eVOLUCIÓN

Boletín de la Sociedad Española de Biología Evolutiva
Vol. 20(1) Octubre 2026



20
AÑOS

Evolución en comunidad

2005 • 2025

SESBE
Sociedad Española de Biología Evolutiva

Sumario

Carta de la Presidenta de la SESBE 3
Isabel Almudí
Prefacio al número especial *eVOLUCIÓN*: la síntesis moderna y su impacto científico en España 6
Mauro Santos
La creación de la SESBE: Seis años de trabajo y una pasión compartida 26
Manuel Soler
El pensamiento evolutivo en España: génesis y desarrollo desde la década de 1960 40
Andrés Moya
La genética como baluarte de la teoría evolutiva 54
Antonio Fontdevila Vivanco
La síntesis evolutiva y la zoología 80
Adrià Casinos
El impacto de la evolución en la botánica española a lo largo del tiempo 97
Gonzalo Nieto Feliner
Historia de la evo-devo en España 112
Laura Nuño de la Rosa
¿Un nuevo encaje para la paleobiología evolutiva? 135
Jordi Agustí
La Ecología y la Evolución: España sigue siendo diferente 147
Adolfo Cordero-Rivera
La evolución de la evolución en la microbiología en España: Origen en la microbiología general 164
Fernando Baquero
Evolución viral: claves y desafíos para una teoría ampliada 178
Susanna Manrubia
Libros de la colección SESBE 194
Cómo hacerse miembro de la SESBE 198

Boletín de la SESBE
Vol. 20(1) Octubre 2026



Carta de la Presidenta de la SESBE

Isabel Almudí

Me gustaría comenzar mi primera carta como nueva presidenta de la SESBE agradeciendo a todos las socias y socios que han depositado su confianza en mí para continuar con el gran trabajo llevado a cabo por los anteriores presidentes,Toni, Andrés y Manolo; han sido ellos los que, a lo largo de estos veinte años, han construido una sociedad fuertemente comprometida con la promoción y la divulgación de la evolución en nuestro país. Espero poder contribuir en esta tarea y por ello también quiero agradecer a las juntas directivas previas, por haber guiado mi camino hasta este momento, y en especial a las personas salientes de esta última etapa: Borja Milá, Toni Gabaldón y Borja Figueirido. Aprovecho, además, para dar la bienvenida a las nuevas vocalías incorporadas en la última asamblea, Sin-Yeon Kim, David Peris y Juan Cantalapiedra.

En esta nueva andadura de la junta directiva, nuestro propósito de mantener una vibrante comunidad científica y social involucrada en temas evolutivos sigue siendo la prioridad, especialmente en estos tiempos en los que una oleada de desinformación y autoritarismo global ataca el pensamiento crítico y la evidencia científica. Por ello, desde la SESBE continuamos con el trabajo ya llevado a cabo en los últimos años, como el programa de mentorazgo, el ya consolidado Premio Pere Alberch a la mejor tesis en Biología Evolutiva o la beca para la promoción de la SESBE en las redes sociales. Tanto las anteriores juntas directivas como la actual hemos sido conscientes del gran reto que conlleva la aparición de

las redes sociales y la comunicación a través de ellas y por ello estamos realizando un importante esfuerzo en tener una mayor presencia en ellas y atraer a la comunidad más joven a la sociedad. Este esfuerzo se refleja no sólo en la creación de la beca, que este año abrirá una nueva convocatoria, sino también en la creación de cuentas de la SESBE en Instagram y en LinkedIn, con las cuales podéis estar al corriente de las últimas novedades de la SESBE y de otras noticias en materias evolutivas. A estas iniciativas se suma además una nueva apuesta por la formación especializada en biología evolutiva. Además de las becas ofrecidas para la asistencia a cursos y conferencias para miembros de la SESBE, a partir de este año, la SESBE contribuirá a la financiación de los cursos *Principles of Evolution,* organizado desde la Estación Biológica de Doñana, y *EvoDevo Omics*, organizado por la Universidad Autónoma de Madrid, con el objetivo de facilitar el acceso a una formación de excelencia para estudiantes e investigadora/es en etapas tempranas de su carrera. Animamos a las personas en etapas iniciales de sus carreras a participar en estos cursos, cuyas llamadas están abiertas en estos momentos.

Una de las actividades más importantes de la SESBE es la organización de los congresos bienales, donde tenemos la oportunidad de encontrarnos y establecer nuevos vínculos dentro de la comunidad de biología evolutiva española y mundial. Los exitosos congresos de Sevilla 2020, Vigo 2022, Málaga 2024, dieron paso a València 2026, celebrado este pasado enero en el Botànic de dicha ciudad. Casi doscientos participantes nos reunimos en Valencia para tomar el pulso de las últimas novedades de nuestra disciplina, con un excelente abanico de simposios con las distintas temáticas dentro de la biología evolutiva y dos fantásticas charlas plenarias impartidas por dos investigadores de reconocido prestigio internacional. Además, en este congreso tuvo cabida por primera vez el simposio "Pere Alberch", en el cual las personas finalistas y la ganadora del premio explicaron los trabajos que les han hecho merecedoras y merecedor de esta distinción. Debido a la implicación de la SESBE en la divulgación a la sociedad de la Evolución y gracias al impulso de Pau Carazo, durante este congreso se inauguró la exposición de fotografía "Evolución", que en su periodo en Valencia ha tenido una gran acogida. Se trata de una exposición itinerante, y desde hace pocas semanas está instalada en el Museo Nacional de Ciencias Naturales en Madrid, así que os animo a todos y todas a visitarla si os encontráis en Madrid, y también a contactar con la junta en caso de que pudiera interesaros en un futuro que la exposición viajase a vuestras ciudades. Como posiblemente recordaréis de nuestra úl-

tima asamblea, acontecida en Valencia, el siguiente encuentro tendrá lugar en 2028 en Madrid. Además, esta reunión será especial, ya que contaremos con la Sociedad Portuguesa de Biología Evolutiva como sociedad invitada, iniciando de esta manera el primer Congreso Ibérico de Biología Evolutiva, con la idea de que haya una alternancia de congresos nacionales con citas ibéricas cada cuatro años. En la pasada asamblea en Valencia pudimos conocer dónde se celebrará el encuentro de la SESBE en 2030. Tendrá lugar en Granada, y será una oportunidad especial para poder conmemorar el 25 aniversario de la Sociedad en la misma ciudad donde nació y se celebró el congreso fundacional en 2005.

Dentro de las novedades en la Sociedad también es importante mencionar la renovación de la junta editorial de este boletín. Debemos agradecer a toda la junta ejecutiva y asociada, y en especial a Antonio Fontdevila y Ana Riesgo que han trabajado con mucho esfuerzo para sacar adelante cada año dos números de *eVOLUCIÓN*, donde toda la comunidad puede mantenerse al día de las últimas novedades del área y de la SESBE. Como sabéis, está abierta hasta el 15 de octubre la llamada para la incorporación de nuevas personas para el comité editorial asociado, así que desde aquí os animo a dar un paso al frente para proponeros y participar en la continuidad del boletín, junto con el nuevo comité ejecutivo, Mauro Santos, Juan Pascual-Anaya y Aida Verdes, que ya se han puesto manos a la obra preparando este número especial que conmemora el vigésimo aniversario de la SESBE. En este número, el nuevo comité editorial ha querido recoger las visiones personales, desde distintos puntos de vista y disciplinas que engloban la biología evolutiva en España, de la evolución del campo en estos veinte años de vida de la sociedad. Espero que lo disfrutéis.

Isabel Almudí
Presidenta de la SESBE

Prefacio al número especial *eVOLUCIÓN*: la síntesis moderna y su impacto científico en España

Mauro Santos, Departament de Genètica i de Microbiologia, Grup de Genòmica, Bioinformàtica i Biologia Evolutiva (GBBE), Universitat Autònoma de Barcelona.

El recientemente fallecido filósofo de la ciencia Michael Ruse (1940-2024) argumentó que la genética de poblaciones es el componente central y más importante de la teoría evolutiva moderna, y fue un gran defensor de la teoría sintética de la evolución. Dicha teoría, que inicialmente integró la teoría de la selección natural de Charles Darwin con los conocimientos genéticos de la época, se refiere al acontecimiento histórico ocurrido entre 1920 y 1950, aunque hay variaciones respecto a su inicio y su fin. El término fue acuñado por Ernst Mayr y William B. Provine tras una reunión celebrada en 1974. La colección de artículos, compilada en 1980 y reeditada en 1998, lleva por título *The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology* (Mayr y Provine, 1980, 1998). La teoría expuesta por Darwin en su obra *Origin of Species* fue objeto de una considerable resistencia durante el período anterior a la teoría sintética, en el que los científicos aceptaban ampliamente la evolución, pero rechazaban en gran medida la selección natural como su principal fuerza motriz, tal y como se describe magistralmente en el libro de Peter J. Bowler titulado *The Eclipse of Darwinism* (Bowler, 1983), parafraseando a Julian Huxley, quien previamente había acuñado la expresión *the eclipse*

of Darwin[1]. Durante la consolidación de la teoría sintética de la evolución no todas las disciplinas biológicas reaccionaron de la misma manera, pero entre 1937 y 1947 se alcanzó, según Mayr, un consenso general que ahora denominamos síntesis moderna. En ella se incluía una refutación convincente de los tres principales paradigmas antidarwinistas: el tipológico-saltacionista, el teleológico-ortogenético y el transformacionista-lamarckiano (Mayr, 1993).

Pero ¿se alcanzó realmente ese consenso general? La narrativa de Mayr no es del todo precisa. No debemos olvidar que, junto con Theodosius Dobzhansky, George L. Stebbins y George G. Simpson, entre otros, Mayr fue uno de los artífices de la síntesis moderna, y que, de una forma u otra, intentó acallar varias voces discordantes. Una visión histórica más ecuánime nos la ofrece Vassiliki B. Smocovitis en su libro de 1996 titulado *Unifying Biology* (Smocovitis, 1996). Entre algunos disidentes figura Richard Goldschmidt, para quien la genética sin bioquímica (lo que él denominaba genética fisiológica) no podía explicar las características evolutivas del desarrollo. También Conrad H. Waddington expresó su desacuerdo al señalar que, si bien la síntesis había tenido éxito en áreas como la genética matemática de poblaciones, había dejado fuera su propio campo, la embriología.

Aunque periódicamente se ha afirmado que el campo de la biología evolutiva se encuentra en una fase de conmoción y requiere nuevos planteamientos, es a principios del siglo XXI cuando varios autores se han unido para manifestar que necesitamos urgentemente una nueva síntesis evolutiva: una síntesis ampliada. En julio de 2008, un grupo de 16 biólogos y filósofos (Eva Jablonka era la única mujer) se reunió en el Instituto Konrad Lorenz, en Altenberg, para debatir sobre una reformulación de la teoría evolutiva. El título del simposio fue *Toward an Extended Evolutionary Synthesis?* Aunque los participantes del simposio tienen raíces en la teoría evolutiva, todos están de acuerdo en que la síntesis moderna tiene

1 Es importante señalar que el ocaso del darwinismo no fue un fenómeno generalizado. El darwinismo fue acogido con entusiasmo en los círculos intelectuales rusos antes de la Revolución bolchevique y se incorporó después a los debates ideológicos durante el proceso revolucionario. Incluso Engels tenía una opinión muy positiva de Darwin, aunque con algunos matices. Inicialmente, el mendelismo ocupó un lugar marginal en el discurso científico ruso, pero a partir de 1910 comenzó a ganar terreno y la genética soviética alcanzó un nivel de primer orden, comparable al de Estados Unidos. La situación cambió de forma catastrófica con el ascenso de Lysenko, que tachó la genética mendeliana de burguesa, idealista y fascista, con las terribles consecuencias que esto conllevó. Desde una perspectiva rusa, estaríamos hablando del ocaso del mendelismo.

muchas lagunas. Por ejemplo, uno de los objetivos de los participantes era criticar la centralidad que ha tenido el gen en la síntesis moderna, ya que, en su opinión, esta ha marginado por completo los aspectos morfológicos. Las ponencias fueron compiladas por Massimo Pigliucci y Gerd B. Müller en el libro publicado en 2010 con el título *Evolution - The Extended Synthesis* (Pigliucci y Müller, 2010). Pigliucci y Müller señalan que el libro constituye un extenso análisis de conceptos fundamentales y que la expansión de la síntesis moderna se encuentra en fase de desarrollo. No obstante, mi impresión personal, compartida por algunos colegas, es que el libro está algo desorganizado en cuanto al contenido y que, en comparación con los conocidos como "Columbia Classics" (Dobzhansky, 1937; Mayr, 1942; Simpson, 1944; Stebbins, 1950), ofrece cualquier cosa menos una síntesis. La Figura 1 muestra la serie temporal de citas del libro de Pigliucci y Müller en comparación con los libros clásicos de Dobzhansky (1937) y Mayr (1942). Incluso desde la publicación de *The Extended Synthesis* en 2010, el número de citas de este libro ha seguido siendo inferior al de los dos libros pioneros de la nueva síntesis.

Las críticas recientes tienden a describir la síntesis moderna como más simplista y monolítica de lo que realmente fue, y con

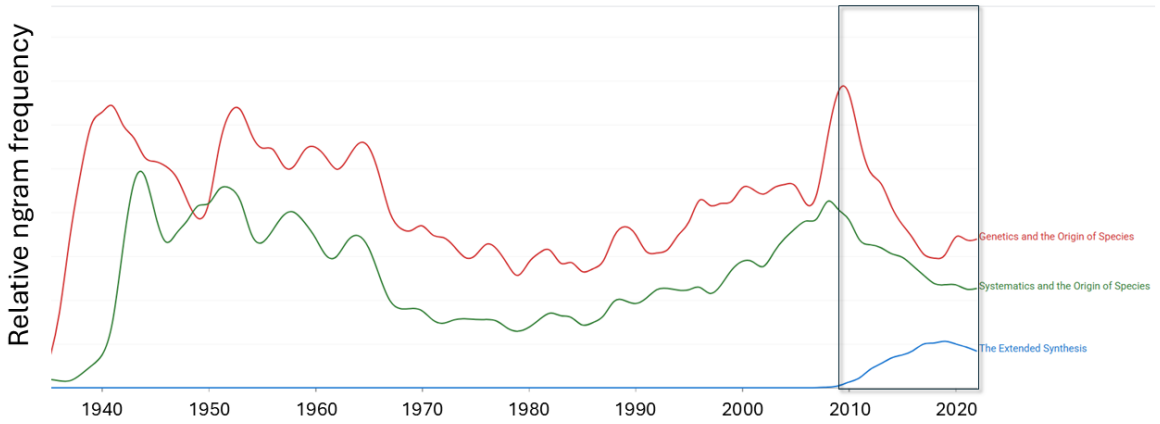


Figura 1. El impacto del libro *The Extended Synthesis* (el recuadro incluye el período desde su publicación en 2010) se compara con el de los libros clásicos de Dobzhansky (1937) y Mayr (1942). Se ha utilizado la herramienta Google Books Ngram Viewer (https://books.google.com/ngrams) para medir las frecuencias relativas dentro de un corpus muy amplio de textos escritos.

frecuencia han exagerado la influencia de la genética de poblaciones en la elaboración de dicha síntesis. Ya el propio Mayr procuró minimizar la relevancia de la genética de poblaciones durante el desarrollo de la síntesis moderna, reafirmando el papel desempeñado por los naturalistas y sistemáticos. Sin embargo, Mayr demostró su notable desconocimiento de la teoría de la genética de poblaciones en el debate sobre la genética de las bolsas de frijoles (*beanbag genetics*; ver Dronamraju, 2011). Recomiendo nuevamente al lector consultar la obra de Smocovitis (1996) para una visión equilibrada.

