la gastrulación explica las transiciones entre los modos de gastrulación (deuterostomía y protostomía) y la formación del sistema digestivo. C. El desarrollo espiral, en comparación con otros modos de desarrollo animal (p. ej., en vertebrados), se caracteriza por una alteración en la jerarquía de la regionalización embrionaria, en la cual la especificación del progenitor del tronco se adelanta en el tiempo e inicia la rotura de la simetría radial del embrión al final de la segmentación espiral. D. Heterocronías en el desarrollo del tronco correlacionan con la evolución de distintos tipos larvales en Spiralia y animales con simetría bilateral en general. Paneles B y D modificados de (Martin-Duran *et al.*, 2016; Martin-Zamora *et al.*, 2023).

condicional en todos los filos, más allá de moluscos y anélidos, sugiere, no obstante, que esta es la característica ancestral y que, por tanto, la heterocronía observada en el modo autónomo evolucionó de manera convergente múltiples veces. Aunque la existencia de los modos condicional y autónomo en el desarrollo espiral se conoce desde el siglo XIX, los mecanismos que controlan la especificación del cuadrante D y promueven la heterocronía en el modo en que se especifica no son conocidos. Recientemente, el estudio del desarrollo espiral temprano del anélido *Owenia fusiformis*, que ocupa una posición filogenética idónea para reconstruir caracteres ancestrales para el filo Anélida y tiene un desarrollo espiral condicional, ha demostrado que la activación de la vía de las proteínas quinasas activadas por mitógeno (MAPK) a través de la señalización mediada por factores de crecimiento de fibroblastos (FGF) en el estadio de 64 células es esencial para romper la simetría radial del embrión y especificar el cuadrante D y el blastómero que actuará como organizador embrionario (Seudre *et al.*, 2022). Notablemente, la actividad de la vía de las MAPK es también esencial para la especificación del cuadrante D en moluscos (Lambert y Nagy, 2001), lo que sugiere que el papel de esta vía de señalización en la especificación axial y el propio desarrollo espiral condicional son caracteres homólogos en Spiralia. En ané-

lidos con desarrollo autónomo, sin embargo, el papel axial temprano de la vía de las MAPK se ha perdido, consistente con una transición al uso de determinantes maternos segregados durante las dos primeras divisiones cigóticas para determinar el cuadrante D. Así, el pre-desplazamiento temporal de la regionalización axial del embrión espiral ha supuesto la pérdida de eventos de señalización conservados desde la divergencia más temprana de los filos de Spiralia (esto es, el Cámbrico) y la evolución de mecanismos de especificación axial alternativos. En un futuro, identificar cuáles son estos mecanismos alternativos y si difieren, o se han reutilizado convergentemente, entre transiciones independientes a un modo de desarrollo espiral autónomo permitirá entender mejor los procesos fundamentales capaces de generar cambio fenotípico durante el desarrollo animal temprano.

Heterocronías en la regionalización embrionaria

Una pregunta fundamental en biología evolutiva es cómo la plétora de formas de vida se originó y diversificó. En el caso particular de los animales, más de un siglo de investigación en biología del desarrollo ha demostrado el periodo embrionario próximo al inicio de la gastrulación — la

internalización de las células embrionarias que formaran los tejidos internos del animal — como una fuente importante de cambio evolutivo (Martindale, 2005). Esto es así porque las características básicas del plan corporal de un animal, como los ejes de simetría y los linajes celulares iniciales, suelen establecerse en este estadio de desarrollo. Así, por ejemplo, la formación del sistema digestivo durante la gastrulación y si la boca o el ano se forman a partir de una cavidad embrionaria inicial resultante de la gastrulación — el blastoporo — ha sido un criterio histórico para clasificar a los filos animales con simetría bilateral en Deuterostomia (el blastoporo forma el ano) y Protostomia (el blastoporo forma la boca). Aunque actualmente la posición filogenética de un clado no viene determinada por este criterio, la formación del sistema digestivo y el destino del blastoporo siguen jugando un papel central en la mayoría de las hipótesis sobre la evolución animal más temprana. Sin embargo, existen muchos linajes dentro de Protostomia, e incluso Spiralia, en los que existe diversidad en el destino del blastoporo, y especies filogenéticamente próximas exhiben, por

tanto, bien desarrollo protostómico, bien deuterostómico. En Spiralia al menos, esta variabilidad fenotípica parece residir en heterocronías y heterotopías — cambios espaciales en la activación de procesos homólogos del desarrollo — durante la especificación del mesodermo antes de la gastrulación (Martin-Duran *et al.*, 2016) (Figura 2B). En particular, los embriones con desarrollo espiral forman dos poblaciones mesodérmicas diferentes antes de la gastrulación — el ectomesodermo, o mesodermo anterior, y el endomesodermo, o mesodermo posterior — que siguen dos dinámicas de internalización distintas durante la gastrulación, favoreciendo la cooptación del blastoporo en la boca. En embriones con gastrulación deuterostómica, sin em-

bargo, esta diferenciación temprana del mesodermo no ocurre, lo que facilita el destino posterior-anal del blastoporo. La evolución secundaria de la deuterostomía, por tanto, ocurre por un post-desplazamiento (inicio más tardío) de la regionalización axial del mesodermo.

En anélidos, el progenitor del endomesodermo no solo influye en las diná-

En Spiralia la variabilidad fenotípica parece residir en heterocronías y heterotopías durante la especificación del mesodermo antes de la gastrulación

micadas de gastrulación, si no que controla además la formación del tronco como productor del mesodermo que dará lugar a gran parte del tronco del animal. Este progenitor — el llamado blastómero 4d — juega también un papel fundamental en la regionalización axial del embrión espiral ya que es la activación del eje de señalización FGF-MAPK lo que determina su especificación e induce el establecimiento de la simetría bilateral al final de la segmentación espiral. Es esta una característica que define y diferencia el desarrollo espiral de muchas otras estrategias embrionarias en animales (Figura 2C). En su manera ancestral, esto es, durante el desarrollo espiral condicional, el establecimiento de la simetría bilateral es simultáneo a la especificación e inicio de la formación del tronco. En otros organismos, y por supuesto en embriones con desarrollo espiral autónomo, estos dos procesos están, sin embargo, separados espacial y temporalmente: primero se define la simetría axial del embrión y más tardíamente se define la región embrionaria a partir de la cual se formará el tronco. Esto es evidente, por ejemplo, en muchos vertebrados, donde señales de polaridad axial (p. ej., *chordin* y factores de crecimiento transformadores de tipo beta, o TFG- β) controlan la formación del organizador embrionario a partir del cual las tres regiones corporales — cabeza, tronco y cola — se desarrollarán. Esta

simultaneidad ancestral en la formación axial y del tronco es, quizás, reflejo de la propia naturaleza del desarrollo espiral, el cual se da en embriones que se desarrollan con números pequeños de células (p. ej., un anélido gastrula con ~ 120 células, al menos un orden de magnitud menos que un vertebrado) y linajes celulares muy definidos, por lo que los muchos procesos que se dan durante los estadios iniciales del desarrollo animal acaban siendo compartidos por los pocos blastómeros que componen el embrión. En términos más generales, sin embargo, esto pone también de relieve la modularidad del desarrollo animal, y cómo las jerarquías en los procesos embrionarios pueden alterarse, principalmente durante el tiempo de desarrollo.

Heterocronías en la evolución de los estadios larvales

En general, los mecanismos que especifican y mantienen las características anatómicas comunes y más básicas de cada grupo animal, es decir, su plan corporal, son poco conocidos. En algunos clados, se ha reconocido durante mucho tiempo que hay un período en la embriogénesis, a menudo en la mitad del desarrollo, cuando los taxones relacionados filogenéticamente tienden a exhibir un

grado significativo de similitud morfológica (Duboule, 1994, Hall, 2012). Se cree que ésta es la etapa en la que se establecen los rasgos esenciales del plan corporal y, por lo tanto, se denomina etapa filotípica. Antes y después, el desarrollo es más variable y lábil (Raff, 1996). Esto podría deberse a que las señales y los factores de transcripción, como el código axial establecido por, p. ej., los genes *Hox*, actúan en la etapa filotípica, o alternativamente, por esa modularidad intrínseca del desarrollo animal que haría que este período fuese más sensible al cambio evolutivo (Raff 1996). Dado que diferentes filos en Spiralia comparten el desarrollo espiral, la presencia de una etapa filotípica a mitad del desarrollo que sea única de cada clado es controvertida. Inexistente para algunos autores, otros han afirmado que el estado filotípico en Spiralia ocurre en el estadio larvario. Sin embargo, los ciclos de vida son muy diversos en Spiralia e incluso la homología de las larvas en Spiralia (y animales) es controvertida. Hay especies con desarrollo directo e indirecto, y las larvas en Spiralia difieren dramáticamente en su morfología y ecología, incluso dentro de un mismo filo.

Recientemente, el estudio comparado del desarrollo tardío de tres anélidos con distintos ciclos vitales — *O. fusiformis*, con desarrollo indirecto y una larva planctotrófica; *Capitella teleta*, con desa-

El inicio de la formación y regionalización del tronco correlaciona con las transiciones entre tipos larvales y ciclos vitales

rollo indirecto y una larva lecitotrófica; y *Dimorphilus gyrociliatus*, con desarrollo directo — ha demostrado que el inicio de la formación y regionalización del tronco correlaciona con, y probablemente juega un papel fundamental en las transiciones entre tipos larvales y ciclos vitales (Figura 2D) (Martin-Zamora *et al.*, 2023). Esto se ejemplifica con la activación de los genes *Hox*, un grupo de genes esenciales para el desarrollo animal que se encargan de regionalizar el tronco en animales bilaterales. En especies con larvas planctotróficas, la activación de los genes *Hox* y el desarrollo del tronco se retrasa hasta estadios post-larvales. En las especies con desarrollo directo e indirecto con larvas lecitotróficas y de metamorfosis gradual, sin embargo, los genes *Hox* se activan tras la gastrulación, a medida que el tronco de la forma adulta empieza a ganar forma. Notablemente, estas heterocronías en la activación de los genes *Hox* y el crecimiento del tronco entre especies con distintos modos de desarrollo no son únicas de anélidos, si no que ocurren en muchos

otros linajes de animales con simetría bilateral, como hemicordados, equinodermos, artrópodos y lofoforados. Así pues, cambios temporales en la formación del tronco parece ser un proceso compartido en la diversificación de los tipos larvales, que podría incluso representar un carácter ancestral a todos los animales bilaterales. Su amplia distribución en linajes evolutivamente dispares, y más allá de grupos con desarrollo espiral, ofrece además una oportunidad única para llevar a cabo estudios embriológicos comparados que identifiquen los mecanismos genéticos y de regulación genómica que generan heterocronías en el desarrollo animal.

Conclusión

El desarrollo espiral es uno de los modos de desarrollo animal más conservados y ancestrales, presente en siete filos animales con una vasta diversidad morfológica y ecológica. No obstante, el estu-

dio comparado del desarrollo espiral ha puesto de manifiesto como, pese a su alto grado de conservación, heterocronías y cambios en la jerarquía de los módulos y redes génicas del desarrollo son procesos fundamentales de diversificación fenotípica que resultan en la aparición de nuevas estrategias de desarrollo, desde el modo en cómo la polaridad axial se define, hasta cómo el tronco, el sistema digestivo o los estadios larvarios se desarrollan. Aun así, la base molecular y genómica de estas heterocronías es poco conocida, principalmente por los limitados recursos genómicos disponibles para este grupo animal y la falta de un grupo diverso de especies con desarrollo espiral bien establecidas para la embriología experimental. Esto está, sin embargo, cambiando, y el futuro cercano promete arrojar avances significativos en nuestro conocimiento del desarrollo espiral y, por extensión, de los mecanismos fundamentales que controlan la embriogénesis de casi la mitad de los filos animales y su diversificación fenotípica.

Referencias bibliográficas

- Budd, G.E. y Jensen, S. 2017. The origin of the animals and a 'Savannah' hypothesis for early bilaterian evolution. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 92: 446–473.
- Duboule, D. 1994. Temporal colinearity and the phylotypic progression: a basis for the stability of a vertebrate Bauplan and the evolution of morphologies through heterochrony. *Development*, 1994(Suppl.): 135–142.
- Freeman, G., y Lundelius, J. 1992. Evolutionary implications of the mode of D quadrant specification in coelomates with spiral cleavage. *Journal of Evolutionary Biology*, 5: 205–247.
- Hall, B.K. 2012. Evolutionary developmental biology (Evo-Devo): past, present, and future. *Evolution: Education and Outreach*, 5: 184–193.
- Henry, J.Q. 2014. Spiralian model systems. *International Journal of Developmental Biology*, 58: 389–401.
- Lambert, J.D. y Nagy, L.M. 2001. MAPK signaling by the D quadrant embryonic organizer of the mollusc *Ilyanassa obsoleta*. *Development*, 128: 45–56.
- Lawrence, P.A. y Levine, M. 2006. Mosaic and regulative development: two faces of one coin. *Current Biology*, 16: R236–239.
- Marletaz, F. et al. 2019. A new Spiralian phylogeny places the enigmatic arrow worms among Gnathiferans. *Current Biology*, 29: 312–318 e3.
- Martin-Duran, J.M. y Marletaz, F. 2020. Unravelling spiral cleavage. *Development*, 147: dev181081.
- Martin-Duran, J.M. et al. 2016. The developmental basis for the recurrent evolution of deuterostomy and protostomy. *Nature Ecology and Evolution*, 1: 5.
- Martin-Zamora, F.M. et al. 2023. Annelid functional genomics reveal the origins of bilaterian life cycles. *Nature*, 615: 105–110.
- Martindale, M.Q. 2005. The evolution of metazoan axial properties. *Nature Reviews Genetics*, 6: 917–927.
- Raff, R.A. 1996. *The Shape of Life: Genes, Development and the Evolution of Animal Form*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Seudre, O. et al. 2022. ERK1/2 is an ancestral organising signal in spiral cleavage. *Nature Communications*, 13: 2286.
- Wolpert, L., Tickle, C. y Martinez Arias, A. 2019. *Principles of Development*. Oxford University Press, Oxford.

Selección y conflicto sexual en ambientes complejos

Pau Carazo, Ethology lab, Ecology, Ethology and Evolution group, Cavanilles Institute for Biodiversity and Evolutionary Biology, University of Valencia. pau.carazo@uv.es

A través de sus distintas eras, la tierra ha sido testigo de infinidad de adaptaciones, de sonidos, colores, formas y comportamientos que conforman la biodiversidad pasada y presente de nuestro planeta. Hay un reconocimiento universal a Charles Darwin por su genio al enunciar la selección natural. Un proceso que, “desde un inicio tan sencillo” (Darwin, 1859), es imprescindible para explicar el extraordinario proceso de diversificación que es la vida. No obstante, en su formulación original la selección natural no lograba explicar rasgos que, como las extravagantes plumas del pavo real macho, no parecen ofrecer ventaja alguna para la supervivencia de sus portadores, ni son estrictamente necesarios para su reproducción. Aunque muy frecuentemente ignorada, la segunda gran idea de Darwin fue articular

un mecanismo capaz de explicar este tipo de caracteres, la selección sexual. Un proceso que, en realidad, es responsable de gran parte de la biodiversidad que observamos y que frecuentemente adscribimos a la selección natural, sin duda alguna de la más bella (Figura 1).

La selección sexual es responsable de gran parte de la biodiversidad que observamos y que frecuentemente adscribimos a la selección natural, sin duda alguna de la más bella



Fotos : Roberto García Roa (<https://www.robertogarciaroa.com>)

Figura 1. Aunque menos conocidas que las plumas del pavo real o las astas de un ciervo, la naturaleza está repleta de extraordinarios ornamentos y armamentos:

a) Las protuberancias faciales de un macho de camaleón de Wills, en Madagascar (*Furcifer willsii*).

b) El cuello extendido del gorgojo jirafa macho, también endémico de Madagascar y que alcanza hasta tres veces la longitud de las hembras.

c) La coloración ventral en los machos de la lagartija de las pitiusas (*Podarcis pityusensis*), en las islas Baleares, los cuales presentan además poros femorales hipertrofiados que secretan sustancias químicas clave en la territorialidad y la competencia entre machos en esta y otras *Podarcis*.



Darwin definió la selección sexual en términos de la “ventaja que ciertos individuos tienen sobre otros del mismo sexo y especie exclusivamente con respecto a la reproducción” (Darwin, 1871). Aunque sujetas a controversia, las definiciones contemporáneas de la selección sexual inciden en el mismo principio: el éxito reproductivo diferencial como resultado de la competencia por el acceso a pareja/s reproductivas y, en especies poliándricas donde las hembras se aparean con más de un macho, por la fertilización de sus

gametos. La selección sexual opera, pues, favoreciendo aquellos rasgos que hacen a un individuo o bien más atractivo frente al sexo opuesto (competencia intersexual), o bien mejor competidor frente a individuos del mismo sexo (competencia intrasexual; Figura 2). El primer tipo de competencia suele dar lugar a ornamentos que, como las plumas del pavo real macho, evolucionan por elección de la pareja; cuando un sexo escoge aparearse con los individuos más atractivos del sexo opuesto. Además, en las hembras la elección de la pareja

también puede operar tras el apareamiento, ya en su tracto reproductivo, por medio de diversos mecanismos que permiten favorecer el esperma de un macho sobre el de otros (elección críptica de la pareja). El segundo tipo de competencia suele dar lugar a armamentos, adaptaciones que

favorecen el acceso al apareamiento (e.g. combates entre machos) o, en especies poliándricas, a adaptaciones que favorecen la fertilización de los gametos femeninos frente al esperma de otros machos (competencia espermática). Ornamentos, armamentos y adaptaciones para la com-

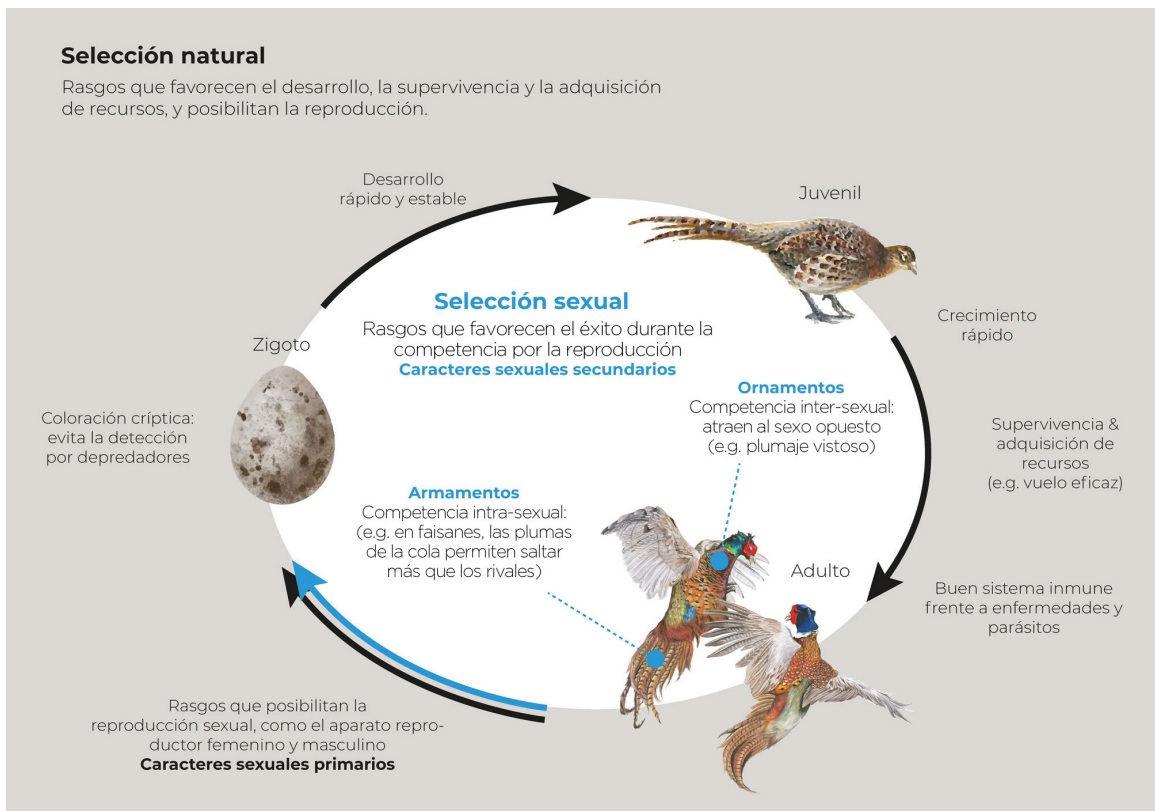


Figura 2. La selección sexual es, en esencia, parte integrante de la selección natural, pero opera por medio de procesos de competencia idiosincráticos y, por tanto, su estudio se considera por separado. La selección natural opera por medio de la competencia por el acceso a recursos dedicados al desarrollo, la supervivencia y que posibilitan la reproducción (caracteres sexuales primarios). En contraposición, la selección sexual opera exclusivamente por medio de la competencia por el acceso a los gametos del sexo opuesto.

petencia espermática constituyen lo que conocemos como caracteres sexuales secundarios, que se diferencian de otros rasgos que evolucionan por selección natural (Figura 2). Así, la selección sexual opera por medio de la competencia por la reproducción a dos niveles, intra- e intersexual, y a lo largo de dos episodios selectivos, antes y después del apareamiento. El resultado son los caracteres sexuales secundarios.

