

eVOLUCIÓN

Boletín de la Sociedad Española de Biología Evolutiva
Vól. 19(11) Octubre 2025



SESBe^{•••}
Sociedad
Española de
Biología
Evolutiva

Sumario

Carta del Presidente de la SESBE	3
<i>Toni Gabaldón</i>	
La zona híbrida pirenaica de <i>Chorthippus parallelus</i> (Orthoptera: Acrididae) y el endosimbionte bacteriano <i>Wolbachia</i>	5
<i>Patricia Jiménez-Flrido, Rosario Planelló, David Buckley, José L. Bella</i>	
Jaime Truyols Santonja (1921-2013) y la masterometría con ocasión de los 70 años del artículo de Crusafont y Truyols en Evolution (1956)	18
<i>Leandro Sequeiros</i>	
Convergencias evolutivas en el cerebro de los amniotas	30
<i>Fernando García-Moreno</i>	
Evolución de ecdisozoos y una hoja de ruta para resolver su filogenia	46
<i>Gonzalo Giribet</i>	
La Arquitectura de la Vida	56
<i>Roberto Torres</i>	
An interview with Dr Charissa de Bekker (Utrecht University)	69
<i>Isabel Almudí</i>	
Libros de la colección SESBE	74
Cómo hacerse miembro de la SESBE... ..	78

Carta del Presidente de la SESBE

Toni Gabaldón



Escribir esta carta, que acompaña a cada nuevo número de nuestra revista eVOLUCIÓN, siempre ha sido para mí una oportunidad de reflexión sobre los acontecimientos más recientes y relevantes para la SESBE. En esta ocasión la reflexión es más profunda y sentida, ya que en el próximo congreso dejaré la presidencia de la sociedad, tal y como ya he comunicado a la Junta Directiva. En 2018 asumí este cargo, tomando el relevo de mi predecesor, Andrés Moya, con la ilusión de afrontar nuevos desafíos. Mi principal motor ha sido y sigue siendo aportar esfuerzo a una causa que considero de vital importancia: la promoción y divulgación de la biología evolutiva. A lo largo de estos años, ha sido un verdadero privilegio trabajar con los compañeros y compañeras que han participado en las diferentes Juntas Directivas para velar por los objetivos de la SESBE y contribuir al crecimiento de esta so-

ciudad. El pulso de la SESBE lo marcan, en buena medida, nuestros congresos bienales. Hemos vivido encuentros de gran éxito, tanto en calidad científica como en asistencia, en Sevilla (2020), Vigo (2022) y Málaga (2024). Este ciclo culminará con el congreso de València del 21 al 23 de enero de 2026. Para mí, será especialmente emotivo cerrar mi presidencia en el entrañable Jardín Botánico de mi ciudad natal. Un hito crucial en este periodo fue la celebración del congreso de la Sociedad Europea de Biología Evolutiva (ESEB) en 2025 en Barcelona. La SESBE, como anfitriona, no solo consiguió atraer el mayor evento científico de la evolución en Europa, sino que también estableció un récord de asistencia, superando las 1950 personas inscritas. Durante este congreso, demostramos nuestro compromiso con la divulgación al organizar, en colaboración con la asociación La Ciència al Teu Món y la

comisión de fiestas del Carrer Perill de Barcelona, un evento singular en el corazón de las fiestas del barrio de Gràcia, llevando la ciencia de la evolución a una calle decorada para la ocasión. Os animo a leer el reportaje completo sobre este evento, que se incluye en este número de eVOLUCIÓN. Además de los congresos, la Junta Directiva ha impulsado numerosas iniciativas. Hemos ofrecido apoyo con becas y contribuciones económicas a otros congresos y cursos relacionados con la evolución, y hemos emprendido la renovación y dinamización de nuestra web, la revista y las redes sociales, elementos clave que constituyen nuestro escaparate exterior. En este tiempo, hemos realizado dos cambios de estatutos, adoptando un lenguaje inclusivo y simplificando procesos. Se ha consolidado el Premio Pere Alberch a la mejor tesis doctoral en biología evolutiva, que en cada edición subraya la gran calidad de nuestra cantera investigadora. Otras iniciativas recientes incluyen el programa de mentorazgo y la beca de divulgación en redes sociales, que acaba de ponerse en marcha. Uno siempre se queda con la sensación de que "no ha sido suficiente", de que siempre se necesita mucho más. Sin embargo, la experiencia también ofrece la perspectiva necesaria para valorar el esfuerzo altruista que implica cada una de estas iniciativas. Cada logro es mérito de todas las personas que desinteresadamente arriman el hombro: en la Junta Directiva, en el comité editorial, en las comisiones y en la

organización de eventos. Cualquier éxito es un mérito colectivo, no de la presidencia. Cuantas más personas unamos fuerzas, más cosas conseguiremos. Por ello, como siempre, os animo a dar un paso adelante, no solo proponiendo, sino liderando o apoyando las iniciativas de la SESBE.

No quiero finalizar mi última carta sin una merecida felicitación a la SESBE por su 20 aniversario. Nuestra sociedad se constituyó en septiembre de 2005 en Granada. Desde entonces, hemos tenido la suerte de contar con una entidad que ha promocionado el estudio de la evolución, ha luchado activamente contra la desinformación y la manipulación creacionista, ha conectado a la comunidad científica y ha comunicado los últimos avances de nuestro campo al gran público. Espero que en el próximo congreso tengamos ocasión de conmemorar estos 20 años y agradecer a las personas que fundaron la sociedad. Pero este aniversario es también una excelente oportunidad para que todos reflexionemos y pensemos sobre qué lugar puede y debe ocupar la SESBE, y cómo puede impactar en nuestra sociedad en los próximos 10 o 20 años.

Y sin más, os dejo disfrutar del contenido de este número de eVOLUCIÓN.

Toni Gabaldón
Presidente de la SESBE

La zona híbrida pirenaica de *Chorthippus parallelus* (Orthoptera: Acrididae) y el endosimbionte bacteriano *Wolbachia*

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

¹Departamento de Biología (Genética), Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Madrid, 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, Las Rozas, Madrid, España. bella@uam.es

Introducción

Chorthippus parallelus (Orthoptera; *Pseudochorthippus parallelus* para otros autores) es un acrídido común en Europa Continental y en Inglaterra, donde recibe el nombre de saltamontes de los prados (Figura 1). Durante años, se consideró que en la Península Ibérica estaba reemplazado por la especie endémica *Chorthippus erythropus*, debido a las diferencias morfológicas y comportamentales, como el cortejo, entre

otras, que presentan ambos taxones (Tabla 1). El endemismo ibérico, por otra parte, tiene en la actualidad la distribución correspondiente a su hábitat específico de praderas alpinas, lo que la limita a la región norte de la península (Galicia, Asturias, Cantabria, País Vasco y algunas zonas pirenaicas navarras, aragonesas y catalanas), el Sistema Central, algunos puntos del Sistema Ibérico y una zona muy restringida de Sierra Nevada. Tenemos también evidencia propia de su presencia en ciertas localiza-



Figura 1. Hembra (abajo) y macho (arriba) adultos de *Chorthippus parallelus* (Orthoptera: Acrididae) copulando. Obsérvese el dimorfismo sexual: mayor tamaño y ausencia de alas desarrolladas en las hembras. Fuente: Grupo de investigación reconocido “Zonas Híbridas – HyZo” de la Universidad Autónoma de Madrid/Comunidad Autónoma de Madrid <https://www.uam.es/uam/investigacion/grupos-de-investigacion/detalle/f1-531>

ciones del centro y norte de Portugal. Por lo tanto, mientras que en la cornisa cantábrica se asume el flujo génico entre ambos taxones puros, el resto de las localizaciones se consideran aisladas unas de otras.

A su estatus de especies diferentes contribuía que la cordillera pirenaica representa una barrera formidable para estos organismos, cuyo límite altitudinal está en 1800m, por lo que se consideraba que ambos taxones, el del resto del continen-

te europeo y el exclusivo de la Península Ibérica, estaban aislados en términos de reproducción. Esta distribución es característica de muchos animales y plantas que, debido a las glaciaciones cuaternarias, quedaron aisladas en las regiones meridionales del continente que les sirvieron de refugio climático (penínsulas ibérica, itálica y balcánica, por ejemplo). Durante generaciones divergieron genéticamente en alopatría (es decir, separados y aislados geográficamente) para luego recolonizar

Tabla 1. Diferencias principales con valor taxonómico que distinguen a *Chorthippus parallelus parallelus* de *C. p. erythropus* en rasgos morfológicos (columna de la izquierda), y de comportamiento (columna derecha). Recopilado de diversas fuentes.

Diferencias morfológicas	Diferencias comportamentales
Color de las tibias traseras	Canto de cortejo
Número de púas en los peines estriduladores	Canto de llamada
Longitud del fémur posterior	
Longitud del ovopositor	

el continente en sucesivos avances y retrocesos, si bien en ocasiones ya acumulando diferencias muy notables, como es el caso que nos ocupa (Hewitt, 2000).

Esta perspectiva cambia cuando en la década de los 80 del siglo pasado se descubre que, en ciertos puntos muy concretos de los Pirineos en los que la altitud lo permite, se produce el contacto secundario entre ambos taxones, dando lugar a híbridos naturales, viables y fértiles. Es decir, se establece una zona híbrida (ZH)

con varios puntos de contacto (Figura 2). Esto condujo a su reclasificación taxonómica como subespecies: *Chorthippus parallelus parallelus* (Cpp) y *Chorthippus parallelus erythropus* (Cpe), si bien esta modificación es polémica atendiendo a su distribución escasamente solapante, a consideraciones ecológicas, a características cromosómicas, y a diferencias en genes nucleares y mitocondriales que se han puesto de manifiesto desde entonces. Además, la ZH se ha mantenido estable durante más de 30 años de estudio.



Figura 2. Localización de la zona híbrida en Portalet (Pirineos) de *Chorthippus parallelus* (Orthoptera: Acrididae): *C. p. erythropus* (Cpe) y *C. p. parallelus* (Cpp). Se han descrito otros puntos de contacto entre ambos taxones en otros valles transversales de los Pirineos (caso de Canfranc, Roncal o Larrau, por ejemplo, así como en su extremo occidental, en el País Vasco), y en los que unen ambas vertientes de los Alpes. Modificado de Funkhouser et al. (2015).

*Esto condujo a su
reclasificación taxonómica
como subespecies: Chorthippus
parallelus parallelus (Cpp)
y Chorthippus parallelus
erythropus (Cpe), si bien esta
modificación es polémica*

En este sentido, es destacable que, si realizamos un transecto, es decir, un muestreo en distintos puntos entre las poblaciones puras a ambos extremos de la ZH, los híbridos naturales muestran clinas características de cada rasgo subespecie-específico analizado (o sea, variaciones graduales a lo largo del área muestreada), mostrando en unos casos su introgresión a lo largo del recorrido, selección a favor o en contra en otros, o su carácter neutro (Gosálvez et al., 1988; Hagberg et al., 2022). Todo ello como resultado de los distintos procesos demográficos y evolutivos, avances y retrocesos que han modelado esta ZH durante las aproximadamente 9000 generaciones (anuales) que se estiman desde su origen (Hewitt, 2000). Esto implica que los híbridos naturales presentan características variables a lo largo del transecto, pareciéndose en mayor o menor medida al taxón puro del que se encuentren, en principio,

más cerca. No obstante, los híbridos F1 entre ambas subespecies obtenidos en el laboratorio obedecen escrupulosamente la “regla de Haldane”, la cual establece que, si un sexo está ausente, es raro o estéril en una población híbrida, entonces ese sexo será el heterogamético (que produce dos tipos distintos de gametos, al igual que los varones humanos). De manera que, en nuestro modelo, mientras que las hembras híbridas F1 son tanto viables como fértiles, los machos F1 (heterogaméticos) se desarrollan con aparente normalidad excepto en lo que se refiere al desarrollo de sus testículos y del proceso meiótico, lo que resulta en su completa esterilidad (Hewitt et al., 1987; Bella et al., 1990).

Por todo ello, durante años se consideró que esta ZH estaba mantenida por un equilibrio entre selección, recombinación y dispersión entre descendientes de los sucesivos cruzamientos después de los primeros retrocruzamientos entre los parentales puros y los primeros híbridos, en los que se habían ido restaurando niveles variables de fertilidad, resultando en la situación clinal actual. Sin embargo, nuestro descubrimiento de que la bacteria endosimbionte *Wolbachia* infecta a estos organismos (Martínez et al., 2009) y, como veremos a continuación, manipula su reproducción e influye de manera importante en la ZH desde su mismo origen,

ha introducido un nuevo y estimulante agente en este interesante modelo evolutivo (Zabal-Aguirre et al., 2014; Martínez-Rodríguez y Bella, 2018).

Antecedentes y primera aproximación al modelo experimental

En la década de 2000 y pese a haber sido descrita considerablemente antes, la alfa-proteobacteria *Wolbachia* se convirtió en un objeto de atención importante, dado que la extensión de su infección y sus efectos sobre la reproducción de los hospedadores pasaron de ser considerados excepcionales, casi anecdóticos, a resultar mucho más comunes y variados de lo esperado (véase Jiménez-Flrido et al., 2025, en el número anterior de esta publicación).

Wolbachia es un endosimbionte obligado de distribución extraordinariamente común entre artrópodos (en especial en insectos) y en algunos nematodos y, por tanto, no tiene vida libre fuera de sus hospedadores. Se caracteriza, además, por

mostrar transmisión materna prácticamente obligada (a través del óvulo materno; el parental masculino generalmente no la transmite), y por inducir alteraciones extraordinarias en la reproducción de muchos de los organismos infectados para favorecer su propia transmisión (Jiménez-Flrido et al., 2025). En este contexto, y dado que los estudios sobre la ZH de *Chorthippus parallelus* (Cp) ya tenían una trayectoria de casi 20 años —en los que se habían abordado aspectos comportamentales, morfológicos, citogenéticos, ecológicos, etc.— pareció no sólo plausible sino muy estimulante indagar la posibilidad de que esta bacteria con “extraordinarias habilidades” jugara algún papel en dicha ZH. De hecho, en aquel momento se empezaba a conjeturar que las barreras reproductivas inducidas por *Wolbachia* pudieran reforzar procesos incipientes de especiación, o incluso promoverlos de manera completa.

Pronto comenzamos a explorar esta hipótesis en nuestro modelo y se comprobó no sólo la infección por *Wolbachia* de este ortóptero en la ZH, sino que además muestra dos cepas de esta bacteria per-

Se comprobó no sólo la infección por Wolbachia de este ortóptero en la ZH, sino que además muestra dos cepas de esta bacteria pertenecientes a los supergrupos B y F

tenecientes a los supergrupos B y F, algo que ahora sabemos que es relativamente común en ortópteros acrididos y que, incluso en nuestro caso, pueden coinfectar a un mismo individuo (Zabal-Aguirre et al., 2010). Por otra parte, determinamos que la infección afecta por igual a ambos sexos y que aparece en diversos tejidos, pero con mayor densidad en las gónadas (Figura 3). De manera muy visual, me-

dante hibridación *in situ* en cortes de tejido, pudimos ver cómo efectivamente en los espermatocitos y según avanza la espermiogénesis, la bacteria se va agrupando en un polo, junto con la mayoría del citoplasma, eliminándose a la vez que él. Así, en los espermatozoides maduros no hay infección, no viaja la bacteria y se evita la transmisión por esta vía (Martínez et al., 2009).

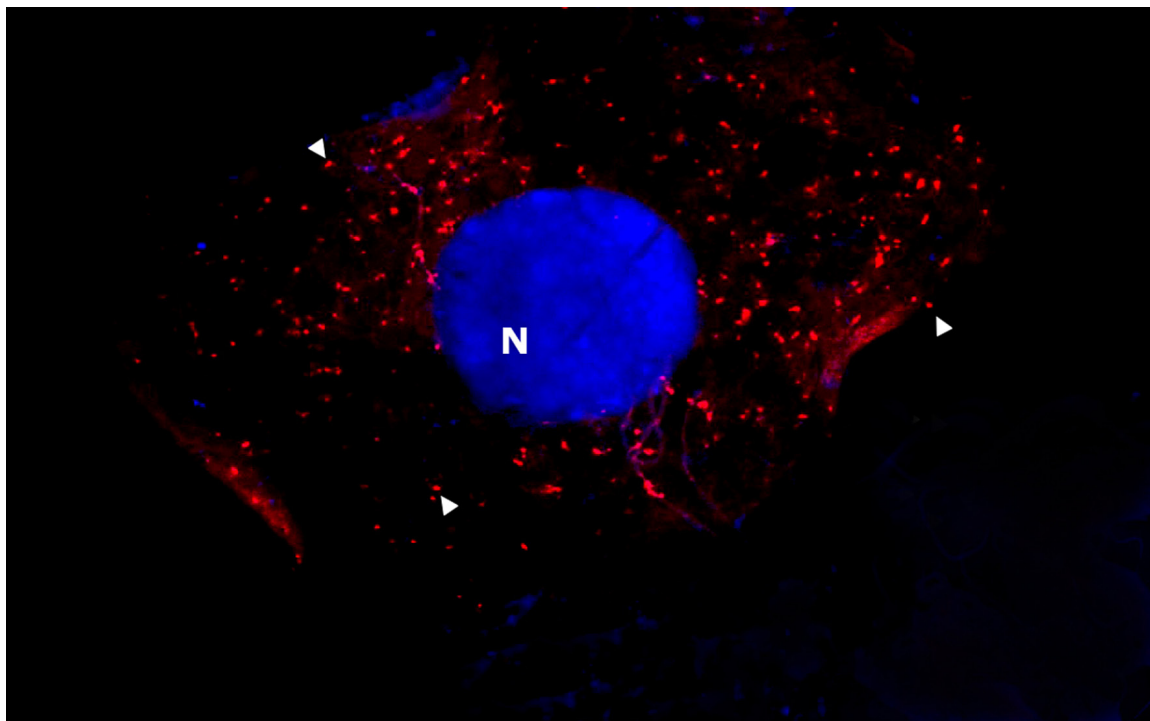


Figura 3. Distribución de *Wolbachia* en una célula de *Chorthippus parallelus* (Orthoptera: Acrididae). Se muestra en rojo la infección citoplasmática de *Wolbachia* mediante hibridación *in situ* fluorescente (FISH) (puntas de flecha como ejemplo). En azul, el núcleo (N). Modificado de Martínez et al. (2009), donde se indican los detalles técnicos.

También, resultó muy excitante constatar que el tipo de infección difiere entre ambas subespecies, así como en sus híbridos naturales, por lo que hay una estructuración sólida de la distribución de los tres tipos de hospedador (Cpp, Cpe y sus híbridos) que solapa con la del tipo de endosimbionte: B, F o coinfectados, correspondiendo esta última categoría curiosamente a dichos híbridos (Zabal-Aguirre *et al.*, 2010). Esto representó un primer apunte señalando la coevolución de cada uno de los genomas bacterianos (B y F) con un tipo de genoma hospedador (Cpe y Cpp, respectivamente) y, curiosamente, la coinfección frecuente de ambas cepas bacterianas en sus híbridos; algo a lo que volveremos más adelante.