Quizá quienes defienden una síntesis extendida tienen razón en algunos de sus planteamientos, pero lo que me preocupa es la proliferación de artículos escritos por personas que no han profundizado lo más mínimo en los fundamentos de la teoría evolutiva o que la entienden mal y la tergiversan, y que tienen la osadía de criticar sus postulados básicos. Pondré un ejemplo relativamente reciente. Algunos filósofos, como Pierrick Bourrat y François Papale, defienden la necesidad de reformular los tres principios indicados por Lewontin (1970) para que se produzca evolución por selección natural: variación fenotípica, aptitud biológica diferencial (*fitness*) entre las variantes fenotípicas y heredabilidad de la aptitud. Estos filósofos afirman que la evolución por medio de la selección natural puede ocurrir sin reproducción, o que el concepto de unidad de selección puede ser coherente con la teoría de la evolución por selección natural sin reproducción (p. ej. Papale, 2025). Cualquier biólogo evolutivo con conocimientos de genética de poblaciones y genética cuantitativa se llevaría las manos a la cabeza al leer estos artículos, que también han sido criticados por algunos filósofos. Estoy totalmente de acuerdo con Michael Lynch cuando afirma que la biología evolutiva abarca un pensamiento interdisciplinario, pero no hay ninguna razón fundamental por la que el campo de la evolución deba estar sujeto a niveles de especulación infundada que serían inaceptables en cualquier otra área de la ciencia (Lynch, 2025). ¿Cuántos de los críticos de la teoría evolutiva firmemente establecida han leído en profundidad los libros de Lynch y Walsh (1998; 980 páginas) y de Walsh y Lynch (2018; 1459 páginas)? Yo he de confesar que, después de varias lecturas, aún tengo dudas sobre muchas partes.

En este número especial de la revista *eVOLUCIÓN* se ofrece una visión amplia del impacto que ha tenido la moderna teoría evolutiva en España. La idea surgió con motivo de la celebración del vigésimo aniversario del congreso fundacional de la Sociedad Española de Biología Evolutiva (SESBE), celebrado en Granada los días

22 y 23 de septiembre de 2005. En su artículo, Manuel Soler (en este número) nos ofrece una perspectiva histórica sobre el surgimiento de la SESBE y la relevancia que tiene para España contar con una sociedad de biología evolutiva que agrupe a personas interesadas en la evolución biológica. Aunque es obligado reconocer que el papel de España durante el surgimiento y consolidación de la síntesis moderna fue muy marginal, por no decir nulo, inicialmente hubo algunos autores que empezaron a divulgar y crear en España escuelas de investigación de lo que Andrés Moya (en este número) denomina en su artículo "pensamiento evolutivo". Moya entiende el pensamiento evolutivo como un marco conceptual derivado de la teoría de la evolución que permite interpretar la realidad como un proceso dinámico de cambio y transformación.

El problema del pensamiento evolutivo trasciende el ámbito científico, ya que la importancia del elemento subjetivo en la actividad intelectual puede subordinar lo puramente científico. Una de las ideas centrales del libro de Darwin, *Origin of Species*, es que todas las adaptaciones complejas y sofisticadas de los organismos a su entorno no se deben atribuir a un diseñador, argumento utilizado por William Paley, quien sostenía que la complejidad y la funcionalidad de la naturaleza, al igual que un reloj, requerían la existencia de un creador inteligente, sino a un proceso ciego de selección natural que actúa sobre las diferencias individuales de una población (un "relojero ciego", en palabras de Richard Dawkins). En cierto sentido, la sugerencia de Darwin coincidió con la revolución conceptual iniciada por Adam Smith en su obra maestra *An Inquiry into the Nature and Causes of the Wealth of Nations*, publicada en 1776. En ella, Smith planteaba la idea radical y aparentemente contradictoria de que la riqueza de una sociedad es el resultado del deseo egoísta de los individuos por proveerse a sí mismos y a sus familias: "No obtenemos los alimentos de la benevolencia del carnicero, del cervecero o del panadero, sino de su preocupación por su propio interés. No nos dirigimos a sus sentimientos humanitarios, sino a su egoísmo, y nunca hablamos de nuestras necesidades, sino de sus propias ventajas". La selección natural de Darwin, que promueve la adaptación de las especies, recuerda en cierto modo a la "mano invisible" de Adam Smith, que impulsa la riqueza de las naciones. Como escribe Stephen Jay Gould en su libro *The Structure of Evolutionary Theory* (Gould, 2002; pág. 122): *In fact, I would advance the even stronger claim that the theory of natural selection is, in essence, Adam Smith's economics transferred to nature*. La idea del "relojero ciego" o la "mano invisible" choca con la concepción que algunos autores tienen del proceso evolutivo, por

no hablar de cómo han de organizarse las economías de las sociedades humanas.

Como se desprende del artículo de Moya, el jesuita francés Teilhard de Chardin influyó en el pensamiento científico del paleontólogo Miquel Crusafont. También ejerció una profunda influencia en Dobzhansky, ya que ambos compartían una visión teleológica y espiritualizada de la evolución humana. En este sentido, Dawkins, por ejemplo, está en las antípodas, ya que es un ateo declarado y popularizó argumentos científicos y filosóficos contra la religión en su libro de *The God Delusion* (Dawkins, 2006). Tanto Dobzhansky como Dawkins son acérrimos defensores del pensamiento evolutivo; sin embargo, sus respectivas cosmovisiones sobre la dimensión espiritual y trascendente del ser humano no podrían ser más diferentes. Incluso Darwin y Alfred R. Wallace, cofundadores de la teoría de la evolución por selección natural, discreparon a la hora de interpretar por qué el cerebro humano es mucho más grande que el de un simio, si la evolución es un proceso gradual que responde únicamente a las exigencias del ambiente. Wallace estaba convencido de que la creación repentina y abrupta de la inmensa brecha entre las capacidades mentales humanas y las de cualquier otra especie debía de haber estado influenciada por algún tipo de fuerza sobrenatural: "La selección natural solo pudo haber dotado al salvaje de un cerebro ligeramente superior al de un simio, mientras que posee uno muy ligeramente inferior al de un miembro promedio de nuestras sociedades cultas." Como pronuncia el Rey Lear en un momento de gran desesperación y furia en la tragedia de William Shakespeare escrita más de 250 años atrás:

> ¡No discutáis la necesidad! El mendigo
> más pobre posee algo superfluo.
> Si no dais a la naturaleza
> más de lo necesario, la vida humana vale
> menos que la de la bestia.

El contenido de estas líneas transmite de manera poética el problema de Wallace y, tal y como se expresa en el artículo de Moya, el malestar experimentado por Miquel Crusafont en relación con la obra de Monod "El azar y la necesidad". En el contexto del pensamiento evolutivo, se manifiesta con mayor claridad la tensión entre la subjetividad del investigador y la objetividad científica. En contraste con la perspectiva de Francisco J. Ayala, quien considera la ciencia y la religión como formas de conocimiento complementarias –Dobzhansky también intenta conciliar la ciencia evolutiva con las creencias religiosas en su libro *The Biology of Ultimate Concern*, publicado en 1967–, Dawkins sostiene que ciencia y religión son fundamentalmente contradictorias. (El lector

puede consultar *The Brights* [https://www.the-brights.net], un movimiento fundado por Paul Geisert y su esposa, Mynga Futrell, con el objetivo de unificar los diversos grupos humanistas, ateos y agnósticos que, sin éxito, intentaban influir en la opinión pública.) Es probable que quienes lean esto se inclinen hacia una u otra de estas dos posiciones extremas.

En sus orígenes, la relación entre el darwinismo y la genética fue complicada. Antes de que Hugo de Vries, Carl Correns y Erich von Tschermak redescubrieran las leyes de Mendel alrededor del año 1900, el polímata Francis Galton discrepaba de su primo Darwin, a quien, no obstante, profesaba gran admiración, en lo relativo a la variación hereditaria y la continuidad en la evolución, ya que sus resultados experimentales entraban en conflicto con las ideas de Darwin. Dichos resultados, primero con guisantes y después con humanos, mostraban que las descendencias no solían parecerse a sus progenitores en cuanto al tamaño o estatura, sino que siempre eran más "mediocres": más pequeñas o bajas si los padres eran grandes o altos, y más grandes o altas si los padres eran muy pequeños o bajos. Galton denominó a este fenómeno "regresión a la mediocridad" (o "regresión a la media", aunque Galton no interpretó la regresión desde una perspectiva genética moderna). Este fenómeno llevó a Galton a suponer que la selección de los mejores ejemplares para su cría y reproducción difícilmente podría conducir a un resultado duradero. Consideraba que suponer que la evolución siempre avanzaba por pasos muy pequeños era una restricción innecesaria y que el proceso evolutivo no era una progresión suave y uniforme, sino que avanzaba a saltos. El redescubrimiento del mendelismo no hizo sino acentuar esta interpretación. Por ejemplo, Hugo de Vries negó la eficacia de la selección natural para la creación de nuevas especies y propuso su teoría de la evolución por mutación, para lo cual aportó ejemplos extraídos de sus cultivos de *Oenothera*. Sin embargo, el desarrollo de la genética de poblaciones teórica entre los años 1918 y 1931 demostró que la selección natural que actúa sobre la variación mendeliana puede provocar cambios evolutivos a un ritmo suficiente para explicar los patrones históricos de la evolución, reivindicando así el papel de la selección natural frente a la mutación. El libro de Dobzhansky (1937) es un texto fundamental de la síntesis moderna, ya que ayudó a consolidar el vínculo entre la selección natural darwiniana y la genética mendeliana.

En su artículo, Antonio Fontdevila (en este número) nos narra los orígenes de la introducción de la genética en España y cómo el trágico episodio de la Guerra Civil y la posterior implantación del régimen

dictatorial católico conservador frustraron algunas carreras brillantes, especialmente la de Antonio de Zulueta. Es interesante reseñar aquí la nota personal de Francisco Ayala sobre Zulueta (Pinar y Ayala, 2003). En ella, Ayala indica que, en 1960, Zulueta escribió a Dobzhansky, a quien había conocido durante su estancia en el laboratorio de Thomas H. Morgan en el Caltech en 1930[2], para presentarle a Ayala y recomendarle que lo acogiera en su laboratorio para investigar sobre genética y evolución. Como es bien sabido, Ayala fue un destacado alumno y colaborador de Dobzhansky. Ayala finaliza su nota expresando su enorme gratitud a Zulueta, ya que, de no ser por él, su carrera científica habría sido muy diferente.

Durante el desarrollo de la síntesis moderna, la zoología desempeñó un papel fundamental al tender un puente entre la genética de poblaciones teórica y la historia natural, la sistemática y el comportamiento animal. No obstante, al leer el libro de Mayr y Provine (1980, 1998), se observa que estos dos autores tienen opiniones diferentes sobre el papel desempeñado por los naturalistas y los sistemáticos, por un lado, y por los genéticos de poblaciones teóricos, por otro, durante la síntesis moderna. Según Mayr, la labor de los naturalistas y sistemáticos, así como el auge del pensamiento poblacional, que se centra en la variación entre los individuos de una población en lugar de buscar un "tipo platónico" ideal, desempeñaron un papel histórico destacado en la síntesis moderna. Por su parte, Provine hizo hincapié en la importancia de los estudios teóricos sobre genética de poblaciones y se centró en la forma en que se habían eliminado las barreras que impedían la síntesis entre diferentes disciplinas. En su artículo, Adrià Casinos (en este número) narra algunos aspectos de la síntesis moderna y su impacto en la zoología española. Su conclusión es desoladora: la influencia de la síntesis moderna en la zoología española fue mínima e irrelevante, en parte porque los estudios zoológicos españoles han estado anclados durante décadas en aspectos puramente faunísticos, han practicado una taxonomía tipológica y han mostrado una absoluta ausencia de preocupaciones teóricas relacionadas con la teoría evolutiva.

2 Existe cierta confusión en torno al año exacto, ya que Lacadena (2003) indica que Zulueta fue "senior postdoc visiting scientist" en Caltech en los años 1932-1933, mientras que otras fuentes señalan que las investigaciones de Zulueta le llevaron a ser invitado en 1929 a participar en el grupo que dirigía Thomas H. Morgan en el Caltech (José Manuel Sánchez Ron. Antonio de Zulueta y la genética española. Publicado en el diario El Español el 12 de mayo de 2022 (https://www.elespanol.com/el-cultural/ciencia/entre_2_aguas/20220512/antonio-zulueta-genetica-espanola/668803123_12.html).

Mayr (1942) defiende el concepto biológico de especie, que considera a las especies como grupos de individuos en poblaciones naturales que se cruzan entre sí y que están aislados reproductivamente de otros grupos similares. Asimismo, señala el impacto de esta definición en la especiación geográfica. No obstante, la botánica desempeñó un papel importante en la síntesis moderna al ampliar la teoría de la evolución más allá de los modelos centrados en los animales e incluir mecanismos complejos de especiación, como la poliploidía y la hibridación. El libro de Stebbins (1950) se considera un texto fundamental que integró la investigación botánica en la síntesis moderna. En su artículo, Gonzalo Nieto Feliner (en este número) aborda el impacto de la síntesis moderna en la botánica española y ofrece un recorrido histórico sumamente ilustrativo. Nos informa de que, si bien la botánica española incorporó con retraso el paradigma evolutivo moderno, hoy en día lo acepta como teoría explicativa global en toda la investigación que busca comprender la biodiversidad en todos sus niveles, contando con una comunidad científica muy pujante. Esta situación halagüeña, como la caracteriza Feliner, contrasta enormemente con la de la zoología española, que hemos comentado anteriormente.

He de confesar que mis conocimientos de botánica son bastante limitados, ya que la mayor parte de mi carrera experimental se centró en estudios poblacionales con varias especies de Drosophila. Sin embargo, siempre me ha llamado la atención un aspecto que considero importante para entender cómo se integró la botánica en la síntesis moderna. Es bien sabido que, a finales del siglo XIX, August Weismann introdujo la teoría del plasma germinal, que establece una diferencia entre las células germinales y las somáticas, siendo las primeras las responsables de la herencia (véase el artículo de Font-devila en este número). Si la variación que surge durante la ontogenia no es heredable, la dinámica de las líneas celulares en el ambiente somático parece ser de escaso interés desde el punto de vista evolutivo (véase también el párrafo de Maynard Smith más adelante). El legado de Weismann, que se traduce comúnmente como "los caracteres adquiridos no se heredan y hay continuidad en la línea germinal", son principios fundamentales del neodarwinismo, que postula en origen que la selección natural es la única fuerza motriz de la evolución y rechaza la herencia de los caracteres adquiridos. El término histórico neodarwinismo fue acuñado por George Romanes en el siglo XIX, y sus postulados fueron incorporados por

la síntesis moderna[3]. En la época en que esta se estaba elaborando, ya se conocían patrones de desarrollo que contradecían la doctrina de Weismann. En algunos taxones, dicha doctrina es correcta o aproximadamente correcta, pero en otros no lo es. Las plantas (y los hongos) no separan su línea germinal de las células somáticas en las primeras etapas de su desarrollo (pueden producirse mutaciones somáticas en líneas celulares que, a su vez, dan lugar a meiocitos), lo que, en principio, parece contradecir el corolario de Weismann, que establece que las modificaciones adquiridas durante la ontogenia no son heredables. No obstante, Mayr (1993) afirma que, durante la síntesis, hubo una evidencia creciente de que las ideas de Weismann, reforzadas por el redescubrimiento de las leyes de Mendel, sobre la herencia fija (sin influencias ambientales) y particulada (sin mezcla de rasgos), eran efectivamente válidas. Stebbins reconoció la importancia del trabajo de Weismann y también destacó que los rasgos adquiridos no se heredan, lo que siempre me resultó un tanto paradójico si tenemos en cuenta que en las plantas no hay una separación clara entre el soma y la línea germinal y que, al menos en teoría, sí podría haber influencias ambientales. Por ejemplo, algunos hallazgos recientes respaldan un modelo en el que la termotolerancia reproductiva de las plantas surge, en parte, de la comunicación entre el soma y la línea germinal (Nagai y Feng, 2026). Aun así, Leo W. Buss proclama en su magnífico libro *The Evolution of Individuality* que, a pesar de haber excluido la biología del desarrollo, el éxito de la síntesis moderna se debe a que la evolución ha actuado en todos los organismos con diferenciación celular de tal manera que ha permitido alcanzar un cierto grado de individualidad. En otras palabras, la individualidad es un rasgo emergente que surge de las presiones selectivas, más que una propiedad inherente y fija (Buss, 1987). El libro de Buss ejerció una notable influencia en la obra de John Maynard Smith y Eörs Szatmáry *The Major Transitions in Evolution* (Maynard Smith y Szathmáry, 1995),