La selección sexual se ha convertido en una piedra angular para entender la evolución de adaptaciones en hembras y machos, el dimorfismo sexual, e incluso los procesos de especiación y el mantenimiento mismo de la reproducción sexual. Mas recién-

temente, hemos comprendido que la selección sexual es además un factor determinante para la viabilidad y evolvibilidad¹ de las poblaciones, y por tanto para su capacidad de persistir y adaptarse frente a cambios en el ambiente. A lo largo de la última década se han ido acumulando

pruebas que sitúan a la selección sexual como un filtro especialmente eficaz a la hora de depurar el genoma de mutaciones deletéreas (Agrawal, 2001; Siller, 2001) y, a la vez, capturar variantes alélicas buenas para el organismo (Whitlock, 2000). En muchas ocasiones, la selección sexual parece ser incluso más eficiente y potente que la propia selección natural. De hecho, este podría ser uno de los motivos por los cuales

el sexo es el modo de reproducción preferido en los eucariotas, donde se estima que más del 99% de los organismos usan una forma u otra de reproducción sexual. Hay dos razones fundamentales que explican la eficacia y preponderancia evolutiva de la se-

lección sexual: la captura génica y los roles sexuales.

La resolución de una paradoja

Una pregunta central en biología consiste en explicar cómo se mantiene la suficiente varianza fenotípica en los caracteres sexuales secundarios como para mantener la selección sexual en el tiem-

La selección sexual opera por medio de la competencia por la reproducción a dos niveles, intra- e intersexual, y a lo largo de dos episodios selectivos, antes y después del apareamiento. El resultado son los caracteres sexuales secundarios

1 Capacidad de una población para la evolución adaptativa.

po, dando lugar a la tan variada como extravagante cornucopia de caracteres sexuales que observamos en la naturaleza (Figura 1). He aquí la paradoja. Si en una determinada población existe una presión de selección direccional fuerte sobre los individuos con un rasgo que los hace más atractivos y/o mejores competidores en la arena de la reproducción: ¿Por qué no se fijan los alelos responsables de estos rasgos en la población? ¿Cómo persiste la variación genética en los caracteres sexuales secundarios en la naturaleza? ¿Cómo, de hecho, podemos explicar que, en algunas especies, los caracteres sexuales secundarios exhiban incluso mayor varianza genética que aquellos bajo selección natural? Parece obvio que, si la selección sexual opera fuertemente seleccionando aquellos individuos con genes “para” producir los mejores caracteres sexuales secundarios, todos los individuos de una población deberían acabar por tener esos mismos genes y, en consecuencia, exhibir los mismos caracteres sexuales secundarios.

A la resolución de este nudo gordiano, conocido como “la paradoja del Lek”, pueden contribuir varios procesos evolutivos complementarios, pero el fundamental es sin duda la “captura génica”. En 1996, Locke Rowe y David Houle enunciaron un mecanismo sencillo y elegante que no solo resuelve la paradoja del Lek,

sino que revela el verdadero poder de la selección sexual (Rowe y Houle, 1996). La condición de un organismo se define como los recursos de los que dispone para invertir en rasgos importantes para su eficacia biológica. La mayoría de los genes de un organismo contribuirán, de una u otra forma, a su condición, y la variación genética que subyace la condición será abundante en cualquier población lo suficientemente grande y bien adaptada a su ambiente. Sabemos, además, que los ornamentos y armamentos que evolucionan por selección sexual distan mucho de ser gratuitos. Al contrario, como en el caso paradigmático del plumaje del pavo real, la producción y el mantenimiento de los caracteres sexuales secundarios conlleva costes para el organismo. Pues bien, de estas dos asunciones se deriva necesariamente que los caracteres sexuales secundarios tenderán a evolucionar para ser dependientes de la condición, de forma que éstos serán más o menos elaborados en función de la condición general de los individuos.

Tal y como predice la paradoja del Lek, cuando la selección sexual actúa direccionalmente sobre un carácter sexual secundario, se agotará rápidamente la varianza genética en los genes responsables. Si los machos de pavo real con plumaje más ornamentado tienen una gran ventaja a la hora de reproducirse, en este caso por-

que son más atractivos para las hembras, los alelos responsables de la producción de dicho plumaje se fijarán rápidamente en la población (se propagarán de padres a hijos hasta estar presentes en todos los machos). No obstante, y dado que la producción y mantenimiento del plumaje es costosa, en la medida en que esto vaya sucediendo los machos empezarán a ser seleccionados para alterar su plumaje por medio de su calidad en otros genes relacionados con su condición. Por ejemplo, los colores que adornan a los machos de muchas especies dependen tanto de la producción de determinados pigmentos (i.e., genes “para” producir el rasgo sexual secundario) como de los recursos que se puedan dedicar a su producción. En una analogía industrial, aunque una fábrica local de refrescos se hiciese con la fórmula de la Coca-Cola, no estaría en disposición de competir con los ingentes recursos de la multinacional. Esto se puede extrapolar a cualquier rasgo sexual secundario. Aunque un organismo disponga de la información necesaria (genes) para producir un armamento u ornamento determinado, cuánto invertir en su producción y en su mantenimiento depende, directa o indirectamente, de muchos otros procesos biológicos que, a su vez, dependen de la condición del organismo. En este contexto, la selección sexual favorecerá aquellos individuos que sean capaces de capitalizar su mejor condición para producir mejores

armamentos u ornamentos, en un proceso que se retroalimentará para producir caracteres sexuales cada vez más dependientes de la condición. Generación tras generación, la selección sexual favorecerá la reproducción de aquellos individuos de mejor condición y, al hacerlo, “capturará” alelos que son beneficiosos para la eficacia biológica del organismo, aunque no formen parte de las instrucciones necesarias para producir el armamento u ornamento seleccionado.

En definitiva, la captura génica posibilita la selección continuada de “genes buenos” por medio de la selección sexual (i.e., “good-genes selection”), mejorando la condición general de la población y, por tanto, su viabilidad (Lorch *et al.*, 2003). Como la variabilidad genética involucrada en la condición de un organismo incluye a la práctica totalidad de sus genes, el sustrato sobre el que opera la selección sexual es virtualmente inagotable. La captura génica permite entender que la selección sexual puede operar de forma continuada en el tiempo y que, en realidad, lo hace esencialmente seleccionando genes buenos para el organismo (y la población). La resolución de la paradoja del Lek radica en entender que, en su mayoría, la selección sexual no opera sobre los genes “para” armamentos y ornamentos, sino a través de armamentos y ornamentos, sobre el resto del genoma.

La consecuencia de este hito es extraordinaria, porque sitúa a la selección sexual como un proceso evolutivo de importancia capital para entender la evolución de todos los rasgos importantes para la eficacia biológica de los organismos, y no solo de aquellos que histórica e intuitivamente hemos asociado con la selección sexual. En un famoso epistolar, Darwin reconoció ante su buen amigo Asa Gray que “la mera visión de la pluma del pavo real macho me provoca náuseas” (Cronin, 1991). En su mente, la pluma del pavo real se erigió en un símbolo de todos los caracteres sexuales secundarios que desafiaban la selección natural, y que le inspirarían para completar los andamios de su teoría. Acaso por eso, aún pensamos en la selección sexual como en el proceso que explica la evolución de armamentos y ornamentos cuando, en realidad, va mucho más allá de la pluma del pavo real.

El paradigma Darwin-Bateman: la evolución de los roles sexuales

“The female is less eager than the male.”
Charles Darwin (*The descent of Man and Selection in Relation to Sex*)

Con esta frase, Darwin capturó una idea obvia para cualquier observador riguroso del mundo natural. Desde los coloridos atuendos de las aves del paraíso hasta las astas de ungulados o el marcado

dimorfismo en tamaño de muchos mamíferos, miremos donde miremos en la naturaleza, son los machos los que tienden a exhibir los ornamentos y armamentos más elaborados. John Bateman proporcionó la llave para comprender por qué esto es así, y lo hizo usando las diminutas y familiares moscas del vinagre (*Drosophila melanogaster*). Bateman demostró que, en esta especie, machos y hembras tienen distintas formas de maximizar su éxito reproductivo. Mientras que los machos incrementan su éxito reproductivo proporcionalmente al número de parejas con las que se aparean, en las hembras esta relación es mucho menos estrecha y, de hecho, desaparece tras 2-3 apareamientos (Bateman, 1948). El mismo Bateman propuso una explicación a este fenómeno, la anisogamia. Aunque los primeros organismos en reproducirse sexualmente eran sin duda isógamos (gametos del mismo tamaño), más del 99% de los organismos multicelulares actuales son anisógamos (gametos de distinto tamaño y características). No podemos volver atrás en el tiempo, pero diversos modelos matemáticos demuestran que la anisogamia es una consecuencia casi ineludible de un compromiso evolutivo, inherente a todo organismo, entre el tamaño y número de gametos que se pueden producir. Dado este compromiso, la evolución tiende a favorecer dos estrategias divergentes. La primera se caracteriza por la inversión en

gametos grandes y con alta viabilidad (i.e. capacidad para sobrevivir y desarrollarse exitosamente como cigoto), pero poca movilidad. La segunda se caracteriza por la inversión en muchos gametos pequeños y móviles, pero con poca viabilidad. Dos estrategias que, a su vez, devienen en la evolución del sexo femenino y masculino, respectivamente (Parker, 1982), algo que ha sucedido en repetidas ocasiones a lo largo de la historia de la vida.

Como consecuencia de esta inversión diferencial en los gametos, la competencia por el apareamiento tenderá a ser más intensa en los machos, simplemente porque los gametos más escasos (y de mayor calidad) son los femeninos. Esto, a su vez, favorecerá la evolución de machos que invierten más en competencia y menos en cuidados parentales, y la estrategia inversa en las hembras, con una mayor inversión en cada evento reproductivo (i.e. en la formación de gametos, gestación del cigoto y cuidado de la descendencia). Como resultado, los machos presentarán tasas reproductivas potencialmente mucho más altas que las hembras, pero también mucha

más variabilidad en su éxito reproductivo, lo que redundará de nuevo en una mayor presión de selección sobre los machos. En definitiva, el paradigma Darwin-Bateman surge de la existencia de anisogamia y explica la evolución de roles sexuales diferenciados en la naturaleza, caracterizados por estrategias reproductivas divergentes y selección sexual más intensa en los machos (Figura 3). Existen muchas excep-

ciones a esta regla, pero varios estudios han demostrado que estas tendencias se mantienen de forma clara a lo largo del árbol filogenético de los animales (Janicke et al., 2016). Una consecuencia poco comprendida de la existencia de roles

*La selección sexual filtra
alelos fundamentalmente
por medio de la reproducción
diferencial de los machos,
sin que por ello la población
pague un alto coste
demográfico*

sexuales diferenciados es que, al operar fundamentalmente por medio de los machos (el sexo que no produce descendencia), la selección sexual tiene unos costes demográficos considerablemente menores que la selección natural. La selección natural filtra alelos por medio de la supervivencia y reproducción diferencial en machos y hembras por igual, por lo que tiene un impacto marcado en la demografía poblacional ya que la tasa de crecimiento poblacional y su tamaño efectivo

Paradigma Darwin-Bateman

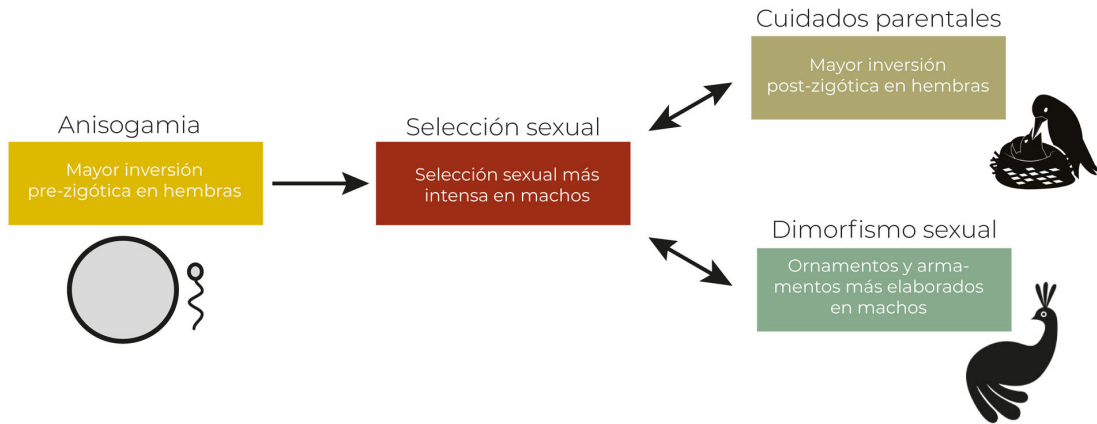


Figura 3. El paradigma Darwin-Bateson predice la evolución de roles sexuales diferenciados a partir de la anisogamia. Por definición, en la anisogamia hay una mayor inversión en el gameto femenino, que constituye un recurso limitante. Esto provoca una mayor selección sexual sobre los machos que, a su vez, favorece una menor inversión post-zigótica. Este proceso se puede retroalimentar positivamente, intensificando progresivamente la selección sexual sobre los machos. En última instancia, esto da lugar a caracteres sexuales secundarios más ornamentados en los machos (dimorfismo sexual). Existen multitud de excepciones a esta regla, pero los roles sexuales marcan una tendencia clara en la evolución de los animales (Janicke *et al.*, 2016).

dependen del número de hembras reproductoras. Por contra, la selección sexual filtra alelos fundamentalmente por medio de la reproducción diferencial de los machos, de modo que las hembras se reproducen en su mayoría y su descendencia hereda los “genes buenos” de los machos sin que por ello la población pague un alto coste demográfico. Este hecho tiene una importancia capital porque permite que operen presiones de selección muy fuertes sobre una población al tiempo que se mantiene un tamaño poblacional alto.

El poder (y lado oscuro) de la selección sexual

El poder de la selección sexual reside, por tanto, en tres factores. En primer lugar, la reproducción sexual general varía en la descendencia. En segundo lugar, la selección sexual opera fundamentalmente sobre rasgos que dependen de la condición general de los organismos, capturando “genes buenos” que incrementarán la eficacia biológica media de la población de forma muy efectiva. En ter-

cer lugar, la selección sexual puede operar muy intensamente sin comprometer el tamaño poblacional (a bajo coste demográfico). Es decir, la selección sexual opera sobre rasgos fenotípicos dependientes de condición con una incidencia directa en la eficacia biológica (presión intensa de selección), con una base genética con alta varianza genética aditiva (reproducción sexual) sostenida en el tiempo (captura génica), y con bajo coste demográfico (tamaños poblacionales altos a pesar de una selección intensa). Además, sucede que la selección sexual tenderá a ser más fuerte en poblaciones bien adaptadas a su ambiente, porque es precisamente en estos contextos en los que los organismos tienen una mayor tasa reproductiva y la competencia por la reproducción es mayor. Como consecuencia, la selección sexual puede operar intensamente sobre una población, y permitir la captura de genes buenos y seguir incrementando su viabilidad, incluso cuando la selección natural opera de forma débil. La selección sexual tiene, por tanto, un poder adaptativo extraordinario, y constituye un factor determinante a la hora de generar biodiversidad, pero también de favorecer la capacidad de las poblaciones para adaptarse. Especialmente, su capacidad para responder a futuros cambios ambientales rápidos, direccionales y sostenidos en el tiempo, como los que supone el calentamiento global y otros cambios antropogé-

nicos que amenazan la biodiversidad de este planeta.

Pero la selección sexual también puede tener un lado oscuro. Los mismos roles sexuales que caracterizan la selección sexual y explican en parte sus beneficios para las poblaciones suponen, también, que los intereses evolutivos de machos y hembras rara vez coinciden, de manera que la eficacia biológica de machos y hembras de la misma especie rara vez puede optimizarse simultáneamente. Este fenómeno, conocido como conflicto sexual, suele provocar una carrera armamentística (i.e. coevolución antagónica) entre los dos sexos y ha recibido una atención creciente durante los últimos años. Hasta el punto de ser reconocido hoy en día como uno de los principales fenómenos de la selección sexual. Por ejemplo, en respuesta a la intensa competencia espermática, los machos de algunas especies de insectos han evolucionado genitales con espinas que provocan daños considerables a las hembras durante el apareamiento. Estos daños obligan a las hembras a reproducirse más a corto plazo y, por tanto, incrementan el éxito reproductivo del macho a expensas de su longevidad y eficacia biológica. De forma similar, los machos de la mosca de la fruta (*Drosophila melanogaster*) transfieren proteínas seminales en su eyaculado con las que manipulan a las hembras para que pongan más huevos a corto plazo y

reduzcan su receptividad frente a otros machos, de nuevo a costa de su longevidad y propia eficacia reproductiva a largo plazo. Genitales con espinas y eyaculados tóxicos no son sino ejemplos de cómo niveles altos de competencia entre machos (i.e. selección intrasexual intensa) pueden dar lugar a adaptaciones que, si bien sirven para competir eficazmente frente a otros machos, al hacerlo dañan a las hembras, reduciendo su eficacia biológica. El “daño a las hembras” está extraordinariamente extendido en la naturaleza y, aunque da lugar a la evolución de resistencia en las hembras (Rivas-Torres *et al.*, 2023), puede llegar a reducir drásticamente la capacidad de crecimiento y viabilidad de una población, incluso hasta su extinción (Le Galliard *et al.*, 2005).

En resumen, la selección sexual actúa como un arma de doble filo para las poblaciones, ya que una mayor selección sexual dependiente de condición en machos permite purgar alelos deletéreos y la captura génica de genes buenos, pero a menudo resulta ser una receta para un intenso conflicto sexual. Desentrañar, pues, qué determina que la selección sexual beneficie o perjudique a las poblaciones y a su capacidad de adaptación, así como su diversidad en forma e intensidad, es una de las principales preocupaciones de la biología evolutiva contemporánea.

