

eVOLUCIÓN

Boletín de la Sociedad Española de Biología Evolutiva
Vól. 17(11) Octubre 2023



SESBE^e
Sociedad
Española de
Biología
Evolutiva

Sumario

Carta del Presidente de la SESBE	3
<i>Toni Gabaldón</i>	
Desenterrando genomas: evolución y domesticación del caballo a través del ADN antiguo	5
<i>Jaime Lira Garrido</i>	
Evolución somática: la última frontera interior	23
<i>David Posada</i>	
Más allá del Rift Valley. El altiplano etíope y el desarrollo de los primeros representantes del linaje del <i>Homo erectus</i>	39
<i>Eduardo Méndez-Quintas y Margherita Mussi</i>	
Genética de la conservación en ecosistemas marinos vulnerables del océano profundo	51
<i>Sergi Taboada y Ana Riesgo</i>	
Próximo congreso de la Sociedad Española de Biología Evolutiva	67
Corrigendum.....	70
Alfred Russel Wallace (1823-1913). Biogeografía y Evolución	71
Libros de la colección SESBE.....	73
Cómo hacerse miembro de la SESBE... ..	77

Carta del Presidente de la SESBE

Toni Gabaldón



Un nuevo número de eVolución sale a la luz, con interesantes artículos y reflexiones, como siempre. El equipo editorial está llevando a cabo una gran labor que se alinea con una de las misiones principales de la SESBE: la divulgación de la investigación en evolución. Nuestro boletín asume nuevos retos, entre los que se encuentran la obtención de un registro DOI (del inglés “digital object identifier”), que permitirá una mejor trazabilidad de las citas a los artículos, y la creación de una newsletter para su uso como lista de distribución del boletín, lo que permitirá una mayor difusión más allá de la SESBE. También en pos de facilitar el conocimiento de la evolución al gran público, hemos querido dar apoyo a tres magníficos libros escritos por sendas personas socias de la SESBE: “La vida y su búsqueda más allá

de la Tierra” (Colección ¿Qué sabemos de?, CSIC/Libros de la Catarata), de Ester Lázaro. “La Evolución en 100 preguntas” (Ediciones Nowtilus), de Pablo Vargas, y “Un planeta creatiu” (Col·lecció Urània, Institució Alfons el Magnànim-Centre Valencià d’Estudis i d’Investigació), de Juli Peretó, fueron presentados el pasado Abril en una mesa redonda moderada por Pau Carazo, que tuvo lugar en la Casa de la Ciencia, sede del CSIC en mi ciudad natal, València. Además, y como primicia, os informo que acaba de salir publicado el libro “Bailando con moscas. La vida itinerante de un evolucionista” (Menoscuarto Ediciones, Palencia) escrito por Antonio Fontdevila, editor en jefe de esta revista, en el que, de un modo ameno y riguroso para un público amplio, nos cuenta sus experiencias como evolucion-

nista, su visión del valor de la ciencia básica y la importancia de *Drosophila* como organismo modelo en el progreso científico de la genética y de la evolución. Os animo a adquirir esos libros, son una buena lectura y un acertado regalo. Desde estas líneas quiero agradecer a ellos y a todas las personas socias de la SESBE que dedican parte de su valioso tiempo a la divulgación de la evolución, bien sea con libros, artículos, charlas, y otras actividades. Desde la SESBE queremos dar apoyo a estas iniciativas. No dudéis en contactar con cualquier persona de la Junta Directiva para sugerir posibles fórmulas de apoyo y difusión.

Si al leer estas líneas no te has registrado para el congreso de la SESBE en Málaga los días 17-19 de Enero de 2024, no te lo pienses dos veces y regístrate. La web ya anuncia el programa preliminar (<https://www.sesbe2024.es/>) y esperamos una nutrida asistencia. Aconsejamos registrarse y reservar viaje y alojamiento con tiempo. Entre los actos de ese congreso, se celebrará una asamblea de la SESBE y se presentará la persona ganadora de la segunda edición del Premio Pere Alberch a la mejor tesis doctoral sobre evolución. Y no olvides marcar en el calendario los

días 18-22 de agosto de 2025, fechas del congreso de la ESEB en Barcelona. Como otras acciones que siguen su curso, quiero recordar nuestro programa de Mentorazgo, que cuenta ya con cinco parejas de mentorazgo, y que ofreció un curso de formación para mentores. La opinión de las personas participantes en este programa es muy positiva. Si estás en la fase postdoctoral de tu carrera o has iniciado tu grupo recientemente, no dudes en considerarlo. Además de estas acciones, estamos trabajando en muchas otras y estamos abiertos a contemplar vuestras propuestas. No dudes en contactarnos con tus ideas. Como siempre, os animo a seguir estos y otros desarrollos de la SESBE en esta revista, en nuestra web y en nuestra cuenta de Twitter, así como a participar en las actividades de la sociedad. Pero sobre todo a sentirnos parte de ella. Finalmente, una puntualización: En el pasado número de eVOLUCIÓN, el obituario en recuerdo de Francisco J. Ayala se publicó, por error nuestro, sin el nombre de su autor. Este hecho pudo llevar a la interpretación errónea, de que el texto era una editorial de la SESBE, o su junta directiva. Quiero aclarar aquí que no es este el caso. El error se subsana en este número con un *corrigendum*.

Toni Gabaldón
Presidente de la SESBE

Desenterrando genomas: evolución y domesticación del caballo a través del ADN antiguo

Jaime Lira Garrido

1. *Centre d'Anthropobiologie et de Génomique de Toulouse (CAGT), CNRS UMR 5288, Université Paul Sabatier, Toulouse 31000, Francia.*
2. *Centro Mixto UCM-ISCIII de Evolución y Comportamiento Humanos, Madrid, 28029, España.*
3. *Departamento de Medicina Animal, Facultad de Veterinaria, Universidad de Extremadura, Avda. de las Ciencias s.n. Cáceres, 10003, España.*

jaime.e.lira@gmail.com; jaime.lira@univ-tlse3.fr

Introducción

El desarrollo de las sociedades humanas, sobre todo en Europa, se sustentó en la explotación de seis especies principales de animales domésticos: el perro y los ganados vacuno, caprino, ovino, porcino y caballar. Mientras que los perros se domesticaron a finales del Pleistoceno, el resto de estos animales se domesticaron a principios del Holoceno, hace ~11.000-

10.000 años. Sin embargo, fue necesario esperar milenios para ver un caballo doméstico. El caballo fue el último animal que se domesticó y, según muchos autores, ha sido el verdadero impulsor del progreso económico y social. A lo largo de la historia reciente de la Humanidad, el caballo ha sido una pieza importante (en ocasiones, capital) en multitud de ta-

“El caballo fue el último animal que se domesticó y ha sido el verdadero impulsor del progreso económico y social”

reas. Además de utilizarse como fuente de proteínas, su explotación como animal doméstico modificó significativamente el concepto de distancia. Algunas culturas lo incorporaron a su universo religioso, incluso otorgándole una posición destacada en rituales funerarios. Dentro de este plano simbólico, todavía hoy se considera como un animal de prestigio y poder y, hasta el siglo XX, su presencia en los campos de batalla tuvo una importancia fundamental.

Sin embargo, estudiar el origen de la domesticación del caballo ha sido una tarea bastante complicada. A diferencia de otros taxones domésticos, uno de los principales inconvenientes encontrados con el caballo ha sido la imposibilidad de diferenciar osteológicamente individuos salvajes de domésticos. De este modo, se han utilizado toda una gama de evidencias indirectas (como el número de restos en un yacimiento, la distribución de sexos o la presencia de patologías) para identificar individuos domésticos. Como resultado, y según los estudios que se consideren, se ha propuesto la aparición de los primeros caballos domésticos en distintos momentos culturales desde el Neolítico, algo que ha generado mucha

imprecisión y ruido. En las últimas décadas, la arqueozoología ha estado colaborando con diferentes disciplinas para dar respuesta a estas preguntas y desde la genética se ha trabajado intensamente, con muestras procedentes de individuos tanto modernos como antiguos.

Estos estudios con ADN antiguo comenzaron ofreciendo información de marcadores concretos, principalmente del cromosoma Y, del ADN mitocondrial y algunos genes asociados a la coloración del pelo (también conocida como coloración de capa) para, posteriormente, dar el salto a la información genómica. Esta mejora cualitativa y cuantitativa se ha debido a una conjunción de factores donde des-

“Todos estos factores han permitido el desarrollo de la paleogenómica, una nueva disciplina en la que se está ofreciendo información muy novedosa sobre cuestiones evolutivas, procesos migratorios o interacciones sociales”

tacamos el avance tecnológico ofrecido por las nuevas plataformas de secuenciación, los nuevos protocolos de extracción de ADN antiguo y construcción de bibliotecas genómicas y su correlación con enfoques altamente innovadores en el tratamiento bioinformático de los datos. Todos estos factores han permitido el desarrollo de la paleogenómica, una nueva disciplina en la que, bajo enfoques altamente multidisciplinarios, se está ofreciendo información muy novedosa sobre cuestiones evolutivas, procesos migratorios o interacciones sociales. En relación con el caballo, los estudios paleogenómicos de los últimos años han generado una revolución, cambiando por completo el paradigma conocido. Este caudal de nueva información se ha generado principalmente desde el Centre d'Anthropobiologie et de Génomique de Toulouse (CAGT), dirigido por el profesor Ludovic Orlando.

Antes de la domesticación

Estudiando manadas de caballos modernos asilvestrados se ha comprobado que el caballo es una especie con una

gran tolerancia ecológica. Esta gran plasticidad a diferentes hábitats ha permitido considerar que el ancestro salvaje de estos animales fue un taxón capaz de desenvolverse en ambientes tan dispares como tundras, praderas, estepas, bosques abiertos e incluso hábitats semidesérticos.

En Eurasia durante el Pleistoceno superior, el caballo salvaje ocupó hábitats periglaciares en una distribución casi circumpolar a las masas de hielo. De hecho, durante el Último Máximo Glaciar (~21.000 – 17.500 años atrás) era posible encontrar al caballo salvaje desde la península ibérica hasta el norte de Asia. Sin embargo, y como consecuencia de los cambios ambientales asociados al final de las glaciaciones, esta distribución se vio significativamente alterada. En territorio europeo, desde el comienzo del Holoceno (~11.700 años atrás) la presencia de este taxón fue cada vez más residual.

Analizando la distribución de caballos en el centro y norte de Europa entre el periodo Preboreal y el Atlántico final (hace ~11.700 – 5800 años) se pudo comprobar que, aunque las poblaciones de caballos disminuyeron significativamente,

“Durante el Último Máximo Glaciar (~21.000 – 17.500 años atrás) era posible encontrar al caballo salvaje desde la península ibérica hasta el norte de Asia”

nunca llegaron a extinguirse (Sommer *et al.*, 2011). El Atlántico inicial (~9100 – 7500 años atrás) fue un momento crítico, debido a que apenas hubo poblaciones de caballos en el centro de Europa. Esta dinámica se ha vinculado con los cambios en el paisaje a comienzos del Holoceno, donde la desaparición de la tundra - estepa y la fragmentación del área de distribución del caballo generó pequeñas poblaciones relictas. Posteriormente y a medida que el clima se fue haciendo más cálido, estas poblaciones desaparecieron debido al avance de los ecosistemas boscosos, en detrimento de los espacios abiertos del centro de Europa. Esta desaparición de poblaciones regionales habría ocurrido principalmente en un momento de pérdida de hábitat a gran escala, coincidiendo con el desarrollo de los bosques primigenios del Holoceno (Sommer *et al.*, 2018). Sin embargo, este patrón cambió a partir del Atlántico final (~7500 – 5800 años atrás), observándose un aumento de los registros de caballos salvajes en algunas partes de Europa. Este cambio se ha asociado con la aparición del Neolítico, el desarrollo de cultivos agrícolas y la introducción de los primeros animales domésticos. Para algunos autores, la aparición de un paisaje de tipo mosaico, con zonas despejadas entre masas forestales, habría resultado beneficioso para los caballos salvajes (Sommer *et al.*, 2011, 2018). Aunque ha habido algunas voces que han propuesto, en base a

análisis de modelado de nicho ecológico, que los caballos de esta época sí estaban adaptados a ambientes boscosos (Sandoval-Castellanos *et al.*, 2017), la frecuencia de restos de caballos en las excavaciones arqueológicas de la llanura noreuropea y el hecho de que haya menos restos de caballos que de ciervos, corzos o jabalíes (que sí son característicos de ambientes boscosos), no sustenta esta propuesta (Sommer *et al.*, 2018).

Posibles ancestros de los caballos domésticos

En la actualidad, es posible encontrar poblaciones de caballos asilvestrados, pero ya no quedan poblaciones que nunca hayan pasado por el filtro de la domesticación. Sin embargo y a lo largo del siglo XX, muchos estudios han considerado a los caballos tarpanes y a los caballos Przewalski como los ancestros directos de los caballos domésticos.

El término *tarpán* es de origen turcomano y era el nombre que utilizaban los pueblos tártaros y cosacos para denominar a los caballos salvajes y diferenciarlos de los caballos asilvestrados. La palabra *tarpán* se ha asociado históricamente con el animal descrito por primera vez por el naturalista y explorador germano S.G. Gmelin en

la primavera de 1769 cerca de Vorónezh, en la parte europea de Rusia y próxima a la frontera con Ucrania (Zeuner, 1963). Se distribuyeron en un área geográfica comprendida entre Polonia, Ucrania y la zona occidental de Rusia. Los últimos avistamientos de caballos considerados tarpanes ocurrieron en Polonia y en Ucrania, entre comienzos y mediados del siglo XIX. Se ha propuesto que la raza de caballos más emparentados con los tarpanes es la raza Konik originaria de Polonia, que se ha considerado descendiente de cruces con tarpanes polacos (Figura 1). Una buena parte de la comunidad científica ha utilizado his-

tóricamente la palabra *tarpán* para hacer referencia a los caballos salvajes de la zona oriental de Europa e incluso a todos los caballos salvajes europeos.

Por su parte, la historia del caballo Przewalski está vinculada con las expediciones de exploración ordenadas por el zar Alejandro II de Rusia a finales del siglo XIX. Durante su segunda expedición a Asia central en 1878, el coronel N. Przhevalsky adquirió un cráneo y una piel de caballo en el puesto fronterizo de Zaisan (cerca de la frontera entre Rusia y la República Popular China). Perteneían



Figura 1. Grupo de caballos Konik en la reserva de Paleolítico Vivo (Salgüero de Juarros, Burgos).
© Paleolítico Vivo.



Figura 2. Caballos Przewalski en la reserva de Paleolítico Vivo. © Paleolítico Vivo.

a un caballo que habían abatido a unos 80 km al norte de Gutshen (en la Región autónoma de Sinkiang, República Popular China). Los restos fueron examinados en el Museo de Zoología de la Academia de Ciencias de San Petersburgo por el conservador M. Poliakov, quien concluyó que pertenecían a un caballo salvaje al que denominó *Equus przewalskii* (Figura 2).

El censo de distribución de este animal entre finales del siglo XIX y principios del

siglo XX se extendió básicamente por la zona septentrional de la Región autónoma de Sinkiang y únicamente la parte más oriental de su distribución habría llegado hasta Mongolia. Debido a su distribución asiática, la comunidad científica ha utilizado al caballo Przewalski como referente de los caballos salvajes asiáticos en contraposición al caballo Konik y su distribución europea. Durante el siglo XX su área poblacional empezó a disminuir drásticamente hasta extinguirse en estado salvaje en la

década de los 60 por causas antrópicas. No obstante, los esfuerzos por criarlo en cautividad resultaron exitosos, finalizando con su reintroducción en libertad. En la actualidad, las poblaciones de caballo Przewalski están constituidas por más de 2000 individuos originados a partir de 12-15 individuos fundadores, debido principalmente a los esfuerzos de conservación y reintroducción realizados desde diferentes instituciones internacionales (Der Sarkisian *et al.*, 2015). De hecho, en España es posible disfrutar de la experiencia de ver de cerca a este tipo de animales junto a caballos Konik en Paleolítico Vivo (Salgüero

“Las poblaciones de caballo Przewalski están constituidas por más de 2000 individuos originados a partir de 12-15 individuos fundadores”

de Juarros, Burgos), una reserva de ~400 hectáreas entre cuyas funciones está la de acercar al público el aspecto que tuvieron algunos de los animales (y no sólo caballos) más característicos de la prehistoria de Eurasia, utilizando para este fin a sus parientes cercanos.

Tradicionalmente se ha considerado al caballo Przewalski como el único tipo de caballo verdaderamente salvaje vivo en la actualidad y, por lo tanto, ancestro directo de los caballos domésticos. Esta propuesta se ha sustentado entre otras en su característico fenotipo, diferente del de la mayoría de las razas domésticas, donde destaca su estatura más pequeña, una constitución más robusta que la de muchos caballos domésticos y su crin corta (Figura 2). Además, esta idea se ha visto sustentada con la asociación de morfotipos que han realizado algunos investigadores entre el caballo Przewalski y los caballos de las representaciones paleolíticas de arte parietal de diversas estaciones europeas (Figura 3), llegando a extender de este modo su



Figura 3. Arte rupestre paleolítico. Representación de un caballo de hace ~18.000-17.000 años en Lascaux II (réplica de la cueva de Lascaux, Montignac, Dordoña, Francia). Creative Commons Public Domain.

rango de distribución erróneamente hasta Europa. Estas asociaciones han reforzado, a lo largo del siglo XX y comienzos del XXI, la hipótesis del caballo Przewalski como el antecesor de los caballos domésticos. Sin embargo, este paradigma cambió a comienzos del año 2018, a raíz de una publicación con genomas antiguos de la cultura de Botai (Gaunitz *et al.*, 2018).

Los primeros caballos domésticos

Las evidencias más antiguas de caballos domésticos se han documentado en la cultura de Botai y están datadas ~3500 años a.C. El nombre de esta cultura deriva de Botai (Figura 4), un asentamiento eneolítico situado en las estepas al norte de Kazajistán, donde sus gentes desarrollaron una economía especializada en la caza de caballos salvajes hace ~3700 – 3000 años a.C. (Anthony, 2007). En Botai se han recuperado ~300.000 huesos de animales, de los que el 99,9% pertenecen a caballos. De estos restos de caballos, entre el 75-90% se han asociado a caballos salvajes. Esta conclusión se obtuvo analizando las proporciones entre los sexos y las edades de muerte. La proporción 1:1 de machos y hembras encontrados en el asentamiento y la presencia de individuos de todas las edades, sugirió que la mayoría de estos animales eran caballos salva-

jes. Sin embargo, varias evidencias descubiertas en los restos faunísticos de algunos caballos de Botai han permitido proponer que estas gentes cazaban a estos animales salvajes usando caballos domésticos. Entre las evidencias más importantes, destacamos la presencia de desgaste asociado a bocados en algunos segundos premolares inferiores, así como el descubrimiento en el asentamiento de parcelas de estabulación con estiércol de caballo (Anthony, 2007). Además, otras investigaciones han ofrecido nuevas evidencias indirectas de caballos domésticos. Destacan los análisis de residuos orgánicos de ácidos grasos en restos de cerámicas, poniendo de manifiesto que algunos recipientes sirvieron para contener leche de yegua (Outram *et al.*, 2009).

Sin embargo, una de las grandes sorpresas ha venido de la mano de un estudio paleogenómico que analizó 42 genomas de caballos de los últimos 5000 años (20 de Botai y 22 de caballos de otras partes de Eurasia), y los comparó con 46 genomas de caballos (modernos y antiguos) previamente publicados (Gaunitz *et al.*, 2018). Este estudio puso de manifiesto que los caballos de Botai no son los antepasados de los caballos domésticos actuales. Este resultado dejaba claro que el caballo se domesticó en dos zonas geográficas diferentes, siendo una el área geográfica en torno a Botai y la otra,

una zona geográfica desconocida todavía en 2018, donde se habría originado la población antepasada directa de todos los caballos domésticos actuales (denominados DOM2). Otra de las sorpresas de este trabajo fue identificar como descendientes del grupo de Botai a los caballos Przewalski. Diferentes análisis permitieron concluir que los caballos Przewalski son, en realidad, descendientes asilvestrados de los primeros caballos que se explotaron por las gentes de Botai. No son caballos salvajes, pero su vinculación con Botai los convierte en una rareza única en el mundo que vale la pena, todavía más si cabe, conservar.