Como ya hemos indicado, una de las voces discordantes durante el origen de la síntesis moderna fue la de Waddington, ya que esta obviaba la embriología, que había sido una piedra angular de la biología del siglo XIX. En *Origin of Species*, Darwin dedica buena parte del capítulo XIV a la sección "*Development and Embryology*", que comienza así: "*This is one of the most important subjects in the whole round of natural history*." Con razón, muchos mor-

3 Es preciso señalar que la sinonimización de "neodarwinismo" con "síntesis moderna", como se ha hecho repetidas veces de forma un tanto despectiva (Waddington llegó a tachar a Haldane de simple "neodarwinista"), es un error tanto histórico como conceptual.

fólogos han mantenido una relación tensa con la síntesis moderna, ya que la morfología y el desarrollo quedaron marginados de algunos debates evolutivos a medida que la genética de poblaciones se afianzaba. Adrià Casinos (en este número) indica que, durante el desarrollo de la síntesis evolutiva, no se obvió la embriología y la morfología, como suele pensarse, y cita el libro *Embryos and Ancestors*, del embriólogo evolutivo Gavin de Beer, como obra fundamental en la historia de la embriología. No obstante, aunque de Beer abogó por la integración de la embriología, la herencia y la evolución, no logró tener un impacto significativo en la síntesis moderna, si bien su trabajo sí influyó en Gould (Zou, 2018). En relación con el neodarwinismo (*sensu* Romanes), resulta ilustrativo reseñar lo expresado por Maynard Smith en su libro *Evolution and the Theory of Games* (Maynard Smith, 1982; pág. 6) acerca del supuesto olvido del desarrollo en la síntesis moderna:

> *There is, however, a wider conflict between the developmental and the evolutionary points of view. After the publication of Darwin's* Origin of Species*, but before the general acceptance of Weismann's views, problems of evolution and development were inextricably bound up with one another. One consequence of Weismann's concept of the separation of germ line and soma was to make it possible to understand genetics, and hence evolution, without understanding development. In the short run this was an immensely valuable contribution, because the problems of heredity proved to be soluble, whereas those of development apparently were not. The long-term consequences have been less happy, because most biologists have been led to suppose either that the problems of development are not worth bothering with, or that they can be solved by a simple extension of the molecular biology approach which is being so triumphant in genetics.*
>
> *My own view is that development remains one of the most important problems of biology, and that we shall need new concepts before we can understand it.*

Este párrafo condensa con precisión la razón por la que la genética de poblaciones desempeñó un papel tan destacado en la síntesis moderna y por qué los problemas planteados por la morfología y el desarrollo quedaron en cierto modo eclipsados. Es importante señalar que los principales artífices de la síntesis moderna intentaron ser sintéticos y extraer la esencia de una información extensa para crear una nueva unidad de significado más comprensible y manejable. Durante el desarrollo de la teoría sintética de la evo-

lución, entre 1920 y 1950, los embriólogos no sabían nada sobre cómo los genes controlaban el desarrollo, por lo que quizá había poco que sintetizar[4]. Además, calificar la síntesis moderna como "teoría" resulta engañoso, ya que se trataba más bien de un marco conceptual flexible sobre cómo hacer ciencia, y no de una teoría formal (Cain, 2009).

La genética cuantitativa es un enfoque de la evolución fenotípica con un sólido cuerpo teórico y resulta muy útil para estudiar dicha evolución a escalas micro- y macroevolutivas (aunque tiene limitaciones a la hora de predecir la evolución a largo plazo), si bien se basa en gran medida en el supuesto de que los productos génicos contribuyen de forma aditiva al fenotipo. La biología evolutiva del desarrollo (evo-devo) considera que la correspondencia entre genotipo y fenotipo es altamente no lineal. Esto dificulta la elaboración de una teoría quizá más rigurosa sobre la evolución del desarrollo. Una de las críticas que se hacen a la síntesis moderna es que no tiene en cuenta el "sesgo de desarrollo" (*developmental bias* o *developmental constraints*), el proceso mediante el cual el desarrollo orienta o "sesga" la variación hacia resultados específicos, influyendo en la dirección y el ritmo de la adaptación. El desarrollo será casi siempre no isotrópico; es decir, la variación fenotípica no ocurre por igual en todas las direcciones del espacio morfológico. El interés por el sesgo del desarrollo tiene sus raíces intelectuales en las explicaciones estructurales de la forma animal basadas en principios físicos y las ideas sobre la autoorganización. No obstante, la genética cuantitativa nunca ha negado que los patrones de variación genética (incluida la variación del desarrollo) limitan y determinan las vías de la evolución, ya que la dirección y el alcance de la diversificación morfológica están determinados por las varianzas y covarianzas genéticas entre los caracteres (incluyendo efectos epigenéticos, además de revelar la historia de la ecología y la selección del pasado). En un lenguaje más técnico, el supuesto isotrópico equivaldría a afirmar que todos los elementos fuera de la diagonal de la matriz **G** de varianza-covarianza genética son cero, es decir, que los rasgos no están genéticamente correlacionados entre sí. Sin embargo, ya el propio Darwin reconoció que los rasgos no evolucionan de forma aislada, sino que a menudo están interrelacionados, un concepto que denominó "correlación de crecimiento". Si, tal y como afirma Maynard Smith en el párrafo citado anteriormente, necesita-

4 No está esclarecido si la omisión de los puntos de vista de Waddington sobre la epigenética en la corriente principal de la síntesis moderna fue atribuible al distanciamiento progresivo de Waddington o si se debió a las actitudes de Mayr y los otros arquitectos de la síntesis.

mos nuevos conceptos para entender el desarrollo, está claro que el concepto de sesgo de desarrollo no es uno de ellos, ya que en el contexto de la genética cuantitativa no es significativo ni informativo y no contribuye en gran medida a nuestros conocimientos actuales.

En su artículo, Laura Nuño de la Rosa (en este número) nos informa de que el libro de Gould *Ontogeny and Phylogeny*, publicado en 1977, puede considerarse el hito fundacional de la evo-devo como campo disciplinario autónomo. Gould defiende la importancia de la sincronización del desarrollo en la evolución, un concepto conocido como heterocronía. Nuño de la Rosa ofrece una visión actual de la evo-devo en España, poniendo de manifiesto la complejidad disciplinar y metodológica de esta disciplina. Además, estructura su artículo de acuerdo con las distintas aproximaciones teóricas que han contribuido a la formación de la evo-devo. Como no podía ser de otro modo, Nuño de la Rosa hace una pequeña glosa de la figura de Pere Alberch, aunque la aproximación morfogenética de este no acabará por consolidarse como la escuela dominante, como sí lo hizo la genética evolutiva del desarrollo. David Wake puntualiza que la estrella de Pere Alberch brilló con fuerza, pero tanto él como su investigación resultaban difíciles de clasificar –no era lo suficientemente molecular, ni lo suficientemente herpetológica, ni se inscribía en la línea principal de investigación– y se le denegó la titularidad en Harvard (Wake, 2015). El caso de Pere Alberch es quizá un ejemplo ilustrativo de la crítica formulada por Karl R. Popper a la selección institucional de los "mejores" en su libro *The Open Society and its Enemies*: "criticamos la tendencia a cargar las instituciones, especialmente las de carácter educacional, con la tarea imposible de seleccionar a los mejores… En lugar de estimular al estudiante para que se dedique al estudio mismo, en lugar de alentar en él un verdadero amor por la investigación y por su disciplina, se le impulsa a estudiar sólo por su carrera personal y se le hace adquirir sólo aquellos conocimientos útiles para salvar los obstáculos que le cierran el paso."

El libro de Simpson (1944), que, a diferencia de los libros de Dobzhansky (1937) y Mayr (1942), explora el tiempo evolutivo profundo, suele considerarse la primera reconciliación de la paleontología con la genética mendeliana. Sin embargo, como han señalado algunos autores, existe una clara desconexión entre el marco conceptual teórico de la genética de poblaciones y las observaciones empíricas en los Columbia Classics de la síntesis moderna. Esta desconexión se debe a que la genética de poblaciones analiza la dinámica de las frecuencias alélicas, pero, en los años

treinta y cuarenta del siglo pasado, la información empírica se restringía, en su mayoría (a excepción de las frecuencias de ordenaciones cromosómicas estudiadas en dípteros), a caracteres cuantitativos continuos. La desconexión se resolvió varias décadas más tarde, principalmente gracias a Russell Lande, que amplió y utilizó la teoría genética cuantitativa para abordar problemas evolutivos.

En 1972, la aparente calma se rompió con la publicación del trabajo de Niles Eldredge y Stephen Gould sobre el "equilibrio interrumpido" o "equilibrio puntuado" (Eldredge y Gould, 1972), que constituyó todo un acontecimiento, fundamentalmente gracias a la promoción realizada por Gould (Eldredge siempre ha sido más comedido). Al principio, la teoría se centraba en el ritmo de la evolución. En lugar de un cambio gradual e imperceptible en una especie a lo largo del tiempo, Eldredge y Gould propusieron que el ritmo de la evolución era discontinuo, con grandes cambios que se producían con relativa rapidez a lo largo del tiempo evolutivo y muy poco cambio el resto del tiempo. Se ha escrito mucho sobre la supuesta controversia entre el gradualismo filético y el equilibrio puntuado, pero al final no hubo tal revolución conceptual como sostenía Gould (véase el artículo de Jordi Agustí en este número). El legado de Gould es bastante controvertido. Por un lado, su libro *Ontogeny and Phylogeny* es importante porque transformó radicalmente la forma de entender la relación entre el desarrollo individual (ontogenia) y la historia evolutiva (filogenia). Sin embargo, por otro lado, intentó ridiculizar, sin éxito, la síntesis moderna al utilizar argumentos falaces. Maynard Smith criticó abiertamente la obra de Gould por considerarla científicamente errónea, aunque reconocía su talento como escritor y señaló que "los biólogos evolutivos con los que he hablado de su obra tienden a considerarlo un hombre cuyas ideas son tan confusas que apenas merece la pena prestarle atención". Como es natural, esta apreciación no cuenta con un consenso unánime. A modo ilustrativo, pueden verse los comentarios elogiosos a su figura en el libro *Stephen Jay Gould. Reflections on His View of Life* (Allmon et al., 2009).

El interés por la relación entre desarrollo y paleontología evolutiva ha dado lugar a un enfoque más moderno dentro de la paleontología: la paleobiología (véase el artículo de Nuño de la Rosa en este número). Como ya hemos indicado, fue Gould quien retomó el tema de la heterocronía, que ya había sido tratada por de Beer en su obra *Embryos and Ancestors* (véase el artículo de Casinos en este número). Una de las contribuciones significativas de Gould se centró en la desvinculación del crecimiento, el desa-

rrollo somático y la edad del organismo en desarrollo a través del proceso evolutivo. Ello dio lugar al célebre modelo de los relojes para explicar que la evolución opera a distintas escalas temporales, mediante el cual se podían describir todas las heterocronías de de Beer. En este número, Jordi Agustí presenta una revisión exhaustiva del concepto de heterocronía, destacando la contribución de Pere Alberch al proponer una descripción cuantitativa del modelo previamente descrito de manera cualitativa. Agustí también aborda el tema de la heterocronía en la evolución humana, una de las hipótesis que pretende explicar las razones por las cuales los seres humanos presentamos características anatómicas y conductuales tan divergentes en comparación con otras especies de primates.

La relación entre la ecología y la síntesis moderna ha experimentado un desarrollo tardío y desigual a lo largo de la historia, particularmente en España (véase el artículo de Adolfo Cordero-Rivera en este número). Aunque la ecología ejerció una cierta influencia en la síntesis moderna, no se integró plenamente en ella, a pesar de que el proceso de selección natural depende de las condiciones ambientales, tanto bióticas (p. ej. competencia, predación) como abióticas (p. ej. temperatura, salinidad). Posteriormente, esta brecha se convirtió en un motivo destacado de crítica de la teoría de la evolución. Si bien la evolución no puede comprenderse sin un contexto ecológico, ni, como afirma Cordero-Rivera en su artículo, la ecología fuera de un contexto evolutivo, es posible que una de las razones por las que la ecología quedó relativamente marginada durante la síntesis moderna sea que la complejidad ecológica es más difícil de formalizar que la genética de poblaciones. Cordero-Rivera presenta un análisis exhaustivo y esclarecedor sobre la relevancia de la ecología evolutiva en España. En su estudio, se aborda una comparación de la información contenida en los libros de texto de ecología escritos por autores españoles con la de sus homólogos en otros países de habla inglesa, principalmente el Reino Unido y los Estados Unidos. Los resultados del análisis realizado concluyen que en España se presta menos atención a la ecología evolutiva y que sigue imperando una aproximación más fisicista de la ecología. Desde esta perspectiva, los ecosistemas se tratan como sistemas gobernados por flujos de energía, materia y mecanismos físico-químicos, en lugar de por relaciones biológicas o evolutivas complejas. Sin embargo, Cordero-Rivera concluye que la brecha entre España y otros países se reducirá progresivamente, con la esperanza de que este proceso se materialice en un futuro cercano.

El desarrollo de la genética y la bio-

logía molecular modernas no puede comprenderse sin hacer referencia al papel fundamental e indispensable desempeñado por las bacterias y los virus, especialmente los bacteriófagos. No obstante, la microbiología no llegó a unificarse totalmente con la síntesis moderna, aunque, como indica Smocovitis (1996), algunos profesionales como James W. Schopf y Lynn Margulis prosperaron bajo el amplio paraguas de la biología evolutiva. Aunque Margulis no puso en tela de juicio la teoría evolutiva darwiniana, sí cuestionó algunos de los supuestos fundamentales de la síntesis moderna. Como es sabido, la teoría endosimbiótica, que explica el origen de las células eucariotas al proponer que algunos de sus orgánulos se originaron a partir de bacterias que vivían de forma libre y que establecieron una relación simbiótica a largo plazo con otra célula, está asociada al nombre de Lynn Margulis (aunque algunos biólogos rusos la habían sugerido anteriormente). La evolución es mucho más que el cambio de las frecuencias alélicas en una población a lo largo de las generaciones, y la simbiosis puede considerarse una de las principales fuentes de novedad evolutiva. Pero esto no significa que las consecuencias de la endosimbiosis no se puedan incorporar conceptualmente al marco de la síntesis moderna. De hecho, uno de los requisitos que se autoimpusieron Maynard Smith y Szathmáry en *The Major Transition of Evolution* es que cada transición, incluido el origen de la célula eucariota, debe explicarse de manera coherente con una teoría general del cambio evolutivo: la teoría de la evolución por selección natural.

En su artículo, Fernando Baquero (en este número) ofrece una exhaustiva revisión de la interrelación entre microbiología y evolución en España, originada inicialmente a partir de los estudios de anatomía patológica e histología. Conviene recordar que, incluso en la época de Darwin, se ponía en duda la condición de las bacterias como organismos vivos con continuidad evolutiva (en lugar de como producto de fenómenos recurrentes de generación espontánea). Baquero nos habla de la importancia del eje ecología-bioquímica-microbiología-evolución e indica que, en sus trabajos iniciales, comprendió que las observaciones microbiológicas debían entenderse en un marco ecológico, lo que está relacionado con lo que afirma Cordero-Rivera (en este número) sobre la relación entre ecología y evolución. Cabe aclarar que existen dos aspectos relevantes que deben destacarse en relación con la evolución bacteriana. En primer lugar, es importante señalar que el proceso de adaptación de las bacterias difiere del proceso de adaptación de los animales y las plantas. En este sentido, en las bacterias la recombinación homóloga es

menos relevante, mientras que los enormes tamaños poblacionales favorecen la selección de mutaciones adaptativas, y la gran propagación en el espacio facilita la deriva génica. Por otra parte, el papel de los elementos genéticos móviles, como plásmidos o transposones, es enormemente relevante para la transferencia genética horizontal, lo que propicia que los genes de resistencia a los antibióticos se propaguen con rapidez entre bacterias filogenéticamente cercanas, pero también, aunque con menor eficacia, entre las no emparentadas. En segundo lugar, los trabajos de Richard Lenski con *E. coli* han demostrado el enorme valor de la evolución experimental para poner a prueba hipótesis evolutivas y funcionales o para evaluar la repetibilidad de las trayectorias evolutivas. Asimismo, es pertinente mencionar que Lynn Margulis fue la primera en emplear el término "holobionte" para describir la integración entre un huésped y su microbioma. Esta combinación abarca el desarrollo, el metabolismo, la fisiología y el comportamiento. En la actualidad, existe un interés significativo en comprender la dinámica de las poblaciones interrelacionadas de microorganismos y huéspedes.