Selección sexual en ambientes complejos

Desentrañar el papel del teatro ecológico de la selección sexual es imprescindible para resolver esta cuestión. La selección sexual no opera en el vacío y, a pesar de que los estudios sobre las interacciones eco-evolutivas son todavía escasos, cada vez hay más pruebas de que la selección sexual fluctúa frecuentemente con las condiciones ambientales. Por ejemplo, la fuerza y la dirección de la selección sexual pueden variar con la calidad y la disponibilidad de los recursos, la densidad de población o la proporción de sexos (Emlen y Oring, 1977; García-Roa *et al.* 2020). Sin embargo, lo poco que sabemos sobre el baile entre la ecología y la selección sexual se ha centrado, hasta la fecha, en entender cómo la adaptación de poblaciones y especies a distintos hábitats ha podido influir (y ser influida) por la selección sexual. Esta aproximación ignora que los organismos están adaptados a reproducirse en unas condiciones ecológicas que fluctúan en el espacio y en el tiempo, en un “ambiente complejo”. Desconocemos qué efectos puede tener esta variación sobre la selección sexual. Nuestro conocimiento proviene de estudios en el laboratorio, realizados en condiciones constantes, o de estudios en campo, donde lo que medimos es el resultado final que integra toda esa varia-

ción (Figura 4). Comprender las interacciones eco-evolutivas a esta escala puede ser, por tanto, fundamental para entender la importancia relativa de los distintos mecanismos y episodios de selección sexual, su variabilidad, su mantenimiento y su diversificación.

Un caso especialmente llamativo en este sentido es la temperatura. Aunque existen numerosas pruebas de que la temperatura tiene un fuerte impacto en la fisiología, el metabolismo, la morfología y el comportamiento de los organismos (sobre todo en ectotermos), sabemos muy

poco sobre cómo afecta a la selección sexual. Los escasos estudios disponibles se han centrado en estudiar las consecuencias directas que cambios bruscos de temperatura (por ejemplo, acontecimientos estresantes extremos) tienen sobre los organismos y sus poblaciones. Sin embargo, la mayoría de los organismos son reproductivamente activos en un rango relativamente amplio de temperaturas en la naturaleza, lo que significa que la competencia intra e intersexual se desarrollará normalmente en un entorno térmico en constante fluctuación (Figura 4). Varios trabajos recientes sugieren que, de hecho,

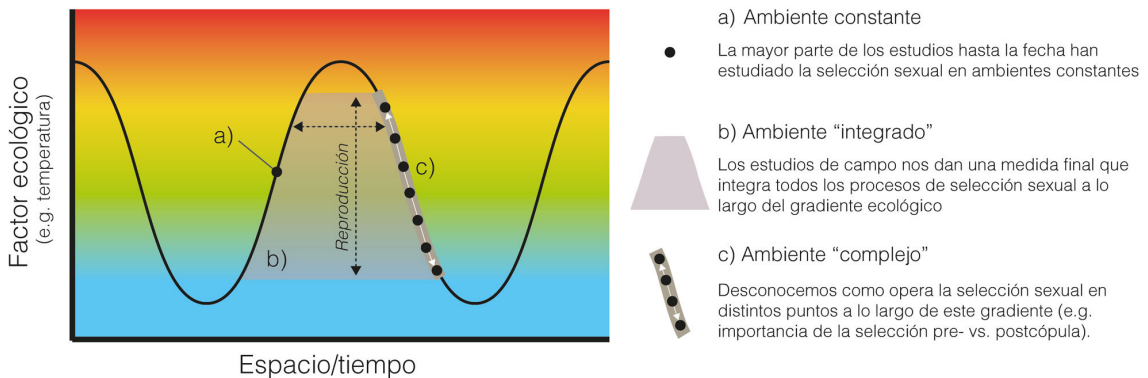


Figura 4. En la naturaleza, los organismos compiten por la reproducción en ambientes complejos, caracterizados por fluctuaciones espacio-temporales en las condiciones ecológicas, a las que además están adaptados. a-b) Hasta la fecha, los estudios sobre selección sexual se han centrado en estudiarla en ambientes constantes en el laboratorio (a), o en estudios longitudinales de campo en los que lo que medimos es el resultado neto de los procesos de selección sexual, y que por tanto integran toda esa variabilidad ecológica (b). c) En contraposición, sabemos muy poco de cómo (o sí) varían los procesos de selección sexual a lo largo de estos gradientes o fluctuaciones ecológicas a las que están adaptados los organismos.

este tipo de variación térmica puede tener efectos dramáticos sobre la selección sexual (García-Roa et al., 2020). Aquí, de nuevo, la protagonista es la mosca del vinagre (*Drosophila melanogaster*).

La mosca del vinagre ha sido probablemente el principal modelo de estudio en el campo del conflicto sexual, responsable de muchos de los avances más importantes hasta la fecha. Esta especie tiene una historia evolutiva de intenso conflicto sexual y los machos presentan dos adaptaciones de daño a las hembras que han evolucionado en respuesta a dos episodios distintos de la competencia intrasexual. Por un lado, cuando hay otros rivales a su alrededor, los machos acosan a las hembras, cortejándolas e incluso agredirlas de forma incesante hasta conseguir aparearse con ellas. Este acoso supone costes importantes para las hembras, tanto en términos de heridas como, sobre todo, de costes de oportunidad (i.e. menos tiempo para alimentarse y poner huevos). Por el otro, en respuesta a una intensa competencia espermática (post-cópula), los machos transfieren una serie de proteínas seminales a las hembras que también son fruto de conflicto sexual. Se trata del ya mencionado “eyaculado tóxico”, que permite a machos manipular la reproducción y receptividad de las hembras, acortando la vida y el éxito reproductivo futuro de éstas a costa de in-

vertir más en su propia descendencia. Así pues, *Drosophila* se ha convertido en un modelo paradigmático en estudios sobre selección y conflicto sexual.

No obstante, todo lo que sabemos sobre conflicto sexual en esta especie se deriva de trabajos en condiciones constantes de laboratorio. Pues bien, un estudio reciente con moscas salvajes ha demostrado que, cuando tenemos en cuenta los procesos de selección sexual en todo el rango de temperaturas a las que esta población está adaptada, la realidad es mucho más compleja, e interesante, de lo que sospechábamos. En primer lugar, el nivel de daño a las hembras es extraordinariamente plástico. Alcanza niveles muy altos a temperaturas de en torno a 24°C, curiosamente las condiciones estándar en estudios de laboratorio hasta la fecha, pero disminuye de forma drástica a temperaturas más bajas (20°C) y altas (28°C). Esto, a pesar de que las hembras son igualmente eficaces a la hora de reproducirse en este rango de temperaturas. Es decir, estas leves variaciones en temperatura, típicas de cualquier día de primavera y/o de variaciones intra- e inter-estacionales en la naturaleza, afectan a la capacidad de los machos para dañar a las hembras, pero no a la capacidad de las hembras para reproducirse. Además, el efecto de la temperatura sobre los mecanismos de daño es asimétrico. A temperaturas más bajas

los machos están menos activos y acosan menos a las hembras, mientras que a temperaturas altas el acoso es máximo, pero las proteínas del fluido seminal no afectan tanto a las hembras (Londoño-Nieto et al., 2023). Este estudio demuestra, pues, que el conflicto sexual y sus efectos sobre las hembras son plásticos y complejos. Como resultado, es probable que el efecto neto de los daños causados por los machos sobre la viabilidad general de la población sea mucho menor de lo que se había supuesto hasta ahora. Además, este estudio da pistas sobre la posible diversificación de los mecanismos de daño, y del conflicto sexual en general, en respuesta a la temperatura.

Conclusiones

La selección sexual fue muy importante para Darwin, como muestra mucha de su correspondencia o el hecho de que le dedicase la mayor parte de su segunda gran obra, “The descent of man” (Darwin, 1871). Sin embargo, sus ideas sobre selección sexual pronto fueron fruto de

considerable controversia con Wallace y otros Darwinistas (Cronin, 1991). Probablemente como consecuencia, la selección sexual fue una teoría en gran medida ignorada hasta la segunda mitad del siglo XX², y no despegaría como disciplina hasta los años 70 del mismo siglo. Las últimas décadas han visto florecer la selección sexual como una dimensión fundamental y compleja de la evolución Darwiniana, pero en cierta forma permanece indeleble la idea de que se trata de un proceso restringido a los caracteres sexuales secundarios. Al fin y al cabo, así es como

nació, para explicar “la pluma del pavo real”. Sin embargo, los avances teóricos y empíricos de las últimas dos décadas, entre los que destaca la idea de la captura génica, sitúan a la selección sexual como un proceso evolutivo que va mucho más allá. Un proceso selectivo que opera por medio de armamentos y ornamentos, si, pero que potencialmente afecta a todos los rasgos fenotípicos importantes para

El conflicto sexual y sus efectos sobre las hembras son plásticos y complejos, es probable que el efecto neto de los daños causados por los machos sobre la viabilidad general de la población sea mucho menor de lo que se había supuesto hasta ahora

2 Con alguna notable excepción, como la de Ronald Fisher o Julian Huxley.

la eficacia biológica de un organismo. Se trata, pues, de un proceso imprescindible para entender la evolución adaptativa en mayúsculas, y que haríamos mal en seguir asociando exclusivamente a ornamentos y armamentos. Cada vez más, la selección sexual parece clave para entender la capacidad de las poblaciones para adaptarse a su entorno, particularmente en respuesta a cambios rápidos y direccionales como los que amenazan la biodiversidad actual. En este contexto, entender cómo opera la selección sexual en la naturaleza, teniendo en cuenta su complejidad espacio-temporal, se antoja una prioridad.

¿Cómo de plásticos son los rasgos bajo selección sexual? ¿Están sujetos sus distintos mecanismos y episodios a distintas constricciones ecológicas? ¿Qué efectos tiene esta complejidad sobre la intensidad de la selección sexual y su capacidad para capturar “genes buenos”? ¿Qué efecto ha tenido la complejidad ambiental en el mantenimiento de variabilidad en los mecanismos de selección sexual? ¿Qué papel juega la selección sexual en la selección balanceadora y qué efecto tiene sobre la varianza genética aditiva de una población? Son muchas preguntas sin respuesta. Toca ponerse manos a la obra.

Entender cómo opera la selección sexual en la naturaleza, teniendo en cuenta su complejidad espacio-temporal, se antoja una prioridad

Referencias bibliográficas

- Agrawal, A.F. 2001. Sexual selection and the maintenance of sexual reproduction. *Nature*, 411: 692–695.
- Bateman, A.J. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, 2: 349–368.
- Cronin, E. 1991. *The Ant and the Peacock*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. John Murray, London.
- Darwin, C. 1871. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. John Murray, London.

- Emlen, S.T. y Oring, L.W. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197:215.
- García-Roa, R. et al. 2020. Temperature as a modulator of sexual selection. *Biological Reviews*, 95: 1607–1629.
- Janicke, T.A.-O. et al. 2016. Darwinian sex roles confirmed across the animal kingdom. *Science Advances*, e1500983.
- Le Galliard, J.F. et al. 2005. Sex ratio bias, male aggression, and population collapse in lizards. *Proceedings of the National Academy of Science*, 102: 18231–18236.
- Londoño-Nieto, C. et al. 2023. Thermal phenotypic plasticity of pre- and post-copulatory male harm buffers sexual conflict in wild *Drosophila melanogaster*. *eLife*, 12: e84759.
- Lorch, P.D. et al. 2003. Condition-dependent sexual selection can accelerate adaptation. *Evolutionary Ecology Research*, 5: 867–881.
- Parker, G.A. 1982. Why are there so many tiny sperm? Sperm competition and the maintenance of two sexes. *Journal of Theoretical Biology*, 96: 281–294.
- Rivas-Torres, A., Di Pietro, V. y Cordero-Rivera, A. 2023. Sex wars: a female genital spine forces male damselflies to shorten copulation duration. *Evolution*, 77: 1659–1666.
- Rowe, L. y Houle, D. 1996. The lek paradox and the capture of genetic variance by condition dependent traits. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 263: 1415-1421.
- Siller, S. 2001. Sexual selection and the maintenance of sex. *Nature*, 401: 689-692.
- Whitlock, M.C. 2000. Fixation of new alleles and the extinction of small populations: Drift load, beneficial alleles, and sexual selection. *Evolution*, 54: 1855–1861.

El ojo de los insectos: una perspectiva evolutiva

Tòt Senar (1, 2) totsenar@ub.edu, Isabel Almudí (1, 2) ialmudi@ub.edu

(1) Departament de Genètica, Microbiologia i Estadística, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona (UB), Av. Diagonal 643, Barcelona 08028, España.

(2) Institut de Recerca de la Biodiversitat (IRBio), Universitat de Barcelona (UB), Barcelona, España.

Introducción

Entre la inmensa diversidad animal, la práctica totalidad de los más de 30 filos animales presentan en la actualidad ojos, con un origen ancestral, con los que poder ver e interpretar el ambiente. Ver no solo significa poder responder ante un estímulo lumínico y saber de dónde proviene, sino que es crucial que el organismo pueda comparar señales emitidas por dos fotorreceptores distintos que reciban luz desde dos puntos diferentes y responder a este estímulo (Nilsson, 2021). Si carece

de alguno de estos factores diríamos que el organismo tiene capacidad fotorreceptora, y sólo cuando los cumple todos, que tiene habilidades visuales. Además, la visión se puede clasificar en dos tipos: visión simple y visión orientada por objetos. Mientras que la primera facilita detectar cambios en el espacio, la última permite distinguir objetos individuales que se encuentran dentro de un conjunto heterogéneo y es el tipo de visión que tenemos los humanos. Esta capacidad solo se encuentra en tres grandes filos: los vertebrados, los cefalópodos y los artrópodos. In-

cluso dentro de los artrópodos se sugiere que esta visión compleja ha evolucionado de forma independiente dos veces: en las arañas y en los pancrustáceos.

Centrándonos en este último grupo, podemos ver claramente que los ojos de una libélula, una avispa o una polilla son muy diferentes entre sí (Figura 1). Todos

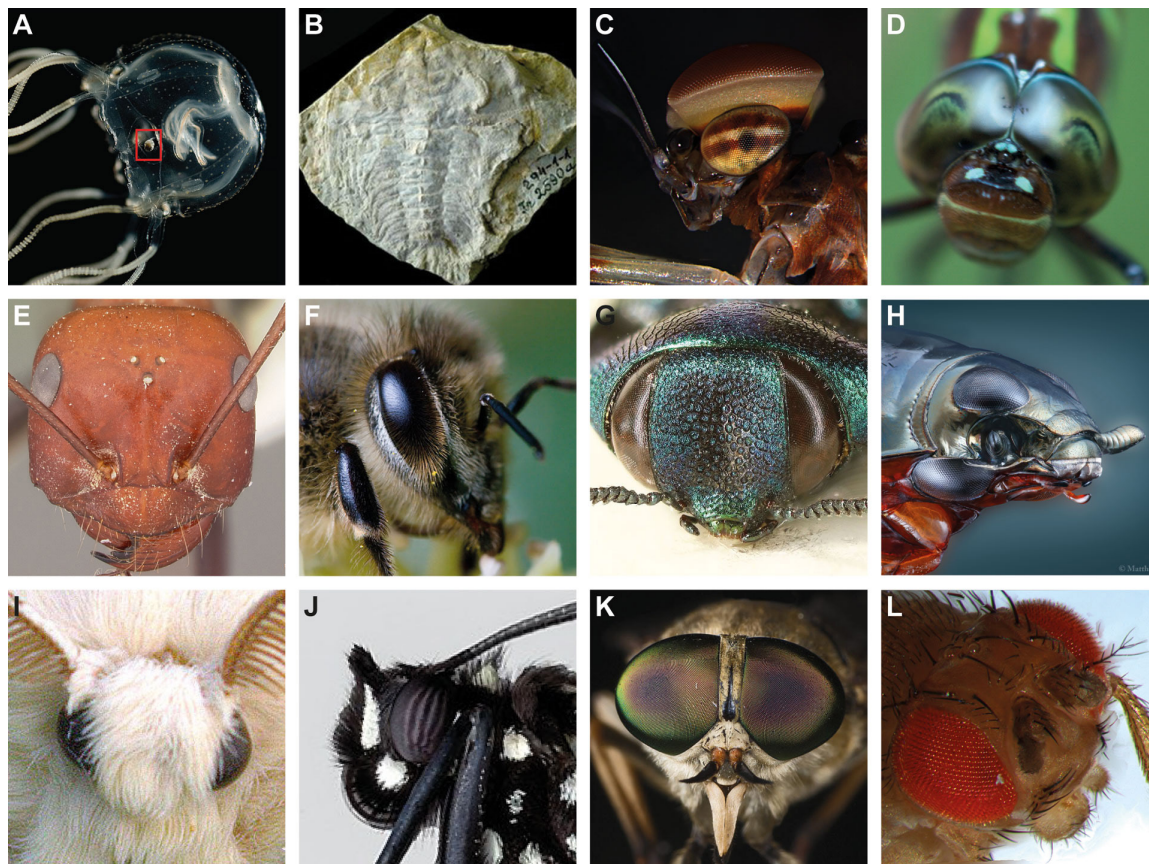


Figura 1. Diversidad ocular de las distintas especies tratadas en este artículo. **A** *Tripedalia cystophora*. Crédito: Oakley evolution lab. **B** *Schmidtellus reetae*. Crédito: Gennadi Baranov. **C** *Cloeon dipterum* (Baetidae). **D** *Epiaeschna heros* (Aeshnidae) Crédito: Mike Ostrowski. **E** *Cataglyphis viaticus*. Crédito: April Nobile / © AntWeb.org. **F** *Apis mellifera*. Crédito: John Harrison. **G** *Anthaxia fulgurans* (Buprestidae). Crédito: Siga. **H** *Dineutus sublineatus*. Crédito: Matthias Lenke. **I** *Bombyx mori* (Macroheterocera). Crédito: Zivya. **J** *Danaus plexippus* (Papilionoidea). Crédito: Lorie Shaull. **K** *Tabanus sudeticus* (Tabanidae). Crédito: Didier Descouens. **L** *Drosophila melanogaster*.

estos ojos son capaces de ver luz y reaccionar ante ella, por lo tanto, su función básica es la misma, pero cada uno de estos insectos puede ver tipos de luz distintos, reaccionar a distintas intensidades e incluso comportarse de distinto modo ante un mismo estímulo lumínico. Para entender estas diferencias hay que tener en cuenta que el sistema visual de los insectos es muy complejo, incluso presentando dos tipos distintos de ojos: los ocelos y los ojos compuestos.

Los ocelos son los ojos simples de los insectos. Generalmente tienen tres, uno situado en la parte medial de la cabeza y dos más situados simétricamente y posteriormente a los lados del primero. Morfológicamente, estos ojos presentan una pequeña córnea que dirige la luz a un número reducido de fotorreceptores que se encuentran en la parte proximal del ojo. Su función básica es detectar la intensidad de luz y percibir su origen. Por lo tanto, este ojo no sería capaz de ver sino sólo de “fotopercebir”, es decir percibir la luz (Nilsson, 2021).

En cambio, los ojos compuestos son aquellos que realizan la visión *per se*. Están formados por unas subunidades llamadas omatidios, compuestas por una pequeña córnea, un cristalino, las células pigmentarias accesorias y los fotorreceptores. En general, estos últimos se agrupan y forman

el rabdoma, que es donde se produce el procesamiento de la luz. Cada omatidio actúa como entidad por sí mismo, por lo que la calidad de la imagen formada depende del número de omatidios que tenga el ojo compuesto, de la misma forma que el número de píxeles determina como de bien se ve una foto. Anatómicamente podemos encontrar dos tipos de formas de ojos compuestos: el ojo en superposición y el ojo en aposición. Este último es el que se encuentra en la mayoría de los insectos y se caracteriza por una continuidad entre el cristalino y el rabdoma. En cambio, en el ojo en superposición encontramos una separación entre ambos, llamada zona vacía o *clear zone*. Esta estructura sirve para mejorar la captación de luz en insectos con un comportamiento nocturno.