“Los caballos Przewalski son descendientes asilvestrados de los primeros caballos que se explotaron por las gentes de Botai”

Potenciales centros de domesticación

Durante décadas se han realizado estudios para esclarecer el papel que desempeñaron algunas zonas geográficas como potenciales focos de domesticación. Además de las estepas de Asia central, otros candidatos preferentes han

sido la península de Anatolia, la península ibérica o la zona al norte de los mares Negro y Caspio. Desde distintas disciplinas, se han realizado esfuerzos para cuantificar el papel que tuvieron los caballos de esas regiones en el proceso de domesticación.

En Anatolia ha habido una presencia continuada de caballos desde comienzos del Holoceno. Los primeros caballos domésticos aparecen en esta zona desde finales del III hasta el comienzo del II milenio a.C. Algunos investigadores han propuesto que este lugar fue testigo de un evento de domesticación local y desde aquí, ya domesticados, los caballos se distribuyeron por otras zonas geográficas. Sin embargo, los estudios con ADN mitocondrial antiguo caracterizando haplotipos (la secuencia mitocondrial representativa de cada individuo) y haplogrupos (conjuntos de haplotipos que comparten un origen filogeográfico) no han sustentado esta propuesta. En su lugar, se ha detectado un cambio significativo en la composición de haplogrupos en las poblaciones de caballos a finales del III milenio a.C., con un reemplazo provocado por nuevos haplogrupos procedentes de otras regiones. Curiosamente, este momento coincide con los registros textuales y las evidencias iconográficas sobre la aparición y manejo de caballos domésticos en Anatolia (Guimaraes *et al.*, 2020).

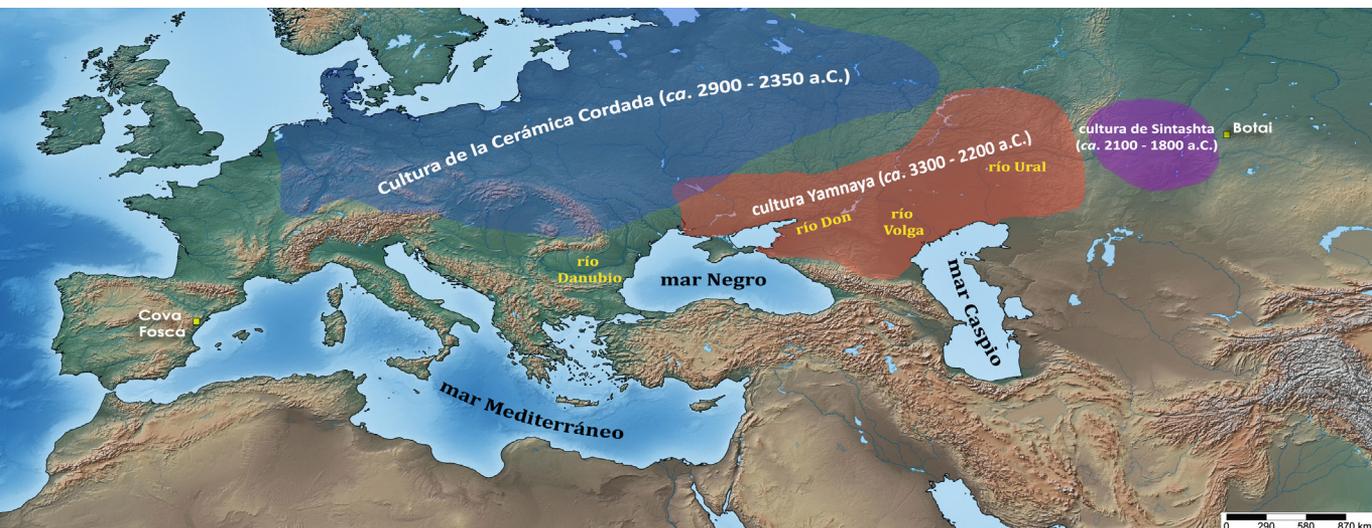


Figura 4. Distribución de las culturas yamnaya, de la cerámica cordada y Sintashta. Los cuadrados amarillos representan los yacimientos de Botai (Kazajistán) con las primeras evidencias de caballos domésticos y de Cova Fosca (Castellón, España) con la evidencia más antigua del linaje IBE. También se detalla la localización de los ríos Danubio, Don, Volga y Ural. Mapa realizado a partir de www.simplemappr.net.

La península ibérica ha sido la cuna de razas caballares de renombre internacional, como el Pura Raza Española o el Pura Sangre Lusitana. Los estudios genéticos sobre estas razas han destacado la variabilidad mitocondrial que los caracteriza. En el caso del Pura Sangre Lusitana, se han definido hasta cuatro haplogrupos (A, B, C y D) considerándose al haplogrupo C bastante minoritario, debido a la baja frecuencia de efectivos que lo constituyen. Sin embargo, con ADN antiguo se ha comprobado que el haplogrupo C fue significativo durante la

prehistoria ibérica y, además, único y exclusivo de las poblaciones ibéricas. En la actualidad este haplogrupo sólo se ha detectado en caballos Pura Sangre Lusitana y otros de razas Criolla Argentina y Paso Fino de Puerto Rico, cuyo origen se explica por los contactos históricos entre América e Iberia. Las evidencias más antiguas del haplogrupo Lusitano C se han detectado en individuos salvajes de comienzos del Neolítico (~5200 años a.C.) del yacimiento de Cova Fosca (Figura 4), en Castellón (Lira et al., 2010).

Linajes extintos

Curiosamente, en los mismos niveles neolíticos del yacimiento de Cova Fosca también se ha detectado la evidencia más antigua de un linaje genómico ya extinguido y con una historia evolutiva diferente a la de otros linajes de caballos euroasiáticos. Este linaje se ha denominado IBE y al igual que el haplogrupo Lusitano C, también fue único y exclusivo de la península ibérica (Fages *et al.*, 2019, Librado *et al.*, 2021). Debido a su reciente descubrimiento, poco sabemos de IBE. La información genómica de seis individuos marca su presencia en Iberia por lo menos desde el Neolítico hasta presuntamente la Edad del Bronce. Su historia está caracterizada por elevados niveles de diferenciación genética, que se han asociado con episodios de aislamiento poblacional probablemente durante el Último Máximo Glaciar. Además, en IBE se han detectado evidencias de ancestralidad de un linaje todavía más divergente (patente sobre todo en el cromosoma Y) cuya distribución geográfica y temporal es, todavía, desconocida. Estos y otros análisis han permitido identificar a una población “fantasma” que habría contribuido a la constitución genómica de

“En Cova Fosca también se ha detectado la evidencia más antigua de un linaje genómico ya extinguido y con una historia evolutiva diferente”

IBE (Fages *et al.*, 2019, Librado y Orlando, 2021). Con la información genómica de IBE se ha analizado la contribución de las poblaciones ibéricas en la formación de los caballos domésticos. Se ha observado que el aporte de IBE a DOM2 fue marginal, contribuyendo entre ~1-12% al conjunto doméstico. En Iberia, su registro persiste en los contextos domésticos hasta la Primera Edad del Hierro. De todos modos, su respuesta ante la llegada de DOM2 a Iberia y su interacción con ellos, su proceso de extinción en las poblaciones naturales o su posible domesticación son cuestiones que, de momento, permanecen abiertas.

En el otro extremo de Eurasia también se ha identificado un linaje muy divergente y ya extinto, asociado a la especie *Equus lenensis*. Su área de distribución comprendió por lo menos desde el noreste hasta el sur de Siberia y con un rango temporal comprendido entre ~43.000 – 5000 años. En el análisis de este linaje también se identificaron señales de ancestralidad de otra población “fantasma” cuyo contacto geográfico y temporal con *Equus lenensis* es, nuevamente y de momento, desconocido. Aunque sus representantes más modernos pertenecen a un

momento temporal donde ya había caballos domésticos, este linaje no contribuyó con efectivos al modelado genómico de DOM2 (Fages *et al.*, 2019).

El origen de DOM2

El análisis de la información genómica de casi 300 individuos modernos y antiguos de diferentes rincones de Eurasia y el norte de África, y con una distribución cronológica comprendida entre ~50.000 – 200 años a.C., ha permitido localizar el origen geográfico, genético y temporal de la población de la que descienden todos los caballos modernos actuales. Los ancestros de DOM2 ocuparon la zona de las estepas euroasiáticas occidentales entre finales del IV milenio – comienzos del III milenio a.C. y se ha señalado como lugar de origen más plausible a la región de la cuenca baja de los ríos Don y Volga (Figura 4). Además, se ha detectado la expansión de estos ancestros de DOM2 fuera de los límites de su área de origen aproximadamente un milenio más tarde. Hacia 2200 – 2000 años a.C. ya es posible identificar

a DOM2 en la cuenca baja del Danubio y en Anatolia (Figura 4). Estos caballos son los representantes de un movimiento expansivo que abarcó prácticamente toda Eurasia entre 1500 – 1000 años a.C., provocando en su avance el reemplazamiento de los linajes locales que encontraron a su paso. Antes de este proceso expansivo, el mapa genómico de los caballos euroasiáticos presentaba a las principales poblaciones bien diferenciadas geográficamente (la de *Equus lenensis* en Siberia, la de los caballos europeos con IBE incluido, la de los caballos de Botai-Przewalski en Asia central y la de DOM2 y sus ancestros directos). Sin embargo, la expansión de DOM2 va a ofrecer un mapa caracterizado por una gran conectividad genética, fruto de esta dispersión masiva de caballos donde estuvieron involucrados individuos de ambos sexos (Librado *et al.*, 2021).

Señales de selección antrópica

Los análisis genómicos sobre restos antiguos han permitido identificar una selección de individuos DOM2 desde finales

“El análisis de la información genómica ha permitido localizar el origen geográfico, genético y temporal de la población de la que descienden todos los caballos modernos actuales”

del III milenio a.C., donde los ejemplares de este grupo se empezaron a criar en grandes cantidades para responder a una demanda cada vez más intensa de este animal. Además, su dispersión a gran escala estuvo asociada a la selección de una serie de rasgos que facilitaron su uso como montura o como animal de tiro. En los individuos DOM2 de finales del III milenio a.C. se han detectado variantes genéticas con una representación destacada en los cromosomas 3 y 9 en regiones vinculadas con los genes ZFPM1 (*Zinc Finger Protein FOG family Member 1*) y GSDMC (*Gasdermin C*), respectivamente. Mientras que ZFPM1 se relaciona con los estados de ánimo y la agresividad, GSDMC se ha asociado a la ausencia de patologías en el esqueleto axial. Estas nuevas variantes están detrás de la selección de individuos dóciles y tolerantes al estrés y que además presentaron menos patologías en el esqueleto vertebral. Los antiguos criadores potenciaron la producción de un animal capaz de realizar nuevos ejercicios locomotores cuyo destino iba a estar ligado a una movilidad por todo el territorio euroasiático (Librado *et al.*, 2021).

El caballo y la difusión de las lenguas

Gracias a los estudios paleogenómicos se ha detectado en las poblaciones euro-

peas una marcada discontinuidad genética ocurrida hace ~5000 años (Llamas *et al.*, 2017). Este cambio poblacional se ha vinculado con gentes de la cultura yamnaya (ca. 3300 – 2200 años a.C.), grupos pastoralistas nómadas procedentes de las estepas al norte de los mares Negro y Caspio (Figura 4). Se dispersaron por Europa y Asia moviéndose con sus carros de pesadas ruedas macizas tirados por bueyes (Figura 5a), llegando a ocupar hacia 2900 años a.C. un territorio que comprendía desde el centro de Europa hasta los montes Urales. Los yamnaya destacaron entre otras cosas por sus rituales funerarios, caracterizados por realizar inhumaciones en fosa bajo grandes montículos de tierra denominados *kurganes*. El resultado de estas migraciones en Europa estuvo acompañado de un importante reemplazo poblacional. La cultura de la cerámica cordada (ca. 2900 – 2350 años a.C. y desarrollada en la zona de la actual Alemania) (Figura 4), resultó del contacto entre los grupos yamnaya con las poblaciones autóctonas y se caracterizó por presentar en torno a un 75% de componente genómico yamnaya. Serían estas gentes las que se encargarían de distribuir el componente yamnaya por otros territorios europeos. En Asia ocurrió una situación parecida, donde podemos destacar a la cultura de Sintashta (ca. 2100 – 1800 años a.C.) (Figura 4) y desarrollada entre la zona oriental de los montes Urales meridionales y la zona septentrional de las es-

tepas euroasiáticas. La cultura de Sintashta ha resultado ser descendiente de la cultura de la cerámica cordada como resultado de sus migraciones, además, hacia territorio asiático (Llamas *et al.*, 2017).

Estos descubrimientos han supuesto una aportación importante al origen y difusión de las lenguas indoeuropeas, una gran familia lingüística que incluye más de 400 lenguas que en la actualidad utilizan unos 3000 millones de personas. Cómo se originaron desde una lengua común denominada protoindoeuropeo, y las características de su expansión, han ocupado la atención principalmente de lingüistas y arqueólogos desde generaciones. Tradicionalmente se había considerado su entrada en Europa a partir de dos hipótesis principales que resaltaban sus diferencias en los momentos de entrada y vías de difusión. Por un lado, se había sugerido una entrada por Anatolia hace unos 8500 años, coincidiendo con el avance por Europa de las primeras comunidades neolíticas. Sin embargo, otros investigadores habían considerado que la entrada ocurrió más tarde, a partir del III milenio a.C., de la mano de los pueblos de las estepas euroasiáticas. Bajo esta hipótesis, se había propuesto que estos grupos expandieron las lenguas por Europa gracias a sus avances tecnológicos donde se destacaban los vehículos con ruedas pesadas y los caballos domésticos. Recientemente, un estu-

dio que ha combinado las evidencias de ADN antiguo con análisis bayesianos realizados sobre datos lingüísticos ha ofrecido una hipótesis híbrida para la entrada de las lenguas en Europa (Heggarty *et al.* 2023). Un primer conjunto de lenguas habría entrado en Europa con el Neolítico desde una región localizada al sur del Cáucaso. Desde esta zona primaria, otra rama lingüística habría migrado hacia la región de las estepas, que habrían actuado como área secundaria de dispersión. Las migraciones de los yamnaya hacia Europa habrían sido las responsables de la entrada de otras lenguas indoeuropeas que, posteriormente, habrían distribuido por el territorio europeo los grupos de la cerámica cordada.

De manera general, se ha considerado que el caballo doméstico fue el componente principal de la dispersión de las lenguas indoeuropeas (Anthony, 2007). Sin embargo, los análisis sobre los genomas de caballos antiguos europeos no han corroborado esta propuesta. Los caballos de las poblaciones europeas anteriores a la expansión yamnaya presentan valores muy bajos del componente genómico que caracteriza a DOM2. Además, los ancestros de DOM2 no participaron de la migración de los yamnaya hacia Europa. Es más, se ha comprobado que estos grupos pastoralistas no movieron caballos fuera del área de distribución natural de

las poblaciones equinas asociadas a esta cultura. De manera adicional, los caballos de la cultura de la cerámica cordada se caracterizaron por no presentar el perfil genómico que define a DOM2. Todas estas evidencias han cambiado el planteamiento general mantenido durante décadas. Ya no es posible sostener por más tiempo que las lenguas indoeuropeas que entraron en Europa con los pastoralistas yamnaya, lo hicieron usando al caballo como agente principal de dispersión (Librado et al., 2021).

Sin embargo, la historia asiática ha resultado ser diferente y la expansión de DOM2 por Asia sí estuvo asociada a la difusión de las lenguas indo-iranias y, además, a la aparición y uso del carro ligero. Este tipo de carro se caracteriza por presentar ruedas con radios en lugar de pesadas ruedas macizas (Figura 5b). Los primeros carros ligeros han aparecido en diferentes yacimientos localizados al norte del mar Caspio, entre los ríos Volga y Ural (Figura 4). Con cronologías comprendidas entre 2000 – 1800 años a.C., se han recuperado en sepulturas donde también había distintos elementos de los carros, bocados, armamento, adornos e incluso

caballos. De hecho, el perfil genético de DOM2 es el mayoritario entre los caballos enterrados en los kurganes de la cultura de Sintashta, junto a sus carros ligeros (Librado et al., 2021).

Un aspecto que se ha destacado a raíz de estos recientes estudios es que el uso del carro ligero no es inherente a la expansión inicial de DOM2 por otras partes de Eurasia. De hecho, las señales de DOM2 en Europa y Anatolia son anteriores a la aparición del carro ligero en esos lugares. Esto implica que el uso que se le dio a DOM2 en su dispersión inicial fue como animal de montura y que el carro ligero resultó ser el fruto de una innovación tecnológica posterior (Librado et al., 2021).

“Ya no es posible sostener por más tiempo que las lenguas indoeuropeas que entraron en Europa con los pastoralistas yamnaya, lo hicieron usando al caballo como agente principal de dispersión”

Reflejos de las desigualdades de género

Los análisis genómicos con series temporales de caballos han permitido monitorizar los cambios en la proporción de machos y hembras a lo largo del tiempo. Uno de los aspectos más destacados de los

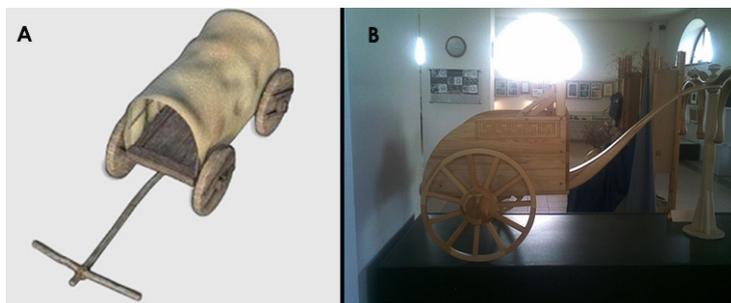


Figura 5. A) Ilustración de un carro pesado yamnaya. CC BY-SA 4.0 / History Maker 18. B) Fotografía de un carro ligero asociado a la cultura Sintashta. CC BY-SA 4.0 / Андрюша Романов. (Modificado del original mediante corrección de color). Fuentes: Wikipedia.

estudios sobre las poblaciones de caballos euroasiáticos de los últimos ~40.000 años ha consistido en la identificación de una mayor proporción de machos en los yacimientos a partir del comienzo de la Edad del Bronce, y su vinculación con la génesis de las desigualdades de género. Este estudio se llevó a cabo analizando más de 250 caballos de distintos yacimientos con unas cronologías comprendidas entre finales del Pleistoceno superior (~ 42.000 años) y tiempos históricos (~150 años). Se observó una distribución de sexos balanceada entre los caballos de finales del Pleistoceno y los de hace ~4500 años. De hecho, entre los caballos de finales del Pleistoceno de zonas tan dispares como el occidente europeo y la zona suroccidental de Siberia, no se encontraron diferencias entre las proporciones de sexos. Esto implica que los grupos de cazadores-recolectores no tenían preferencias por machos o hembras en sus partidas de caza. Entre los caballos holocenos de época neolítica y eneolítica tampoco se observaron sesgos en las repre-

sentaciones de un sexo en comparación con el otro. Incluso los primeros caballos domésticos de la cultura eneolítica de Botai presentaron proporciones equilibradas, lo que demostraba que estos criadores no tenían una preferencia sobre un sexo concreto durante los primeros estadios de la domesticación de este animal (Fages *et al.*, 2020).

Sin embargo, hace ~4500 años la proporción cambia, mostrando desde ese momento y para periodos posteriores una mayor representación de machos, siendo estas diferencias muy marcadas hace ~3900 años, con proporciones en torno a cuatro machos por cada hembra. Cuando se eliminaron los casos de selección premeditada asociada a contextos funerarios o rituales, esta representación mayoritaria de machos se seguía manteniendo, siendo una tónica dominante hasta tiempos históricos recientes. Estas nuevas proporciones se han vinculado con los cambios económicos que ocurrieron a comienzos

de la Edad del Bronce, momento en el que se observa una mayor diferenciación entre hombres y mujeres en los ambientes funerarios, los ropajes, la ornamentación personal, los contextos rituales y las representaciones de poder. Ahora, además, la emergencia de las desigualdades de género identificadas en el registro arqueológico también se puede extrapolar al conjunto de animales domésticos explotados por estas sociedades, siendo el caballo el primero en haber sido identificado este comportamiento (Fages *et al.*, 2020).

El origen de los tarpanes

Por último, otro de los aspectos que también analizó Librado *et al.* (2021) fue el origen y la historia evolutiva de los caballos tarpanes. Se contrastaron las posibilidades de que hubieran sido los ancestros salvajes de DOM2, una versión asilvestrada de los mismos o incluso un híbrido con los caballos Przewalski. Se observó que los tarpanes y los caballos Przewalski no descenden de la misma población ancestral de la que deriva DOM2. En concreto, la constitución genómica de los tarpanes es una mezcla entre los caballos nativos europeos y caballos muy emparentados con DOM2. Además, se pudo inferir que el origen geográfico de los tarpanes habría sido la zona occidental de la actual Ucrania.