Finalmente, Susanna Manrubia (en este número) señala las ventajas que ofrecen los virus para la investigación experimental de la evolución. La metáfora del "paisaje adaptativo" (*fitness landscape*), introducida por Sewall Wright en 1932, ha sido ampliamente utilizada para visualizar la evolución biológica y la especiación. Esta metáfora ha sido objeto de controversia prácticamente desde sus inicios, entre otras cosas, por la dificultad intrínseca de plasmar características importantes del proceso evolutivo debido a la elevadísima dimensionalidad del espacio genotípico, concepto este último también introducido por Wright en 1932. Manrubia nos advierte sobre la capacidad de los virus para desafiar esta metáfora simplista. También nos habla del famoso experimento en el que se utilizó la técnica de transferencia seriada con el ARN del bacteriófago $Q\beta$, realizado por Sol Spiegelman. Dicha técnica se basa en un principio ecológico muy sencillo: una población que crece exponencialmente agota rápidamente los recursos que sustentan su crecimiento. Si la población es diversa, como ocurre en el caso de la replicación del ARN del bacteriófago $Q\beta$ debido a la alta tasa de mutación, los linajes que crecen a ritmos diferentes divergen de forma exponencial y, en principio, se espera que el linaje con la tasa de crecimiento más alta acabe por imponerse. Sin embargo, esto no ocurrió en el caso de Spiegelman, ya que la selección actuaba directamente sobre las tasas de replicación y la tasa de mutación era muy elevada.

En este punto, me gustaría hacer un pequeño inciso para hablar de un aspecto que no es del todo conocido por muchos biólogos. La popular frase "supervivencia del más apto" (*survival of the fittest*) fue acuñada por Herbert Spencer para describir el mecanismo de la selección natural. Sin embargo, para que esto sea cierto, el crecimiento debe ser maltusiano (exponencial); con otras formas de crecimiento, esto no ocurre. Por ejemplo, si el crecimiento es subexponencial (más rápido que de forma lineal, pero más lento que una exponencial), el resultado es la coexistencia de múltiples linajes; si el crecimiento es hiperbólico (es decir, si se produce un crecimiento hacia una singularidad matemática ante variaciones finitas), el resultado es la supervivencia del más común. Estos dos tipos de crecimiento, subexponencial e hiperbólico, no solo son de interés matemático. Por ejemplo, la inhibición del producto es un problema habitual de los sistemas replicadores artificiales no enzimáticos que da lugar a una amplificación parabólica en lugar de exponencial. Asimismo, ciertos modelos matemáticos indican que la población mundial experimentó un crecimiento hiperbólico hasta la década de 1970.

Esto está relacionado con el artículo de Manrubia, ya que la coexistencia observada por Spiegelman no se debe a un crecimiento subexponencial, sino a que la replicación del ARN siempre fue exponencial con una alta tasa de mutación. Otro tema importante que trata Manrubia en su artículo es el concepto de cuasiespecie, relacionado con el artículo de Manfred Eigen de 1971, que es importante, aunque quizá no tan conocido por muchos biólogos (el artículo no es de fácil lectura). Las altas tasas de mutación de los virus también han dado lugar al concepto de "supervivencia del más plano" (*survival of the flattest*), concepto según el cual (en condiciones de altas tasas de mutación) los organismos con velocidades de replicación más bajas, pero más robustos (un pico de aptitud "plano" utilizando la metáfora del paisaje adaptativo), superan a los organismos que se replican más rápidamente, pero son menos robustos (un pico de aptitud abrupto y elevado). Esto pone en tela de juicio la idea de supervivencia del más apto. No obstante, la aptitud es una propiedad colectiva de la población, determinada por su tasa de crecimiento global (reflejada por un valor propio principal que tiene en cuenta tanto la reproducción individual como las interacciones entre individuos), y no por ningún individuo en particular. La definición de "el más apto" depende de cómo se mida la aptitud, lo que la convierte en un concepto sutil y dependiente del contexto. En resumen, tal y como indica Manrubia en su artículo, los virus desafían muchas de las ideas de la genética de poblaciones clási-

ca. Por fortuna, en España contamos con una importante comunidad científica que estudia la fascinante dinámica evolutiva de los virus.

Por último, deseamos expresar nuestro más sincero agradecimiento a los autores de este número especial de la revista *eVOLUCIÓN* por su inestimable contribución. Salvo algunas lagunas que esperamos desaparezcan pronto, es muy satisfactorio constatar el excelente estado de salud de la biología evolutiva en España.

Agradecimientos

Quiero expresar mi agradecimiento a Fernando Baquero, Susanna Manrubia y Laura Nuño de la Rosa por sus comentarios a una versión anterior del texto. También agradezco la financiación del proyecto de generación de conocimiento PID2024-162000NB-100 del Ministerio de Ciencia, Innovación y Universidades.

Bibliografía

Allmon, W.D., Kelley, P.H. y Ross, R.M. (eds.). 2009. *Stephen Jay Gould. Reflections on His View of Life*. Oxford Univ. Press, Oxford.

Bowler, P.J. 1983. The Eclipse of Darwinism: *Anti-Darwinian Evolution Theories in the Decades around 1900*. Johns Hopkins Univ. Press, Baltimore MD.

Buss, L.W. 1987. *The Evolution of Individuality*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.

Cain, J. 2009. Rethinking the Synthesis period in evolutionary studies. *Journal of the History of Biology*, 42: 621–648.

Dawkins, R. 2006. *The God Delusion*. Houghton Mifflin, Boston.

Dobzhansky, Th. 1937. *Genetics and the Origin of Species*. Columbia Univ. Press, New York.

Dronamraju, K. 2011. *Haldane, Mayr, and Beanbag Genetics*. Oxford Univ. Press, New York.

Eldredge, N. y Gould, S.J. 1972. Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism. En: Schopf, T.J.M. (ed.), *Models in Paleobiology*, pp. 82–115. Freeman, Cooper, San Francisco.

Gould, S.J. 2002. *The Structure of Evolutionary Theory*. The Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge.

Lacadena, J.-R. 2003. Profesor Fernando Galán Gutiérrez (1908-1999): los primeros tiempos de la Genética en España. En: Candela, M. (ed.), *Los Orígenes de la Genética en España*, pp. 267–285. Sociedad Estatal de Conmemoraciones Culturales S.A., Madrid.

Lewontin, R.C. 1970. The units of selection. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1: 1–18.

Lynch, M. 2025. Complexity myths and the misappropriation of evolutionary theory. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 122: e2425772122.

Lynch, M. y Walsh, B. 1998. *Genetics and Analysis of Quantitative Traits*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Mynard Smith, J. 1982. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Mynard Smith, J. y Szathmáry, E. 1995. *The Major Transitions in Evolution*. Oxford Univ. Press, Oxford.

Mayr, E. 1942. *Systematics and the Origin of Species*. Columbia Univ. Press, New York.

Mayr, E. 1993. What was the evolutionary synthesis? *Trends in Ecology and Evolution*, 8: 31–34.

Mayr, E. y Provine, W.B. 1980, 1998. *The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology*. Harvard Univ. Press, Cambridge.

Nagai, H. y Feng, X. 2026. Genetic and epigenetic mechanisms underlying male reproductive thermotolerance. *Current Opinion in Plant Biology*, 91: 102881.

Papale, F. 2025. The unit of selection and the theory of evolution by natural selection without lineage formation. *Biological Theory*, 20: 267–278.

Pigliucci, M. y Müller, G.B. 2010. Evolution: *The Extended Synthesis*. The MIT Press, Cambridge, Massachusetts.

Pinar, S. y Ayala, F.J.. 2003. Antonio de Zulueta y los orígenes de la Genética en España. En: Candela, M. (ed.), *Los Orígenes de la Genética en España*, pp. 165–201. Sociedad Estatal de Conmemoraciones Culturales S.A., Madrid.

Simpson, G.G. 1944. *Tempo and Mode in Evolution*. Columbia Univ. Press, New York.

Smocovitis, V.B. 1996. Unifying Biology: *The Evolutionary Synthesis and Evolutionary Biology*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.

Stebbins, G.L. 1950. *Variation and Evolution in Plants*. Columbia Univ. Press, New York.

Wake, D.B. 2015. Homoplasy, a moving target. En: Love, A.C. (ed.), *Conceptual Change in Biology. Scientific and Philosophical Perspectives on Evolution and Development*, pp. 111–127. Springer, Dordrecht.

Walsh, B. y Lynch, M. 2018. *Evolution and Selection of Quantitative Traits*. Sinauer Associates, New York.

Zou, Y. 2018. Gavin de Beer (1899-1972). En: Nuño de la Rosa, N. y Müller, G.B. (eds.), *Evolutionary Developmental Biology*, pp. 289–297. Springer, Cham.

Boletín de la SESBE
Vol. 20(1) Octubre 2026

La creación de la SESBE: seis años de trabajo y una pasión compartida

Manuel Soler, Departamento de Zoología. Facultad de Ciencias. Universidad de Granada. 18071 Granada. msoler@ugr.es

Introducción

En la página web de la SESBE, junto al nombre de la sociedad, aparece una frase: *"Impulsamos la investigación en evolución desde el 2003"*. Si entramos en el apartado *"Conócenos"* y, dentro de él, en *"Nuestra Historia"*, encontramos más detalles: *"En el mes de octubre de 2003 comenzamos a trabajar en un proyecto ilusionante: crear la Sociedad Española de Biología Evolutiva"*.

Pero… ¿en qué consistió ese trabajo? ¿Cómo se gestó la SESBE? Responder a estas y otras preguntas relacionadas con el origen y la creación de nuestra sociedad es el objetivo de este artículo. El momento no puede ser más oportuno: se acaban de cumplir 20 años del Congreso Fundacional, celebrado en Granada durante los días 22 y 23 de septiembre de 2005.

El recorrido lo haremos paso a paso, en orden cronológico: primero, se presentará un resumen muy breve sobre los inicios de la biología evolutiva en España para, a continuación, pasar a ocuparnos de la creación de la SESBE. Comenzaremos por cómo surgió la idea; después, los pasos previos al Congreso Fundacional; y, por último, los primeros cuatro años de vida

"En el mes de octubre de 2003 comenzamos a trabajar en un proyecto ilusionante: crear la Sociedad Española de Biología Evolutiva."

de la sociedad, en los que se iniciaron y consolidaron muchos de sus objetivos. Esta narración se cerrará en 2009, cuando el domicilio social dejó de estar en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Granada para trasladarse al Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología Evolutiva, en Valencia.

Inicios de la Biología Evolutiva en España

Durante las décadas de 1940 y 1950, las referencias a la teoría evolutiva en medios académicos españoles eran prácticamente inexistentes. Las pocas que aparecían lo hacían para criticarla o restarle relevancia, mientras se defendía el creacionismo. Esta polémica fue especialmente frecuente en los medios de comunicación, donde el evolucionismo solía presentarse como un problema (Carrascosa-Santiago y Martín-Albaladejo, 2017). De hecho, la primera obra académico-científica publicada en España sobre la evolución llevaba por título *Número extraordinario dedicado al problema de la evolución biológica* y apareció en 1951 en el número 66 de la revista *Arbor*, del Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC, Madrid). Todos los artículos de ese número fueron escritos por científicos creyentes y tenían un enfoque explícitamente finalista (Carrascosa-Santiago y Martín-Albaladejo, 2017).

Otros dos eventos intelectuales destacables relacionados con la evolución fueron, en primer lugar, *El coloquio sobre la evolución biológica*, celebrado en 1959 bajo el patrocinio del CSIC y de la Universidad Complutense de Madrid; y, en segundo lugar, *El evolucionismo*, que fue el tema de las II Conversaciones de Intelectuales de Poblet, organizadas en 1960 por la Asociación Menéndez Pelayo.

Poco después se publicó en España el primer libro con un enfoque claramente evolutivo: *El origen de la vida y del hombre* (Haas, 1963), la edición española de una obra alemana dirigida por el jesuita Adolf Haas. Tres años más tarde, la misma editorial (Biblioteca de Autores Cristianos) editó *La evolución* (Crusafont *et al*., 1966; Fig. 1), que se puede considerar el primer hito importante en el establecimiento de la biología evolutiva en España por dos razones principales. En primer lugar, por su enorme importancia en la divulgación de la evolución en nuestro país, gracias a su enfoque multidisciplinar (29 capítulos escritos por 26 autores), y a que presentaba la evolución como un hecho de "vigencia absoluta". En segundo lugar, porque por primera vez se incorporaban como aceptados los nuevos descubrimientos genéticos y ecológicos que respaldaban la teoría evolutiva (los paleontológicos ya lo habían sido con anterioridad) (Florensa, 2017).

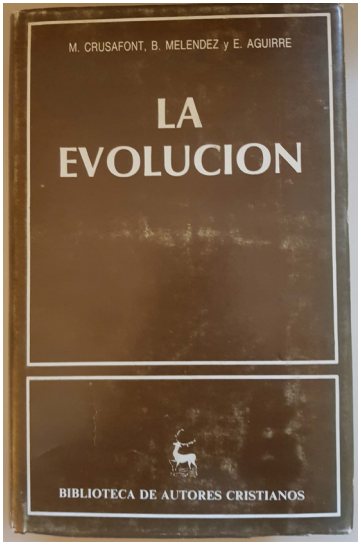


Figura 1: Portada del libro *La evolución*, editado por Miguel Crusafont, Bermudo Meléndez y Emiliano Aguirre y publicado en 1966 por la editorial Biblioteca de Autores Cristianos; probablemente, el primer hito importante en el establecimiento de la biología evolutiva en España.

Por último, otro evento que merece la pena ser destacado son los "Seminarios de Genética de Poblaciones y Evolución" que se iniciaron en 1979 promovidos por el profesor Antonio Fontdevila y que han continuado celebrándose hasta la actualidad (el último, el XXIV, tuvo lugar en enero de 2025 en Mazagón, Huelva). En ellos siempre se prestó especial atención a las ideas novedosas sobre temas evolutivos y, con frecuencia, se invitaba a biólogos evolutivos de gran prestigio, tanto nacionales como extranjeros.

Sin embargo, a pesar de la relevancia, principalmente de los dos últimos eventos, no tuvieron un impacto real en la implantación de la biología evolutiva en España (con la excepción de la genética). A finales del siglo XX, el papel de la evolución en los planes de estudio de biología, tanto en la enseñanza media (Castro-Nogueira, 2007) como en la universitaria (Serrano, 2007), seguía siendo bastante escaso. Además, no se había publicado ningún otro libro sobre el tema ni se habían traducido los manuales clásicos existentes en inglés, como *Evolutionary Biology* de Douglas J. Futuyma, ya disponible en varios idiomas (Soler, 2002).

Aun así, aunque la mayoría de los estudios biológicos realizados en España mantenían un enfoque descriptivo como consecuencia de la falta de una base evolutiva que facilitara el planteamiento y la comprobación de hipótesis adaptativas, hacia finales de los años ochenta y, sobre todo, durante los noventa, sí que existían numerosos grupos de investigación españoles que publicaban trabajos sobre distintas ramas de la biología evolutiva (paleontología, genética, antropología, biología molecular, ecología, etología) en las mejores revistas científicas internacionales.

¿Cómo surgió la idea de crear la Sociedad Española de Biología Evolutiva?