Para percibir bien el entorno no solo es necesario reconocer un impulso lumínico, sino que también es imperativo distinguir sus características, ya que definirán el tipo de ambiente de donde proviene. Para esto, hay ciertos parámetros que son básicos en lo que a la visión se refiere. El primero de ellos es la sensibilidad al contraste. Para que el animal pueda ver, la cantidad de luz tiene que encontrarse en un rango adecuado: es esencial que haya suficiente luz para poder ver, pero un exceso de luz hace que los fotorreceptores se saturen. Por tanto, la sensibilidad al contraste se refiere al intervalo de in-

tensidades de luz al que el organismo responde. Además, también es importante la agudeza visual, es decir, cuál es la definición con la que el organismo es capaz de ver, y el centelleo o *flicker response*, que es una medida de la cantidad de imágenes registradas por unidad de tiempo. Asimismo, reconocer y discernir entre diferentes colores es necesario para diferenciar entre condiciones y situaciones distintas. En el caso de los insectos, la onda electromagnética relacionada con un color puede estar o no polarizada y distinguir estas situaciones proveerá al animal con información sustancial para sobrevivir mejor. Finalmente, la retina de algunas especies está compartimentalizada, conllevando que sólo cierta región sea capaz de reconocer ciertos estímulos. Por ejemplo, esto es especialmente relevante en insectos como *Drosophila melanogaster*, cuya región del borde dorsal, en inglés *dorsal rim area*, proporciona a la mosca información relacionada con la navegación.

El ojo de los insectos en el contexto ecológico

Las condiciones lumínicas en los ecosistemas terrestres son muy variables, y ha resultado muy ventajoso para los insectos adaptarse a ellas. Estas condiciones están definidas, entre otros factores, por el me-

dio en el que se transmite la luz (principalmente acuático o aéreo) y por el número de obstáculos en los que la luz se refleja, ya que no es lo mismo vivir en un ambiente con una alta exposición, mayoritariamente, a la luz solar, como en una planicie, que en un sitio en el que la mayoría de la luz provenga de reflejos contra otros objetos, - como en un bosque. Asimismo, hay otros factores extra-lumínicos que también influyen en la evolución y adaptaciones del ojo en los distintos grupos de insectos. Por ello, cabe destacar el momento temporal en el que el insecto realiza su máxima actividad (mayoritariamente diurno, nocturno o crepuscular) y el comportamiento que exhiben, incluyendo cómo se comunican, qué hábitos alimentarios tienen, cómo se desplazan y cómo se reproducen. Para ello, si miramos dentro de la clase de los insectos, veremos una gran diversidad de formas en los ojos que no sólo se diferencian por su estructura anatómica y celular, sino que también presentan un distinto número de opsinas.

Las opsinas son unas proteínas de membrana que se encuentran en las microvellosidades laterales del rabdoma (cada una de las estructuras en forma de bastón de los ojos de los artrópodos) de los fotorreceptores y que determinan qué longitud de onda va a absorber la célula. Los insectos mayoritariamente tienen tres tipos de opsinas: las primeras reconocen una longitud

de onda larga (*long wave sensitive*, LWS), cerca del color verde; las segundas, las que reconocen una longitud de onda corta (*short wave sensitive*, SWS) alrededor del espectro azul; y las terceras, del ultravioleta (UV). En los distintos órdenes de insectos ha habido expansiones independientes de estas familias génicas que codifican para los tres tipos de opsinas, como en el caso de las libélulas, que tienen la mayor expansión de opsinas de longitud de onda larga documentada hasta ahora (Suvorov *et al.*, 2017). Para aumentar la complejidad de los sistemas visuales no sólo es necesario que haya duplicaciones en los genes de las opsinas, sino que también es importante que éstos diverjan y reconozcan longitudes de onda distintas. Este es el caso, por ejemplo, de los bupréstidos o escarabajos joya; sus dos opsinas ancestrales (LWS y UV) se han duplicado y divergido para reconocer luz fuera de su rango ancestral, pudiendo las nuevas opsinas reconocer luz dentro de los rangos naranja y azul respectivamente (Sharkey *et al.*, 2023).

Otra forma de aumentar el tipo de información visual que se interpreta sin

ampliar el tamaño del ojo es compartimentalizar el campo retinal. Como se ha mencionado anteriormente, en la retina del ojo compuesto de *D. melanogaster* podemos encontrar tres tipos de omatidios: los pertenecientes a la *dorsal rim area*, cuyos fotorreceptores centrales expresan dos opsinas sensibles al UV y con una función relacionada con la orientación en el espacio; los denominados *pale*, cuyos fotorreceptores centrales reconocen luz UV y luz azul y se encuentran en un 30% de los omatidios; y los llamados *yellow*, que son el 70% restante y contienen fotorreceptores centrales que reconocen luz de onda larga y UV, esta última mediante una opsina distinta a la de los otros dos tipos de omatidios (Wernet *et al.*, 2015). Estos dos últimos tipos están repartidos estocásticamente por la retina y todavía se desconoce qué función tiene esta distribución.

Las adaptaciones del ojo a un ambiente visual concreto no están limitadas solamente a la secuencia y expresión de las opsinas, sino que también influye el número de ojos y su anatomía. El girínido

Las adaptaciones del ojo a un ambiente visual concreto no están limitadas solamente a la secuencia y expresión de las opsinas, sino que también influye el número de ojos y su anatomía

Dineutus sublineatus (Figura 1H) es una especie de escarabajo acuático que posee cuatro ojos compuestos en su forma adulta. El hábitat de este escarabajo es la superficie del agua y su sistema visual se ha adaptado a este entorno. Para ello, sus dos pares de ojos compuestos se han especializado para ver y reaccionar en dos ambientes distintos: un ambiente aéreo para los dorsales y acuático para los ventrales (Lin y Strausfeld, 2013). En otros insectos, la anatomía básica del ojo también se ha visto modificada para mejorar sustancialmente la visión. La mayoría de los insectos con un comportamiento nocturno tienen los ya mencionados ojos en superposición. Estos ojos maximizan la sensibilidad al contraste, pudiendo formar la misma imagen que un insecto diurno, pero en condiciones de menor intensidad lumínica (Warrant, 2017). Principalmente se encuentran en polillas y algunos escarabajos.

¿Cómo se forma un ojo?

La filogenia animal (Figura 2) refleja una gran diversidad de ojos. Sin embargo, todos ellos poseen ciertos componentes comunes y ancestrales que son esenciales para su origen y posterior desarrollo y diversificación. El primer componente es la presencia de un cromóforo llamado

La filogenia animal refleja una gran diversidad de ojos. Sin embargo, todos ellos poseen ciertos componentes comunes y ancestrales que son esenciales para su origen y posterior desarrollo y diversificación

retinal, es decir, una molécula capaz de absorber energía y excitarse. El segundo, las opsinas que, al conjugarse con los cromóforos, determinan la longitud de onda con la que dichos cromóforos se excitan, y dan una respuesta en forma de potencial de membrana. Además, para que exista un fotorreceptor es necesario que el complejo opsina-cromóforo se encuentre en un cilio, dando lugar a los fotorreceptores ciliados, o en microvellosidades, produciendo los fotorreceptores rabdómicos. Estos últimos son los que se hallan en los insectos. Con los fotorreceptores presentes, sólo es necesario poseer el conjunto de genes (en inglés: *genetic toolkit*) adecuado para que se forme un ojo. Se estima que con una selección continua para la visión se necesitaría cerca de medio millón de años para desarrollar esta estructura (Nilsson y Pelger, 1994) y se especula

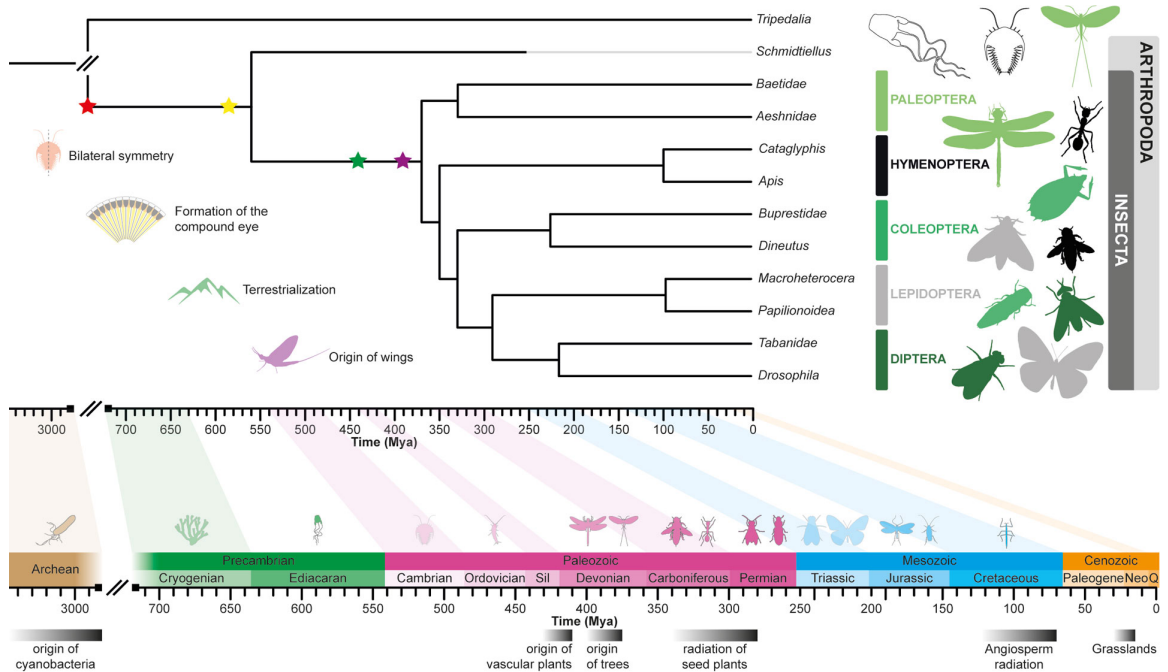


Figura 2. Cladograma que muestra la relación filogenética entre las distintas especies tratadas en este artículo. Las siluetas se han descargado de <http://phylopic.org/>. Crédito de cada silueta: Guillaume Dera (*Tripedalia cystophora*; Baetidae; Cataglyphis), Jagged Fang Designs (*Schmidtellus*), Wouter Koch (Aeshnidae), Lubna Maherally (Apis), Kristina Gagalova (Buprestidae), Prespa Research Group (*Dineutus*), Andy Wilson (Macroheterocera; *Drosophila*), Michael Keeseey (Papilionoidea) and Michael Day (Tabanidae).

que todos estos factores posiblemente se empezaron a desarrollar al final del periodo Eón Arcaico (entre hace 4000 y 2500 millones de años (MA)).

El conjunto de genes responsable de la formación de los ojos en los animales emerge con el origen de los genes *Pax*. Estos genes están relacionados mayoritariamente con el desarrollo del sistema

nervioso y de la organogénesis y se estima que ya estaban presentes en el ancestro común de todos los animales (Hill et al., 2010), aunque solo se diversificaron y obtuvieron su función actual en los *Eumetazoa* (término que engloba a todos los animales exceptuando a los poríferos y los placozoos). Sin embargo, es necesaria hacer una distinción entre los linajes radiados (Radiata) y los bilaterales (Bila-

El registro fósil nos muestra que durante el cámbrico temprano los trilobites tenían ya un ojo compuesto en aposición relativamente complejo, sugiriendo que formas más simples de este ojo ya debieron estar presentes durante el Ediacárico tardío

teria). Los radiados tienen cuatro genes *Pax* (*PaxA-D*) y sólo dos de ellos (*PaxB/D*) tienen ortólogos respectivos en los bilaterales. Estas ortologías sugieren que los genes *PaxA/C* se habrían perdido durante la evolución de los Bilateria. Dentro de todos estos genes *Pax*, el gen responsable de la formación del ojo es *Pax6*, cuyo homólogo en *D. melanogaster* es conocido como *eyeless*. El origen de esta función en la formación de ojos parece remontarse a antes de la diversificación de los eumetazoa, ya que se ha visto que *PaxB* en los cnidarios, homólogo a *Pax6*, es también responsable en la formación del ojo en el cnidario cubozoo *Tripedalia cystophora* (Kozmik et al., 2003, Figura 1A). Por otro lado, las primeras células pigmentarias adyacentes a células fotorreceptoras aparecieron durante el periodo Ediacárico (hace 635-542 MA). La función de estas células adyacentes es bloquear la luz en alguna de las distintas direcciones para proporcionar cierta direccionalidad al estímulo visual. Subsecuentemente, los fotorreceptores se empezaron a agrupar para

formar las manchas oculares (*eyespots* en inglés). Posteriormente, éstos sufrieron un proceso de invaginación, formando unos ocelos rudimentarios que luego derivarán al ojo simple de los vertebrados, o, por el contrario, un proceso de evaginación para formar una estructura parecida al ojo compuesto, pero sin todas sus partes ópticas. Para el desarrollo posterior de las manchas oculares fue especialmente importante la aparición de la simetría bilateral que, en la mayoría de los casos, conllevó a una cefalización del sistema visual.

El ojo ancestral pancrustáceo

La aparición del primer ojo compuesto (y ojo en general) en el registro fósil data del periodo Cámbrico (hace 538-487 MA). Éstos pertenecían a los trilobites, una clase de artrópodos actualmente extinta. El registro fósil nos muestra que durante el Cámbrico temprano los trilobites tenían ya un ojo compuesto en aposición rela-

tivamente complejo, sugiriendo que formas más simples de este ojo ya debieron estar presentes durante el Ediacárico tardío (hace alrededor de 580 MA). El ojo del trilobite *Schmidtellus reetae*, el fósil más antiguo con un sistema visual descubierto, ya presentaba las características típicas de un ojo compuesto: una lente, un cono cristalino y cinco células fotorreceptoras unidas por el rabdoma. Se cree que este animal vivía en la zona bentónica de aguas poco profundas, y los parámetros que se han calculado a partir del fósil concuerdan con los artrópodos modernos ecológicamente parecidos (Figura 1B; Schoenemann *et al.*, 2017).

Los insectos colonizaron la tierra entre el Ordovícico tardío y el Silúrico temprano (hace 480 MA aproximadamente). Sin embargo, no fueron los primeros artrópodos en hacerlo; previamente lo habían hecho los miriápodos (hace ~430 MA) y los arácnidos (hace 485 MA). Visualmente, esta transición supuso un cambio radical. La terrestrialización implicó un cambio de medio con un incremento de la intensidad lumínica. Esto último permitió que el ojo pudiese aumentar la agudeza visual sin perder sensibilidad al contraste, pero también causó que el animal estuviese expuesto a intensidades de luz más dañinas. Por tanto, durante la terrestrialización el ojo se tuvo que adaptar a este cambio de medio. En los artrópodos anfi-

bióticos (artrópodos con un estilo de vida anfibio) podemos observar qué cambios son necesarios para cambiar de un estadio acuático a uno terrestre. El índice de refracción de la mayoría de las córneas de los insectos es parecido al del agua y notablemente distinto del aire. Para que esto no suponga un problema, la mayoría de los insectos aéreos tienen un conjunto de protuberancias corneales que hacen que el cambio entre los dos índices de refracción sea continuo y no brusco. En las efímeras, estas protuberancias solo se encuentran en la fase adulta (aérea) mientras que están ausentes en las ninfas (acuáticas). Otro cambio importante entre ambos medios es el porcentaje y tipo de luz polarizada. En el medio aéreo convencional, la luz mayoritaria que llega directamente del sol o la luna no está polarizada. Sólo se encuentran polarizadas aquellas fracciones de luz que llegan reflejadas de la superficie brillante de algunas plantas y animales, y de la mayoría de las masas de agua. La polarización de estas últimas la usan, por ejemplo, los paleópteros, un grupo de insectos formado por efímeras, libélulas y caballitos del diablo, para reconocer superficies de agua donde ovopositar. En cambio, por la naturaleza del agua, la mayoría de la luz que llega a los insectos acuáticos se encuentra polarizada horizontalmente. Esto hace que los ojos de los insectos acuáticos estén adaptados para poder detectar luz con un ángulo de po-

larización distinto y así poder reconocer mejor a los objetos. Por último, aparte de adaptaciones estrictamente ópticas, el sistema nervioso, y especialmente el lóbulo óptico, se tuvo que adaptar para procesar adecuadamente esta nueva información.

Un ojo para volar

La aparición de las alas durante el Devónico (hace 419-359 MA) causó la gran diversificación de los insectos. Estas nuevas estructuras aumentaron las dimensiones en las que los insectos se podían desplazar y la velocidad a la que se movían. El vuelo requirió de una mejor visión y un procesado de imagen más rápido que conllevó a una adaptación de los sistemas visual y nervioso. Dentro de los insectos, aquellos que parecen tener una forma de volar más ancestral por las características de sus alas son los paleópteros.

Las efímeras son el orden de insectos con alas morfológicamente más parecidas a las ancestrales. Aunque en más de 400 millones de años las alas no hayan cambiado mucho aparentemente, sí lo ha hecho su sistema visual. En los bétidos, la familia de efímeras más numerosa, el sistema visual es sexualmente dimórfico. Las hembras tienen el número y tipo de ojos ya descritos (2 ojos compuestos y 3 oce-

los). En cambio, los machos tienen un par de ojos compuestos situados en el dorso de la cabeza, llamados ojos turbanados, debido a la forma que se asemeja a un turbante (Figura 1C). Algunos investigadores han propuesto que la función de estos ojos es reconocer a las hembras para aparearse durante su corta etapa adulta. Las diferencias entre los dos pares de ojos son remarcables, especialmente porque el ojo turbanado es un ojo en superposición mientras que el otro ojo compuesto, es en aposición.

Si hay un grupo de insectos caracterizados por poseer una muy buena visión son los odonatos. Este grupo, formado por libélulas y caballitos del diablo, son excelentes cazadores. Esto han potenciado la habilidad de reconocer objetos en movimiento durante el vuelo. Es por eso que necesitan de un sistema visual altamente especializado para reconocer a sus presas. De entre ellos, las libélulas de la familia Aeshnidae son los insectos con el mayor número de omatidios en cada ojo, unos 28.000 (Figura 1D; Sherk, 1978). Durante el Carbonífero (hace 359-299 MA), estos animales alcan-

La aparición de las alas durante el Devónico causó la gran diversificación de los insectos

zaron sus máximas dimensiones, llegando a medir 70 centímetros. Aunque hoy en día no existen ejemplares tan grandes y, probablemente, con tan buena visión, el sistema visual de estos insectos, aunque son de menor tamaño, continúa siendo especialmente remarcable. Por ejemplo, una proporción importante de los omatidios de la región frontal de la cabeza apuntan hacia el mismo sitio, lo que, juntamente con su variado número de opsinas, hace que reconozcan las imágenes frontales con mucha claridad. Además, el vuelo aparentemente errático que utilizan tiene una función similar a la del movimiento de la pupila humana. Como el ojo compuesto tiene una capacidad de movimiento muy limitada, las libélulas tienen este comportamiento errático para poder observar con gran detalle muchas direcciones en poco tiempo.

