

eVOLUCIÓN

Boletín de la Sociedad Española de Biología Evolutiva
Vól. 20(1) Marzo 2025



SESBe
Sociedad
Española de
Biología
Evolutiva

Sumario

Carta del Presidente de la SESBE	3
<i>Toni Gabaldón</i>	
Evolución de la metamorfosis completa de los insectos, formidable generadora de biodiversidad	5
<i>Xavier Bellés</i>	
La moralidad como producto de la evolución	20
<i>Heraclio Corrales Pavía</i>	
La relación endosimbiótica entre la bacteria <i>Wolbachia</i> y los artrópodos.....	31
<i>Patricia Jiménez-Flrido, Rosario Planelló, David Buckley y José L. Bella</i>	
Respuestas eco-evolutivas frente a la radiación ionizante en anfibios de Chornobyl*	46
<i>Pablo Burraco y Germán Orizaola</i>	
An Interview with Philip C. J. Donoghue	59
School of Earth Sciences, University of Bristol.....	59
<i>Juan Pascual-Anaya and Borja Figueirido</i>	
Reseña del libro: “La Naturaleza del Sexo” Por Pablo Rodríguez Palenzuela ..	68
<i>Ricarda Riina y Gonzalo Nieto Feliner</i>	
¡Abierto el registro para ESEB 2025!	72
Libros de la colección SESBE	73
Cómo hacerse miembro de la SESBE... ..	77

Carta del Presidente de la SESBE

Toni Gabaldón



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

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

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

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

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

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

Toni Gabaldón

Presidente de la SESBE

Evolución de la metamorfosis completa de los insectos, formidable generadora de biodiversidad

Xavier Bellés, Institut de Biologia Evolutiva, CSIC-Universitat Pompeu Fabra, Barcelona. xavier.Bellés@ibe.upf-csic.es

En la bellísima frase que cierra el *Origen de las especies*, Charles Darwin concluye que “a partir de un comienzo tan sencillo han evolucionado, y siguen evolucionando, innumerables formas a cuál más bella y más maravillosa”. Es muy posible que cuando Darwin escribió sobre esas “*endless forms most beautiful and most wonderful*” estuviese pensando en los insectos. En primer lugar, porque Darwin nos confiesa su pasión por los insectos (sobre todo por los coleópteros) en diversas ocasiones, ya sea en su autobiografía, o en su narración del viaje del Beagle. En segundo lugar, porque si hay algún grupo del que se pueda decir que contiene innumerables formas, ese es el de los insectos.

Sabemos que se conocen aproximadamente un millón de especies de insectos,

lo que representa el 80% del total de especies animales actuales registradas en nuestro planeta. Pero también sabemos que aún hay muchos más insectos por descubrir, hasta entre 10 y 30 millones según las estimaciones más solventes, y de hecho cada año se describen unas 7.000 especies nuevas, y el ritmo es sostenido. Las razones de este extraordinario éxito evolutivo pueden resumirse en la maravillosa estructura del exosqueleto (que no sólo da forma y sostén a los tejidos blandos, sino que también proporciona protección y minimiza la pérdida de líquidos), en la pequeña talla y el potencial reproductivo, y en la metamorfosis como generadora de biodiversidad. El 90% de las especies de insectos experimenta algún tipo de metamorfosis, lo que da cuenta de la influencia de ese proceso en el éxito del grupo.

Dos tipos principales de metamorfosis

Desde los detallados estudios de Jan Swammerdam en el siglo XVII, clasificamos la metamorfosis de los insectos en dos tipos básicos: hemimetábola, o metamorfosis simple, y holometábola, o metamorfosis completa. Los hemimetábolos y los holometábolos fueron precedidos por los ametábolos, es decir, insectos sin metamorfosis (Figura 1). Los ametábolos tienen un desarrollo directo; el individuo juvenil, al que llamamos ninfa, es similar al adulto, crece hasta alcanzar la maduración del aparato reproductor, y empieza a reproducirse, aunque sigue mudando en lo que sería la fase adulta. Los ametábolos están representados por los arqueognatos, o pececillos de cobre, y los zigentomas, como los pececillos de plata, que juntos representan unas 900 especies. En los hemimetábolos, el juvenil también es llamado ninfa y es similar al adulto, crece hasta alcanzar un tamaño crítico tras lo cual se transforma en un adulto con sistema reproductor y alas funcionales, y deja de mudar. Los hemimetábolos inclu-

yen los paleópteros (libélulas y efémeras, con algo más de 10.000 especies descritas en total), polineópteros (como plecópteros, langostas, grillos, mantis, cucarachas, termitas, entre otros grupos, con un total de unas 40.000 especies) y paraneópteros (trips, chinches de campo, pulgones, moscas blancas, pulgas, entre otros, con casi 90.000 especies). En los holometábolos, los juveniles, que denominamos larvas, son diferentes del adulto, crecen hasta alcanzar un tamaño crítico, mudan a una fase denominada pupa y después a adulto, tras lo cual dejan de mudar. Los holometábolos constituyen el grupo monofilético de los endopterigotos, que comprenden un total de casi 900.000 especies, que incluyen cuatro grandes orde-

nes: himenópteros (abejas, abejorros, avispas y hormigas, entre otros), lepidópteros (mariposas y polillas), dípteros (moscas y mosquitos) y coleópteros (Bellés, 2020) (Figura 1). La diversidad específica extraordinariamente mayor de los insectos holometábolos respecto a los hemimetábolos y ametábolos ya sugiere el éxito evolutivo propiciado por la metamorfosis completa.

Desde los detallados estudios de Jan Swammerdam en el siglo XVII, clasificamos la metamorfosis de los insectos en dos tipos básicos: hemimetábola, o metamorfosis simple, y holometábola, o metamorfosis completa

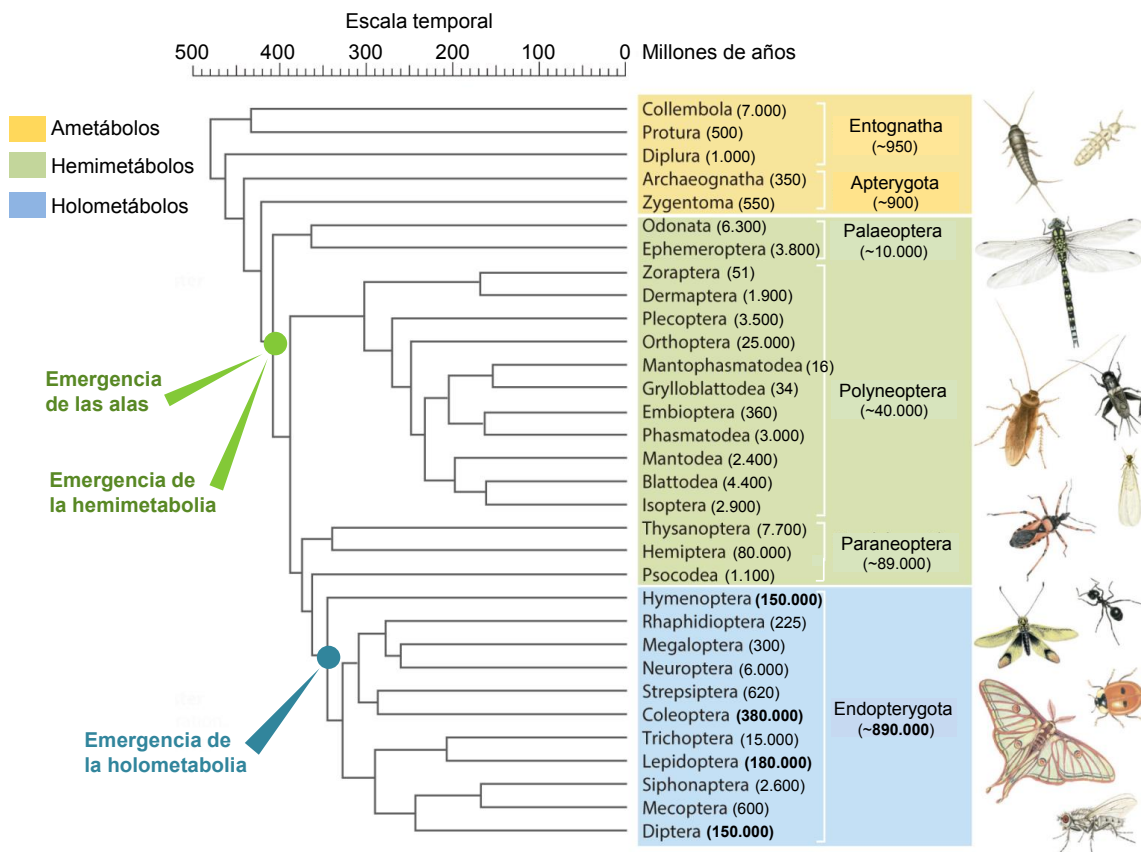


Figura 1: Cladogénesis de los principales grupos de insectos en un contexto cronológico. La topología se basa en la reconstrucción filogenética propuesta por Misof y colaboradores en 2014. Se indican los modos de desarrollo ametábolo, hemimetábolo y holometábolo, y la aparición de las alas, la hemimetabolía y la holometabolía. También se indica el número aproximado de especies actuales descritas en cada grupo.

La innovación de las alas, la interrupción de las mudas y la emergencia de la hemimetabolía

El registro fósil y los análisis filogenéticos (Figura 1) indican que los hemimetábolos

surgieron hace unos 400 millones de años, a principios-mediados del Devónico. La metamorfosis hemimetábola se originó en la misma época que la aparición de las alas, lo cual no parece ser una coincidencia, sino más bien una consecuencia de la adquisi-

ción de alas membranosas voladoras. La ninfa de los insectos hemimetábolos es similar al adulto, y crece a través de las sucesivas mudas. En este sentido es similar a la ninfa de los ametábolos, pero a diferencia de éstos, los hemimetábolos dejan de mudar al alcanzar el estado adulto, lo cual representa una genuina innovación evolutiva (datos recopilados en Bellés, 2020). Probablemente, dicha innovación tiene relación con la formación de las alas voladoras durante la metamorfosis, ya que el proceso mecánico de la muda de una frágil ala membranosa adulta pone en riesgo su integridad.

En las ninfas, los primordios alares se exteriorizan más o menos pronto según los grupos. En algunos, como en diversos ortópteros, los primordios alares pueden observarse externamente ya desde el primer estadio ninfal. Sin embargo, en la mayor parte de los hemimetábolos aparecen tras unas cuantas mudas, a menudo en el primer tercio del periodo ninfal, como sucede en muchas efémeras, libélulas, chinches de campo o piojos de los libros. En cualquier caso, a lo largo de los grupos de hemimetábolos se observa una tendencia a retardar la exteriorización de los primordios alares.

Mecanismos asociados a la emergencia de la hemimetabolía

Las mudas que se suceden durante el desarrollo juvenil están determinadas por

la hormona de muda, generalmente la 20-hidroxiecdisona (20E). Otra hormona importante es la hormona juvenil (JH), que en insectos ametábolos tiene un papel esencial en la reproducción al estimular la producción de vitelogeninas. En insectos hemimetábolos la 20E sigue regulando las mudas, pero la JH, además de conservar el papel vitelogénico ancestral en muchas especies, adquiere propiedades represoras de la metamorfosis. El mecanismo molecular que subyace a la acción hormonal es bastante simple. Durante el periodo juvenil, la JH induce la expresión del gen *Krüppel homolog 1* (*Kr-h1*). La inducción se produce a través del receptor de la JH, un dímero formado por las proteínas Methoprene tolerant (Met) y Taiman (Tai). A su vez, *Kr-h1* reprime la expresión del gen *E93*, cuyo producto génico es el desencadenante de la metamorfosis. La expresión de *E93* es dependiente de la 20E, cuyo receptor es un dímero formado por las proteínas Ecdysone receptor (EcR) y Ultraspiracle (USP). De ese modo, la secreción de JH y la producción consiguiente de *Kr-h1* durante el periodo juvenil mantienen la represión de *E93*, lo que impide la metamorfosis. Ello asegura que el insecto crezca hasta un tamaño crítico óptimo para transformarse en un adulto funcional. Durante el último estadio ninfal prácticamente desaparece la JH, con lo que cesa la producción de *Kr-h1*, se activa *E93* y, en consecuencia, se inicia la morfogénesis

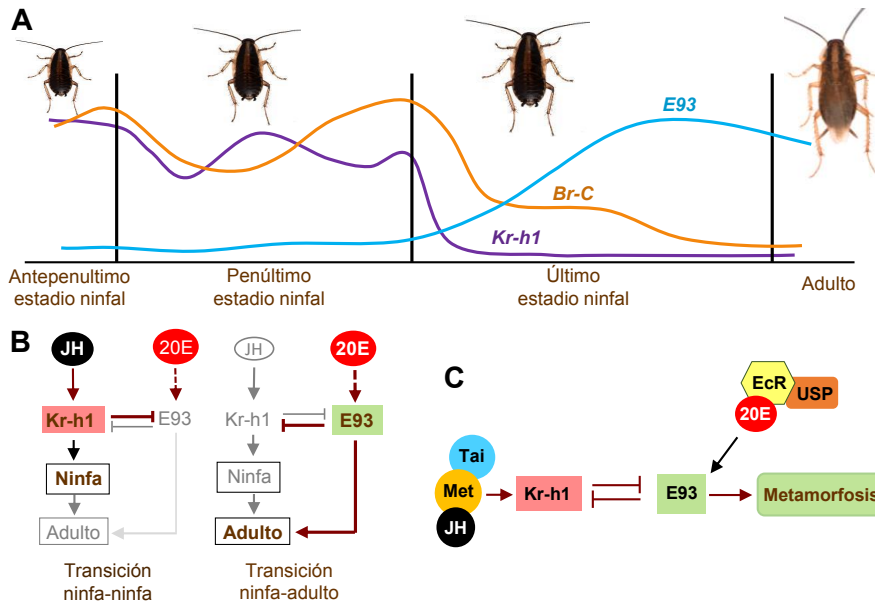


Figura 2: La vía MEKRE93 en hemimetábolos, ejemplificada por la cucaracha *Blattella germanica*. A) Perfiles de expresión de los genes *Kr-h1*, represor de la metamorfosis, *E93*, promotor de la misma, y *Br-C* promotor del crecimiento de los primordios alares durante el período juvenil. La expresión de *Kr-h1* es inducida por la hormona juvenil (JH), que tiene un perfil de producción similar (no mostrado) al de expresión de *Kr-h1*. B) Interacciones entre *Kr-h1* y *E93* en las transiciones ninfá-ninfá, y ninfá-adulto. C) La vía MEKRE93 en hemimetábolos. En las transiciones ninfá-ninfá, la JH induce la expresión de *Kr-h1*, a su vez, la proteína *Kr-h1* reprime la expresión de *E93* con lo que no se produce la metamorfosis. La caída de la producción de JH en el último estadio ninfal interrumpe la expresión de *Kr-h1* lo que provoca una importante expresión de *E93* (cuya proteína *E93* reprime a su vez la expresión de *Kr-h1*), desencadenándose la metamorfosis. Modificado de Bellés y Santos (2014).

adulta. Es lo que se conoce como la vía MEKRE93 (Bellés and Santos, 2014) (Figura 2). Un papel adicional de *E93*, además de desencadenar la metamorfosis (Ureña et al., 2014), es promover la destrucción

de la glándula protorácica, que produce la hormona de muda (datos recopilados en Bellés, 2020). De ese modo se consigue que no haya más mudas después de la transformación en adulto.

La innovación de la larva y la emergencia de la holometabolía

La holometabolía emergió con los endopterigotos, hace unos 370 millones de años, hacia finales del Devónico (Figura 1). En los holometábolos el embrión da lugar a la larva, la cual, a diferencia de la ninfa hemimetábola, es morfológicamente distinta respecto al adulto. El desarrollo postembionario pasa por una serie de estadios larvarios hasta alcanzar un tamaño crítico, tras lo cual sigue una fase de pupa, que implica una transformación morfológica que le acerca al plan corporal del adulto, y finalmente la fase adulta.

La innovación evolutiva más importante aquí es la larva, que no tiene ya primordios alares externos en ninguno de los estadios juveniles. En lugar de esto, los primordios alares se localizan internamente como grupos discretos de células precursoras imaginales, que se forman en la etapa embrionaria.

Si en la evolución de los hemimetábolos la tendencia observada es retardar la exteriorización de los primordios alares a lo largo del período ninfal, en los holometábolos los primordios alares ya no se manifiestan externamente en ningún estadio larvario. Así pues, la ventaja selectiva de minimizar problemas mecánicos al mudar se optimiza considerablemente.

Si en la evolución de los hemimetábolos la tendencia observada es retardar la exteriorización de los primordios alares a lo largo del período ninfal, en los holometábolos los primordios alares ya no se manifiestan externamente en ningún estadio larvario

La internalización de los primordios alares es un carácter común a todos los endopterigotos, y debería estar presente en su último ancestro común. A partir de ahí, en los diferentes linajes que darían lugar a los distintos órdenes, se produciría la separación en el embrión de células precursoras

imaginales de otros órganos, como ojos, patas, antenas, genitalia, etc.

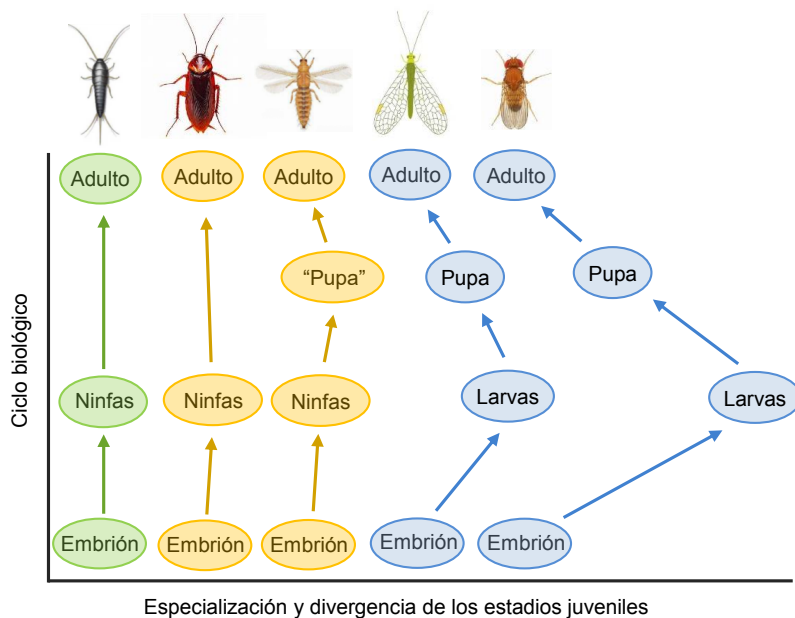
En los linajes menos modificados, como el de los neurópteros, las diferencias externas de la larva respecto al adulto esencialmente consisten en la ausencia de primordios alares externos y en tener

los ojos simples en lugar de compuestos. En los grupos más modificados, como los dípteros ciclorrafos, es decir, las moscas, prácticamente todas las estructuras del adulto se forman a partir de las células precursoras imaginales correspondientes. La única excepción es la epidermis abdominal, que se genera a partir de histoblastos. Como en otros endopterigotos, las células precursoras imaginales de las moscas se localizan aparte durante el desarrollo embrionario, pero durante los estadios larvarios se agrupan en estructuras compactas, que se denominan discos imaginales. *Drosophila melanogaster*, la mosca

mejor estudiada, tiene 19 discos imaginales, nueve dobles para todos los órganos simétricos, y uno asimétrico para la genitalia (Held, 2002).

De ese modo, la morfología general de la larva es más o menos diferente respecto a la del adulto según cual sea el linaje dentro de los endopterigotos. Entre las poco modificadas crisopas, dentro de los neurópteros, y las extremadamente modificadas moscas, dentro de los dípteros, se observan los diferentes grados de divergencia de la larva respecto al adulto (Figura 3).

Figura 3: Diagrama que muestra la relación entre el tipo de desarrollo postembrionario y la mayor especialización y divergencia de la morfología ancestral de los juveniles. El color verde representa el tipo ametábolo (representado por un pececillo de plata), el naranja el tipo hemimetábolo (representado por una cucaracha y por un trips como ejemplo de paraneóptero con estadios quiescentes de tipo pupal), y el azul el tipo holometábolo (representado por un grupo poco modificado como las crisopas, y uno muy modificado como las moscas). Modificado de Bellés (2020).