A finales de los años 90, un tema recurrente en mis conversaciones con mis amigos y colegas científicos (en su mayoría etólogos y ecólogos evolutivos) era lo mucho que podría mejorar la calidad de la investigación biológica que se hacía en España si la teoría evolutiva tuviera la difusión que merecía, tanto en libros como impartiéndose como asignatura en las universidades españolas.

Esta preocupación me llevó, en el VIII Congreso Nacional y V Iberoamericano de Etología celebrado en Granada, a embarcarme en la edición de un libro de biología evolutiva en español, con la idea de distribuirlo a bajo precio directamente por las universidades. ¡Y se consiguió! En 2002 se publicó "*Evolución: la base de la Biología*", con 35 capítulos que fueron escritos, de manera totalmente altruista, por autores españoles que estaban llevando a cabo investigación de calidad en diferentes áreas de la biología evolutiva. Fue todo un éxito: se hicieron varias reimpresiones y se vendieron más de 2000 ejemplares a precio de coste entre profesores y alumnos de las universidades españolas en las que pude localizar un profesor dispuesto a distribuirlo. Gracias a que fui editor y distribuidor, no había problemas de copyright y, después de pedir permiso a los autores, los capítulos se subieron a la web de la SESBE, en el apartado "*Publicaciones*" donde siguen disponibles para socios y cualquier persona interesada.

"...salí de aquel congreso con la decisión de comenzar a trabajar en la creación de esa sociedad que todos considerábamos necesaria."

Durante la preparación del libro tuve la oportunidad de conocer profesores e investigadores de distintas áreas y comprobé que compartían la opinión de mis compañeros etólogos y ecólogos: la evolución se podía considerar la gran olvidada de la biología española, y favorecer su difusión podría mejorar enormemente la calidad de la investigación y la docencia de la biología en España. Evidentemente, la mejor manera de promover su difusión era crear una sociedad española de biología evolutiva.

En el siguiente congreso de la Sociedad Española de Etología, el de 2002, que tuvo lugar en Madrid, el tema volvió a surgir. Ante la propuesta de crear una sociedad de biología evolutiva, en vista de que la persona que yo proponía para liderar el proyecto (Juan Moreno, autor

del primer libro de la colección SESBE) no aceptaba el encargo, esta vez no me mostré tan reacio como otras anteriores. El apoyo y las promesas de colaboración me convencieron: salí de aquel congreso con la decisión de comenzar a trabajar en la creación de esa sociedad que todos considerábamos necesaria.

El inicio: puesto base en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Granada

Al reflexionar sobre cómo arrancar, tuve claras dos ideas:

Primera, la nueva sociedad debía construirse con profesionales de distintas ramas de la biología evolutiva, no solo con mis compañeros etólogos y ecólogos.

Segunda, necesitaba conseguir la colaboración de personas que, no solo estuvieran dispuestas a, sino también disponibles para, trabajar en las tareas que fueran surgiendo día a día.

Por ello decidí crear un equipo de trabajo formado por seis profesores de mi facultad, la de Ciencias de la Universidad de Granada (Fig. 2), que además figuraría como domicilio de la sociedad a efectos legales.



Figura 2: Facultad de Ciencias de la Universidad de Granada, primera sede de la Sociedad Española de Biología Evolutiva. *Foto: Manuel Soler.*

El primer paso fue hablar con mi compañero Juan Pedro Martínez Camacho, del área de genética, con quien ya había hablado del tema en varias ocasiones y sabía que compartía mi entusiasmo por la creación de una Sociedad Española de Biología Evolutiva. Juntos pensamos en otros cuatro profesores que fueran idóneos para colaborar en el proceso: otro profesor senior, Juan Carlos Braga Alarcón (paleontología), y tres jóvenes: Francisco Perfectti Álvarez (genética), José María Gómez Reyes (ecología) y Julio Aguirre

Rodríguez (paleontología). Así nació la primera Junta Directiva (Fig. 3): los tres seniors en los cargos de presidente, vicepresidente y secretario-tesorero, y los tres jóvenes como vocales. Poco después, para dar un carácter más "nacional" a la sociedad, invitamos a tres científicos de reconocido prestigio de distintas regiones: Andrés Moya Simarro (genética), José Luis Sanz García (paleontología) y Montserrat Gomendio Kindelán (ecología). Con ellos la junta quedó ampliada y mejor representada.



Figura 3: Los seis miembros de la Junta Directiva Pre-fundacional que se encargaron de todas las tareas necesarias para conseguir la legalización de la SESBE con su inscripción en el Registro Nacional de Asociaciones. (A) Juan Pedro Martínez Camacho, (B) Manuel Soler Cruz, (C) Juan Carlos Braga Alarcón, (D) Julio Aguirre Rodríguez, (E) Francisco Perfectti Álvarez, (F) José María Gómez Reyes.

Boletín de la SESBE
Vol. 20(1) Octubre 2026

Los miembros de la Universidad de Granada comenzamos el trabajo: redactamos unos estatutos y fuimos preparando los documentos necesarios para conseguir la legalización. El principal, además de los estatutos, era el Acta Fundacional. Para ganar tiempo, esta primera acta fue firmada solo por la primera Junta Directiva. Pero, una vez que la sociedad fue inscrita en el Registro Nacional de Asociaciones (17 de noviembre de 2004), organizamos la preparación de una nueva Acta Fundacional más representativa. Para ello invitamos a 38 prestigiosos profesionales; todos ellos aceptaron la invitación con entusiasmo, y junto con los tres miembros senior de la Junta Directiva fuimos los firmantes de esta Acta Fundacional. Conseguir que todas esas personas distribuidas por la amplia geografía española firmaran el acta fue una auténtica odisea. En aquel entonces no existía la firma electrónica, por lo que cada firmante debía enviar el documento por mensajeros a la siguiente persona, siguiendo un orden preestablecido y coordinándose previamente por teléfono o correo electrónico. La lista completa de firmantes puede consultarse en la web de la SESBE, en el apartado *"Nuestra Historia"*.

Comenzando a funcionar

Uno de los primeros pasos fue intentar registrar un dominio web con las siglas de nuestra sociedad (SEBE), pero… no estaba disponible. Tuvimos que conformarnos con SESBE, que es el que seguimos utilizando en la actualidad. Al principio, supuso una pequeña decepción, aunque pronto nos acostumbramos e incluso llegamos a pensar que sonaba mejor que la primera opción.

A finales de 2004 ya disponíamos de cuenta bancaria, correo electrónico y página web. Era el momento de captar socios. Este paso era crucial: para lograr crear una sociedad plural y diversa había que conseguir que los boletines de inscripción llegaran a todas las áreas relacionadas con la biología evolutiva, lo cual no era sencillo. Algunos colectivos eran especialmente difíciles de alcanzar.

Diseñamos entonces una estrategia basada en el prestigio que supone ser "socio fundador" (los inscritos antes del Congreso Fundacional). Lo que hicimos fue abrir un primer plazo de inscripción

"Los miembros de la Universidad de Granada comenzamos el trabajo: redactamos unos estatutos y fuimos preparando los documentos necesarios para conseguir la legalización."

"De esta forma conseguimos que las personalidades más relevantes e influyentes de la biología evolutiva en España fueran socios fundadores."

exclusivo para "socios invitados". Pedimos a los firmantes del Acta Fundacional que difundieran la invitación entre personas y grupos de investigación relevantes en el ámbito de la biología evolutiva, y que a su vez animaran a sus colegas a inscribirse cuando se hiciera pública la convocatoria general. De esta forma conseguimos que las personalidades más relevantes e influyentes de la biología evolutiva en España fueran socios fundadores y que, además, ayudaran a difundir la nueva sociedad entre sus colegas. El día 1 de marzo de 2005 se abrió el plazo y en solo seis meses ya teníamos 230 inscripciones. Todos ellos quedaron registrados como socios fundadores.

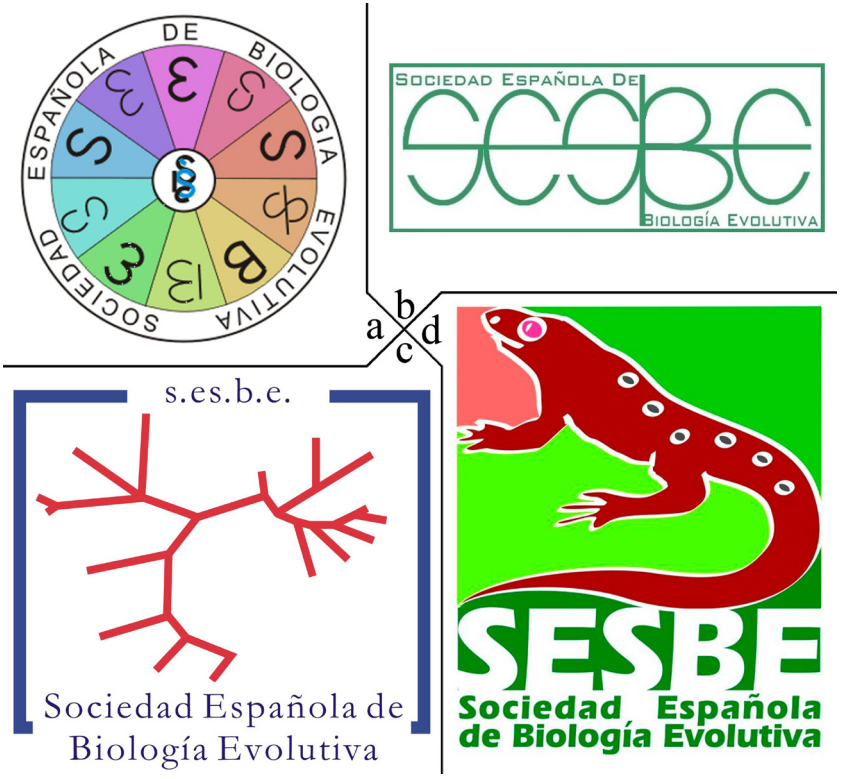


Figura 4: Una muestra de cuatro de los logotipos no seleccionados que se presentaron al concurso convocado por la Junta Directiva. Los autores de cada uno de ellos son: (a) Eugenia Montiel, (b) David Chanzá, (c) Francisco Perfectti, (d) Miguel Ángel Toro.

También necesitábamos un logotipo. Para conseguirlo, en abril de 2005 convocamos un concurso entre los socios ofreciendo un premio simbólico de 100€. Recibimos más de una docena de propuestas. El diseño ganador, que sigue siendo nuestro logo en la actualidad, fue enviado por Miguel Ángel Toro Ibáñez, uno de los firmantes del Acta Fundacional. En la Figura 4 se muestran cuatro de las propuestas que no fueron seleccionadas junto con el nombre de sus autores.

¿Cómo se gestionó la lista de socios fundadores?

Las sociedades científicas suelen tener una lista de socios fundadores y no hay unas normas concretas sobre cómo organizarla. Lo habitual es colocar primero a la Junta Directiva según su cargo, y después el resto por orden alfabético. En nuestro caso, decidimos no dar prioridad a los miembros de la Junta Directiva: los 41 firmantes del Acta Fundacional más los tres vocales de la Junta Directiva ocuparon los primeros 44 puestos, pero ordenados por fecha de nacimiento. El resto de los socios fundadores se fueron añadiendo por orden de inscripción. Aunque ya éramos socios de hecho, los 44 primeros socios también pagamos la misma cuota que los demás inscritos.

El Congreso Fundacional

Una de las principales tareas de la Junta Directiva desde finales de 2004 fue la organización del Congreso Fundacional. Nuestro compromiso inicial era llegar hasta ese evento y, allí, ceder el testigo a otro equipo de personas que continuaran con la labor.

El congreso se celebró los días 22 y 23 de septiembre de 2005 (Fig. 5) y estuvo dedicado a analizar el estado de la biología evolutiva en España. El programa incluía una conferencia inaugural y 17 conferencias invitadas de una hora (incluyendo tiempo para debate). En cada una, el ponente valoraba el papel de la teoría evolutiva en su área, tanto desde el punto de vista docente como desde el de la investigación.

La conclusión fue clara: España sufría un retraso considerable en la aplicación del enfoque evolutivo en casi todas las disciplinas. El único motivo que apuntaba al optimismo fue que, precisamente allí, estaba naciendo la Sociedad Española de Biología Evolutiva, destinada a mejorar esa situación.

Tras el almuerzo del segundo día tuvo lugar la Asamblea General de la sociedad, que se celebró en el Salón de Grados de la Facultad de Ciencias. Duró tres horas

y media, divididas en dos sesiones y se abordaron numerosos temas relacionados con la organización y el futuro de la sociedad. Me referiré solo a los tres que considero más importantes.

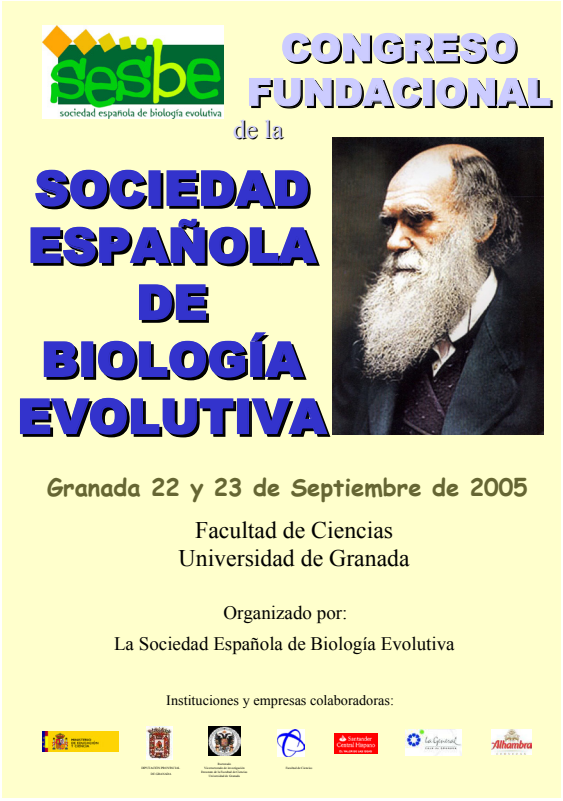


Figura 5: Poster del Congreso Fundacional de la Sociedad Española de Biología Evolutiva.

Siguientes congresos. En el acta se especifica: *"… el modelo tradicional de congreso científico quedó prácticamente descartado"*. Se sugería seguir un formato similar al del Congreso Fundacional, con predominio de conferencias invitadas sobre temas que favorezcan cumplir con el principal objetivo de la SESBE: promocionar y difundir la biología evolutiva. Sin embargo, esta idea no prosperó, lo cual es comprensible, principalmente, por el hecho de que a los asistentes, para poder cobrar sus gastos con cargo a sus proyectos, no les basta con el certificado de asistencia: necesitan justificar que han contribuido con la presentación de alguna comunicación, oral o póster, por lo que pronto, nuestro congreso ya seguía el modelo tradicional.

Revista de la sociedad. Se debatió largo y tendido sobre el tipo de revista más adecuado para la sociedad, y al final se decidió apostar por una revista digital de divulgación de calidad, descartando la opción de una revista científica. Esta decisión sí se ha cumplido.

Nueva Junta Directiva. Era el punto más importante de esa Asamblea General: elegir un nuevo equipo que sustituyera al nuestro una vez alcanzado el objetivo de fundar la sociedad.

El relevo de la Junta Directiva: cuatro años más en Granada

A principios de septiembre de 2005, a pocas semanas del congreso, me asaltaron dudas sobre la renovación de la Junta. El equipo de granadinos que nos habíamos encargado de todo el trabajo de papeleo para la legalización de la sociedad y la organización del Congreso Fundacional no habíamos cambiado de idea: seguíamos pensando dejar nuestros cargos. Pero… ¿quién se ofrecería para seguir tirando del carro? Es más, ¿se ofrecería alguien? Preocupado, decidí tomar la iniciativa y hablar con la persona que más se había interesado e involucrado en la creación de la sociedad: Andrés Moya. Le propuse que se presentara al cargo de presidente, con nuestro apoyo. Declinó la sugerencia debido a que en esa época era director del Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología Evolutiva y las responsabilidades de ese cargo necesitaban de todo su tiempo. Yo había utilizado como argumento para el ofrecimiento el elevado compromiso con la sociedad que él había demostrado hasta ese momento, y él utilizó el mismo argumento para hacerme una contraoferta: que él se presentaría de vicepresidente y que yo siguiera de presidente hasta que terminara su etapa como director del instituto (máximo cuatro años). Después, se presentaría él. No podía negarme y acepté la propuesta. Se renovaron entonces el resto de los cargos de la Junta Directiva: Julio Sanjuan entró como secretario, José Serrano como tesorero y se incorporaron seis nuevos vocales. Al continuar yo como presidente, la sede de la sociedad permaneció en la Universidad de Granada.