El vuelo fue la última gran característica que compartieron la mayoría de las familias de insectos. En adelante, cada una de ellas se adaptó a sus condiciones visuales particulares. Los lepidópteros cambiaron su morfología ocular, pasando de un ojo en aposición a uno en superposición para

mejorar la captación de luz durante la noche. Este ojo está ampliamente estudiado en las polillas. Posteriormente, las mariposas revirtieron esta adaptación para volver a tener un ciclo diurno, por lo que su ojo volvió a ser en aposición. Otra adaptación importante fue la capacidad de aprendizaje visual de los himenópteros. Esto se ha investigado minuciosamente en las abejas melíferas (Figura 1F). Cuando una de ellas encuentra una fuente de alimento, puede recordar dónde está y, al llegar a la colmena, comunicar con detalle la dirección, la distancia y el tipo de alimento encontrado. Las hormigas del desierto del género *Cataglyphis* son otros himenópteros cuya visión ha sido estudiada en profundidad (Figura 1E). Las *Cataglyphis*

son capaces de usar la luz polarizada para orientarse con gran precisión (Wehner, 2003). El aprendizaje visual está fuertemente relacionado con una de las coevoluciones más importantes: la polinización. La aparición de las plantas con flores llevó una multiplicidad de adaptaciones en varios grupos de insectos, especialmente en el reconocimiento de colores específicos. Esto ocurrió independientemente en un gran número de las familias

El vuelo fue la última gran característica que compartieron la mayoría de las familias de insectos. En adelante, cada una de ellas se adaptó a sus condiciones visuales particulares

de insectos existentes. Finalmente, el apareamiento fue otro de los motivos para la adaptación. Entre los varios ejemplos de dimorfismo sexual que existen, destacan dos de ellos: el ojo turbanado de los ya mencionados bétidos, y los *lovespots* de los tábanos (Figura 1K). Los machos de los tábanos tienen los dos ojos compuestos unidos en la parte media de la cabeza (Perry y Desplan, 2016), habiéndose sugerido que esta estructura sirve para mejorar el seguimiento de las hembras durante la búsqueda de pareja.

En conclusión, el viaje evolutivo abordado en este artículo muestra las increíbles adaptaciones visuales que se han hallado en los insectos a lo largo de millones de años. Desde los ojos más sencillos a aquellos altamente complejos, esta rica diversidad revela las diferentes y peculiares formas en la que los distintos insectos han evolucionado para desarrollar su capacidad visual.

Referencias bibliográficas

- Hill, A. *et al.* 2010. Origin of Pax and Six gene families in sponges: single PaxB and Six1/2 orthologs in *Chalinula loosanoffi*. *Developmental Biology*, 343: 106–123.
- Kozmik, Z. *et al.* 2003. Role of Pax genes in eye evolution: a cnidarian PaxB gene uniting Pax2 and Pax6 functions. *Developmental Cell*, 5: 77–785.
- Lin, C. y Strausfeld, N.J. 2013. A precocious adult visual center in the larva defines the unique optic lobe of the split-eyed whirligig beetle *Dineutus sublineatus*. *Frontiers in Zoology*, 10: 7.
- Misof, B., Shanliu, L. y Zhou, X. 2014. Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. *Science*, 346: 763–767.
- Nilsson, D.E. 2021. The diversity of eyes and vision. *Annual Review of Vision Science*, 7: 19–41.
- Nilsson, D.E. y Pelger, S. 1994. A pessimistic estimate of the time required for an eye to evolve. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 25: 653–658.
- Perry, M.W. y Desplan, C. 2016. Love spots. *Current Biology*, 26: R484–R485.
- Schoenemann, B., Pärnaste, H. y Clarkson, E.N.K. 2017. Structure and function of a compound eye, more than half a billion years old. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114: 13489–13494.

- Sharkey, C.R. et al. 2023. Jewel beetle opsin duplication and divergence is the mechanism for diverse spectral sensitivities. *Molecular Biology and Evolution*, 40: msad023.
- Sherk, T.E. 1978. Development of the compound eyes of dragonflies (Odonata). III. Adult compound eyes. *Journal of Experimental Zoology*, 203: 61–80.
- Suvorov, A. et al. 2017. Opsins have evolved under the permanent heterozygote model: insights from phylotranscriptomics of Odonata. *Molecular Ecology*, 26: 1306–1322.
- Warrant, E.J. 2017. The remarkable visual capacities of nocturnal insects: Vision at the limits with small eyes and tiny brains. In *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372: 20160063.
- Wehner, R. 2003. Desert ant navigation: How miniature brains solve complex tasks. *Journal of Comparative Physiology A*, 189: 579–588.
- Wernet, M.F., Perry, M.W. y Desplan, C. 2015. The evolutionary diversity of insect retinal mosaics: Common design principles and emerging molecular logic. *Trends in Genetics*, 31: 316–328.

Las reglas de Lewontin desde la perspectiva de los paisajes adaptativos

Álvaro Sánchez Instituto de Biología Funcional y Genómica, CSIC - Universidad de Salamanca, Salamanca, Castilla y León, España, alvaro.sanchez@usal.es

La selección natural juega un papel central en la evolución de las especies, dando forma a muchos de sus rasgos funcionales y morfológicos. La selección tiende a eliminar la variación genética creada por otros procesos evolutivos, como la mutación y el flujo genético, favoreciendo a aquellas variantes genéticas que están mejor adaptadas al ambiente. Si bien el efecto de la selección en la estructura genética de las poblaciones es claro, ¿Cuál es exactamente el objeto sobre el que puede actuar? Una población es esencialmente

un conjunto de individuos, de modo que cabe preguntarse qué condiciones han de cumplir estos individuos para que las poblaciones que estos forman puedan evolucionar mediante la selección natural.

En 1970, Lewontin sintetizó la respuesta a esta pregunta, condicionando los sistemas que pueden ser objeto de la selección natural (o, como discutiremos, artificial) a aquellos que cumplen tres reglas (Lewontin, 1970). La primera regla es que, para poder experimentar la selección natural,

Una población es esencialmente un conjunto de individuos, de modo que cabe preguntarse qué condiciones han de cumplir estos individuos para que las poblaciones que estos forman puedan evolucionar mediante la selección natural.

La primera regla es que, para poder experimentar la selección natural, una población de individuos ha de exhibir variación fenotípica.

una población de individuos ha de exhibir variación fenotípica. Es decir, los individuos han de variar en los rasgos que expresan. Esta regla es fácil de entender: si todos los individuos fuesen idénticos respecto a un fenotipo determinado (y experimentasen el mismo ambiente) es imposible que ese fenotipo beneficie o perjudique diferencialmente a ninguno de ellos.

La segunda regla impone que los fenotipos que cumplen la primera regla han de tener un impacto adaptativo. Es decir, que la variación fenotípica se refleje en diferencias entre individuos en su aptitud o éxito reproductivo (*fitness*). Esta regla es también sencilla de entender: si existe variación fenotípica entre los individuos de una población, pero esta variación no implica que algunos individuos tengan mayor éxito reproductivo que otros, la selección no podrá enriquecer ningún fenotipo en particular en la población.

La tercera regla de Lewontin nos dice que la variación fenotípica ha de ser here-

dable, es decir, que una fracción suficiente de la variación fenotípica ha de poder transmitirse a través de la reproducción de una generación a otra. La tercera regla de Lewontin es también intuitiva: si, con respecto a un fenotipo que cumple las dos primeras reglas, los descendientes de un individuo no se pareciesen particularmente a su progenitor, no podríamos esperar que, en promedio, el fenotipo seleccionado cambie de una generación a otra, incluso si sólo aquellos individuos con un valor determinado del mismo pudieran reproducirse.

Es importante recalcar que el papel que la selección juega en la evolución de las especies depende de varios factores, como el tamaño de la población o la fuerza de los otros procesos evolutivos mencionados anteriormente, por ejemplo, la mutación. En este artículo nos vamos a centrar en la selección natural y artificial, sin entrar, por motivos de espacio, en sus interacciones otros procesos evolutivos. Dicho de otra manera, las reglas de Lewontin son necesarias para que la selección pueda operar, pero no suficien-

La segunda regla impone que los fenotipos que cumplen la primera regla han de tener un impacto adaptativo.

La tercera regla de Lewontin nos dice que la variación fenotípica ha de ser heredable

tes para que la selección sea el factor dominante en la evolución.

Mediante estas tres reglas, Lewontin sintetiza los principales requerimientos para que una población pueda experimentar evolución a través de la selección: la multiplicación (que los individuos de la población sean capaces de reproducirse), la herencia (que, tras reproducirse, los individuos resultantes se parezcan a sus progenitores), y la variación reproductiva (que esta herencia no sea exacta, y los individuos no sean idénticos a sus progenitores). Existen numerosos matices (y una amplísima literatura) sobre estos tres principios y sus interacciones, las cuales son fundamentales para entender las “unidades de evolución” (Maynard Smith, 1983). En particular, existe una amplia literatura sobre la problemática que existe cuando las unidades de evolución consisten en grupos de individuos que, independientemente, cumplen a su vez con estas tres condiciones. El propósito de este artículo no es entrar en la fascinante y sutil discusión sobre la selección multinivel y el lugar que ocupa en la teoría evolutiva. Existe evidencia empírica clara de que la selección multinivel es posible (Goodnight, 2011; Sánchez, 2021). Sin entrar en cuán común o relevante ha sido

en la historia evolutiva, nuestro objetivo aquí es mucho más simple: nos ceñiremos a ilustrar cómo podemos entender las tres reglas de Lewontin desde la perspectiva de los paisajes adaptativos (los mapas genotipo- fenotipo - éxito reproductivo), y qué nos dice esta perspectiva sobre la posibilidad de aplicar la selección artificial a las comunidades ecológicas.

Las reglas de Lewontin aplicadas a la selección artificial

Volviendo a las tres reglas de Lewontin, estas establecen el criterio que una población ha de seguir para experimentar selección natural. Es importante recalcar que, de hecho, las mismas reglas han de darse para que una población de individuos pueda experimentar selección artificial. De acuerdo con la primera regla, para que pueda haber selección artificial es necesario que haya variación fenotípica en la población. De otro modo, el seleccionador no podría escoger a ningún individuo en particular para criar. La segunda regla también se ha de cumplir, si bien con un matiz: en la selección artificial, la asociación entre fenotipos y va-

lor adaptativo puede obedecer criterios subjetivos, pudiendo favorecer a fenotipos perjudiciales desde un punto de vista meramente reproductivo (pero deseables para el seleccionador). En cuanto a la tercera regla, la heredabilidad juega también un papel crucial en la selección artificial. El cambio fenotípico en una población de una generación a otra como resultado de una ronda de selección es proporcional a la heredabilidad, la cual se puede estimar como la pendiente de la regresión entre los fenotipos paternos y los de sus descendientes (Visscher *et al.*, 2008).

Aunque la selección artificial se ha usado desde el neolítico para la crianza de organismos como plantas y animales domésticos, en las últimas décadas se ha extendido a sistemas biológicos que no poseen capacidad reproductiva propia, como proteínas, moléculas de ARN, o circuitos genéticos y metabólicos (Arnold, 2018). Esta extensión recibe comúnmente el nombre de evolución dirigida. Dado que, en evolución dirigida, y al contrario que en la crianza de animales o plantas, se trabaja con sistemas que no pueden reproducirse por sí mismos, es necesario usar métodos artificiales de “reproducción”. Por ejemplo, es común usar métodos como la mutagénesis aleatoria o la recombinación *in vitro* para generar genotecas de variantes genéticas a partir de las variantes seleccionadas en una ronda

anterior. Estas genotecas son posteriormente evaluadas y seleccionadas en base a fenotipos de interés, como la capacidad catalítica de una enzima. Aquellas secuencias seleccionadas son sujetas a una nueva ronda de mutagénesis y el proceso se repite cuantas veces sea necesario hasta conseguir una mejora sustancial en las propiedades de interés o incluso una nueva función (Arnold, 2018).

Si bien la primera y segunda reglas de Lewontin se pueden aplicar sin matices relevantes a la evolución dirigida, la tercera requiere algo más de discusión. La heredabilidad está íntimamente relacionada con la forma de reproducción. El propio Lewontin reconoce este punto, distinguiendo entre la heredabilidad de organismos que se reproducen de forma sexual y aquellos que lo hacen de forma asexual (Lewontin, 1970). En el caso de organismos, la reproducción está limitada a una de estas dos formas. Sin embargo, la generación de variantes genéticas de una secuencia de ADN no está sujeta a ninguna limitación, más allá de las impuestas por la técnica concreta que usemos para ello y las reglas de la bioquímica. Por ejemplo, si usamos mutagénesis, es posible modular la tasa de mutación, y también es posible ceñir la mutagénesis a ciertas regiones de la secuencia de ADN. La libertad de la que disponemos para generar variantes genéticas afecta a

la correlación fenotípica entre padres e hijos: esta no será igual si aplicamos una tasa de mutación baja pero constante a lo largo de la secuencia de ADN que si mutagenizamos tan solo una región concreta con una tasa de mutación mucho más elevada. Una tasa de mutación promedio de una sustitución por variante aplicada a toda la secuencia de forma homogénea nos lleva a explorar isotrópicamente el vecindario genético más próximo de la secuencia ancestral. Por el contrario, una tasa de mutación elevada aplicada tan solo a una región genética concreta nos lleva a explorar una región del espacio de secuencias más alejada en una dirección concreta. Por tanto, la heredabilidad de un rasgo en evolución dirigida es una característica del método que usemos para generar variantes genéticas de los individuos seleccionados.

Dado que la heredabilidad de un rasgo no está definida de una manera única, es útil considerar qué es exactamente lo que requerimos de ella en el contexto de la tercera regla de Lewontin. Para ello, imaginemos por un momento un caso límite en el que la relación entre genotipo y fenotipo fuese completamente aleatoria, es decir, que no existiese ninguna correlación entre el fenotipo de una secuencia y los fenotipos de aquellos genotipos más próximos, es decir, aquellos que difieran en tan solo una mutación (Díaz-Colunga

et al., 2023). Este caso representa a un “paisaje adaptativo” (la relación cuantitativa existente entre genotipo, fenotipo y éxito adaptativo; Figura 1) de una “rugosidad” máxima, y es claro que en él la selección va a fracasar. Al no haber parecidos cuantitativos entre una secuencia seleccionada y sus variantes, sería igual de probable mejorar el fenotipo de una generación a otra seleccionando al mejor individuo de la población que seleccionando a cualquier otro al azar. Esto es perfectamente consistente con la regla de Lewontin: No importa cómo generemos la genoteca de variantes, la heredabilidad en un caso así será siempre cero.

En el límite opuesto, imaginemos una relación entre genotipo y fenotipo que sea fuertemente aditiva, es decir, que las contribuciones al fenotipo de cada mutación sean prácticamente independientes de las demás. En este caso, el parecido fenotípico entre una secuencia y sus variantes más próximas (por ejemplo, aquellas que difieran en tan sólo unas pocas mutaciones) será muy elevado. Esta situación describe mapas genotipo-fenotipo “suaves”, es decir, de baja rugosidad. Consideremos como ejemplo el mapa entre secuencia de ADN de una enzima y su velocidad catalítica. Cuando este mapa es suave, siempre será preferible seleccionar aquellas secuencias cuya velocidad catalítica asociada sea lo

más elevada posible, si lo que queremos es aumentar la velocidad en la siguiente generación. Si, por el contrario, el mapa es aleatorio (de máxima rugosidad), dará igual qué secuencia escoger para generar nuevas variantes.

Es razonable concluir, por tanto, que la tercera regla de Lewontin impone un criterio sobre la rugosidad del mapa genotipo-fenotipo, es decir, sobre la correlación que existe entre fenotipos asociados a genotipos cercanos entre sí.

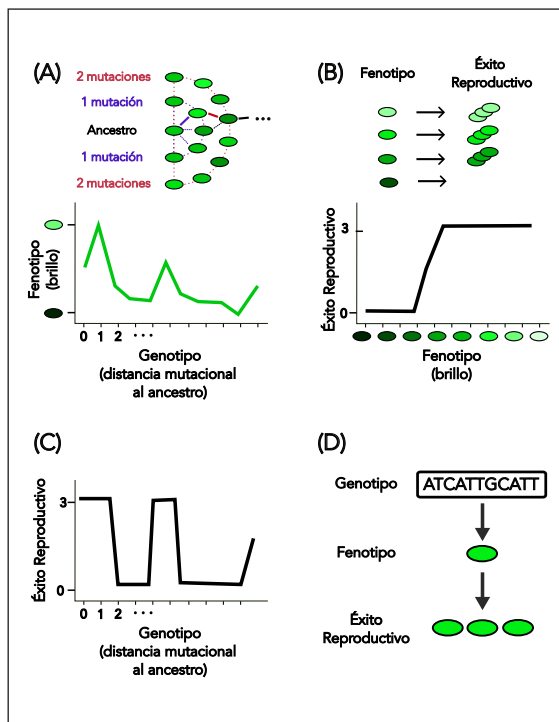


Figura 1: El “paisaje adaptativo” se refiere a el mapa (o relación cuantitativa) entre genotipo, fenotipo, y éxito reproductivo. (A) El mapa genotipo - fenotipo asocia un fenotipo cuantitativo a cada genotipo posible. Como ilustración del espacio genotípico, representamos el vecindario mutacional de primer orden, que está compuesto por todos los genotipos que difieren del ancestro en 1 mutación, así como el vecindario mutacional de segundo orden, compuesto por aquellos genotipos que difieren del ancestro en 2 mutaciones. Omitimos los de tercer, cuarto, quinto orden, etc. Sobre cada genotipo, representamos el fenotipo que, como ilustración y ejemplo, es el brillo de una bacteria que expresa una proteína fluorescente verde. El mapa genotipo-fenotipo es multidimensional, pero como ilustración, aquí representamos el fenotipo para cada genotipo dentro de una trayectoria mutacional que nos lleva del ancestro a un mutante de primer orden, de ahí a otro de segundo orden, de ahí a otro de tercero, etc. Es importante recordar que el mapa

genotipo - fenotipo depende del ambiente y puede ser alterado si este cambia. (B) El mapa fenotipo - éxito reproductivo asocia cada valor del fenotipo a un valor del éxito reproductivo determinado. En este caso, ilustramos un ejemplo en el que el éxito reproductivo no es lineal con el fenotipo, siguiendo una función umbral. (C-D) Mediante la composición de ambos mapas, y siguiendo el ejemplo adoptado en los paneles anteriores, podemos conectar genotipo y éxito reproductivo.

Las reglas de Lewontin más allá del organismo: el caso de comunidades y ecosistemas

Aunque la evolución dirigida ha sido históricamente utilizada sobre sistemas biológicos a niveles de organización biológica inferiores al organismo o, en algunos casos de organismos unicelulares, a nivel del organismo, en tiempos recientes se ha intentado extender a niveles de organización superiores, como las comunidades o los ecosistemas (Goodnight, 2011; Sánchez et al., 2021). Aunque los primeros estudios empíricos se hicieron con grupos y comunidades de escarabajos del género *Tribolium* (referimos a Goodnight, 2011), donde se realiza un repaso a estos trabajos pioneros), la mayoría de estudios recientes se han centrado en las comunidades o ecosistemas microbianos. Más allá de su interés teórico y de las posibilidades que ofrecen los consorcios microbianos para estudiar la selección multinivel, el interés biotecnológico que poseen las comuni-

dades microbianas hace muy relevante la posibilidad de extender la evolución dirigida a su optimización y diseño. ¿Es posible que una población de comunidades sea el objeto de la selección artificial o natural? Una vez más, examinemos las reglas de Lewontin.