El desarrollo del cerebro se asocia al estilo de vida

Los diferentes grados de divergencia morfológica que vemos en la larva (Figura 3) tienen un paralelo en la estructura del cerebro. En general, las ninfas tienen una morfología, comportamiento y estilo de vida similares al adulto correspondiente. Consecuentemente, la estructura del cerebro del primer estadio ninfal es muy similar a la del adulto, como se ha visto en la langosta *Schistocerca gregaria*. En cambio, la morfología y estilo de vida de la larva de los holometábolos casi siempre difiere respecto al adulto. No sorprende, pues, que el cerebro de una larva terrestre minadora sea diferente del cerebro del adulto volador de la misma especie, en particular el complejo central cerebral, que es el principal responsable de la orientación espacial. En la fase adulta, la estructura del complejo central está conservada entre especies, como se ha visto en el hemimetábolo *S. gregaria*, y en dos holometábolos, el escarabajo de la harina *Tribolium castaneum* y la mosca *D. melanogaster*. Sin embargo, el complejo central no solo difiere entre la larva y el adulto de la misma especie, sino entre larvas de diferentes especies. Así, mientras que en el primer estadio ninfal de *S. gregaria* el complejo central es funcional y tiene la misma estructura que en el adulto, en el primer estadio larvario de *T. castaneum* es

funcional, pero tiene una estructura equivalente a la del embrión de *S. gregaria* en un 60% de desarrollo. En el primer estadio larvario de *D. melanogaster*, el complejo central no es funcional y se asemeja al del embrión de *S. gregaria* en un 45-50% de desarrollo. En los dos holometábolos la estructura al final de la embriogénesis y primer estadio larvario es diferente, pero en ambos casos la estructura adulta se alcanza en la fase de pupa. Así, la velocidad de desarrollo del complejo central no es la misma en *T. castaneum* y en *D. melanogaster*, pero, además, el orden de los procesos de desarrollo difiere en diversos detalles en ambas (Farnworth et al., 2020).

La pupa, un puente entre la larva y el adulto

La pupa es una consecuencia de la innovación de la larva, y de su divergencia morfológica más o menos acusada respecto al plan corporal adulto. Así, hace las funciones de puente entre la larva y el adulto, aunque su morfología es más próxima a este último. De hecho, la formación de la pupa implica una verdadera metamorfosis durante la cual las células precursoras imaginales se diferencian en tejido imaginal y forman las estructuras adultas. La transformación en pupa es más o menos acusada en función de que la larva sea más o menos diferente respecto al adulto, pero incluso en los

La pupa es una consecuencia de la innovación de la larva, y de su divergencia morfológica más o menos acusada respecto al plan corporal adulto. Así, hace las funciones de puente entre la larva y el adulto, aunque su morfología es mucho más próxima a este último

holometábolos menos modificados como los neurópteros, la fase pupal implica una remodelación importante de los tejidos, tanto externos como internos (Zhao et al., 2022).

La transformación de larva a pupa no solamente afecta a la morfología externa, como las alas, los ojos, los apéndices y el exosqueleto en general, sino también la anatomía interna. Así, se remodelan más o menos drásticamente todos los sistemas internos, desde el cuerpo graso a los sistemas traqueal, digestivo y reproductivo. También tiene lugar la estructuración del sistema nervioso central adulto, incluido el cerebro y su complejo central, comentado en el apartado anterior (Farnworth et al., 2020).

No es sorprendente que la fase de pupa, que conlleva procesos extensivos de destrucción y formación de tejidos, sea quiescente. Solo algunos grupos poco modificados, como los megalópteros, tienen la pupa móvil, que es acuática en este

caso. Cabe señalar que algunos grupos de paraneópteros, como trips, cochinillas y moscas blancas, presentan también fases quiescentes preadultas que experimentan destrucción masiva de tejidos y morfogénesis extensiva. Estas fases de hemimetábolos (mal llamadas “prepupas” y “pupas”) demuestran que este tipo de estadio quiescente, que conlleva una significativa remodelación morfológica, ha evolucionado de manera independiente fuera de los endopterigotos.

Regulación de la metamorfosis holometábola. Cambios endocrinos

En los insectos holometábolos la metamorfosis se desarrolla en dos transiciones, la de larva a pupa y la de pupa a adulto. En esencia, la vía MEKRE93 también está en la base de la regulación endocrina de la metamorfosis holometábola (Bellés, 2019), pues la JH y Kr-h1 mantienen la fase de larva, mientras que E93 desencadena la morfogénesis adulta. Sin embargo, la transición larva-pupa viene determina-

da por el factor Broad-complex (Br-C). Así, en insectos holometábolos, E93 especifica la fase adulta (Ureña et al., 2014) y Br-C la fase pupal (Karim et al., 1993) (Figura 4). Se ha conjeturado que debería haber un factor que especificase la fase de larva, y que éste podría ser Chinmo (de

“Chronologically inappropriate morphogenesis”) (Truman y Riddiford, 2022). Ello se basa en que la eliminación de Chinmo promueve síntomas de metamorfosis prematura en *D. melanogaster*. Sin embargo, se precisarían más estudios detallados en modelos holometábolos y hemimetábolos.

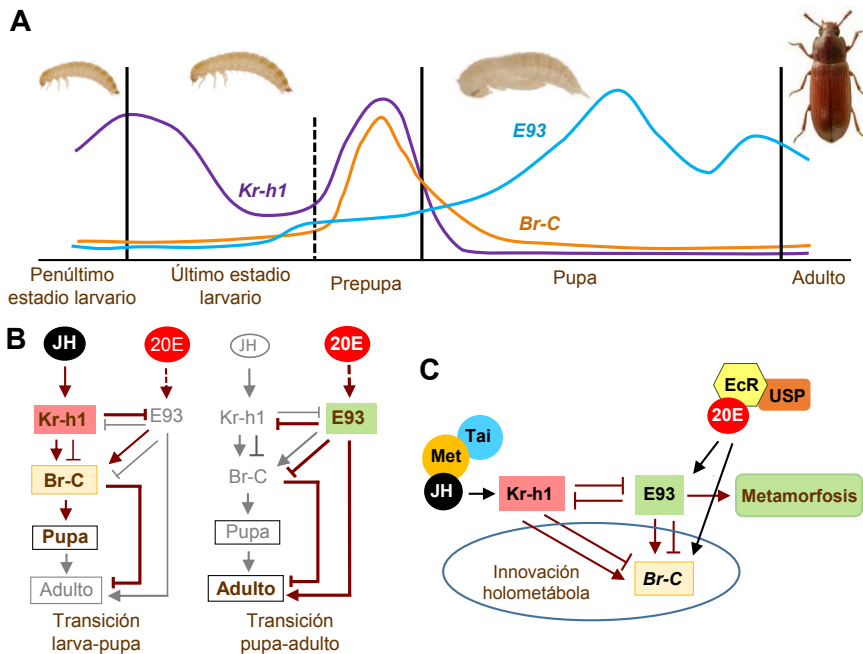


Figura 4: La vía MEKRE93 en holometábolos, ejemplificada por el escarabajo de la harina *Tribolium castaneum*. A) Perfiles de expresión de los genes *Kr-h1*, represor de la metamorfosis, *E93*, promotor de la misma, y *Br-C* promotor de la formación de la pupa. La expresión de *Kr-h1* es inducida por la hormona juvenil (JH) también en holometábolos. B) Interacciones entre *Kr-h1*, *E93* y *Br-C* en la formación de la pupa y en la del adulto. C) La vía MEKRE93 en holometábolos. La acción inductora de la JH sobre la expresión de *Kr-h1*, la acción represora de *Kr-h1* sobre *E93*, y la acción promotora de la metamorfosis de *E93* están conservadas en holometábolos (véase la figura 2). La principal diferencia respecto al modo hemimetábolo es la regulación de *Br-C*, que en los hemimetábolos desencadena la formación de la pupa, y que incluye interacciones *Kr-h1*-*Br-C* y *E93*-*Br-C* represoras e inductoras según el momento fisiológico. Modificado de Bellés (2019).

los antes de concluir cual es exactamente el papel de Chinmo en la metamorfosis.

La regulación de Br-C en holometábolos es compleja. Durante las fases larvares, Kr-h1 reprime la expresión de Br-C, pero con la disminución de Kr-h1 al final del último estadio larvario, se inicia un pico de expresión de Br-C y un ligero incremento de la de E93. En la prepupa, la expresión de Kr-h1 incrementa transitoriamente, lo que induce un gran pico de expresión de Br-C (a la vez que reprime la expresión de E93, con lo que se inhibe la morfogénesis adulta), que desencadena la fase pupal. En la pupa cae la expresión de Kr-h1 y de Br-C, con lo que incrementa la de E93 y se produce la formación del adulto (datos recopilados en Bellés, 2020) (Figura 4).

Mecanismos asociados a la emergencia de la holometabolía

La emergencia de la holometabolía requiere que se produzcan cambios en la embriogénesis que den lugar a la formación de una larva en lugar de una ninfa. Una clave importante para entender esos cambios sería discernir los mecanismos de formación y exteriorización de los primordios alares en el embrión hemimetábolo y compararlos con los mecanismos de formación y segregación interna de las células precursoras de las alas imaginales en el embrión holometábolo. Se conoce

al detalle como sucede lo segundo en la mosca *D. melanogaster* (Held, 2002), pero se conoce muy poco de lo que sucede en otros holometábolos y aún menos en hemimetábolos.

Recientemente, se ha descrito que los insectos hemimetábolos presentan niveles muy altos de transcrito E93 al inicio de la embriogénesis. En cambio, esos niveles son muy bajos en el embrión holometábolo (Fernandez-Nicolas et al., 2023). Esta diferencia sugiere que la reducción de los niveles de E93 a principio de la embriogénesis puede haber sido un paso clave para la emergencia de la holometabolía. Recordemos que E93 es el especificador de la morfogénesis adulta, y que las ninfas de los hemimetábolos tienen ya un plan corporal adulto.

En cuanto al desarrollo postembriionario, como ya se ha dicho, la transformación en pupa, aparte de la acción de la 20E que desencadena la muda correspondiente, viene determinada por Br-C. En los insectos hemimetábolos, el gen Br-C, estimulado por la JH, se expresa durante todo el período ninfal y promueve el crecimiento de los primordios alares. En cambio, la JH inhibe la expresión de Br-C en la larva holometábolo, inhibición que se interrumpe con la reducción de los niveles de JH en la prepupa. Así, entre otras modificaciones de regulación endocrina,

la innovación de la holometabolía habría precisado de un cambio de sensibilidad del gen *Br-C* a la JH, y una ampliación de las funciones de *Br-C* de regular el crecimiento de los primordios alares a promover la morfogénesis global de la pupa (Huang et al., 2013).

Homologías y evolución de la metamorfosis completa

La evolución de la metamorfosis completa se ha interpretado sobre la base de las homologías entre la ninfa hemimetábola y la larva y la pupa holometábolos. Hoy en día coexisten dos teorías. Una está basada en el trabajo de Hinton (1963), que postula que el periodo larvario y pupal de los holometábolos derivaría directamente del período ninfal de los hemimetábolos, de modo que la última fase ninfal sería homóloga a la pupa. En cambio, Truman y Riddiford (1999) proponen que el período larvario sería homólogo a la proninfa de los hemimetábolos, una enigmática fase, libre o no, al final de la embriogénesis. La controversia sobre ambas teorías dura hasta hoy (datos recopilados en Bellés, 2020).

Estudios transcriptómicos recientes (Zhou et al., 2024) apuntan a que el transcriptoma de la larva difiere tanto del de la ninfa hemimetábola como de los de la prepupa y pupa holometábolos, mientras que estas últimas serían bastante simila-

La conservación de la vía MEKRE93 en hemimetábolos y holometábolos apoya la idea de que la última fase ninfal sería homóloga a la pupa

res entre sí. Ciertamente, los transcriptomas de larvas aparecen muy alejados de los de ninfas, lo cual no es sorprendente por cuanto las respectivas morfologías son muy distintas. Tampoco sorprende la similitud entre ninfas y prepupas y pupas, por cuanto es durante ambos procesos que se produce la formación y maduración del adulto. Desafortunadamente, el estudio no incluye lo que sería la proninfa hemimetábola, lo que no permite abordar la posible homología larva-proninfa postulada por Truman y Riddiford (1999)

Por lo demás, la conservación de la vía MEKRE93 en hemimetábolos y holometábolos apoya la idea de que la última fase ninfal sería homóloga a la pupa (Bellés y Santos, 2014), mientras que la estructura diferente del cerebro de la larva en diferentes grupos de holometábolos (Farnworth et al., 2020) hace poco verosímil la homología de la larva holometábola con la proninfa (recordemos que la proninfa es un estadio que se situaría al final de la embriogénesis hemimetábola,

cuando el complejo central cerebral tiene ya estructura adulta). En definitiva, los datos más recientes tienden a favorecer las ideas de Hinton.

En resumen, la información disponible sugiere que la innovación de la holometabolía habría sido impulsada por la presión selectiva de internalizar los primordios alares ya desde el embrión, lo que habría propiciado cambios importantes en la embriogénesis, incluyendo en particular la separación de un conjunto de células precursoras imaginales del ala. De ese modo, emergería un primer estadio larvario que sería similar al adulto, pero sin primordios alares externos. Así debía ser el último ancestro común de los endopterigotos y holometábolos. Progresivamente, y en diferentes linajes, se internalizarían como células precursoras imaginales las correspondientes a otros órganos, hasta llegar al extremo de las moscas, en que todo el adulto excepto el abdomen se forma a partir de dichas células, encapsuladas en discos imaginales. Al ir asegurando internamente el kit de herramientas necesario para formar un adulto, la larva podría hacer, por decirlo coloquialmente, lo que quisiera con su cuerpo, desde adoptar la morfología vermiforme de un minador, a la articulada y ganchuda de un hiperparásito. De hecho, la fase de larva constituiría una entidad ampliamente independiente sobre la que podría actuar específicamente la selección

natural, con el resultado de la adquisición de nuevas morfologías y comportamientos. Ello implicaría también cambios ad hoc en el desarrollo del sistema nervioso, en general, y del complejo central en particular (Farnworth et al., 2020).

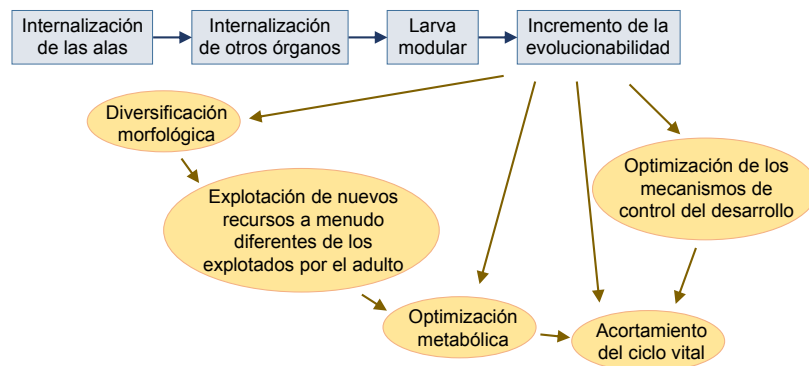
La lógica de la metamorfosis completa

Los libros de texto insisten en que la mayor ventaja de la metamorfosis completa consiste en que las larvas tienen un modo de vida distinto al del adulto, y explotan unos recursos diferentes, de manera que esas dos fases no compiten entre sí. Eso es cierto en muchos casos, pero no siempre. Si, dentro de los holometábolos, consideramos los coleópteros crisomélidos, vemos que tanto las larvas como los adultos son terrestres y en muchas especies ambas fases son fitófagas y comparten las mismas plantas nutricias. Sin embargo, los crisomélidos, con unos 2.100 géneros y unas 32.500 especies descritas, han tenido un gran éxito evolutivo. En cambio, si tomamos como ejemplo los plecópteros, dentro de los hemimetábolos, vemos que las ninfas son acuáticas y tienen un estilo de vida muy diferente al de los adultos, que son aéreos. No obstante, su éxito no ha sido clamoroso: unas 3.400 especies en cerca de 300 géneros. Seguramente, pues, la holometabolía ha representado otras ventajas además de eventualmente minimizar la competencia entre los juveniles y el adulto.

Figura 5: La lógica de la metamorfosis completa.

La larva, al ser un módulo ampliamente independiente, capaz de formar partes del adulto a partir de células precursoras imaginales preservadas internamente, tiene mayor capacidad de evolucionar que la

ninfa. El incremento de la evolucionabilidad facilita innovaciones morfológicas, las cuales pueden permitir acceder a nuevos recursos, con lo que se puede optimizar el metabolismo y acortar el ciclo vital. La mayor evolucionabilidad puede también optimizar el control del desarrollo.



En un plano más general, es probable que el factor que ha impulsado en mayor medida el éxito de los holometábolos haya sido la evolucionabilidad de la larva. A diferencia de la ninfa, constreñida en su plan corporal adulto, la larva lleva consigo las piezas con que construir un adulto, lo que la libera de constricciones de forma y le confiere mayor evolucionabilidad. A partir de ahí, la diversificación de los holometábolos puede explicarse en gran medida por modificaciones morfológicas adaptativas. Un buen ejemplo es la especialización de las piezas bucales que siguió al aumento de la diversidad vegetal disponible a partir del Devónico (Nel et al., 2018). La mejor accesibilidad a nuevos y mejores recursos alimenticios podría, a su vez, resultar en optimizacio-

nes metabólicas, mayores tasas de crecimiento y acortamiento del ciclo de vida (Manthey et al., 2024). La holometabolía también podría haber facilitado mecanismos más precisos y efectivos para regular los procesos de desarrollo, aún a costa de perder flexibilidad. Ejemplos extremos los proporcionan las moscas como *D. melanogaster*, que presentan un desarrollo extraordinariamente rápido (10 días desde huevo hasta adulto a 25°C), pero a través de un número de estadios larvarios, tres, que es inflexible (Figura 5). Todo este potencial para evolucionar propiciado por la metamorfosis explicaría que los insectos, en particular los holometábolos, hayan desarrollado “innumerables formas, a cuál más bella y más maravillosa”.

Referencias bibliográficas

- Bellés, X. 2020. Insect metamorphosis. From natural history to regulation of development and evolution. Academic Press, London.
- Bellés, X. 2019. Krüppel homolog 1 and E93: The doorkeeper and the key to insect metamorphosis. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* 103, e21609. <https://doi.org/10.1002/arch.21609>
- Bellés, X. y Santos, C.G. 2014. The MEKRE93 (Methoprene tolerant-Krüppel homolog 1-E93) pathway in the regulation of insect metamorphosis, and the homology of the pupal stage. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*. *Mol. Biol.* 52, 60–68.
- Farnworth, M.S. et al. 2020. Sequence heterochrony led to a gain of functionality in an immature stage of the central complex: A fly–beetle insight. *PLoS Biology* 18, e3000881.
- Fernandez-Nicolas, A., Machaj, G., Ventos-Alfonso, A. et al. 2023. Reduction of embryonic E93 expression as a hypothetical driver of the evolution of insect metamorphosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 120, e221664012.
- Held, L.I. 2002. Imaginal discs: The genetic and cellular logic of pattern formation. Cambridge University Press, Cambridge.
- Huang, J.-H., Lozano, J., Bellés, X. 2013. Broad-complex functions in postembryonic development of the cockroach *Blattella germanica* shed new light on the evolution of insect metamorphosis. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - General Subjects* 1830, 2178–2187.
- Karim, F.D., Guild, G.M., Thummel, C.S. 1993. The *Drosophila* Broad-Complex plays a key role in controlling ecdysone-regulated gene expression at the onset of metamorphosis. *Development* 118, 977–988.
- Manthey, C., Metcalf, C.J.E., Monaghan, M. et al. 2024. Rapid growth and the evolution of complete metamorphosis in insects. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 121, e2402980121.
- Nel, P., Bertrand, S., Nel, A. 2018. Diversification of insects since the Devonian: a new approach based on morphological disparity of mouthparts. *Scientific Reports* 8, 3516.
- Truman, J.W. y Riddiford, L.M. 2022. *Chinmo* is the larval member of the molecular trinity that directs *Drosophila* metamorphosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 119, e2201071119.
- Truman, J.W. y Riddiford, L.M., 1999. The origins of insect metamorphosis. *Nature* 401, 447–452. <https://doi.org/10.1038/46737>
- Ureña, E., Manjón, C., Franch-Marro, X. et al. 2014. Transcription factor E93 specifies adult metamorphosis in hemimetabolous and holometabolous insects. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 111, 7024–7029.
- Zhao, C., Wang, M., Gao, C. et al. 2022. Evolution of holometaboly revealed by developmental transformation of internal thoracic structures in a green lacewing *Chrysopa pallens* (Neuroptera: Chrysopidae). *Insect Science* 29, 767–782.
- Zhou, H., Shu, R., Zhang, C. et al. 2024. Developmental correspondence of juvenile stages across the locust, harlequin ladybird, and diamondback moth. *iScience* 27, 110898.