El papel de *Wolbachia* en la zona híbrida de *Chorthippus parallelus*, y algunos apuntes sobre la biología de la bacteria

Pronto pudimos comprobar en Cp que, efectivamente, *Wolbachia* induce un fenómeno denominado incompatibilidad citoplasmática (IC). Se trata del efecto reproductivo más frecuente producido por este endosimbionte y provoca que los machos infectados no dejen descendencia (total o parcialmente) si se cruzan con hembras no infectadas o infectadas con otra cepa diferente de la bacteria,

lo que proporciona una ventaja selectiva a las hembras infectadas y fomenta la presencia de *Wolbachia* en la población hospedadora. La infección, por tanto, no sólo supone una barrera reproductiva entre sus hospedadores en la ZH, sino que además esta es de dos tipos y de considerable intensidad, ya que reduce hasta el 32% los descendientes de determinados cruces, influyendo de manera relevante en el mantenimiento y en la dinámica de dicha ZH (Zabal-Aguirre *et al.*, 2014). Estimulados por estos resultados, así como por el modelo de “modificación-rescate” que explica estas IC, abordamos una aproximación citogenética inédita, que nos permitió demostrar cómo efectivamente la bacteria altera químicamente la cromatina de los espermatozoides en los machos infectados (“modificación”). Esto se demuestra por el significativo número de espermátidas aberrantes que presentan (algo que se acrecienta en individuos híbridos entre las dos subespecies de este saltamontes: un efecto sinérgico que muestra de nuevo esa coevolución simbiote/hospedador), y por el incremento significativo que induce la bacteria en el número de quiasmas de estos machos infectados, algo que es difícil de saber si tiene también implicaciones en su variabilidad gamética, es decir, si supone un incremento en la recombinación genética inducida por la propia bacteria (Sarasa *et al.*, 2013). La otra parte del modelo indi-

cado, “rescate” propone que las hembras infectadas, por influencia de la bacteria, son capaces de revertir la “modificación” de los cromosomas de los espermatozoides de los machos infectados.

Sin embargo, la presencia de *Wolbachia* no descarta la infección por otros simbiontes bacterianos con, a su vez, posibles efectos sobre la reproducción de su hospedador. Afortunadamente para nuestros diseños experimentales, pudimos comprobar una baja diversidad bacteriana en las gónadas de este saltamontes: *Spiroplasma* sp. y los dos supergrupos *Wolbachia* descritos previamente por nosotros (B y F) dominan su microbiota gonadal. *Spiroplasma* (clase Mollicutes) es otra conocida bacteria sin vida libre fuera de su hospedador y con ese potencial de inducir alteraciones reproductoras. Ambas bacterias parecen coexistir en algunos Cp, pero no se muestra asociación significativa de *Spiroplasma* con el sexo del saltamontes o con la infección por *Wolbachia*, lo que confirma que esta última es la única infección bacteriana que causa anomalías en la reproducción.

Una observación muy interesante para otros estudios alrededor de *Wolbachia* fue el descubrimiento en nuestro modelo de que la temperatura ambiental puede influir de manera relevante en la proporción de individuos infectados en determinadas

poblaciones expuestas a altas temperaturas durante el ciclo vital del hospedador. Que el calor afecta a la densidad bacteriana en los individuos infectados por *Wolbachia* con un efecto antibiótico es algo conocido desde hace tiempo, pero nosotros pudimos comprobar en poblaciones de Cp del Sistema Central que, a lo largo del verano, esta proporción de individuos infectados se reduce considerablemente, lo que se asocia también significativamente con el incremento de las altas temperaturas a lo largo de la estación. Sin embargo,

Hay segmentos del genoma bacteriano insertados en los cromosomas de Cp

esto no ocurre en poblaciones pirenaicas donde las temperaturas máximas no alcanzan los mismos valores; en estos otros enclaves, la proporción de individuos infectados en la población se mantiene a lo largo del verano (periodo vital de estos organismos). Esto quiere decir que la dinámica de la infección y, sobre todo, sus posibles efectos sobre la reproducción del hospedador pueden ser diferentes en unas poblaciones y en otras y, de manera interesante, los cruzamientos que se realicen en regiones más cálidas al comienzo de la temporada reproductiva cuando la proporción de infectados/as es más alta, rendirán resultados diferentes en cuanto

al número de descendientes, transmisión de la bacteria, etc., con respecto a aquellos que tengan lugar al final (con menos infectados en la población) (Martínez-Rodríguez et al., 2014).

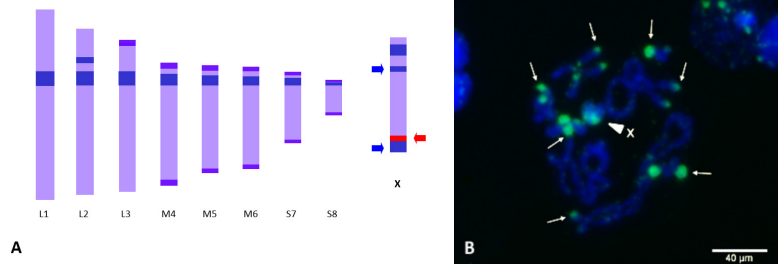
Todo ello no solo es relevante para nuestra ZH y para la biología en general de *Wolbachia*, sino también en el caso de sus posibles aplicaciones como agente biológico en la lucha frente a ciertas plagas y enfermedades (Jiménez-Florido et al., 2025). En este último sentido, cabe destacar también otra aportación de nuestro sistema que se desprende de la observación de series consecutivas interanuales de las frecuencias de infección en nuestras poblaciones. La conclusión es que las cepas B y F de *Wolbachia*, al menos en nuestro modelo, muestran un patrón temporal de variación en su frecuencia compatible con un mecanismo de selección natural negativo dependiente de la frecuencia, en el que la aptitud biológica de los individuos infectados con una cepa determinada disminuye proporcionalmente cuanto más frecuentes son en una población. Ahora bien, es difícil establecer qué proceso o procesos mantienen en nuestras poblaciones estas oscilaciones periódicas y predecibles (Martínez-Rodríguez et al., 2019).

Por otro lado, otra contribución relevante de nuestro modelo a la biología de

Wolbachia ha sido la constatación de que hay segmentos del genoma bacteriano insertados en los cromosomas de Cp (Figura 4). Es importante señalar que estas inserciones, que no son despreciables ni en número ni tamaño, aparecen tanto en individuos infectados como en los no infectados por la bacteria. Es decir, son ancestrales, ya inherentes al propio genoma del saltamontes y han ocurrido a lo largo de generaciones de convivencia, de coevolución, entre el endosimbionte y su hospedador. Si bien ya había alguna evidencia similar anterior, en nuestro caso hemos podido constatar que, a la vez que los fragmentos de genoma bacteriano, se han transferido unidades completas del genoma de un virus bacteriófago específico de *Wolbachia* (el virus WO). Así mismo, hemos rastreado y localizado de manera inédita estas inserciones físicamente en los cromosomas del saltamontes mediante hibridación *in situ* fluorescente (FISH). La gran pregunta es si estas inserciones (bacterianas y/o víricas) se expresan en algún tejido o circunstancia concreta, además de si se deben considerar exclusivamente como restos históricos (“arqueológicos”) de esta larga relación simbiótica, o si pueden tener un significado adaptativo (Funkhouser-Jones et al., 2015).

Un análisis filogenético de secuencias del gen ribosómico 16S del genoma de *Wolbachia* y la secuenciación de otros 6

Figura 4. (A) Idiograma que muestra el cariotipo de *Chorthippus parallelus* (Orthoptera: Acrididae) compuesto por 8 parejas de autosomas más un cromosoma sexual (X) en el caso de los machos ($2n=17$), y dos X en el de las hembras ($2n=18$).



L = tamaño grande; M = mediano y S = pequeño. La heterocromatina constitutiva, en ocasiones polimórfica para presencia/ausencia y tamaño, se resalta en azul oscuro como bandas (la más prominente en cada cromosoma, indica la posición del centrómero). Ambas subespecies comparten un cariotipo muy similar que difiere fundamentalmente por la presencia en el cromosoma X de una banda de heterocromatina intersticial exclusiva de Cpe, sustituida por una banda distal, telomérica, propia únicamente de Cpp (flechas azules). En esta última subespecie, además, aparecen genes repetidos de ADN ribosómico asociados a esa heterocromatina distal del cromosoma X (flecha roja). **(B) Inserciones ancestrales de fragmentos del genoma del endosimbionte bacteriano *Wolbachia* en los cromosomas meióticos del saltamontes (puntos luminosos indicados con flechas).** Las inserciones de *Wolbachia* en el genoma de *C. parallelus* (flechas) se han puesto de manifiesto mediante hibridación *in situ* de fluorescencia (FISH) en individuos no infectados por la bacteria. Se indica la posición del cromosoma X. Modificado de Funkhouser *et al.* (2015), en donde se indican los detalles técnicos.

de sus genes (*coxa*, *fbpa*, *ftsZ*, *gatB*, *hcpA* y *wsp*) en 127 individuos de Cp de 21 poblaciones dentro y fuera de la ZH siguiendo el sistema de Tipificación Multi-locus de Secuencias (MLST), que se utilizó originalmente en la clasificación clínica de infecciones bacterianas en humanos, confirmó que Cp está infectado por al menos cuatro cepas del supergrupo F y dos del supergrupo B. Pero, lo que es más importante, ha servido para demostrar que la infección está presente desde el mismo

origen de la ZH, es decir, desde el contacto secundario entre las dos subespecies que divergieron separadas, en alopatria (unas en la Península Ibérica, y otras en otros refugios templados de Europa durante la glaciación, como ya se ha indicado). La infección ya estaba presente en las poblaciones ancestrales lo que implica que, muy posiblemente, la barrera reproductiva que induce esta infección ha determinado y modela su dinámica desde su inicio. Por otra parte, el descubrimiento

*El descubrimiento de que aparecen bacterias recombinantes entre ambas cepas exclusivamente en los saltamontes híbridos de la ZH, nos ha llevado a proponer la existencia de dos zonas híbridas solapantes: una de *Wolbachia* y la otra, la propia ZH del saltamontes descrita*

de que aparecen bacterias recombinantes entre ambas cepas exclusivamente en los saltamontes híbridos de la ZH (pese a que la coinfección por ambas cepas no es exclusiva de ellos), nos ha llevado a proponer la existencia de dos zonas híbridas solapantes: una de *Wolbachia* que representa la primera ZH bacteriana descrita, y que se manifiesta en una cepa característica de cada subespecie de Cp (Cpp y Cpe; B y F, respectivamente), además de los recombinantes bacterianos híbridos, exclusivos a su vez de los híbridos de ambas subespecies de Cp, y la otra, la propia ZH del saltamontes descrita y analizada en primera instancia a lo largo de estos años. Esto, de nuevo, representa un extraordinario ejemplo de coevolución entre todos estos taxones implicados, y a lo largo de miles de generaciones (Martínez-Rodríguez y Bella, 2018).

Wolbachia* influye en la expresión génica de *Chorthippus parallelus

En la actualidad, nuestros estudios se aproximan a la influencia del endosimbionte en la expresión de los genes de su hospedador. En este sentido, y mediante análisis por qPCR del transcriptoma anotado para estos efectos, hemos apreciado diferencias significativas en la expresión de genes involucrados en rutas esenciales para el valor adaptativo de los individuos infectados, como es el caso del metabolismo energético, el sistema inmune o la reproducción. Hay que señalar que algunas de estas diferencias están significativamente vinculadas al sexo del hospedador, siendo las hembras las que presentan una mayor alteración en la actividad transcripcional de los genes analizados debido a la infección (Jiménez-Flórido et al., 2024).

Hemos apreciado diferencias significativas en la expresión de genes involucrados en rutas esenciales para el valor adaptativo de los individuos infectados

Además, otros análisis todavía preliminares nos indican que la bacteria tiene un efecto relevante en el epigenoma de los individuos de Cpp que infecta, medido en términos del nivel de metilación global del ADN. Algo que, a su vez, se muestra de manera diferente no ya entre individuos infectados y no infectados, sino también entre los infectados de distinto sexo.

Sin duda, la ZH de Cp y su relación endosimbionte con *Wolbachia* aún tienen que aportar información muy relevante sobre el papel de esta bacteria como barrera reproductora en este modelo evolutivo para el estudio de procesos incipientes de especiación, así como sobre la propia biología de los organismos implicados en ella.

Conclusiones

- El ortóptero *Chorthippus parallelus* ha resultado ser un muy buen modelo para el estudio de la biología funcional y evolutiva de *Wolbachia*, y ofrece resultados relevantes en ámbitos tan amplios como la citogenética, los modelos poblacionales o la interacción de

la bacteria con la expresión génica del saltamontes, entre otros aspectos.

- Además, la zona híbrida pirenaica de Cp es única por su naturaleza doble, una zona híbrida entre dos subespecies de este saltamontes (Cpe y Cpp), por un lado, y entre cepas de *Wolbachia*, por otro, en donde a su vez el endosimbionte representa una importante barrera reproductiva, lo que confiere un interés especial a este conocido modelo en biología evolutiva.

Agradecimientos

Agradecemos al Dr. Ricardo Pereira, *Stuttgart Natural History Museum*, y a la Dra. Marta Novo, Universidad Complutense de Madrid su ayuda con los análisis de expresión génica. 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.

Referencias

- Bella, J.L., Hewitt, G.M. y Gosálvez, J. 1990. Meiotic imbalance in laboratory-produced hybrid males of *Chorthippus parallelus parallelus* and *Chorthippus parallelus erythropus*. *Genetics Research*, 56: 43–48.
- 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.
- Gosálvez, J., López-Fernández, C., Bella, J.L. et al. 1988. A hybrid zone between *Chorthippus parallelus parallelus* and *Chorthippus parallelus erythropus* (Orthoptera: Acrididae): chromosomal differentiation. *Genome*, 30: 656–663.
- Hagberg, L., Celemín, E., Irisarri, I. et al. 2022. Extensive introgression at late stages of species formation: Insights from grasshopper hybrid zones. *Molecular Ecology*, 31: 2384–2399.
- Hewitt, G. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405(6789): 907–913.
- Hewitt, G., Butlin, R.K. y East, T.M. 1987. Testicular dysfunction in hybrids between parapatric subspecies of the grasshopper *Chorthippus parallelus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 31: 25–34.
- Jiménez-Florado, P., Aquilino, M., Buckley, D. et al. 2024. Differential gene expression in *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt, 1821) (Orthoptera: Acrididae: Gomphocerinae) induced by *Wolbachia* infection. *Insect Science*, Nov 29. E-pub ahead of print.
- Jiménez-Florado, P., Planelló, R., Buckley, D. et al. 2025. La relación endosimbiótica entre la bacteria *Wolbachia* y los artrópodos. *eVOLUCIÓN*, 20(1): 31–45.
- Martínez, P., Del Castillo, P. y Bella, J.L. 2009. Cytological detection of *Wolbachia* in squashed and paraffin-embedded insect tissues. *Biotechnic & Histochemistry*, 84: 347–353.
- Martínez-Rodríguez, P. y Bella, J.L. 2018. *Chorthippus parallelus* and *Wolbachia*: Overlapping orthopteroid and bacterial hybrid zones. *Frontiers in Genetics*, 9: 604.
- Martínez-Rodríguez, P., Granero-Belinchón, R., Arroyo-Yebras, F. et al. 2014. New insight into *Wolbachia* epidemiology: its varying incidence during the host life cycle can alter bacteria spread. *Bulletin of Mathematical Biology*, 76: 2646–2663.
- Martínez-Rodríguez, P., Rolán-Alvarez, E., del Mar Pérez-Ruiz, M. et al. 2019. Geographic and temporal variation of distinct intracellular endosymbiont strains of *Wolbachia* sp. in the grasshopper *Chorthippus parallelus*: a frequency-dependent mechanism? *Microbial Ecology*, 77: 1036–1047.
- Sarasa, J., Bernal, A., Fernández-Calvín, B. et al. 2013. *Wolbachia* induced cytogenetical effects as evidenced in *Chorthippus parallelus* (Orthoptera). *Cytogenetic and Genome Research*, 139: 36–43.
- Zabal-Aguirre, M., Arroyo, F. y Bella, J.L. 2010. Distribution of *Wolbachia* infection in *Chorthippus parallelus* populations within and beyond a Pyrenean hybrid zone. *Heredity*, 104: 174–184.
- 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: 1136–1148.

Jaime Truyols Santonja (1921-2013) y la masterometría con ocasión de los 70 años del artículo de Crusafont y Truyols en *Evolution* (1956)

Leandro Sequeiros. Catedrático de Paleontología, lsequeiros42@gmail.com.
Presidente de la Sociedad Española de Paleontología (1973-1978). Academia de
Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de Zaragoza.

Introducción

La historia de las ideas evolutivas en España tiene gran interés para comprender el impacto de la modernidad científica en las propuestas científicas y filosóficas vigentes en Europa y América en los años 50 del siglo XX.

Hace 70 años (en el año 1955) el conocido texto original de Miquel Crusafont y Jaime Truyols sobre biometría de las muelas carníceras y la evolución de los Fisípedos (Crusafont y Truyols, 1956) fue remitido al gran paleontólogo George Gaylord Simpson para su publicación. Las reflexiones de Crusafont, Simpson y Truyols, a partir de la técnica masterométrica

Hace 70 años (en el año 1955) el conocido texto original de Miquel Crusafont y Jaime Truyols sobre biometría de las muelas carníceras y la evolución de los Fisípedos (Crusafont, M. and Truyols, J. 1956) fue remitido al gran paleontólogo George Gaylord Simpson para su publicación

introducida por Truyols en el estudio de los carnívoros fisípedos, son paradigmáti-

cas en la historia de las teorías evolutivas no solo en España, sino en la comunidad científica internacional.

El profesor Jaime Truyols Santonja (1921-2013) fue un destacado paleontólogo sobre el que se han escrito muchas cosas (García Alcalde, J. y Sánchez de Posada, L. 2013; Montes, 2013). Entre otros trabajos es bien conocida su tesis doctoral (Truyols, 1952) y su tratado sobre Paleontología como ciencia paleobiológica dentro del paradigma moderno (López Martínez y Truyols, 1994).

Los avatares del interesante debate científico sobre la evolución de los fisípedos pueden ser seguidos a partir de la correspondencia entre Crusafont y Simpson. Miquel Crusafont i Pairó siempre se mantuvo fiel a las posturas finalistas y ortogenéticas de algunas escuelas paleontológicas francesas, mientras Truyols se inclinó por las propuestas de Simpson.

Y en este punto, Truyols siempre discrepó con respecto a las posturas contin-

gentistas de la Teoría Sintética de la Evolución, de la que el profesor G. G. Simpson era uno de los impulsores. Con un gran respeto por su maestro, Truyols no terció en el debate manteniéndose dentro de una postura solo descriptiva de los fenómenos sin apostar por una interpretación finalista o contingentista.

La propuesta metodológica de Jaime Truyols

En un interesante artículo del profesor Jesús Ignacio Catalá Gorgues (2013), se describen las relaciones epistolares entre los profesores Crusafont y G. G. Simpson. La figura de Truyols y sus aportaciones a la filosofía de la evolución a partir del estudio goniométrico de los carnívoros de los fisípedos aparece resaltada.