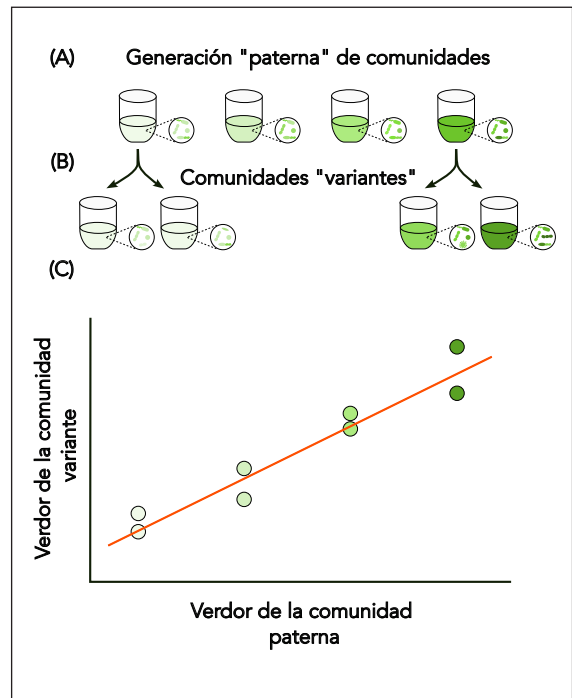
La primera regla exigiría que tuviésemos una colección de distintas comunidades ecológicas, cada una de ellas exhibiendo diferencias en una propiedad colectiva (o función) de la comunidad. Aunque es difícil imaginar esta situación a escala macroscópica (parece complicado tener a nuestra disposición una colección de bosques o de sabanas que podamos manipular), es mucho más sencillo en el caso de comunidades microbianas, las cuales pueden ensamblarse en volúmenes tan pequeños como unos pocos microlitros. Cuando distintas comunidades difieren entre ellas en su composición, es decir, en la lista de organismos que contienen y sus abundancias, es muy común que difieran también en

Aunque la evolución dirigida ha sido históricamente utilizada sobre sistemas biológicos a niveles de organización biológica inferiores al organismo o, en algunos casos de organismos unicelulares, a nivel del organismo, en tiempos recientes se ha intentado extender a niveles de organización superiores, como las comunidades o los ecosistemas

sus propiedades colectivas, desde la producción de enzimas extracelulares o la degradación de contaminantes a su habilidad de modular las propiedades físico-químicas del medio ambiente y modular el crecimiento y los rasgos de otros organismos que crecen en él (Sánchez *et al.*, 2021) (Figura 2). Por lo tanto, la primera regla de Lewontin se cumple con facilidad.

La segunda regla de Lewontin tampoco ofrece problema, y de hecho es trivial en el caso de la evolución dirigida. Tan solo es necesario que seamos capaces de medir la función objetivo, dado que el seleccionador tiene total libertad para decidir el criterio de selección en base a cualquier función de la comunidad que se le ocurra.

Figura 2: Una colección de comunidades puede obedecer las reglas de Lewontin y, por tanto, ser sujeta a evolución a través de la selección artificial. (A) La primera regla exige que exista variación en una propiedad, o “función” de la comunidad. En este panel, ilustramos un caso concreto que se ha estudiado empíricamente (Díaz-Colunga *et al.*, 2022), la variación en la secreción de pioverdinas, una molécula de color verde que las bacterias producen para capturar hierro del medio ambiente. Dependiendo de su composición, es habitual que distintas comunidades bacterianas exhiban distinto grado de producción de pioverdinas y, por tanto, de su verdor. (B) Es posible generar “variantes” de cada comunidad en la generación “parental”, por ejemplo añadiendo especies nuevas a cada comunidad y dejándolas llegar a un equilibrio. Esto lleva frecuentemente a la extinción de algunas especies, y genera comunidades variantes de composición similar a la comunidad parental de la que derivan. Es habitual que aquellas comunidades que comparten una composición similar, se parezcan también en sus propiedades como, en este caso, el verdor asociado a la pioverdina. (C) Esta similitud composicional entre comunidades paternas y sus variantes tiene una base genética obvia, y se refleja en que la variación en la función de una población de comunidades variantes se puede explicar en parte por la función de la comunidad paterna. Esta propiedad cumple con la tercera regla de Lewontin.



La tercera regla, de nuevo, es más sutil y requiere consideraciones adicionales. ¿Qué significa que una propiedad sea heredable en el caso de comunidades ecológicas? ¿Tiene sentido este concepto? En los últimos años, el concepto de un mapa genotipo-fenotipo se ha extendido a comunidades ecológicas dando lugar al *community-function landscape*, el mapa que describe la relación cuantitativa que existe entre la composición de una comunidad y sus propiedades (o “funciones”) colectivas (Sánchez *et al.*, 2023). Los mapas composición - función tienen numerosas sutilezas. La más importante para nuestros propósitos es que, en general, es necesario que las comunidades estén en equilibrio estable para que la composición determine la función de forma única y sin estar sujeta a contingencias históricas (Sánchez *et al.*, 2023). La razón de esta necesidad es que la composición de una comunidad es una variable dinámica, definida por el tamaño de la población de los distintos organismos que la conforman (Sánchez *et al.*, 2021). Dado que los organismos que conforman una comunidad interactúan ecológicamente unos con otros, por ejemplo, compitiendo por los mismos nutrientes, el tamaño de sus poblaciones tenderá a cambiar con el tiempo hasta llegar a un punto de equilibrio. En consecuencia, las propiedades de una comunidad también cambiarán con el tiempo hasta que también ellas se equilibren. Fuera del equilibrio, el valor de una

función comunitaria (pongamos por caso el pH del medio en el que crece) no depende exclusivamente de la composición de la comunidad en ese mismo momento, sino de la trayectoria dinámica que ha seguido la comunidad hasta entonces. Dos comunidades pueden tener la misma composición en un momento determinado, pero distinto pH si una de ellas tuvo recientemente un miembro altamente acidificante que se extinguió recientemente. Este tema posee no pocas sutilezas en las que no voy a entrar aquí, pero que discutí previamente (Sánchez *et al.*, 2023). Animo al lector interesado a leer más en el original.

Unos párrafos más arriba, cuando discutíamos la evolución dirigida aplicada a enzimas, explicábamos que la heredabilidad nos da una medida (siempre asociada a un modo de reproducción concreto) de la rugosidad del mapa genotipo-fenotipo. La tercera regla de Lewontin es en realidad un requerimiento sobre esta rugosidad: ha de ser baja para que la selección artificial sea efectiva. Aplicada a la selección artificial de comunidades, la tercera regla de Lewontin nos dice que la efectividad de la selección artificial de comunidades requiere una relación más o menos “suave” (de nuevo, poco rugosa) entre composición y función. ¿Cuán rugosos son los mapas composición - función? Esta es una pregunta puramente empírica, y que está siendo estudiada en estos

momentos. Existen aún muy pocos mapas composición-función que hayan sido caracterizados empíricamente. En un estudio publicado recientemente, hemos analizado algunos casos de mapas pequeños (consorcios conteniendo entre 4 y 25 organismos) asociados a funciones sencillas, es decir, aquellas que pueden ser completadas por los organismos en monocultivo. Entre estos ejemplos se encuentran la actividad catalítica de las enzimas secretadas por consorcios de bacterias del suelo, o la producción de butirato en consorcios de bacterias intestinales (Díaz-Colunga *et al.*, 2022). La rugosidad de estos consorcios es suficientemente baja para hacerlos creer que la selección artificial podría haber funcionado en estos casos. Es posible, no obstante, que la rugosidad sea mucho mayor en funciones complejas, es decir, aquellas que requieran la presencia simultánea de múltiples organismos. Esta hipótesis no ha sido aún investigada empíricamente de forma sistemática.

Dado que la heredabilidad de la función comunitaria es crítica para que se cumpla la tercera regla de Lewontin, es interesante discutir cuál debería ser el método ideal para generar “variantes” de aquellas comunidades seleccionadas. El número de posibilidades aumenta considerablemente respecto a las que se usan en evolución dirigida de enzimas, dado que existen métodos puramente ecológicos para cambiar la

composición de una comunidad y que no requieren modificar genéticamente a los organismos residentes. Bastaría, por ejemplo, con añadir nuevos organismos a la comunidad seleccionada, o eliminar otros organismos que formen parte de ella. En el pasado, se han utilizado fundamentalmente dos métodos llamados el método del propágulo y el método de la mezcla o fusión de comunidades. En el método del propágulo, se incluye la metodología conocida como “dilución hasta la extinción”, mediante el cual se generan comunidades mediante la aplicación de cuellos de botella de distinta magnitud (Sánchez *et al.*, 2021). En un cuello de botella poblacional se selecciona un número de células escogidas al azar, de entre las que forman la comunidad seleccionada para inocular una nueva comunidad. La aleatoriedad de este proceso hace que las comunidades varíen composicionalmente entre ellas y, por tanto, da lugar a la generación de “variantes” comunitarias, es decir, comunidades que se parecen a la original en términos de su composición. Este método para generar variantes tiene limitaciones, entre ellas que no ofrece ninguna manera de incorporar nuevo material genético (o nuevos organismos) a las comunidades seleccionadas: tan solo nos permite eliminar organismos y las interacciones en las que estos participen. Asimismo, el gran número de células de las comunidades seleccionadas (a menudo excediendo el

millón de células por microlitro) hace que hagan falta cuellos de botella muy grandes para generar variantes. La segunda metodología para generar variantes ha consistido históricamente en fusionar todas las comunidades seleccionadas, homogeneizarlas en una sola comunidad de coalescencia, y finalmente escoger células al azar de la comunidad fusionada resultante para inocular nuevas comunidades (Goodnight, 2011). Esta metodología adolece de similares limitaciones que las que exhibe el método del propágulo. Ambas metodologías se han probado empíricamente (Sánchez *et al.*, 2021), y su éxito ha sido por lo general modesto (Thomas *et al.*, 2024).

Recientemente, se han propuesto una serie de medidas para aumentar el éxito de estas metodologías (Sánchez *et al.*, 2021). En primer lugar, varios estudios han identificado la necesidad de asegurarnos de que las comunidades estén en equilibrio antes de aplicar selección artificial a nivel de comunidades. Este paso es importante, y es equivalente a separar las escalas temporales de la selección a nivel de organismos y a nivel de grupos (Maynard Smith, 1983). Si esperamos a que la selección a nivel de organismos lleve al ecosistema a un estado estable, aceptando de esta manera el resultado de la selección a este nivel y, posteriormente, escogemos a aquellas comunidades cuya función estable sea mayor, evitamos en

parte el conflicto entre la selección artificial a nivel grupal entre comunidades y el efecto de la selección natural a nivel individual entre genotipos (Thomas *et al.*, 2024). Si bien este punto ha de ser aún confirmado empíricamente, todos los estudios computacionales y teóricos realizados hasta la fecha han llegado a la misma conclusión (Sánchez *et al.*, 2021).

Asimismo, se han propuesto metodologías nuevas para generar variantes, y que explotan las posibilidades que ofrece la ecología para ello. Por ejemplo, se ha propuesto invadir las comunidades seleccionadas con una genoteca de nuevos organismos, re-ensamblarlas desde cero introduciendo variantes de forma sintética, o fusionar las comunidades seleccionadas de una en una (es decir, formando cada par de comunidades posible, en lugar de todas juntas a la vez). Por razones de espacio no puedo profundizar mucho más en este tema, pero el lector interesado puede consultar varias publicaciones recientes en las que se describen estas posibilidades y algunas más (Sánchez *et al.*, 2021; Thomas *et al.*, 2024).

En definitiva, dado que las tres reglas de Lewontin pueden cumplirse en poblaciones de comunidades bacterianas, es de esperar que estas puedan responder a la selección artificial. Este punto ha sido confirmado en varios estudios en los que se

midió la respuesta a la selección artificial de varias funciones comunitarias, desde la tasa de respiración de la comunidad a la secreción de enzimas o la eliminación de sustancias contaminantes (ver Sánchez *et al.*, 2021 y referencias citadas allí). Asimismo, se ha demostrado que la selección artificial puede funcionar incluso para comunidades que modulan la función de otros organismos, desde su crecimiento a rasgos como la floración en plantas (Thomas *et al.*, 2024). El interés en aplicar la selección artificial a comunidades está creciendo rápidamente, y es de esperar que nuevos estudios aparezcan en los próximos años.

Las reglas de Lewontin desde la óptica de los paisajes adaptativos

Basándome en lo discutido en secciones anteriores, es posible argumentar que las reglas de Lewontin se pueden reformular como propiedades del mapa tripartito entre genotipo - fenotipo y éxito reproductivo, que han de cumplirse necesariamente para que la selección sea eficiente. Las reglas de Lewontin imponen que ha de existir diferencia fenotípica entre individuos, y que esta diferencia ha de tener una base genética heredable. Esto requiere, en primer lugar, que han de existir diferencias genéticas entre los individuos que conforman una población, pero también

requiere que la relación entre genotipo y fenotipo no sea “plana” (Figura 3A). Es decir, las diferencias genotípicas no pueden ser neutrales desde el punto de vista fenotípico. De otro modo, no existiría variación fenotípica en la población, incluso aun que exista variación genética.

La segunda regla de Lewontin impone asimismo que la relación entre fenotipo y éxito reproductivo no puede ser cuantitativamente plana. Es decir, si representamos en un eje horizontal el valor del fenotipo asociado a distintos genotipos, y en un eje vertical el factor de selección asociado a cada uno de estos fenotipos, la relación entre ambas ha de tener una pendiente diferente de cero, al menos de forma local en alguna región del eje horizontal (Figura 3B).

En cuanto a la tercera regla de Lewontin, esta implica que la relación entre genotipo y valor adaptativo ha de ser suficientemente suave para que las variantes genéticas de un individuo seleccionado se parezcan a éste en mayor medida que a otro individuo seleccionado al azar de entre la generación parental. Dicho de otra manera, es necesario que el paisaje adaptativo posea una correlación entre los fenotipos asociados a distintos genotipos que que no decaiga a cero en un solo paso mutacional (Figura 3C-D). Cuanto más suavemente decaiga esta correlación

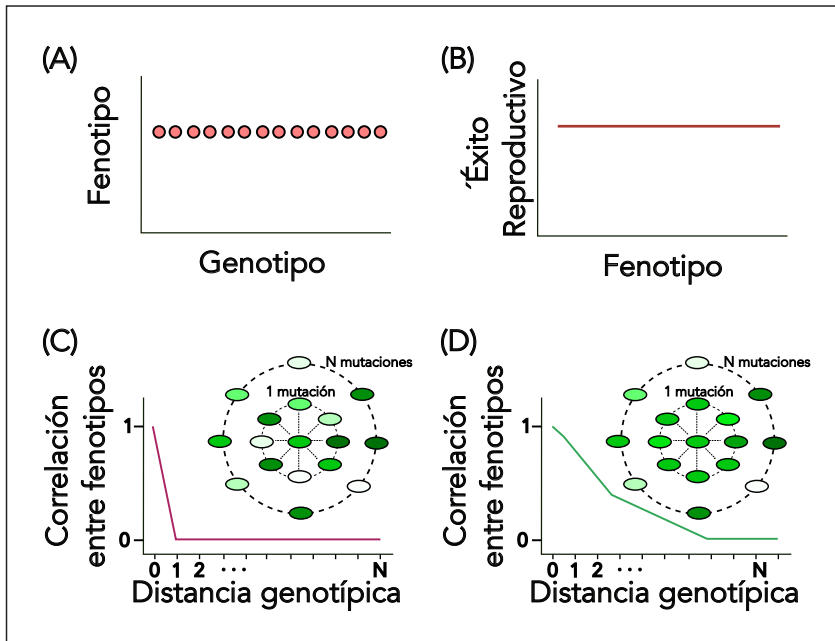


Figura 3: Las reglas de Lewontin imponen condiciones sobre el mapa existente entre genotipo - fenotipo - éxito evolutivo. (A) La selección no podrá operar cuando el mapa genotipo - fenotipo sea plano, es decir, cuando la variación genética en la población no se refleje en variación fenotípica. Esta condición refleja en

parte la primera regla de Lewontin, la cual también requiere, en el caso de organismos, que exista variación genotípica. De forma más abstracta, podríamos generalizar la variación genotípica como variación en la estructura estable que codifica el fenotipo. (B) La selección no podrá operar cuando el mapa fenotipo - éxito evolutivo sea plano, es decir, cuando la variación fenotípica existente en la población no se refleje en diferencias adaptativas entre sus miembros. Esta condición refleja la segunda regla de Lewontin. (C) La selección no podrá operar cuando cualquiera de los dos mapas genotipo - fenotipo o fenotipo - éxito reproductivo sea aleatorio (de máxima rugosidad). En tal caso, la correlación entre el genotipo y el éxito reproductivo (o fenotipo) sería cero incluso para genotipos que difieran en tan solo una mutación. Ilustramos la nula correlación entre el fenotipo de una bacteria (en el fenotipo que usamos como ejemplo del diagrama, el verdor), y el de su vecindario mutacional más próximo, separado por tan solo una mutación. Esta situación contradeciría a la tercera regla de Lewontin: los descendientes no serían más parecidos a sus progenitores que a cualquier otro individuo elegido al azar en la población. Por tanto, el fenotipo no sería heredable. Por el contrario, si esta correlación decayera de forma suave (D), el mapa genotipo - fenotipo sería suficientemente suave y la evolución mediante selección natural (o artificial) sería posible según la tercera regla de Lewontin. En este caso, el fenotipo (y, de acuerdo con la segunda regla, también el éxito reproductivo) sería heredable. Ilustramos en el diagrama, usando el mismo caso que en (C), cómo el verdor de una bacteria es más parecido entre mutantes que difieren entre ellos en tan sólo en 1 mutación que entre mutantes que difieren en N mutaciones (donde $N > 1$).

a medida que introducimos más y más diferencias genéticas entre dos secuencias, más heredables serán los rasgos seleccionados y más eficiente será la selección. La tercera regla de Lewontin es, por tanto, un requerimiento sobre la rugosidad del mapa genotipo - fenotipo, mientras que la primera y la segunda pueden interpretarse como un requerimiento sobre la pendiente de los mapas existentes entre genotipo y fenotipo y entre fenotipo y éxito reproductivo.

¿Es posible que los sistemas no biológicos respondan a la selección?

La reformulación de las reglas de Lewontin que expongo en la sección anterior plantean la interesante posibilidad de que cualquier sistema del que se puedan generar variantes (es decir, que posea la capacidad de reproducción, no necesariamente de forma endógena), y cuyas

propiedades funcionales estén codificadas en una estructura suficientemente estable, podría ser en principio objeto de la selección natural (Solé *et al.*, 2013). Para ello, es necesario que podamos abstraer para este sistema un mapa entre estructura, función, y éxito reproductivo, y que este mapa cumpla con las condiciones impuestas por las reglas de Lewontin.

De esta forma, las reglas de Lewontin iluminan cómo estudiar el cambio en los rasgos de sistemas tan diferentes entre sí como el lenguaje, la tecnología, o las organizaciones sociales humanas, como un proceso evolutivo sujeto a la selección natural (Wagner, 2019). Esta es una de las fronteras más fascinantes de la teoría evolutiva contemporánea, y en ella destaca una pregunta fundamental: ¿Qué propiedades tienen los mapas estructura - función en sistemas no biológicos? Desde estas líneas espero motivar al lector a considerar esta pregunta y, por qué no, a investigarla cuantitativamente.