Sin duda, el caballo doméstico modeló a las poblaciones euroasiáticas y los estudios de la cultura material lo han demostrado durante décadas. Las nuevas herramientas moleculares en combinación con otras disciplinas nos están permitiendo redescubrir un pasado mucho más complejo de lo que nos habíamos imaginado, tanto en el plano de los estudios de las sociedades humanas como en el de los animales que domesticaron. Además, estos nuevos estudios están poniendo de manifiesto la necesidad de trabajar bajo enfoques multidisciplinares donde la paleogenómica está jugando un papel fundamental. Además de ayudarnos a entender mejor nuestro pasado, sus resultados están poniendo en valor el patrimonio genético de determinadas poblaciones modernas de animales, mejorando sin duda la toma de decisiones en las políticas de conservación.

Agradecimientos

Este trabajo se enmarca bajo el proyecto Marie Curie 101062645 HORIZON-TMA-MSCA-2021-PF-01 *Extinction, replacement and trade: Tracking 100.000 years of horse evolution in Iberia (ZEPHYRUS)*, que se desarrolla actualmente en el Centre d'Anthropobiologie et de Génomique de Toulouse (CAGT).

Referencias bibliográficas

- Anthony, D.W. 2007. *The Horse, the Wheel and Language. How Bronze Age Riders from the Eurasian Steppes Shaped the Modern World*. Princeton University Press, New Jersey.
- Der Sarkissian, C. et al. 2015. Evolutionary genomics and conservation of the endangered Przewalski's Horse. *Current Biology*, 25: 2577–2583.
- Fages, A. et al. 2019. Tracking five millennia of horse management with extensive ancient genome time series. *Cell*, 177: 1419–1435.e31.
- Fages, A. et al. 2020. Horse males became over-represented in archaeological assemblages during the Bronze Age. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 31: 102364.
- Gaunitz, C. et al. 2018. Ancient genomes revisit the ancestry of domestic and Przewalski's horses. *Science*, 360: 111–114.
- Guimaraes, S. et al. 2020. Ancient DNA shows domestic horses were introduced in the southern Caucasus and Anatolia during the Bronze Age. *Science Advances*, 6: eabb0030.
- Heggarty, P. et al. 2023. Language trees with sampled ancestors support a hybrid model for the origin of the Indo-European languages. *Science*, 381, eabg0818.
- Librado, P. et al. 2021. The origins and spread of domestic horses from the Western Eurasian steppes. *Nature*, 598: 634–640.
- Librado, P. y Orlando, L. 2021. Genomics and the evolutionary history of Equids. *Annual Review of Animal Biosciences*, 9: 81–101.
- Lira, J. et al. 2010 Ancient DNA reveals traces of Iberian Neolithic and Bronze Age lineages in modern Iberian horses. *Molecular Ecology*, 19: 64–78.
- Llamas, B. et al. 2017. Human evolution: a tale from ancient genomes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372: 20150484.
- Outram, A.K. et al. 2009. The earliest horse harnessing and milking. *Science*, 323: 1332–1335.
- Sandoval-Castellanos, E. et al. 2017. Coat colour adaptation of post-glacial horses to increasing forest vegetation. *Nature Ecology & Evolution*, 1: 1816–1819.
- Sommer, R.S. et al. 2011. Holocene survival of the wild horse in Europe: a matter of open landscape? *Journal of Quaternary Science*, 26: 805–812.
- Sommer, R.S. et al. 2018. Lack of support for adaptation of post-glacial horses to woodlands. *Nature Ecology & Evolution*, 2: 582–583.
- Zeuner, F.E. 1963. The horse. En *A History of Domesticated Animals*, pp. 299–337, Hutchinson & Co., London.

Evolución somática: la última frontera interior

David Posada, Centro de Investigaciones en Nanomateriais e Biomedicina (CINBIO),
Universidade de Vigo, dposada@uvigo.es

Evolución somática

La investigación en biología evolutiva se ha centrado de manera casi exclusiva en los cambios que se producen en la línea germinal de los individuos a lo largo de las generaciones, dentro de especies y entre ellas. Por diferentes razones, se ha prestado mucha menos atención al proceso de cambio de la línea somática dentro de los organismos multicelulares. Esta evolución somática (del griego *σῶμα*, *sôma* o 'cuerpo') presenta ciertas particularidades (Tabla 1) pero no deja de ser un proceso gobernado por los mismos mecanismos fundamentales: mutación,

deriva, selección y migración. En los últimos años, el estudio evolutivo de las poblaciones celulares humanas, no solo tumorales sino también de tejidos sanos, ha experimentado un enorme impulso debido a distintos avances técnicos y a un interés renovado a medida que la evolución somática se ha ido mostrando más prevalente, compleja y relevante de lo inicialmente sospechado. El estudio de la evolución somática se puede abordar desde ángulos muy diferentes; aquí mencionaremos únicamente algunos de los más relevantes.

Tabla 1. Algunas de las diferencias principales entre evolución somática y germinal.

	Evolución somática	Evolución germinal
Reproducción	Asexual, vía mitosis	Sexual, vía meiosis
Recombinación	No	Sí
Escala temporal	Meses a años	Miles a millones de años
Tipo de selección dominante	Positiva	Negativa
Eficacia biológica	Tasa de división celular	Fertilidad, Fecundidad, Viabilidad, Apareamiento
Tasa de mutación (por generación)	Mayor	Menor
Divergencia genómica	Baja	Alta
Variación estructural	Importante (cáncer)	Menos importante

Somos un mosaico genético

Todos los organismos pluricelulares son el resultado de múltiples rondas de replicación a partir de una única célula inicial. Un humano adulto posee alrededor de 37 billones de células, las cuales experimentan un proceso constante de renovación, con cientos de millones de divisiones y muertes celulares por minuto. Antes de cada división, una polimerasa replica todo el material genético celular y, aunque esta enzima es muy precisa, ocasionalmente incorpora nucleótidos erróneos, bien por azar, o como resultado de transformaciones químicas y lesiones en el ADN

producidas de manera espontánea o por agentes mutagénicos de distinta naturaleza. El número de mutaciones somáticas en células individuales de tejidos normales aumenta de forma lineal con la edad. En humanos, la tasa de mutación somática es 10 a 20 veces superior a la tasa de mutación de la línea germinal. De manera muy general, dado que las tasas de división varían mucho entre tipos celulares, se estima que, en promedio, una célula humana acumula docenas de mutaciones por año. De este modo, nuestro cuerpo es un mosaico genético, diverso y dinámico sometido a un proceso continuo de evolución somática (Fernández *et al.*, 2016).

“Nuestro cuerpo es un mosaico genético, diverso y dinámico sometido a un proceso continuo de evolución somática”

La inmensa mayoría de las mutaciones somáticas no tienen consecuencias fenotípicas y, en general, su frecuencia varía constantemente. Casi todas se pierden por deriva, y solo unas pocas tienen efectos significativos, afectando a genes clave involucrados en la regulación del ciclo celular, la reparación del ADN, la señalización u otros procesos celulares relevantes. Esta pequeña minoría puede influir en la enfermedad y el envejecimiento de múltiples maneras. El impacto más conocido de las mutaciones somáticas es su implicación en el cáncer, como veremos más adelante, pero también han sido ligadas a enfermedades de tipo inflamatorio, cardiovasculares, epilepsia, e incluso autismo (Bing y Dong, 2020). A escala evolutiva, la tasa de mutación somática en mamíferos aumenta inversamente con la esperanza de vida, lo cual parece estar íntimamente relacionado con el proceso de envejecimiento.

Expansiones clonales

La proliferación celular implica un aumento ordenado y coordinado que se logra mediante la regulación precisa del ciclo celular a partir de diversos mecanis-

mos internos y señales del exterior. Sin embargo, del mismo modo que los individuos de las poblaciones naturales, las células de nuestro cuerpo compiten por recursos limitados y condiciones favorables para su supervivencia y proliferación, como nutrientes, oxígeno, factores de crecimiento o espacio físico. Algunas células pueden liberar moléculas que inhiben el crecimiento de las células vecinas, mientras que otras pueden secretar factores que promueven su propia perduración y propagación. Las poblaciones celulares más aptas para adquirir y utilizar eficientemente estos recursos tienen una ventaja competitiva y pueden multiplicarse más rápidamente que las demás, resultando en expansiones clonales. Aunque el término clon se utiliza de distintas maneras, desde una perspectiva evolutiva quizás la definición más apropiada sea la de una población celular derivada de una misma célula ancestral que comparte las mismas mutaciones con relevancia funcional y por lo tanto la misma eficacia biológica. En evolución somática, y en esto es diferente a la evolución germinal, la eficacia biológica es equivalente a la tasa de crecimiento, que se define como la diferencia entre la tasa de nacimiento y la tasa de muerte celular por unidad de tiempo.

Las mutaciones responsables del fenotipo celular que se expande clonalmente se denominan “mutaciones conductoras”, y tienen lugar en los llamados “genes conductores”, inicialmente descritos en el ámbito del cáncer. En este grupo de genes, a menudo íntimamente relacionados directa o indirectamente con el control del ciclo celular, se encuentran, por ejemplo, TP53, KRAS, BRAF o RB1 (ver <https://www.intogen.org>). Por el contrario, aquellas mutaciones que no afectan de una manera u otra al crecimiento celular se denominan “pasajeras”, ya que viajan arrastradas por las mutaciones conductoras, como veremos más adelante.

En los últimos años hemos aprendido que las expansiones clonales en tejidos aparentemente sanos son mucho más comunes de lo que se pensaba, no siendo necesariamente perjudiciales, aunque su relación con los procesos de envejecimiento es cada vez más aparente (Kakiuchi y Ogawa, 2021). La hematopoyesis clonal es probablemente el tipo de expansión clonal mejor estudiada. Mientras que en la sangre los clones pueden diseminarse sin apenas restricciones a través del torrente sanguíneo y competir con muchos otros clones, la expansión clonal en tejidos sólidos se localiza típicamente en áreas más pequeñas, donde la competencia clonal está más limitada. Estos clones más localizados pueden aislarse con mi-

crodissección de captura con láser u otros métodos, de manera que se puede caracterizar en detalle su estructura y disposición espacial, por ejemplo, en el párpado o esófago sano, donde la abundancia de mutaciones en genes conductores del cáncer seleccionadas positivamente fue un hallazgo totalmente inesperado (Martincorena, 2019).

El cáncer es un proceso evolutivo

Por razones obvias, el cáncer humano es el fenómeno de evolución somática que ha recibido, con gran diferencia, mayor atención. Desde los años 70 el cáncer es reconocido como un proceso evolutivo impulsado principalmente por la selección (darwiniana) continua de los clones más aptos que tiene lugar en el ecosistema particular proporcionado por el tejido específico en el que se desarrollan (Greaves y Maley, 2012) (Figura 1).

“El cáncer es reconocido como un proceso evolutivo impulsado principalmente por la selección (darwiniana) continua de los clones más aptos”

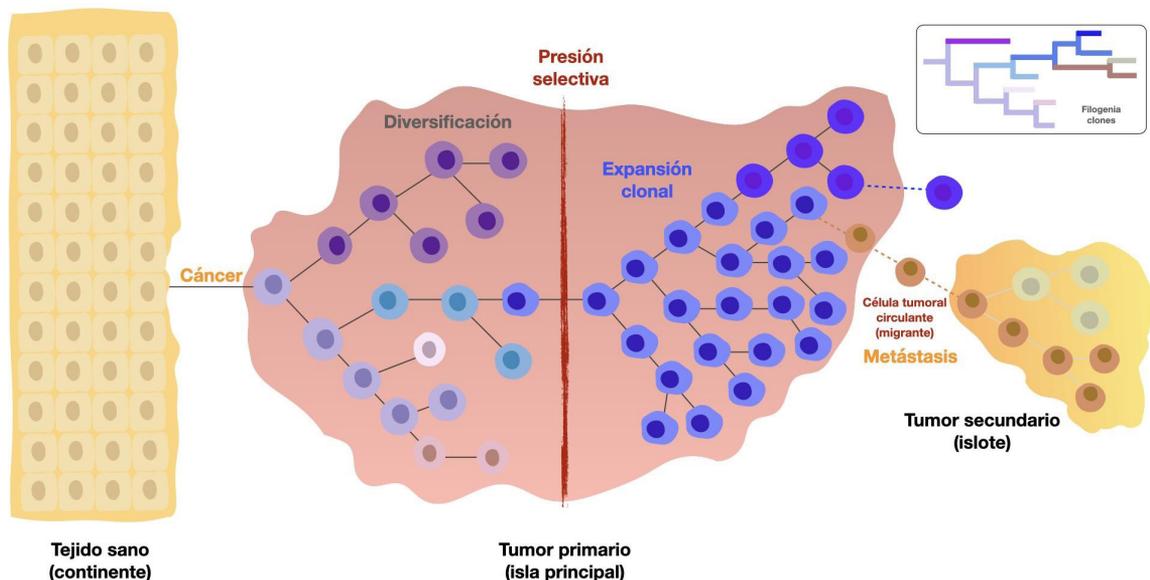


Figura 1. Evolución clonal en cáncer. El cáncer es un proceso evolutivo que comienza por la transformación tumoral, seguida de diversificación y expansión clonal. La evolución tumoral en un tejido puede compararse con la evolución de las poblaciones en hábitats más o menos fragmentados, por ejemplo, en un archipiélago, con diferentes eventos de diversificación, extinción y colonización.

A diferencia de las expansiones clonales en tejidos sanos, en el caso del cáncer se produce una multiplicación anormal de células que da lugar a una masa anómala de tejido conocida como tumor, y que a menudo es capaz de invadir los tejidos circundantes y propagarse a otras partes del cuerpo a través del sistema sanguíneo o linfático. Las células tumorales se multiplican mucho más rápido de lo que sugiere el crecimiento tumoral, lo que implica que la selección por

el espacio y otros recursos es muy fuerte y muchas células tumorales mueren sin dividirse. Las células tumorales acumulan muchas más mutaciones que las células sanas, aunque no está del todo claro si esto se debe a una tasa de mutación más alta o a una tasa de división más rápida, o a una combinación de ambas. Lo que sí es evidente es la gran inestabilidad cromosómica de las células tumorales, que a menudo acumulan una cantidad notable de alteraciones estructurales.

El proceso de evolución somática que conduce al cáncer amenaza la integridad del individuo. De esta manera, existe un conflicto fundamental entre la selección entre células dentro de los organismos o “selección somática” y la selección entre organismos o “selección natural”. La diferenciación celular continua que se observa en muchos animales, con células madre somáticas específicas de un tejido que se dividen para renovar poblaciones de células más diferenciadas que no se autorrenuevan, puede interpretarse como un mecanismo para suprimir la evolución somática. De manera general, algunos investigadores consideran que el cáncer se puede ver como un proceso de “evolución reversa” desde el estado multicelular al unicelular.

Por otro lado, es importante considerar que la evolución somática no es un camino inexorable hacia el cáncer. Las mutaciones que impulsan las expansiones clonales pueden llevar a las células por caminos evolutivos alejados del cáncer. De hecho, los clones “sanos” pueden competir con los clones tumorales e impedir en ciertos casos el crecimiento tumoral.

Selección en tejidos celulares

Como ya hemos mencionado, la evolución somática difiere de la evolución germinal en varios aspectos. La evolución somática es asexual, es decir, se produce a través de la mitosis celular y, por tanto, sin recombinación genética, lo que tiene profundas implicaciones evolutivas. Dado que en una población asexual todos los sitios están en desequilibrio de ligamiento, todo el genoma de una célula es un solo locus, y las mutaciones pasajeras pueden aumentar su frecuencia por estar ligadas a una o varias mutaciones conductoras positivamente seleccionadas (“arrastre por ligamiento” o “efecto autostop”), las cuales puede llegar a fijarse en la población provocando un barrido selectivo.

Aunque las células del cáncer pueden acumular un gran número de mutaciones de todo tipo y llegar a ser verdaderos monstruos genómicos, estas alteraciones no parecen ejercer un gran perjuicio. La acumulación de mutaciones deletéreas esperada en las poblaciones asexuales, o trinquete de Muller, no se produce. De hecho, múltiples eviden-

“Múltiples evidencias apuntan a que la selección negativa o purificadora en tejidos sanos y tumorales es muy débil”

cias apuntan a que la selección negativa o purificadora en tejidos sanos y tumorales es muy débil. Al contrario de lo que ocurre en la línea germinal humana, en la que la selección negativa es dominante con valores promedio de dN/dS (razón entre tasas de evolución no sinónima y sinónima) de 0.2, la mayoría de los genes en poblaciones celulares presentan valores de dN/dS cercanos a 1, es decir, se comportan de manera neutra o casi neutra. La excepción son los genes conductores del cáncer, que típicamente presentan un valor de dN/dS por encima de 1. La aparente falta de selección negativa, al menos en tumores, no parece deberse a una relajación de las presiones selectivas, si no a la interferencia de Hill-Robertson, es decir, a la disminución de la eficiencia de la selección natural cuando actúa sobre genes ligados. De alguna manera, parece que la inmensa mayoría de los genes son prescindibles para cualquier linaje somático, lo cual se piensa que es debido al efecto amortiguador de la diploidía y a la redundancia de las principales vías celulares.

“Existe una discusión relevante en torno a la posibilidad de que, una vez establecido el tumor, su progresión siga siendo en menor o mayor medida un proceso adaptativo”

Modelos de evolución tumoral

La mayoría de los cánceres humanos muestran altos niveles de heterogeneidad intratumoral a nivel de fenotipo y genotipo, con importantes implicaciones no sólo para el diagnóstico y el tratamiento, sino también para la progresión tumoral (McGranahan y Swanton, 2015). En el mundo de la evolución del cáncer es habitual intentar establecer “modelos” generales de evolución: “ramificada”, “lineal”, “neutral”, “puntuada”, con la pretensión de definir “reglas” y “clasificaciones” de interés clínico (Turajlic et al., 2019) (Figura 2). Sin embargo, el desarrollo tumoral puede ocurrir a través de muchas vías diferentes, y los cánceres individuales a menudo tienen una historia evolutiva compleja. Por otro lado, si consideramos el tamaño ingente de las poblaciones celulares –un tumor de 1 cm³ puede albergar 10⁹ células–, en evolución somática se trabaja con muestras muy pequeñas con respecto al tamaño poblacional, con lo cual se debería tener siempre en cuenta el efecto del error del muestreo en los patrones observados.

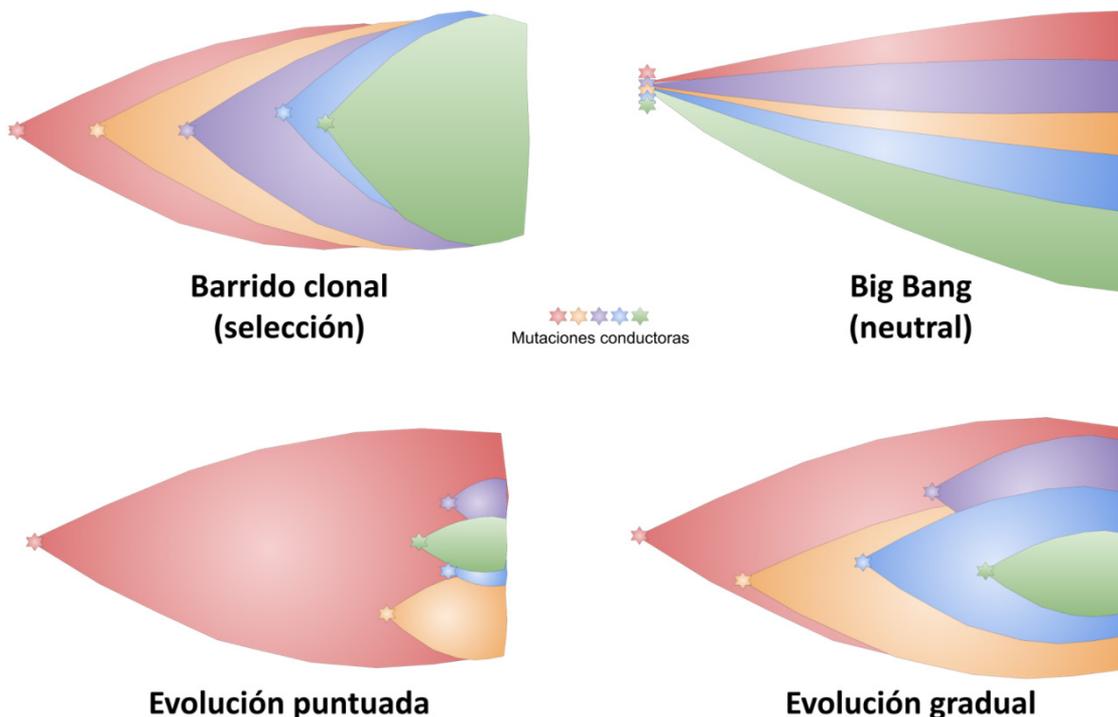


Figura 2. Modelos de evolución propuestos en cáncer. En el modelo de barridos selectivos, distintos clones cada vez con mayor eficacia biológica se reemplazan a lo largo del tiempo mientras que en el modelo de “Big Bang” múltiples clones igualmente eficaces se mantienen a largo del tiempo. En el modelo de evolución puntuada la diversificación clonal explota tras un período dónde un clon dominante perdura durante un largo tiempo. En el modelo de evolución gradual se producen nuevos clones de manera más o menos continua en el tiempo.