El profesor Jaime Truyols Santonja aportó una metodología científica que ha pasado a la comunidad internacional: un intento de medición de las tasas de

Miquel Crusafont i Pairó siempre se mantuvo fiel a las posturas finalistas y ortogenéticas de algunas escuelas paleontológicas francesas, mientras Truyols se inclinó por las propuestas de Simpson

evolución biológica mediante el estudio de los parámetros de las muelas carnívoras de los mamíferos fisípedos. Fue uno de los primeros intentos de “medir” las tasas evolutivas de un grupo zoológico a lo largo del tiempo geológico. Esta metodología ya la publicó dos años antes con Crusafont, sin aportar consideraciones sobre su aplicación a los procesos y ritmos evolutivos (Crusafont y Truyols, 1953). Solo se centraron en presentar una técnica de medida que, en este trabajo, no avanzan más.

Pero el profesor Miquel Crusafont, más tarde, reinterpretó las investigaciones de Truyols sobre las medidas de los molares de los Fisípedos para intentar fundamentar sus hipótesis finalistas y ortogenéticas de la Evolución. Y las relaciones Crusafont-Simpson internacionalizaron las ideas de Truyols. Los trabajos más interesantes de Truyols están en Truyols (1963, 1968, 1983) y Crusafont y Truyols (1953, 1956, 1957, 1958, 1966). A ellos aludimos más adelante.

Los inicios de internacionalización de la biología evolutiva

No cabe duda de que Crusafont apreciaba a Simpson no solamente como científico, sino también como persona. Pero

hubo también, desde luego, un interés en el cultivo de la relación por parte del catalán. Simpson, en cierto modo, acabó por erigirse en un verdadero agente para la promoción internacional de la obra de Crusafont y su núcleo de colaboradores, como era entonces Jaime Truyols.

Crusafont pensó que sería conveniente publicar en inglés y en los Estados Unidos para “internacionalizar” la Paleontología española. Para ello amplió el abanico de colaboradores. Y desde 1947 aparece la figura de Truyols junto a Crusafont. Ya en 1953 publicaron en España un artículo (Crusafont y Truyols, 1953) en el que iniciaban lo que sería una línea muy fecunda de estudio de la evolución de los carnívoros que se prolongaría durante más de un decenio.

Será necesario retroceder unos años para tener una perspectiva de los orígenes de este trabajo. En 1946, el profesor Crusafont, junto a su colaborador de entonces, Fernández de Villalta, publican en Francia sus hallazgos que hace que sean conocidos allí (Fernández de Villalta, Crusafont y Lavocat, 1946). Posteriormente, Miquel Crusafont publica ocho breves notas en los *Comptes rendues Sommaires de la Société Géologique de France*, en las que iba dando noticia de diferentes yacimientos de mamíferos del Neógeno de varias cuencas sedimentarias de España.

El contacto con colegas franceses y suizos se vio facilitado por el buen conocimiento de la lengua francesa que tenía Crusafont y que le permitió escribir con fluidez en esta lengua muchas cartas. Crusafont pensó que sería muy conveniente publicar en inglés y en los Estados Unidos. La confianza creciente en las relaciones con George G. Simpson le fue abriendo puertas. Esto le llevó a plantearse en marzo de 1948 la posibilidad de publicar una nota sobre el *Triceromeryx* en *American Museum Novitates*, la revista de la institución donde trabajaba Simpson. Pero el trabajo nunca apareció.

Desde el año 1947, Miquel Crusafont incorpora a su equipo al joven paleontólogo de 26 años Jaime Truyols. Será con este con quien firmará en años siguientes algunas publicaciones en inglés. Ya en 1953 publicaron en España un artículo, "Un ensayo goniométrico sobre la carnífera inferior de los Fisípedos" (publicado en *Estudios Geológicos*) en la que iniciaba una línea de investigación sobre los carnívoros, aplicando novedosas técnicas bioestadísticas.

Aunque Truyols no firmó el trabajo de 1948, este ya era mencionado en los agradecimientos de la parte de biometría por Crusafont, por haber "facilitado la confección de estadísticas y gráficos". De hecho, Truyols fue durante este período el cola-

Crusafont pensó que sería muy conveniente publicar en inglés y en los Estados Unidos. La confianza creciente en las relaciones con George G. Simpson le fue abriendo puertas

borador específico en los estudios biométricos (también en los biogeográficos) de Crusafont, mientras que Villalta era el de las contribuciones descriptivas faunísticas.

Crusafont, Simpson y Truyols

Crusafont pidió a Simpson que avalara su ingreso y el de Truyols en la *Society for the Study of Evolution*. En el mismo año de 1948, Crusafont procuró dar una difusión añadida a los trabajos biométricos con una reseña en el *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, en el mismo volumen, por cierto, en que otro destacado paleontólogo español, Bermudo Meléndez (1912-1999), se ocupaba, en sendas notas, de la paleontología en relación con la nueva síntesis y del evolucionismo «regresionista».

Crusafont pidió a Simpson que avalara su ingreso y el de Truyols en la Society for the Study of Evolution

Crusafont ya había barruntado publicar algo en *Evolution* allá por 1950. El trabajo iba a tratar sobre la filogenia de los jiráfidos, su grupo predilecto por entonces. Creía, no obstante, que la revista admitía trabajos en español, hasta que Simpson le aclaró que solamente el inglés estaba contemplado. Crusafont tampoco fue esta ocasión más allá de la declaración de intenciones. Aquellos primeros años de la década de los cincuenta, por otro lado, fueron de cierto enfriamiento de la relación con Simpson; lagunas de conservación aparte, el intercambio epistolar registra una clara disminución entre 1950 y 1955.

En el ínterin fue cuando Crusafont y Tuyols publicaron su «Ensayo goniométrico», un trabajo riguroso, pero en todo caso concebido más desde el valor descriptivo de la biometría que no desde el punto de vista de la interpretación evolutiva.

Fue en noviembre de 1955, hace 70 años, cuando Crusafont anunció a Simpson que Tuyols y él tenían previsto enviar en

un plazo de dos semanas un artículo a *Evolution*. Decía que lo enviarían ellos mismos en inglés, pero le pedía que fuera él quien lo presentara tras haberlo revisado.

Simpson respondió que podían enviarlo directamente al editor, a la sazón Everett C. Olson (1910-1993), por entonces en la Universidad de Chicago; además, volvió a ofrecerse a traducir el trabajo del castellano al inglés. El 29 de diciembre, Crusafont envió a Simpson el manuscrito; éste, que acababa de ser intervenido quirúrgicamente, tenía lista la traducción a finales del mes de enero de 1956.

Simpson juzgó que el artículo «is certainly a valuable one», si bien no negaba que «I do disagree with some points of your interpretations. En todo caso, no

*Crusafont y Tuyols
publicaron en 1956 su
«Ensayo goniométrico»,
un trabajo riguroso, pero
en todo caso concebido más
desde el valor descriptivo
de la biometría que no
desde el punto de vista de la
interpretación evolutiva*

entró en la cuestión. Lo que sí requirió de los catalanes fue la redacción del preceptivo resumen y la inclusión de las citas bibliográficas de varios autores que eran simplemente mencionados en el texto.

Por una carta de George Gaylord Simpson (las de Crusafont de 1956, desgraciadamente, no se han conservado), sabemos que el 7 de febrero ya habían sido mandadas las adiciones y correcciones solicitadas. Tanto celo se tomó Simpson, que incluso mandó fotografiar las ilustraciones que acompañaban al manuscrito como medida de precaución, aunque también, según reconocía, porque había pensado usarlas para sus clases de evolución de los carnívoros en Columbia.

El 27 de febrero, Simpson volvió a escribir a Crusafont para comunicarle que Olson había encontrado el artículo «extremely interesting» y que, efectivamente, había sido aceptado para su publicación. De este modo, el artículo de Crusafont y Truyols (1956) apareció en el fascículo 3 del volumen de aquel año.

Los conflictos de filosofía de la evolución

En el artículo, Crusafont y Truyols desarrollaron el método denominado «masterometría», que permitía medir los dientes de los carnívoros de un modo que facilitaba la comparación y la estimación de los cambios en una línea evolutiva.

A partir de su aplicación, derivaban unas conclusiones que favorecían una visión ortogenética. No entraremos en el contenido técnico, toda vez que el profesor Jordi Agustí (1994) ya lo ha estudiado muy bien en una de sus contribuciones. Este mismo autor, en todo caso, plantea en el mismo trabajo una pregunta fundamental: ¿cómo fue posible que un artículo contaminado de ortogénesis y finalismo fuera publicado en *Evolution*, órgano consagrado de los partidarios de la síntesis neodarwinista?

Él mismo aventura que el enfoque cuantitativo aportado, que, lejos de reproducir las propuestas de Simpson u otros

Crusafont y Truyols desarrollaron el método denominado «masterometría», que permitía medir los dientes de los carnívoros de un modo que facilitaba la comparación y la estimación de los cambios en una línea evolutiva

autores, era ciertamente original, impresionaría favorablemente al consejo editor. Aquí, sin rechazar esa explicación, nos permitimos conjeturar que la intervención de Simpson pudo ser determinante. En una de las cartas, Simpson le decía a Crusafont:

“I have of course personally recommended its publication but the decision will rest with the editorial board. No doubt you will hear direct from Dr. Olson as to that.”

A pesar de la proclama enfática sobre la independencia del comité editorial, ya hemos visto quién adelantó a Crusafont la noticia de la aceptación. Simpson, no hay que olvidarlo, había jugado un papel decisivo en el arranque de *Evolution* y en la fundación de la *Society for the Study of Evolution*, de la que fue primer presidente, cargo desde el cual procuró dotar de financiación a la revista en sus inicios. En ese sentido, no debería extrañar que, al margen de formalidades, su opinión fuera tenida en consideración.

Simpson, de todos modos, no quería dar pie a que alguien pensara que había tenido algo que ver con el artículo de Crusafont y Truyols. Olson propuso añadir una nota sobre la traducción, para decir que había sido revisada y aceptada por los autores. Pero Simpson le rogó que su

nombre no apareciera en el texto. Simpson no podía estar de acuerdo:

“I have requested that my name should not appear as translator of the paper, because that is a pleasant task for which I neither deserve nor desire credit and because I am afraid that if I were named as translator some of the readers of “Evolution” might think that I had something to do with the writing of the paper or with the ideas expressed therein.”

Una cosa era dar su apoyo para la publicación del texto, y otra bien distinta dar que pensar acerca de que uno de los principales proponentes de la nueva síntesis coqueteara con teorías finalistas.

De todos modos, el artículo no solamente recibió los parabienes de autores a priori más próximos, como fue el caso del profesor Alberto Carlo Blanc, sino también de verdaderos puntales de la nueva síntesis. Concretamente, Julian Huxley (1887-1975) halló en la masterometría un apoyo a sus ideas sobre la estasiagénesis o “evolución horizontal”. Crusafont le hizo llegar, incluso, datos inéditos añadidos. Se conocieron personalmente poco después, en mayo de 1957, con ocasión de una reunión en homenaje a Linneo que tuvo lugar en Uppsala, y allí discutieron sobre el asunto.

Esta nueva conexión también fue explotada provechosamente por Crusafont en el proceso de internacionalización de sus aportaciones. En 1958, éste y Truyols firmaron una nueva nota, nada menos que en la revista *Nature* (Crusafont y Truyols, 1958).

La traducción corrió a cargo de Huxley, según le contó a Simpson, al tiempo que le decía estar preparando un nuevo artículo para *Evolution*, cuya traducción pensaba encomendar ahora al prestigioso anatomista Bjorn Kurten, “con el objeto de no molestarle a Vd. en las actuales circunstancias.”

Simpson estaba por entonces -finales de 1957- recuperándose del gravísimo accidente que había sufrido en el verano de 1956, cuando le cayó un árbol en el transcurso de una expedición en la Amazonia brasileña. Además de las consecuencias físicas, el accidente le dejó secuelas psicológicas considerables.

La correspondencia entre Crusafont y Simpson

Lo cierto es que ese nuevo artículo, a la postre, no apareció. Mientras tanto, Simpson, que ya había vuelto a la actividad, le envió a Crusafont una serie de

consideraciones críticas sobre su propuesta masterométrica. Éstas fueron muy bien recibidas por el catalán. Simpson, poco después, le envió un trabajo suyo, todavía inédito, sobre la estimación de las semejanzas faunísticas, con la encomienda de que juzgara si era “useful and sound” y le dijera si encontraba “anything objectionable in the references to Crusafont and Truyols”. En cierto modo, Simpson certificaba así una confianza en Crusafont que solamente puede explicarse desde una estimación elevada del quehacer científico de éste.

No tardó en contestar Crusafont, expresándose con notable sinceridad y pidiéndole, ni más ni menos, que un reconocimiento explícito de prioridad:

“Desde luego debe Vd. considerarlo puramente como un ruego y no una obligación, pero toda vez que Vd. ha sido tan bueno que nos ha sometido su trabajo, nosotros le agradeceríamos de corazón tuviera la bondad de indicar que la idea de realizar una comparación a la vez sistemática y ecológica o aun sólo ecológica, y por lo tanto la de hacer entrar el número de individuos, fuimos nosotros los primeros en establecerla y que podía ser interesante.”

Simpson acogió gustosamente todo lo que Crusafont sugería. Su relación científica estaba definitivamente asentada, y la

empatía mutua que se profesaban solo requería del encuentro personal para asentarse en una amistad verdadera. Así sucedió con ocasión del viaje a España que Simpson y su esposa hicieron en el verano del año siguiente, es decir, en 1960.

Los parámetros numéricos de la Evolución Orgánica

Con este título, Truyols publica su aportación personal al problema de la mastrometría (Truyols, 1963). Para Truyols el estudio de los procesos macroevolutivos requiere cada vez más el uso de técnicas bioestadísticas. “Estos sistemas de expresión numérica o gráfica poseen un importante campo de aplicación en Paleontología, que, de hecho, es la ciencia que entiende de Macro y de Megaevolución” (pág. 444). Sin embargo, con frecuencia, el paleontólogo no posee demasiados datos para poder hacer estudios bioestadísticos fiables. Para Truyols, el mismo Simpson (1944) se refiere a lo difícil que es observar con métodos estadísticos un proceso de diferenciación de formas (...) a lo largo de una gran línea filética, por la escasez de material.

Y prosigue (pág. 460): “Se trata de un trabajo que ha permitido contrastar datos morfométricos significativos de la posición

de una considerable cantidad de formas pertenecientes a una unidad taxonómica elevada con las hipótesis filogenéticas construidas a partir de las mismas formas.”

Las piezas dentarias de los Carnívoros Fisípedos

El proceso de investigación ha sido llevado a cabo sobre un suborden de mamíferos: el de los Carnívoros Fisípedos. Los *Fisípedos* son un amplio suborden de mamíferos carnívoros caracterizados por disponer los dedos de las patas separados entre sí y, principalmente, por presentar una dentición especialmente adaptada para la depredación; de hecho, su régimen alimenticio es casi exclusivamente carnívoro (en algunas épocas del año también incluyen vegetales en su dieta); destacan los caninos muy afilados para desgarrar los tejidos de sus presas, y las llamadas *muelas carniceras*, de mayor tamaño y destinadas a trocear el alimento. Todos los demás rasgos, tales como formas, morfología externa, dimensiones, etc., están muy diversificados. Al ser activos depredadores presentan las patas dotadas de garras con uñas curvas, retráctiles en el caso de los félidos.

Salvo los úrsidos, que son plantígrados, la gran mayoría de ellos son digitígrados,

que les permiten perseguir a sus presas corriendo. Comprende familias muy conocidas, ejemplo de los Cánidos, como el lobo (*Canis lupus*), o el zorro (*Vulpes vulpes*); Félicos, como el león (*Panthera leo*), gato montés (*Felis silvestris*), y el lince (*Lynx pardina*); Úrsidos, como el oso pardo (*Ursus arctos*); Mustélidos, como el visón (*Mustela lutreola*), turón (*Mustela putorius*), comadreja (*Mustela nivalis*), armiño (*Mustela erminea*), marta (*Martes martes*), garduña (*Martes foina*), tejón (*Meles meles*), y nutria (*Lutra lutra*); Vivérridos, como la gineta (*Genetta genetta*); y también los Hiénidos (hienas), y Prociónidos (mapaches).

El trabajo se centra en el estudio de las variaciones anatómicas en las piezas dentarias de los representantes de este grupo. Para el estudio de tales variaciones se dispuso inicialmente de dos parámetros angulares, “alfa” y “beta”, tomados, respectivamente, el primer molar inferior y el premolar superior

“Estos ángulos – escribe Truyols – han resultado ser significativos del mayor o menor grado de “carnivoridad” de las diversas especies analizadas. Analizadas tales “poblaciones”, se observó que las variantes aparecían ordenadas en zonas correspondientes a cada una de las siete familias de los Fisípedos, - desde un polo hipocarnívoro, ocupado por los Úr-

sidos y parcialmente por los Mustélidos, - a otro polo hipercarnívoro, ocupado por los Félicos. En la zona central se disponían precisamente las formas basales (*Cynodictis* y géneros asociados), de las que se supone derivó el grupo entero de Fisípedos.”

La masterometría dio pie a un nuevo artículo (Crusafont y Truyols, 1966), que pretendía ser una respuesta a un artículo del año anterior del propio Simpson, significativamente titulado «A review of masterometry», en el que elaboraba una crítica a la propuesta de aquéllos.

Las críticas, hasta entonces resueltas básicamente en la privacidad de la correspondencia, tomaban ahora luz pública, sobre todo porque había autores que interpretaban que la masterometría aportaba evidencias contrarias a la teoría sintética, lo cual no podía quedar sin respuesta por parte de Simpson. Mas la amistad entre éste y Crusafont, forjada a lo largo de más de veinte años de relación epistolar y de aquel encuentro episódico de 1960, no se resintió en absoluto.

En aquella relación, ciertamente, el rédito mayor lo obtuvo Crusafont y, con él, la paleontología evolutiva española. Simpson no fue, ni mucho menos, el único apoyo foráneo con que contó Crusafont. Tampoco se puede decir que fuera

el más importante, ya que la historia de las otras relaciones científicas mantenidas por Crusafont con otros colegas extranjeros todavía está por escribir.

En cualquier caso, sí parece evidente que Simpson fue clave en el modo en que Crusafont se incorporó a la comunidad internacional de paleontólogos. Pasivamente, fue el inspirador de la línea que mayor proyección otorgó a Crusafont. Más activamente, su intervención fue crucial a la hora de que el catalán publicara en *Evolution*, la revista que entonces representaba la punta de lanza de los estudios evolucionistas.

En todo ello, fue importante que Simpson encontrara en Crusafont a un colega genuino, pese a las grandes diferencias que mantenían en cuanto a su idea de la evolución y, en general, a su visión del mundo.

Crusafont mantuvo encendido el debate finalismo-neodarwinismo durante los años sesenta y setenta, enfrentado a los biólogos moleculares y genetistas locales, por ejemplo, Ramon Margalef (1919-

2004) y Antoni Prevosti (1919-2011) desde la Universidad de Barcelona, quienes habían ido desplazando a los geólogos como principales competidores de los paleontólogos, y a éstos como exclusivos referentes de la investigación y conocimiento de la evolución. Aunque venían pronunciándose desde finales de los cincuenta, los neodarwinistas reavivaron el debate con la irrupción en la España de 1970 de Jacques Monod y su libro *Azar y necesidad*.