La moralidad como producto de la evolución

*Heraclio Corrales Pavía, Universidad de Málaga, Departamento de Filosofía,
heracliocorrales@uma.es*

Una faceta de la conducta normal de un ser humano es la capacidad de juzgar moralmente y de otorgar una significación ética a las acciones de otras personas. Se trata, sin duda, de un rasgo destacado del ser humano y han existido multitud de explicaciones sobre la razón de ser de esto, desde la fundamentación kantiana en la razón, hasta las ideas relacionadas con la superestructura social de la filosofía marxista. De todas ellas, hay una que ha obtenido un respaldo empírico creciente en las últimas décadas: que el origen de la moralidad está en nuestra historia evolutiva. El objetivo de este artículo es explicar qué características tiene esta teoría y cómo debe ser la mente para que sea una teoría viable. No se discutirán teorías rivales directamente, aunque esta teoría, como se comprobará, es incompatible

con un origen social sobrevenido de la conducta moral.

Para este propósito, se desarrollarán dos secciones en las que se expondrán los resultados de algunas de las investigaciones con más trascendencia desde un punto de vista teórico e histórico, además de una adicional en la que se bosqueja una posible respuesta a la clásica objeción de que existen muchos códigos morales distintos, lo que parece ser un indicio de un origen aprendido de la moral. En la primera sección de este trabajo, se explicará en qué sentido puede ser útil, desde el punto de vista de la selección natural, que nuestra acción se oriente a ayudar a otros. Para ello, aludiremos a los desarrollos de teoría de juegos y a los experimentos simulados que se han desarrollado en este

ámbito, con particular énfasis en el ya clásico experimento de Axelrod (1981). En esta sección, se hablará del papel de la reputación y de la buena fama en este tipo de sistemas.

En la segunda sección, se explicará en qué sentido se puede hablar de tendencias de nuestra mente y de si acaso seguimos teniendo “instintos”. En efecto, parece que somos seres racionales y que tenemos un papel consciente en nuestra toma de decisiones, pero, aún si esto no fuera falso, existe cierto margen para que nuestra mente procese la información al modo en el que lo harían generaciones anteriores a nosotros. Se desarrollará, por tanto, la teoría de la modularidad de la mente y la del *Welfare trade off ratio* (WTR) (Cosmides y Tooby, 2013), teoría novedosa y prometedora que permite entender cómo funcionan aquellas emociones que inducen o previenen conductas morales o emociones morales.

La posibilidad teórica de la evolución de la moralidad

Antes de comenzar, se deben realizar dos aclaraciones previas. En primer lugar, aunque, por mor de la simplicidad, hablemos en este trabajo solo de altruismo y de deseos de ayudar, no creo que

la moralidad se agote en el altruismo y el daño. Como Tomasello ha señalado, que la moralidad surja como producto evolutivo implica que esta se relaciona con el incremento de la eficacia biológica agregada del grupo a través de una optimización de la cooperación, siendo esta última la justificación última de la existencia de la moralidad en nuestra especie y, de modo más primitivo, en otras (Tomasello, 2016). Lo que, en la práctica, se traduce en estados mentales de aprobación y desaprobación moral que tienen por objeto acciones, y en creencias sobre cómo deberíamos actuar tanto nosotros mismos como los demás. En efecto, a una gran cantidad de personas encuestadas les parece moralmente reprobable la historia de Mark y Julie, dos hermanos que, extremando las precauciones, mantienen una única relación sexual (Mark usa preservativo y Julie toma la píldora); después de la cuál nunca vuelven a tener un encuentro sexual y su relación mejora de modo significativo (Haidt, 2011). Se podría desarrollar, seguramente, una explicación en la que esta conducta se generalizara y aparecieran en el mundo una gran cantidad de niños con defectos congénitos por consanguinidad, pero no parece que esta sea la primera idea que se nos venga a la mente al juzgarlos... y, más importante, nos seguiría pareciendo mal incluso si no se enterara nadie nunca.

En segundo lugar, que, como ha señalado el filósofo Philip Kitcher (2011), el término “altruismo” es ambiguo y se refiere, dependiendo del contexto, a tres aspectos distintos del mundo: i) altruismo biológico, que es aquel que implica un beneficio directo en la eficacia biológica de otro individuo, junto con un perjuicio para la propia; ii) altruismo conductual, en donde el individuo satisface los intereses del otro (no necesariamente aumentando la eficacia biológica o, al menos, no siendo esto central, como en el caso del consuelo en los bonobos), al margen de que la acción estuviera dirigida a beneficiar a un tercero o no, y iii) altruismo psicológico, que se refiere al deseo genuino de prestar ayuda a otro como fin en sí mismo, sin ningún beneficio propio en mente (Kitcher, 2011). Esta apreciación es fundamental, porque pareciera que si, al ser altruistas, ganamos eficacia biológica, entonces siempre hay de fondo cierto maquiavelismo; pero no, puede ser que sintamos genuino altruismo psicológico y deseos de ayudar a los demás, aunque el origen de ese deseo sea que ese tipo de conductas han aumentado la eficacia biológica neta de nuestros ancestros.

Una razón bastante sencilla de por qué nos ayudamos los unos a los otros es que, en el fondo, los genes que perduran en el tiempo son aquellos con un fenotipo asociado que hace más probable la super-

vivencia de las copias del gen, incluso de aquella que no están en el propio organismo. De modo que cuidamos de esas copias que aparecen en otros organismos (de nuestros hijos, por ejemplo). Esta es una explicación de selección de parentesco explicada en término de selección de genes, tal y como lo hace Dawkins (2017), lo que es una forma bastante ilustrativa de comprender el fenómeno. Pero hemos de comprender que se trata de una teoría independiente y que la aceptación de la selección de parentesco, i. e. la idea de que la selección natural opera sobre familias que se apoyan mutuamente, no compromete con la teoría de la selección de genes (que señala que el objeto de la selección son, en última instancia, los genes) (Diéguez-Lucena, 2012). Algunos autores han apuntado que el afecto y el cuidado puede ser algo que nace en el seno de la relación materno-filial y que esa capacidad se aplica a un número progresivamente mayor de personas a medida que evoluciona la especie (Kitcher, 2011).

Ahora bien, ¿cómo es posible que una conducta que explícitamente tiene por objeto satisfacer los intereses de un tercero triunfe sobre una egoísta en la que vemos por nuestras propias necesidades? Para resolver esto, se han usado simulaciones en términos de teoría de juegos. Supongamos que se le ha detenido junto a su cómplice y se le está sometiendo a

un interrogatorio. Se le ofrece, para que coopere, un trato: si *defrauda* a su compañero y confiesa, *quedará libre de la cárcel* siempre que su compañero no confiese, yendo su amigo 3 años a la cárcel. Si ambos confiesan, irán 2 años cada uno. Si ninguno confesara, solo estarían en la cárcel por 1 año. ¿Qué ha de hacer? Si ordenamos nuestras prioridades, vemos que lo óptimo sería *defraudar nosotros y que el otro coopere*, de este modo, no pisaríamos la cárcel. En segundo lugar, que *cooperemos* los dos (entre nosotros, entiéndase), por lo que iríamos 1 año. Luego, que defraudemos los dos, iríamos así dos años cada uno, y, por último, ser defraudados al tiempo que cooperamos, que es lo que se llama “hacer el primo” (Poundstone, 2018).

Si lo pensamos un momento, parece que lo *único* razonable es defraudar. Si defraudamos, siempre vamos a estar en una situación mejor que si no lo hacemos: si el otro coopera, estamos en nuestra situación preferida; pero es que, si el otro defraudara, estamos en la tercera situación en lugar de hacer el primo. Visto desde otro punto de vista, es como si nos restaran un año de prisión solo por defraudar. La situación se agrava si consideramos que el otro está pensando exactamente lo mismo que nosotros (Poundstone, 2018). ¿Cómo puede ser esto un argumento en favor del origen evolutivo de la moralidad?

Resulta que la situación cambia si jugamos varias veces. Robert Axelrod diseñó un concurso de programación en el que los aspirantes tendrían que presentar una estrategia para jugar un *número indefinido* de rondas al dilema del prisionero. Tendrían que jugar contra todos los demás aspirantes, contra una copia de ellos mismos y contra uno que coopera o defrauda aleatoriamente (llamado *Random*). La puntuación final es el resultado agregado de todas las rondas (Axelrod, 1981). Entendemos por estrategia a “la descripción completa de una forma determinada de jugar [...]”. Una estrategia debe prescribir las acciones a realizar tan detalladamente que nunca haga falta tomar una decisión al seguirla” (Poundstone, 2018). Nótese que es fundamental que el número de rondas sea indefinido, pues, como se ha dicho, lo más beneficioso si jugamos una sola vez es defraudar; cooperar puede servir para mandar el siguiente mensaje al otro jugador: “si nos ayudamos, podemos estar en una situación mejor que la situación 3”, por lo que no tiene mucho sentido hacerlo cuando no hay más ocasión de cooperar. Pero, más aún, si sé que el otro no tiene incentivo para cooperar en la última, ¿por qué iba a cooperar en la penúltima? Podemos reproducir este razonamiento hasta la primera ronda, por lo que el juego carecería de sentido.

La estrategia que ganó fue bautizada como *Tit for tat* (Donde las dan, las toman), que consistía en i) cooperar siempre en la primera ronda, y, ii) a partir, de ahí imitar lo que hubiera hecho el otro jugador en la ronda anterior, sea cooperar o defraudar. Esta estrategia tenía la particularidad de ser amable (cooperar al principio), vengativa, conciliadora y muy sencilla, pues constaba solo de dos normas. Algo muy interesante del caso es que, cuando Axelrod repitió el experimento, aun sabiéndose quién había ganado, *Tit for tat* volvió a ganar.

Como es natural, no todas las situaciones que se dan en el reino animal siguen esta lógica, Trivers ha señalado una serie de condiciones que modulan el modo en el que se dan esta clase de interacciones: i) duración de la vida; ii) grado de dispersión; iii) nivel de dependencia mutua; iv) cuidado parental, y v) existencia o no de jerarquía de dominancia donde primen las relaciones verticales (Trivers, 1971). Esto tiene sentido: es más rentable cooperar con aquellos con los que van a tener ocasión de devolvernos el favor en el futuro, y nada de esto va a ocurrir si no necesitamos la ayuda de nuestros congéneres, como puede ser el caso, verbigracia, de una lapa. Dawkins propone un ilustrativo ejemplo de pájaros que tienen que decidir si desparasitar o no la cabeza de sus compañeros, situación cuya clasi-

ficación de los resultados potenciales se corresponde con el dilema del prisionero (Dawkins, 2017).

Lo dicho solo sirve para mostrar que, en algunas situaciones, puede ser beneficioso no actuar de un modo burdamente egoísta, lo que es poco probable que se le haya pasado por alto a la selección natural. Pero la verdad es que *Tit for tat* es una estrategia de lo más extraordinaria en el mundo animal, lo que no debe extrañarnos, porque no solemos interactuar con congéneres aleatorios y distintos cada vez. Más bien, solemos interactuar con gente que quiere interactuar con nosotros de vuelta, y las personas nos parecen adecuadas o no para nuestro proyecto vital en función de las cualidades que estas hayan exhibido (Krebs, 2011).

*Lo dicho solo sirve para
mostrar que, en algunas
situaciones, puede ser
beneficioso no actuar de un
modo burdamente egoísta, lo
que es poco probable que se
le haya pasado por alto a la
selección natural*

*Se ha comprobado que,
cuando el emparejamiento
puede basarse en la
reputación previa de
partidas anteriores, aquellos
con más prestigio sacaban
más beneficio*

Los sistemas como los descritos por Axelrod se llaman de “reciprocidad directa” y aquellos en los que los jugadores no se emparejan aleatoriamente, sino en función de sus puntuaciones, son de “reciprocidad indirecta”. Se ha comprobado, en el juego del bien común, que las personas con mejor nombre tienden a obtener mejores beneficios. En este juego, se da una suma inicial a cada persona y se ponen a jugar en grupos. Cada miembro del grupo tenía dos opciones: poner sus ingresos en un fondo común, en el que se multiplica y se divide en partes iguales entre los jugadores o quedárselo. El bote se reparte igualmente entre todos los jugadores, al margen de que hayan cooperado o no. Se ha comprobado que, cuando el emparejamiento puede basarse en la reputación previa de partidas anteriores, aquellos con más prestigio sacaban más beneficio. Existe una correlación positiva

también con la posibilidad de castigar, lo que es un indicio sobre los beneficios de que se desarrolle la conducta punitiva (Hauser, 2007).

La modularidad de la mente y la psicología evolucionista

Para que la evolución haya podido dejar su huella en nuestra conducta, es necesario que se den algunas características en la mente humana. En efecto, si tuviéramos un control libre y directo sobre cada uno de nuestros procesos cerebrales, si todo fuera aprendido, no podríamos hablar de que la moralidad tiene un origen evolutivo. Como es evidente, podemos aprender y este aprendizaje puede afectarnos a la hora de elegir un curso de acción u otro. Pero esto no significa que el cerebro sea un folio en blanco en el que se puede escribir cualquier cosa. Más bien, lo que se defiende es que a través del aprendizaje se modula el funcionamiento de estructuras preexistentes a través de medios que son también fruto de la selección natural.

La teoría sobre la naturaleza de la mente preferida por los psicólogos evolucionistas es la de la modularidad de la mente. Según este modelo, “la mente es un sistema complejo de muchas partes que interactúan” (Pinker, 2018), es decir,

Nuestro cerebro, al igual que el resto de los órganos de nuestro organismo, tiene una función, que es responder al entorno del modo que este requiere: la respuesta que tenemos ante una apetitosa hamburguesa es distinta a la que tenemos cuando vemos a alguien que nos parece atractivo; y esto no es en algo que hagamos a nivel consciente

existen diferentes programas que generan diferentes respuestas ante distintos estímulos. Ciertamente es que podemos aprender, pero podemos aprender precisamente porque estamos “programados” para que podamos hacerlo (Pinker, 2018). Es decir, nuestro cerebro, al igual que el resto de los órganos de nuestro organismo, tiene una función, que es responder al entorno del modo que este requiere: la respuesta que tenemos ante una apetitosa hamburguesa es distinta a la que tenemos cuando vemos a alguien que nos parece atractivo; y esto no es algo que hagamos de modo consciente (Cosmides y Tooby, 2013). Nuestro cerebro procesa la información, la categoriza, la asocia a un programa concreto, genera una respuesta fisiológica y, en algunos casos, hace que aparezca en la consciencia como un deseo, aversión, asociación, etcétera.

De este modo, la respuesta ante un estímulo dado no es algo que decidiría-

mos de modo consciente, solo vemos el producto del módulo. Pero ¿es aprendido? De nuevo, si estos módulos fueran muy maleables o su funcionamiento se basará en un aprendizaje social en su práctica totalidad, tampoco podríamos decir nada muy interesante de nuestra vida moral desde la psicología evolucionista. Esto es una cuestión, como es natural, de grados. Los estudios de heredabilidad con gemelos, que tienen por objeto explicar qué porcentaje de las diferencias entre la personalidad de los individuos se explica por la genética concluyen que los *Big five* (los rasgos de la personalidad principales cuya combinación nos sirve para describir a cualquier persona de un modo bastante adecuado) son heredables en torno al 50%. Estos rasgos, que en inglés forman el acrónimo OCEAN son apertura a nuevas experiencias, responsabilidad, extroversión, afabilidad y neuroticismo (Bueno, 2020; Pinker, 2018).

Este es el marco teórico en el que se desarrolla el estudio de la huella evolutiva en nuestra moralidad, pasemos a ver cómo se ha defendido el funcionamiento de los módulos implicados en el desarrollo de la conducta social. El inconsciente funciona usando unos parámetros llamados “*variables regulatorias internas*”, que “no son exactamente creencias ni conceptos”, sino valoraciones que hace nuestra mente de las aferencias que recibe de los sentidos y asociaciones, y que utiliza para modular la respuesta al entorno que ha causado el estímulo (Cosmides y Tooby, 2013). Estas variables pueden afectar a diferentes módulos de modo simultáneo, v.g. si nuestra mente interpreta que una persona tiene un alto grado de parecido genético con nosotros por haber visto a nuestra madre cuidarlo, experimentaremos más simpatía hacia esta persona al tiempo que nos sentiremos menos atraídos sexualmente hacia ella. Todo esto sin perjuicio de que los módulos estén “encapsulados” (i. e. no se influyen el uno al

otro). Diferentes módulos usan la misma información para distintas cosas (Cosmides y Tooby, 2013).

Entre todos los módulos, para lo que aquí se trata, hay uno que tiene un interés especial para el estudio de la conducta moral: la ratio de compensación de bienestar (WTR en adelante, por sus siglas en inglés) que es, intuitivamente, la variable regulatoria interna que modula lo mucho que nos preocupamos por el bienestar y los intereses de otra persona en concreto.

Entre todos los módulos hay uno que tiene un interés especial para el estudio de la conducta moral: la ratio de compensación de bienestar que es, intuitivamente, la variable regulatoria interna que modula lo mucho que nos preocupamos por el bienestar y los intereses de otra persona en concreto

Así, cuando el WTR que experimentamos hacia una persona es más alto, tenderemos a favorecerla en mayor medida, incluso en

casos donde haga falta un gran empeño por nuestra parte para satisfacer un poco de sus intereses (Cosmides y Tooby, 2013; Sell, 2017). El WTR, como se mostrará inmediatamente, es fundamental para decidir si ayudar o no a otra persona a satisfacer sus intereses. Asignamos un WTR a cada persona en base a una serie más compleja de parámetros, y este es bastan-

te más consistente, coherente y transitivo con respecto el asignado a otros de lo que esperaríamos por mero azar, siendo esto así en todas las culturas estudiadas (Delton *et al.*, 2023).

¿Cómo decide nuestra mente si priorizar los deseos de otra persona sobre los nuestros? Comparando dos cursos posibles de acción, uno previsiblemente altruista y otro previsiblemente egoísta. Se actuará de modo altruista (nos referimos, naturalmente, al altruismo psicológico) exclusivamente si:

$$\text{WTR} \times B_{\text{de la otra parte}} > B_{\text{propio}}$$

Donde B representa el beneficio previsible del curso de acción altruista. Así, esta fórmula compara la prioridad que le asignamos a los intereses de otras personas en nuestro cálculo mental inconsciente con la propia. Naturalmente, lo habitual es que sea un valor entre 0 y 1, pero podemos concebir casos en los que sea mayor que 1 o menor que 0. Nótese que el hecho de que una persona sea un desconocido para nosotros no significa que nuestro WTR hacia ella sea 0 (i. e. que no nos importe en absoluto).

Esto no solo es relevante porque muestra un mecanismo por el que nos ayudamos por el mero deseo de colaborar: sirve para explicar la existencia de las emocio-

nes morales, esto es, aquellas emociones que nos conducen a acciones que pueden ser interpretadas desde un punto de vista moral. Para esto es necesario que podamos figurarnos cuál es el WTR que otras personas nos asignan a nosotros. De acuerdo con este modelo, nos sentimos como nos sentimos por la discordancia entre el WTR real y el estimado. Si una persona nos trata mejor de lo que esperábamos, nos sentimos agradecidos y estamos más dispuestos a actuar en su beneficio; si, por el contrario, vemos que no hemos tenido a alguien en la consideración debida, nos sentimos culpables como mecanismo para tratarla mejor en el futuro, etcétera (Cosmides y Tooby, 2013).

Una emoción que ha recibido particular atención es la ira, que se produce cuando percibimos que no nos tratan con la consideración que creemos que nos merecemos (de ahí que los narcisistas sean bastante irritables). Frente a la teoría rival de que nos enfadamos porque se nos impone una desigualdad, la teoría del WTR nos permite entender por qué nos enfadamos más cuando alguien nos deja plantado por un motivo trivial que por uno trascendente (Sell, 2017).