Existe una discusión relevante en torno a la posibilidad de que, una vez establecido el tumor, su progresión siga siendo en menor o mayor medida un proceso fundamentalmente adaptativo, recapitulando el debate neutralismo-selección sobre el proceso de evolución molecular

del último tercio del siglo pasado. Así, el modelo de “Big-Bang” propone que los tumores crecen predominantemente a partir de una única expansión de distintos clones que surgen en una fase temprana del crecimiento y se mantienen a lo largo del tiempo de manera neutral.

Este modelo contrasta directamente con la visión preponderante en la que los tumores experimentan un proceso adaptativo constante en el que unos clones reemplazan a otros con barridos selectivos continuos y ha generado un intercambio muy interesante en la comunidad (Williams *et al.*, 2019).

Por otra parte, parece claro que algunos tumores adquieren múltiples mutaciones conductoras, o unas pocas de gran efecto, en un corto periodo de tiempo, a menudo de tipo estructural, mientras que otros lo hacen de manera más constante a lo largo del tiempo. Aunque en evolución germinal esto se suele entender simplemente como cambios en las tasas de evolución, en este caso algunos investigadores han hecho un paralelismo entre clones tumorales con múltiples alteraciones cromosómicas que surgen en un breve intervalo de tiempo y el equilibrio puntuado de Gould y Eldredge, y con los “monstruos prometedores” y el saltacionismo de Goldschmidt (Graham y Sottoriva, 2017).

En cuanto a la metástasis, podemos distinguir dos modelos básicos de progresión, lineal y paralelo. En el modelo lineal, las metástasis se producen de manera tardía, después de que el tumor primario se haya desarrollado. En el modelo paralelo, las células abandonan precozmente el tumor primario para crecer y evolucionar en pa-

ralelo en un lugar distante. Además, las distintas metástasis pueden originarse a partir de un único clon (metástasis monoclonal) o partir de varios clones diferentes (metástasis policlonal) (Gui y Bivona, 2022).

A nivel matemático y computacional, existe una larga tradición de modelización de la dinámica poblacional en cáncer, empezando por la teoría de la carcinogénesis multietapa, que predice la incidencia del cáncer dependiendo de la edad y otros factores, e incluyendo modelos estocásticos de tipo Wright-Fisher y Moran, el coalescente, de nacimiento-muerte, etc. (Beerwinkel *et al.*, 2015). Estos modelos han constituido la base para el estudio de la eficacia biológica asociada a diferentes clones, de la resistencia a medicamentos, o para la construcción de redes de progresión en las que se define el orden en el que tienden a producirse las mutaciones conductoras. A nivel molecular, tradicionalmente se asume un modelo de sitios infinitos, por el que dos mutaciones no pueden ocurrir en la misma posición genómica, aunque en los últimos años esta presunción se ha puesto en entredicho. Aunque la variación estructural es de suma importancia en cáncer, queda mucho por hacer a la hora de proponer modelos de evolución realistas que recojan los cambios en el número de copia de las distintas regiones del genoma tumoral.

Estudio de linajes somáticos

El análisis filogenético, filogeográfico o filodinámico son herramientas fundamentales para descifrar mecanismos y procesos evolutivos en tiempo y espacio. En evolución somática, sin embargo, su aplicación no es inmediata debido a la dificultad técnica para desentrañar los “filos” o linajes. Mientras que a nivel de organismos los linajes se obtienen de manera sencilla a partir del estudio de individuos, en el caso de tejidos somáticos este proceso es mucho más complicado, ya que la información que se obtiene típicamente es sobre el conjunto o *pool* de células a granel. En otras palabras, cuando secuenciamos un tejido obtenemos las frecuencias alélicas de las distintas mutaciones, no la secuencia de mutaciones de cada clon. Existen métodos para inferir los clones presentes en una o varias muestras somáticas a partir de las frecuencias alélicas, pero éstos presentan limitaciones evidentes, ya que distintas mezclas de clones pueden resultar en las mismas frecuencias alélicas. A pesar de estas dificultades, datos genómicos y epigenómicos han sido utilizados para inferir la dinámica de expansión clonal en tejidos sanos y patológicos. Tal y como ocurrió por ejemplo en los albores de la filogeografía, muchas de estas inferencias se han hecho, y se siguen haciendo, “a ojo”, fundamentalmente por cuestiones de limitación conceptual, pero

también en cierta medida por la falta de modelos adaptados a las especificidades de la evolución somática y de herramientas versátiles para su aplicación.

En la última década, sin embargo, se ha comenzado a proponer nuevos enfoques cuantitativos y más rigurosos, a todos los niveles. Aunque obtener múltiples muestras de tejido del mismo individuo puede ser complicado, en los últimos años ha sido posible explorar la diversidad somática espacial a distintas escalas, evidenciando que múltiples linajes pueden ocupar regiones distintas dentro de un tejido. En el caso de tejidos sanos, técnicas de muestreo más precisas, como la microdissección mediante captura láser ya comentada, han facilitado la obtención de datos referentes a clones individuales y por tanto a linajes particulares. Esto ha permitido, por ejemplo, la reconstrucción de extensas filogenias que revelan una contribución asimétrica de los linajes embrionarios en la fase adulta o el patrón embrionario espacial de los diferentes tejidos del cuerpo humano, dónde los cuellos de botella y el sorteo de linajes son fenómenos comunes a lo largo del desarrollo. En el caso del cáncer, algunos estudios han aplicado técnicas filogeográficas que han permitido estimar por ejemplo el tiempo transcurrido entre el inicio del cáncer, la invasión de tejidos adyacentes y la metástasis (Figura 3). Otro ejemplo es el estudio de

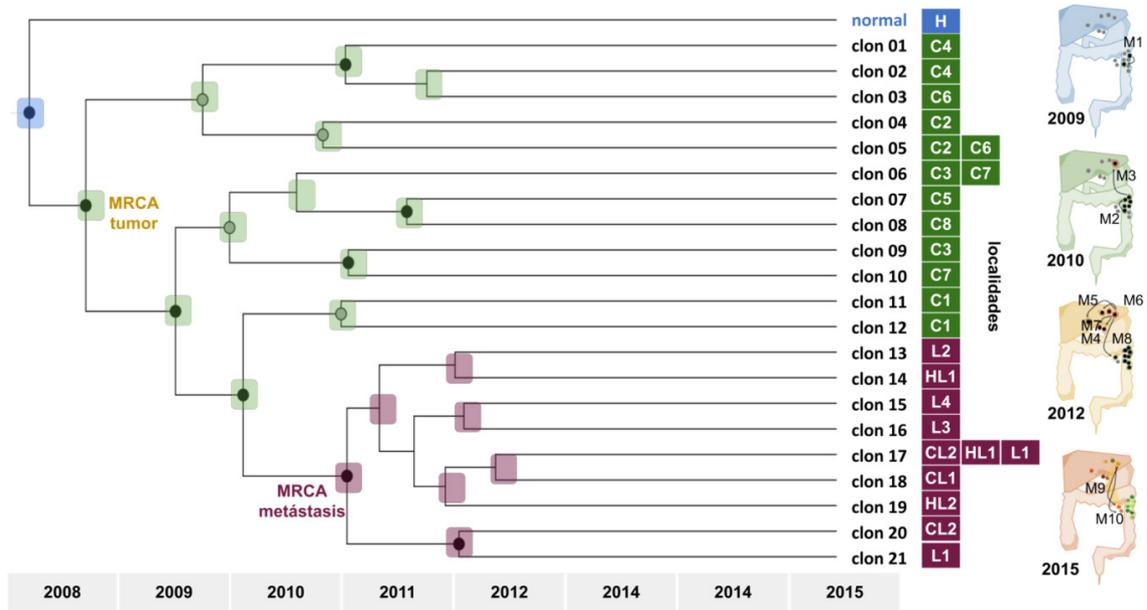


Figura 3. Filogeografía de clones tumorales. Reconstrucción filogeográfica Bayesiana de los movimientos de migración a lo largo de tiempo. Se obtuvieron muestras de tumor primario (en verde, C=colon, tumor primario) y de distintas metástasis (púrpura; L=hígado, HL=nodo linfático hepático, CL=nodo linfático del colon). Los clones se estimaron a partir de datos de secuenciación “bulk” de exomas. Algunos clones ocupan distintas localidades. Los recuadros de color en los nodos internos indican el área geográfica con una probabilidad posterior más alta (verde: tumor primario; púrpura: metástasis). Los círculos en los nodos indican su probabilidad posterior (mayor cuanto más oscuro). A la derecha se indican los distintos eventos migratorios a lo largo de tiempo. (Figura: Joao Alves y David Posada; ver también <https://doi.org/10.1038/s41467-019-12926-8>).

glándulas individuales en cáncer colorrectal, que ha permitido estudiar el patrón de diversificación del transcriptoma de distintos linajes clonales, revelando una amplia plasticidad fenotípica.

Sin embargo, el verdadero cambio de paradigma ha empezado a producirse a

partir de la explosión de las técnicas de célula única, que permiten la obtención del fenotipo (i.e., transcriptoma, metiloma, conformación de la cromatina, metaboloma) y genotipo (desde paneles de genes a genomas completos) de células individuales. En el caso de los datos de secuenciación de ADN de célula única,

es importante tener en cuenta los sesgos técnicos ya que en la mayoría de los casos hay que amplificar el genoma completo antes de secuenciar, lo que introduce pérdidas de regiones genómicas y errores en la librería de secuenciación. Para el estudio evolutivo de estos nuevos tipos de datos, por ejemplo, se han desarrollado modelos probabilísticos para la inferencia de genealogías celulares subyacentes a tumores y tejidos sanos (Figura 4).

El papel del microambiente

Más allá de la diversidad genómica, numerosos factores influyen en la capacidad evolutiva de una población de células. La selección actúa sobre los fenotipos, y las características anatómicas y fisiológicas específicas de cada tejido pueden influir o modificar la frecuencia y el tamaño de las expansiones clonales.

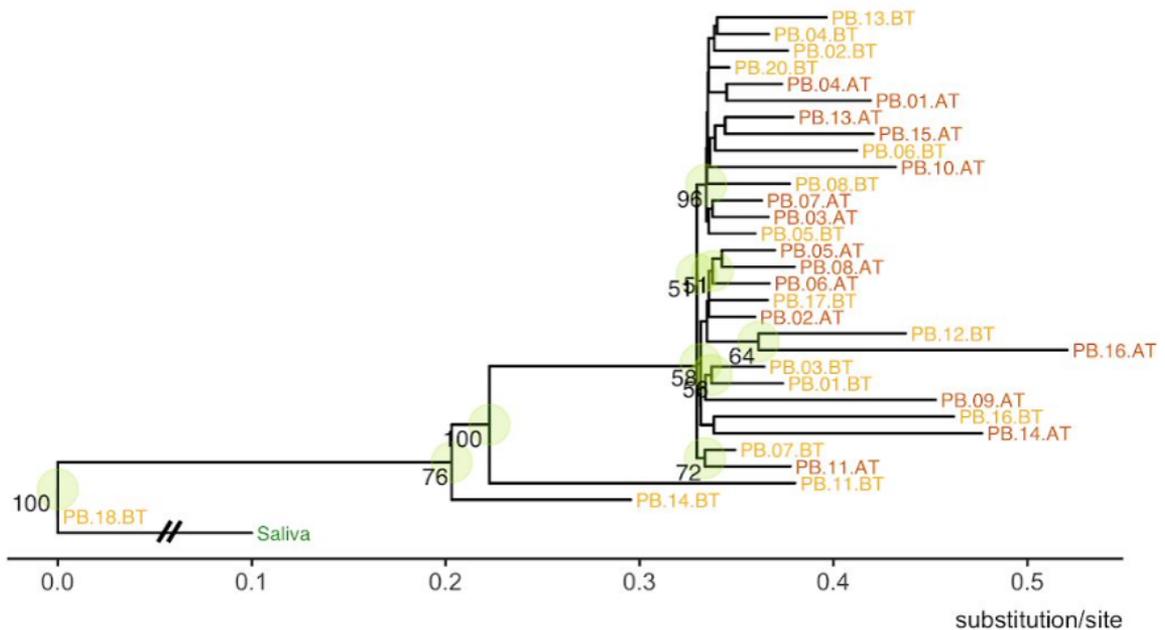


Figura 4. Filogenia de células individuales (linfocitos tumorales). Las células muestreadas tras la terapia (.AT, en rojo) no forman un clado, de manera que se entremezclan con las células muestreadas antes de la terapia (.BT, en naranja). Esto sugiere que diferentes linajes tumorales han sobrevivido a la terapia (Figura: Tamara Prieto; sin publicar).

Curiosamente, los genes conductores del cáncer muestran una gran especificidad tisular. Algunos genes conductores bien conocidos, como NOTCH en piel, ERBB en colon y KRAS en endometrio, mutan con mayor frecuencia en los tejidos normales que en los cánceres correspondientes, lo que sugiere que pueden tener una función promotora o protectora del cáncer dependiendo del contexto y el momento de su alteración. En cáncer, el papel del microambiente tumoral es de por sí un campo de estudio. Un tumor es un ecosistema altamente estructurado que contiene células tumorales rodeadas de diversos tipos de células no malignas, y que se haya embebido en una matriz extracelular vascularizada. El ambiente local dentro de un tumor puede variar drásticamente en el espacio y el tiempo en función de la arquitectura tisular, flujo sanguíneo, señalización celular, metabolismo, infiltración inmune o tratamiento. Las poblaciones tumorales deben adaptarse a estas condiciones cambiantes. En algunos casos, las células tumorales también pueden desarrollar estrategias adaptativas de construcción de nicho para generar condiciones ambientales locales que maximicen su aptitud (Zahir *et al.*, 2020).

Aplicaciones del estudio evolutivo somático

Como hemos visto, el proceso de evolución somática está íntimamente ligado al cáncer, al envejecimiento y a diversas patologías, y sin duda esta relación solo va a fortalecerse y aumentar a medida que se profundice en ella. La integración de los principios evolutivos en el diseño de terapias contra el cáncer puede aportar importantes beneficios clínicos, como la detección temprana, dianas terapéuticas más tratables y biomarcadores predictivos más robustos para mejorar el tratamiento y limitar la resistencia a los fármacos (Vendramin *et al.*, 2021). Por ejemplo, la estimación del momento de inicio del tumor y el tiempo que transcurre entre la transformación maligna y la presentación clínica es una cuestión evolutiva esencial, pero aún sin abordar, a la hora de mejorar la detección precoz del cáncer. La heterogeneidad genética intratumoral se presenta a menudo como un reto importante para el éxito de los tratamientos dirigidos. Sin embargo, el análisis evolutivo del proceso que conduce a esta diversidad poblacional, como la detección de clones preexistentes resistentes a la terapia antes del inicio del tratamiento, podría usarse para adaptar el tratamiento

“La integración de los principios evolutivos en el diseño de terapias contra el cáncer puede aportar importantes beneficios clínicos”

al escenario evolutivo específico de cada paciente. Así, si somos capaces de caracterizar las respuestas evolutivas del tumor a la terapia, podremos anticiparnos a las recaídas atacando los mecanismos de resistencia a los fármacos, o explotar las sensibilidades colaterales, es decir, las debilidades específicas causadas por el desarrollo de la resistencia a un tratamiento concreto. Aunque se han propuesto sistemas de clasificación ecológico-evolutivo para la clínica basadas en la evolucionabilidad de cada tumor (Maley *et al.*, 2017), los conceptos y herramientas de la biología evolutiva siguen infrautilizados en cáncer, y quizás todavía más con respecto a la evolución de tejidos sanos.

En otro orden de cosas, pero no menos importante, el estudio de las poblaciones celulares ofrece grandes oportunidades para entender el proceso evolutivo, en mayúsculas. Por ejemplo, mediante réplicas del proceso evolutivo. Mientras que la evolución de las distintas especies que habitan este planeta ha ocurrido solo una vez, la evolución somática es un proceso que se repite en cada individuo. Aunque es verdad que existen diferencias debido a la naturaleza de los distintos tejidos y exposición ambiental,

podemos defender que la evolución de un tumor, por ejemplo, de colon, es un proceso que se repite millones de veces cada año de manera independiente. La recreación continua de la evolución somática brinda una oportunidad única para abordar un problema tradicional en biología evolutiva: ¿la selección impulsa la evolución a lo largo de un camino relativamente determinista, o no sigue un patrón particular y es fruto de numerosos factores contingentes? En otras palabras, en evolución somática es posible “rebobinar la cinta”, tal y como soñó el gran Stephen Jay Gould.

A nivel molecular, el estudio de las mutaciones somáticas ha generado avances fundamentales a la hora

de entender distintos aspectos del propio proceso de mutación, como su variación a lo largo del genoma, a lo largo del desarrollo –curiosamente, la tasa de mutación somática durante el desarrollo fetal es considerablemente superior a la tasa postnatal–, o partir de patrones o “firmas mutacionales” asociadas a distintos factores endógenos y exógenos, como la edad, el consumo de tabaco, la radiación ultravioleta o la quimioterapia (Koh *et al.*, 2021).

“Los conceptos y herramientas de la biología evolutiva siguen infrautilizados en cáncer, y quizás todavía más con respecto a la evolución de tejidos sanos”

A pesar de las dificultades éticas en el muestreo, las capacidades para monitorizar la evolución somática son únicas, con un desarrollo tecnológico espectacular de las ómicas espaciales, del uso de códigos de barras moleculares para rastrear los linajes, de modelos experimentales animales, de líneas celulares, y, más recientemente, de organoides. Y lo que nos queda por venir, ya que las técnicas ómicas *in vitro*, *in vivo* o *in situ* en tejidos somáticos

son campos en continua expansión dado su alto interés biomédico.

Para finalizar, me gustaría acabar reivindicando la relevancia de la evolución somática en biología evolutiva. Quedan aún infinidad de preguntas por contestar (Tabla 2). Animo a jóvenes y, por qué no, a no tan jóvenes investigadores a acercarse a este mundo tan fascinante, la evolución del soma, nuestra última frontera interior.

Tabla 2. Algunas preguntas sobre evolución somática en general, y sobre cáncer.

Evolución somática	Evolución intratumoral	Evolución intertumoral
¿Cuál es la estructura poblacional de las poblaciones somáticas?	¿Surgen los tumores exclusivamente a partir de células madre transformadas?	¿Las metástasis aparecen al principio o al final del cáncer?
¿Por qué muchas expansiones clonales en tejidos sanos no dan lugar a cáncer?	¿Podemos estimar el tiempo de origen de un tumor?	¿Pueden surgir metástasis diferentes de forma independiente?
¿Cuáles son los genes conductores de las expansiones clonales?	¿Cuál es el tamaño efectivo de la población tumoral?	¿Qué papel tiene el sorteo de linajes?
¿Cuál es el papel de la deriva genética frente a la selección?	¿Pueden coexistir diferentes expansiones clonales?	¿Cuál es el alcance del flujo genético entre tumores?
¿Hay selección negativa?	¿Cómo es el calendario de las expansiones clonales?	¿Se producen contactos secundarios?
¿Cómo puede cuantificarse la fuerza de la interferencia clonal?	¿Cómo cuantificar la frecuencia y la intensidad de los barridos selectivos?	¿Hay cambios paralelos en distintas metástasis?
¿Qué papel desempeñan la selección de fondo y el arrastre genético por ligamiento?	¿Existe algún tipo de intercambio genético entre células (recombinación somática, HGT)?	¿Hay genes conductores de la metástasis?
¿Cuál es el papel de la plasticidad fenotípica?	¿Cómo influye el microambiente?	¿Podemos predecir las recidivas?
...