*Crusafont mantuvo
encendido el debate
finalismo-neodarwinismo
durante los años sesenta
y setenta, enfrentado a
los biólogos moleculares y
genetistas locales*

En 1973, Crusafont enfermó de cáncer y en 1977 murió su esposa, acontecimientos que lo llevaron progresivamente a una pérdida significativa de su ímpetu y a situarse en un segundo plano del debate. En 1982,

poco antes de su muerte, Crusafont recibiría «una gran distinción» al participar en un «curso que coincidía con las fechas del aniversario de Darwin, con ocasión de la inauguración del nuevo edificio de la Facultad de Biología de la Universidad de Barcelona. A este evento acudieron muchos paleontólogos extranjeros y algunos consideran que este evento marca un umbral final en el debate finalista-neodarwinista en España.

Conclusión

La colaboración entre Miquel Crusafont y Jaime Truyols en el estudio masterométrico de las muelas carniceras de los fisípedos favoreció la reflexión científica y

filosófica de los patrones de la Evolución en España. Y al mismo tiempo, dio lugar a la presencia de la paleontología española en la comunidad científica internacional.

Referencias

- Agustí, J. 1994. *La Evolución y sus Metáforas*. Colección Metatemas 33. Tusquets editores, Barcelona.
- Catalá Gorges, J.I. 2013. Miquel Crusafont, George Simpson y la internacionalización de los estudios de paleontología evolutiva en España. *Dynamis*, 33: 12–48.
- Crusafont, M. y Truyols, J. 1953. Un ensayo goniométrico sobre la carnicera inferior de los fisípedos. *Estudios Geológicos*, 18: 225–254.
- Crusafont, M. y Truyols, J. 1956. A biometric study of the evolution of Fissiped Carnivores. *Evolution*, 10: 314–332.
- Crusafont, M. y Truyols, J., 1957. Estudios masterométricos en la evolución de los fisípedos. *Boletín del Instituto Geológico y Minero de España*, 68: 83–224.
- Crusafont, M. y Truyols, J. 1958. A quantitative study of stasigenesis in Fissipede Carnivores. *Nature*, 181: 289–290.
- Crusafont, M. y Truyols, J. 1966. Masterometry and Evolution again. *Evolution*, 20: 204–210.
- Fernández de Villalta, J., Crusafont, M. y Lavocat, R. 1946. Découverte en Europe de ruminants fossiles à corne occipitale. *Comptes Rendues Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences, Paris*, 222: 406.
- Fernández de Villalta, J., Crusafont, M. y Lavocat, R. 1946. Primer hallazgo en Europa de Rumiantes fósiles tricornios. *Publicaciones del Museo de Sabadell. Comunicaciones Científicas en Paleontología*, 1946: 1–4.
- García-Alcalde, J.L. y Sánchez de Posada, L.C. 2013. A nuestro maestro, Jaime Truyols. *La Nueva España* 30 de agosto de 2013.
- López Martínez, N. y Truyols, J. 1994. *Paleontología. Concepto y Métodos*. Col. Ciencias de la Vida, 18. Ed. Síntesis, Madrid.
- Montes, E. 2013. Muere a los 92 años el maestro de la paleontología española Jaime Truyols. *El Comercio* 29 de agosto de 2013.
- Sánchez de Posada, L.C. y García-Alcalde, J. 1999. Bio-bibliografía del Prof. Jaime Truyols Santonja. *Trabajos de Geología*, 21: 11–25.
- Truyols, J. 1952. Estratigrafía del Mioceno de la Depresión del Vallés-Penedés. En: Crusafont, M. (ed.), *Paleontología y Estratigrafía del Mioceno del Vallés-Penedés*, pp. 34–37. Instituto de Estudios Pirenaicos y Museo de Sabadell.
- Truyols, J. 1963. Parámetros numéricos en la evolución orgánica. En: Crusafont, M., Meléndez, B. y Aguirre, E. (eds.), *La Evolución*. Edición 1968, pp. 441–473. BAC, Madrid.

Convergencias evolutivas en el cerebro de los amniotas

Fernando García-Moreno, fernando.garcia-moreno@achucarro.org

- Achucarro Basque Center for Neuroscience, Parque Científico de la Universidad del País Vasco, (UPV/EHU), 48940, Leioa, España.
- Fundación IKERBASQUE Foundation, María Díaz de Haro 3, 6º, 48013 Bilbao, España.
- Departamento de Neurociencia, Facultad de Medicina y Odontología (UPV/EHU), Barrio Sarriena s/n, 48940 Leioa, Bizkaia, España.

La neocorteza y su singularidad

Durante gran parte de la historia de la neurociencia, el cerebro de los mamíferos se consideró un ejemplo de sofisticación evolutiva. Su capacidad para procesar información y regular comportamientos sociales, emocionales y cognitivos lo situó como referente dentro del árbol de los vertebrados. Se asumió que las funciones superiores del cerebro —como la memoria, el razonamiento o la planificación— habían alcanzado su máximo desarrollo en este grupo.

Este protagonismo se apoyaba en la presencia de una estructura muy particular: la neocorteza. Se trata de una capa de tejido nervioso que cubre gran parte de los hemisferios cerebrales en los mamíferos, organizada en seis capas celulares superpuestas. Desde sus primeras descripciones en el siglo XIX, los neuroanatomistas comprendieron que ninguna otra rama de los vertebrados poseía una estructura equivalente. La neocorteza se interpretó entonces como un rasgo distintivo y exclusivo de los mamíferos, responsable de sus capacidades intelectuales.

A partir de esta observación, se instaló la idea de que estructuras semejantes a la neocorteza eran imprescindibles para sostener comportamientos complejos. Si ninguna otra especie contaba con esta arquitectura, tampoco podrían exhibir conductas elaboradas ni capacidades cognitivas avanzadas (Jerison, 1973). Este razonamiento, derivado de una visión jerárquica y lineal de la evolución, relegó durante décadas el estudio de otros cerebros vertebrados.

Así, se estableció una relación casi exclusiva entre complejidad anatómica y capacidad intelectual, donde los mamíferos ocupaban la cúspide gracias a su neocorteza.

Se instaló la idea de que estructuras semejantes a la neocorteza eran imprescindibles para sostener comportamientos complejos. Si ninguna otra especie contaba con esta arquitectura, tampoco podrían exhibir conductas elaboradas ni capacidades cognitivas avanzadas

Las ideas preconcebidas de la *Scala naturae*

Durante siglos, la historia natural estuvo marcada por una concepción jerárquica de la vida conocida como *Scala naturae*, una escala ascendente que culminaba en el ser humano (**Figura 1**). Esta idea, heredada de la filosofía clásica, encontró eco incluso en la biología moderna y en la forma de interpretar la evolución del cerebro.

A comienzos del siglo XX, muchos investigadores proyectaron esta visión jerárquica sobre la anatomía cerebral. Así nació la noción del “cerebro reptiliano”, según la cual los cerebros de los vertebrados evolucionaban mediante la adición progresiva de nuevas estructuras sobre un esquema primitivo. En ese modelo, las aves, al carecer de neocorteza, se asumía que poseían un palio (o *pallium*) reducido y funciones limitadas.

De acuerdo con esta idea, sus comportamientos debían ser sencillos: respuestas automáticas, escasa capacidad de aprendizaje o planificación. Durante décadas, las aves fueron relegadas en los estudios sobre inteligencia animal, consideradas poco más que autómatas instintivos.

Sin embargo, estas interpretaciones se basaban en supuestos no verificados. El de-

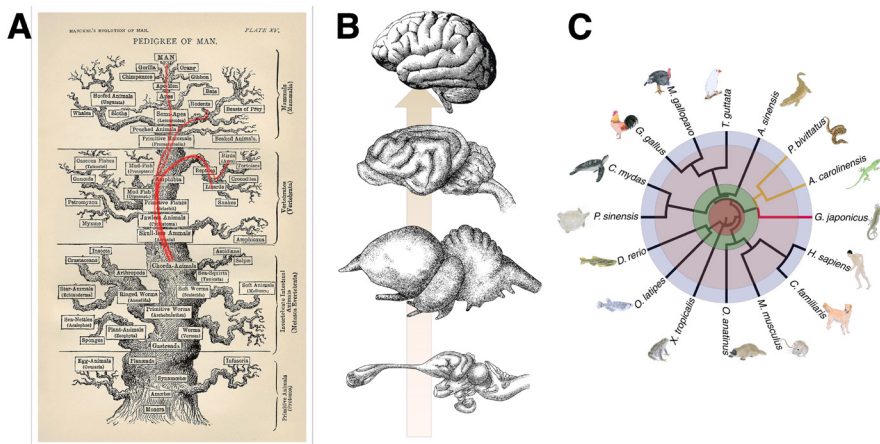


Figura 1 – Cambios en la visión de la evolución biológica y del cerebro. **A.** Clásico árbol filogenético de la *scala naturae* mostrando las especies animales a distintos niveles de sofisticación, con el ser humano por encima de todos ellos. Dibujo original de Haeckel, 1868. Las líneas rojas indican las ramas de humanos, roedores, aves y lagartos. **B.** Visión jerárquica clásica de la evolución cerebral, en la que un ascenso en complejidad condujo la evolución hacia el cerebro humano, pasando por estadios evolutivos previos más simples (de abajo hacia arriba, cerebro de lagarto, gallina, gato y humano). **C.** Esquema filogenético actual de los vertebrados, radial, que muestra como todas las especies animales han tenido el mismo tiempo biológico evolutivo, sin jerarquización. Imagen bajo licencia de Creative Commons.

sarrollo de nuevas técnicas de neuroanatomía, histología y análisis conductual permitió reevaluar estas afirmaciones. Lo que se descubrió contradijo frontalmente la lógica de la *Scala naturae*: las aves habían desarrollado estructuras cerebrales altamente especializadas para resolver funciones complejas, pese a no poseer neocorteza.

Este cambio de perspectiva abrió la puerta a comparar rigurosamente los cerebros de aves y mamíferos, no desde una escala jerárquica, sino desde su arquitectura, funcionalidad y origen evolutivo.

Lo que se descubrió contradijo frontalmente la lógica de la Scala naturae: las aves habían desarrollado estructuras cerebrales altamente especializadas para resolver funciones complejas, pese a no poseer neocorteza

El extraño cerebro de las aves

Si durante mucho tiempo se consideró que la neocorteza era indispensable para las capacidades cognitivas complejas, el caso de las aves se presentaba como una excepción difícil de encajar en esa idea. A diferencia de los mamíferos, las aves carecen por completo de neocorteza. Su cerebro está organizado de forma distinta, sin las seis capas superpuestas que caracterizan a la corteza mamífera (Reiner et al., 2004). Esta diferencia anatómica llevó durante décadas a suponer que el cerebro de las aves era más simple y, por tanto, limitado en sus funciones.

Sin embargo, una mirada más detenida revela que el cerebro de las aves posee una serie de especializaciones notables. Por ejemplo, sus neuronas suelen ser de menor tamaño en comparación con las de los mamíferos. Esta característica, lejos de ser un signo de simplicidad, permite que se concentren en mayor número en un espacio cerebral reducido. De hecho, algunas aves muestran una densidad neuronal en el cerebro que supera ampliamente la de muchos mamíferos, incluido el ser humano, en determinadas regiones. Esta altísima densidad permite una conectividad eficiente y una rápida transmisión de información, compensando sobradamente la ausencia de neocorteza.

Otra particularidad del cerebro de las aves es la pérdida de ciertas estructuras secundarias que sí se conservan en otros vertebrados. A lo largo de su evolución, las aves han simplificado algunas regiones cerebrales, probablemente como consecuencia de la presión evolutiva por aligerar peso corporal, indispensable para el vuelo. Esta simplificación anatómica no implicó una merma en sus capacidades, sino una reorganización funcional que, en muchos casos, ha resultado ser extremadamente eficiente.

Estas adaptaciones, unidas a comportamientos sorprendentemente complejos observados en especies como cuervos, loros o palomas, empezaron a cuestionar la vieja idea de que un cerebro sin neocorteza debía ser necesariamente inferior. ¿Cómo era posible que sin esa estructura considerada esencial, las aves resolvieran problemas, fabricaran herramientas o mostraran conductas sociales elaboradas? Este enigma llevó a los investigadores a reconsiderar no solo las capacidades de las aves, sino también los prejuicios con los que durante décadas se había estudiado la evolución del cerebro.

A medida que se acumulaban estas evidencias, resultaba inevitable reflexionar sobre la verdadera estructura, función y evolución del pallium de las aves. Así, se abrió una nueva etapa en la neurociencia comparada.

El pallium de aves y mamíferos, más parecidos de lo esperado

La idea de un cerebro aviar simple comenzó a desmoronarse en la década de 1960, cuando estudios histológicos detallados revelaron una organización más compleja de lo que se pensaba. Investigadores como Harvey Karten y Onur Güntürkün observaron que las aves poseían extensas áreas paliales, comparables en tamaño y complejidad a las de los mamíferos.

Uno de los avances cruciales en esos años fue el uso de técnicas histoquímicas, como la tinción para acetilcolinesterasa (AChE), que permitió delimitar con precisión la extensión del *subpallium* (una región cerebral limítrofe con el pallium) y, en consecuencia, estimar correctamente el volumen del pallium aviar. Para sorpresa de muchos, resultó ser al menos tan grande, proporcionalmente, como el de los mamíferos, desmontando así la idea de un pallium residual en las aves (**Figura 2**). Si el tamaño del pallium es importante

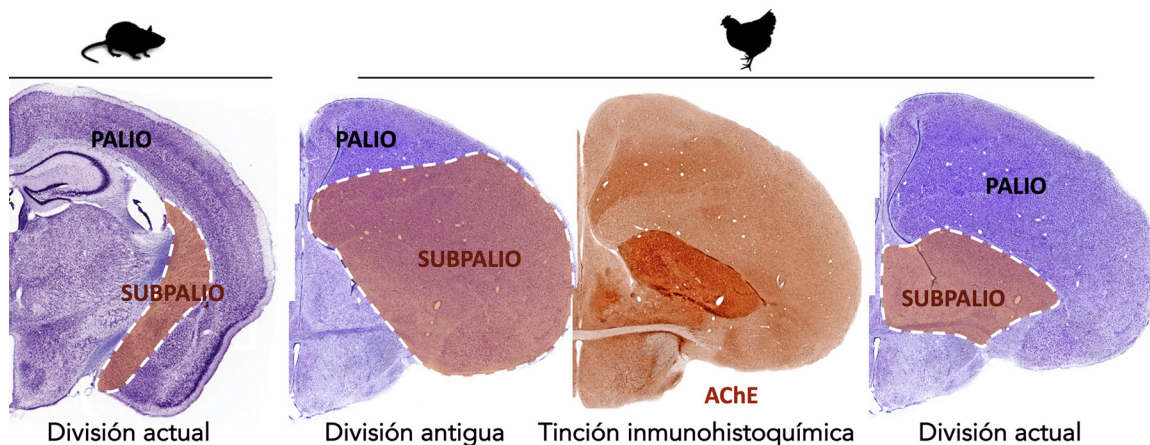


Figura 2 – Modelos de subdivisión del telencéfalo. A la izquierda se muestra una tinción Nissl de un corte coronal del telencéfalo de ratón. El pallio -en las partes superior, derecha e inferior derecha de la sección- es mucho mayor que el subpallio, delimitado y coloreado en marrón. A la derecha, tres secciones comparables del cerebro de gallina. La primera muestra el modelo anterior a la década de los 60, con un enorme subpallio y un disminuido pallio. En el centro, una tinción histológica clásica que muestra la verdadera extensión del subpallio. A la derecha, la visión actual en la que el pallio de aves es mucho mayor que el subpallio, en una proporción relativa similar a la de los mamíferos.

para el desarrollo de funciones complejas, las aves poseen un cerebro muy preparado para ellas.

En los años noventa y dos mil, el desarrollo de la genoarquitectura (el estudio de la organización cerebral a partir de patrones de expresión génica durante el desarrollo embrionario) confirmó y amplió esas conclusiones. Autores como Luis Puelles y Loreta Medina demostraron que aves y mamíferos comparten subdivisiones paliales homologas, reconocibles por la expresión de genes conservados como *Emx1*, *Tbr1* o *Er81*. Estas subdivisiones, lejos de ser invenciones exclusivas de los mamíferos, formaban parte del plan cerebral ancestral de los amniotas.

A la vez, los estudios de comportamiento derribaban viejos prejuicios. Se descubrió que especies como cuervos, loros o cacatúas exhiben capacidades cognitivas extraordinarias: uso de herramientas, reconocimiento individual, planificación, aprendizaje social y resolución de problemas complejos, a la altura de muchos primates.

Sin embargo, quedaba una cuestión esencial por resolver. Aunque las aves poseen áreas cerebrales equivalentes y capacidades cognitivas similares, no tienen una neocorteza laminada como los mamíferos. Entonces, ¿cómo se conectan sus

neuronas para generar comportamientos tan elaborados? ¿Siguen ambos grupos vertebrados un mismo plan de conectividad, disfrazado bajo arquitecturas distintas, o han resuelto el desafío de otra manera? La conectividad oculta podría guardar la clave de similitudes insospechadas o divergencias profundas.

¿Un circuito neuronal común y conservado?

La constatación de que aves y mamíferos compartían subdivisiones paliales y capacidades cognitivas comparables abrió una nueva cuestión: ¿cómo se organizan y procesan internamente estas funciones en cerebros con arquitecturas tan distintas? En mamíferos, desde principios del siglo XX se había descrito con precisión la conectividad interna de la corteza cerebral. Gracias a los trabajos de Lorente de Nó y sus discípulos, se sabía que la corteza operaba a través de un circuito canónico, compuesto por seis capas corticales que procesaban de forma ordenada la información sensorial que llegaba desde el tálamo, os núcleos talámicos, para así responder informando de nuevo al tálamo o a estructuras subcorticales.

El circuito cortical básico es el denominado canónico, o trisináptico. Comienza

con la llegada de axones desde el tálamo a las neuronas de la capa 4 (primera sinapsis). Desde ahí la señal asciende a las capas 2/3 (segunda sinapsis) y luego desciende a las capas profundas 5 y 6 (tercera sinapsis). Estas neuronas profundas proyectan hacia otras áreas corticales, núcleos subcorticales o de vuelta al tálamo. Esta organización sostiene un procesamiento jerárquico y paralelo de la información, y es la base de la percepción y la acción.

Sin embargo, en aves, cuya organización palial carece de esta disposición laminar evidente, se desconocía si existía algún equivalente funcional o anatómico. El desarrollo de métodos para trazar conectividad neuronal a mediados de los años 60 (como los trazadores anterógrados y retrógrados basados en aminoácidos marcados radiactivamente o las técnicas de degeneración axonal) permitió por primera vez cartografiar con detalle las conexiones cerebrales aviares. Fue en este contexto cuando Harvey Karten propuso su influyente hipótesis.