Cuatro años de consolidación, fin de un ciclo y cambio de sede

Tras el Congreso Fundacional, la nueva Junta Directiva se puso a trabajar para poner en marcha las propuestas que se habían aprobado en el congreso y cumplir el principal objetivo recogido en los estatutos: promover y difundir la biología evolutiva en España. Durante los siguientes cuatro años que continué como presidente con esta nueva junta se lograron numerosos avances; a continuación, se detallan algunos de los más significativos.

Se inició la publicación de la serie de libros de la SESBE. Por un lado, se buscaba ofrecer información científica de calidad en español sobre temas diversos de biología evolutiva; por otro, devolver a los socios una prestación a cambio de sus cuotas, ya que cada uno recibiría un ejemplar gratuito de cada libro.

Al enterarnos de que se estaba diseñando un nuevo plan de estudios, enviamos

una carta al Secretario de Estado de Universidades e Investigación y a la Secretaria General del Consejo de Coordinación Universitaria. En ella defendíamos la necesidad de un papel más relevante para la teoría evolutiva y ofrecíamos nuestra colaboración para lo que estimaran necesario.

Se comenzó también a trabajar en la publicación de la revista digital *eVOLUCIÓN*, cuyo nombre fue elegido democráticamente mediante votación entre los socios. Gracias al excelente trabajo de José Martín y Pilar López, que aceptaron ser editores de manera desinteresada, la revista comenzó a funcionar con regularidad.

Como se acordó en el Congreso Fundacional, se fueron publicando sucesivos documentos sobre el papel de la teoría evolutiva en diversas ciencias, encargados a expertos en cada área.

Uno de los objetivos más importantes de la sociedad, desde el inicio, fue crear una página web que sirviera de apoyo a todos los profesionales que necesitaran preparar clases o conferencias sobre la teoría evolutiva. Cuando ya había un equipo trabajando en este tema, se encontró una web magnífica que tenía por título *Understanding Evolution for Teachers* (Universidad de California). Su diseño era sencillo, la navegación intuitiva, contenido claro y con unas ilustraciones magníficas. Lo que hicimos fue llegar a un acuerdo para traducirla al español. Se solicitó una subvención al Ministerio de Educación, la concedieron y el trabajo de traducción fue llevado a cabo por Cristina Fernández.

En 2009, año del bicentenario del nacimiento de Charles Darwin y del 150 aniversario de la publicación de *El origen de las especies*, se organizaron múltiples actos y se publicaron numerosos documentos a los que hubo que reaccionar desde la SESBE. Por ejemplo, en España se produjo una ola de conferencias y escritos en contra de la teoría evolutiva y a favor del "diseño inteligente" (la versión moderna del anticuado "creacionismo"), a la que la SESBE respondió con contundencia siempre que teníamos noticia de estos actos (solo en Granada hubo dos ciclos de conferencias). También se publicó un artículo en *El País* explicando las contundentes evidencias científicas que respaldan la teoría evolutiva y ponen de manifiesto que el "diseño inteligente" solo es un artificio retórico sin ninguna base científica.

Simultáneamente, en Estados Unidos, se produjo una movilización muy activa intentando que se incluyera el "diseño inteligente" como materia de estudio en la enseñanza secundaria. Esta intentona

tuvo repercusión en los medios de comunicación españoles y, desde nuestra sociedad, publicamos un comunicado de prensa rechazando esta postura y destacando las numerosas pruebas científicas existentes en contra.

Durante 2009, bautizado como el año Darwin por los motivos ya mencionados, se presentó una propuesta a los cursos de verano de la Universidad Internacional Menéndez Pelayo: *Darwin y su teoría de la evolución por selección natural: su influencia en las ciencias y en el avance científico*. No fue seleccionada, pero sí se impartió un curso en el Parque de las Ciencias de Granada titulado *Darwin y la selección natural* con cinco conferencias y tres actividades complementarias. La conferencia inaugural tuvo lugar el 12 de febrero, justo el día en el que se conmemoraba el bicentenario del nacimiento de Darwin.

A finales de 2009 (entre el 29 de noviembre y el 2 de diciembre) se celebró el II Congreso de la SESBE en Valencia. En la Asamblea General se eligieron nuevos cargos de la Junta Directiva y, como teníamos acordado, se presentó Andrés Moya como nuevo presidente de la sociedad. Al salir elegido se produjo el traslado de la sede al Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología Evolutiva. Con esto podía dar por finalizada mi labor.

Quiero destacar que fueron seis años de intenso trabajo que tuve que compaginar con mis clases y mis proyectos de investigación. Los dos primeros, con la colaboración de mis compañeros de la junta de Granada, y los cuatro siguientes con la nueva junta que fue elegida en la Asamblea General del Congreso Fundacional. Deseo dejar constancia de mi enorme agradecimiento a todas estas personas, pues sin su colaboración y trabajo no se habría conseguido nada. Fue una época en la que nuestra idea era que lo aportado por los socios con sus cuotas tenía que ser devuelto a los socios íntegramente. Todo el trabajo lo hacíamos nosotros, los editores de la revista se encargaban hasta de la maquetación, el tesorero llevaba la contabilidad, etc. A veces, el trabajo se hacía muy pesado, pero en general fue muy gratificante, pues los objetivos se iban alcanzando paso a paso.

"A veces, el trabajo se hacía muy pesado, pero en general fue muy gratificante, pues los objetivos se iban alcanzando paso a paso."

Durante los 16 años siguientes, bajo las presidencias de Andrés Moya y Toni Ga-

baldón, la SESBE ha continuado avanzando y mejorando. Ver su estado actual me llena de satisfacción y me hace sentir que la creación de la sociedad es uno de mis logros más importantes, del que me siento muy orgulloso.

Referencias bibliográficas

Carrascosa-Santiago, A. V. y Martín-Albaladejo, C. 2017. Tras las huellas de *La Evolución* (1966) en la revista *Arbor*. *eVOLUCIÓN*, 12: 13–20.

Castro-Nogueira, L. 2007. Docencia y evolución: la biología evolutiva en la enseñanza secundaria. *eVOLUCIÓN*, 2: 63–66.

Crusafont, M., Meléndez, B., y Aguirre, E. (eds.) 1966. *La Evolución*. Biblioteca de Autores Cristianos, Madrid.

Florensa, C. 2017. Contexto histórico, político y cultural de la gestación del libro *La Evolución*. *eVOLUCIÓN*, 12: 5–12.

Haas, A. 1963. *El Origen de la Vida y del Hombre*. Biblioteca de Autores Cristianos, Madrid.

Serrano, J. 2007. Algunas consideraciones sobre la influencia de la Teoría de la Evolución en la zoología española. *eVOLUCIÓN,* 2: 67–72.

Soler, M. (ed.) 2002. *Evolución, la Base de la Biología*. Proyecto Sur, Granada.

Boletín de la SESBE
Vol. 20(1) Octubre 2026

El pensamiento evolutivo en España: génesis y desarrollo desde la década de 1960

Andrés Moya

1. *Instituto de Biología Integrativa de Sistemas (I2Sysbio), Universitat de València y CSIC*
2. *Fundación para el Fomento de la Investigación Sanitaria y Biomédica de la Comunidad Valenciana (FISABIO)*
3. *CIBER en Epidemiología y Salud Pública (CIBEResp)*

Resumen

La ciencia no se limita a la producción de conocimiento, sino que también genera ideas y categorías conceptuales que pueden contribuir a la reflexión sobre las grandes cuestiones relativas al origen y el sentido de la realidad o de la existencia, en lo que podríamos denominar pensamiento científico, entrando en la arena del debate con otras formas de pensamiento. Entre las formas de pensamiento derivadas de la ciencia destaca el pensamiento evolutivo, entendido como una manera de interpretar el mundo como un sistema dinámico y cambiante en el que conceptos como evolución, selección, adaptación, competencia o cooperación permiten explicar procesos de transformación en distintos niveles de organización, desde los sistemas biológicos hasta las instituciones humanas.

En este artículo examino el surgimiento y desarrollo reciente del pensamiento evolutivo en España. En primer lugar, propongo una delimitación conceptual entre la difusión de la teoría de la evolución biológica y el pensamiento evolutivo propiamente dicho, entendido como el uso reflexivo de las ideas sugeridas por la biología evolutiva más allá de su ámbito estrictamente científico. A continuación, identifico un momento transicional en las décadas de 1960 y 1970 cuando, tras décadas de limitaciones ideológicas en el contexto de la posguerra española, comienzan a darse las condiciones intelectuales e institucionales para el desarrollo abierto de la investigación y la reflexión evolutiva.

Se analizan algunos de los principales antecedentes de este proceso, destacando el papel de científicos y pensadores vinculados a diversas disciplinas —como la paleontología, la genética, la ecología o la filosofía— y, en particular, la relevancia de la obra colectiva *La evolución* (1974), editada por Crusafont, Meléndez y Aguirre, como punto de convergencia de distintas tradiciones científicas y perspectivas intelectuales. Finalmente, se señalan algunas figuras y corrientes posteriores que, a partir de la década de 1980, han consolidado una segunda generación de pensadores evolucionistas en España.

Pensamiento científico y pensamiento evolutivo

Creo, sin temor a equivocarme, que los individuos de la especie humana, desde sus orígenes, se formulan cuestiones trascendentales en algún momento de la vida que, cuanto menos, causan perplejidad. Esas cuestiones, en buena medida, tienen que ver con lo que denomino el asunto de los orígenes. Destaco tres, aunque hay más: el origen del Universo, el origen de la vida y el origen de nuestra propia especie. Mitos, cosmogonías, sistemas teológicos y filosóficos se han creado a lo largo de nuestra historia (uso el término historia en sentido amplio, el de toda la historia de nuestra especie desde su origen), en diferentes culturas y civilizaciones, encaminados buena parte de las veces a dar sentido y coherencia a nuestra existencia individual y colectiva, así como al Cosmos en su totalidad. Tampoco voy a negar, sobre todo en el Occidente más reciente que, para no dejar dudas sobre lo que entiendo por reciente, indicaría que ya se da en algunos pensadores griegos la formulación de sistemas de pensamiento que abogan por la falta de sentido de nosotros y el Cosmos. ¿Qué puede decir la ciencia al respecto? Muchos científicos sostendrán que poco o nada puede decir la ciencia sobre las grandes cuestiones, porque no es cometido suyo dedicarse a reflexionar

"En otro lugar he sostenido y defendido que se puede pensar desde la ciencia, pero no bajo el paraguas del dogmatismo científico orientado a destruir esos otros sistemas no científicos, sino más bien a entrar en el debate con ellos en la arena donde se reflexiona sobre las grandes cuestiones existenciales (Moya, 2010)."

sobre ellas ni, mucho menos, a crear sistemas de pensamiento. Dirían, más bien, que lo propio de la ciencia es desbaratar, echar por tierra, desmontar, a partir de la racionalidad científica, tales mitos, cosmogonías o sistemas. Pero lo cierto es que el cuestionamiento fundamental al que acabo de hacer referencia está presente en cada uno de nosotros, lo queramos o no, científicos incluidos. Podemos intentar obviarlo, dejarlo a un lado, pero es algo que se resiste a ser apartado de nuestra mente. En otro lugar he sostenido y defendido que se puede pensar desde la ciencia, pero no bajo el paraguas del dogmatismo científico orientado a destruir esos otros sistemas no científicos, sino más bien a entrar en el debate con ellos en la arena donde se reflexiona sobre las grandes cuestiones existenciales (Moya, 2010). Porque la ciencia, clásicamente, ha estado ajena a esos debates, no solo porque los científicos han considerado que no era terreno propio para ellos, sino porque los pensadores de otros ámbitos venían a decir que la ciencia poco o nada tiene que decir al respecto. Aunque no debemos confundir, como afirmaba Jacques Monod, entre las ideas sugeridas por la ciencia y la ciencia misma, guardada la cautela necesaria, podemos desarrollar las sugerencias de la ciencia en relación con los grandes asuntos, en pie de igualdad con otras formas de pensamiento. Lo mismo afirmaba Haldane, al sostener que la especulación en ciencia —yo lo asimilo a las ideas sugeridas por la ciencia de Monod— es importante porque podría ser un buen contrapunto a los sistemas metafísicos que, de no estar la ciencia y sus reflexiones por medio, podrían ser tomados como obvios o de sentido común. La ciencia siempre está en construcción del edificio del conocimiento de la realidad y las teorías y los hallazgos, por muy afianzados que pudieran estar, siempre son objeto de renovación o de reconsideración. Es por ello que, en líneas generales, la ciencia, en sí, no puede considerarse un sistema metafísico panexplicativo definitivo; ese sistema puede cambiar y es desde esa perspectiva que ella se puede convertir en un acicate contra aquellos otros sistemas que, como decía Haldane, pudie-

ran ser tomados por obvios o de sentido común (Moya, 2019). Ese pensar desde la ciencia es a lo que denomino pensamiento científico que, vuelvo a indicarlo, no es un pensamiento dogmático y excluyente, aunque pueda ser crítico con otros tipos de pensamiento con los que pudiera debatir. El pensamiento científico, pues, es la forma de reflexión que surge a partir del conocimiento producido por la ciencia y de las ideas sugeridas por ella. No constituye un sistema metafísico cerrado ni dogmático, sino una manera de interpretar la realidad basada en conceptos, teorías y evidencias científicas, abierta a revisión y en diálogo crítico con otras formas de pensamiento acerca de las grandes cuestiones de la existencia.

Y llegados hasta aquí, tenemos ahora la cuestión del pensamiento evolutivo. Obvio decir que el pensamiento evolutivo es pensamiento científico. Pero: ¿cuál es su naturaleza? Haré algunas observaciones para precisar en qué consiste. Empecemos con Darwin. Buena parte de su obra está plagada de reflexiones que van más allá de lo que es la ciencia estricta que estudia la evolución biológica y la teoría que explica el origen de las especies. En Darwin culminan y, a partir de él, se desarrollan un conjunto de conceptos o categorías que van más allá de su aplicación al estudio de los seres vivos. El primero de ellos es el propio término "evolución". Desde hace tiempo, el término está a la orden del día en muchos ámbitos, incluidas disciplinas como la física, la química, las matemáticas o las humanidades. La palabra "evolución" ha pasado a formar parte del glosario de términos utilizados en muchas esferas del conocimiento y de la vida cotidiana. Hablaba anteriormente de las grandes cuestiones que nos surgían cuando pensábamos en el origen del Universo, la vida o la especie humana. Pues bien, una palabra que aglutina los tres orígenes es "evolución", la evolución de los mismos. ¿Qué otros términos o categorías entran en este pensamiento? Los propios de la teoría de la evolución, por ejemplo: "selección", "adaptación" o "mutación". Pero hay más, vinculados a otras ciencias relacionadas con la evolución biológica como la genética ("genes", "genotipo", "fenotipo", "microbioma"), la ecología ("nicho", "ambiente", "competencia", "ecosistema"), el desarrollo ("constricción", "restricción", "epigenética", "ontogenia"), la paleontología ("extinción", "radiación", "filogenia", "tendencia"), por citar algunas de las ciencias fundamentales que estudian la evolución biológica. Todo este arsenal de términos, y muchos más que, a buen seguro, pueden venirle al lector leyendo esto, como digo, han pasado o ido más allá de su más estricta aplicación en sus respectivos campos científicos, para pasar a formar parte de la jerga "metafórica" de muchos pensado-

res y otras personas a la hora de explicar, interpretar, justificar, dar sentido, o no, a nuestra existencia y el mundo. El pensamiento evolutivo es, entonces, una forma particular de pensamiento científico que interpreta el mundo como un sistema dinámico y cambiante, en el que los procesos de transformación se explican mediante conceptos derivados de la biología evolutiva, tales como "evolución", "variación", "selección", "adaptación", "cooperación" y muchos otros, aplicados tanto al estudio de los sistemas biológicos como a la comprensión de fenómenos naturales, culturales, sociales, así como de cuestiones existenciales.