Como es natural, esto solo es la génesis del impulso moral, constamos de módulos de carácter general que permiten razonar y gestionar las acciones con implicaciones

morales. Sigo pudiendo contar hasta diez antes de gritar, pero ahora comprendemos que la indignación y la ira viene de un sistema profundamente arraigado en nuestra mente que tiene que ver con el altruismo, la reciprocidad y, en último término, con el tipo de conductas que nos suscitan emociones por una u otra razón. Naturalmente, podemos discutir qué es bueno y qué debemos perseguir, pero el acceso a la comprensión del bien y el mal viene, en primera instancia, de lo aquí expuesto.

Es importante notar que nada de lo aquí expuesto pretende sugerir que la moralidad sea un producto rígido de la evolución, por el contrario, hay razones para pensar que se trata de una adaptación que exhibe plasticidad fenotípica i. e. cuya expresión varía en entornos distintos. Esto es perfectamente coherente con la observación antes referida de que la razón última es la cooperación: diferentes grupos en diferentes circunstancias necesitan conductas diferentes, parece difícil que la moralidad sea todoterreno e independiente del aprendizaje social.

Conclusión

En este artículo se ha bosquejado una defensa sobre el origen evolutivo de la moralidad, aludiendo para ello a las tesis

de más relevancia sobre teoría de juegos y psicología evolucionista. A través de la exposición de los modelos simulados de cooperación representados por el dilema del prisionero, se ha justificado en qué sentido es posible que sea beneficioso para un individuo experimentar altruismo psicológico. Naturalmente, esta justificación se ha usado para explicar el porqué del altruismo biológico, pero parece claro, que al menos en nuestra especie, el altruismo espontáneo está mediado por la experiencia del altruismo psicológico en este sentido, por lo que es un indicio también de por qué sentimos este tipo de estados mentales.

En segundo lugar, se ha defendido la naturaleza modular de la mente y los mecanismos más relevantes de producción de actos morales y de emociones morales. Si bien se ha dicho que esto no agota ni la reflexión ética ni el razonamiento moral, sí que podemos entender que es el origen de lo que nos hace capaces de captar la bondad o maldad de las acciones que percibimos. A través del estudio del WTR, podemos comprender qué es lo que subyace a nuestras ideas intuitivas y espontáneas sobre la cooperación, el altruismo, la moralidad y las expectativas que tenemos sobre las acciones de los demás. Creo que un estudio de la moralidad que pasara por alto el origen de estas intuiciones sobre el bien y el mal estaría irremediablemente incompleto.

Referencias

- Axelrod, R. y Hamilton, W.D. 1981. The evolution of cooperation. Basic Books: New York.
- Bueno, D. 2020. Genética y aprendizaje: Cómo influyen los genes en el logro educativo. *Journal of Neuroeducation* 1(1), 38–51.
- Cosmides, L. y Tooby, J. 2013. Evolutionary psychology: New perspectives on cognition and motivation. *Annual Review of Psychology* 64(1), 201–229.
- Dawkins, R. 2017. El gen egoísta extendido. Madrid: Bruño.
- Delton, A. W. et al. 2023. Cognitive foundations for helping and harming others: Making welfare tradeoffs in industrialized and small-scale societies. *Evolution and Human Behavior* 44(5), 1–17.
- Diéguez Lucena, A. J. 2012. La vida bajo escrutinio. Una introducción a la filosofía de la biología. Barcelona: Biblioteca Buridán.
- Haidt, J. 2001. The emotional dog and its rational tail: A social intuitionist approach to moral judgment. *Psychological Review* 108(4), 814–834.
- Hauser, M. D. 2007. Moral Minds. HarperCollins e-books.
- Kitcher, P. 2011. The ethical project. Massachusetts: Harvard University Press.
- Krebs, D. L. 2011. The Origins of Morality. Oxford: Oxford University Press.
- Pinker, S. 2018. La tabla rasa. La negación moderna de la naturaleza humana. Barcelona: Paidós.
- Poundstone, W. 2018. El dilema del prisionero. Madrid: Alianza.
- Sell, A. N. 2017. The grammar of anger: Mapping the computational architecture of a recalibrational emotion. *Cognition* 168, 110–128.
- Tomasello, M. 2016. A Natural History of Human Morality. Cambridge: Harvard University Press.
- Trivers, R. L. 1971. The evolution of reciprocal altruism. *The Quarterly Review of Biology* 46(1), 35–57.

La relación endosimbiótica entre la bacteria *Wolbachia* y los artrópodos

Patricia Jiménez-Flrido^{1, 2}, Rosario Planelló³, David Buckley^{1, 2}, José L. Bella^{1, 2}

¹Departamento de Biología (Genética), Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Madrid (UAM), 28049, Madrid, España.

²Centro de Investigación en Biodiversidad y Cambio Global (CIBC-UAM), Universidad Autónoma de Madrid, 28049, Madrid, España.

³Grupo de Entomología Molecular, Biomarcadores y Estrés Ambiental, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Educación a Distancia (UNED), 28232, Madrid, España.

bella@uam.es

El endosimbionte más prevalente en el mundo animal, y quizás el más abundante del planeta, es *Wolbachia*, con individuos infectados en el 40% de especies de artrópodos (sobre todo insectos) y en algunos nematodos. El predominio de esta bacteria se asocia con su transmisión por vía materna y con la manipulación que a menudo ejerce sobre el sistema reproductivo del hospedador de distintas maneras, como la incompatibilidad citoplasmática, la feminización o la muerte selectiva de los machos, y la inducción de la partenogénesis, como veremos posteriormente.

De esta forma, el sistema reproductivo de ambos sexos constituye el principal objetivo de *Wolbachia*, aunque también se encuentra en los tejidos somáticos (Kaur et al., 2021).

Dada la influencia que ejerce sobre la reproducción de sus hospedadores, *Wolbachia* se considera un parásito oportunista reproductivo en algunas especies. Sin embargo, establece otras relaciones simbióticas, a veces de tipo mutualista

obligado o facultativo, confiriendo ventajas adaptativas que pueden ser esenciales a sus hospedadores. En varios taxones se ha determinado que *Wolbachia* altera también diferentes rutas fisiológicas fundamentales de su hospedador, como el metabolismo, la respuesta inmune y el comportamiento. Además, puede manipular la biología de sus hospedadores mediante la modificación del epigenoma y la expresión génica (Baião *et al.*, 2019; LePage *et al.*, 2014). Sin embargo, todavía queda mucho por descubrir acerca de esta simbiosis, un campo de estudio en auge por su enorme interés tanto en un contexto evolutivo, como sanitario y de control de plagas.

LA BACTERIA *Wolbachia*

Wolbachia pipientis –único integrante de este género– es una alfa-proteobacteria Gram-negativa, que forma parte del orden Rickettsiales, dentro de la familia Anaplasmataceae. Esta bacteria se ha utilizado como modelo para estudiar la simbiosis, ya que mantiene relaciones tanto mutualistas como parasíticas con diferentes especies hospedadoras. Se encuentra exclusivamente en el interior de vesículas citoplasmáticas de las células del hospedador, sin llegar a formar bacteriocitos (células especializadas en albergar bacte-

rias), como ocurre en otros endosimbiontes. Dentro de las células, *Wolbachia* se desplaza utilizando el citoesqueleto del hospedador, algo esencial en la ovogénesis para transmitirse verticalmente y en la embriogénesis para propagarse por las células (Serbus *et al.*, 2008; Werren *et al.*, 2008).

Wolbachia tiene un genoma pequeño (0.96-1.8 megabases) y su secuenciación en diferentes especies hospedadoras ha permitido describir distintas cepas. La notable variación que muestra en el tamaño de su genoma depende de la especie hospedadora, según el tipo y dependencia de la relación simbiótica que mantengan: hay una reducción en torno al 30% en aquellas simbiosis de tipo mutualista obligado, en comparación con las parasíticas. También, se ha descrito una concordancia entre los genotipos mitocondriales con determinadas cepas de *Wolbachia* posiblemente por su transmisión vía materna compartida, así como la presencia de copias de ciertas secuencias del genoma del endosimbionte en las mitocondrias de algunos de sus hospedadores obligados (Sucháčková Bartoňová *et al.*, 2021). Además del impacto sobre las mitocondrias está el efecto sobre el genoma nuclear por el conflicto que genera durante la incompatibilidad citoplasmática. Además, se ha observado en ciertas especies una transferencia estable de ciertos genes de *Wolbachia* al nú-

cleo del hospedador (Funkhouser-Jones et al., 2015). Todo ello apunta a la estrecha coevolución de *Wolbachia* con sus hospedadores.

En el genoma de *Wolbachia* se ha encontrado un elevado número de elementos móviles, a diferencia de lo observado en otras Rickettsiales. Dentro de este “mobiloma” se distinguen el bacteriófago WO, ciertos transposones y algunos plásmidos. El fago WO se encuentra en estado de profago lisogénico en la mayoría de las cepas de *Wolbachia* estudiadas y juega un papel clave en la relación *Wolbachia*-artrópodos, ya que presenta en su genoma una secuencia denominada “módulo de asociación eucariota”, que ocupa un 30-70% de este. En él se localizan los genes que intervienen en la incompatibilidad citoplasmática y la muerte selectiva de los machos, que corresponden con algunos de los fenotipos inducidos clave para su transmisión por vía materna. Además, existe un movimiento de secuencias entre los genomas del fago, *Wolbachia* y los artrópodos, ya que hay casos en los que se han transferido también genes desde el profago al núcleo del hospedador. Por todo ello, se habla de la simbiosis tripartita entre el bacteriófago WO, *Wolbachia* y los artrópodos, por la coevolución que ha dado lugar a esta triple interacción tan íntima (Bordenstein y Bordenstein, 2016).

Respecto a la enorme diversidad genética de *Wolbachia*, la utilización del sistema de Tipificación Multilocus de Secuencias (MLST) sobre diferentes cepas, ha identificado 21 supergrupos filogenéticos de la misma: A-F, H-Q, S-U y V-W, encontrándose la mayoría de las cepas dentro de los supergrupos A y B. Un análisis filogenómico exhaustivo de las relaciones entre supergrupos basado en *whole-genome-shotgun*, sugiere que esta bacteria ha “saltado” entre artrópodos y nematodos al menos dos veces. Su capacidad para infectar universalmente a los artrópodos y adaptarse rápidamente a una amplia gama de hospedadores está restringida a un único linaje monofilético (que contiene los supergrupos A y B). Por tanto, la pandemia actualmente observable de este endosimbionte tiene, probablemente, un único origen evolutivo.

Las cepas de los supergrupos A y B, y en menor medida, E, F y G, están ampliamente extendidas entre los artrópodos terrestres, mientras que C y D se encuentran en ciertos nematodos (filarias), con una relación mutualista obligada. Los supergrupos restantes se limitan a clados más pequeños de artrópodos. Se estima que los supergrupos que infectan a artrópodos y nematodos divergieron hace unos 100 millones de años (Figura 1). La elevada incidencia de infección de *Wolbachia* se explica también por el cambio de hospe-

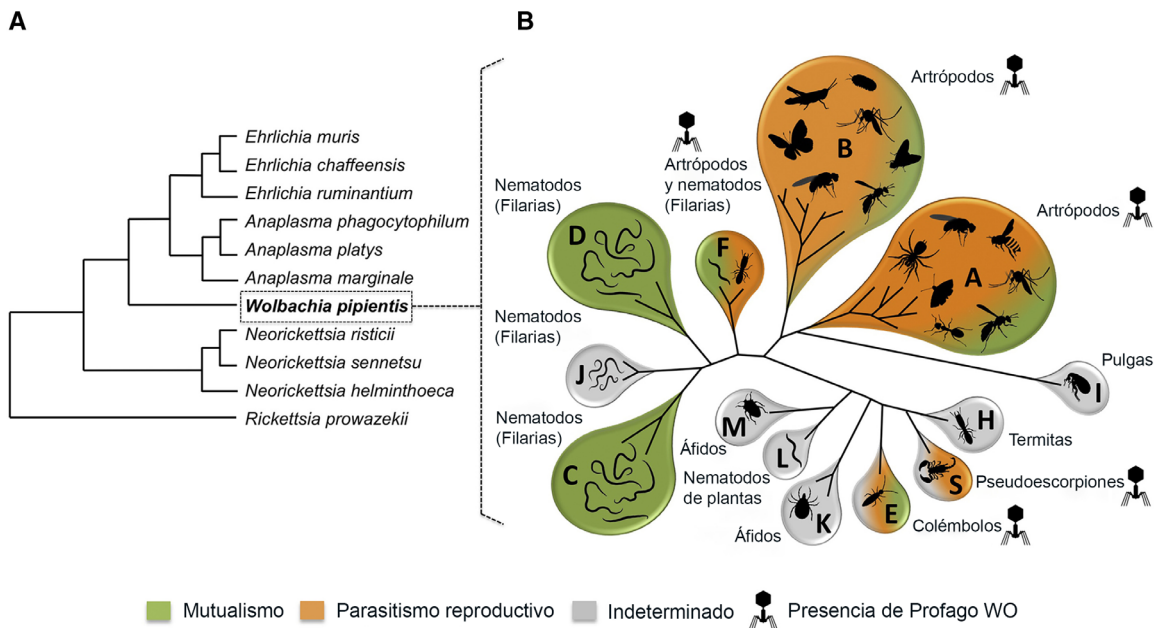


Figura 1. Filogenia y evolución de *Wolbachia* (A y B). Representación esquemática de (A) relaciones filogenéticas de *Wolbachia* y miembros de la familia Anaplasmataceae, con *Rickettsia* como grupo externo, y (B) un árbol filogenético consenso basado en rRNA 16S de los supergrupos de *Wolbachia*. Las posiciones filogenéticas de los supergrupos son hipotéticas, basadas en análisis de genes únicos y multigénicos. Los colores representan el tipo de relación que presentan las especies hospedadoras con cada uno de los supergrupos de *Wolbachia*. El símbolo de fago señala los supergrupos de *Wolbachia* donde se ha observado la presencia de profago WO. Modificado de Kaur et al. (2021), véase también Zug y Hammerstein (2018) para profundizar en el concepto de parasitismo reproductivo.

dador o transferencia horizontal durante su evolución. Esto se ha evidenciado en el medio natural y en el laboratorio a través del canibalismo y la depredación de individuos infectados, el parasitismo, la introgresión híbrida o por compartir nichos ecológicos (Sanaei et al., 2021). Hay, así mismo, evidencia de una transmisión re-

sidual vía paterna que puede suponer en algunos casos hasta el 2% de descendientes infectados.

La distribución de *Wolbachia* en los artrópodos parece ser consecuencia de los cambios de hospedador que se han producido de forma reciente, entre linajes

más o menos cercanos filogenéticamente, así como de las pérdidas de la infección en diferentes especies. Entre las cepas de los supergrupos A y B, que son los más extendidos, es más probable que se produzca esta transferencia horizontal entre artrópodos, incluso entre especies poco relacionadas. Parece que la mayor parte de los cambios de hospedador han ocurrido en el último millón de años y que la pérdida de *Wolbachia* es más frecuente que su adquisición en especies no infectadas. Por ello se debate si *Wolbachia* puede sobrevivir en el medio extracelular, aunque no existe evidencia alguna al respecto (Kaur et al., 2021; Sanaei et al., 2021).

Los mecanismos moleculares detrás de la interacción de *Wolbachia* con su hospedador son más bien desconocidos, debido a la dificultad de su estudio por su modo de vida intracelular exclusivo y a la ausencia en este endosimbionte del proceso de transformación, un mecanismo de transferencia de genes común en bacterias. Las investigaciones que describen cómo *Wolbachia* se dirige y concentra en las gónadas con el fin de transmitirse verticalmente sugieren que esta bacteria puede estar empleando cierto sistema bacteriano de secreción para alterar la fisiología del individuo infectado, ya que es un complejo proteico con la función de entregar carga, como ADN o proteínas, a

otras células, y que está conservado en la filogenia de este endosimbionte.

LA INFECCIÓN DE *Wolbachia* EN LOS ARTRÓPODOS

Como ya se ha indicado, *Wolbachia* es, probablemente, el simbiote de artrópodos más exitoso y extendido en el planeta. Se detecta en aproximadamente al 40% de sus especies, incluyendo a los insectos (parece estar presente en 10^6 especies de hexápodos), ácaros, arañas, escorpiones e isópodos terrestres. Su amplia distribución sugiere que debe de tener un gran efecto sobre la adecuación biológica del hospedador, posiblemente debido al impacto sobre sus sistemas reproductivo e inmune.

Aunque la relación de *Wolbachia* con los artrópodos suele ser de parasitismo reproductivo, hay especies con las que mantiene mutualismo facultativo y, en muy baja frecuencia, también obligado. El facultativo se manifiesta en protección frente a patógenos, aumento de la fertilidad y la longevidad y en el refuerzo del funcionamiento del metabolismo. Cabe señalar que *Wolbachia* puede mantener una relación como parásito reproductivo y mutualista en el mismo individuo. Así, en algunos casos, no se puede establecer

una diferenciación clara entre estas relaciones simbióticas al poder afectar *Wolbachia* al mismo proceso biológico como parásito y mutualista, como ocurre en *Drosophila melanogaster* y *Asobara tabida* (Zug y Hammerstein, 2015).

Las diferencias en la respuesta a la infección por *Wolbachia* y en los fenotipos inducidos por ella se han asociado con la carga del endosimbionte y con el tiempo que lleve establecida esta asociación. Lo primero está condicionado por diversos factores, tanto ambientales (extrínsecos), como aquellos propios del hospedador (intrínsecos). Entre los ambientales se incluyen la temperatura, la dieta o la microbiota del organismo infectado. Por otro lado, la densidad de la bacteria puede verse condicionada por la propia frecuencia estacional de *Wolbachia*, pero también por los mecanismos de control que presenta el hospedador al interferir en la dinámica de su desarrollo (López-Madrigal y Duarte, 2019).

Efectos de *Wolbachia* en la reproducción.