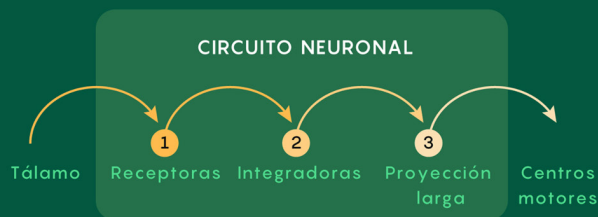
La *hipótesis de Karten* (Karten et al., 1969; revisitada en Butler et al., 2011) sugería que, aunque las neuronas paliales aviares se agrupan en núcleos en lugar de disponerse en capas, las relaciones funcionales y de conectividad entre esos núcleos replican las del circuito cortical mamífero. Según Karten, núcleos específicos del *dorsal ventricular ridge* (DVR) aviar recibirían conectividad talámica de manera análoga a las neuronas de la capa 4 de la neocorteza, transmitirían la información a otros núcleos que harían las veces de neuronas de las capas 2/3, y de ahí a núcleos profundos equivalentes a las neuronas de las capas 5/6, cerrando el circuito hacia núcleos talámicos o motores (**Figura 3**).

Durante décadas, esta idea fue ampliamente aceptada. Muchos neurocientíficos consideraron que los amniotas compartían un circuito esencial y altamente conservado, y que la evolución no había modificado sustancialmente los componentes neuronales ni su conectividad básica. Las

Muchos neurocientíficos consideraron que los amniotas compartían un circuito esencial y altamente conservado [...] Las mismas neuronas conectadas de la misma manera, habiéndose conservado todo ello por más de 300 millones de años, compartiendo multitud de características

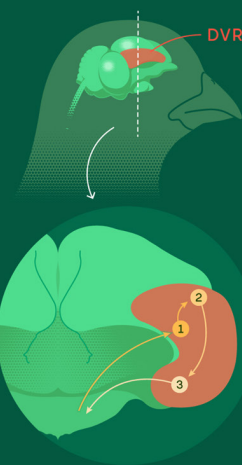
La evolución de la inteligencia

En aves y mamíferos, los circuitos que subyacen a la cognición son equivalentes. En ambos casos procesan información sensorial, y proyectan sus decisiones a centros motores para dirigir el comportamiento.



Sin embargo, en cada clase, esos circuitos aparecen en regiones diferentes del cerebro –la cresta ventricular dorsal (DVR) en aves y la neocórtex en mamíferos– y están compuestos por distintos tipos celulares. Esto sugiere que la inteligencia neural evolucionó independientemente en cada linaje.

CEREBRO AVIAR



CEREBRO MAMÍFERO

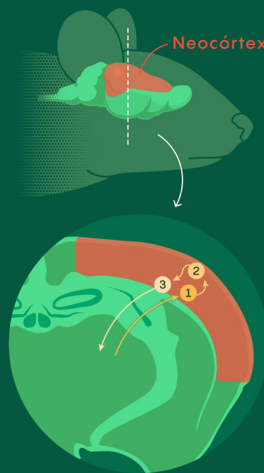


Figura 3 – Circuitos trisinápticos en el palio de aves y mamíferos. Imagen basada en Rueda-Alaña et al., 2025 y realizada por Mark Belan/Quanta Magazine.

mismas neuronas conectadas de la misma manera, habiéndose conservado todo ello por más de 300 millones de años, compartiendo multitud de características (**Figura 4**). Lo único que habría cambiado sería la disposición espacial de estas neuronas: organizadas en seis capas en mamíferos, en tres capas en reptiles, o en agrupaciones nucleares en aves.

Sin embargo, a pesar de su atractivo, esta hipótesis descansaba en gran parte en estudios de conectividad en cerebros adultos y en inferencias anatómicas. No se había demostrado que las neuronas que ocupaban posiciones funcionalmente equivalentes en mamíferos y aves fueran del mismo tipo celular, ni que compartieran una historia embriológica común. Para resolver esta incógnita era necesario investigar cómo se originan estas neuronas durante el desarrollo, qué progenitores las generan y qué programas moleculares definen sus identidades y conexiones. Solo así podría determinarse si el circuito era efectivamente conservado o si, por el contrario, había emergido por vías evolutivas distintas para alcanzar soluciones funcionales semejantes.

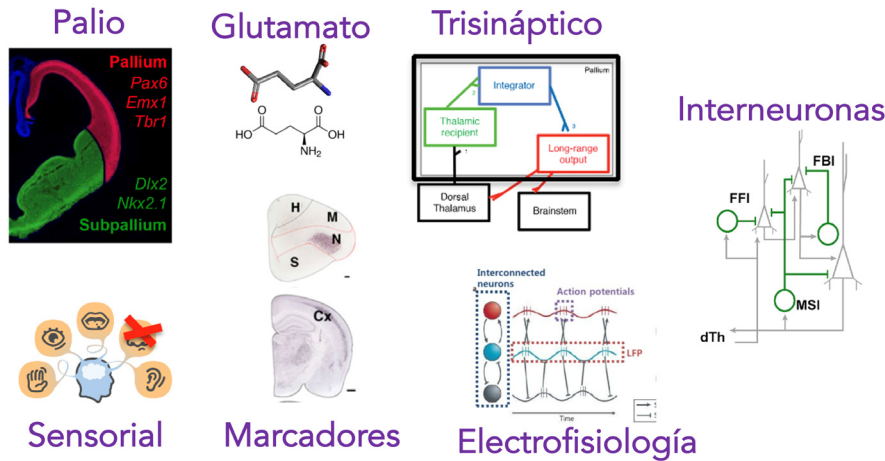


Figura 4 – Similitudes de los circuitos paliales en amniotas. Todos estos circuitos comparten multitud de similitudes biológicas. Sus neuronas son paliales, se generan en el palio durante el desarrollo, la región del cerebro que expresa genes como *Pax6*, *Emx1* o *Tbr1*. Debido a ello, su neurotransmisor de comunicación es el glutamato. Se organizan en circuitos trisinápticos, por lo que tres neuronas en el palio deciden la respuesta al estímulo, que es principalmente sensorial (excepto del sistema olfativo). Sus neuronas expresan marcadores genéticos comunes, como *Rorb* o *Ctip2*, y muestran propiedades electrofisiológicas similares. Por último, estos circuitos paliales están modulados por las mismas interneuronas GABAérgicas, profundamente conservadas entre todas las especies.

Caracteres homólogos conservados se desarrollan de modo conservado

La biología evolutiva del desarrollo ha establecido con total claridad un principio fundamental: todo carácter biológico se forma siguiendo un programa de desarrollo específico. Este programa determina dónde y cuándo nacen sus células, qué migraciones realizan, a qué señales ambientales responden y en qué tipos celulares se diferencian. No es una serie de eventos aleatorios, sino una secuencia or-

denada e interdependiente, donde cada paso condiciona y permite el siguiente.

Este carácter secuencial implica que modificaciones en cualquier punto intermedio del proceso suelen alterar el producto final. Es una consecuencia lógica: si al seguir un itinerario se toma un desvío erróneo en un cruce determinado, el destino alcanzado será forzosamente distinto. De este modo, para que un carácter presente en dos especies pueda considerarse homólogo y conservado (no solo morfo-

lógica o funcionalmente, sino en sentido evolutivo riguroso) debe desarrollarse a través de un programa equivalente en ambas especies. Si el programa diverge, aunque el resultado aparente sea similar, estaremos ante una convergencia, no una auténtica conservación.

Esta lógica se aplica de forma idéntica a los circuitos cerebrales (García-Moreno y Molnár, 2020). No basta con demostrar que dos regiones encefálicas se conectan de forma parecida en distintas especies. Para considerarlos circuitos conservados, su proceso de formación debe respetar los mismos pasos ontogenéticos: deben generarse en las mismas localizaciones embrionarias, en los mismos periodos del desarrollo, a partir de los mismos progenitores, bajo los mismos controles genéticos y estableciendo conexiones a través de los mismos mecanismos.

Un ejemplo paradigmático es el cerebelo de los vertebrados. Gracias a estudios de conectividad, sabemos desde hace décadas que sus circuitos son equivalentes en peces, reptiles, aves y mamíferos. Pero la verdadera prueba llegó cuando se analizó su desarrollo mediante técnicas de datado neuronal -una técnica que muestra cuando en desarrollo es generada cada población de células-, demostrándose que las neuronas cerebelosas se generan siguiendo los mismos programas onto-

genéticos en reptiles, aves y mamíferos (Rueda-Alaña y García-Moreno, 2022). Más aún, análisis transcriptómicos recientes han corroborado que las neuronas resultantes son extremadamente similares a nivel molecular, reflejo de un programa de formación que se ha mantenido inalterado durante más de 320 millones de años.

Con este principio firmemente establecido, surgió la cuestión inevitable: ¿ocurre lo mismo en los circuitos del pallium, responsables de las funciones cognitivas más elevadas de los amniotas? Hasta ahora se había supuesto su conservación funcional y anatómica, pero faltaba demostrar si sus programas de desarrollo y formación eran equivalentes, o si la evolución había seguido rutas distintas para construir soluciones funcionalmente parecidas. La respuesta a esta incógnita, esencial para comprender la evolución de la inteligencia en vertebrados, ha sido el foco de atención de nuestros trabajos en los últimos años.

El desarrollo de los circuitos neuronales ha seguido caminos evolutivos independientes

En un estudio reciente (Rueda-Alaña *et al.*, 2025), nuestro grupo pudo abordar esta cuestión desde una perspectiva más

completa, considerando no solo la conectividad madura, sino todo el programa de desarrollo implicado en la formación de estos circuitos: desde su organización anatómica inicial hasta los programas moleculares y la secuencia temporal de neurogénesis que los originan. Este enfoque integral, aplicado de forma comparativa en embriones de mamíferos, aves y reptiles, permitió resolver una de las preguntas abiertas más persistentes en la neurobiología evolutiva de los amniotas.

Uno de los primeros hallazgos clave fue que las regiones donde se generan los circuitos sensoriales y asociativos del pallium difieren de forma sistemática entre taxones. En mamíferos, la neocorteza se desarrolla a partir de la región *dorsal* del pallium, caracterizada por la expresión de genes como *Emx1*, *Pax6* o *Tbr1*. Sin embargo, en saurópsidos (aves y reptiles), muchos de los circuitos equivalentes surgen en zonas *ventrales* del pallium, molecularmente distintas, delimitadas por la expresión de genes como *Etv1*, *Dach2* o *Nr2f2*. Estas regiones, además de estar anatómicamente separadas, muestran perfiles de identidad regional divergentes desde estadios muy tempranos del desarrollo.

La diferencia no radica solo en su lugar espacial en el pallium. En el desarrollo del cerebro, el tiempo de generación de cada

neurona dicta qué tipo de neurona va a ser: donde se ubicará, con qué neuronas se comunicará, qué genes expresará, que morfología dispondrá. Así, otro dato revelador fue que la secuencia temporal de generación de las neuronas también es distinta en cada linaje. En mamíferos, las primeras neuronas que se generan en la neocorteza son las de proyección extrapalial de capas profundas (principalmente las de las capa 5 y 6), responsables de enviar información hacia núcleos subcorticales y estructuras motoras. Por el contrario, en aves, los primeros grupos neuronales que se originan en el circuito son aquellos que reciben aferencias sensoriales del tálamo, estableciendo una secuencia inversa a la observada en mamíferos.

De hecho, pudimos demostrar que estas neuronas seguían una secuencia de generación diferente dirigida por células madre neurales (las células progenitoras que generan mediante división celular a todas las neuronas del cerebro) diferentes. Existen varios tipos de células madre neurales, y algunos son singulares y únicos en cada linaje de amniotas.

Como consecuencia, los programas espacio-temporales de formación de estos circuitos son profundamente divergentes. A diferencia de lo que ocurre en el cerebelo (donde las zonas de neurogénesis, los tipos celulares, su secuencia de

Como consecuencia, los programas espacio-temporales de formación de estos circuitos son profundamente divergentes. A diferencia de lo que ocurre en el cerebelo [...] en el pallium de aves y mamíferos estos programas han seguido rutas distintas

nacimiento y sus destinos sinápticos han permanecido inalterados durante más de 300 millones de años), en el pallium de aves y mamíferos estos programas han seguido rutas distintas. Esto invalida la posibilidad de que los circuitos paliales sean homólogos en sentido estricto, ya que la homología requiere la conservación no solo estructural o funcional, sino también de los mecanismos de formación.

Sin embargo, a pesar de estas profundas diferencias ontogenéticas, todos los estudios funcionales previos coincidían en señalar circuitos con características sorprendentemente similares en cuanto a su organización funcional y dinámica. Esto planteaba una pregunta fascinante: ¿era posible que programas del desarrollo tan divergentes hubieran dado lugar a las mismas neuronas y a circuitos funcional-

mente equivalentes mediante una canalización evolutiva? La clave de esta paradoja residía en la naturaleza misma de las neuronas que integran esos circuitos.

Circuitos equivalentes, neuronas diferentes

En los últimos años, el desarrollo de tecnologías ómicas de altísima resolución ha transformado por completo nuestra capacidad para estudiar el cerebro. Técnicas como el *single-cell RNA sequencing* permiten identificar qué cientos de genes están activos en cada célula individualizada y, gracias a su escalabilidad, realizar este análisis en decenas de miles de neuronas de forma simultánea. Esto ha hecho posible no solo clasificar células por su morfología o conectividad, sino establecer tipologías moleculares basadas en la expresión combinada de genes maestros y programas de redes génicas asociadas, que definen de manera precisa las propiedades funcionales y potenciales de cada neurona.

Gracias a esta metodología, en la última década se han generado atlas transcriptómicos de tipos neuronales en múltiples especies: desde humanos y otros primates hasta roedores, lagartos, anfibios y tortugas. Sin embargo, existía un vacío

llamativo en la literatura: no se había caracterizado el atlas de tipos neuronales del pallium de las aves. Esta ausencia no era accidental. Como ya se ha señalado, el pallium aviar posee características anatómicas únicas: neuronas extremadamente pequeñas, empaquetadas en un tejido denso, sin capas ni marcadores histológicos secundarios claros, lo que había dificultado durante décadas cualquier aproximación sistemática.

En colaboración con el grupo de Henrik Kaessmann (Universidad de Heidelberg), pudimos por primera vez descifrar los códigos transcriptómicos de los tipos neuronales del pallium de aves, tanto en el cerebro embrionario como en el adulto de pollo (Zaremba *et al.*, 2025). Los resultados fueron reveladores. Identificamos una pequeña fracción de neuronas conservadas con otros amniotas, incluyendo las interneuronas y poblaciones equivalentes a las neuronas del hipocampo, de áreas olfativas y de una región conocida en mamíferos como claustró. Curiosamente, estas son precisamente las áreas que los neuroanatomistas clásicos, sin técnicas moleculares, ya habían definido como *archicortex* y *paleocortex*, intuyendo correctamente que se trataba de territorios ancestrales compartidos.

Sin embargo, lo verdaderamente relevante fue que la gran mayoría de neuronas

del pallium aviar resultaron ser únicas, sin correspondencia alguna con tipos neuronales conocidos en mamíferos o reptiles (**Figura 5**). Este hallazgo no solo refutaba definitivamente la antigua idea del “cerebro reptiliano”, sino que revelaba un grado de innovación neuronal en aves comparable al que se había documentado en linajes de mamíferos, incluidos los primates. Este amplio y diverso catálogo de neuronas en el pallium de aves, sumado a los ingentes números de neuronas que posee son sin duda el sustrato biológico de la alta capacidad cognitiva de las aves. Y es reseñable que, por tanto, la inteligencia de aves ha surgido y evolucionado de modo independiente y separado al caso de los mamíferos.

Volviendo a los tipos de neuronas del pallium de aves, las neuronas responsables de las funciones sensoriales y de los circuitos estudiados por Rueda-Alaña *et al.* (2025) resultaron ser molecularmente distintas en cada especie analizada. Es decir, aunque los circuitos funcionales parecían operar de manera equivalente (recibiendo información talámica, procesándola localmente y enviando proyecciones hacia núcleos motores o asociativos), las neuronas que componían esos circuitos pertenecían a tipos celulares distintos, con orígenes ontogenéticos, marcadores génicos y secuencias de neurogénesis independientes en cada taxón.

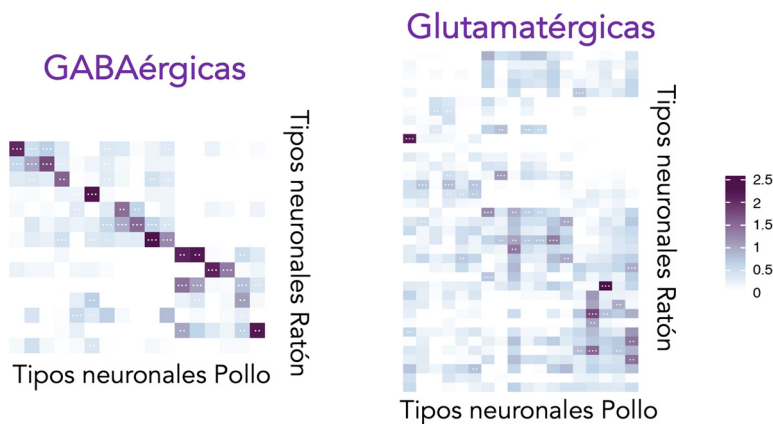


Figura 5 – Diferencias transcriptómicas entre neuronas paliales. Los gráficos muestran los coeficientes de similitud de 0 a 3 (máximo encontrado 2.5) en la comparativa de las neuronas de pollo y ratón, mostrando como las semejanzas son mucho mayores para las interneuronas GABAérgicas (izquierda) que para las neuronas paliales de proyección, glutamatérgicas (derecha). Gráficos originales de la investigación publicada en Zaremba et al., 2025. Las interneuronas son un tipo de neurona muy conservado en vertebrados, mientras que las neuronas glutamatérgicas han diversificado mucho más su transcriptoma y programa del desarrollo, generando variedades únicas de cada taxon.

El panorama que se dibujaba era claro: el circuito se forma siguiendo instrucciones del desarrollo divergentes en cada grupo de amniotas, a partir de poblaciones neuronales distintas y en regiones cerebrales separadas anatómica y molecularmente. Y sin embargo, el circuito funciona de forma funcionalmente análoga, procesando la información sensorial a través de rutas organizadas según principios dinámicos similares.

¿Cómo es posible conciliar estas dos visiones, en apariencia contradictorias? ¿Cómo pueden circuitos ensamblados con neuronas diferentes, en posiciones distintas y bajo programas ontogenéticos divergentes, cumplir las mismas funciones? La respuesta, como en otras áreas de la biología, estaba en las constricciones funcionales impuestas por el propio sistema nervioso y el mundo físico que ha de interpretar, y en la capacidad de la evolución para generar soluciones convergentes.

Convergencia neuronal en el pallium de las aves

La biología evolutiva está repleta de ejemplos donde estructuras anatómicas distintas, originadas en tejidos y linajes embrionarios independientes, terminan cumpliendo funciones equivalentes. Las alas de aves y murciélagos, por ejemplo, representan dos soluciones aerodinámicas semejantes a un mismo desafío: el vuelo. Sin embargo, mientras las de las aves derivan de modificaciones en las plumas y los huesos del miembro anterior, las de los murciélagos lo hacen a partir de una expansión de la membrana interdigital. En ambos casos, las estructuras acaban siendo muy parecidas ya que están limitadas por las mismas características físicas a las que han de dar una respuesta: la densidad del aire, el peso del animal, la superficie de planeo, etc. Diferentes materiales, mismo resultado funcional. Este fenómeno, conocido como convergencia evolutiva, es una de las constantes de la historia natural.