"El pensamiento evolutivo es, entonces, una forma particular de pensamiento científico que interpreta el mundo como un sistema dinámico y cambiante, en el que los procesos de transformación se explican mediante conceptos derivados de la biología evolutiva, tales como 'evolución', 'variación', 'selección', 'adaptación', 'cooperación' y muchos otros, aplicados tanto al estudio de los sistemas biológicos como a la comprensión de fenómenos naturales, culturales, sociales, así como de cuestiones existenciales."

Antecesores transicionales del pensamiento evolutivo

Una observación antes de pasar a la reciente historiografía no exhaustiva del pensamiento evolutivo en España. Se trata de la diferenciación entre la divulgación y la difusión de la evolución biológica y el propio pensamiento evolutivo. Son términos relacionados, pero distintos. Al igual que hablo de diferencias entre pensadores evolutivos y divulgadores de la evolución, podría hablar también de pensadores científicos y divulgadores científicos. Algunos de los divulgadores de ciencia en España son pensadores científicos, pero no existe una equivalencia estricta. No todos los divulgadores son pensadores científicos y no todos los pensadores científicos son divulgadores de la ciencia.

No voy a escribir sobre la historia del pensamiento evolucionista en España. Lo que haré es, más bien, indicar un momento relativamente reciente a partir del cual se ha podido desarrollar pensamiento evolutivo, al tiempo que investigar y enseñar la teoría de la evolución biológica, sin cortapisas ni censuras. Y ese momento lo sitúo en la década 1960-1970 del siglo XX. Por un lado, denomino "transicional" a ese momento, situándolo un poco antes de lo que fue la transición hacia la democracia en España (1975-1982). Antes, en la España de la posguerra, el evolucionismo en cualquiera de sus versiones, era poco menos que anatema (Blázquez Paniagua, 2001; Catalá Gorgues, 2009). Por otro lado, pensadores evolucionistas ha habido bastantes en España desde mucho antes, y podríamos retrotraernos incluso a momentos de nuestro pasado más remoto, a inicios del siglo XX, cuando el evolucionismo o el anti-evolucionismo fueron objeto de debate, como no podría ser de otra manera en un asunto que siempre ha estado polarizado y ha generado controversia (Blázquez Paniagua, 2007).

Existe un texto en ese momento transicional de particular relevancia. Es el libro editado por Miguel Crusafont, Bermudo Meléndez y Emiliano Aguirre (1974) sobre Evolución. Existe una primera edición de ese libro de 1966, pero aquí me refiero a la segunda, la de 1974, porque como dicen los editores, se trata de una edición actualizada que incorpora novedades importantes, que añaden mayor amplitud que la primera (Figura 1). ¿Y por qué este libro? Porque los autores que escriben ahí son, en buena medida, los que han promovido y creado escuela de investigación y pensamiento evolutivo en nuestro país. Cito algunos de los contribuyentes, que son bien conocidos como pioneros recientes de la investigación evolutiva en campos como la bioquímica, la geología, la genética, la zoología, la antropología, la filosofía, la teología, la ecología y la paleontología; así, además de los editores,

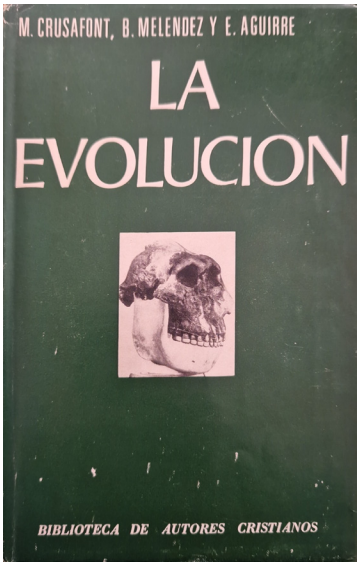


Figura 1. Portada del libro "La Evolución" de Crusafont, Meléndez y Aguirre (1974)

conocidos geólogos y paleontólogos aparecen, entre otros, Rafael Alvarado, Salustio Alvarado, Francisco Bernis, Enrique Gadea, Ramón Margalef, Juan Rof Carballo, Carlos París, Antonio Prevosti, Joaquín Templado, Jaime Truyols, José Antonio Valverde o Vicente Villar Palasí. Una monumental obra de 1159 páginas donde se dan cita muchos autores con formaciones científicas diferentes al tiempo que también con diferentes posicionamientos ideológicos, religiosos y filosóficos. ¿Qué se echa en falta? A mi modo de ver, la presencia de algún representante de la botánica con aproximación evolutiva. Probablemente este ámbito ha sido desarrollado en nuestro país con posterioridad (véase Vargas y Manrique, 2008). Lo mismo podría decirse sobre evolución y desarrollo, un asunto que no aparece como tal en el texto. Pero Antonio García Bellido, creador de una importante escuela de genética del desarrollo en nuestro país, con pioneras reflexiones sobre la evolución de la forma, ya estaba incorporado en 1969 al Centro de Investigaciones Biológicas (véase García-Bellido, 1994).

Pero volvamos al texto. Publicado por la Biblioteca de Autores Cristianos (BAC) no puede considerarse ya como orientado o condicionado por los posicionamientos ideológicos de sus editores o de la propia Iglesia, propietaria de la editorial. Existe apertura intelectual. El capítulo primero lo escribe Miguel Crusafont con el título "Problemática de la evolución en las ciencias positivas" donde ya se hace referencia explícita al hecho de la evolución y los mecanismos que la promueven, pero también entra en el terreno del pensamiento y la reflexión desde la ciencia, con posicionamientos personales ciertamente, hablando, por ejemplo, de la vida y su marco cósmico y, muy importante, de la marcha de la vida en la evolución, para enfrentar, finalmente, su visión ortogeneticista frente a la de la síntesis moderna. Ese capítulo ya aparece en la primera edición y está firmado en 1965. Pero en la edición de 1974, hace una pequeña adenda a raíz del reciente libro de Monod "El azar y la necesidad", cuya edición en francés es de 1970 y en español en 1971. Aquí dejo una reflexión suya sobre el disgusto que le provoca la obra, al tiempo que expone su propia tesis ortogeneticista:

"No se trata aquí de penetrar en cada una de las ideas del libro, sino de destacar lo que es fundamental. El autor, partiendo de la base de que el azar está en los fundamentos de toda fenomenología biológica mutacional, llega a conclusiones tremendamente agnósticas (atacando de paso al padre Teilhard de Chardin), según las cuales el Hombre lucha desesperada, pero inútilmente, contra su naturaleza contingente.

Boletín de la SESBE
Vol. 20(1) Octubre 2026

"Publicado por la Biblioteca de Autores Cristianos (BAC) no puede considerarse ya como orientado o condicionado por los posicionamientos ideológicos de sus editores o de la propia Iglesia, propietaria de la editorial. Existe apertura intelectual. El capítulo primero lo escribe Miguel Crusafont con el título 'Problemática de la evolución en las ciencias positivas' donde ya se hace referencia explícita al hecho de la evolución y los mecanismos que la promueven, pero también entra en el terreno del pensamiento y la reflexión desde la ciencia, con posicionamientos personales ciertamente, hablando, por ejemplo, de la vida y su marco cósmico y, muy importante, de la marcha de la vida en la evolución, para enfrentar, finalmente, su visión ortogeneticista frente a la de la síntesis moderna."

Afortunadamente, el libro, que tanto éxito habrá tenido, ha empezado ya a declinar. Por nuestra parte opondremos la siguiente argumentación. Aunque podamos estar de acuerdo en que la Evolución es hija del azar y la necesidad, no podemos dejar de lado una consideración que creemos esencial: Cuando la necesidad (llámese si se quiere oportunismo, como dice Simpson), traducida por el quehacer de la selección natural, actúa sobre el azar, este azar queda "ipso facto" mediatizado. El autor no se da cuenta de que mezclar estos dos principios de azar y necesidad es como si pusiera en contacto dos sustancias químicas que entran en reacción y que dan como resultado otra sustancia cuyas propiedades nada tienen que ver con las de las dos que se han mezclado. El azar con la necesidad (que viene también traducida, según hemos dicho, por la progresiva rigidez de las estructuras en su ascensión de progreso biológico) deja de ser azar; así como la necesidad con el azar deja de ser necesidad pura. Dicho de otro modo, el azar, las condiciones en que actúa el mecanismo

general de la evolución, se traduce en un indeterminismo limitado y la necesidad en un determinismo laxo; o sea con varias soluciones, aunque no todas ellas.

Debemos tener en cuenta además que el proceso evolutivo representa siempre (dejando de lado sistemas caducos que no entran en nuestra consideración) una mejora y un progreso. Es indudable que la mejor (sic) mejora por definición sólo puede ser una, y ésta es la línea que conduce al Hombre. Esta idea, creo yo, que destruye la base de un puro azar para el advenimiento del Hombre al final del proceso evolutivo".

Esta reflexión pone bien de manifiesto la naturaleza de muchos de los capítulos escritos por otros autores, con posicionamientos diferentes al de Crusafont, sin ninguna limitación ideológica o teológica. En buena medida, a mi juicio, la obra colectiva no es solo ciencia evolutiva, sino reflexiones desde la ciencia, a lo Monod precisamente; al fin y al cabo, su libro "El azar y la necesidad" es también un libro de pensamiento evolutivo, un ensayo de filosofía natural y posicionamiento a partir de la ciencia biológica de uno de los creadores de la biología molecular.

Mención aparte merece también la ausencia de Faustino Cordón, autor siempre fuera de la academia por razones políticas, y que puede considerarse uno de los mejores exponentes del científico de la evolución que ha contribuido con su pensamiento a valorar la ciencia y su importancia social. Dos pinceladas de su relativamente extensa obra la tenemos en Cordón (1962) y Cordón (1976). Todo sea dicho de paso, seguimos teniendo una tarea pendiente sobre la importancia de su pensamiento científico y evolutivo en nuestro país. Y para cerrar el conjunto de los que considero predecesores transicionales recientes cuando ya van soplando vientos a favor de darle carta de presencia al pensamiento evolutivo está la figura de mi maestro, Francisco Ayala. Él emigró a los EE.UU. en 1961, pero incluso ya estando allí publica algunos trabajos en español. Indico dos que claramente son muestra de su pensamiento evolutivo (Ayala, 1967, 1968). Como nota curiosa, el trabajo de 1967 todavía lo firma como miembro de la orden de los dominicos.

Segunda generación de pensadores evolucionistas a partir de 1980

Tras la etapa que he denominado transicional, representada por científicos que contribuyeron a normalizar la investigación y la reflexión evolutiva en España durante las décadas de 1960 y 1970, puede identificarse una segunda generación de

pensadores evolucionistas cuyo desarrollo se hace particularmente visible a partir de los años ochenta. Esta generación se beneficia de un contexto científico e institucional muy distinto al de la posguerra: la consolidación de grupos de investigación en biología evolutiva, genética, paleontología o ecología, la apertura internacional de la ciencia española y la progresiva institucionalización de la filosofía de la biología como campo académico.

Muchos de estos investigadores proceden de disciplinas diversas, pero comparten un rasgo común: la utilización de las categorías conceptuales de la evolución biológica para reflexionar sobre cuestiones que van más allá de la investigación estrictamente empírica. En este sentido, el pensamiento evolutivo se manifiesta no solo en los resultados científicos, sino también en la interpretación más amplia de procesos relacionados con la naturaleza humana, la cultura, la organización social y cuestiones existenciales fundamentales. No puedo hacer una relación exhaustiva de autores, y pido disculpas por si no cito alguno que debiera. Más bien presento un elenco de ellos desde sus respectivas ciencias evolutivas. Pero, colectivamente, hay que mencionar que todos estos investigadores e investigadoras consolidan institucionalmente la biología evolutiva en nuestro país, extendiendo, además, el pensamiento evolutivo en filosofía, antropología y ciencias sociales.

En primer lugar, tenemos la paleontología y la paleoantropología, que han constituido uno de los ámbitos donde esta forma de reflexión ha tenido mayor visibilidad pública. El trabajo desarrollado por los científicos que han liderado los yacimientos de Atapuerca ha contribuido decisivamente a situar en el centro del debate científico y cultural la cuestión del origen y la evolución de nuestra especie. Investigadores como Juan Luis Arsuaga, José María Bermúdez de Castro y Eudald Carbonell han combinado una intensa actividad investigadora con obras de reflexión y divulgación en las que se abordan las implicaciones evolutivas del conocimiento sobre la historia del linaje humano y su posible proyección hacia el futuro de la especie. Pero también tenemos a José Luis Sanz (mucho que aportar pensando sobre la evolución de los dinosaurios), Jordi Agustí (origen y evolución de los homininos), María Martinón-Torres (enfermedad y evolución) o Leandro Sequeiros, con amplias y variadas reflexiones desde la geología, la paleontología y su conexión con el pensamiento de Teilhard de Chardin. Me gustaría mencionar también a Adrià Casinos y a Juan Moreno que, desde la zoología y la ecología, han reflexionado sobre el evolucionismo y su alcance.

Otro ámbito relevante es el de la genética y la biología evolutiva, donde distintos investigadores han desarrollado reflexiones que conectan la investigación científica con cuestiones conceptuales más amplias, como por ejemplo las bases biológicas de la conducta, la naturaleza de la sociobiología, el alcance de la selección natural (Carlos López Fanjul, Miguel Ángel Toro, Laureano Castro, Antonio Fontdevila, Carles Lalueza Fox y yo mismo). Del mismo modo, desde la microbiología (Fernando Baquero, Ignacio López-Goñi), la bioquímica y la biología molecular (Juli Peretó, Kepa Ruiz-Mirazo), o la medicina (José Enrique Campillo) son autores que han desarrollado pensamiento evolutivo muy variado en cuestiones tan dispares sobre la trascendencia de la evolución biológica más allá de ella, en asuntos como las epidemias, la salud global, la cooperación, el metabolismo como asociación o el origen de la vida.