Wolbachia, de transmisión por vía materna, se aloja principalmente en los órganos reproductores de sus hospedadores. Los cuatro fenotipos reproductores más comunes inducidos por esta bacteria en el parasitismo reproductivo son los siguientes, aunque no todos ellos están presentes en todos los linajes, y varios de ellos pue-

den ser inducidos por una misma cepa o en un mismo hospedador (Werren et al., 2008; Kaur et al., 2021):

- **Incompatibilidad citoplasmática.** Es el fenotipo más extendido en artrópodos e implica la muerte embrionaria de todos o de parte de los descendientes de los cruzamientos entre machos infectados con hembras no infectadas, o infectadas con otra cepa diferente de la bacteria (Figura 2) (Zabal-Aguirre et al., 2014). Conlleva dos procesos: la modificación del esperma durante la espermatogénesis en machos infectados y el “rescate” de los embriones que están infectados por la misma cepa. Están involucrados un par de factores “cif” que conducen a una condensación alternativa de la cromatina de los espermatozoides, lo que impide que se produzca la fecundación con hembras no infectadas o que presenten otra cepa diferente. La fecundación sólo se produce por el “rescate” (reversión de la modificación previa) como resultado de la expresión de uno de estos factores en los óvulos de las hembras infectadas por la misma cepa.
- **Feminización de los machos.** Es un fenotipo descrito inicialmente en isópodos que ocurre también en determinados insectos, que implica el desarrollo como hembras funcionales de indivi-

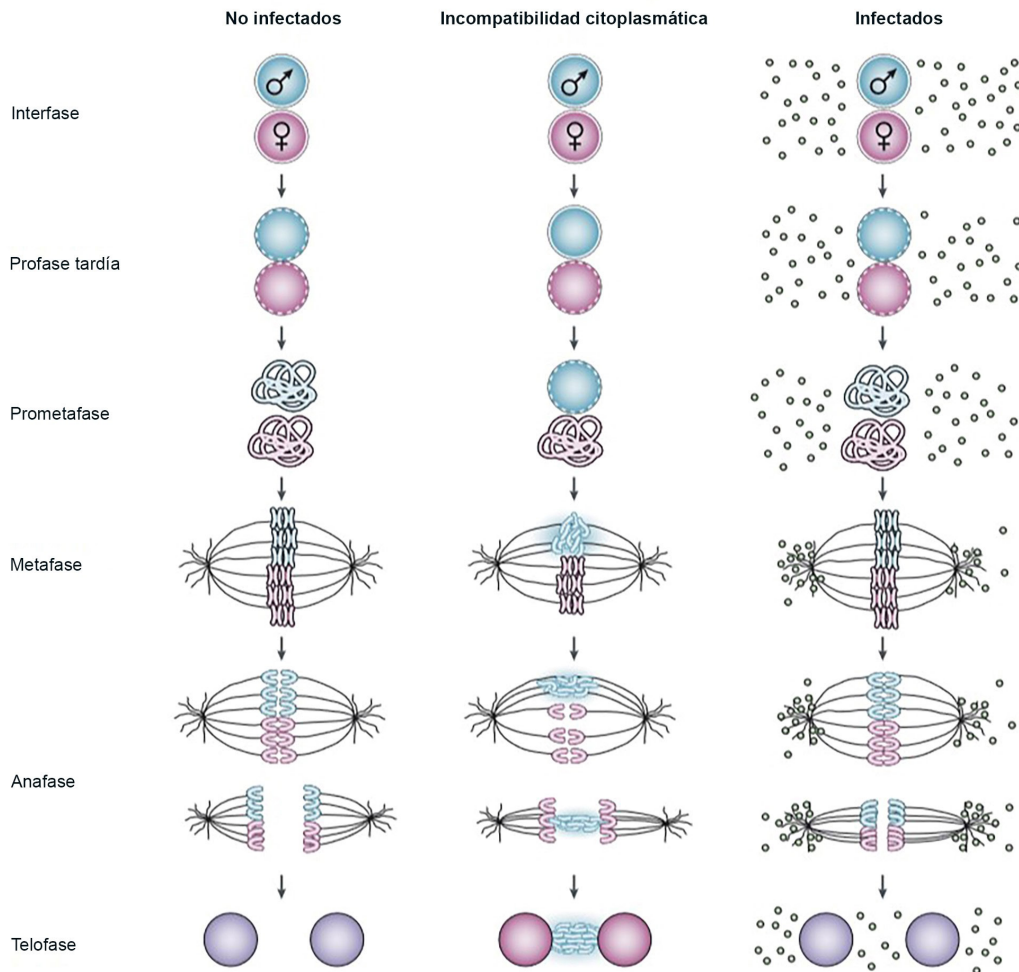


Figura 2. Base citológica de la incompatibilidad citoplasmática inducida por *Wolbachia*. En la primera división mitótica embrionaria en un cruce con incompatibilidad citoplasmática (columna central), ocurre una asincronía en el desarrollo de los pronúcleos paterno (azul) y materno (rosa). La ruptura de la envoltura nuclear y la condensación de la cromatina en los pronúcleos masculinos sucede más tarde que en los pronúcleos femeninos. En la metafase, los cromosomas paternos no están totalmente condensados, y en la anafase estos no segregan correctamente. Por otro lado, en un embrión infectado (columna derecha) se restaura la sincronía pronuclear y el desarrollo normal. La columna izquierda muestra el proceso normal, cuando el cruzamiento es entre individuos no infectados. Modificado de Werren *et al.* (2008).

duos que eran genética y morfológicamente machos, a través de procesos variables según las especies.

- **Muerte selectiva de los machos.** En este fenotipo –identificado en coleópteros, dípteros, lepidópteros y pseudoscorpiones– *Wolbachia* provoca la muerte selectiva embrionaria de los machos que descienden de hembras infectadas. En *Drosophila* se debe a la expresión del gen *wmk* del profago WO de *Wolbachia* durante la embriogénesis.
- **Partenogénesis.** Se ha observado en himenópteros, tisanópteros y ácaros trombidiformes, entre otros taxones que presentan un sistema de determinación del sexo por haplo-diploidía. En estas especies, cuando no están infectadas por *Wolbachia*, los óvulos sin fecundar (haploides) se desarrollan como machos; si están fecundados (diploides), se desarrollan como hembras. Sin embargo, en individuos infectados, los óvulos sin fecundar acaban teniendo un desarrollo diploide, lo que conlleva a que los descendientes sean mayoritariamente hembras.

Todos estos efectos implican la distorsión de la ratio de los sexos, ya que *Wolbachia* favorece que se desarrollen hembras (infectadas) en vez de machos,

promoviendo así su transmisión. Estos procesos inducidos por el endosimbionte pueden tener un papel relevante en la especiación, ya que generan barreras reproductoras entre individuos infectados y no infectados. Un ejemplo de esto se observa en dos especies de avispas parásitas del género *Nasonia*, donde *Wolbachia* impide la formación de individuos híbridos a través de incompatibilidad citoplasmática, lo que resulta en un aislamiento reproductivo completo postcopulatorio (Kaur et al., 2021).

Influencia de *Wolbachia* en el metabolismo.

Como endosimbionte obligado con un genoma pequeño que carece de ciertos genes clave para su metabolismo, *Wolbachia* no puede sintetizar todos los nutrientes necesarios para su supervivencia, dependiendo de su hospedador para obtenerlos. Por tanto, modifica determinadas rutas metabólicas del hospedador en su propio beneficio, como aquellas implicadas en la síntesis de lípidos y esteroides.

Sin embargo, conserva algunos genes relacionados con rutas metabólicas específicas para la producción de cofactores vitamínicos (a menudo vitaminas del grupo B), purinas, hemoproteínas y otros nutrientes, así como, en ocasiones, genes involucrados en vías de señalización concretas como la de la insulina. Esto impli-

ca que *Wolbachia* puede causar variedad de cambios fisiológicos metabólicos en sus diferentes hospedadores, así como el establecimiento de relaciones mutualistas a través del complemento alimenticio y de una mayor capacidad de adaptación en condiciones de estrés nutricional (que afecta a la fecundidad, la fertilidad y la supervivencia del hospedador) (Nikoh et al., 2014; Baião et al., 2019).

Efecto de *Wolbachia* en la respuesta inmune.

A pesar de ser un parásito reproductivo, *Wolbachia* parece que no suprime el sistema inmune del hospedador, sino que lo evade y establece relaciones simbióticas estables; de esta forma, no parece haber una clara respuesta inmunitaria contra la infección. No obstante, la respuesta es muy variable entre las pocas especies analizadas hasta la fecha, y se asocia con la densidad que haya del endosimbionte y con la estabilidad de la simbiosis, que depende del tiempo que lleve establecida, siendo generalmente mayor la respuesta inmune en el caso de hospedadores nuevos (López-Madrigal y Duarte, 2019). Incluso, se ha determinado que, en algunas especies, *Wolbachia* promueve una resistencia frente a diversos patógenos en la que probablemente estén involucrados tanto la bacteria por la pre-activación inmunitaria del hospedador o la competencia por el espacio y/o recursos con el

nuevo patógeno, como los mecanismos del propio hospedador que se activan en la respuesta inmune añadida.

Se han descrito casos en artrópodos, especialmente en insectos vectores de enfermedades contagiosas (como los mosquitos), en los que *Wolbachia* confiere protección antiviral e incluso defensa frente a otras infecciones bacterianas, nematodos parasíticos y al protista *Plasmodium*. Aun así, se trata de un tema debatible ya que la mayor parte de los estudios realizados al respecto muestran que se potencia la protección frente a los patógenos cuando *Wolbachia* se transfiere artificialmente a individuos que no están infectados normalmente, y no tanto en poblaciones naturales. En cualquier caso, se ha determinado que en sus hospedadores naturales con los que mantiene relaciones simbióticas estables, *Wolbachia* modula su sistema inmune al alterar la expresión génica. Además, se sugiere que las respuestas inmunes del hospedador intervienen de forma relevante en el tropismo tisular de *Wolbachia* (Baião et al., 2019; Kaur et al., 2021).

Repercusión de *Wolbachia* en el comportamiento.

La infección por *Wolbachia* puede inducir modificaciones en el comportamiento de sus hospedadores, evidenciando la interacción tan sutil y sofisticada que puede

llegar a establecer. Esto se debe a su capacidad para localizarse en el cerebro u otras regiones del sistema nervioso central, donde altera la expresión de determinados genes que influyen en el comportamiento. Aunque la información acerca de estos efectos es bastante limitada y, en algunos casos, controvertida, diversos estudios han determinado que *Wolbachia* puede perturbar los siguientes procesos en sus hospedadores (Bi y Wang, 2020):

- **El sueño.** Por ejemplo, en *D. melanogaster* aumenta el tiempo total de reposo al incrementar el número de episodios nocturnos, pero disminuye su calidad. Esto se asocia con la sobreexpresión de genes implicados en la síntesis de neurotransmisores relacionados con los ciclos de sueño.
- **La frecuencia de alimentación.** Los cambios comportamentales alimentarios se han investigado en mosquitos por su relevancia en la transmisión de enfermedades infecciosas. En general, la infección artificial con *Wolbachia* disminuye la eficacia de la alimentación con sangre por la reducción de la frecuencia de tomas debido a un defecto en la probóscide de estos individuos.
- **La agresividad de los machos.** La competición entre machos es muy re-

levante en la competencia intrasexual de la reproducción de los insectos, ya que influye en su *fitness* reproductivo. Se ha observado que *Wolbachia* en *D. melanogaster* disminuye los comportamientos agresivos en machos previos al apareamiento, un efecto vinculado a la expresión de neurotransmisores asociados con la agresividad de los machos en insectos.

- **La actividad locomotora.** Ciertos estudios en *Drosophila nigrosparsa*, señalan que *Wolbachia* modifica la actividad locomotora de sus hospedadores ante señales olfativas o térmicas.
- **El comportamiento en el apareamiento.** En *D. melanogaster* y *D. simulans* la tasa de apareamiento es significativamente mayor en individuos infectados con respecto a los no infectados. Una mayor tasa de apareamiento puede tener implicaciones en la proliferación de *Wolbachia* en la población o, según ciertos estudios, suponer una adaptación de los machos infectados para aumentar su éxito reproductivo al disminuir la incompatibilidad citoplasmática (es decir, con objeto de transmitir sus propios genes). Aunque su efecto se haya detectado mayoritariamente en el comportamiento de los machos, *Wolbachia* también ha demostrado influir en la preferencia de apareamiento

de las hembras en avispas parasitoides.

- **La capacidad de aprendizaje y memoria.** En algunas especies, la infección altera significativamente el aprendizaje y la memoria, lo que puede condicionar su supervivencia. Por ejemplo, la retención de recuerdos en avispas parasitoides, que disminuye en algunos casos con la infección de *Wolbachia*, puede vincularse con que una menor memoria aumente la dispersión de los organismos infectados a nuevos ambientes, al olvidar la información sobre entornos anteriores.
- **La termorregulación.** Los simbioses bacterianos que se encuentran en artrópodos tienen la capacidad de alterar la tolerancia térmica de sus hospedadores. *Wolbachia* puede influir en la termorregulación y fisiología de los insectos, como se ha observado en varias especies de *Drosophila* y sus hábitos de preferencia térmica que varían según la cepa del endosimbionte. Por otra parte, *Wolbachia* es una bacteria termosensible, hasta el punto de que en diversos estudios se ha utilizado el choque térmico para suprimir su infección. Por tanto, la temperatura ambiental interviene en la densidad bacteriana y, además, su variación a lo largo del ciclo vital del hospedador afecta a la proporción de individuos infectados en la población.

La información disponible sobre los efectos que provoca *Wolbachia* en el comportamiento de sus hospedadores es bastante limitada, ya que se ha centrado en el estudio de unas pocas especies de insectos, fundamentalmente dípteros del género *Drosophila*. Esto reviste mayor relevancia si consideramos la importancia que puede tener este endosimbionte cuando infecta a vectores de enfermedades, o afectan a artrópodos plaga.

Efecto de *Wolbachia* sobre la expresión génica y el epigenoma.

Es evidente que *Wolbachia* modifica la expresión de genes implicados en rutas fisiológicas concretas de sus hospedadores. Además del estudio de la actividad transcripcional de genes específicos, investigaciones recientes han realizado análisis comparativos de transcriptomas completos en diferentes especies de insectos, lo que ha permitido identificar de manera global genes con expresión diferencial entre individuos infectados y no infectados. Así, esta aproximación “ómica” ahonda en los efectos que la bacteria tiene sobre la reproducción, el metabolismo o la inmunidad, y ha determinado que influye en otros procesos biológicos como la proteólisis, la degradación lisosomal, ciertas funciones musculares, la señalización de feromonas o la percepción visual a través de la alteración de la actividad transcripcional en sus hospedadores (Baião et al., 2019).

La presencia de *Wolbachia* también se ha relacionado con cambios en el epigenoma del hospedador mediante modificaciones sobre el ADN y las histonas que lo acompañan, condicionando su estructura y la expresión génica. Sin embargo, la información disponible es limitada y se ha centrado principalmente en investigar cómo afecta *Wolbachia* a la metilación global del ADN, una modificación epigenética fundamental en los artrópodos que también interviene en la respuesta inmune frente a infecciones bacterianas. En algunas especies de insectos se ha observado un aumento en la metilación en respuesta a la infección, mientras que en otros casos se produce lo contrario. Esta modificación, por otra parte, se ha relacionado con la incompatibilidad citoplasmática que induce *Wolbachia* (LePage et al., 2014). Aun con el uso de estos análisis moleculares, se desconoce el mecanismo preciso responsable tanto de la alteración de la expresión génica, como de la modificación del epigenoma.

***Wolbachia*, VECTOR PARA EL CONTROL BIOLÓGICO DE PLAGAS Y ENFERMEDADES**

La influencia de *Wolbachia* sobre distintos procesos fisiológicos de sus hospedadores, especialmente la reproducción,

junto con su amplia distribución en los artrópodos, han despertado el interés en su investigación para el control de enfermedades humanas y del ganado, así como de plagas agrícolas.

Con respecto a su aplicación en el ámbito sanitario, la Organización Mundial de la Salud recomienda su uso para controlar enfermedades infecciosas transmitidas por mosquitos, como la malaria y especialmente aquellas de origen viral como el dengue y el Zika. Diferentes cepas de *Wolbachia* se utilizan para infectar artificialmente a mosquitos vectores de infecciones, como *Aedes aegypti* a través de organizaciones como el *World Mosquito Program*. En estos nuevos hospedadores, entre otros efectos, *Wolbachia* reduce la replicación de los virus y disminuye su frecuencia de ingesta de la sangre, limitando la capacidad de transmisión de estos patógenos. Así se controlan las poblaciones naturales de mosquitos, lo cual parece ser bastante efectivo en la reducción de la transmisión de enfermedades infecciosas (Dutra et al., 2016). Además, y aunque no se trate de artrópodos, cabe mencionar que las enfermedades causadas por nematodos, entre ellas las filariasis, se están tratando con fármacos que tienen como objetivo a *Wolbachia*, ya que esta bacteria es un mutualista obligado en muchos de estos parásitos.

En cuanto a su utilización como pesticida natural, aún se necesitan estudios para establecer unas estrategias que permitan proteger a los cultivos agrícolas frente a plagas ocasionadas por insectos susceptibles a esta bacteria. En este sentido, hay algunos resultados que apuntan a una reducción de la transmisión del virus del achaparramiento irregular en los cultivos de arroz tras emplear métodos con *Wolbachia* (Gong et al., 2023).

En definitiva, los efectos que causa *Wolbachia* en los artrópodos se están aplicando en el ámbito sanitario y agrícola para controlar diferentes infecciones de patógenos que se transmiten a través de vectores como los mosquitos, como es el caso, con éxito, de poblaciones en EEUU, Singapur, Tailandia, México o Australia. La infección con *Wolbachia* en estos animales se realiza de forma artificial, ya que los vectores no suelen presentar este endosimbionte en el medio natural. Por tanto, seguir investigando acerca de la relación *sensu amplio* que mantiene *Wolbachia* con sus hospedadores también tiene interés aplicado potencial.

CONCLUSIONES

- *Wolbachia* es un endosimbionte ampliamente distribuido en los artrópodos que establece mayoritariamente asociaciones de parasitismo reproductivo, así como ocasionalmente de mutualismo facultativo y obligado.
- Los efectos de *Wolbachia* sobre sus hospedadores afectan a diferentes procesos fisiológicos, especialmente a la reproducción, pero también al metabolismo, al sistema inmune y al comportamiento. Todo ello, se asocia con las alteraciones que provoca en la expresión génica, pero también sobre el epigenoma de sus hospedadores.
- La influencia de *Wolbachia* es variable entre las diferentes especies debido a la carga del endosimbionte y la naturaleza de la relación que mantengan.
- La coevolución de *Wolbachia* con los artrópodos es fascinante, manifestando una estrecha y compleja relación endosimbiótica. Seguir investigando en ello supondrá la obtención de resultados clave tanto en la biología evolutiva, debido a su papel en la especiación, como, potencialmente en el ámbito sanitario y agrícola.

AGRADECIMIENTOS.

Nuestro grupo está financiado por el Ministerio de Economía y Competitividad español (MINECO), a través del proyecto I+D+i PID2019-104952GB-I00. Patricia Jiménez-Florido disfruta el contrato de Formación del Profesorado Universitario (FPU) 22/02220 del Ministerio español de Ciencia, Innovación y Universidades.

BIBLIOGRAFÍA.

- Baião, G.C., Schneider, D.I., Miller, W.J., et al. 2019. The effect of *Wolbachia* on gene expression in *Drosophila paulistorum* and its implications for symbiont-induced host speciation. *BMC Genomics*, 20(1): 465.
- Bi, J. y Wang, Y.F. 2020. The effect of the endosymbiont *Wolbachia* on the behavior of insect hosts. *Insect Science*, 27(5): 846-858.
- Bordenstein, S.R. y Bordenstein, S.R. 2016. Eukaryotic association module in phage WO genomes from *Wolbachia*. *Nature Communications*, 7(1): 13155.
- Funkhouser-Jones, L.J., Sehnert, S.R., Martínez-Rodríguez, P., et al. 2015. *Wolbachia* co-infection in a hybrid zone: discovery of horizontal gene transfers from two *Wolbachia* supergroups into an animal genome. *PeerJ*, 3: e1479
- Gong, J.T., Li, T.P., Wang, M.K., et al. 2023. *Wolbachia*-based strategies for control of agricultural pests. *Current Opinion in Insect Science*, 57: 101039.
- Kaur, R., Shropshire, J.D., Cross, K.L., et al. 2021. Living in the endosymbiotic world of *Wolbachia*: A centennial review. *Cell Host Microbe*, 29(6): 879-893.
- LePage, D.P., Jernigan, K.K. y Bordenstein, S.R. 2014. The relative importance of DNA methylation and *Dnmt2*-mediated epigenetic regulation on *Wolbachia* densities and cytoplasmic incompatibility. *PeerJ*, 2: e678.
- López-Madrigal, S. y Duarte, E.H. 2019. Titer regulation in arthropod *Wolbachia* symbioses. *FEMS Microbiology Letters*, 366(23): fnz232.
- Nikoh, N., Hosokawa, T., Moriyama, M., et al. 2014. Evolutionary origin of insect-*Wolbachia* nutritional mutualism. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 111(28): 10257-10262.
- Sanaei, E., Charlat, S. y Engelstädter, J. 2021. *Wolbachia* host shifts: routes, mechanisms, constraints and evolutionary consequences. *Biological Reviews*, 96(2): 433-453. doi: 10.1111/brv.12663

- Serbus, L.R., Casper-Lindley, C., Landmann, F., et al. 2008. The genetics and cell biology of *Wolbachia*-host interactions. *Annual Review of Genetics*, 42: 683-707.
- Sucháčková Bartoňová, A., Konvička, M., Marešová, J., et al. 2021. *Wolbachia* affects mitochondrial population structure in two systems of closely related Palaearctic blue butterflies. *Scientific Reports*, 11(1): 3019.
- Werren, J.H., Baldo, L. y Clark, M.E. 2008. *Wolbachia*: master manipulators of invertebrate biology. *Nature Reviews Microbiology*, 6(10): 741-751.
- Zabal-Aguirre, M., Arroyo, F., García-Hurtado, J., et al. 2014. *Wolbachia* effects in natural populations of *Chorthippus parallelus* from the Pyrenean hybrid zone. *Journal of Evolutionary Biology*, 27(6): 1136-1148.
- Zug, R. y Hammerstein, P. 2015. Bad guys turned nice? A critical assessment of *Wolbachia* mutualisms in arthropod hosts. *Biological Reviews*, 90(1): 89-111

Respuestas eco-evolutivas frente a la radiación ionizante en anfibios de Chornobyl*

Pablo Burraco¹ y Germán Orizaola^{2,3}

¹Estación Biológica de Doñana-CSIC, Sevilla

²IMIB-Instituto Mixto de Investigación en Biodiversidad (Universidad de Oviedo-CSIC-Principado de Asturias) Mieres, Asturias

³Unidad de Zoología, Departamento de Biología de Organismos y Sistemas, Universidad de Oviedo, Oviedo, Asturias. burraco@ebd.csic.es, orizaolagerman@uniovi.es

En la actualidad, la vida silvestre está expuesta a intensas presiones derivadas de la actividad humana, lo que ha generado importantes cambios ecológicos y evolutivos en multitud de sistemas naturales. Procesos como la destrucción del hábitat y su fragmentación, el cambio climático, la dispersión de especies exóticas o la liberación de contaminantes al medio ambiente están modificando de manera radical las condiciones de vida de numerosos organismos tanto a escala local como global. Entender los efectos de esos cambios, incluyendo la capacidad de adaptación de

diferentes poblaciones y especies, es vital para poder establecer criterios de conservación adecuados.