Referencias bibliográficas

- Beerenwinkel, N., Schwarz, R.F., Gerstung M. y Markowetz, F. 2015. Cancer evolution: mathematical models and computational inference. *Systematics Biology*, 64: e1–e25.
- Fernández, L.C., Torres, M. y Real, F.X. 2016. Somatic mosaicism: on the road to cancer. *Nature Reviews Cancer*, 16: 43–55.
- Graham, T.A. y Sottoriva A. 2017. Measuring cancer evolution from the genome. *Journal of Pathology*, 241: 183–191.
- Greaves, M. y Maley, C.C. 2012. Clonal evolution in cancer. *Nature*, 481: 306–313.
- Gui, P. y Bivona, T.G. 2022. Evolution of metastasis: new tools and insights. *Trends in Cancer Research*, 8: 98–109.
- Kakiuchi, N. y Ogawa, S. 2021. Clonal expansion in non-cancer tissues. *Nature Reviews Cancer*, 21: 239–256.
- Koh, G., Degasperi, A., Zou, X., Momen, S. y Nik-Zainal, S. 2021. Mutational signatures: emerging concepts, caveats and clinical applications. *Nature Reviews Cancer*, 21: 619–637.
- Maley, C.C. et al. 2017. Classifying the evolutionary and ecological features of neoplasms. *Nature Reviews Cancer*, 17: 605–619.
- Martincorena, I. 2019. Somatic mutation and clonal expansions in human tissues. *Genome Medicine*, 11: 35.
- McGranahan, N. y Swanton, C. 2015. Biological and therapeutic impact of intratumor heterogeneity in cancer evolution. *Cancer Cell*, 27: 15–26.
- Turajlic, S., Sottoriva, A., Graham, T. y Swanton, C. 2019. Resolving genetic heterogeneity in cancer. *Nature Reviews Genetics*, 20: 404–416.
- Vendramin, R., Litchfield, K. y Swanton, C. 2021. Cancer evolution: Darwin and beyond. *EMBO Journal*, 40: e108389.
- Vijg, J. y Dong, X. 2020. Pathogenic mechanisms of somatic mutation and genome mosaicism in aging. *Cell*, 182: 12–23.
- Williams, M.J., Sottoriva, A. y Graham, T.A. 2019. Measuring clonal evolution in cancer with genomics. *Annual Reviews of Genomics and Human Genetics*, 20: 309–329.
- Zahir, N., Sun, R., Gallahan, D., Gatenby, R.A. y Curtis, C. 2020. Characterizing the ecological and evolutionary dynamics of cancer. *Nature Genetics*, 52: 759–767.

Más allá del Rift Valley. El altiplano etíope y el desarrollo de los primeros representantes del linaje del *Homo erectus*

Eduardo Méndez-Quintas^{1,2} y Margherita Mussi^{2,3}

1. Grupo de Estudos de Arqueoloxía, Antigüidade e Territorio (GEAAT), Universidade de Vigo, Facultade de Historia, As Lagoas, s/n, 32004 Ourense, España.
2. Italo-Spanish Archaeological Mission at Melka Kunture and Balchit, Sapienza University of Rome, Piazzale Aldo Moro 5, 00185 Roma, Italia.
3. ISMEO – The International Association for Mediterranean and Oriental Studies, 244, Corso Vittorio Emanuele II – Palazzo Baleani, Roma, Italia.

eduardo.mendez.quintas@uvigo.gal

El proceso de evolución humana es conocido principalmente a partir del registro paleontológico africano. Tanto para las formas más “primitivas” de homínidos (por ejemplo, géneros como *Ardipithecus*, *Australopithecus* o *Paranthropus*) como para los primeros representantes del género *Homo* (*Homo habilis/rudolfensis* o *Homo erectus*) los principales enclaves reconocidos están asociados principalmen-

te al del Rift Valley, desde el Sur de África hasta el Cuerno de África (Figura 1). Fuera de este ámbito geográfico, la presencia de yacimientos con restos físicos de formas antiguas de homínidos (o pruebas indirectas de su presencia, como herramientas de piedra o evidencias de consumo de fauna) en cronologías superiores a los 2 millones de años (Ma) es residual (Ayala y Cella-Conde, 2017). Esta se circunscri-

be principalmente al desierto del Djurab en la actual Chad (sitios de Bahrelghazal y Toros Menalla) y a la cuenca argelina de Beni Fouda (por ejemplo, el yacimiento de Ain Boucherit).

Es difícil establecer cuál de los múltiples eventos evolutivos que experimentaron los homínidos durante los últimos 5 Ma es más significativo. Ahora bien, quizá la aparición de los primeros representa-

tes del género *Homo* (hace unos ~ 2.8 Ma) puede ser de los acontecimientos más relevantes. Entre los primeros integrantes de este género se encuentran la forma de *Homo erectus*, cuya cronología inicial no estaba totalmente determinada, aunque se pensaba que podría rondar los 2 Ma (Anton, 2013). Esta especie es especialmente significativa, al ser la primera en inaugurar el éxodo hacia el continente euroasiático.

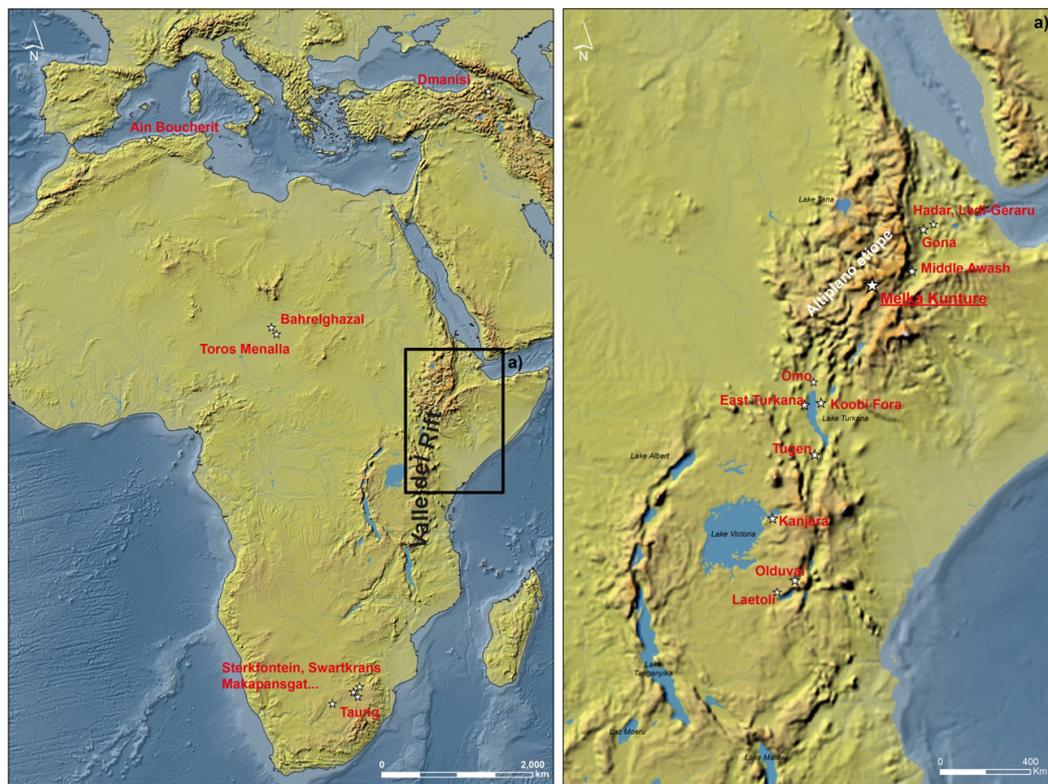


Figura 1. Principales enclaves africanos con registro paleontológico para las fases antiguas de la evolución humana.

¿Por qué el valle del Rift?

La concentración del registro paleoantropológico en esta región ha sido explicada como el resultado de la combinación de una serie de factores concretos. Por un lado, se encuentran los condicionantes ambientales. El Este de África, desde el Mioceno (final de la era Terciaria, es decir unos 15 Ma), sufrió importantes cambios ambientales, que dieron como resultado la degradación de los bosques tropicales y la progresiva sustitución por ecosistemas de sabana. Este aspecto ha sido utilizado como uno de los principales argumentos para explicar la diversificación en la filogenia de los homínidos y la separación efectiva entre los grandes simios y los homínidos (Ayala y Cera-Conde, 2017). Este último acontecimiento parece haber sucedido hacia el Mioceno superior, hace algo más de 5 Ma. El otro factor, que explica la recurrencia de registro paleoantropológico en la región esteafricana, es el geológico.

El valle del Rift es una gran fosa tectónica, que empieza a desarrollarse en el Oligoceno hace unos 30 Ma, y continúa activa en la actualidad. Esta circunstancia geológica ha generado una intensa actividad tectónica y volcánica, que ha permitido la formación de extensas secuencias fluvio-lacustres intercaladas con depósitos volcanoclásticos. Estos factores han per-

mitido la buena conservación del registro paleoantropológico; la facilidad para el establecimiento de un marco cronológico, a partir de la datación numérica de los eventos volcánicos; y finalmente la posibilidad de tener acceso en la actualidad a dichas secuencias sedimentarias. Este último factor es fundamental, ya que la intensa actividad tectónica ha facilitado la exhumación de estos depósitos, que de otra forma no serían accesibles en la actualidad.

El altiplano etíope

El altiplano etíope es una vasta extensión montañosa que se sitúa al nordeste de África y que ocupa buena parte de Etiopía (Figura 1). Presenta altitudes superiores a los 1500 m y a su vez es dividida en dos por-

“La altitud establece fuertes variaciones de amplitud térmica diaria y en el régimen de precipitaciones, lo que favorece la creación de escenarios ecológicos diferenciados en función de la orografía”

ciones principales (noroeste y sudeste) por el Rift principal etíope. Ambientalmente, las condiciones de esta región -ya durante el Pleistoceno- fueron bastante diferentes a la sabana esteafricana. La altitud establece fuertes variaciones de amplitud térmica diaria y en el régimen de precipitaciones, lo que favorece la creación de escenarios ecológicos diferenciados en función de la orografía. En este sentido es importante destacar el extenso desarrollo de los bosques de tipo "Afromontano", que muestran múltiples endemismos de fauna y la flora, y ecosistemas algo más abiertos próximos a la sabana de cotas inferiores (Bonnefille *et al.*, 2018; Casas-Gallego *et al.*, 2023). Estas circunstancias favorecieron el desarrollo de un mosaico de hábitats mucho más variados a los reconocidos en el fondo del Rift.

De la misma forma que el Rift principal, esta zona también ha sido muy dinámica geológicamente hablando desde el Mioceno y ha sufrido una intensa actividad tectónica y volcánica. Esto ha permitido la creación de abundantes secuencias fluvio-lacustres, pero sus depósitos están generalmente menos accesibles en la actualidad que las del fondo del Rift. Por lo tanto, son pocos los yacimientos conocidos en periodos de edad superiores a 1 Ma. Entre estos cabe mencionar a Gadeb o Melka Wakena (ambos en Etiopía), que conservan importante registro arqueoló-

gico, pero sin restos humanos asociados. En cambio, esta situación es diferente en Melka Kunture (Etiopía), en la región noroccidental del altiplano etíope, que aparte de registro arqueológico también conserva restos paleoantropológicos.

El yacimiento de Melka Kunture

Melka Kunture es un complejo de yacimientos arqueopaleontológicos, que se encuentra a las orillas del río Awash, a una cota comprendida entre los 2000-2200 m sobre el nivel del mar (Figura 2). La secuencia sedimentaria reconocida abarca unos 2 Ma y conserva, a lo largo de todo este periodo temporal, yacimientos arqueológicos característicos de los tecnocomplejos Olduvayense, Achelense y Middle Stone Age (MSA). Esta circunstancia convierte a este enclave, al igual que la Garganta de Olduvai (Tanzania), en la principal secuencia del continente africano para entender la evolución cultural de los últimos 2 Ma (Mussi *et al.*, 2023a, 2023b).

Este yacimiento lleva más de 60 años de trabajos de investigación ininterrumpidos desde que fuera identificado inicialmente en 1963 por el hidrogeólogo holandés Gerard Dekker. Desde 1965 las



Figura 2. Vista general del área de Simbiro en la región de Melka Kunture.

investigaciones de la zona de Melka Kunture fueron lideradas por el investigador francés Jean Chavaillon hasta 1995, sucediéndole desde 1999 el investigador italiano Marcelo Piperno. En 2010 uno de nosotros (MM) se hace cargo del proyecto y desde 2019 se amplía con la inclusión de Joaquín Panera y EMQ.

Entre los múltiples yacimientos reconocidos en la región de Melka Kunture, para el tema abordado aquí, destacan los sitios de

Garba IV y Gombore I. Ambos yacimientos están muy próximos entre sí, geográfica y cronológicamente hablando. Se encuentran en la parte baja de las pequeñas cárcavas epónimas y han sido excavados en diferentes épocas y extensión, aportando un cuantioso conjunto de herramientas de piedra, huesos de grandes mamíferos y restos humanos (Figura 3). La edad de los niveles principales de ambos yacimientos ha sido establecida por la combinación de dataciones numéricas Argón/Argón ($^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$)

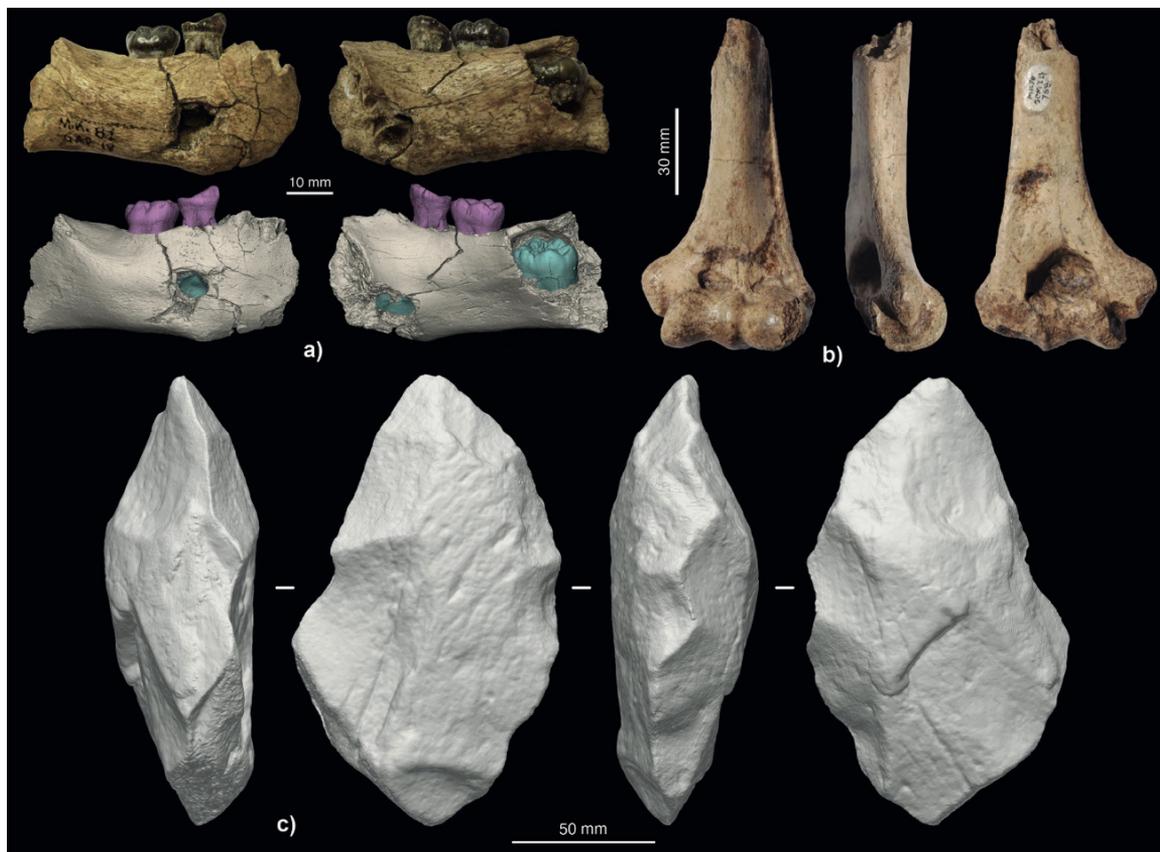


Figura 3. Fósiles humanos de *Homo erectus* (a-b) y herramienta de piedra achelense (c) procedentes de Melka Kunture: a: fragmento de mandíbula infantil del nivel E de Garba IV, b: fragmento de húmero del nivel B de Gombore I, c: bifaz del nivel D de Garba IV.

de tobas volcánicas y paleomagnéticas (Mussi *et al.*, 2023a, 2023b). El yacimiento de Garba IV tiene tres niveles arqueológicos principales: los dos inferiores E y F con herramientas de piedra olduvayenses y el nivel superior D con industria de tipo Acheulense. Todos estos niveles han sido datados con anterioridad al evento paleomagnético

de Olduvai (1,95–1,77 Ma) y por lo tanto tienen una edad de unos ~2 Ma. En Gombore I existen varios niveles con ocupación humana, pero el más estudiado es el nivel B. Este contiene herramientas de tipo Acheulense y su cronología no sería muy diferente a la del nivel D de Garba IV, ~1.95 Ma (Mussi *et al.*, 2023b).

“La información paleoambiental para ambos yacimientos indica que la ocupación humana se desarrolló en entornos boscosos, próximos a cauces de agua, pero con importantes manchas de vegetación de tipo sabana en las inmediaciones”

La asociación de macromamíferos de ambos yacimientos está dominada por ungulados como hipopótamos o bóvidos (especialmente ñus y antílopes) y équidos. La presencia de carnívoros es más esporádica, documentándose hiena y tigre dientes de sable (género *Megantereon*). A parte de *Homo erectus*, en estos yacimientos también está registrado la presencia de otros primates como el Gelada gigante (*Theropithecus cf. oswaldi*). La información paleoambiental para ambos yacimientos indica que la ocupación humana se desarrolló en entornos boscosos, próximos a cauces de agua, pero con importantes manchas de vegetación de tipo sabana en las inmediaciones (Geraads et al., 2022).

Los restos humanos identificados en estos yacimientos son respectivamente un fragmento de mandíbula infantil procedente de nivel E de Garba IV y un fragmento de húmero del nivel B de Gombore I, ambos clasificados dentro del taxón *Homo erectus* (Di Vincenzo et al., 2015; Le Cabec et al., 2021; Mussi et al., 2023) (Figura 2).

El *Homo erectus*

El *Homo erectus* se puede considerar como la primera forma de homínido de rasgos “humanos”. Su fisionomía es mucho más “moderna” que la de otros homínidos coetáneos como *Homo habilis*/*rudolfensis*. Se estima que los adultos podrían alcanzar los 70 kg de peso y una talla comprendida entre 1,5-1,8 m. El peso y la talla estimada para las formas habilinas rondarían los 50 kg y el 1,3 m. Asimismo, a nivel de capacidad craneana hay diferencias significativas, desde los ~650-700 cc de los habilinos, a los más de 1000 cc de las formas más habituales de *erectus* (Anton, 2013).

La aparición en la escena evolutiva de este taxón supone una aceleración sustancial en el proceso de difusión de

*“El *Homo erectus* se puede considerar como la primera forma de homínido de rasgos ‘humanos’”*

las poblaciones humanas dentro y fuera de África. La mayor capacidad de adaptación de estos grupos, los cuales ya desarrollaban prácticas cinegéticas, le permite dominar escenarios ecológicos inexplorados por las formas de homínidos previas o coetáneas. Por lo tanto, desarrollan la ocupación efectiva de toda África y se extienden fuera de ella a las latitudes medias (i.e. templadas) euroasiáticas. Además, las condiciones físicas más desarrolladas de la nueva especie, le permite implementar nuevas soluciones tecnológicas, que acabarían en el desarrollo de la tecnología Achelense. También, el *Homo erectus* sería la primera especie humana con capacidad para utilizar el fuego.

La fecha y la zona de África en la que se desarrolla inicialmente este taxón estaba en discusión. Se estimaba que su aparición rondaría -o sería algo superior- a los 1,8 Ma. Los ejemplos más antiguos de *Homo erectus* habían sido señalados en la cueva sudafricana de Drimolen (DNH 134) o en la región del Koobi Fora en la orilla este del lago Turkana (KNM-ER 2598) (Hammond *et al.*, 2021; Herries *et al.*, 2020). Fuera de África tenemos unos muy buenos ejemplos de formas tempranas de este taxón en los ejemplares del yacimiento georgiano de Dmanisi en edades próximas a 1.8 Ma (Anton, 2013). En cronologías más recientes (a partir de 1.6 Ma)

la presencia de este taxón es muy habitual en todo el Este de África y para muestra el ejemplo del esqueleto casi completo del “Turkana Boy” (KNM-WT 15000) (Anton, 2013).