Nuestros trabajos han revelado que este mismo principio opera también en la organización de los cerebros de los amniotas. Aves y mamíferos, pese a sus trayectorias evolutivas independientes, han desarrollado circuitos neuronales funcionalmente análogos en sus *pallia*. La diferencia, como ha demostrado la investigación reciente, radica en el material con el

que se han construido esos circuitos: las neuronas que los constituyen son diferentes en cada grupo, generadas en lugares distintos del cerebro embrionario y bajo programas de desarrollo divergentes. Y, sin embargo, la lógica funcional que gobierna estos circuitos es asombrosamente similar, ya que como en el caso de las alas, la funcionalidad de los circuitos y su eficiencia dicta los límites y las características óptimas del circuito. La optimización del procesamiento sensorial ha esculpido estos circuitos de modo independiente en cada linaje, alcanzando un óptimo equivalente en cada caso.

Esta evidencia resuelve por fin una dicotomía que había dividido a la neurobiología evolutiva durante décadas. Por un lado, los estudios de conectividad defendían la existencia de circuitos paliales conservados, basados en las similitudes funcionales observadas en aves y mamíferos. Por otro, los estudios de desarrollo embrionario y neurogénesis indicaban que los programas que originaban estas neuronas eran incompatibles con una homología estricta. Hoy sabemos que ambas visiones eran parcialmente correctas. Lo que se ha conservado no son las neuronas ni su organización primaria, sino la necesidad funcional de resolver ciertas tareas (procesar información sensorial, integrarla y generar una respuesta motora) a través de arquitecturas cerebrales eficientes.

La evolución, como tantas veces, ha sido pragmática. Allí donde los linajes divergieron en su morfología y genética, convergieron en sus soluciones funcionales. Aves y mamíferos han diseñado cerebros diferentes para responder a los mismos desafíos cognitivos. Una demostración más de que, en biología, distintas rutas pueden conducir a destinos equivalentes, y de que las limitaciones funcionales del sistema nervioso guían la evolución hacia soluciones recurrentes, aunque partan de materiales distintos. El pallium de las aves es, así, un ejemplo vivo de cómo la convergencia neuronal no solo es posible, sino que ha sido determinante en la historia evolutiva de los vertebrados.

Comprender la evolución del cerebro requiere mirar más allá del humano y sus parientes cercanos. Las aves, con cerebros estructuralmente distintos, pero funcionalmente equivalentes, demuestran el valor de estudiar una amplia diversidad de especies. Sólo a través de una investigación interdisciplinaria, que combine anatomía, genética, desarrollo y fisiología comparada, podremos descifrar qué aspectos de nuestros circuitos son compartidos, cuáles emergieron por convergencia y cuáles constituyen auténticas singularidades humanas. La neurobiología evolutiva necesita todos los cerebros posibles para entender el nuestro.

Referencias

- Butler, A.B., Reiner, A., y Karten, H.J. 2011. Evolution of the amniote pallium and the origins of mammalian neocortex. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1225: 14–27.
- García-Moreno, F. y Molnár, Z. 2020. Variations of telencephalic development that paved the way for neocortical evolution. *Progress in Neurobiology*, 194: 101865.
- Jerison, H.J. 1973. *Evolution of the Brain and Intelligence*. Academic Press, New York.
- Karten, H.J. 1969. The organization of the avian telencephalon and some speculations on the phylogeny of the amniote telencephalon. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 167: 164e179.
- Reiner, A. et al. 2004. Revised nomenclature for avian telencephalon and some related brainstem nuclei. *Journal of Comparative Neurology*, 473: 377–414.
- Rueda-Alaña, E. y García-Moreno, F. 2022. Time in neurogenesis: conservation of the developmental formation of the cerebellar circuitry. *Brain Behavior and Evolution*, 97: 33–47.
- Rueda-Alaña, E. et al. 2025. Evolutionary convergence of sensory circuits in the pallium of amniotes. *Science*, 387(6735): eadp3411.
- Zaremba, B. et al. 2025. Developmental origins and evolution of pallial cell types and structures in birds. *Science*, 387(6735): eadp5182.

Evolución de ecdisozoos y una hoja de ruta para resolver su filogenia

Gonzalo Giribet, Museum of Comparative Zoology, Department of Organismic and Evolutionary Biology, Harvard University, 26 Oxford Street, Cambridge, MA 02138, USA, ggiribet@g.harvard.edu

Los ecdisozoos constituyen uno de los grupos de animales mejor y peor estudiados. Por un lado, incluyen a dos organismos modelo como *Drosophila melanogaster* (Arthropoda) y *Caenorhabditis elegans* (Nematoda), que son quizás los organismos mejor conocidos desde un punto de vista científico. Una búsqueda en NCBI utilizando “*Drosophila melanogaster*” retorna más de 154.000 citas bibliográficas y “*Caenorhabditis elegans*” retorna casi 126.000 citas (setiembre de 2025). Estas dos especies son miembros de dos filos megadiversos y relativamente bien estudiados. Por otro lado, Ecdysozoa también incluye grupos como Loricifera y Kinorhyncha, de los cuales se conoce

relativamente poco, con 132 y 190 citas para cada filo respectivamente (NCBI, septiembre de 2025). Dichos filos han sido especialmente poco estudiados a nivel genómico, contrastando con los organismos modelo, cuyos genomas fueron los primeros en ser secuenciados en 1998 (*C. elegans*) y 2000 (*D. melanogaster*)—incluso antes que el genoma humano, publicado en 2001. Adicionalmente, para *C. elegans* se conoce con detalle cada célula de su cuerpo y ha sido el primer animal con el conectoma completamente elucidado. Ecdysozoa también incluye Onychophora y Tardigrada—grupos estrechamente emparentados con los artrópodos—además de Priapulida y Nematomorpha.

Una breve historia de Ecdysozoa

El término Ecdysozoa—un clado que hace referencia a la ecdisis (o muda de la cutícula) y que está compuesto por artrópodos, tardígrados, onicóforos, nematodos, nematomorfos, quinorrincos, priapúlidos y probablemente loricíferos (Figura 1)—fue introducido por Aguinaldo et al. (1997), y está basado en sus resultados del análisis del gen ribosomal nuclear 18S rRNA. Este estudio pionero fue seguido por estudios independientes, con conclusiones similares, que utilizaban el mismo gen (Giribet y Ribera 1998), iniciándose un feroz debate en la comunidad zoológica, ya que esta nueva hipótesis entraba en contradicción con una larga tradición de considerar a artrópodos y a anélidos como grupos emparentados dada su segmentación—el clado Articulata. Schmidt-Rhaesa et al. (1998) proporcionó una primera hipótesis conciliadora

evaluando los caracteres morfológicos a favor y en contra de Ecdysozoa y Articulata, pero este debate abrió un cisma entre “morfólogos” y “moleculares”. Los argumentos iniciales de este debate incluían que el resultado se basaba únicamente en datos de uno o unos pocos genes, pero con la llegada de datos genómicos al campo de la filogenética animal (e.g., Dunn et al. 2008), Ecdysozoa encontró el apoyo general del que había carecido. Algunos autores quisieron plantear este debate como una victoria de las moléculas sobre la morfología, sembrando división entre dos comunidades de científicos. Pero poco a poco se fue viendo que los caracteres que se habían utilizado para unir Articulata (desde que el grupo fue propuesto por Ernst Haeckel, aunque su definición incluía otros grupos como los rotíferos) carecían de homología, y que caracteres anatómicos complejos alternativos a la segmentación, como la muda

Ecdysozoa—un clado que hace referencia a la ecdisis (o muda de la cutícula) y que está compuesto por artrópodos, tardígrados, onicóforos, nematodos, nematomorfos, quinorrincos, priapúlidos y probablemente loricíferos, entraba en contradicción con una larga tradición de considerar a artrópodos y a anélidos como grupos emparentados dada su segmentación—el clado Articulata

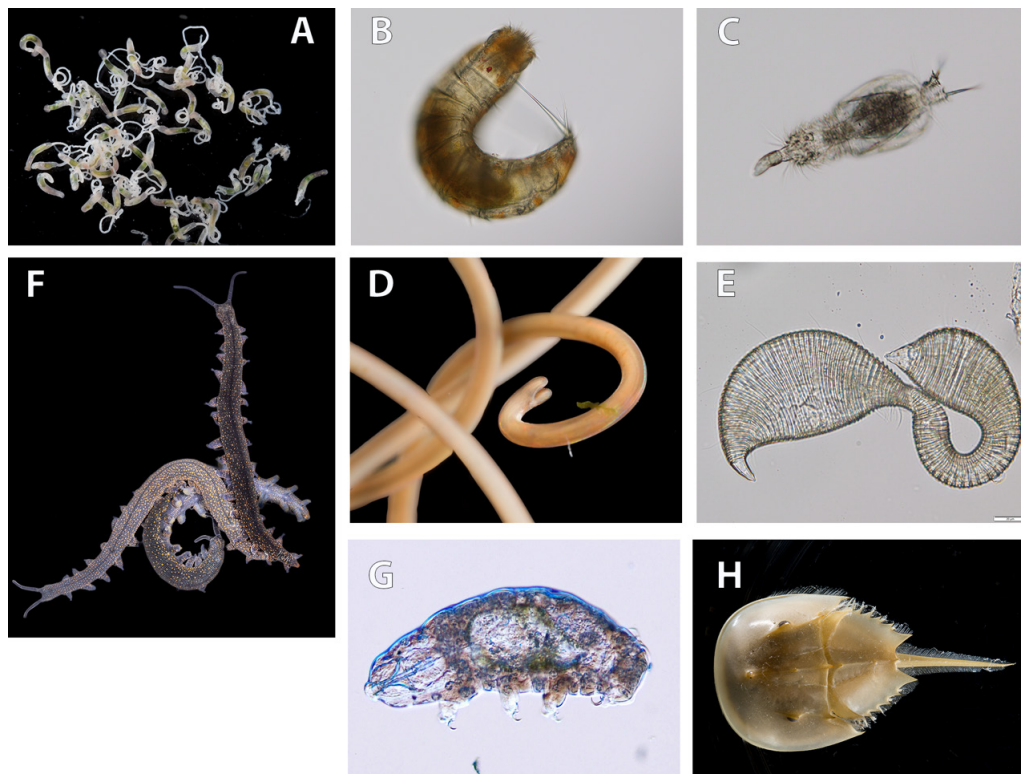


Figura 1. Representantes de los filos de Ecdysozoa: A, Priapulida: *Tubiluchus corallicola*, Bermuda; B, Kinorhyncha: *Pycnophyes* sp., Roscoff, France; C, Loricifera: *Armorialoricus elegans* larva, Roscoff, France; D, Nematomorpha: *Gordionus wolterstorffii*, Australia; E, Nematoda, *Epsilonema* sp., Roscoff, France; F, Onychophora, *Peripatoides* sp., New Zealand; G, Tardigrada, Greenland; H, Arthropoda, *Limulus polyphemus*, Massachusetts, USA. Photos: A, D, F, H by G. Giribet; B, C, D by R. Neves; G by Katrine Worsaae.

mediada por hormonas ecdisteroides o la presencia de una cutícula con una ultraestructura trilaminar especial, estaban conservados en los distintos grupos de ecdisozoos, y por lo tanto, le daban apoyo también desde un punto de vista morfológico.

No es mi intención en esta sección ahondar más en la cuestión de la monofilia de Ecdysozoa, sino indicar que cuando se inició dicho debate, ya había varias indicaciones de que la morfología seguía teniendo un valor importante en la filogenia animal, y que varios estudios anatómicos

apoyaban versiones parecidas a lo que hoy entendemos como Ecdysozoa.

Uno de los libros de texto de invertebrados más utilizados en la década de los 1980s, *The Invertebrates: a new synthesis* (Barnes et al. 1988: figura 2.20), mostraba un árbol filogenético donde los artrópodos formaban el grupo hermano de un clado de “Grupos Pseudocelomados” que incluía a los tardígrados, nematodos, nematomorfos, quinorrincos y priapulidos—isospechosamente similar a Ecdysozoa!—pero también a rotíferos y a acantocéfalos, dos grupos de Gnathifera que hoy no se relacionan con Ecdysozoa. Es cierto, por lo tanto, que esta hipótesis parecida a Ecdysozoa era favorecida sobre Articulata, y que este grupo identificado por Barnes y colaboradores enumeraba la muda de la cutícula y la pérdida de una “larva primaria” como caracteres apoyando dicho clado—los mismos caracteres que se discutirían una década después tras la definición formal de Ecdysozoa. Esta hipótesis sin embargo, carecía de atención en la literatura post-Ecdysozoa hasta el momento—tras recibir el autor un email personal de R.S.K. Barnes después de la publicación del libro *The Invertebrate Tree of Life* (Giribet y Edgecombe 2020).

Pero esta no era la única indicación sobre la posibilidad de un grupo de animales con una cutícula especial que requería del proceso de muda. Solamente unos años más tarde, en su discusión sobre la posición filogenética de Loricifera, Kristensen (1991: 352) escribe que la “anulación del flexible tubo bucal, y las tres hileras de placoides se encuentran únicamente en Tardigrada y Loricífera [citando a Kristensen, 1987]. Debido a que los tardígrados exhiben múltiples caracteres de artrópodos [cita a Kristensen, 1976, 1978, 1981], este último descubrimiento apoya una teoría sobre la relación entre algunos grupos de asquelmintos [los pseudocelomados de Barnes] y artrópodos [cita a Higgins, 1961]. Esa teoría ha adquirido apoyo recientemente a partir de nuevos datos de ultraestructura, p.ej., la microestructura de la capa cuticular quitinosa, el ciclo de la muda, los órganos sensoriales, y las apófisis musculares.” [traducción del autor]. Por lo tanto, Kristensen había publicado varios artículos sobre anatomía y ultraestructura que le llevaron a proponer de forma más o menos explícita, que los tardígrados, loricíferos y otros miembros de fílums de acelomados, podían estar emparentados con los artrópodos.

Un artículo publicado por D.J. Eernisse y colaboradores en 1992 no podía ser más explícito, con un título que empezaba con: Annelida and Arthropoda are not sister taxa

Por aquellos tiempos, a finales del siglo XX, los análisis cladísticos de matrices morfológicas tenían una gran influencia en la comunidad zoológica, y un artículo publicado por D.J. Eernisse y colaboradores en 1992 no podía ser más explícito, con un título que empezaba con: *Annelida and Arthropoda are not sister taxa*. En este análisis de una nueva matriz morfológica los artrópodos formaban un clado con onicóforos, tardígrados, quinorrincos y nematodos, de nuevo una similitud enorme a Ecdysozoa. Sin embargo, en ese estudio los priapulidos quedaban sin resolver en una tricotomía en la base de los animales protostomados (Eernisse et al. 1992: figure 4).

Ciertamente estos estudios no recibieron la atención que atrajo el artículo de Aginaldo et al. (1997) donde se nombra

*Barnes y colaboradores
enumeraban la muda de
la cutícula y la pérdida de
una “larva primaria” como
caracteres apoyando dicho
clado—los mismos caracteres
que se discutirían una década
después tras la definición
formal de Ecdysozoa*

*Algunos estudios basados en
morfología y anatomía ya
habían anticipado, aunque
fuese en parte, que no era
tal herejía el desmantelar el
clado Articulata*

el clado Ecdysozoa, pero claramente lo precedían y sirven para ilustrar que algunos estudios basados en morfología y anatomía ya habían anticipado, aunque fuese en parte, que no era tal herejía el desmantelar el clado Articulata. Varios estudios continuaron buscando nuevas indicaciones que apoyasen a Ecdysozoa, y hoy esa ruta parece provenir del mejor entendimiento de los mecanismos y cascadas génicas involucrados en el proceso de la ecdisis (Lord et al. 2023), poco estudiados hasta el momento.

Las relaciones filogenéticas entre los filos de Ecdysozoa

Como veníamos diciendo, hoy el concepto de Ecdysozoa está bien establecido, y la filogenia animal claramente reconoce a Ecdysozoa como uno de los dos grandes clados animales de protostomados, el grupo hermano de Spiralia (e.g., Laumer et al.

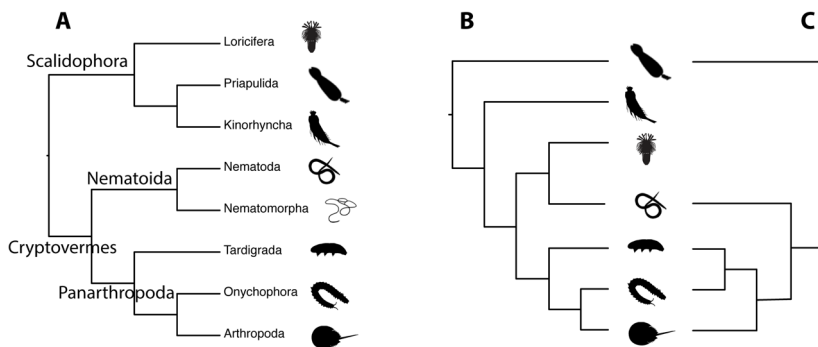


Figura 2. Hipótesis sobre las relaciones entre los filos de ecdisozoos basadas en datos filogenómicos. A, análisis de Howard *et al.* (2022), B, análisis de Laumer *et al.* (2019); C, análisis de Marlétaz *et al.* (2019).

2019; Marlétaz *et al.* 2019). Sin embargo, las relaciones internas de Ecdysozoa—relaciones entre los filos—siguen requiriendo atención (Figura 2). Diferentes autores han propuesto subclados de Ecdysozoa, algunos relativamente bien apoyados, como Panarthropoda (Arthropoda + Onychophora + Tardigrada). Otro clado que ha sido propuesto es Introverta (Kinorhyncha + Loricifera + Nematoda + Nematomorpha + Priapulida), en referencia al tubo bucal anterior invertible o retractable. En algunos estudios Introverta forma parte del clado Cycloneuralia (Gastrotricha +

Introverta), mientras que en otros trabajos Introverta y Cycloneuralia (excluyendo a Gastrotricha) son sinónimos. Nematoda y Nematomorpha han sido tradicionalmente agrupados en el clado Nematoida, y Kinorhyncha, Loricifera y Priapulida en el grupo Scalidophora. Sin embargo, la mayoría de los análisis filogenéticos utilizando datos genómicos han producido resultados contradictorios (revisados en Giribet y Edgecombe 2017). Por ejemplo, en la submatriz filogenómica diseñada para resolver las relaciones entre los grupos de ecdisozoos, Laumer *et al.* (2019: figure 4) encontra-

Hoy el concepto de Ecdysozoa está bien establecido, y la filogenia animal claramente reconoce a Ecdysozoa como uno de los dos grandes clados animales de protostomados, el grupo hermano de Spiralia

ron que Priapulida era el grupo hermano del resto de Ecdysozoa y que Loricifera se agrupaba con Nematoda (Nematomorpha fue excluido de este análisis dada la calidad de los transcriptomas disponibles hasta el momento) (Fig. 2B). Otros análisis filogenómicos recientes excluyeron a varios filos, con lo que es imposible comprobar hipótesis como Scalidophora o Nematomorpha (Marlétaz *et al.* 2019) (Fig. 2C). El análisis más completo hasta la fecha, utilizando 228 genes codificantes, resuelve la filogenia de Ecdysozoa con monofilia de Scalidophora, Nematoida y Panarthropoda, los dos últimos grupos formando el clado Cryptovermes (Howard *et al.* 2022) (Fig. 2A). Dicho estudio por lo tanto produce un árbol muy similar al propuesto en diversos libros de texto actuales, aunque otros autores son más cautos resolviendo estas controversias. Además, Howard *et al.* (2022) utilizaron principalmente datos de los filos menores de ecdisozoos producidos en estudios previos (Laumer *et al.* 2015; Laumer *et al.* 2019) cuyos autores decidieron excluir de sus análisis finales debido a su baja calidad—es por eso que Laumer *et al.* (2019: figure 4) excluyó Nematomorpha de sus árboles finales.