Uno de los contaminantes que puede impactar de forma más severa en los organismos vivos son las sustancias radiactivas. Desde el origen de la vida en nuestro planeta, los organismos vivos han estado expuestos a diferentes fuentes de radiación, y lo continúan estando. Esta radiación puede tener un origen natural pero, últimamente, también un origen artificial, generado por la actividad humana. La ra-

diación que experimentan los organismos vivos de forma natural proviene fundamentalmente de las radiaciones ultravioleta e ionizante. La ultravioleta deriva de la actividad solar, mientras que la radiación ionizante natural se debe tanto a radiación cósmica de fondo, como a compuestos radiactivos naturales (como por ejemplo, el radón), y es conocida como “radiación de fondo”. La radiación ionizante generada por la actividad humana ha pasado a formar parte de sistemas naturales como consecuencia, fundamentalmente, de pruebas de armas atómicas y de accidentes en instalaciones nucleares. Entre estos últimos, los accidentes ocurridos en las centrales nucleares de Chernobyl (Ucrania) en 1986 y Fukushima (Japón) en 2011 causaron la mayor liberación accidental de compuestos radiactivos al medio natural en la historia.

La radiación ionizante, generada durante la desintegración de compuestos radiactivos, tiene la energía y el tamaño preciso para penetrar en las células y dañar su material genético. Este daño puede producirse de manera directa, mediante la rotura físi-

ca de las cadenas de ADN (roturas simples, dobles o múltiples), o de manera indirecta cuando las ondas radiactivas interactúan con moléculas de agua, generando radicales libres que pueden, a su vez, dañar las cadenas de ADN. Además, la exposición a radiación ionizante puede conllevar daño en otros elementos importantes para la estabilidad celular y del organismo. El nivel de daño depende de la tasa de exposición a la radiación, que es función de la intensi-

dad de la radiación experimentada y del tiempo de exposición. Una tasa de exposición alta puede implicar muerte celular, el deterioro de la condición física de un individuo e incluso causar su muerte. Si dicho daño no es muy ge-

neralizado, éste puede ser corregido por la maquinaria de reparación celular, pero si este sistema no logra reparar los daños o comete errores durante la reparación del material genético, el resultado será la generación de mutaciones. Las mutaciones adquiridas a consecuencia de la exposición a radiación de alta intensidad son fuente de numerosos problemas de salud, incluyendo diversas formas de cáncer. Por el contrario, la generación de mutaciones a consecuencia de la exposición a radiación

*La radiación ionizante,
generada durante la
desintegración de compuestos
radiactivos, tiene la energía
y el tamaño preciso para
penetrar en las células y
dañar su material genético*

natural de fondo se considera una de las mayores fuentes de variabilidad genética a lo largo de la historia evolutiva.

El accidente de Chornobyl y su impacto sobre la fauna

El 26 de abril de 1986, durante una prueba de seguridad realizada en el reactor número 4 de la central nuclear Vladimir Ilich Lenin, situada en el norte de Ucrania, el reactor entró en una reacción descontrolada que generó un sobrecalentamiento y un aumento de la presión en el mismo. La pérdida de control de la reacción produjo varias explosiones que volaron la tapa del reactor. El núcleo del reactor, con todo el combustible nuclear en su interior, quedó expuesto al aire y se generó, además, un incendio en las barras de grafito que actuaban como moderadoras de la reacción. Como consecuencia de todos estos eventos, se liberó una gran cantidad de material radiactivo que se distribuyó por amplias zonas del este, centro y norte de Europa. No se sabe con seguridad la cantidad de material radiactivo liberado en el accidente, pero se estima que fue varios cientos de veces mayor que el contenido en las bombas atómicas lanzadas por el ejército de Estados Unidos sobre las ciudades japonesas de Hiroshima y Nagasaki en 1945.

La generación de mutaciones a consecuencia de la exposición a radiación natural de fondo se considera una de las mayores fuentes de variabilidad genética a lo largo de la historia evolutiva

El accidente de Chornobyl tuvo un impacto severo inicial sobre los organismos vivos (Beresford et al., 2016). Uno de los escenarios que mejor refleja las consecuencias del accidente es el conocido como “bosque rojo”, un pinar cercano a la central nuclear que recibió las dosis más altas de radiación tras el accidente, provocando la muerte instantánea de todos los árboles de esa zona, cuyas acículas se volvieron rojas. El impacto sobre la fauna, si bien imposible de cuantificar con precisión en los momentos iniciales, también fue muy importante. Se han descrito efectos como el aumento de mutaciones, pérdida de fertilidad, alteraciones inmunitarias, o la aparición de cataratas o leucemia (Møller y Mousseau, 2006).

Han pasado casi cuatro décadas desde el accidente y los niveles de radiación en el entorno de Chornobyl han descendido más de un 90% dada la transformación

natural de los compuestos radiactivos. Además, los isótopos radiactivos con una mayor capacidad de generar daño biológico, como los de yodo (^{131}I), son aquellos con periodos de semi-desintegración más cortos, y hace décadas que ya no están presentes en Chornobyl. Estudios recientes han mostrado que la zona alberga una gran abundancia y diversidad de fauna, siendo ocupada por un gran número de especies amenazadas a nivel regional y continental (e.g. Deryabina *et al.*, 2015; Beresford *et al.*, 2023). Todavía existe debate científico sobre los efectos a largo plazo del accidente en la vida silvestre (Møller y Mousseau, 2006; Beresford *et al.*, 2020), pero comienza a existir un consenso generalizado sobre el papel de la Zona de Exclusión de Chornobyl como ejemplo de renaturalización pasiva (gracias a la ausencia casi total del ser humano en la zona) y como una de las mayores reservas naturales del continente europeo (Perino *et al.*, 2019).

Anfibios y radiación ionizante

En 2016 iniciamos un proyecto de investigación para examinar la situación actual de la fauna en la zona afectada por la contaminación del accidente de Chornobyl. El objetivo principal era analizar las respuestas ecológicas y evolutivas de

la exposición a radiación ionizante en un contexto natural. Nuestros trabajos se han centrado principalmente en los anfibios y en concreto en la rana de San Antonio oriental (*Hyla orientalis*; Figura 1), una especie críptica estrechamente emparentada con la rana de San Antonio europea (*Hyla arborea*) que se distribuye por Asia Menor y el sudeste de Europa. Esta especie se reproduce en primavera y presenta, en general, una coloración dorsal verde brillante (Figura 1).

Los anfibios son excelentes modelos de estudio para examinar los efectos de la contaminación radiactiva sobre los organismos vivos, por varios motivos (Orizaola, 2022). Por un lado, la mayoría de especies de anfibios mantiene un ciclo de vida complejo, con una etapa acuática (fase embrionaria y larvaria) y otra terrestre (fases juvenil y adulta, generalmente también ligadas a zonas acuáticas, al menos para la reproducción), lo que hace que a lo largo de su vida estén expuestos a los compuestos radiactivos presentes en ambos ambientes. Esto también facilita el cálculo de los niveles de radiación a los que un individuo ha estado expuesto a lo largo de su ciclo vital, algo imprescindible para establecer la relación entre la dosis recibida y los efectos analizados. Por otro lado, los anfibios tienen, en general, una capacidad de dispersión limitada, y en muchos casos vuelven a reproducirse en



Figura 1. Macho de rana de San Antonio oriental (*Hyla orientalis*) durante la temporada de reproducción, entorno de Slavutych, Ucrania, junio de 2019.

las mismas masas de agua en las que nacieron (i.e. alta filopatría), lo que facilita el diseño de estudios ecológicos que investiguen *in situ* el impacto de la radiación. Además, los estadios iniciales del ciclo de vida de los anfibios (embriones y larvas) se usan frecuentemente en estudios experimentales de laboratorio, lo que permite examinar, bajo condiciones controladas de ambiente común los mecanismos subyacentes a algunos de los patrones observados en condiciones de campo. Como vertebrados, se conocen en detalle procesos eco-fisiológicos, así como de regulación genética y epigenética de su desarrollo, lo que permite examinar con mayor precisión los efectos biológicos de la exposición a radiación. Finalmente, por

su proximidad filogenética a los humanos (considerando los organismos utilizados en experimentos de radioecología) algunos de los efectos observados pueden ser extrapolados a nuestra especie, una vez considerados los diferentes niveles de exposición y de sensibilidad a radiaciones ionizantes.

Efectos de la exposición crónica a radiación ionizante en anfibios de Chernobyl

Nuestros primeros trabajos se centraron en examinar en detalle el nivel de radiación absorbida por los individuos estudiados. La gran mayoría de estudios

previos habían considerado únicamente la radiación ambiental de las localidades de estudio como medida de la exposición de un organismo (e.g. Møller y Mousseau, 2006), lo que puede llevar a cometer errores de estimación de la radiación experimentada por los organismos en condiciones naturales (Beresford et al., 2020). En nuestro caso, calculamos la dosis total experimentada

por cada individuo como una medida de la dosis interna absorbida, considerando el nivel de cesio (^{137}Cs) contenido en músculo y estroncio (^{90}Sr) contenido en hueso, combinada con los niveles de radiación ambiental y considerando diversos factores de corrección (Burraco et al., 2021b). A partir de estas medidas hemos descubierto que ninguno de los ejemplares de *Hyla orientalis* capturados

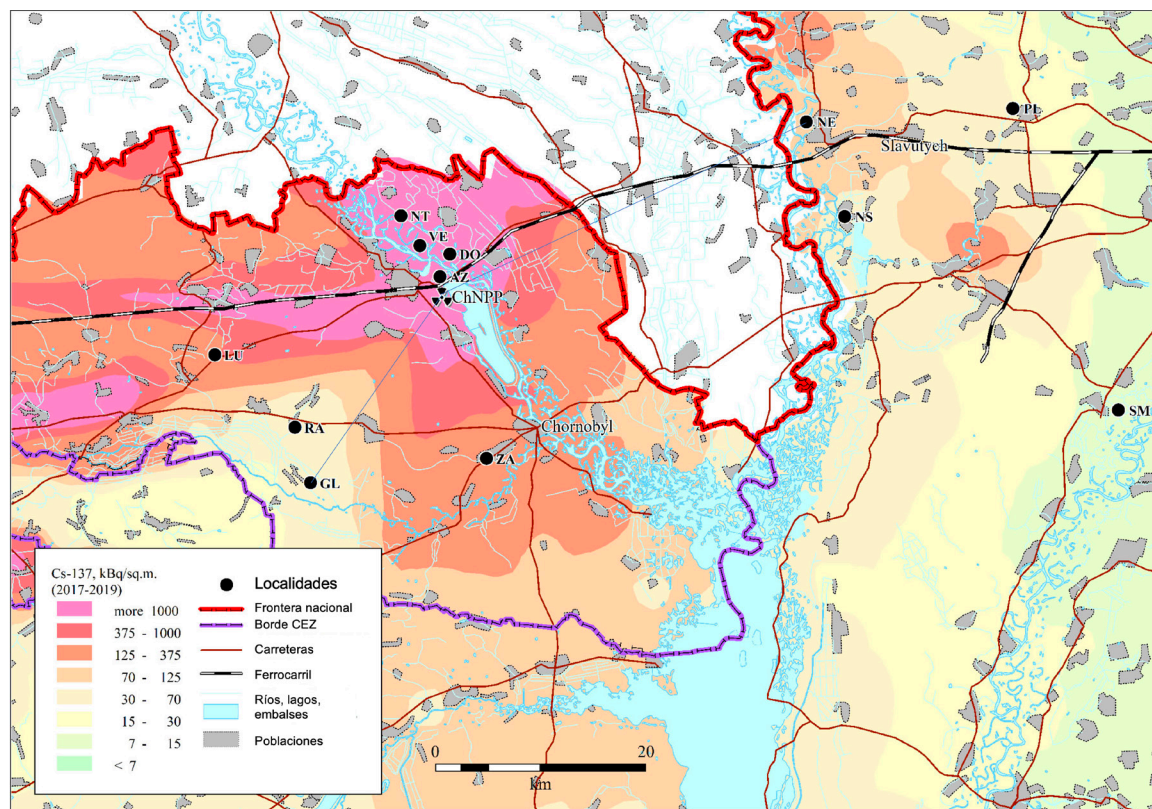


Figura 2. Localidades muestreadas durante el proyecto sobre las respuestas eco-evolutivas de la exposición a radiación en anfibios de Chernóbil.

en Chornobyl tenía niveles de radiación por encima de los considerados como relevantes para causar efectos biológicos según recomendaciones de instituciones internacionales (Burraco et al., 2021b). Esto lo observamos incluso en ranas capturadas en zonas que se encuentran, aún hoy en día, entre las que poseen los niveles más altos de radiación del planeta (Figura 2).

En estudios posteriores no hemos detectado cambios relevantes en parámetros morfológicos y fisiológicos medidos a lo largo de un gradiente de radiación que comprendía tanto zonas sin contaminación radiactiva como algunas altamente contaminadas. No encontramos diferencias a lo largo de este gradiente de radiación ni cuando medimos parámetros sanguíneos asociados a daño fisiológico (Burraco et al., 2021a), ni daño orgánico (Burraco et al. 2023), ni en niveles de estrés oxidativo (Burraco y Orizaola, 2022). Tampoco encontramos cambios en la edad o marcadores de envejecimiento (la longitud de los telómeros de sus cromosomas) de los ejemplares estudiados en

múltiples localidades en el área de Chornobyl (Burraco et al. 2024). Todos estos resultados indican que, como sugerían los valores de exposición radiológica, los niveles de radiación experimentados en la actualidad por los anfibios en Chornobyl no son suficientes para causar un daño biológico significativo.

Evolución rápida de melanismo en anfibios de Chornobyl

Uno de los campos de investigación más interesantes relativos al impacto biológico del accidente de Chornobyl en la actualidad, se centra en examinar la posible aparición de procesos de adaptación a la radiación en los organismos vivos (Møller y Mousseau, 2016). Una exposición aguda a radiación ionizante puede generar una intensa presión selectiva, favoreciendo la aparición de respuestas adaptativas rápidas. Si bien los niveles de radiación actuales podrían no ser suficientes para generar este tipo de respuestas, los niveles registrados inmediata-

Los niveles de radiación experimentados en la actualidad por los anfibios en Chornobyl no son suficientes para causar un daño biológico significativo

Las moléculas de melanina podrían tener una doble función: la de bloquear de manera mecánica parte de la radiación ionizante, y la de neutralizar parte de los radicales libres generados por la radiación

mente después del accidente fueron dos órdenes de magnitud superiores, lo que podría haber dado lugar a fuertes procesos selectivos. Algunos estudios previos han sugerido la posible existencia de respuestas adaptativas frente a la exposición crónica a radiación ionizante en aves de Chernobyl, mediada por la producción de pigmentos melánicos como la eumelanina (Galván *et al.*, 2014). Otros estudios en hongos y levaduras han revelado también que la coloración basada en melanina puede mitigar el impacto de diferentes formas de radiación, incluida la ionizante

(e.g. Dadachova *et al.*, 2008). En el contexto de la exposición a radiación, las moléculas de melanina podrían tener una doble función: la de bloquear de manera mecánica parte de la radiación ionizante, y la de neutralizar parte de los radicales libres generados por la radiación, reduciendo así su impacto sobre las células.

En nuestro trabajo en Chernobyl, y tras detectar ejemplares completamente melánicos en nuestra especie de estudio (Figura 3), nos propusimos investigar en detalle la relación entre los niveles de radiación

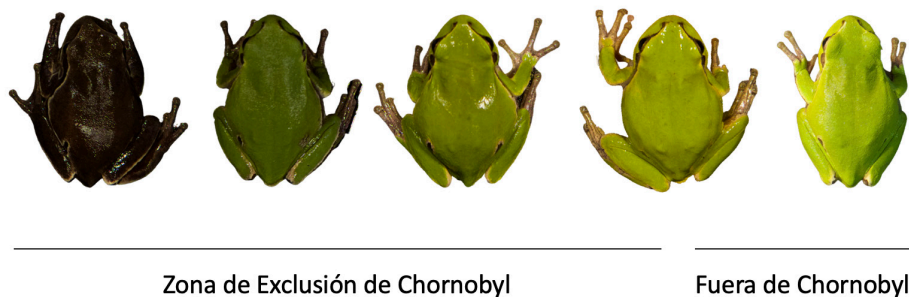


Figura 3. Rango de variación de la coloración dorsal en machos reproductores de rana de San Antonio oriental (*Hyla orientalis*) muestreados en el norte de Ucrania.

absorbidos por las ranas y su coloración corporal. Para ello, a lo largo de tres años (2017-2019) capturamos 189 machos durante la temporada de cría (mayo-junio) en doce localidades distribuidas por todo el gradiente de radiación experimentado por la especie en el norte de Ucrania. Este muestreo incluyó ocho localidades dentro de la Zona de Exclusión de Chornobyl, alcanzando los $16 \mu\text{Sv/h}$ de radiación ambiental media (la radiación natural de fondo en la zona, así como en la mayor parte del planeta, se sitúa de media en torno a $0,1\text{-}0,2 \mu\text{Sv/h}$), con picos de hasta unos $200 \mu\text{Sv/h}$. Además, utilizamos como localidades control cuatro zonas situadas en los alrededores de la ciudad de Slavutych, a unos 100 km al este de Chornobyl, que mantienen niveles de radiación en torno a $0,1 \mu\text{Sv/h}$ (Burraco y Orizaola 2022). Para cada individuo estimamos el nivel de radiación total absorbida (integrando exposición ambiental y exposición interna acumulada en huesos y músculo; Burraco *et al.*, 2021b) y tomamos diversas medidas morfológicas, además de una fotografía dorsal para cuantificar su coloración con la ayuda de una escala de color y mediante el uso de técnicas de análisis

de imagen. Además, tomamos muestras de tejido muscular para estimar los niveles de diferentes parámetros asociados a estrés oxidativo, que suelen aumentar con la exposición a radiación ionizante.