“El Homo erectus sería la primera especie humana con capacidad para utilizar el fuego”

El altiplano etíope y la aparición del *Homo erectus*

Como se puede deducir de lo apuntado, la mayor cantidad de registro paleontológico hace que los principales acontecimientos en la evolución humana se centren en el fondo del valle del Rift y el ecosistema de sabana. Las condiciones ecológicas y geológicas harían que esta zona fuera el área nuclear de estos procesos, y desde allí se irradiaría a otros puntos de África y posteriormente hacia fuera de este continente. En este contexto, por tanto, otros ecosistemas del Este de África habrían tenido un papel secundario en todo este proceso.

Actualmente tenemos datos que permiten cambiar esta percepción. Acaba

de publicarse recientemente en la revista Science un artículo sobre el yacimiento de Garba IV en Melka Kunture (Mussi *et al.*, 2023b). El nuevo marco cronológico para el yacimiento de Garba IV permite datar con precisión el fragmento de mandíbula infantil de *Homo erectus* recuperado en el nivel E en algo más de 2 Ma. Estaríamos ante el ejemplar más antiguo conocido de este taxón a escala mundial. Asimismo, el nivel D del mismo yacimiento, con industria de tecnología Acheulense sería también el ejemplo más antiguo conocido, con una edad ligeramente superior a 1.95 Ma. Hasta este momento solo se tenía constancia de este tipo de tecnología lítica en edades <1.8 Ma.

Estos datos nos hacen replantearnos algunas ideas sobre la aparición del género *Homo* a escala africana. La primera y fundamental es que la aparición del taxón de *Homo erectus* no está relacionado a los ecosistemas cálidos y abiertos de la sabana, sino que tiene su origen en un entorno templado y en un ecosistema más diversificado, como el que observamos en

el altiplano etíope. Por tanto, sería desde aquí que esta especie irradiaría al resto del continente. Cabe señalar, que la génesis de *Homo erectus* en un ecosistema templado es un dato relevante para entender su inmediata y exitosa expansión fuera de África, así como su llegada a las latitudes medias del continente euroasiático. Su rápida difusión sobre estas nuevas áreas geográficas se habría visto favorecida por la similitud entre estos nuevos escenarios ecológicos y los existentes en altiplano africano. En este sentido, podemos concebir esta región africana como un “laboratorio” en donde se gestó un nuevo taxón humano adaptado a las condiciones templadas euroasiáticas.

En su difusión dentro del continente africano el *Homo erectus* acabará coexistiendo con otras formas de homínidos como el *Homo habilis*, algunas formas tardías de Australopitecos y Parántropos. Su relación con estas especies a efectos de competencia de recursos y de los ecosistemas nos es actualmente desconocida, pero el resultado es que la especie

“La aparición del taxón de Homo erectus no está relacionado con los ecosistemas cálidos y abiertos de la sabana, sino que tiene su origen en un entorno templado y en un ecosistema más diversificado”

“ganadora” será el *Homo erectus*. Desde otro punto de vista, si analizamos las características de los primeros grupos de *Homo erectus* que abandonan África observamos un rasgo importante, el de su tecnología.

Los primeros yacimientos arqueológicos fuera de África muestran que estos grupos de *Homo erectus* utilizan una tecnología lítica bastante elemental, el Olduvayense. Esta se fundamenta en la obtención de pequeñas lascas con filos cortantes a partir de núcleos poco sistematizados. El registro identificado en Garba IV señala que los primeros *Homo erectus* en ~2 Ma utilizan una tecnología de base olduvayense. Ahora bien, “inmediatamente” en ~1.95 MA empiezan a fabricar la nueva tecnología Achelense (fundamentada en la obtención de grandes lascas y su transformación en objetos complejos como los bifaces), como se puede observar en el nivel D de Garba IV, o en el nivel de Gombore I (también asociado a restos físicos de *Homo erectus*) (Mussi *et al.*, 2023b). En base a esto, cabe preguntarse si esta primera pulsión migratoria fuera de África fue anterior al desarrollo de la tecnología achelense, o si los grupos que abandonaron inicialmente África portaban una tecnología menos compleja, que los que se quedaron en África. Es más, también podríamos pensar en un origen todavía más antiguo del propio *Homo erectus*, aún no

definido. En todo caso estos datos refuerzan las hipótesis de una coexistencia de tradiciones tecnológicas diferentes entre las propias comunidades de *Homo erectus* y con los otros taxones de homínidos coetáneos durante miles de años.

“Se refuerzan las hipótesis de una coexistencia de tradiciones tecnológicas diferentes entre las propias comunidades de Homo erectus y con los otros taxones de homínidos coetáneos durante miles de años”

Concluyendo...

Como podemos comprobar, el avance en la investigación sobre yacimientos fuera del ámbito estricto del fondo del valle del Rift abre a nuevos ámbitos geográficos los eventos importantes de la evolución humana. Esto nos hace pensar en un escenario evolutivo más complejo, donde algunos taxones de homínidos se han desarrollado en África fuera del dominio estricto del ecosistema de sabana. Además, esto ayudaría a explicar la rápida difusión

de las formas tempranas de *Homo*, como la de *Homo erectus*, fuera de los dominios cálidos africanos, dentro de Eurasia.

Agradecimientos

EMQ es beneficiario de un contrato posdoctoral Xunta de Galicia (ED481D-2022/023). Las investigaciones en el yacimiento de Melka Kunture han sido financiadas a cargo de los fondos del Ministero degli Affari Esteri e della Co-

operazione Italiana y de la Università di Roma Sapienza (Grandi Scavi di Ateneo). Asimismo, desde 2019, la Fundación Parlarq y, desde 2022, la Leakey Foundation también financian el trabajo de laboratorio y de campo. Queremos agradecer a la Authority for Research and Conservation of the Cultural Heritage (ARCCH) y las autoridades de la República Federal de Oromía, por los permisos y las facilidades para la investigación. Finalmente, queremos agradecer a los editores de la revista, especialmente en la persona de José B. Diez, la invitación a participar en este volumen.

Referencias bibliográficas

- Antón, S.C. 2013. *Homo erectus and Related Taxa*. Blackwell Publ., Oxford.
- Ayala, F. J., y Cela-Conde, C. J. 2017. *Processes in Human Evolution: The Journey from Early Hominins to Neanderthals and Modern Humans*. Oxford University Press, Oxford.
- Bonnefille, R., Melis, R.T. y Mussi, M. 2018. Variability in the mountain environment at Melka Kunture archaeological site, Ethiopia, during the Early Pleistocene (~1.7 Ma) and the Mid-Pleistocene transition (0.9–0.6 Ma). En Gallotti, R. y Mussi, M. (eds.), *The Emergence of the Acheulean in East Africa and Beyond. Contributions in Honor of Jean Chavaillon*. pp. 93–114. Springer, London.
- Casas-Gallego, M. et al. 2023. Cooling-induced expansions of Afromontane forests in the Horn of Africa since the Last Glacial Maximum. *Scientific Reports*, 13: 10323.
- Di Vincenzo, F. et al. 2015. The massive fossil humerus from the Oldowan horizon of Gombore I, Melka Kunture (Ethiopia, >1.39 Ma). *Quaternary Science Reviews* 122: 207–221.
- Geraads, D. et al. 2022. Melka Kunture, Ethiopia: Early Pleistocene faunas of the Ethiopian highlands. En Bobe, R. y Reynolds, S.C. (eds.), *African Paleoecology and Human Evolution*. pp. 256–268. Cambridge University Press, Cambridge.

- Hammond, A.S. *et al.* 2021. New hominin remains and revised context from the earliest *Homo erectus* locality in East Turkana, Kenya. *Nature Communications* 12: 1939.
- Herries, A.I.R. *et al.* 2020. Contemporaneity of *Australopithecus*, *Paranthropus*, and early *Homo erectus* in South Africa. *Science* 368: eaaw7293.
- Le Cabec, A. *et al.* 2021. Insights into the palaeobiology of an early *Homo* infant: multidisciplinary investigation of the GAR IVE hemi-mandible, Melka Kunture, Ethiopia. *Scientific Reports* 11: 23087.
- Mussi, M. *et al.* 2023a. After the emergence of the Acheulean at Melka Kunture (Upper Awash, Ethiopia): from Gombore IB (1.6 Ma) to Gombore Iγ (1.4 Ma), Gombore Iδ (1.3 Ma) and Gombore II OAM Test Pit C (1.2 Ma). *Quaternary International* 657: 3–25.
- Mussi, M. *et al.* 2023b. Early *Homo erectus* lived at high altitudes and produced both Oldowan and Acheulean tools. *Science* 383.

Genética de la conservación en ecosistemas marinos vulnerables del océano profundo

Sergi Taboada y Ana Riesgo, Departamento de Biodiversidad y Biología Evolutiva, Museo Nacional de Ciencias Naturales (MNCN-CSIC), Madrid, sergio.taboada@mncn.csic.es y anariesgogil@mncn.csic.es

El uso de la genómica para comprender la vulnerabilidad de las especies en el océano profundo

El océano profundo es la última frontera para el ser humano en nuestro planeta. Las profundidades marinas, generalmente consideradas como aquellos hábitats que se encuentran a más de 200 m, están reconocidas como el ecosistema más grande de la Tierra, cubriendo el 65% de la superficie del planeta. A pesar de que este ecosistema único proporciona una multitud de funciones y servicios ecosistémicos importantes para el ser humano, el bentos de aguas profundas es uno de los ecosistemas menos estudiados del planeta, principalmente debido a las dificultades

técnicas para muestrear estos entornos, a diferencia de lo que sucede con las aguas poco profundas o los hábitats terrestres. A día de hoy todavía falta información ecológica básica para muchas especies clave presentes en este gran ecosistema, lo cual es vital e indispensable para la delimitación de las unidades de conservación y el diseño correcto de las Áreas Marinas Protegidas (AMPs). Al igual que sucede en cualquier otra área del planeta, las profundidades del mar se enfrentan a presiones ambientales cada vez mayores derivadas de perturbaciones antropogénicas. Entre estas perturbaciones destacan la pesca de arrastre, la minería, la contaminación y el cambio climático, que provocan desoxigenación, calentamiento, acidificación,

contaminación y pérdida de biodiversidad. Esto ha llevado a la Asamblea General de las Naciones Unidas a proclamar 2021-2030 la Década de las Ciencias Oceánicas para el Desarrollo Sostenible, marcando una hoja de ruta para generar datos de los océanos y aumentar así el conocimiento sobre éstos. Uno de los aspectos más importantes para investigar durante esta década es la conectividad, dado que la gestión eficaz de los océanos y su uso sostenible dependen de manera crítica de los vínculos entre los ecosistemas, las comunidades, las especies y las poblaciones de aguas profundas (Howell *et al.*, 2020).

La conectividad entre poblaciones trata de evaluar cómo las poblaciones de una especie están unidas por el movimiento de huevos, larvas, juveniles o adultos y es clave para el diseño de redes de AMPs. Mantener la conectividad entre diferentes áreas implica crear redes funcionales y ecológicamente conectadas mediante 'corredores' que faciliten los movimientos de individuos e intercambio de genes para responder a las presiones del cambio climático oceánico (Comisión OSPAR, 2010). Pero, dado que es imposible seguir directamente los movimientos de algunas especies en la naturaleza, ¿cómo podemos evaluar la conectividad entre sus poblaciones? ¿Y qué pasa cuando los adultos de estas especies son sésiles? La

respuesta es usar marcadores genéticos, que han experimentado un desarrollo tecnológico y analítico impresionante en las dos últimas décadas.

La mayoría de los estudios sobre la conectividad de las especies de aguas profundas han utilizado marcadores "tradicionales" (genes ribosomales y mitocondriales) y/o microsatélites, que han demostrado ser muy útiles para detectar la estructura genética en algunos casos pero que tienen claras limitaciones en otros (Taylor y Roterman, 2017). Por ejemplo, para peces de profundidad el uso tanto de marcadores mitocondriales como de microsatélites no identifica ninguna barrera para el flujo génico en *Macrorus berglax* a lo largo de toda la cuenca del Atlántico Norte (Coscia *et al.*, 2018), aunque quizá la enorme homogeneidad de las poblaciones pudiera explicarse de otras maneras. La limitada resolución de este tipo de marcadores ha promovido la exploración de nuevas técnicas moleculares, como los polimorfismos de un solo nucleótido (o SNPs en inglés), que se generan a partir de secuenciación a baja resolución de genomas y se pueden aplicar fácilmente a organismos no modelo con un coste relativamente bajo (Taylor y Roterman, 2017). Una de las técnicas más utilizadas para esto es la secuenciación de ADN de doble digestión asociada a sitios de restricción (ddRADseq) (Peterson *et al.*, 2012), capaz de generar de

cientos a miles de SNPs, proporcionando no solo el poder de realizar genómica de poblaciones a gran escala, sino también la posibilidad de investigar relaciones filogenéticas y estrategias de adaptación, entre otros. A pesar de que los estudios que utilizan SNPs se han multiplicado en los últimos años, este enfoque solo se ha aplicado en un número pequeño de invertebrados marinos (e.g. Leiva et al., 2019; Busch et al., 2021; Taboada et al., 2022, 2023).

El uso de estos marcadores genéticos en conservación permite determinar dos aspectos fundamentales de la biología de los organismos para el diseño de AMPs (y redes de AMPs) que sean eficientes: por un lado, la capacidad de dispersión y la conectividad entre las poblaciones de las distintas especies, lo cual nos va a dar una idea sobre el grado de aislamiento de las poblaciones así como sobre la direccionalidad del flujo génico entre las mismas; y por el otro, su diversidad genética, que está estrechamente relacionada con el potencial adaptativo y la capacidad de resiliencia de las especies y sus poblaciones. El estado de estos dos parámetros (conectividad genética y diversidad genética) es crucial para

Los cambios en el régimen actual de las corrientes oceanográficas podrían tener consecuencias dramáticas para la conectividad al aislar a las poblaciones

conocer el grado vulnerabilidad de las especies y de sus poblaciones, lo que va a posibilitar anticipar qué posibles efectos pueden padecer los organismos en el contexto actual de cambio climático en el que nos encontramos. Dado que muchos organismos marinos dependen de la dispersión de sus larvas para reproducirse, los cambios en el régimen actual de las corrientes oceanográficas podrían tener consecuencias dramáticas para la conectividad al reducir el flujo de migrantes, y por tanto, de genes, y aislar a las poblaciones. Todo esto podría tener un impacto negativo en la diversidad genética

de las especies, lo que conduciría a una reducción en su resiliencia, y en última instancia reduciría el potencial evolutivo adaptativo de las especies, aumentando así su vulnerabilidad a las amenazas antropogénicas.

Hasta la fecha, la mayoría de los esfuerzos para determinar la conectividad genética de poblaciones de invertebrados marinos de aguas profundas se han centrado principalmente en entornos quimiosintéticos, como las fuentes hidrotermales de las dorsales oceánicas (Taylor y Roterman,

2017). Sin embargo, la naturaleza efímera y las condiciones de desequilibrio características de estos hábitats tan particulares, poco o nada tienen que ver con otros hábitats de aguas profundas más comunes y estables. A día de hoy, apenas se ha evaluado la conectividad molecular de los invertebrados marinos en hábitats de aguas profundas no quimiosintéticos (Taylor y Roterman, 2017). En el océano profundo, se acepta que las barreras a la dispersión no existen y, por tanto, las poblaciones de aguas profundas están generalmente bien conectadas a lo largo de grandes distancias geográficas (cientos a miles de km) a profundidades similares, mientras que la batimetría sería el factor determinante de la estructura genética observada entre las poblaciones (ver Taylor y Roterman, 2017; Taboada *et al.*, 2023). Este patrón predominante de divergencia vertical respecto a la horizontal, en gran medida determinado por las dificultades de las larvas y/o adultos para realizar migraciones verticales, podría causar una restricción (o incluso una interrupción) del flujo de genes que conduce a poblaciones alopátricas, y la posterior aparición de especies crípticas. En el océano profundo, este patrón de elevada conectividad sólo a profundidades similares está bien definido, sobre todo para organismos de fuentes hidrotermales (Beedessee *et al.*, 2013), aunque en ecosistemas no quimiosintéticos, también se ha observado en peces (e.g., Coscia *et*

al., 2018), e invertebrados (e.g., Miller y Gunasekera, 2017). La necesidad de estudiar la conectividad en ecosistemas de aguas profundas no quimiosintéticos para comprender sus patrones, ha llevado a nuestros grupos de investigación en los últimos años a centrarse en el estudio de dos grandes áreas del océano profundo con dos problemáticas asociadas muy diferentes. Por un lado, la zona de fractura Clarion-Clipperton, en el Pacífico ecuatorial, amenazada por el gran interés de la industria minera en sus recursos. Y por el otro, el Atlántico Norte, un área sujeta a una enorme presión pesquera que amenaza el bienestar de los organismos de aguas profundas.

Las esponjas como organismos fundamentales para los ecosistemas profundos

El filo de las esponjas (Porifera) es uno de los primeros grupos animales que poblaron la tierra, cuyo registro fósil se remonta al Cámbrico temprano (515 millones de años), aunque los relojes moleculares estiman que aparecieron a finales del Precámbrico. Desde el momento de su aparición, las esponjas han tenido un papel fundamental a nivel evolutivo y ecológico. A nivel evolutivo, las esponjas son los primeros animales multicelulares (aunque su posi-

Desde el momento de su aparición, las esponjas han tenido un papel fundamental a nivel evolutivo y ecológico

ción filogenética es todavía motivo de un acalorado debate académico; Redmond y McLysaght, 2021). Sin embargo, ciertas características, como la falta de ejes corporales aparentes en muchas esponjas adultas y su asombrosa capacidad para regenerarse a partir de células disociadas, han hecho que muchos investigadores consideraran que su plan corporal estaba en la frontera de la colonialidad y la verdadera multicelularidad. Hoy sabemos que las esponjas poseen verdaderos tejidos, comparten la gran mayoría de las rutas metabólicas y reguladoras del desarrollo con el resto de animales, y somos capaces de inferir mejor sus similitudes moleculares, estructurales y funcionales gracias al desarrollo tecnológico actual. Tres de las cuatro clases de esponjas son capaces de formar esqueletos cuya base es el silicio, mientras que la otra clase, los construye con carbonato cálcico, de manera similar a los corales. Además, las esponjas tienen una asombrosa capacidad de establecer relaciones simbióticas con organismos procariontas, dotándolas de un repertorio metabólico y funcional que les confiere ventajas ecológicas y evolutivas enormes. De hecho, su gran éxito ecológi-

co (las esponjas habitan todos los hábitats acuáticos del planeta, desde lagos y ríos hasta ecosistemas costeros y llanuras abisales) se debe en gran parte a estas asociaciones simbióticas tan ventajosas. A lo largo de la historia evolutiva del planeta desde el Precámbrico, las esponjas han sido organismos dominantes en todos océanos, llegando a formar arrecifes masivos silíceos en el Triásico y Jurásico (Maldonado *et al.*, 2017). Estos arrecifes de esponjas han desaparecido en gran parte hoy en día, debido a la disminución drástica del ácido silícico en el océano por la aparición de las diatomeas, aunque existen algunos relictos (Maldonado *et al.*, 2017). Sin embargo, grandes agregaciones monoespecíficas de esponjas (o campos de esponjas) son hoy en día comunes y abundantes en las profundidades de todos los océanos (Maldonado *et al.*, 2017), donde el silicio es todavía lo suficientemente abundante para acomodar grandes poblaciones de esponjas. Estos campos de esponjas son fundamentales para los ecosistemas de aguas profundas, tanto a nivel ecológico como evolutivo, como veremos más adelante.

Conectividad en llanuras abisales del Pacífico

La zona de fractura Clarion y Clipperton (CCFZ por sus siglas en inglés), es un

área enorme de 6 millones de km² (unas 12 veces la extensión de España), situada en el ecuador del Pacífico noreste que comprende una serie de hábitats entre los que destacan extensas llanuras abisales. Estas llanuras abisales, situadas a cerca de 4000 m de profundidad, albergan nódulos polimetálicos de ferro-manganeso, que pueden alcanzar el tamaño de una patata, y que contienen grandes cantidades de manganeso, hierro, cobalto, cobre y níquel, que han despertado un gran interés por parte de la industria minera. Estos nódulos desempeñan un papel esencial en estos hábitats, ya que representan un sustrato duro sobre el que se desarrollan una gran cantidad y diversidad de invertebrados sésiles adaptados a las condiciones extremas del medio en el que viven, especialmente esponjas. Pero la minería no afectará únicamente a los organismos sésiles robándoles el sustrato sobre el que desarrollarse, sino que el impacto de la extracción de estos nódulos producirá plumas de sedimento con efectos en áreas adyacentes, afectando a la fauna autóctona de maneras aún difíciles de evaluar.