Lo cierto es que, hasta la publicación de estos últimos estudios, los recursos genómicos de varios filos de Ecdysozoa eran limitados o inexistentes, especialmente para Kinorhyncha, Loricifera, Ne-

matomorpha, Onychophora y Priapulida. Dada la falta de genomas de alta calidad para cinco de los filos de Ecdysozoa, los resultados filogenéticos publicados hasta el momento siguen siendo tentativos.

Una hoja de ruta para resolver las relaciones filogenéticas de Ecdysozoa

En la era de la genómica—entendiéndose como una época en la que se tiene la habilidad para secuenciar miles de genomas—los recursos genómicos de ecdisozoos siguen siendo pobres. Posteriormente a la publicación de los últimos análisis sobre las relaciones filogenética de ecdisozoos utilizando datos moleculares, se empezaron a generar dichos recursos, incluyendo los primeros genomas de Nematomorpha, Onychophora, y Priapulida en 2023, mientras que sigue sin haber disponibilidad de genomas de Loricifera y Kinorhyncha, en parte debido a su pequeño tamaño y a las dificultades para obtener ejemplares frescos para estudios genómicos. Es por eso por lo que actualmente varios grupos de investigación están intentando completar los primeros genomas de los últimos filos animales que quedan por secuenciar.

La optimización del muestreo taxonómico es un factor clave en los estudios filoge-

néticos, y, por lo tanto, solamente se puede aspirar a una resolución satisfactoria de las relaciones filogenéticas de ecdisozoos cuando se satisfaga dicho criterio. Análisis como los de Laumer *et al.* (2019) o Marlétaz *et al.* (2019) carecían del muestreo necesario para resolver dichas relaciones filogenéticas, y los de Howard *et al.* (2022) están basados en un compendio de datos generados exclusivamente por otros autores de calidad muy dispar y sin un control de calidad suficiente. Es por eso por lo que la hoja de ruta para resolver la filogenia de ecdisozoos pasa por generar los datos faltantes, es decir, genomas de Loricifera, Kinorhyncha, pero también de Heterotardigrada marinos, y de muchos linajes de Nematoda de familias no representadas en las bases de datos. Una vez se haya obtenido un equilibrio entre la presencia de genomas de todos los filos de Ecdysozoa y de la diversidad de cada uno de esos filos, estaremos en disposición de generar una hipótesis estable sobre la filogenia de este clado.

El registro fósil de Ecdysozoa

La “explosión del Cámbrico” de la vida animal fue un episodio único que dio lugar a una disparidad de planes corporales, así como a una diversidad de especies entre las que se encontraban una gran diversidad de ecdisozoos. Numerosas espe-

cies de artrópodos y Lobopodia habitaron los mares del Cámbrico, así como ecdisozoos vermiformes de cutícula anulada que a menudo han sido asignados al filo Priapulida. De hecho, la base del Cámbrico—la transición del Proterozoico and Phanerozoico—se define por la aparición de icnofósiles que forman túneles tridimensionales en los sedimentos oceánicos, *Treptichnus pedum*, producidos por animales similares a los priapulidos (Kesidis *et al.* 2019). Pero si *T. pedum* fue en realidad un priapulido o algún otro ecdisozoo primitivo, es imposible de asegurar.

Los fósiles de ecdisozoos más antiguos datan del Fortuniano (Terreneuviense) (aproximadamente hace 535 millones de años). Estos están representados por microfósiles vermiformes fosfatados con espinas radiales en la probóscide, interpretados como miembros del grupo Scolidophora. Sin embargo, la evidencia de icnofósiles que indican afinidad con los ecdisozoos se remonta al Ediacareense tardío, con una edad máxima para ejemplos más equívocos que oscila entre 551 y 555 millones de años (Howard *et al.* 2022). Animales actuales con una cutícula anulada (no-segmentada) y espinas en la probóscide, sin duda corresponden a Priapulida, pero la anulación de la cutícula es un carácter plesiomórfico—un carácter presente también en algunos grupos externos y que por lo tanto no define al grupo in-

terno—en Ecdysozoa, y las espinas de la probóscide probablemente se encuentran presentes en otros ecdisozoos primitivos que no necesariamente pertenezcan a los grupos modernos de Scalidophora. Es por lo tanto posible que *T. pedum* fuese un ancestro común a los ecdisozoos actuales, y que su capacidad tuneladora—generalmente asociada a la presencia de una cavidad corporal y a musculatura—promoviese los cambios geoquímicos (la llamada Revolución Agronómica) que encendieran la mecha para la Explosión del Cámbrico.

Conclusiones

Ecdysozoa constituye uno de los clados animales más interesantes que comprende a grupos tan diversos como artrópodos y nematodos, así como a muchos otros filos “menores”. Su aparición en la base del Cámbrico pudo tener consecuencias drásticas en la evolución animal, ya que probablemente fueron los primeros organismos en excavar sedimentos, liberando nutrientes atrapados en los sedimentos marinos y cambiando la química de

nuestros océanos en la Revolución Agronómica. Sin embargo, a pesar de su importancia ecológica y evolutiva, nuestro conocimiento sobre las relaciones filogenéticas internas de Ecdysozoa sigue siendo limitado. Es por eso por lo que la hoja de ruta para resolver la filogenia de ecdisozoos requiere de una nueva generación de datos genómicos de grupos como Kinorhyncha y Loricifera. Una vez quede resuelta, podremos inferir si los ecdisozoos ancestrales eran vermiformes y con la cutícula anulada, como los priapulidos actuales, u otro tipo de animales con planes estructurales parecidos a otros miembros actuales de este superfilo.

Agradecimientos

A Ana Riesgo, del MNCN, por permitirme de escribir este artículo, y a mis numerosos colegas con los que continuamente discutimos cuestiones sobre evolución de ecdisozoos, Arianna Lord, Shoyo Sato, Katrine Worsaae y Greg Edgecombe. Katrine Worsaae por la foto del tardígrado y R. Neves y N. Møbjerg por las imágenes de Roscoff.

Ecdysozoa constituye uno de los clados animales más interesantes, su aparición en la base del Cámbrico pudo tener consecuencias drásticas en la evolución animal

References:

- Aguinaldo, A.M.A., Turbeville, J.M., Lindford, L.S., Rivera, M.C., Garey, J.R., Raff, R.A., Lake, J.A. 1997. Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals. *Nature*, 387: 489–493.
- Barnes, R.S.K., Calow, P., Olive, P.J.W. 1988. *The Invertebrates: A new synthesis*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Dunn, C.W., Hejnal, A., Matus, D.Q., Pang, K., Browne, W.E., Smith, S.A., . . . Giribet, G. 2008. Broad phylogenomic sampling improves resolution of the animal tree of life. *Nature*, 452: 745–749.
- Ernise, D.J., Albert, J.S., Anderson, F.E. 1992. Annelida and Arthropoda are not sister taxa: A phylogenetic analysis of spiralian metazoan morphology. *Systematic Biology*, 41: 305–330.
- Giribet, G., Edgecombe, G.D. 2017. Current understanding of Ecdysozoa and its internal phylogenetic relationships. *Integrative and Comparative Biology*, 57: 455–466.
- Giribet, G., Edgecombe, G.D. 2020. *The Invertebrate Tree of Life*. Princeton University Press, Princeton and Oxford.
- Giribet, G., Ribera, C. 1998. The position of arthropods in the animal kingdom: a search for a reliable outgroup for internal arthropod phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 9: 481–488.
- Howard, R.J., Giacomelli, M., Lozano-Fernandez, J., Edgecombe, G.D., Fleming, J.F., Kristensen, R.M., . . . Pisani, D. 2022. The Ediacaran origin of Ecdysozoa: Integrating fossil and phylogenomic data. *Journal of the Geological Society*, 179: jgs2021–107.
- Kesidis, G., Slater, B.J., Jensen, S., Budd, G.E. 2019. Caught in the act: priapulid burrowers in early Cambrian substrates. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286: 20182505.
- Kristensen, R.M. 1991. Loricifera. En F.W. Harrison y E.E. Ruppert (eds.), *Microscopic Anatomy of invertebrates*, Volume 4: Aschelminthes pp. 351–375. Wiley-Liss, New York.
- Laumer, C.E., Bekkouché, N., Kerbl, A., Goetz, F., Neves, R.C., Sørensen, M.V., . . . Worsaae, K. 2015. Spiralian phylogeny informs the evolution of microscopic lineages. *Current Biology*, 25: 2000–2006.
- Laumer, C.E., Fernández, R., Lemer, S., Combosch, D.J., Kocot, K., Andrade, S.C.S., . . . Giribet, G. 2019. Revisiting metazoan phylogeny with genomic sampling of all phyla. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286: 20190831.
- Lord, A., Cunha, T.J., de Medeiros, B.A.S., Sato, S., Khost, D.E., Sackton, T.B., Giribet, G. 2023. Expanding on our knowledge of ecdysozoan genomes: A contiguous assembly of the meiofaunal priapulid *Tubiluchus corallicola*. *Genome Biology and Evolution*, 15: evad103.
- Marlétaz, F., Peijnenburg, K.T.C.A., Goto, T., Satoh, N., Rokhsar, D.S. 2019. A new spiralian phylogeny places the enigmatic arrow worms among gnathiferans. *Current Biology*, 29: 312–318.
- Schmidt-Rhaesa, A., Bartolomaeus, T., Lemburg, C., Ehlers, U., Garey, J.R. 1998. The position of the Arthropoda in the phylogenetic system. *Journal of Morphology*, 238: 263–285.

La Arquitectura de la Vida

La semana en que Barcelona celebró la evolución a pie de calle

Roberto Torres, *Director Creativo de Asociación de Comunicación Científica “La Ciència Al Teu Món”* <https://lacienciaalteumon.cat/>, rtorres@fruitfly.eu



BCN Evolution Day 2025, organizado por “La Ciència Al Teu Món” como parte de las actividades de divulgación satélite del ESEB 2025 en Barcelona.

En un momento en que la ciencia avanza a un ritmo sin precedentes, resulta esencial abrir nuevos canales de comunicación que permitan trasladar el conocimiento más allá de los espacios académicos. Creemos que la divulgación científica solo alcanza su verdadero potencial cuando logra implicar a sectores y profesionales fuera del ámbito estrictamente científico — artistas, diseñadores, educadores, comunicadores, comunidades vecinales— para trabajar junto a la comunidad investigadora en la creación de espacios y experiencias accesibles, innovadoras y socialmente relevantes. Estos encuentros interdisciplinarios son claves no solo para compartir

ciencia, sino también para dar a conocer la ciencia de frontera que se desarrolla a nivel internacional, contada directamente por quienes la hacen posible. La colaboración entre ciencia y sociedad permite generar narrativas y formatos de comunicación a medida, capaces de transformar proyectos de investigación en herramientas vivas de divulgación, participación y aprendizaje colectivo. **La Arquitectura de la Vida** nació de esa convicción: que la ciencia, cuando se abre a la creatividad y al compromiso comunitario, puede convertirse en una celebración compartida del conocimiento y de la vida misma.

Un proyecto de ciencia, arte y comunidad

Durante la **Festa Major de Gràcia 2025**, el *carrer Perill* de Barcelona se transformó en un espacio donde la ciencia, el arte y la participación ciudadana se encontraron de forma inédita. El decorado, titulado *La Arquitectura de la Vida*, convirtió la calle en un recorrido visual y educativo inspirado en la biología evolutiva, la biodiversidad y la relación entre naturaleza y arquitectura. El proyecto fue impulsado y coordinado por la asociación de comunicación científica **La Ciència Al Teu Món (LCATM)**, bajo la dirección creativa de **Roberto Torres**, en colaboración con la **Sociedad Española de Biología Evolutiva (SESBE)**, la organización del **Congreso Europeo de Biología Evolutiva (ESEB 2025)**, la **Asociación 44 Perill Art Sonor** y con el apoyo del **Ajuntament de Barcelona**.

Durante una semana, el *carrer Perill* acogió un decorado que no solo embellecía la calle, sino que también comunicaba ciencia, fomentaba el diálogo entre investigadores y ciudadanos, y convertía la biología evolutiva en una experiencia compartida y accesible.

Un proyecto de divulgación en el contexto del ESEB 2025

La iniciativa se desarrolló en el marco del **ESEB Meeting 2025**, celebrado en Barcelona del 17 al 22 de agosto, que reunió a más de 1.900 investigadores e investigado-

ras internacionales en biología evolutiva. Conscientes de la oportunidad que suponía acercar este evento a la sociedad, LCATM propuso crear una actividad satélite durante las fiestas populares que coincidían con las fechas del congreso. Así nació *La Arquitectura de la Vida*, un proyecto de divulgación participativa que integró contenidos científicos en un entorno festivo y cotidiano. El objetivo principal fue acercar la evolución y la biodiversidad al público general a través del arte y la interacción social, reforzando la conexión entre la ciudadanía, la comunidad científica y el patrimonio cultural del barrio.

Esta visión fue compartida por las entidades colaboradoras, que vieron en el proyecto un modelo de comunicación científica abierto, interdisciplinario y socialmente significativo.

La idea del proyecto surgió meses antes, cuando desde LCATM se propuso a la Asociación 44 Perill Art Sonor (la entidad vecinal responsable de decorar cada año el carrer Perill), a la organización del ESEB 2025 y a la SESBE, la posibilidad de establecer una conexión inédita entre el Congreso Europeo de Biología Evolutiva y las Festes de Gràcia. Mientras más de 1.900 especialistas del mundo se preparaban para debatir sobre el origen de la vida, la genética de poblaciones o la biodiversidad, vecinos y vecinas, junto a investigadoras de diferentes centros de investigación de Barcelona, y el equipo de LCATM y 44 Perill, trabajaban en cómo traducir esas ideas al lenguaje de la calle, el de las manos y el de la fiesta. De esa pregunta nació un puente. La ciencia se apoderó de la calle, el arte subió a los balcones y la evolución se volvió visible en formas, luces y materiales reciclados.

Ciencia, arte y evolución

Para el proyecto se diseñaron estructuras que hacían referencia a la estética modernista de Barcelona y a la obra de Gaudí, con sus curvas orgánicas e inspiración en la naturaleza. El ADN, las columnas arbóreas y las formas espirales de los moluscos se transformaron en elementos decorativos que simbolizaban la conexión entre vida y arquitectura. *La Arquitectura de la Vida* fue un recorrido por la creatividad y la adaptación que encontramos tanto en la naturaleza como en las Fiestas de Gràcia. Inspirán-

dose en seres vivos diversos —desde el *Nautilus*, símbolo de resiliencia y adaptación, hasta los dragones y reptiles adaptados a entornos extremos, se exploró cómo las estrategias evolutivas podían reflejar la transformación de los barrios y sus tradiciones.

La *Drosophila*, o mosca de la fruta, ejemplificó la evolución y la adaptación por su ciclo vital corto y su genoma conocido. Los pinzones de Darwin recordaron que la variación y la creatividad son respuestas clave ante entornos cambiantes. Las efímeras, con su belleza fugaz, pusieron en valor el carácter transitorio pero impactante de las creaciones colectivas.



Asistentes al ESEB BCN 25, miembros de la red internacional de genómica de poblaciones DrosEU.



Público en general.

También hubo lugar para la luz: bacterias bioluminiscentes y diatomeas simbolizaban la cooperación entre organismos, formando una lámpara central inspirada en los vitrales del **Palau de la Música Catalana** que evocaba la luz marina. Las margaritas, compuestas por muchas flores pequeñas, enseñaban que la fuerza y la belleza pueden surgir de la suma de pequeños elementos, igual que cada adorno construido con



Decoraciones de la calle Perill inspiradas en la evolución y la biodiversidad.



Tributo a las chimeneas de La Casa Milà (La Pedrera) en referencia a los pinzones de Darwin.

muchas manos e ideas. Medusas y corales representaban tejidos, simetrías y estructuras colectivas que transforman ecosistemas. Todo el decorado narraba una historia evolutiva, una metáfora del cambio, la diversidad y la cooperación. El **Árbol de la Vida** recordaba que todos los seres compartimos un mismo origen, igual que en Gràcia cada calle florece con una identidad única pero arraigada en una misma fiesta colectiva.

Diseño y simbolismo

El diseño partió de una idea central: mostrar los paralelismos entre la arquitectura natural de la vida y la arquitectura

humana. Las portaladas evocaban las fachadas ondulantes de la Casa Milà y la Casa Batlló, mientras que enormes guirnaldas en forma de doble hélice sobrevolaban las torres de la Sagrada Familia. Este diálogo entre ciencia y arquitectura destacaba que los principios estructurales de la naturaleza (simetría, adaptación y equilibrio) también están presentes en el arte y el diseño humano. El resultado fue un entorno inmersivo que combinó rigor científico, sensibilidad artística y creatividad vecinal.

Cocreación y participación ciudadana

Uno de los rasgos más valiosos del proyecto fue su metodología colaborativa. LCATM, la asociación 44 Perill y los equipos científicos implicados promovieron una dinámica de cocreación entre investigadores y vecinos del barrio, basada en el aprendizaje activo y el intercambio de conocimientos. Durante los meses previos a la fiesta, se organizaron talleres y sesiones de lluvia de ideas donde se diseñaron los elementos decorativos. Investigadores de centros nacionales e internacionales compartieron con los vecinos conceptos sobre evolución, diversidad genética y adaptación al medio, mientras elaboraban manualmente las piezas del “guarnit” (decorado en catalán).



Las investigadoras Laia Pérez Sorribes (EBD–CSIC) y Jamie Tijerina (Caltech) colaborando con las vecinas en la producción del decorado.

“Ha sido una experiencia muy enriquecedora porque hemos compartido ratos y conocimiento con los investigadores que trabajan en los temas centrales de la decoración de este año. Más allá de los días de las fiestas, lo más valioso fueron las semanas previas, donde confluyeron la parte artística y la técnica. Creo que todos hemos aprendido: los vecinos preguntábamos mucho y los investigadores encontraron formas de explicar su trabajo de manera sencilla y comprensible.”

Meritxell Gran, vecina del carrer Perill y representante de la Asociación 44 Perill Art Sonor.