Los análisis de coloración mostraron que no existía una relación significativa entre la luminancia dorsal de las ranas muestreadas y los niveles de radiación experimentados por cada individuo en la actualidad (Figura 4a). La luminancia es

un rasgo integrador que describe la luminosidad que emerge de una superficie y es percibida por un individuo. Los valores de luminancia se distribuyen en un rango de 0 a 100 % de reflectancia,

correspondientes a los estándares de luminancia del blanco y el negro, respectivamente (Burraco y Orizaola, 2022). En cambio, detectamos una relación directa entre la luminancia dorsal de los anfibios y la distancia a zonas que experimentaron los máximos niveles de radiación inmediatamente después del accidente ($^{137}\text{Cs} > 3700 \text{ kBq/m}^2$ en mayo de 1986; Figura 4b). Las localidades que experimentaron los niveles más agudos de radiación tras la explosión en el reactor nuclear se carac-

Detectamos una relación directa entre la luminancia dorsal de los anfibios y la distancia a zonas que experimentaron los máximos niveles de radiación

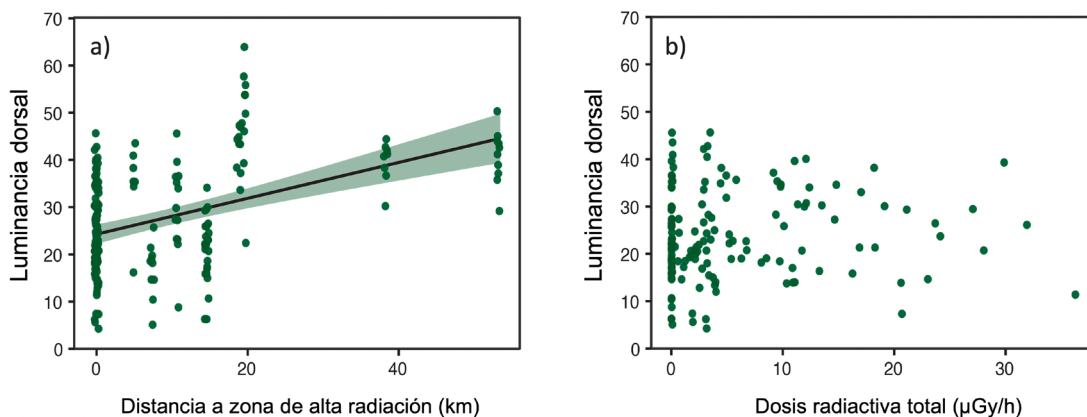


Figura 4. Efectos de a) la tasa de dosis radiactiva absorbida, y b) la proximidad a la zona de máxima radiación tras el accidente en la central nuclear de Chornobyl en 1986, sobre la luminancia de la coloración dorsal de machos de rana de San Antonio oriental (*Hyla orientalis*) en el norte de Ucrania (expresada en porcentaje; modificado a partir de Burraco y Orizaola, 2022).

terizaron por la presencia de individuos mucho más oscuros, incluidos ejemplares completamente melánicos (Figura 3). En general, las ranas de la Zona de Exclusión de Chornobyl eran un 40% más oscuras que las de las localidades control fuera de Chornobyl (Burraco y Orizaola, 2022). En cambio, los ejemplares examinados en las localidades control presentaban, en términos generales, la coloración verde característica de la especie a lo largo de su área de distribución (Figura 3). El mantenimiento de una coloración oscura en la piel de los individuos examinados no estuvo asociado a costes fisiológicos, ni relativos a la condición corporal de los individuos, ni en términos de estrés oxidativo (cuantificación de las enzimas an-

tioxidantes catalasa, glutatión reductasa y glutatión peroxidasa; así como daño en lípidos; Burraco y Orizaola, 2022).

Diversos estudios realizados en Chornobyl han sugerido que la magnitud de los efectos de la radiación sobre diferentes especies depende en gran medida de la dosis recibida en el periodo inicial posterior al accidente, considerados extremos para el normal desarrollo de los organismos vivos (Geras'kin *et al.*, 2008). Esto concuerda con nuestras observaciones y refuerza la idea de que la exposición histórica a la radiación, y no la exposición actual, podría ser la responsable de algunos de los efectos detectados en el área para otros organismos (Møller y Mous-

seau, 2006). Examinar este aspecto, junto a una correcta evaluación de los niveles de radiación a los que están expuestos los organismos en la actualidad, son aspectos claves de la investigación futura en este sistema y resultan esenciales para una correcta evaluación de los efectos a medio y largo plazo del accidente en la central nuclear de Chornobyl (Beresford et al., 2020).

En diversas especies de anfibios la coloración de los machos puede cambiar de manera plástica durante la estación reproductora en respuesta a cambios en factores como la intensidad del canto de otros machos o cambios de temperatura. En nuestra especie de estudio se han observado variaciones en el color de la piel en respuesta a cambios en el color del ambiente en el que se encuentran (por ejemplo, cambios en el color del sustrato o la vegetación). Por todo ello, decidimos examinar si las diferencias observadas en la coloración de los machos se debían a un cambio plástico rápido inducido por señales ambientales como estrés post captura o variaciones en el color del fondo ambiental. Diseñamos un experimento en el que mantuvimos durante dos días en condiciones de laboratorio a machos de *Hyla orientalis* capturados en las localidades de cría. Todos los individuos que se capturaron eran machos adultos activos durante la fase reproductora que se encontraban

en zonas inundadas con condiciones similares de temperatura, turbidez y pH. A la mitad de los individuos los mantuvimos en un ambiente oscuro y a la otra mitad en un ambiente claro, para estudiar si la coloración podía cambiar de manera rápida en función de la coloración ambiental (Burraco y Orizaola, 2022). Fotografiamos a cada individuo al inicio y al final del experimento, cuantificando la luminancia de la piel del dorso a través de fotografías. No observamos ningún cambio significativo en la coloración de los individuos ni durante la duración del experimento ni entre ambientes de distinto color, con lo que pudimos descartar que la coloración observada cambie de manera rápida durante el período reproductor en el que se muestrearon los individuos (Burraco y Orizaola, 2022).

Las ranas del género *Hyla* presentan cierta variabilidad natural en su coloración, incluyendo la aparición esporádica de individuos oscuros o grises. En nuestro estudio, también detectamos algunos individuos con coloración verde oscura en las localidades control situadas fuera de Chornobyl (Figura 4a), si bien en proporciones muy bajas. Esta variabilidad natural en la coloración, junto al papel protector de la melanina frente a la radiación, sugiere que en este sistema habría podido ocurrir un proceso rápido de selección natural direccional mediado por un factor

En este sistema habría podido ocurrir un proceso rápido de selección natural direccional mediado por un factor selectivo extremo como los niveles agudos de radiación experimentados

selectivo extremo como los niveles agudos de radiación experimentados en el momento del accidente. En este sentido, se podría esperar que aquellos individuos con una mayor concentración de melanina en la piel experimentarían un menor daño por la exposición aguda a radiación, reduciendo su mortalidad y favoreciéndose el aumento de su frecuencia dentro de la población en las siguientes generaciones. La baja capacidad de dispersión y alta filopatría al ambiente natal característica de muchos anfibios podría haber favorecido un proceso selectivo rápido de estas características, aumentando la prevalencia de la coloración oscura en las ranas de Chornobyl.

Hasta donde sabemos, no existen muestras de estas ranas recolectadas

en el área de Chornobyl antes o inmediatamente después del accidente, ni información sobre posibles cambios en su coloración en ese periodo, lo que nos impide comparar la coloración de la piel en la actualidad y en el pasado. Esto, junto a las limitaciones propias del trabajo de campo, hace necesario el desarrollo de aproximaciones alternativas para la búsqueda de señales adaptativas y mecanísticas tanto en campo (por ejemplo, a través de trasplantes recíprocos) como en laboratorio (mediante experimentos de exposición a radiación en ambiente común) que permitan examinar en detalle los efectos a largo plazo de la exposición a radiación ionizante, y en particular el papel protector de los pigmentos melánicos frente a este tipo de radiación.

* A lo largo de este artículo se utiliza el nombre Chornobyl, en ucraniano, en lugar de Chernobyl, en ruso, que ha sido usado de forma más común hasta la actualidad.

Bibliografía

- Beresford, N.A., Fesenko, S., Konoplev, A. et al. 2016. Thirty years after the Chernobyl accident: What lessons have we learnt? *Journal of Environmental Radioactivity*, 157: 77–89.
- Beresford, N., Horemans, N., Copplestone, D. et al. 2020. Towards solving a scientific controversy – The effects of ionising radiation on the environment. *Journal of Environmental Radioactivity*, 211: 106033.
- Beresford, N.A., Gashchak, S., Wood, M.D. et al. 2023. Mammals in the Chornobyl Exclusion Zone's Red Forest: a motion-activated camera trap study, *Earth Systems Science Data*, 15: 911–920.
- Burraco, P. y Orizaola, G. 2022. Ionizing radiation and melanism in Chornobyl tree frogs. *Evolutionary Applications*, 15: 1469–1479.
- Burraco, P., Bonzom, J.-M., Car, C. et al. 2021a. Lack of impact of radiation on blood physiology biomarkers of Chernobyl tree frogs. *Frontiers in Zoology*, 18: 33.
- Burraco, P., Car, C., Bonzom, J.-M. et al. 2021b. Assessment of exposure to ionizing radiation in Chernobyl tree frogs (*Hyla orientalis*). *Scientific Reports*, 11: 20509.
- Burraco, P., Gabor, C., Bryant, A. et al. 2024. Ionizing radiation has negligible effects on the age, telomere length, and corticosterone levels of Chornobyl tree frogs. *Biology Letters*, 20: 20240287.
- Burraco, P., Salla, R. y Orizaola, G. 2023. Exposure to ionizing radiation and liver histopathology in the tree frogs of Chornobyl (Ukraine). *Chemosphere*: 315, 137753.
- Dadachova, E., Bryan, R.A., Howell, R.C. et al. 2008. The radioprotective properties of fungal melanin are a function of its chemical composition, stable radical presence and spatial arrangement. *Pigment Cell & Melanoma Research*, 21: 192–199.
- Deryabina, T.G., Kuchmel, S.V., Nagorskaya, L.L. et al. 2015. Long-term census data reveal abundant wildlife populations at Chernobyl. *Current Biology*, 25: 824–826.
- Galván, I., Bonisoli-Alquati, A., Jenkinson, S. et al. 2014. Chronic exposure to low-dose radiation at Chernobyl favours adaptation to oxidative stress in birds. *Functional Ecology*, 28: 1387–1403.
- Geras'kin, S.A., Fesenko, S.V. y Alexakhin, R.M. 2008. Effects of non-human species irradiation after the Chernobyl NPP accident. *Environment International*, 34: 880–897.
- Møller, A.P. y Mousseau, T.A. 2006. Biological consequences of Chernobyl: 20 years on. *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 200–207.
- Møller, A.P. y Mousseau, T.A. 2016. Are organisms adapting to ionizing radiation at Chernobyl? *Trends in Ecology and Evolution*, 31: 281–289.
- Orizaola, G. 2022. Amphibians in field radioecology: a review and perspective. En: M.D. Wood, C.E. Mothersill, G. Tsakanova, T. Cresswell y G.E. Woloschak (eds.), *Biomarkers of Radiation in the Environment - Robust Tools for Risk Assessment*, pp. 185–203. NATO Science for Peace and Security Series A: Chemistry and Biology. Springer, pp. 185–203.
- Perino, A., Pereira, H.M., Navarro, L.M. et al. 2019. Rewilding complex ecosystems. *Science*, 26: eaav5570.

An Interview with Philip C. J. Donoghue

School of Earth Sciences,
University of Bristol



Juan Pascual-Anaya, Department of Animal Biology, School of Science, University of Málaga, jpascualanaya@gmail.com and Borja Figueirido, Department of Ecology and Geology, School of Sciences, Universidad de Málaga, borja.figueirido@uma.es

Q1: Could you tell us a bit about your journey into biology? What inspired you to specialize in paleontology and evolutionary biology?

R1: I guess that I should tell some tale about being a boy-naturalist or fossil collector, but I can't. I was raised in a steel town in South Wales that wasn't entirely compatible with an Enid Blyton style story of childhood. My love for palaeontology and evolutionary history developed much later, via geological history which captured my interest quite late in my schooling. I studied geology at the University of Leicester and I was seduced into palaeontology by two inspirational lec-

turers, David Siveter and Richard (Dick) Aldridge, who revealed to me the microscopic world of palaeontology – fossils of microorganisms like ostracodes, foraminifers, pollen and spores. I am sure that members of SESBE are very familiar with these groups, but I had no knowledge of them because of my ignorance of biology and, well, you need a microscope to see them! I was also excited by the (very simple) laboratory work that was required to recover these fossils, which made it feel more 'sciencey' to me than did the rest of palaeontology. I thoroughly enjoyed a Masters in palynology at the University of Sheffield, researching Silurian spores and acritarchs with Ken Dorning who was im-

mensely generous with his time, before returning to a PhD at Leicester with Dick Aldridge and Mark Purnell on the palaeobiology of conodonts. Conodonts are an extinct group known almost exclusively from their tiny teeth which occur almost boundlessly in rocks of Cambrian to Triassic age. I quickly became embroiled in debate as to whether or not conodonts were vertebrates (spoiler: they are) and, as such, whether their teeth were the first manifestation of a mineralized skeleton in the vertebrate lineage (spoiler: they are). It was amazing. I was embedded in a community of researchers who fought like dogs over the interpretation of every shred of evidence that we could seek out of the conodont fossil record, applying any and every technique possible. Despite abandoning biology before high school, I had to wrap my head around vertebrate skeletal development, tissue and cell homology read from classical

comparative histology, embryology and molecular expression. It was the opposite experience to many PhDs in that I was forced to embrace broader, not narrower research communities, and understand more diverse universes of data and methods. Somehow, this eventually segued through to two-year sabbatical working in Rob Kelsh's zebrafish lab, trying hopelessly to clone genes implicated in skeletal development from lampreys. This was an enormously enriching experience, diving back into a lab, with PhDs and undergraduate rotation students patiently trying to induct me in the dark arts of molecular developmental biology. I learned that my future did not lie at the bench, but I also learned a huge amount about comparative developmental biology and developmental genetics which, combined with phylogenetics and the fossil record, could be a powerful suite of data and methods for inferring evolutionary history.

I also learned a huge amount about comparative developmental biology and developmental genetics which, combined with phylogenetics and the fossil record, could be a powerful suite of data and methods for inferring evolutionary history

Q2: Can you share the main focus of your current research and some of the key questions you're trying to answer?

R2: I have never been accused of focus! I like to use my research as an excuse to learn more about natural history, exploring new branches of the tree of life. Most of my research has focused on early vertebrates and early animal evolution, but I have delved into early land plant evolution to provide myself with some perspective on the origin of animal body plans. At the moment, I'm trying to better understand the nature of ancestral land plants, from phenotypic and genomic perspectives. We've also tried to take a similar approach to understanding early microbial evolution, reconstructing the genome of the Last Universal Common Ancestor to infer its metabolism and, ultimately, its impact on the early Earth system. There is enormous scope for research in this area, made possible through the enormous numbers of microbial genomes that have been sequenced, but also as a consequence of the development of new methods for analysing these data. All of these strands of research involve entwining evidence from living and fossil organisms, but the challenge is often in calibrating the biological and geological evidence to the same timescale. I am therefore still very interested in the methods for establishing evolutionary timescales, using as much palaeontological and geolog-

ical evidence as possible to constraining molecular timescales. I am fascinated by the heated debate that emerges from this work, with some molecular biologists complaining that our work does not allow the molecular evidence to speak for itself, and some palaeontologists arguing against any timescale other than a phylogeny stretched to the fossil record. Stuck in the middle, perhaps we've got it just about right.

Q3: How has the integration of molecular biology with paleontology changed the way we understand Earth history?

R3: It may be true that living diversity is a tiny fraction of historical diversity, but little of that historical diversity is recorded anywhere except in the genomes of living species. Palaeontology, uniquely, provides the means of calibrating molecular evolution to geological time, facilitating tests of hypotheses on the coevolution of, or competition between, evolutionary lineages in geological history. Palaeontology also allows us to understand how the evolution of the Earth system has affected biological evolution, such as through climate change induced mass extinction, and vice versa, such as the role of cyanobacteria in the oxidation of the atmosphere. The fossil record also pro-

vides direct insights into the anatomy of evolutionary intermediates of living lineages, constraining hypotheses of developmental evolution, such as in the assembly of the vertebrate head, the origin of tetrapod limbs and the mammalian middle ear. The data and methods of molecular biology and palaeontology are a winning combination that provide for an holistic understanding of evolutionary history.

Q4: You've worked extensively on major evolutionary transitions. Which transition do you find the most compelling, and why?

R4: I am currently obsessed by eukaryogenesis – the evolutionary episode in which the two great scions of the tree of life, archaea and bacteria, were reunited in the assembly of a eukaryotic cell, the foundation of complex life on Earth. I am fascinated by the rich diversity of hypotheses that seek to explain the origin of eukaryotes through partnership between two or three or many more symbiotic microbial partnerships, as well as the complex mechanisms by which the many features of ancestral eukaryotic cell are envisaged to have evolved. I am also intrigued that different experts follow different definitions of what constitutes an eukaryote and so, effectively, their disagreements rest (at least in part) with the fact that they are

It is important to remember that the fossil record only provides us with evolutionary patterns; the evolutionary processes that underpin those patterns can only be studied in living organisms

trying to explain the evolutionary origin of different phenomena. So many of the competing hypotheses are rooted in arguments of plausibility, rather than phylogenetically-constrained evidence. This is such a rich and diverse problem that needs diverse perspectives if material progress is to be made and I am sure that in addition to molecular biology and phylogenomics, palaeontologists, philosophers and, I dare say, psychiatrists and therapists are sorely needed.

Q5: What lessons can we get from the fossil record to understand the evolutionary process?

R5: I'm not sure that I am especially well qualified to pontificate on this question, but you did ask! I think that it is important to remember that the fossil record only provides us with evolutionary patterns;

the evolutionary processes that underpin those patterns can only be studied in living organisms. However, the fossil record provides us with a temporal perspective on the patterns that have emerged from those processes and this has often led to proposals of higher level selection and non-uniformitarian evolutionary processes. I cannot say that I have ever been attracted by such proposals. To be sure, there is more to evolution than population genetics; its dynamics act within the context of accessible variation and that is constrained by the environment, which is a variable, and the burden of contingencies in evolutionary history of a lineage, among other factors. The effects of population-levels processes range in frequency and scale, and laboratory and field studies may underestimate the role of infrequent large-scale effects. However, I don't see a justification or scientific programme in explaining patterns in the fossil record through anything other than the lens of processes that we can observe in living organisms. The challenge is to bridge the temporal scale between modern processes and historical patterns and I think that progress is being made here. This is being achieved through palaeogenomics, where the sampling of ancient genomes for some lineages, like dogs, is approaching the level where population level processes can be inferred on millennial timescales. Initiatives like the Phenotypic Evolution Time Series (PETS) Database, is also trying

to bridge this divide, collating data on phenotypic change at fine temporal resolution in both living and fossil lineages. I would love to see these two approaches combined to provide an understanding of the phenotypic effects of population level processes on geologic timescales, providing a framework for decoding the evolutionary patterns written in the fossil record.

Q6: How do you see evolutionary developmental biology (evo-devo) influencing future evolutionary studies? Are there any recent breakthroughs in evo-devo that have surprised you or challenged established ideas about the History of Life?

R6: Evo-devo has evolved so much over the last 30 years. I remember Chris Lowe complaining to me, perhaps 20 years ago, that he could not get funding for descriptive work anymore. I thought he was referring to the description of staging series but he was referring to gene expression assays in non-model systems. I was shocked by how much the field had moved on, but glorified expression-based studies still seem to make it into fancy journals from time to time. Regardless, there can be no doubt that evo-devo, however it is manifest, will continue to be an important field of evolutionary biology. How else are we

There can be no doubt that evo-devo, however it is manifest, will continue to be an important field of evolutionary biology

to understand the relationship between genomic and phenotypic evolution (and everything else in between) which, surely, is a core aim of evolutionary biology?

I can't say that I have been especially surprised by the outcomes of any recent evo-devo studies, but I do not mean this as a criticism. The shock and awe discoveries of conserved regulatory genes and dorso-ventral axis inversion between chordates and protostomes, and of whole genome duplications between invertebrates and vertebrates, were made in the 1980s and 1990s. I'm not sure that there is scope for anything that could quite so effectively knock us off our feet. These discoveries prompted new questions that technology is only now beginning to allow the field to answer with any material level of resolution. As a palaeontologist, I've enjoyed following the studies of single cell transcriptomics from sponges through to bilaterians, perhaps because there is so much latitude in how the results can be interpreted in informing animal evolution. The advent of chromosome level genome assemblies has been equally exciting since many of the reference points are currently so phylogenetically disparate that there remains a lot of room for speculation

about their evolutionary implications. I think there is a lot of scope for tears of both sadness and joy as new data emerge, challenging hypotheses of evolution, old and new.

Q7: You are a very collaborative researcher. Could you speak about the importance of interdisciplinary collaboration and how it has influenced your work?"