A pesar de que hay una multitud de países que ha reclamado el derecho de minería en la CCFZ, primero es necesario estudiar estos ecosistemas, para desarrollar un conocimiento detallado de las comunidades que habitan estos remotos

hábitats, y así evaluar qué medidas de conservación se deberían tomar para evitar pérdidas de biodiversidad que sean irreparables e irreversibles. En este sentido, la International Seabed Authority (ISA) diseñó una red de áreas protegidas denominadas 'Áreas of Particular Environmental Interest' (APEIs) dirigidas a maximizar la protección de la biodiversidad de la región tanto a nivel de especies como a nivel de sus poblaciones. Para lograr esto, no obstante, se necesitaba tener un conocimiento sobre los patrones de conectividad genética de las especies presentes, y sobre todo de las que viven asociadas específicamente a los nódulos de ferro-manganeso, dado que van a ser las más afectadas por las actividades mineras.

Tras múltiples campañas de muestreo en la zona, nuestro grupo de investigación, en conjunto con investigadores de diferentes países (Reino Unido, USA, Suecia y Noruega), llevó a cabo un estudio pionero que ha servido para tomar decisiones relacionadas con el diseño y la gestión de los APEIs. En nuestro estudio, publicado en 2018, utilizamos como especie indicadora una esponja de unos pocos milímetros llamada *Plenaster craigi* (Figura 1A) que se desarrolla únicamente en los nódulos de ferro-manganeso (Taboada *et al.*, 2018). Esta especie reúne las características necesarias para ser un buen modelo para determinar la conecti-

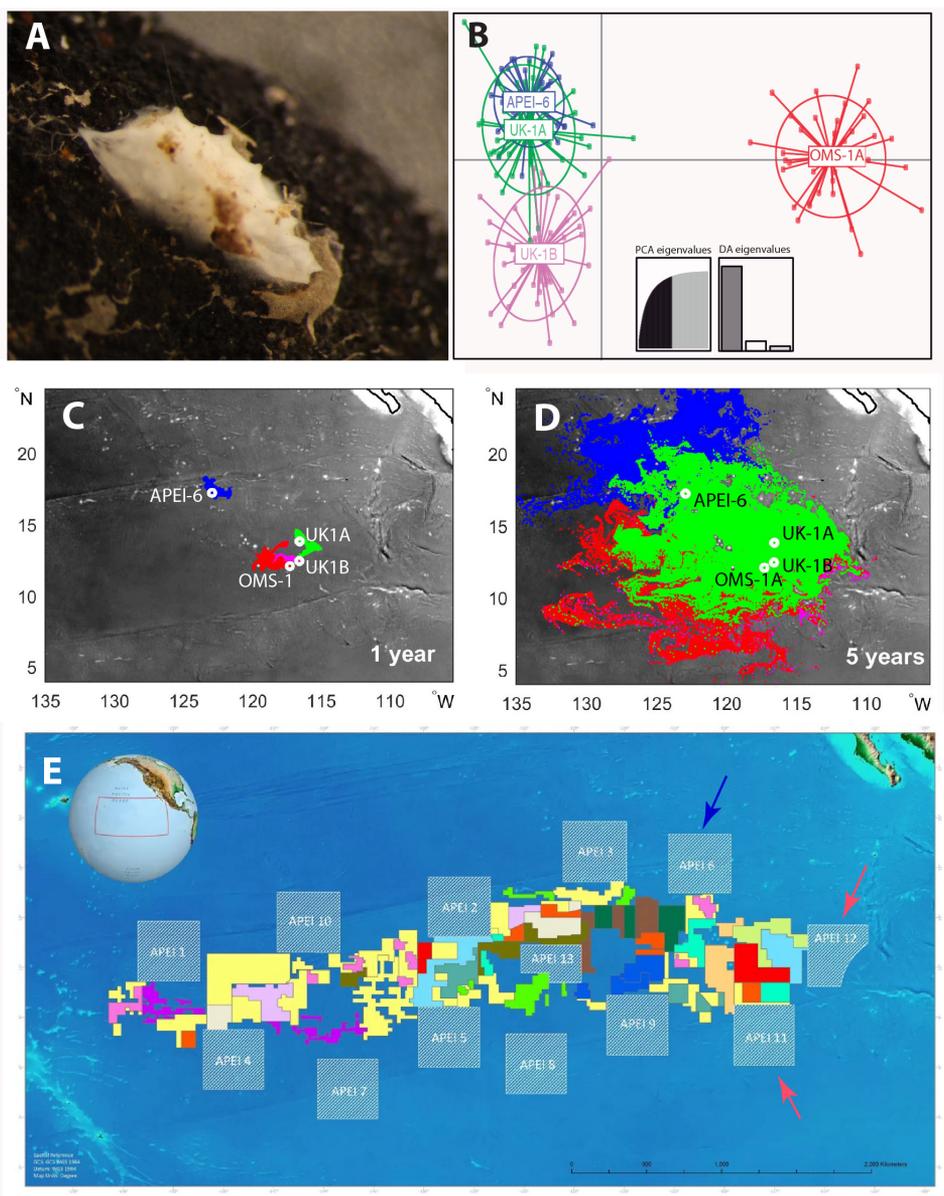


Figura 1. Conectividad en llanuras abisales. A. La esponja abisal *Plenaster craigi*. B. DAPC en el área CCFZ. C-D. Modelos lagrangianos de conectividad de partículas tras un año (C) y cinco años (D) de su liberación en el área CCFZ. E. Mapa de las APEIs alrededor de las áreas potencialmente destinadas a la minería. Las flechas rojas indican las nuevas APEIs sugeridas por la ISA tras estudios como el de Taboada et al (2018), que se desarrolló en la APEI6 (flecha azul).

vidad genética y los patrones biogeográficos a diferentes escalas espaciales al ser uno de los animales más comunes de esta área, ser endémica del área, ser un organismo sésil (afectado directamente por la retirada de los nódulos) y filtrador (afectado indirectamente por las plumas de sedimento) y tener una larva lecitotrófica (con limitada capacidad de dispersión y por tanto reducida capacidad de colonización de nuevos hábitats). Nuestros análisis genéticos se centraron en preguntarnos si una de las APEIs más al este (APEI-6) podría actuar como reservorio de diversidad para *P. craigi* en el caso de que las actividades mineras se llevaran a cabo en tres áreas adyacentes destinadas a la minería (UK-1A, UK-1B y OMS1). Para ello se contó con más de 160 especímenes de *P. craigi* recogidos en tres campañas oceanográficas que fueron estudiados mediante microsatélites específicos. Nuestros resultados destacaron que las cuatro áreas estudiadas presentaban valores similarmente altos de diversidad genética, lo cual es indicativo del buen estado de conservación de las poblaciones naturales de esta especie. En cuanto a la conectividad genética entre las áreas, aunque las poblaciones de APEI-6 y las de UK-1A y UK-1B parecen estar bien conectadas entre sí, claramente las poblaciones de OMS-1, al sur del área de muestreo, presentaban una mayor diferenciación con respecto al resto de áreas,

indicando un cierto grado de aislamiento (Figura 1B). Esto quedó corroborado por el modelo oceanográfico que obtuvimos basado en las corrientes predominantes de la zona, que indicaba que las partículas del área OMS-1 tienden a moverse en sentido oeste (Figura 1C-D), con lo que en ningún caso el área APEI-6 podría servir de reservorio genético para OMS-1. En resumidas cuentas, el diseño de la red de APEIs quedaba pues en entredicho al no haber ninguna APEI al este de OMS-1. No obstante, nuestras recomendaciones, junto con otros artículos científicos publicados desde entonces, llevaron a la ISA a replantearse el diseño de la red de APEIs y añadir, tal y como habíamos sugerido, dos nuevas APEIs al sur y al este de OMS-1 (Figura 1E).

Campos de esponjas en aguas profundas del Atlántico Norte

Las aguas profundas del Atlántico Norte albergan una rica diversidad de esponjas, que en muchas ocasiones forman densas agregaciones de individuos comúnmente conocidas como campos de esponjas (Maldonado *et al.*, 2017). Estos campos de esponjas son fundamentales para promover la biodiversidad (Figura 2), ya que proporcionan una estructura tridimensional que puede ser utilizada por una plétora de

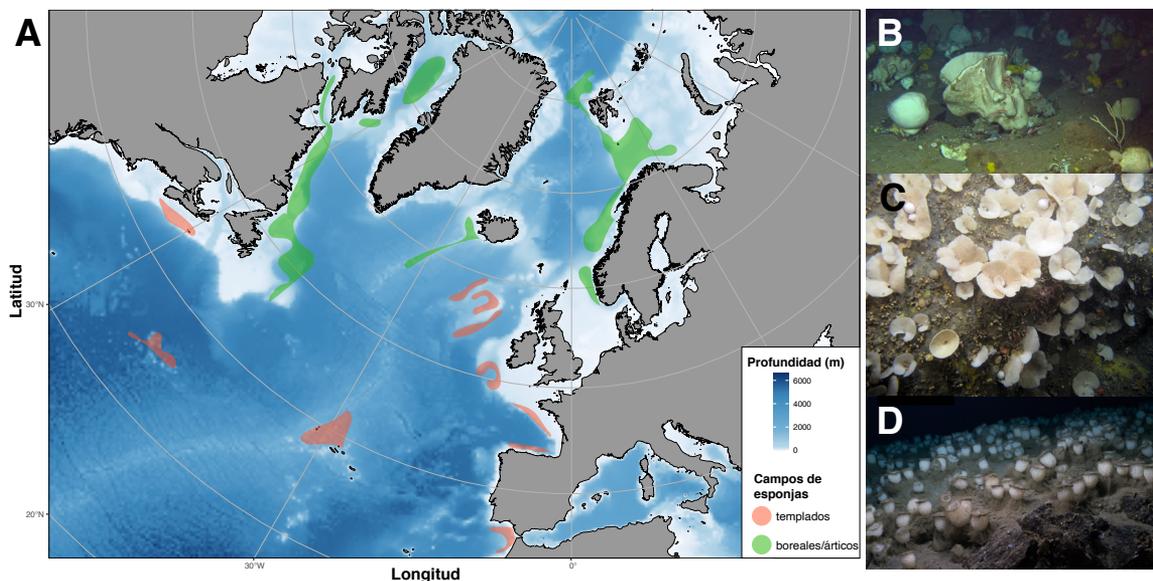


Figura 2. A. Distribución de campos de esponjas en el Norte del Atlántico. B. Campo de esponjas boreal con agregaciones multiespecíficas de esponjas tetractinélidas y axinélidas (fotografía de MAREANO/IMR). C. Campo de esponjas multiespecífico de *Phakellia* spp. y *Axinella* spp. en el Banco de Stanton (Reino Unido) (copyright JNCC). C. Campo de esponjas mono-específico de *Pheronema carpenteri* (fotografía de Rebikoff Foundation-IMAR).

*Los campos de esponjas
son fundamentales para
promover la biodiversidad,
aunque se enfrentan
actualmente a una serie de
amenazas que desafían su
supervivencia*

organismos, incluyendo no solo otros invertebrados marinos, sino también peces de interés comercial (Maldonado et al., 2017). Además, juegan un papel importante en los ciclos biogeoquímicos del carbono y el nitrógeno, contribuyendo al acoplamiento bento-pelágico y proporcionando multitud de servicios ecosistémicos (Maldonado et al., 2017). Por estas razones, estos ecosistemas han sido reconocidos como Ecosistemas Marinos Vulnerables (EMVs) por la Asamblea General de las Naciones Unidas (resolución 61/105) (UNGA, 2006).

Al igual que para muchos otros ecosistemas marinos, los campos de esponjas de aguas profundas se enfrentan actualmente a una serie de amenazas que desafían su supervivencia (Maldonado *et al.*, 2017), ya que son el objetivo de la industria pesquera de arrastre tras el agotamiento de los stocks pesqueros en aguas más someras. También el aumento de las prospecciones petrolíferas y la minería está propiciando efectos devastadores con una disminución significativa tanto en la diversidad como en la abundancia de organismos de megafauna, incluidas las esponjas, los corales y su fauna asociada. El cambio climático plantea otra amenaza grave para estas comunidades de aguas profundas: la alteración de la temperatura del agua, el pH, la salinidad y las corrientes oceanográficas, podría afectar a la tasa de crecimiento, la distribución y la reproducción de los organismos de aguas profundas. En los últimos años, nuestra investigación se ha centrado en el estudio de campos de esponjas de las aguas profundas del Atlántico Norte, utilizando una aproximación genómica. Entre las esponjas estudiadas se encuentran varias especies del género *Phakellia*, que se caracterizan por tener una forma de abanico y/o copa que maximiza la eficiencia filtradora de las mismas, una estrategia muy exitosa en las aguas profundas donde el alimento escasea. En el Atlántico Norte, el género *Phakellia* es muy abundante, llegando

a formar grandes agregaciones mono- y multiespecíficas de gran importancia para los ecosistemas donde se encuentran (Figura 2). *Phakellia ventilabrum* se encuentra ampliamente distribuida a lo largo de todo el Atlántico Norte, habitando profundidades muy divergentes, desde aguas muy someras hasta más de mil metros de profundidad. En concreto, nuestro estudio de *P. ventilabrum* comprendía muestras recogidas desde el Mar Cantábrico, pasando por las Islas Británicas, hasta el Norte de Noruega, abarcando más de 3000 km de amplitud latitudinal y con un amplio rango batimétrico (30-900 m de profundidad), e incluyendo zonas con diferente grado de protección (Taboada *et al.*, 2023). A lo largo de su distribución, más de 4000 SNPs detectaron una clara diferenciación genética entre la región que comprendía las muestras del Cantábrico y Roscoff, y el resto de muestras, desde Irlanda hasta el norte de Noruega (Figura 2A). A pesar de que la profundidad ha sido comúnmente propuesta como el principal factor de separación entre poblaciones de una misma especie (Miller y Gunasekera, 2017; Taylor y Roterman, 2017), el rango de profundidad en este caso (30-900 m) no parece determinar el aislamiento en *P. ventilabrum*. Nuestros modelos oceanográficos desarrollados *ad hoc* para este estudio encontraron la explicación a este aislamiento norte-sur al detectar remolinos y corrientes antici-

clónicas en la zona del norte de la Península Ibérica que evitan la conexión con las aguas inmediatamente al norte. Estos acaban produciendo un asilamiento reproductivo, evitando que las larvas de las esponjas acaben conectando las poblaciones a un lado y al otro del Canal de la Mancha. Es muy posible que estas entidades genéticas tengan adaptaciones específicas a las diferentes condiciones ambientales de sus hábitats y, por tanto, deben ser protegidas de manera independiente. Además, también encontramos valores de diversidad genética significativamente diferentes entre la región Cantábrica y el resto de regiones, lo que podría comprometer la capacidad de resiliencia de las poblaciones de esta área en el caso de cambios drásticos en el ambiente. Nuestros resultados, para esta y otras especies, aportaron datos importantes para proponer nuevas figuras de protección en diferentes regiones del Atlántico Norte en el último informe OSPAR sobre la evaluación del status de los campos de esponjas del Norte del Atlántico en 2022 (<https://oap.ospar.org/en/versions/2252-en-1-0-0-deep-sea-sponge-aggregations/>).

Nuestros análisis también indicaron que el grupo genético de Irlanda al Norte de Noruega se podría considerar como una población panmíctica que abarca más de 2000 km (Figura 2). Tan solo detectamos una sutil diferenciación genética en la zona de Rockall Bank (Figura 2B), una pequeña montaña submarina al suroeste de las Islas Británicas. De nuevo, los patrones genéticos detectados parecen estar explicados por las corrientes predominantes de componente sur que provocan que las poblaciones a lo largo de este eje latitudinal se conecten gracias a la dispersión de sus larvas, a pesar de que algunas de las muestras también se hayan recogido en profundidades muy diferentes. La corriente predominante de esta área, responsable de la elevada conectividad de estos organismos es la Corriente Noratlántica, que tiene un régimen de circulación conocido como AMOC (Ditlevsen y Ditlevsen, 2023). Las alarmantes predicciones de una detención de esta circulación durante este siglo (Ditlevsen y Ditlevsen, 2023) vaticinan consecuencias catastróficas para estos organismos.

La hibridación es rara a escalas de tiempo ecológicas, pero ha sido fundamental en su diversificación a escalas de tiempo evolutivas

Pero ¿es este patrón observado para *P. ventilabrum* exportable a otras esponjas con una distribución similar? La respuesta a esta pregunta sería, sí, o al menos para lo que describimos recientemente para *Phakellia robusta* (Taboada et al., 2022; Figura 3). En este caso, para *P. robusta* se detectó también una única población panmíctica a lo largo de su distribución, explicado de nuevo por las corrientes

predominantes. Además, detectamos la presencia de híbridos resultado de la reproducción cruzada en el pasado entre *P. robusta* y una especie congénérica cercana filogenéticamente, *Phakellia hirondeillei*, con distribución solapante en algunas áreas. Estos signos de hibridación se detectaron tanto a nivel genómico como morfológico (las espículas de los híbridos eran resultado de la mezcla entre las

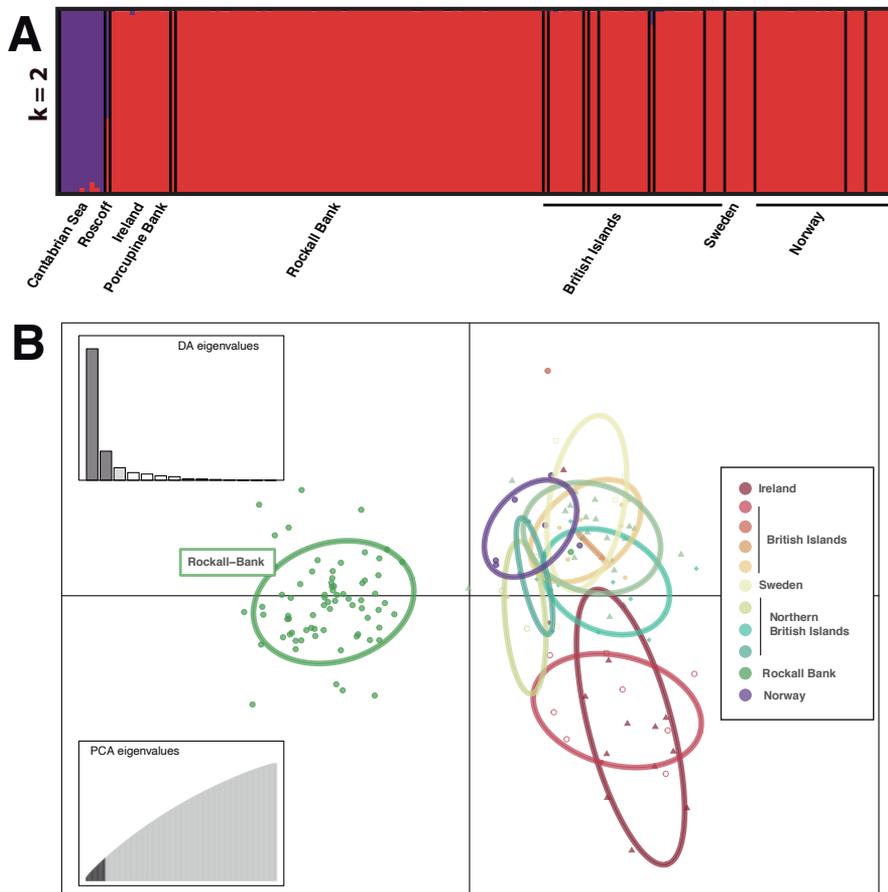


Figura 3. Conectividad en los campos de esponjas del Norte del Atlántico: el caso de *Phakellia ventilabrum*. A. Gráfico de asignación de clusters genéticos donde los colores rojo y morado indican diferentes grupos genéticos. B. DAPC en el área comprendida entre Irlanda y Noruega donde se observa un cierto distanciamiento genético entre Rockall Bank y el resto de áreas.

espículas de *P. robusta* y *P. hironellei*) y evidencias en la composición del microbioma (i.e. conjunto de microorganismos simbioses de las esponjas). En ambientes marinos existen sobre todo ejemplos de hibridación en corales (Willis et al., 2006), donde, aunque la hibridación es rara a escalas de tiempo ecológicas, pero ha sido fundamental en su diversificación a escalas de tiempo evolutivas. La evidencia de que los híbridos de coral colonizan hábitats marginales distintos de los de las especies parentales y que la hibridación puede ser más frecuente en los límites periféricos de los rangos de distribución de las especies apoya el papel de la hibridación en la expansión del rango y la adaptación a ambientes cambiantes. Se sabe que la hibridación produce un aumento de la diversidad genética, la cual necesita especial protección porque además conlleva adaptaciones específicas, dotándolas de un repertorio funcional y una plasticidad que puede ser clave para su resiliencia.