Actividades científicas en la calle

Durante los días de la Festa Major, el carrer Perill se convirtió en un espacio de divulgación al aire libre. Además de las decoraciones, se organizaron talleres, microcharlas y actividades orientadas a todos los públicos, con especial énfasis en el familiar. El sábado 16 de agosto se inauguró el espacio con **“Biodiversidad en juego: juegos científicos para mentes curiosas”**, a cargo de Lucas Bartolomé Grosso (UAB), seguido de **“Una mirada LGTBI+ al animalario de Barcelona”**, con Inés Oliveras, y **“Breaking Bread: explorando la evolución de la amilasa en humanos”**, dirigida por Charikleia Karageorgiou (University at Buffalo). El lunes 18 se presentó la actividad de ciencia ciudadana **“Time Flies! observando nuestra historia y relación con la biodiversidad”**, coordinada por el equipo de *Melanogaster, Catch The Fly!* (LCATM, González Lab – Institut Botànic de Barcelona, CSIC y UAB). El martes 19 continuaron las actividades con una nueva edición de *Biodiversidad en juego*, guiada por Sònia Casillas (UAB), y la charla **“Robots mutantes y adaptación al ambiente”**, con el González Lab (CSIC – Institut Botànic de Barcelona). El miércoles 20 se celebró el **BCN Evolution Day 2025**, con un extenso programa de divulgación:

- *DNA Rules! Explore the building blocks and the future of biodiversity* – Luisa Schlude Marins (Leibniz Institute for Zoo and Wildlife Research)
- *Plantas y pequeños animales* – Oriane Hidalgo (Institut Botànic de Barcelona, CSIC)

- *Biodiversidad Animal*. Ruiz – Herrera's lab (UAB)
- *Flow Cytometry: Illuminating Health, Nature, and Evolution in Our Daily Lives* – Jamie Tijerina (Caltech)
- *La historia del rescate del lince ibérico* – Laia Pérez Sorribes (EBD–CSIC)
- *Sexual selection and conflict* – Axel Wiberg (Stockholm University)
- *The complexity of adaptive landscapes* – Nora Martin (CRG)



Biodiversidad Animal. Ruiz-Herrera's lab (UAB), *Biodiversidad en juego*, Sònia Casillas (UAB), *Plantas y pequeños animales* – Oriane Hidalgo (Institut Botànic de Barcelona, CSIC).

“Participar en la actividad ‘La Arquitectura de la Vida’, en el marco de las fiestas del barrio de Gràcia, fue una experiencia muy especial. Desde nuestro laboratorio colaboramos activamente en la preparación previa y en el desarrollo de la actividad en la calle, lo que nos permitió compartir directamente con la ciudadanía nuestro trabajo en evolución y genética. Poder compartir conocimientos sobre evolución en un entorno tan dinámico y participativo demuestra el valor de la divulgación científica en espacios no convencionales. Sin duda, una iniciativa inspiradora que refuerza el vínculo entre investigación y sociedad.”

Aurora Ruíz-Herrera (UAB), socia de la SESBE.



Encuentro artístico “Sci-Story Board”

La tarde concluyó con el encuentro artístico **“Sci-Story Board”**, con la participación de Marta Barluenga (MNCN–CSIC), Gonzalo Sabarís (IBB–CSIC) y Marta Álvarez Presas (UB), seguido por el espectáculo de música y ciencia **“Science & Music Sharing Notes: Efímeras”**, con la cantante Paula Grande y la investigadora Isabel Almudí (UB), moderado por Carme García y bajo la dirección creativa de Roberto Torres. <https://lacienciaalteumon.cat/sharing-notes/>



Espectáculo de música y ciencia **“Science & Music Sharing Notes: Efímeras”**, con la cantante Paula Grande y la investigadora Isabel Almudí (UB).

“La experiencia de Sharing Notes me encantó. Descubrí el gran talento de Paula Grande y comprendí cómo los procesos creativos en la música y la ciencia no son tan diferentes. Es una actividad muy enriquecedora tanto para el público como para quienes participamos en ella. Muy agradecida a la ESEB y a LCATM por organizar esta actividad paralela en la calle decorada durante las fiestas de Gràcia.”

Isabel Almudí, vicepresidenta de la SESBE.

Estas actividades, coordinadas por LCATM con la colaboración de la SESBE, el ESEB 2025 y el Ajuntament de Barcelona, recibieron una respuesta del público muy positiva: cientos de personas participaron, interactuaron con los científicos y descubrieron la relevancia de la biología evolutiva en su vida cotidiana.

Un espacio de encuentro entre ciencia y sociedad

La Arquitectura de la Vida materializó uno de los principios fundamentales de la divulgación científica contemporánea: acercar la ciencia a la ciudadanía de forma inclusiva y participativa. El proyecto demostró que temas complejos como la evolución, la genética o la biodiversidad pueden comunicarse con rigor y atractivo si se integran en contextos culturales y comunitarios. También reforzó la idea de que la cooperación y la diversidad son valores compartidos tanto por la biología como por la sociedad. Las margaritas representadas en la decoración, formadas por múltiples flores que componen una sola estructura, simbolizaban precisamente esa unidad en la diversidad. Del mismo modo, el proyecto reunió a personas de distintos orígenes, disciplinas y edades, reflejando en el tejido social del barrio la misma lógica de interdependencia que sustenta la vida.

En la naturaleza nada evoluciona de forma aislada; del mismo modo, la ciencia y la cultura se desarrollan mejor cuando cooperan. *La Arquitectura de la Vida* impulsó así un modelo de divulgación que trasciende los formatos tradicionales y apuesta por experiencias sensoriales, comunitarias y sostenibles.

Inclusión, género y sostenibilidad

El proyecto integró de manera transversal perspectivas de género, ecosociales e interculturales, coherentes nuestros valores y de las instituciones colaboradoras. La participación de científicas destacadas aportó visibilidad al liderazgo femenino en la ciencia y reforzó el compromiso del proyecto con la igualdad y la diversidad. Asimismo, se cuidó el uso de un lenguaje inclusivo, la accesibilidad del espacio y la sostenibilidad ambiental en todos los procesos de producción. Se priorizó el uso de materiales reciclables, proveedores con responsabilidad social y transportes sostenibles. Estos principios reflejan la filosofía de LCATM: entender la divulgación no solo como un acto educativo, sino también como una herramienta de transformación social.

Impacto y legado

El impacto de *La Arquitectura de la Vida* fue inmediato y significativo. Durante la semana de celebraciones, se estima un número aproximado de entre **80.000 y 120.000 personas** transitaron la calle, lo que amplificó notablemente su impacto presencial. Medios locales e internacionales se hicieron eco de la iniciativa, destacando su carácter innovador y su capacidad para vincular el congreso ESEB 2025 con la ciudadanía. Muchos visitantes descubrieron la existencia del congreso gracias al decorado del carrer Perill, demostrando el potencial de la comunicación científica integrada en entornos culturales y festivos.

La colaboración entre LCATM, la SESBE, el Ajuntament de Barcelona y de entidades vecinales de Gràcia como 44 Perill, abrió la puerta a futuras actividades conjuntas de ciencia y cultura. Los participantes expresaron su satisfacción con la experiencia, convencidos de que este tipo de iniciativas fortalecen la alfabetización científica, la cohesión social y el sentimiento de pertenencia comunitaria. Más allá de su valor simbólico, *La Arquitectura de la Vida* se consolidó como un ejemplo de buenas prácticas en divulgación científica participativa, combinando rigor, creatividad y compromiso social.



Imagen gráfica de la actividad “La Arquitectura de la Vida”. Diseño: Roberto Torres (LCATM).

La evolución como metáfora social

El decorado efímero del *carrer Perill* fue, en esencia, una metáfora tangible de la evolución: un proceso de cooperación, adaptación y cambio continuo. Durante la Festa Major, la ciencia dejó de ser un discurso abstracto para convertirse en una experiencia compartida que celebraba la diversidad biológica y cultural de la ciudad. El éxito del proyecto radicó en su capacidad para unir mundos tradicionalmente separados —el académico, el artístico y el vecinal— y demostrar que todos ellos pueden confluir en un mismo espacio de aprendizaje y celebración. Como señalaron los propios organizadores, la vida, en todas sus formas —ya sea en los océanos, en los laboratorios o en las calles de Gràcia—, siempre encuentra maneras de adaptarse, colaborar y florecer. **La Arquitectura de la Vida** fue una muestra de ello: una celebración colectiva del conocimiento, la creatividad y la diversidad, donde la evolución se vivió, literalmente, a pie de calle.

Agradecimientos

Queremos expresar nuestro agradecimiento a **Toni Gabaldón**, presidente de la **Sociedad Española de Biología Evolutiva (SESBE)** y organizador del **ESEB 2025**, por su complicidad y confianza en esta iniciativa. También a **Sebastián Jara**, presidente de la **Asociación de Arte Sonoro 44 Perill**, y a toda la **comunidad de vecinos y vecinas del carrer Perill y del barrio de Gràcia**, cuya creatividad, generosidad y entusiasmo hicieron posible esta fusión entre ciencia y arte. Y finalmente, agradecemos al **Ajuntament de Barcelona** por su respaldo y compromiso con proyectos que promueven la cultura científica, la sostenibilidad y la participación ciudadana. A todos ellos, y a la comunidad científica que de una u otra manera contribuyó a que *La Arquitectura de la Vida* cobrara forma, nuestro reconocimiento y gratitud.

An interview with Dr Charissa de Bekker (Utrecht University)



Isabel Almudí, Department of Genetics, Microbiology, and Statistics
ialmudi@ub.edu

During the 19th to 22nd of August, evolutionary researchers from around the world gathered together in Barcelona for the European Society of Evolutionary Biology conference ESEB 2025. The conference resulted in more than 600 talks, 1000 posters in parallel sessions and five plenary talks showing the latest of the Evolutionary Biology field. Among these five plenary talks, Dr Charissa de Bekker broadcasted her latest research on “zombie ants” and the fungal infections that manipulated behaviours of some species of insects.

Dr Charissa de Bekker is currently an associate professor at Utrecht University, whose main research centers around

unraveling the mechanisms that underlie parasite manipulation of host behavior, both from the host and the parasite perspective. Dr de Bekker has been granted an NSF CAREER award and an ERC Consolidator grant to conduct her research.

Q—First, I would like to dive into the beginnings of your scientific career. What inspired your initial interest in nature and science?

I guess I don't have a very inspiring: “I was a born naturalist or scientist story to tell”. In fact, it wasn't until the research experience I gained during my Masters

that I realized I loved science and that becoming a scientist was a career option. I was the first in my family to go to university and I simply chose to study biology because that was my favourite topic in high school. I was incredibly unprepared for an academic career and I certainly did not have any idea what I could do with my degree. I just knew I wanted to get out of the small village I grew up in and that I loved to learn new things. So, I moved to Utrecht and worked my way through the biology curriculum just choosing the courses that seemed interesting to me. And ever since, the more I learned about the natural world, genetics and evolutionary biology the more fascinated I became. However, only when my mentors during my Masters asked me if I had considered doing a PhD next, I realized I could turn this fascination and doing research to gain new knowledge into a career.

Q- Your background and first works were studying development and gene regulation in *Aspergillus niger*, in which moment did you decide to change models and start working with *Ophiocordyceps* and its parasitism?

Because I just followed my interests as they got triggered during my Bachelors and Masters, it somehow had led me towards

molecular microbiology with fungal genetics as the main focus. However, during my PhD, I realized I missed thinking about the bigger picture. Because I was focusing on gene regulation in a model organism in a laboratory context, my research did not necessarily contribute to understanding this organism's ecological role or how it evolved the way it did. So, though the process of my PhD research was fun and interesting, I kinda lost that interest while I was writing my thesis. However, that was the time when I also learned about *Ophiocordyceps*, as explained by Sir David Attenborough in Planet Earth. I was instantly obsessed by the topic. Then, serendipitously, I met the one person who worked on this topic at the time: David Hughes. He was about to start his own lab at Penn State and was looking for a postdoc who knew how to wrangle fungi. And the rest is history.

Q- Did you find particular challenges in changing models and especially, including an animal model, the parasited ants?

Getting to know the fungus well enough to isolate and culture it was by far the biggest challenge, since *Ophiocordyceps unilateralis* was basically considered unculturable. However, some persis-

tence, patience and creativity eventually did the trick. Getting to learn about and include an animal model on the other hand was a blast and did not feel challenging at all! At Penn State, I was surrounded by incredibly knowledgeable entomologists, and my PI was a behavioural ecologist who knew ants and other social insects really well. Additionally, I had the privilege to attend the famous Ant Course, where I learned from world class myrmecologists how to find, sample and identify ants. So, you could say I was in the perfect environment, surrounded by amazing scientists who made this career switch easy and fun.

Q- These fungi and insects are not classic models, so your research entails field work and also lab work? How do you tackle your studies in the lab? Which type of approaches you use to answer host-parasite interactions and evolution?

Though both are indeed not classic models, we have been able to develop methods to culture the fungus, perform infection experiments and do behavioural assays, so we can study this parasitism and its behavioural effects in detail in the lab. Making use of these developments we produced several omics datasets over

the years that produced multiple hypotheses about the genes and molecules that could be involved in these host-parasite interactions. Currently, we are testing these hypotheses by incorporating model organisms, for which genetics tools have been developed, where we can. This way we are at least starting to tease apart some of the more conserved host pathways that are being targeted by these fungi.

Q- In your opinion, what are the most important gaps to be filled to understand host-parasite co-evolution?

It's hard to point at the most important gaps, because I feel there are so many that need to be filled! We know relatively about this topic, which is inherent to its complexity. But to name a few gaps that I would be excited about seeing filled: the study of more diverse parasite-host interactions beyond the well-studied model organisms to understand what general patterns occur across taxa and ecosystems. For one, this way we'll learn how representative our detailed model system studies really are. Another aspect I am fascinated by are continuums, such as generalist-specialist, necrotroph-biotroph and mutualist-parasite continuums, and how organisms move across these scales both

in ecological contexts and over evolutionary time. Understanding the selection pressures and genes involved in the movement along those scales would contribute so much to our general understanding of organismic co-evolution.

Q- During your career you have been in different laboratories in US and Europe, do you find many differences between them?

I think overall, the differences weren't that large, at least for the places I have been, but I might be biased by having been in labs that are pretty international with regards to their lab members. So you get a nice mixture of cultures that eventually make up the lab culture. Of course every institute has its particular things, that work well, and those that could be organized better or easier. And some places have more/better facilities than others. But eventually in all places it comes down to the people who are passionate about and do the actual science. If there's one cultural difference perhaps between the US and Europe, which also exists outside of academia, it's the working hours. I think in Europe, we value a clear separation between work and free time a bit more.

Q- You obtained an ERC consolidator grant very recently, what did obtaining such a grant mean to you and your lab?

Obtaining this grant was of course huge! It has given us the room to explore our ambitious research ideas and, for the first time, really dive into some mechanistic questions about parasite extended phenotypes. The funding landscape in the Netherlands is a bit more conservative, while the ERC consolidator is allowing us to take some important steps to really advance our research. With this funding, I have also been able to put together a young interdisciplinary research team where researchers from diverse backgrounds combine their expertises to answer research questions about parasite extended phenotypes from all sorts of directions. I truly believe in this type of approach when it comes to tackling complex natural phenomena like the one we work on.

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

Realizing how I didn't have a clear plan that got me where I am today, - I just followed my gut instinct when mak-

ing big life decisions - I'm not sure if I'm the person to ask for advice. But for what it's worth, I believe in following your interests and daring to be ambitious. Academia can be a pretty wild ride where we make big commitments and spend a lot of our precious time learning skills and problem solving until we get the answers to our questions. So, in my humble opinion, we should try to make the questions that we are asking those we are excited about.

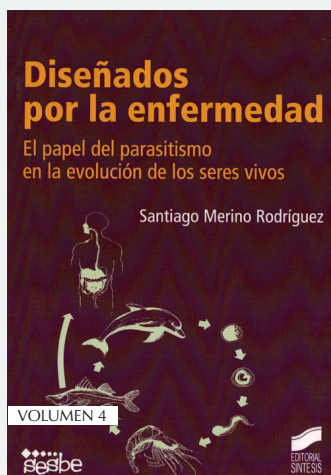
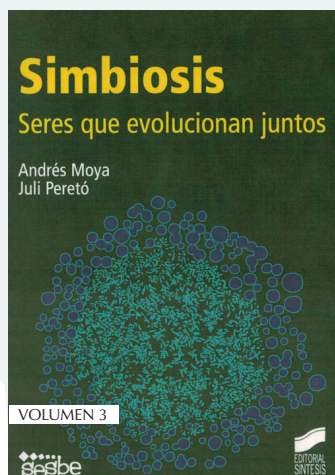
Libros de la colección SESBE

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

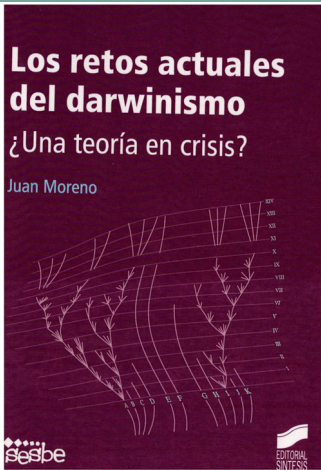
Lote de 5 títulos
82,50€**
Volúmenes
del 1 al 5



*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

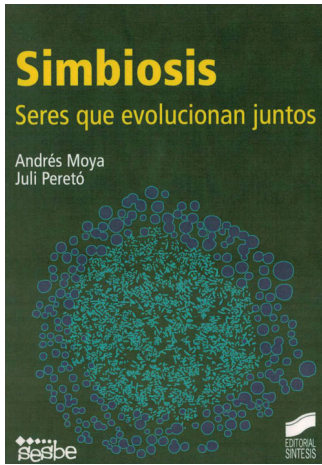


Volumen 2. La aceptación por parte de los etólogos de que el comportamiento, al igual que cualquier otra característica de los seres vivos, es el resultado de la evolución por selección natural supuso la implantación de un enfoque evolutivo que dio lugar al nacimiento de la llamada ecología del comportamiento,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

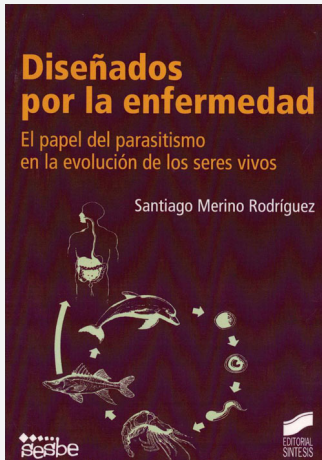
Volumen 2: 14 euros (40% de descuento) + gastos de envío= 20€
a abonar en la cuenta de la SESBE al hacer la solicitud



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

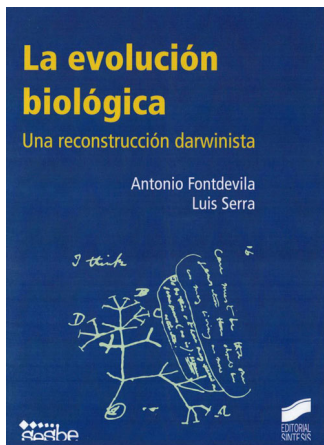


Volumen 4. Los parásitos, entendidos en un sentido amplio, incluyen seres tan distintos como virus o vertebrados y representan una de las formas de vida más extendidas en la naturaleza. Su influencia sobre los seres vivos que les proporcionan sustento es, sin duda, enorme y han estado implicados en la 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.

© 2025 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: *Plicatoperipatus jamaicensis*

por **Gonzalo Giribet**

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)