R7: I am attracted by interdisciplinary research, drawing together as many of the relevant strands of evidence that I can, to understand a problem in all its dimensions. Inevitably there is no practical way of doing this except through collaboration; if there was, it would be less fun. However, in my experience there are a number of challenges to interdisciplinary collaboration. Perhaps most fundamentally, it is important to understand the new discipline that you are engaging with, both in terms of its data and methods, so that you can discriminate and refine the questions that you want to ask of it. Differences in culture and semantics can also present challenges, especially when some of the terms are shared but they have different meanings. It is also important to recognize that other researchers have different priorities, interests and

ambitions, and so they are not necessarily ready to stop what they are doing and focus on yours instead. So interdisciplinary collaborations can take time, discovering what is possible, how to communicate effectively and, above all, in finding the right collaborator whose research interests align with your own. But it can be enormously rewarding, both personally and professionally, and it can sometimes be impactful. I have especially enjoyed our recent work, with Earth system modellers, geochemists and philosophers, reconstructing ancestral metabolisms and exploring their impact on the early Earth system. The collaboration was confronted by all of the challenges that I have described, but we recognized these from the outset and found ways in which we could learn to speak a common language, align to the same research questions and establish an integrated interdisciplinary experimental protocol that allowed us to answer those questions. It was also a lot of fun!

Q8: Your research incorporates state-of-the-art techniques, such as synchrotron scanning. With technological advances accelerating, where do you see paleobiology heading in the next decade?

R8: That's an unfair question to ask a palaeontologist! We spend all our time

thinking about the past. It's almost rude to ask us about the future. Palaeontology has certainly evolved as a discipline. Driven by the search for hydrocarbon reserves, a lot of effort was invested in documenting the stratigraphic distribution of fossil species and evolutionary studies have exploited those data. However, palaeontology has become increasingly analytical since the 1960s, with diminishing effort expended in field palaeontology, discovering new fossil data. Indeed, many palaeontologists decry the lack of funding and effort to expand our knowledge of the palaeontological record. In some senses, this is right and proper. Surely, we do not need to sample the entirety of the fossil record in order to establish and test hypotheses on the history of biodiversity. If we did, there would be no new data to collect so that we could test hypotheses. However, analyses of our existing sample of the fossil record have revealed that is extremely biased, especially in terms of spatial sampling, with the majority of collecting from Europe and North America. This is obvious to even a casual reader of *Nature* and *Science*, the pages of which have been filled with the discoveries in China of early animals, algae, flowering plants, fishes, amphibians, mammals and, of course, flocks of feathered dinosaurs, all of which have contributed to a reshaping of our understanding of organismal evolution in one way or another. China is special in very many ways,

but surely these fossil discoveries have been so impactful because they have been made so late in our sampling of the fossil record. The retreat of Arctic and Antarctic icesheets will be equally impactful, exposing previously poorly sampled geographic regions, though it will doubtless be associated with the collapse of civilization, of which palaeontology is an essential pillar.

So I think that the future of palaeontology will be much as its past: a combination of new data and new methods for analysing old data. However, I think that palaeontology has to more than the study of the fossil record. It should be a discipline based on a set of core questions that transcend data and methods. Surely, palaeogenomics and, for that matter, comparative genomics and comparative developmental biology, naturally belong within the realm of palaeontology since they are all trying to infer the nature of ancient life. Similarly, sedimentary geochemistry, as a geological record of the metabolisms, speaks to the aims of palaeontology. So I think that palaeontology will become much more interdisciplinary in its outlook. But I would say that, wouldn't I?

Q9: How do you think new fossil discoveries might reshape our understanding of the early history of life? Are there

any discoveries on your radar that could be transformative?

R9: There are surprisingly few people working on the Archaean (4000-2500 Ma) and Proterozoic (2500-538.8 Ma) fossil record and so there is a lot of potential for fundamental new discoveries. Even well-known and long-studied sites of exceptional fossil preservation, like the Gunflint Chert of Ontario and Minnesota (~1880 Ma) and Bitter Springs Formation of central Australia (~833 Ma) are overdue restudy using modern methods, like synchrotron radiation-based X-Ray tomography. My own exploratory examination of these deposits hint at a much greater diversity and disparity of organisms than has been described. However, the real challenge may be in establishing a framework for interpreting these microbial fossil remains. Living microbes, in all their biomolecular glory, can be difficult enough to classify without molecular phylogenetics, but their fossil remains are often limited to a resting cyst or, if you're lucky, a cell wall. It would be really helpful if we had an understanding of what happens to such cells as they pass through the processes of death, decay and the different modes of fossilization, so that we can constrain interpretations of whether features are absent because they were never present rather than because they have not been preserved. These sorts of questions can be answered through the sometimes grue-

If you want a long and fulfilling research career, I think it helps to keep evolving, just like the organisms that you are studying

some field of experimental taphonomy, in which the patterns (and sometimes the processes) of death, decay and fossilization are studied under experimental conditions. We recently studied eukaryote organelles in this way, finding that chloroplasts and nuclei remain as substrates for fossilization months after cell death, providing support for claims of preserved organelles in Proterozoic fossils. This could be significant in discriminating between evolutionary grades of fossil eukaryotes, providing insight into the timescale of eukaryogenesis. Other research groups are applying new technologies to characterize the chemistry of Proterozoic fossil remains, finding signatures of chitin and chlorophyll, confirming the fungal and cyanobacterial affinity of otherwise problematic fossils. There is surely huge potential in extending these approaches to the microbial fossil record which would be transformative in calibrating molecular phylogenies to geological time.

Q10: What are the biggest challenges facing evolutionary biology today?

R10: I don't think I have anything useful to say in response to this.

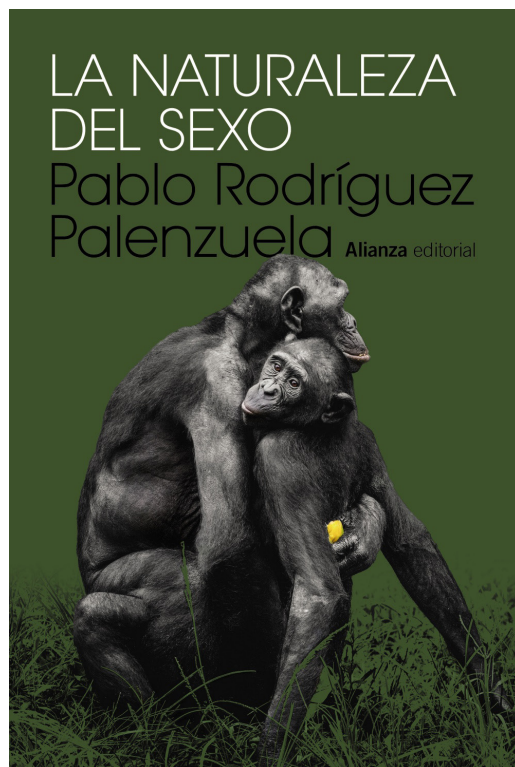
Q11: What advice would you give to young researchers aspiring to enter the field of paleobiology or evolutionary biology?

R11: Personally, I think it is important that while you inevitably specialise, you maintain a broad knowledge of research discoveries in evolutionary biology. We're all time-poor and so there is a temptation to only read papers or attend seminars that are directly relevant to your main research topic. But where do you expect the new ideas to come from that will allow you to transform your field, as you seek fame and fortune? In my experience, these ideas are most readily 'borrowed' from studies of other groups, using different data or methods, or from entirely different fields. I think it's also important to be entrepreneurial in your scientific outlook. Science has fashions and your study group or methods may not always be à la mode. What other study systems can you exploit your skillset to have impact? What methods can you borrow from other fields to provide new insights on your study system? If you want a long and fulfilling research career, I think it helps to keep evolving, just like the organisms that you are studying.

Reseña del libro: “La Naturaleza del Sexo” Por Pablo Rodríguez Palenzuela

Ricarda Riina y Gonzalo Nieto Feliner, Departamento de Biodiversidad y Conservación, Real Jardín Botánico (RJB-CSIC), riina@rjb.csic.es, nieto@rjb.csic.es

Los humanos en general huimos de la complejidad. Esta simple observación subyace a muchos de los problemas de nuestras sociedades en el siglo XXI y justifica el libro que aquí reseñamos. Cualquier explicación —teorías conspirativas incluidas— resulta preferible a no comprender una faceta de la realidad, que la mayoría de las veces es compleja. Cuando alguna persona o grupo, por oscuro y pequeño que sea, te proporciona un agarradero que te evita el trago de tener que reconocer que no la entiendes, no extraña que muchos acepten el “regalo”. No importa que ese agarradero sea una explicación simple, más o menos descabellada y falsa. Lo importante es que te ha inculcado una certeza donde había una incertidumbre; y ya se sabe lo incómodas que resultan las incertidumbres para nuestros cerebros.



Para los ciudadanos con espíritu crítico, incluyendo la comunidad científica, las consecuencias de todo esto son desconcertantes y desalentadoras, ya que tales asideros para afrontar la realidad están en las antípodas del modo en que la ciencia se enfrenta a esta. Este contexto social conviene ser tenido en cuenta al valorar este libro, independientemente de las virtudes que inherentemente tiene. No hay más solución para mejorar esta realidad que hacer más accesibles los conocimientos científicos disponibles en un momento dado. El problema es que la divulgación afronta un reto clásico, muy fácil de enunciar y no tan fácil de gestionar: rigor vs. simplicidad. En la época que vivimos, requiere además una especial sensibilidad y conocimiento de los sesgos cognitivos de amplios sectores de la sociedad. ¿Cómo evitar que la frustración por no comprender la realidad lleve a abrazar “historias alternativas” en esta época de las redes sociales?

La Naturaleza del Sexo, como el anterior libro de su autor, Pablo Rodríguez Palenzuela —*Cómo entender los humanos*, Next Door Publishers (2022)—, trata de explicar el origen y las causas de comportamientos de nuestra especie, algunos actualmente en el centro de polémicas ardientes como el debate sobre sexo y género. Su visión es, nos recuerda el autor, “interaccionista”, y recuerda al lector lo

que los biólogos —más aún los evolutivos— estamos hartos de contar por ahí: la necesidad de integrar ambiente, cultura, fenotipo y genética para explicar los comportamientos humanos. A nosotros nos puede parecer de Perogrullo, pero como él recuerda, aunque la mayoría de los ciudadanos aceptan la evolución, ésta no se considera relevante para entender nuestra conducta. En el propio mundo académico, no hace tanto tiempo que la psicología —con la psicología evolutiva (de Steven Pinker, *The Blank Slate*, 2002, entre otros)— pudo desembarazarse de la falsa idea de la tabla rasa, que hundía sus raíces en John Locke, afirmando que todos nacemos iguales. El libro no está destinado a lectores de ciencias exclusivamente, sino que aspira también a llegar a un universo más amplio de lectores. Convencer a estos, tradicionalmente más influidos por las ideas de la filosofía y las ciencias sociales, del fuerte componente biológico que tienen nuestros comportamientos no es una tarea fácil. Pero el autor nos avisa en la introducción de que se puede hacer.

El autor ha desarrollado toda su carrera en la academia y ha sido un investigador muy activo. Por ello, como recordó en la presentación del libro (el 8 de noviembre en Madrid), no incluye afirmaciones que no estén apoyadas por investigación accesible y, cuando considera que los conocimientos no permiten decantarse por una

explicación, lo dice claramente. También argumenta que el relato que ofrece tiene una validez temporal, en tanto nuevos descubrimientos no lo cuestionen y que arrastrará incertidumbre, pero será “mejor que un mal credo”. En definitiva, lo que nos gustaría que los ciudadanos entendieran de nuestro trabajo como científicos. El libro está muy bien documentado. No en vano el autor nos cuenta que escribirlo ha sido como emprender un largo viaje a través de decenas de libros y centenares de artículos de investigación, muchos de ellos no directamente relacionados con sus líneas (microbiología, bioinformática y biología molecular de plantas). Esto tiene que ver con su trayectoria profesional, que es peculiar, ya que habiendo dejado su laboratorio “en buenas manos” hace pocos años decidió buscarse un hueco en el mundo de la divulgación científica; un nicho que, si bien hoy en día en España está a años luz de lo que estaba hace unas pocas décadas, es demasiado importante y sensible como para que lo consideremos adecuadamente cubierto.

En cuanto al tema principal del libro, si la realidad en la que no interviene la vida ya es compleja, cuando introducimos los seres vivos, sus niveles de organización y el componente evolutivo de cualquier rasgo o comportamiento, la complejidad se dispara. Y sin embargo es vital que los ciudadanos conozcan lo que la ciencia

puede explicar a día de hoy sobre nuestra propia naturaleza biológica, donde el sexo tiene un papel crucial. Tal como lo expresa el autor al inicio del libro, desde la perspectiva biológica “solo hay dos cosas realmente importantes: el sexo y la muerte”. A lo largo del libro, profundizando en los temas de cada capítulo, el autor nos lleva de forma amena, y siempre apoyado en la evidencia científica existente, a comprender esta afirmación rotunda sobre el sexo y sus implicaciones para la especie humana y sus comportamientos. El libro está estructurado en cinco capítulos: Sexo en el reino animal; La evolución de la sexualidad humana; La cuestión de género: terreno pantanoso; Después del sexo: embarazo, parto y lactancia; y finalmente, El origen del sexo. Cada capítulo está cuidadosamente desglosado en una serie de temas o preguntas que invitan a sumergirnos en un mundo de conocimientos fascinantes sobre nosotros mismos y otras especies animales.

El libro encaja en ese universo tan necesario en nuestro país, de la divulgación científica, y más aún de la divulgación sobre biología. También se sitúa en la línea de otros como el del neurocientífico Robert Sapolsky, que exploran los condicionantes biológicos y ambientales de la conducta humana desde los genes a las hormonas (*Behave*, 2017). En la narración también recuerda a otro libro

reciente (*The Gene: An Intimate History*, 2016) de Siddhartha Mukherjee, por el contexto biográfico e histórico con el que adorna las investigaciones científicas en la que se detiene y también en la cercanía al lector que logra introduciendo notas biográficas propias e interpe­lándolo en ocasiones.

Partiendo de nuestra convicción de que es un libro que merece la pena leerse y ser recomendado, la gran pregunta puede ser si tendrá éxito convenciendo a lectores más allá del ámbito de la biología, y aún de la academia. Hay una sucesión de coordenadas culturales o ideológicas

que tendrán una dificultad creciente para ser ‘conquistadas’, en cuyo extremo todos nos podemos imaginar qué perfil de ciudadano/a podría situarse. En la presentación del libro intervinieron algunos lectores que manifestaron no haber entendido todo, pero en cambio, haber visto la luz en aspectos concretos que desconocían y que les han resultado extraordinariamente reveladores. Si esta situación es extrapolable a potenciales lectores de diferentes ámbitos, bastaría con que la credibilidad que acompaña sus páginas sea suficiente para ayudar a entender, al menos, algunos de los complejos temas —tan trascendentes hoy— que trata.



ESEB2025

BARCELONA 17-22 AUGUST 2025

CONGRESS OF THE EUROPEAN SOCIETY FOR
EVOLUTIONARY BIOLOGY

¡Abierto el registro para ESEB 2025!

El registro para el Congreso ESEB 2025 ya está abierto. No dejes pasar esta oportunidad de unirte a una comunidad científica apasionada y de contribuir al avance del conocimiento en Biología Evolutiva.

Más información en www.eseb2025.com

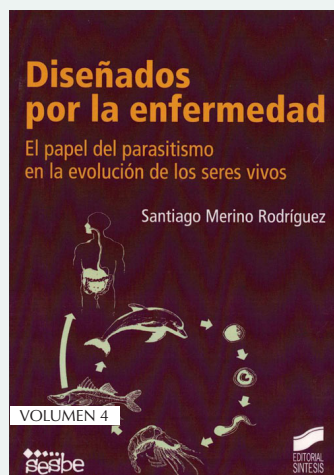
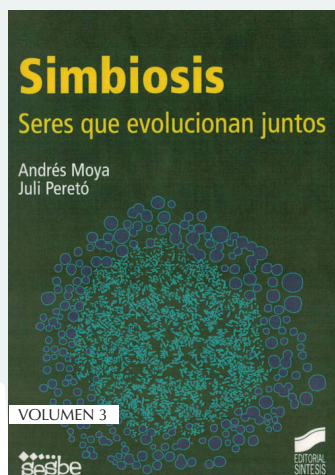
Libros de la colección SESBE

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

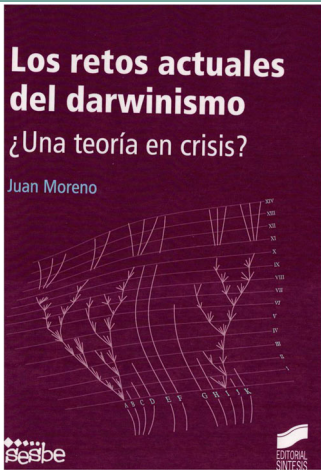
Lote de 5 títulos
82,50€**
Volúmenes
del 1 al 5



*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

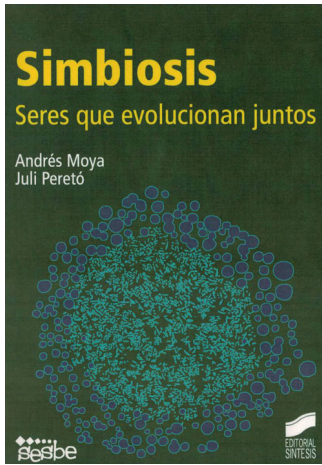


Volumen 2. La aceptación por parte de los etólogos de que el comportamiento, al igual que cualquier otra característica de los seres vivos, es el resultado de la evolución por selección natural supuso la implantación de un enfoque evolutivo que dio lugar al nacimiento de la llamada ecología del comportamiento,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

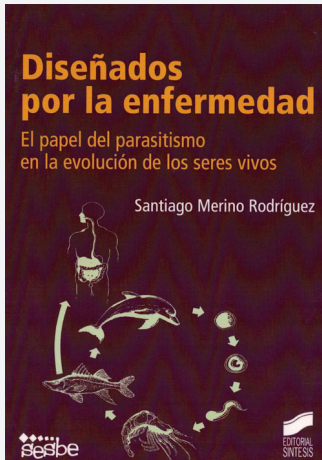
Volumen 2: 14 euros (40% de descuento) + gastos de envío= 20€
a abonar en la cuenta de la SESBE al hacer la solicitud



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

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

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

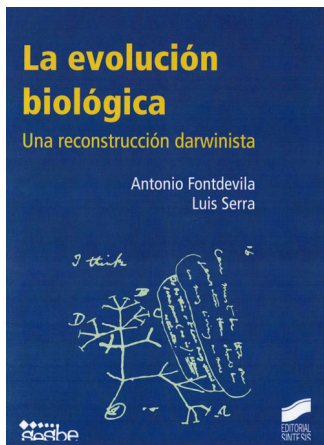


Volumen 4. Los parásitos, entendidos en un sentido amplio, incluyen seres tan distintos como virus o vertebrados y representan una de las formas de vida más extendidas en la naturaleza. Su influencia sobre los seres vivos que les proporcionan sustento es, sin duda, enorme y han estado implicados en la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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

Cómo hacerse miembro de la SESBE...

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

1

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

2

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

Número de cuenta: 21007042741300067161

Código IBAN: ES6721007042741300067161

Código BIC (SWIFT): CAIXESBBXXX

3

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

secretaria.sesbe@aimgroup.eu

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

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

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

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

© 2023 SESBE

ISSN 1989-046X

Junta Directiva de la SESBE

Presidente: **Toni Gabaldón**

Vicepresidenta: **Isabel Almudí**

Secretaria: **Rosalía Piñeiro**

Tesorero: **Borja Milá**

Vocales: **Pau Carazo**

Borja Figueirido

Patricia Álvarez-Campos

Marta Barluenga

Iván Gómez-Mestre

Aida Verdes

Imagen de portada: **Germán Orizaola**

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

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

Antonio Fontdevila

(Universitat Autònoma de Barcelona)

Ana Riesgo

(Museo Nacional de Ciencias Naturales)

email: antonio.fontdevila@uab.es

anariesgogil@mncn.csic.es

Sociedad Española de Biología Evolutiva (SESBE)

Museo Nacional de Ciencias Naturales

Consejo Superior de Investigaciones Científicas

Calle José Gutiérrez Abascal 2

Madrid 28006

Comité Editorial

Antonio Fontdevila (UAB, Barcelona, editor en jefe)

Isabel Almudí (UB, Barcelona)

Antonio Diéguez (UMA, Málaga)

José B. Diez (UVIGO, Vigo)

Amparo Latorre (UV, Valencia)

José Martín (MNCN, Madrid)

Borja Milá (MNCN, Madrid)

Ana Riesgo (MNCN, Madrid)

Beatriz Navarro (UG, Granada)