La reformulación de las reglas de Lewontin que expongo en la sección anterior plantean la interesante posibilidad de que cualquier sistema del que se puedan generar variantes y cuyas propiedades funcionales estén codificadas en una estructura suficientemente estable, podría ser en principio objeto de la selección natural

Referencias bibliográficas

- Arnold, F.H. 2018. Directed evolution: Bringing new chemistry to life. *Angewandte Chemie*, 57: 4143–4148.
- Díaz-Colunga, J. et al. 2022. Global epistasis and the emergence of ecological function. *bioRxiv*, 10.1101/2022.06.21.496987.
- Díaz-Colunga, J. et al. 2023. Global epistasis on fitness landscapes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 378: 20220053.
- Goodnight, C.J. 2011. Evolution in metacommunities. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 366: 1401–1409.
- Lewontin, R.C. 1970. The units of selection. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 1: 1–18.
- Maynard Smith J. 1983. Models of evolution. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 219: 315–325.
- Sánchez, A. et al. 2021. Directed evolution of microbial communities. *Annual Review of Biophysics*, 50: 323–341.
- Sánchez, A. et al. 2023. The community-function landscape of microbial consortia. *Cell Systems*, 14: 122–134.
- Solé, R.V. et al. 2013. The evolutionary ecology of technological innovations. *Complexity*, 18: 15–27.
- Thomas, J.L., Rowland-Chandler, C. y Shou, W. 2024. Artificial selection of microbial communities: what have we learnt and how can we improve? *Current Opinion in Microbiology*, 77: 102400.
- Visscher, P.M., Hill, W.G. y Wray, N.R. 2008. Heritability in the genomics era — concepts and misconceptions. *Nature Reviews Genetics*, 9: 255–256.
- Wagner, A. 2019. *Life Finds a Way: What Evolution Teaches Us About Creativity*. Basic Books, New York.

An interview with Jonathan Losos

Joan García-Porta Departamento de Biodiversidad, Ecología y Evolución. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Complutense de Madrid. jgarciaporta@ucm.es

Jonathan Losos stands as one of the most relevant evolutionary biologists of our time. His significant contributions to biology span diverse realms, including adaptive radiations, island ecology, convergent evolution, and more recently, the study of evolution in urban environments. He has been professor at Harvard University and Washington University in St. Louis and has published more than 200 research papers and three books tailored for both specialists and the general public. Reflective of his extraordinary scientific trajectory, Dr. Losos has received numerous prestigious recognitions, including the Dobzhansky Prize, the Edward O. Wilson Naturalist Award, and the Sewall Wright Award, among others. He is also a Fellow of the



Figure 1. Image of the interviewer Joan García-Porta (left) and the interviewee Jonathan Losos (right).

American Association for the Advancement of Science, the American Academy of Arts and Sciences, and the National Academy of Sciences. Dr. Losos currently serves as founding director of the Living Earth Collaborative, dedicated to advancing the knowledge and conservation of biodiversity through a partnership between the major scientific institutions existing in the city of St. Louis (USA). During my recent visit to the city of St. Louis (December 2023), I had the opportunity to interview Dr. Losos in his office at Washington University. Our conversation revolved around his career trajectory, his perspectives on key evolutionary biology topics, and his latest popular science book on the evolution of cats.

Q– First, I would like to dive into the early roots of your scientific career. What sparked your initial interest in nature and science?

R– Well, my father, when he was a boy, wanted to be a zoologist, so he was very interested in animals. He ended up being a businessman. But he certainly gave me the passion for studying and being interested in nature. Then, like many children, I was fascinated by dinosaurs. I went through a phase where I knew all about dinosaurs, and in a way, I never really left that phase! To a large extent, I just transformed my interest from extinct reptiles to living reptiles, so I became interested in lizards and other other living species.

A key moment in my development as a scientist was convincing my mother to let me have caimans as pets, I kept them in our basement, it was just fascinating to watch their behavior! I was also very fortunate that people at the St. Louis Zoo, specially the keepers in the reptile house, would answer any of my questions regarding reptiles. This made me more and more interested in reptiles. And the more I learned, the more interested I became. That's how I went into nature and science.

Q– I read somewhere that at some point you were considering studying law.

R– Yes! In another lifetime I would have become a lawyer. There was a time in the middle of graduate school where I was beginning to have doubts about a career in zoology, and I actually looked into getting a law degree at the same time. I was studying for my Ph.D. and the idea was perhaps that with both a law degree and a Ph.D., I would be prepared to be the head of the World Wildlife Fund or something like that. But I ended up deciding that wasn't such a good idea, so I stuck with the Ph.D. and the law went by the by.

Q– Between the reptile lover that you were as a child to the scientist that you are today, who were your most influential mentors or authors?

R– So growing up, certainly my father was the initial inspiration. Then I went to college, and I was very fortunate to find a great advisor: Ernest Williams, the grand old man of *Anolis* lizards! I also worked

A key moment in my development as a scientist was convincing my mother to let me have caimans as pets

a lot with his last graduate student, Greg Mayer, who spent a lot of time with me and took me to Jamaica on my first field trip. I'd say these names were my major influences. And then my graduate advisor, Harry Greene, who was wonderful!

Q– Is there any author you read that particularly influenced you?

R– Yes. I read Stephen Jay Gould books and his columns on Evolution in *Natural History* magazine. He was such a great writer! He really got me interested in thinking about evolution.

Q– Your career is intertwined with a particular group of lizards, the *Anolis*. Your first paper with these lizards was in 1985, since then your work has consistently focused on this group. Could you tell us a bit on the origins of this enduring fascination?

R– That's a long one! So, my relationship with *Anolis* lizards goes back to when I was 10 or 11. Back then, I would visit my cousin and my great aunt in Miami, and I would chase lizards in the vegetation around their house. So they were the first lizards I captured and really spent time

looking at. Then, in high school I did two science projects on green anoles, which gave me even more familiarity with them.

Many years later, it was just a fluke that I ended up going to Harvard University as an undergraduate. And the herpetologist there was, as I mentioned before, Ernest Williams. Thanks to him, I learned a lot about *Anolis*, and thanks also to Greg Mayer I ended up doing my honors thesis with them, with my first two papers on *Anolis* coming from that thesis. However, after leaving college I decided that I was never going to work on these animals again for two reasons: One is that there were a lot of big-name people working on anoles, making very significant contributions. I didn't want to be a little fish in a big pool! The other is that I thought that there was nothing left to learn about *Anolis*, I thought we knew it all! So, I was determined to blaze my own trail, picking a new type of animal to build my career.

Then, I went into graduate school and after going through about a dozen failed projects, I took a summer graduate course on ecology in Costa Rica. This was after two years of graduate training completed, so I had learned all kinds of ideas and had many questions, also in the forests of Costa Rica, I observed many anoles. Suddenly, an idea popped into my head! I realized that anoles were the perfect system

A great evolutionary success story. There are 400 species of them, they have diversified remarkably in many different regions. This allows, for example, the possibility of comparing multiple and independent evolutionary radiations

for them to test many of the questions I had! So that's how I came back to anoles.

Then after a while, when I was established as a professor, I began to think that I didn't want the organisms to drive my questions. I wanted to address interesting topics and then find the right organism to study. So, I took a step back. However, at this time some people of my lab made some exciting new discoveries about anoles that just cried out for follow up work and that kept me working with anoles until this day.

Q– Why are anoles a great system to study evolution?

R– They are a great evolutionary success story. There are 400 species of them, they have diversified remarkably in many different regions. This allows, for example, the possibility of comparing multiple and independent evolutionary radiations. It is also relatively easy to manipulate populations and do ecological experiments in

the field and they also do well in the lab. These are the main reasons that make anoles a great system to address many important questions.

Q– It seems to me that your career exemplifies that it is possible to be both organismic-driven and question-driven.

R– Yes, it's sort of a back and forth between the two. I knew I would work on reptiles because I was always interested in them. So, in that sense I was organismic-driven. However, once I picked my group of organisms within reptiles [the anoles], it was very important for me to be able to address with them broadly important questions.

We cannot forget that evolutionary biology is an inductive science. Evolution can occur in lots of different ways. So, for example, the important question is not if speciation can occur in a specific way. Of course, speciation occurs in many different ways! The question is, what are the

general patterns in which speciation occurs, what are the exceptions, and why do the exceptions occur? To answer these questions, we need to build up lots of case studies. For that reason, developing organismic models and study them in depth, is very important.

Q— One of the main topics of your research revolves around understanding adaptive radiations [the evolutionary divergence of members of a single phylogenetic lineage into a variety of different adaptive forms]. From your perspective, what are the most important gaps that still exist in our understanding of how adaptive radiations work?

R— I would say one is understanding the genetic basis for adaptive radiation. Do genes and genomes play an important role in determining when and where adaptive radiation occurs? What are the genomic underpinnings of adaptive radiation? Another big question is how deterministic evolution is. Does adaptive radiation follow predictable trajectories? Do related groups radiate in the same way? Another exciting thing about adaptive radiation is that it ties to very important phenomena in evolutionary biology: speciation and adaptation. For adaptive radiation to occur, you need to have both, but their in-

We cannot forget that evolutionary biology is an inductive science. Evolution can occur in lots of different ways

terplay is still not totally understood. We are also still struggling to understand how important is sympatric speciation at driving adaptive radiations. These are the sorts of questions that they've been around for a long time and are still fundamental to address.

Q— Talking about the factors driving adaptive radiations, it seems to me that the prevalent view nowadays emphasizes natural selection as the primary (sometimes even sole) driver of phenotypic diversification. However, as Sewall Wright hinted in his shifting balance theory, drift may also play an important role, particularly during the initial phases of adaptive radiations when effective population sizes are small (after a founder event into an island for example). What is your perspective on this? Do you think there is room for neutral processes in adaptive radiations?

R– Yes, I think that there is, and I think that Wright’s shifting balance theory or Mayr’s ideas on genetic revolutions are very plausible. But you are right that these ideas are not very popular today. In my view because these processes are very hard to study and detect, particularly working backwards from an adaptive radiation. The best way to document the role of drift in an adaptive radiation would be to watch it happen as the radiation unfolds. But how often do we have an opportunity like this? Very rarely. But, yes, there have been a few experimental studies that have shown some evidence that genetic drift can promote divergent evolution, although in most cases this will lead to maladaptation, not to adaptation. Indeed, this is certainly another area where more research could be done.

Q– The notion of ecological opportunity (niches available to organisms) is at the core of adaptive radiation. However, objectively quantifying ecological opportunity is very difficult. Is this a significant stumbling block to fully understanding adaptive radiations and even predicting them?

R– Yes, it’s a significant stumbling block. Ecological opportunity is pivotal to the concept of adaptive radiation; avail-

able resources must be present to trigger a radiation. However, quantifying resource availability is a big challenge. How does one assess the availability of resources in an environment? Identifying the parameters to measure is no easy task, actually measuring them is even more difficult.

One study that I find particularly impressive was done by Dolph Schluter and colleagues in the Galapagos Islands. They went out and meticulously measured the sizes of all the seeds relevant to diet of the Darwin’s finches and plotted the distribution of the abundance of various-sized seeds in each island. Since then (that was the mid 1980s), few people have attempted similar studies, because it’s so hard! We have tried to do that with anoles, measuring the availability of different perching sites and diameters in a forest, but it is extremely challenging! This difficulty complicates the operationalization of the idea of ecological opportunity, which limits the extent to which we can predict adaptive radiations.

Q– Your career has also focused on exploring the phenomenon of evolutionary convergence and the extent to which evolution is contingent or follows deterministic paths. You even have a book on this topic, ‘Improbable Des-

tinies'. The controversy is classically linked to the thought experiment by Stephen Jay Gould, 'Replaying the Tape of Life,' which Gould used to illustrate the impact of contingency on the evolution of life. To understand your views on this, I'd like to know what you think would happen if we 'replay the tape of life'. Do you expect to see a significant role of contingency as Gould suggested?

R– Yes, I do. I found Gould's arguments very compelling. There are so many different ways in which species can evolve and adapt, that it just seems very likely that even minor events might send evolution in totally new directions. So in the bigger picture, I think that if somehow we started over, the outcome would probably be very different. Now, having said that, the argument that Simon Conway Morris and others have made is that convergence is proof that evolution can also be deterministic. There are certain solutions that are the best and that species repeatedly evolve towards those solutions. I think that the reality is somewhere in the middle, but I would still lean more towards the contingency side.

Q– I'd like to discuss your latest book, 'The Cat's Meow: How Cats Evolved from the Savanna to Your Sofa'.

A fantastic read, I learned many aspects of house cats unknown to me, such as the fact that they seem to meow primarily to humans, and the sociality of domestic cats likely emerging in the process of domestication. Surprisingly, I've also been astounded by our limited understanding of many common cat behaviors. It appears that the field of 'cat science', as you refer to it in your book, has historically been sidelined.

R– I agree with you. There's a lot we don't know. Actually, before I started this project, I was under the impression there wasn't really any interesting science at all going on about domestic cats. Then I discovered that there was a fair amount of it and some people were using cutting-edge techniques to study house cats. So that's what got me into the idea of first teaching a 'cat science' class at Harvard and then ultimately writing this book, with the aim of using house cats as a vehicle to show people how scientists study biodiversity.

That said, it is true that there's still a lot about house cats that we don't know. Take for example that finding you mention [that cats only meow to humans, not to other cats]. This is based on a single study that was done 30 years ago by a PhD student. She studied several outdoor colonies of cats and observed that they didn't meow to each other very much to communicate.

So, she arrived at the conclusion that the fact that they meow to us is something cats picked up during the domestication process. Well, no one ever repeated that study! And I really believe this is likely true, but there's so much more that could be done!

Now, why did this happen? I think the reason is that most scientists who want to work on biodiversity go out into nature and study exotic organisms, who wants to study domestic cats? Cats are just our pets! I think that plays a large role in that. Domestic cats never seemed to be an important or a prestigious organism to study.

Q– OK, let's make our bit to reverse this trend: In what ways would studying domestic cats or other domestic animals provide insights into fundamental evolutionary processes?

R– Well, we have to remember that domestication is an evolutionary process. It's just one that is guided to a greater or lesser extent by humans. So, by studying domestication we can understand the power of selection and what it can lead to over

short periods of time. See for example how diverse domestic animals are compared to their wild ancestors. Of course, dogs are a classic example of that—all wild canid species are pretty similar, but breeds of dogs are vastly more diverse. And the same thing is true of cats, although this has not been so well documented. All this shows the power of artificial selection, a process from which we can learn a lot, and which has many parallels with how natural selection operates in nature.

I think it's also very interesting to understand the genetic basis underlying domestication. It involves many behavioral changes, so domestic animals provide a great model to explore the genetic basis of behavioral divergence. That sort of work hasn't been done much on cats.

An interesting thing that sets cats apart from most long-domesticated animals is how little domesticated they are. It is said they have still one paw in the wild, although I believe three paws in the wild would be more accurate! The generic domestic cat is not very different from its ancestor, the African wildcat. For that reason, it is very easy for them to revert to a wild existence as they've done all over the

By studying domestication we can understand the power of selection and what it can lead to over short periods of time

world. This process can lead to very interesting studies on reverse domestication, what's been called feralization.

Q– And why haven't cats become more domesticated?

R– Well, to domesticate an animal you need to take control of who mates with whom. And good luck to you on that with cats! They just go out at night and pick their mates themselves! In fact, a key development that led to production of the variety of cat breeds that we have today, was the invention of kitty litter. Before kitty litter was invented in the 1940s, cats had to go outside a lot and they could mate with whomever they wanted, so it was very hard to control their mate choice and select for particular traits through many generations. Once we have been able to keep cats indoors, we have been able to speed up the domestication process.

Q– Let's now explore what led cats onto the path of domestication. Some authors have proposed that the ability to form social groups, particularly hierarchically structured ones, is key to explaining why certain mammal species were successfully domesticated while

others were not. This does not seem to be the case for cats. How, in your view, did cats manage to be domesticated despite this?

R– That's a good observation. Indeed, cats are unusual among long domesticated animals for not having a social structure that has been able to be co-opted by humans. To explain that there's an idea that has become very popular lately called "self-domestication". It argues that the early stages in domestication are not actually guided by humans, but by the organisms themselves. I believe that this is very likely what happened with cats. They just started hanging around in villages because there was a lot of food available, many rodents for example. And we now know that animals have personalities just like we do, so we can imagine that the boldest cats would be the ones who would hang around for longer taking advantage of that food. These bolder cats ate more, had more kittens and assuming that this behavior was genetically based, this would lead to an increase of individuals living in the villages. At this point, humans might also foster this process, by putting out some kitty food or maybe by letting them into the houses to stay warm and dry. But again, it is very plausible that the cat was who took the lead in its domestication process, it was not a process imposed by us.

Q– And with more than 40 species of felines, why did this process only happen with the African wild cat?

R– That’s a fascinating question. The easiest answer is that the African wild cat might have been the right species in the right place at the right time. This species happened to live in the area that we call the Fertile Crescent, where civilization first began, where agriculture began, so there were a lot of rodents for the cats to prey upon. On top of that, it is said that it is easy to tame an African wildcat if you take them as kittens and raise them up. Interestingly, the close relative of the African wildcat, the European wildcat, is exactly the opposite. No matter how nicely you raise the kittens, they just grow up to be nasty, unfriendly animals. So it seems that the African wildcat, just by good fortune, had the right disposition and occurred in the right place. Now, having said that, there are two South American species of wild spotted cats that are very tamable as well: the Geoffroy’s cat and the ocelot. Both can be very friendly as pets and despite both occurring in places where civilizations developed agriculture, there’s no evidence that there was any sort of domestication of those species. This leaves open the question on why the African wildcat is the only species of feline successfully domesticated.

Q– Talking about the future of evolutionary biology (with and without cats), what emerging areas or key methodological developments do you foresee as particularly promising or transformative?

R– Well, artificial intelligence will transform what we do in many ways and many other technologies that will increase our ability to measure organisms and their environments. For instance, nowadays people can use Lidar [Light Detection and Ranging] to measure the structure of a forest, or cameras to measure body temperatures. Those are just two examples of the many different new approaches that can greatly facilitate data acquisition in nature. Of course, the latest advances in genomics are very promising too. Now with genomic data, not only we can understand how evolution happened in the past, but we can also see evolution in action today, from phenotypic to genetic change, in just a few generations. For example, an interesting new development made with the latest genomic techniques, is the recognition that hybridization may play an important role in facilitating adaptive radiation, which really wasn’t suspected by most people! Although I am not sure how general is that finding.

But let’s not forget about the importance of natural history. If we really want

to understand evolution, we have to understand what the organisms do in their natural environment. However, this is something that has been a bit sidelined recently. Natural history does not get you into big journals or big grants, however this knowledge is essential if we really want to understand how evolution works.

Q– What other recent trends in evolutionary biology do you believe have taken a negative turn?

R– Well, money has been always hard to find to do research, but nowadays is even harder, specially to early career researchers. A big obstacle that I find to-

day is how hard it is getting permits to do fieldwork. Sometimes this is for a good reason, things need to be regulated, but very often the reasons are just bureaucratic and meaningless.

Q– Finally, what advice would you offer to the new generation of evolutionary biologists?

R– A combination of find your passion, but also try to identify questions that are important to answer. Questions that not only are of interest to you, but to other people as well. Also, read and learn as broadly as you can and try to connect ideas. This is the way to make great scientific findings!

Let's not forget about the importance of natural history. If we really want to understand evolution, we have to understand what the organisms do in their natural environment



Evolutionary insights into plant size increase in crops

Reconstructing the evolutionary history of crops is fundamental to understanding their ecological profile and the phenotypic basis of yield-limiting factors (Evans, 1993). This knowledge is key to breeding crops that not only deliver improved yields, but also other ecosystem services required for food security and agricultural sustainability (Lavorel y Garnier, 2002;

Milla, 2023). However, our understanding of crop evolution comes largely from archaeology and genetics and is less focused on a trait-based ecological approach (Garnier y Navas, 2012; Milla *et al.*, 2015). Previous studies have shown that phenotypic traits have changed substantially over the course of evolution under cultivation (Meyer y Purugganan, 2013). How-

ever, a general comparative approach that analyzes multiple crop species and accessions within crops, and integrates plant traits at different organization levels is lacking (Granier y Vile, 2014). A better understanding of crop evolution requires disentangling the causes and consequences of trait variation at all stages of crop evolution (i.e. early selection, domestication, and improvement), and delving into the mechanisms underlying phenotypic variation. Based on published data and new experiments, my thesis investigated in detail how several traits of crops' wild progenitors differ from those of other wild species, and whether and how domestication and modern breeding have changed plant size, size-related traits, and trait-trait relationships in crops.