Conclusiones

Los estudios en esponjas de aguas profundas han mostrado tanto una alta conectividad como una fuerte estructura de la población, junto con niveles variables de endogamia (e.g. Taboada et al., 2018, 2022, 2023; Brown et al., 2017).

La acción humana directa e indirecta pone en peligro su salud genética, amenazando la supervivencia de estas especies tan importantes para los ecosistemas de aguas profundas

No sólo la conectividad, sino también la diversidad genética de las poblaciones de esponjas de aguas profundas parece que es más elevada que en esponjas de aguas someras, independientemente de los marcadores que se hayan utilizado para estimarla (Figura 4). Aunque esta elevada conectividad puede sugerir que las larvas pueden viajar más lejos en ecosistemas profundos dada la ausencia aparente de barreras, se sabe muy poco sobre la reproducción en los invertebrados marinos de aguas profundas. En cualquier caso, cada vez hay más evidencias que sugieren que la duración de las larvas no es el factor principal que determina la conectividad entre las poblaciones en aguas profundas, y son las características hidrográficas y ambientales, así como las corrientes oceánicas, las que influirán en gran medida en la capacidad de dispersión de los organismos. En este sentido, los modelos lagrangianos de seguimiento de partículas

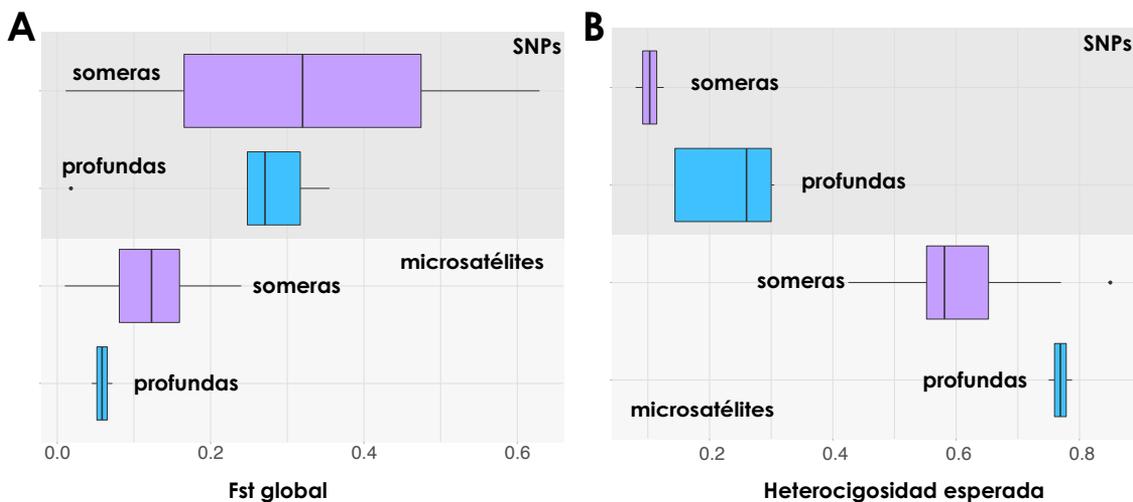


Figura 4. Meta-análisis de los valores de F_{ST} globales (A) y heterocigosidad esperada (B) para especies de esponjas de aguas someras ($n=15$) y de aguas profundas ($n=6$).

se utilizan cada vez más para evaluar la conectividad en las profundidades marinas, pero el enfoque más correcto sería integrarlos con aproximaciones genéticas para comprender los patrones observados en profundidad. Pero dado que son las condiciones ambientales asociadas a cambios de profundidad las que determinan el aislamiento genético de los organismos marinos de profundidad, el futuro debe contemplar estudios genómicos de adaptación (potencial de adaptación) así como transcriptómicos (adaptación funcional) en poblaciones de diferentes profundidades. Estos estudios son cada vez más importantes en organismos terrestres y marinos de poca profundidad, no sólo para entender la distribución espacial de las especies, sino para comprender su ca-

pacidad de resiliencia y su potencial para resistir los profundos cambios ambientales que estamos experimentando debido al cambio climático. En los últimos estudios sobre diversidad genética en esponjas de aguas profundas (Brown *et al.*, 2017; Busch *et al.*, 2021, Taboada *et al.*, 2018, 2022, 2023), se observan parámetros elevados de ésta en general comparada con esponjas de ecosistemas someros (Figura 4), los cuales podrían indicar un estado de relativa buena “salud” actual. Sin embargo, la acción humana directa e indirecta pone en peligro su buena salud genética, la cual, al estar íntimamente relacionada con la capacidad de adaptación y por tanto con la resiliencia, amenaza la supervivencia de estas especies tan importantes para los ecosistemas de aguas profundas.

Agradecimientos

Este trabajo se ha llevado a cabo gracias a los fondos recibidos por Sergi Taboada de su proyecto PID2020-117115GA-100 del MCIN/AEI/10.13039/501100011033 y por un contrato Ramón y Cajal RYC2021-03152-I, subvencionado por el MCIN/AEI/10.13039/501100011033 y European Union «NextGenerationEU»/PRTR». Así mismo, también es parte de la investigación realizada por Ana Riesgo financiada por un contrato Ramón y Cajal

RYC2018-024247-I, subvencionado por el MCIN/AEI/10.13039/501100011033 y European Union «NextGenerationEU»/PRTR». Este trabajo también es parte del proyecto SponBIODIV (otorgado a ambos autores, entre otros), parte del 2021-2022 BiodivProtect joint call for research proposals, del Biodiversa+ Partnership cofinanciado por la Comisión Europea y las organizaciones 'Fundación Biodiversidad' y FORMAS.

Referencias bibliográficas

- Beedessee, G. *et al.* 2013. High connectivity of animal populations in deep-sea hydrothermal vent fields in the Central Indian Ridge relevant to its geological setting. *PLoS ONE*, 8: e81570.
- Brown, R.R., Davis, C.S. y Leys, S.P. 2017. Clones or clans: the genetic structure of a deep-sea sponge, *Aphrocallistes vastus*, in unique sponge reefs of British Columbia, Canada. *Molecular Ecology*, 26: 1045–1059
- Busch, K. *et al.* 2021. Population connectivity of fan-shaped sponge holobionts in the deep Cantabrian Sea. *Deep Sea Research Part I*, 103; 427.
- Coscia, I. *et al.* 2018. Genetic homogeneity in the deep-sea grenadier *Macrourus berglax* across the North Atlantic Ocean. *Deep Sea Research Part I*, 132: 60–67.
- Ditlevsen, P. y Ditlevsen, S. 2023. Warning of a forthcoming collapse of the Atlantic meridional overturning circulation. *Nature Communications*, 14: 4254.
- Leiva, C. *et al.* 2019. Population substructure and signals of divergent adaptive selection despite admixture in the sponge *Dendrilla antarctica* from shallow waters surrounding the Antarctic Peninsula. *Molecular Ecology*, 28: 3151–3170.

- Maldonado, M. et al. 2017. Sponge grounds as key marine habitats: A synthetic review of types, structure, functional roles, and conservation concerns. In: Rossi, S., Bramanti, L., Gori, A., Orejas, C. (eds), *Marine Animal Forests: The Ecology of Benthic Biodiversity Hotspots*, 145–183, Springer Cham.
- Miller, K.J. y Gunasekera, R.M. 2017. A comparison of genetic connectivity in two deep sea corals to examine whether seamounts are isolated islands or stepping stones for dispersal. *Scientific Reports*, 7: 46103.
- Peterson, B.K. et al. 2012. Double digest RADseq: An inexpensive method for *de novo* SNP discovery and genotyping in model and non-model species. *PLoS ONE*, 7: e37135.
- Redmond, A.K. y McLysaght, A. 2021. Evidence for sponges as sister to all other animals from partitioned phylogenomics with mixture models and recoding. *Nature Communications*, 12: 1783.
- Taboada, S. et al. 2018. Implications of population connectivity studies for the design of marine protected areas in the deep sea: An example of a demosponge from the Clarion-Clipperton Zone. *Molecular Ecology*, 27: 4657–4679
- Taboada, S. et al. 2022. Genetic diversity, gene flow and hybridization in fan-shaped sponges (*Phakellia* spp.) in the North-East Atlantic deep sea. *Deep Sea Research Part I*, 181: 103685
- Taboada, S. et al. 2023. Long distance dispersal and oceanographic fronts shape the connectivity of the keystone sponge *Phakellia ventilabrum* in the deep northeast Atlantic. *Frontiers in Marine Science*, 10: 1177106.
- Taylor, M.L. y Roterman, C.N. 2017. Invertebrate population genetics across Earth's largest habitat: The deep-sea floor. *Molecular Ecology*, 26: 4872–4896.
- Willis, B.L. et al. 2006. The role of hybridization in the evolution of reef corals. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37: 489–517.



Próximo congreso de la Sociedad Española de Biología Evolutiva SESBE IX en MÁLAGA (17-19 de enero de 2024)

En nombre de la Sociedad Española de Biología Evolutiva (SESBE) tenemos el honor de invitaros a participar en el IX congreso bienal de la SESBE, que se celebrará en Málaga del 17 al 19 de enero de 2024. Su organización está bastante avanzada y disponemos de toda la información relevante en la página web (www.sesbe2024.es), donde se irán actualizando los aspectos más relevantes del congreso. Asimismo, se comunica que el periodo de inscripciones está abierto desde el 1 de abril y ya se pueden presentar propuestas de comunicaciones orales y de tipo panel. **La fecha de cierre para el envío de comunicaciones es el día 31 de octubre de 2023.**

Desde un punto de vista científico se intentará cubrir un amplio rango de temáticas, desde la Ecología Evolutiva, pasando por la Genómica, hasta la Paleobiología o la Evo-devo, garantizando la naturaleza integradora de nuestra disciplina. Además, tendremos el lujo de contar con referentes a nivel internacional en Biología Evolutiva, como la Dra. Josefa González del Instituto de Biología Evolutiva de Barcelona, y el Profesor Phil Donoghue de la Universidad de Bristol.

Desde un punto de vista lúdico y cultural, el éxito de Málaga no conoce límites: la capital de la Costa del Sol, con sus playas, su gastronomía y su oferta cultural es

un referente mundial en turismo, innovación y oferta museística. La visita cultural organizada a su centro histórico no dejará a nadie indiferente. ¡Os esperamos!

El comité organizador

Se ruega a los participantes que en su alocución pública usen el inglés como vehículo de comunicación, tanto oral como escrita (títulos, resúmenes y textos de comunicaciones orales y paneles), dado que el congreso está abierto a toda la comunidad internacional y muchos de los participantes son extranjeros.



NEXT CONGRESS OF THE SPANISH SOCIETY FOR EVOLUTIONARY BIOLOGY SESBE IX in MÁLAGA (January 17-19, 2024)

On behalf of the Spanish Society for Evolutionary Biology (SESBE) we are pleased to invite you to participate in the IX biennial congress of SESBE, which will be held in Málaga, between January 17-19, 2024. Its organization is at an advanced stage, and the relevant information is in our webpage (www.sesbe2024.es), where the most relevant aspects of the congress will be announced. The registration period is open since the 1st of April 2023 and you are already able to submit your proposals for oral and panel communications. The deadline for abstract submissions is October 31st, 2023. From a scientific point of view, we will try to cover a wide range of topics, from Evolutionary Ecology, through Genomics, to Palaeobiology or Evo-devo, ensuring the integrative nature of our discipline. In addition,



we will have the pleasure to announce that Josefa González from the Institute of Evolutionary Biology of Barcelona and Professor Phil Donoghue from the University of Bristol will give the invited opening and closing keynotes.

From a recreational and cultural point of view, the success of Malaga knows no limits: the capital of the Costa del Sol, with its beaches, its gastronomy and its cultural offer is a worldwide reference in tourism, innovation and museum offerings. The organized cultural visit to its historic city center will not leave anyone indifferent. **We're looking forward to meeting you all!**

The organizing committee

Corrigendum

En el pasado número de eVolución, el obituario en recuerdo de Francisco J. Ayala (p. 76) se publicó sin el nombre de su autor, que debería haber constado como Andrés Moya Simarro.

El Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid presenta la exposición:

Alfred Russel Wallace (1823-1913). Biogeografía y Evolución

3 noviembre 2023 al 1 septiembre 2024



**ALFRED
RUSSEL
WALLACE**
1823–1913
**BIOGEOGRAFÍA
Y EVOLUCIÓN**
3 noviembre 2023 – 1 septiembre 2024

 MINISTERIO
DE CIENCIA
E INNOVACION

 **CSIC**
CONSEJO SUPERIOR DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS

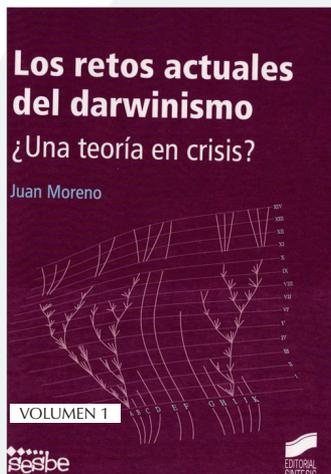
25  museo
nacional de
ciencias
naturales

El **Museo Nacional de Ciencias Naturales** (MNCN-CSIC) dedica una exposición temporal al naturalista **Alfred Russel Wallace (1823-1913)**, para conmemorar el bicentenario de su nacimiento. Wallace fue un eminente naturalista, un avezado explorador, un científico creativo, y un prolífico escritor en temas muy diversos. Wallace descubrió para la ciencia cientos de nuevas especies de insectos y aves, estableció las bases de la biogeografía moderna, y fue codescubridor con Charles Darwin de la teoría de la evolución a través de la selección natural. Aunque su figura ha sido en parte ensombrecida por la omnipresente figura de Darwin, Wallace fue uno de los principales científicos del siglo XIX. Con esta muestra se pretende dar a conocer su importante legado y res-

tablecer su relevante posición como científico, así como su determinante papel a la hora de promulgar la teoría evolutiva, concepto unificador de la biología que cambiaría nuestra forma de ver la vida en el planeta y nuestro lugar en el universo. La exposición incluye especímenes originales colectados por Wallace, libros históricos, cartas manuscritas, *láminas* del archivo del MNCN, piezas de taxidermia de nuestras colecciones nunca antes expuestas, un audiovisual sobre Wallace y una sala inmersiva donde el visitante podrá adentrarse en una selva tropical del archipiélago malayo, tierra del orangután y las aves del paraíso. Os esperamos en el MNCN, calle José Gutiérrez Abascal 2, Madrid 28006, del **3 de noviembre de 2023 al 1 de septiembre de 2024**.

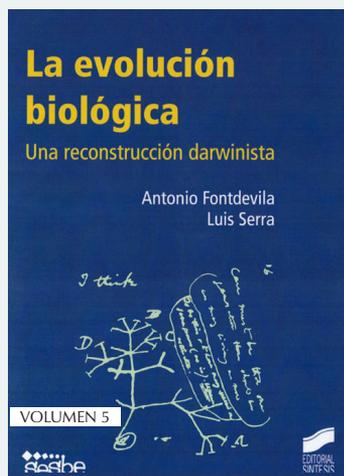
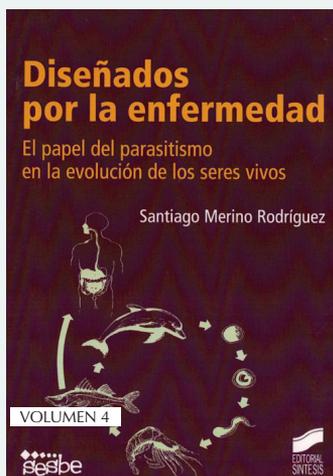
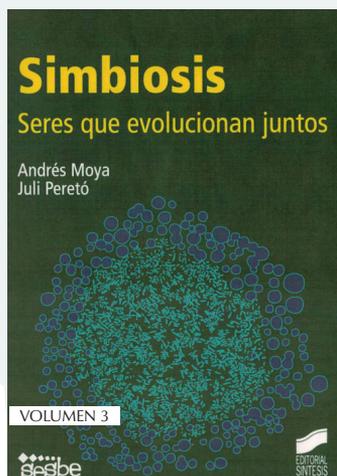
Libros de la colección SESBE

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



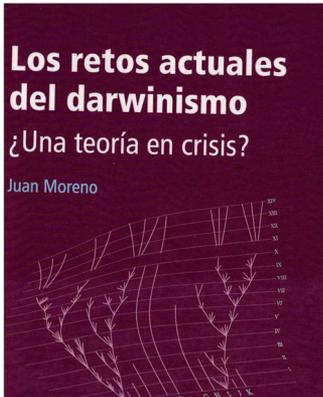
Lote de 5 títulos
SOCIOS
49€*
Volúmenes del 1 al 5

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)

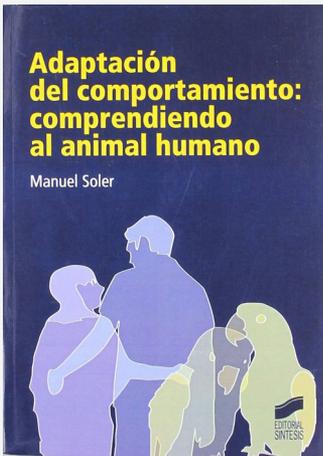
Para hacer un pedido contacta con Borja Milá: b.mila@csic.es



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

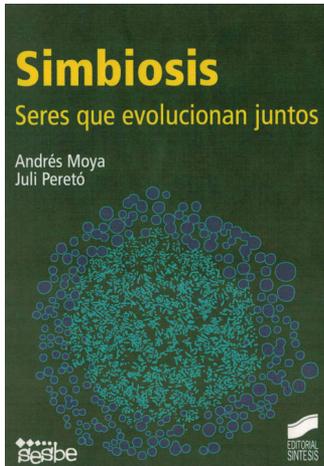


Volumen 2. La aceptación por parte de los etólogos de que el comportamiento, al igual que cualquier otra característica de los seres vivos, es el resultado de la evolución por selección natural supuso la implantación de un enfoque evolutivo que dio lugar al nacimiento de la llamada ecología del comportamiento,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

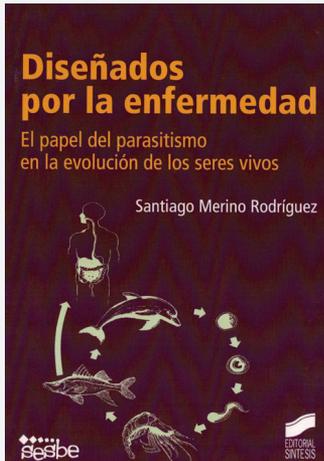
Los socios podrán disfrutar de **importantes descuentos** para la compra de los libros de la colección. [¡Hazte socio aquí!](#)

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.](#)

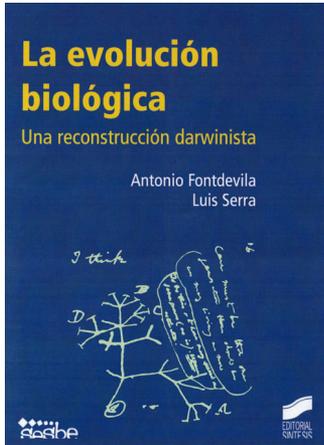
Los socios podrán disfrutar de **importantes descuentos** para la compra de los libros de la colección. [¡Hazte socio aquí!](#)
Volumen 3: 10 euros (40% de descuento) + gastos de envío= 16€
a abonar en la cuenta de la SESBE al hacer la solicitud



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**

Vicepresidente: **Juan Arroyo**

Secretario: **Borja Milá**

Tesorero: **Juan Arroyo**

Vocales: **Ester Lázaro**

Isabel Almúdi

Pau Carazo

Ricarda Riina

Rosalía Piñeiro

Borja Figueirido

Imagen de portada: **paisaje marino con esponja**.

Foto realizada por: **Ana Riesgo**.

Rediseño y maquetación: **ideasEV** | *diseño grá́fico*

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

Antonio Fontdevila

(Universitat Autònoma de Barcelona)

Emilio Rolán-Alvarez

(Universidade de Vigo)

email: antonio.fontdevila@uab.es

rolan@uvigo.es

Sociedad Española de Biología Evolutiva (SESBE)

Museo Nacional de Ciencias Naturales

Consejo Superior de Investigaciones Científicas

Calle José Gutiérrez Abascal 2

Madrid 28006

Comité Editorial

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

Isabel Almúdi *(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)*