We observed that crops and their wild progenitors share similar resource-use leaf traits, all having higher leaf nitrogen, photosynthesis, conductance, transpiration, and softer leaves than wild species that were never domesticated (Gómez-Fernández *et al.*, 2024). This suggests that domestication started from physiologically acquisitive species, i.e. from the wild progenitors of crops, which may have prevented further improvements in crop ecophysiology. Conversely, we found that other traits related to competitive ability (such as plant size and seed mass) differ between domesticated and

progenitor plants, suggesting that the ability to outcompete other species (through larger size) has been a more important factor in selection for agriculture than resource acquisition and growth rates. Specifically, we discovered that crops are larger because they are larger-seeded - large seeds provide an initial size advantage that continues to maturity via ontogenetic cascades (Gómez-Fernández y Milla, 2022). Although faster growth also promotes larger plants, growth rates have not evolved consistently during and after domestication. These diverse responses of plant growth to domestication depend on the phylogenetic context and climate at the geographical origin of each crop, as well as on the plant organ under human selection (Gómez-Fernández *et al.*, 2022). Overall, the results of my thesis provide a basis for understanding the size changes that occurred during plant domestication and have far-reaching implications for our understanding of crop performance and adaptation.

Acknowledgements

Many thanks to all those who have supported me, and especially to my PhD supervisor and family, who trusted me in the development of this thesis and inspire me in science and in life.

References

- Evans, L.T. 1993. *Crop Evolution, Adaptation and Yield*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Garnier, E. y Navas, M.-L. 2012. A trait-based approach to comparative functional plant ecology: Concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 32: 365–399.
- Gómez-Fernández, A., Aranda, I. y Milla, R. 2024. Early human selection of crops' wild progenitors explains the acquisitive physiology of modern cultivars. *Nature Plants*, 10: 25–36.
- Gómez-Fernández A. y Milla, R. 2022. How seeds and growth dynamics influence plant size and yield: Integrating trait relationships into ontogeny. *Journal of Ecology*, 110: 2684–2700.
- Gómez-Fernández, A. et al. 2022. Disparities among crop species in the evolution of growth rates: The role of distinct origins and domestication histories. *New Phytologist*, 233: 995–1010.
- Granier, C. y Vile, D. 2014. Phenotyping and beyond: Modelling the relationships between traits. *Current Opinion in Plant Biology*, 18: 96–102.
- Lavorel, S. y Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16: 545–556.
- Meyer, R.S. y Purugganan, M.D. 2013. Evolution of crop species: Genetics of domestication and diversification. *Nature Reviews Genetics*, 14: 840–852.
- Milla, R. 2023. Phenotypic evolution of agricultural crops. *Functional Ecology*, 37: 976–988.
- Milla, R. et al. 2015. Plant domestication through an ecological lens. *Trends in Ecology and Evolution*, 30: 463–469.

Reseña del libro: “Bailando con moscas” Por Antonio Fontdevila

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

Antonio Fontdevila Vivanco ha publicado un nuevo libro que lleva por título “Bailando con moscas”. Antonio Fontdevila, que actualmente es catedrático emérito honorario de Genética de la Universidad Autónoma de Barcelona, es un genético y biólogo evolutivo de enorme prestigio, no sólo en España, sino incluso a nivel internacional. El título de éste, su último libro, inmediatamente nos recuerda el de la famosa y oscarizada película dirigida y protagonizada por Kevin Costner, “Bailando con lobos” (basada en la novela homónima de Michael Blake). El título del libro ya da alguna pista de su temática, aunque un poco en clave de intriga y suspense (un thriller, ya que estamos hablando de cine): parece que se trata de relacionar-



se estrechamente y pasárselo bien con las moscas. Pues sí, se podría afirmar que Antonio Fontdevila, a lo largo de su vida, ha mantenido una frecuente y gratificante relación científica con las moscas, sólo que no con las domésticas, sino con las drosófilas, las conocidas como moscas de la fruta, y especialmente con *Drosophila buzzatii*, una mosca que vive en los cactus, originaria de Argentina, que ha sido su especie modelo de estudio más importante. Sin embargo, todo lo que el título del libro pueda tener de enigmático desaparece cuando leemos el subtítulo: “la itinerante vida de un evolucionista”; esta es una magnífica descripción de la temática y contenido del libro. Antonio Fontdevila es, por encima de todo, un evolucionista que se ha dedicado principalmente al estudio de la evolución de un grupo de especies cactófilas del género *Drosophila*; y el calificativo de “itinerante” a su vida, resulta muy adecuado porque el estudio que ha llevado a cabo de las poblaciones naturales de estas especies ha necesitado de numerosos viajes y expediciones científicas a zonas desérticas por varios continentes.

El libro ha sido publicado por la Editorial Menoscuarto, tiene 318 páginas, 42 figuras (la mayoría de ellas fotografías, pero también hay esquemas y mapas) y está dividido en 10 capítulos y un epílogo. En los tres primeros va haciendo una

descripción pormenorizada de la historia, por un lado, la suya propia como científico, y por otro, de la Genética como disciplina científica, tanto en España, como a nivel internacional. Los capítulos 4 y 5 los dedica principalmente a contar sus viajes a Sudamérica para muestrear drosófilas, toda una aventura, porque visitó países peligrosos en una época bastante convulsa. En el capítulo 6 describe su estancia en dos “paraísos de la evolución”, como él muy justificadamente los llama, Hawái y las Islas Galápagos. En el primero presenta la espectacular radiación adaptativa de las moscas de alas pintadas en Hawái, drosófilas muy vistosas con las que el autor realizó su trabajo. En el amplio apartado dedicado a las Galápagos, “las moscas” son menos protagonistas y dedica extensos párrafos a otros organismos como las tortugas y los pinzones de Darwin. El capítulo 7, se podría decir que es el más científico y genético, está dedicado a comentar los principales descubrimientos realizados por el autor y su grupo de investigación en temas como la colonización, la estructura genética del aislamiento reproductivo y los elementos transponibles. En el capítulo 8 el protagonismo lo vuelven a retomar los viajes, pero en este caso, no siempre por los muestreos de drosófilas, se trata de estancias sabáticas, una en Australia y otra en Creta. En este capítulo se nota que se sentía algo más liberado del absorbente trabajo de líder de grupo, aunque dedica

parte de su tiempo a escribir un libro y también, además de penetrar en el mítico ambiente naturalista de Australia, al muestreo de *D. buzzatii* en sus zonas áridas. Se podría considerar el capítulo más “literario” del libro, sobre todo el segundo apartado, bastante más extenso, dedicado a Creta. En este abundan las descripciones entusiastas, casi poéticas, de paisajes y emociones, haciendo alusiones muy frecuentes a la fascinante mitología cretense. El capítulo 9 está dedicado a destacar la importancia de *Drosophila* como especie modelo, no sólo en estudios de genética, sino en ciencia en general, y se reivindica (al igual que en otras partes del libro) el importante papel de la ciencia básica como soporte imprescindible de la ciencia aplicada. El capítulo 10, está dedicado a hacer un resumen de las críticas que se lanzan, tanto sobre el hecho de la evolución, como sobre la teoría de la selección natural (especialmente el argumento de los modernos creacionistas basado en el supuesto diseño inteligente de las estructuras biológicas). Después de realizar este análisis, el autor se pregunta “*si en realidad tenemos bases para descalificar el concepto darwinista de descendencia con modificación por selección natural*” tal y como defienden algunos científicos, pero principalmente algunos autores sensacionalistas y medios de comunicación mal informados. Antonio Fontdevila dedica la última frase de este capítulo, y por tanto

de su libro, a responder a esta pregunta con una contundente negación: “*Los nuevos conocimientos permiten reconstruir a Darwin en un contexto actual y de ningún modo justifican su negación*”; una conclusión que suscribo y apoyo rotundamente. Por último, el epílogo final, es una recopilación de episodios personales decisivos en el concepto del autor sobre cómo la práctica de la buena ciencia no está reñida con los sentimientos humanistas. Además, destaca las tres características que debe reunir un investigador para tener éxito en su carrera científica: talento, perseverancia y pasión por su trabajo; una idea con la que también coincido plenamente.

Después de este resumen del contenido del libro nos podríamos preguntar qué tipo de libro es. La verdad es que no es nada fácil dar una respuesta concreta. No es un libro científico, no es de divulgación, tampoco se puede decir que sea una autobiografía, ni un libro de viajes. La verdad es que tiene todo eso y mucho más. A mí, personalmente, lo que más me ha sorprendido es el componente “libro de viajes”. Es impresionante la enorme cantidad de expediciones y campañas de recogida de muestras que ha realizado el autor, no sólo por España, también por muchos países de varios continentes. Me ha sorprendido que un genético haya hecho tanto trabajo de campo; no soy ge-

nético, pero tengo amigos y compañeros que sí lo son y suelen utilizar mucho la bata y poco la bota. Este comentario tan coloquial está relacionado con el hecho de que se suele decir que hay tres tipos de biólogos, los de bote, los de bata y los de bota. Pues bien, Antonio es un biólogo completo: de bote (ha recolectado muchas moscas) y bata (ha pasado muchas horas en el laboratorio), pero, como acabo de destacar, también ha sido un biólogo de bota (ha pateado mucho campo). Las descripciones de sus expediciones para recolectar moscas, en especial las realizadas a países como Colombia, Venezuela, Ecuador, Perú, Bolivia y Argentina, me han hecho recordar a los famosos naturalistas aventureros de los siglos XVIII, XIX y principios del XX, de muchos de los cuales habla en su libro (especial mención merece el entusiasmo con el que ensalza el trabajo científico realizado por el naturalista español José Celestino Mutis en Colombia durante el siglo XVIII).

El autor finaliza el prefacio de su libro con el deseo de que su *“lectura sea ilustrativa a la par que un goce intelectual para gran parte de la audiencia”*. Tengo que decir que para mí lo ha sido y estoy convencido de que lo será para la mayoría de los lectores, porque se trata de un libro ameno, escrito en un lenguaje claro y sin tecnicismos (cuando es necesario utilizar alguno se define entre paréntes-

sis), pero siempre que se habla de ciencia, manteniendo un gran rigor científico. Aporta información muy variada, no sólo sobre evolución, ciencia en general y genética en particular, también sobre otras materias como historia, geografía, e incluso geología. Esta variada información, unida a las descripciones de sus vivencias científicas y personales en sus numerosos viajes, consigue que el libro sea de fácil y gratificante lectura.

He escrito otras reseñas de libros y soy consciente de que también hay que incluir algo de crítica (siempre bien argumentada y si es constructiva mejor), pero, la verdad es que no se me ocurre nada que criticar. Si tuviera que especificar algo mejorable sería con respecto a las ilustraciones: podrían ser más, a color (aunque se pueden ver en color en una página web cuyo enlace se proporciona en la solapa de la portada del libro), y algunas fotos que han quedado demasiado pequeñas, podrían haberse reproducido a mayor tamaño. Sin embargo, está claro que estas mejoras de las ilustraciones habrían supuesto un incremento importante en el precio del libro.

En conclusión, recomiendo este libro, no sólo a los genéticos y científicos, sino a todo el público en general, estoy convencido de que, como yo, la mayoría de los lectores disfrutará con su lectura.



Próximo Congreso de la Sociedad Europea de Biología Evolutiva ESEB 2025 en BARCELONA

(17-22 de agosto de 2025)

Desde la Sociedad Europea de Biología Evolutiva (ESEB) os invitamos cordialmente a ser parte del próximo congreso ESEB 2025, que se celebrará en Barcelona del 17 al 22 de agosto de 2025. Este evento, organizado por la Sociedad Española de Biología Evolutiva (SESBE) y presidido por el Prof. Toni Gabaldón, promete ser una cita ineludible para investigadores y profesionales de la biología evolutiva.

La organización del congreso ya está en marcha, y toda la información relevante se puede encontrar en nuestra página

web (www.eseb2025.com), donde se actualizarán continuamente los detalles más importantes del evento.

El congreso cubrirá un amplio espectro de temas dentro del campo de la biología evolutiva, desde la evolución molecular y la genómica evolutiva, hasta la ecología evolutiva y la paleoecología, reflejando la naturaleza integradora de nuestra disciplina.

Barcelona, como la sede, no necesita presentación. Conocida por su rica cultu-

ra, arquitectura impresionante y vibrante vida urbana, promete ser un marco inigualable para nuestro evento. El Centro Internacional de Convenciones de Barcelona (CCIB), donde se celebrará el congreso, es un espacio moderno y sostenible con vistas al mar, que refleja el compromiso de la ciudad con la innovación arquitectónica.

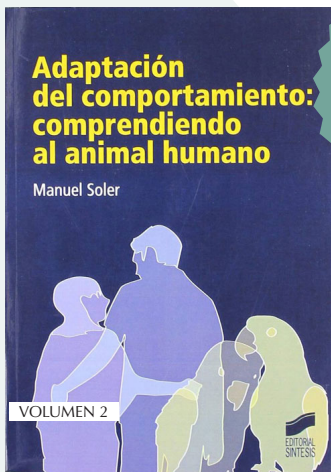
Finalmente, es un placer comunicaros que el periodo de preinscripciones, abier-

to desde el pasado 17 de enero de 2024, es el reflejo del gran interés que despierta el evento. Marcad vuestras agendas: hasta el próximo 24 de marzo podéis obtener un 5% de descuento adicional sobre la tarifa de Early Bird.

¡Os esperamos para compartir una semana de ciencia, descubrimiento y colaboración en el maravilloso mundo de la biología evolutiva!

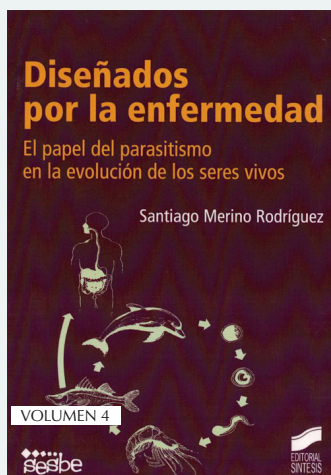
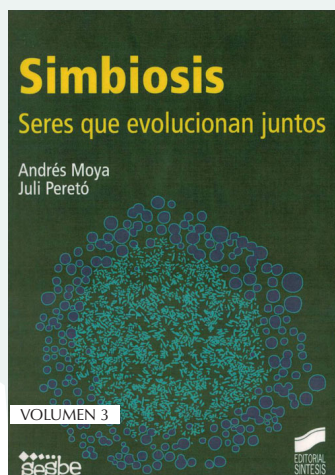
Libros de la colección SESBE

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



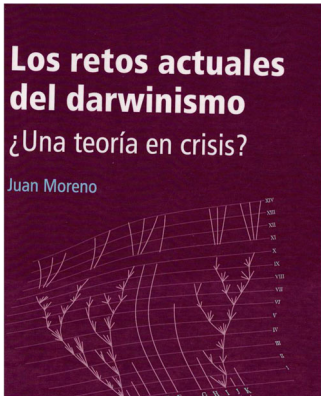
Lote de 5 títulos
SOCIOS
49€*
Volúmenes del 1 al 5

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



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

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



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

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

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

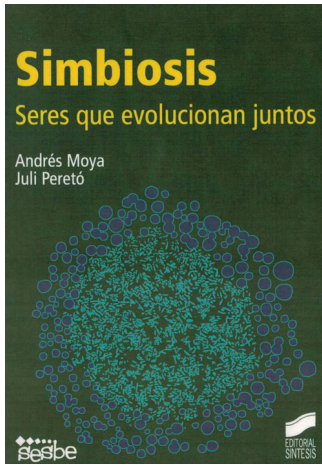


Volumen 2. La aceptación por parte de los etólogos de que el comportamiento, al igual que cualquier otra característica de los seres vivos, es el resultado de la evolución por selección natural supuso la implantación de un enfoque evolutivo que dio lugar al nacimiento de la llamada ecología del comportamiento,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

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

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

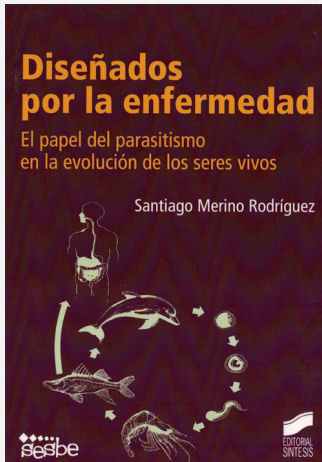
Volumen 2: 14 euros (40% de descuento) + gastos de envío= 20€
a abonar en la cuenta de la SESBE al hacer la solicitud



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

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

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

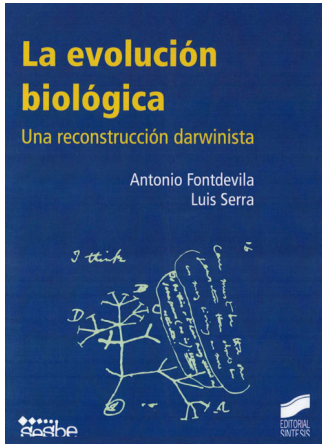


Volumen 4. Los parásitos, entendidos en un sentido amplio, incluyen seres tan distintos como virus o vertebrados y representan una de las formas de vida más extendidas en la naturaleza. Su influencia sobre los seres vivos que les proporcionan sustento es, sin duda, enorme y han estado implicados en la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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

Cómo hacerse miembro de la SESBE...

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

1

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

2

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

Número de cuenta: 21007042741300067161

Código IBAN: ES6721007042741300067161

Código BIC (SWIFT): CAIXESBBXXX

3

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

secretaria.sesbe@aimgroup.eu

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

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

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

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

© 2023 SESBE

ISSN 1989-046X

Junta Directiva de la SESBE

Presidente: **Toni Gabaldón**

Vicepresidenta: **Isabel Almundí**

Secretaría: **Rosalía Piñeiro**

Tesorero: **Borja Milá**

Vocales: **Pau Carazo**

Borja Figueirido

Patricia Álvarez-Campos

Marta Barluenga

Iván Gómez-Mestre

Aida Verdes

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

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

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

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

E *Cataglyphis viaticus*. Crédito: April Nobile /

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

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

H *Dineutus sublineatus*. Crédito: Matthias Lenke.

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

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

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

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

Rediseño y maquetación: ideasEV | diseño gráfico

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

Antonio Fontdevila

(*Universitat Autònoma de Barcelona*)

Ana Riesgo

(*Museo Nacional de Ciencias Naturales*)

email: antonio.fontdevila@uab.es

anariesgogil@mncn.csic.es

Sociedad Española de Biología Evolutiva (SESBE)

Museo Nacional de Ciencias Naturales

Consejo Superior de Investigaciones Científicas

Calle José Gutiérrez Abascal 2

Madrid 28006

Comité Editorial

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

Isabel Almundí (*UB, Barcelona*)

Antonio Diéguez (*UMA, Málaga*)

José B. Diez (*UVIGO, Vigo*)

Amparo Latorre (*UV, Valencia*)

José Martín (*MNCN, Madrid*)

Borja Milá (*MNCN, Madrid*)

Emilio Rolán-Alvarez (*UVIGO, Vigo*)

Ana Riesgo (*MNCN, Madrid*)

Beatriz Navarro (*UG, Granada*)