También hay una serie de filósofos y filósofas que han promovido la filosofía de la biología y el evolucionismo en nuestro país desde muchas y variadas aproximaciones. Me gustaría mencionar a Carlos Castrodeza, Camilo José Cela Conde, Antonio Diéguez, Laura Nuño de la Rosa, Álvaro Moreno y Arantza Etxeberria Agiriano. Me gustaría hacer referencia aquí a Carlos Castrodeza (1945-2012), con el siguiente texto que yo escribí como prólogo a su obra póstuma *El flujo de la historia y el sentido de la vida. La retórica irresistible de la selección natural* (Castrodeza, 2013; Figura 2), muy apropiado a tenor de lo que acontece en el mundo. Sirva también como homenaje al que considero el más darwiniano de los pensadores evolucionistas, más allá incluso de nuestras fronteras:

"El desgarro de su pensamiento, verdadera síntesis de su testamento intelectual, se concentra con una increíble fuerza expresiva en el epílogo, al que titula "La trampa del pensamiento". Porque la

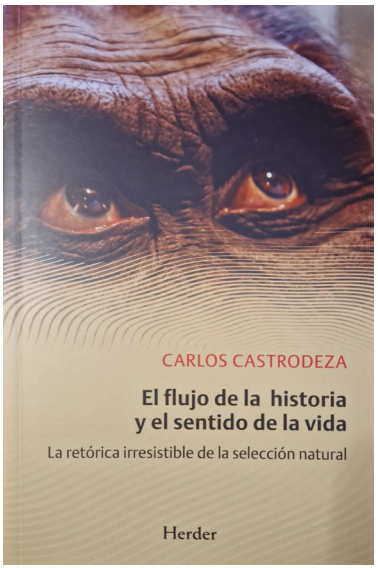


Figura 2. Portada del libro "El flujo de la historia y el sentido de la vida" de Carlos Castrodeza (2013).

teoría en torno a la existencia humana, vigente actualmente en el pensamiento occidental, no es otra cosa que puro darwinismo. Castrodeza la resume en las dos siguientes tesis: "1) lo único que puedo conocer es cómo ingeniármelas para sobrevivir aquí y ahora en un mundo en que no hay para todos de lo que todos queremos, y me debo comportar de tal manera que llegue a los codiciados recursos antes que mi prójimo; sin que este se dé demasiada cuenta, y en lo posible sin provocarlo; y 2) lo que puedo esperar es prolongar mi vida de la manera menos onerosa posible, hasta que algún accidente o enfermedad, y en todo caso la senectud, dé al traste con mi existencia". Nada queda al margen de estas dos tesis, ni las ideas, ni las civilizaciones, ni las culturas, ni los países, ni los grupos de poder en un mundo globalizado. Todo aquello asociado a lo humano es susceptible de ser racionalizado y explicado bajo el prisma de la supervivencia diferencial, dado que "en el mundo, en cualquier sociedad, siempre ha existido desigualdad". No hay manera de zafarse de ella, y las ideologías que han ido formulándose a lo largo de la historia no son más que intentos, bajo tal evidencia, por hacer viables las diferentes sociedades. Castrodeza mismo llega a reconocer que el último darwinismo, el asociado a la psicología evolucionista y la sociobiología de segunda generación, hace tocar techo a la propia selección natural, porque ya no daría por bueno aquello de que le va bien en la vida a los más dotados biológicamente, sino a los favorecidos por la fortuna, aquellos cuyos progenitores o antepasados estaban "en el lugar justo en el momento oportuno". Y son estos los que han ido legitimando, con el decurso de la historia, su bienestar por medio de los diferentes poderes. Para Castrodeza, la lucha ideológica para justificar el statu quo o la rebelión entre los que tienen y los que no es constante y su desenlace totalmente incierto".

Y a modo de conclusión: El pensamiento evolutivo puede entenderse como una forma particular de pensamiento científico que utiliza las categorías conceptuales derivadas de la teoría de la evolución para interpretar la realidad como un proceso dinámico de cambio y transformación. Aunque las ideas evolucionistas han estado presentes en el debate intelectual español desde mucho antes, el desarrollo relativamente libre de investigación y reflexión en torno a la evolución biológica no se consolida hasta las décadas de 1960 y 1970, cuando comienza a configurarse un núcleo de científicos y pensadores que pueden considerarse precursores recientes de esta tradición. A partir de ellos, nuevas generaciones de investigadores y filósofos han ampliado y diversificado el alcance de estas reflexiones desde distintos campos de la biología y de la filosofía

Boletín de la SESBE
Vol. 20(1) Octubre 2026

"El pensamiento evolutivo puede entenderse como una forma particular de pensamiento científico que utiliza las categorías conceptuales derivadas de la teoría de la evolución para interpretar la realidad como un proceso dinámico de cambio y transformación. Aunque las ideas evolucionistas han estado presentes en el debate intelectual español desde mucho antes, el desarrollo relativamente libre de investigación y reflexión en torno a la evolución biológica no se consolida hasta las décadas de 1960 y 1970, cuando comienza a configurarse un núcleo de científicos y pensadores que pueden considerarse precursores recientes de esta tradición."

de la ciencia. El pensamiento evolutivo en España aparece así como una tradición intelectual todavía joven, pero cada vez más consolidada, que continúa desarrollándose a medida que la teoría de la evolución sigue proporcionando un marco conceptual particularmente fértil para comprender los procesos de transformación que caracterizan tanto a los sistemas vivos como a las sociedades humanas.

Bibliografía

Ayala, F.J. 1967. Evolución biológica: ¿hecho o hipótesis? *Estudios Filosóficos*, 16: 361–374.

Ayala, F.J. 1968. Evolución biológica y evolución cultural. *Arbor*, 70: 23–31.

Blázquez Paniagua, F. 2001. La teoría sintética de la evolución en España. Primeros encuentros y desencuentros. *Llull*, 24: 289–313.

Blázquez Paniagua, F. 2007. Notas sobre el debate evolucionista en España (1900-1936). *Revista de Hispanismo Filosófico*, 12: 23–44.

Castrodeza, C. 2013. *El Flujo de la Historia y el Sentido de la Vida. La Retórica Irresistible de la Selección Natural*. Herder, Barcelona.

Catalá Gorgues, J.I. 2009. Cuatro décadas de historiografía del evolucionismo en España. Asclepio. *Revista de Historia de la Medicina y de la Ciencia*, 61: 9–66.

Cordón, F. 1962. *La Actividad Científica y su Ambiente Social*. Taurus Ed. S.A., Madrid.

Cordón, F. 1976. *La Función de la Ciencia en la Sociedad*. Ed. Cuadernos para el Diálogo, Madrid.

Crusafont, M., Meléndez, B. y Aguirre, E., (eds.). 1974. *La Evolución*. Biblioteca de Autores Cristianos (BAC), Madrid.

García-Bellido, A. 1994. Genética del desarrollo y de la evolución. *Arbor*, 147: 97–110.

Moya, A. 2010. *Pensar desde la Ciencia*. Trotta, Madrid.

Moya, A. 2019. *Ciencia en Pequeñas Dosis. Reflexiones sobre Ciencia y Evolución*. Cálamo, Palencia.

Vargas, P. y Manrique, E. 2008. La botánica española en el contexto de la biología evolutiva: análisis histórico, productividad y financiación. *eVOLUCIÓN*, 3: 37–49.

Boletín de la SESBE
Vol. 20(1) Octubre 2026

La genética como baluarte de la teoría evolutiva

Antonio Fontdevila Vivanco, Departament de Genètica i de Microbiologia, Grup de Genòmica, Bioinformàtica i Biologia Evolutiva (GBBE), Universitat Autònoma de Barcelona

Descendencia con modificación

La explicación de la diversidad es, en palabras de Charles Darwin, descendencia con modificación; pero, a diferencia de Jean-Baptiste Lamarck y de los defensores de la escala natural, esta modificación no es en una dirección sino en muchas. En términos técnicos, diríamos que es una cladogénesis y, por tanto, las relaciones entre las especies tienen forma de árbol (el árbol de la vida) y no de escala lineal. Cada rama de este árbol indica un linaje específico que en cada nudo se bifurca en nuevas especies que constituyen nuevos linajes. Esta representación invalida la escala de la naturaleza como una serie de especies relacionadas en un solo linaje ascendente. Pero aún nos queda la gran pregunta: ¿cuál es el mecanismo del origen de las especies? Este mecanismo es para Darwin (1809-1882) la selección natural propuesta en su famoso libro *Sobre el Origen de las Especies Mediante la Selección Natural* (Darwin 1859). Otro investigador, Alfred R. Wallace (1823-1913), llegó a semejantes conclusiones al mismo tiempo.

La controversia mutacionista

En el gran razonamiento darwinista, el modo como las variaciones eran transmitidas a la siguiente generación nunca fue resuelto por Darwin. Para él estaba claro que la variabilidad seleccionada debía ser heredable, de lo contrario no existirían cambios acumulables en las poblaciones.

La herencia de las mezclas era el mecanismo en boga en ese momento para explicar la transmisión hereditaria. Este suponía que los factores hereditarios se encontraban en los fluidos corporales y en la descendencia se mezclaban los factores parentales como si fueran dos líquidos, lo cual planteaba un gran problema conceptual. Puesto que la mezcla de dos líquidos adquiere las propiedades intermedias, al cabo de muchas generaciones de cruzamientos los fluidos hereditarios serían todos intermedios, es decir iguales. Esto significaba pérdida de variabilidad hereditaria y por consiguiente una gran ineficacia de la selección natural. Únicamente podía resolverse el problema postulando la aparición espontánea de mucha variabilidad mediante unas tasas muy altas de mutación, que nunca pudieron observarse.

Darwin no pudo resolver este dilema. Se adhirió a la herencia de las mezclas, pero nunca estuvo satisfecho con esta hipótesis. Actualmente sabemos, sin embargo, que los genes son los factores de la herencia y que mantienen su individualidad, es decir no se mezclan, a través de las generaciones. Esta teoría particulada de la herencia se debe a Gregor Mendel (1822-1884). Aunque Mendel era coetáneo de Darwin, desgraciadamente éste no utilizó las ideas de aquél, ya sea por desconocimiento de sus trabajos o por falta de comprensión de estos.

Fue el genio de August Weissmann (1834-1914) quien en 1892 consiguió relacionar la citología, primero, con la herencia y, después, con la evolución. El descubrimiento de la mitosis y la meiosis le llevaron a postular la teoría del plasma germinal, según la cual un organismo se desarrolla a partir de dos líneas celulares, una que origina los tejidos somáticos y la otra los tejidos germinales. Las células germinales contienen los factores hereditarios. Esta separación muy temprana en el desarrollo entre células somáticas y germinales hacía imposible que los supuestos factores hereditarios somáticos pasaran al plasma germinal, con lo cual los cambios o variaciones somáticas no tenían ningún valor para la selección natural. La teoría de los caracteres adquiridos propuesta por Lamarck quedaba definitivamente erradicada.

Weissmann siguió su razonamiento. Según éste, la nueva variabilidad solo po-

día aparecer en las células germinales por un proceso independiente del ambiente, debido posiblemente a errores en la duplicación celular que alterarían la estructura molecular del plasma germinal. Estos cambios o mutaciones, como se las llamó más tarde, no estaban dirigidos por el ambiente, se producían al azar, con lo que el único mecanismo que quedaba para conseguir la adaptación era la selección natural. La teoría de la separación entre las líneas somática y germinal, en que la información genética solo pasa del germen al soma, permite, a primera vista, olvidarse del desarrollo y centrarse solo en la genética de la transmisión de caracteres para entender la evolución. Los estudios embriológicos eran descriptivos en la época y nada se conocía de los caracteres hereditarios del desarrollo. Desde entonces y durante muchas décadas la influencia del desarrollo en la teoría evolutiva fue mínima.

A finales del siglo XIX, William Bateson (1861-1926), distinguió dos tipos de variabilidad: continua y discontinua. La primera se refería a las pequeñas diferencias entre los organismos de una especie para caracteres relacionados directamente con la aptitud (tamaño, viabilidad, fecundidad, etc.), las cuales eran para Wallace y Darwin la materia prima sobre la que actuaba la selección natural. Sin embargo, Bateson consideró que las discontinuidades entre especies solo podían explicarse debido a la variabilidad discontinua observable, tal como el número de los pétalos de una flor, el color de los guisantes o el número de quetas de *Drosophila*. La idea de que cada carácter estaba determinado por una unidad hereditaria con variantes discontinuas fue desarrollada también por Hugo de Vries (1848-1935). Podemos comprender fácilmente que las leyes mendelianas no justificaban *prima facie* la variabilidad continua, que era precisamente el sustrato sobre el que los darwinistas hacían actuar la selección natural. Esto llevó a De Vries y Bateson, entre otros, a considerar que la evolución era discontinua y promovida básicamente por mutaciones de gran efecto, donde la selección natural tenía solo un papel secundario. Paradójicamente, el legado de esta teoría mutacionista de la evolución fue recogido por los genéticos, encabezados por Thomas Morgan (1866-1945), que publicó en 1903 un libro titulado *Evolución y Adaptación* en el que defendía que el curso de la evolución estaba determinado fundamentalmente por los tipos de mutaciones que aparecían, por lo que no quedaba más que un papel secundario para la selección natural.

Sin embargo, los naturalistas seguían siendo muy escépticos a la idea de la evolución a saltos que proponía el mutacionismo. Los mejores aliados de los naturalistas eran los biométricos, como Karl Pearson

(1857-1936) y otros ilustres estadísticos. Los biométricos estaban interesados en la variación continua de las poblaciones y desarrollaron sofisticadas técnicas estadísticas para demostrar cómo la variación continua cambia al pasar de una generación a otra. Muchos naturalistas y la mayoría de los biométricos dudaban de que las leyes mendelianas pudieran aplicarse a los caracteres de variación continua.

Varios investigadores como Wilhelm Johannsen (1857-1927) y William E. Castle (1867-1962), realizaron experimentos que indicaban que bajo la aparente continuidad de un carácter se esconde una discontinuidad genética que puede seguir perfectamente las leyes mendelianas. La base genética mendeliana de la variación continua fue descrita por Nilsson-Ehle (1873-1949) y Edward M. East (1879-1938), los cuales demostraron que varios genes actuando sobre un mismo carácter podían producir una distribución con gran cantidad de genotipos que diferían poco entre sí, la cual aparecía como una distribución fenotípica continua.

Estos experimentos daban un soporte mendeliano a la variación continua. Sin embargo, estas ideas no convencieron ni a Bateson, ni a De Vries, ni al principio a Morgan, pero el escenario estaba preparado para que otros investigadores realizaran la síntesis tan esperada.

La nueva síntesis

Una consecuencia inmediata de la aplicación del mendelismo a la dinámica de las poblaciones con apareamiento al azar es la constancia de las frecuencias génicas a través de las generaciones, formalizada por Godfrey H. Hardy (1877-1947) y Wilhelm Weinberg (1862-1937). Este hecho por sí solo resuelve el problema de la pérdida de variabilidad según la herencia de las mezclas. Nacía así una nueva disciplina genética, llamada genética de poblaciones, en la que el énfasis se trasladaba de los individuos a las poblaciones.

En 1930 apareció un libro, *La Teoría Genética de la Selección Natural*, que marcó esa inflexión hacia una nueva teoría genético-poblacional de la evolución. Su autor, Ronald Fisher (1890-1962), demostró matemáticamente que la selección natural, al actuar sobre la variabilidad genética de las poblaciones, podía explicar perfectamente el cambio evolutivo observado. Otro investigador, J.B.S. Haldane (1892-1964), llegó a similares conclusiones sobre el papel director de la selección natural en la evolución. De este modo, se iba perfilando formalmente la actuación de la selección natural como fuerza directora.

La demostración de interacción entre genes sugirió a Sewall Wright (1889-1988) que la selección no actuaría sobre cada

gen individual, sino sobre combinaciones favorables de genes y podría ser más eficaz y rápida. Además, el azar, debido a los pequeños tamaños de muchas poblaciones, era quien determinaba qué genes se transmitían. Este mecanismo, que denominó deriva genética (en inglés *genetic drift*), podía favorecer la presencia de determinadas combinaciones génicas, las cuales muy difícilmente se hubieran fijado por selección natural en el seno de poblaciones grandes. La contribución de Wright (1969) al desarrollo de la genética de las poblaciones estructuradas en subpoblaciones más pequeñas constituye uno de los desarrollos teóricos más importantes en genética de poblaciones y evolución.

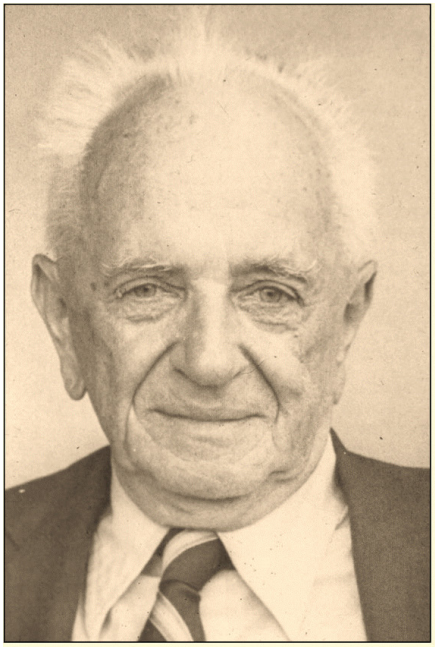
La formalización de estos autores tuvo un gran impacto en las ciencias de la evolución y los naturalistas pudieron interpretar sus observaciones sobre la variación geográfica continua de las floras y las faunas en términos de variación genética sometida a la acción del ambiente a través de la selección natural. Los genéticos abandonaron su interpretación mutacionista para aceptar que la variabilidad genética natural estaba sometida a las leyes mendelianas y a la selección natural.

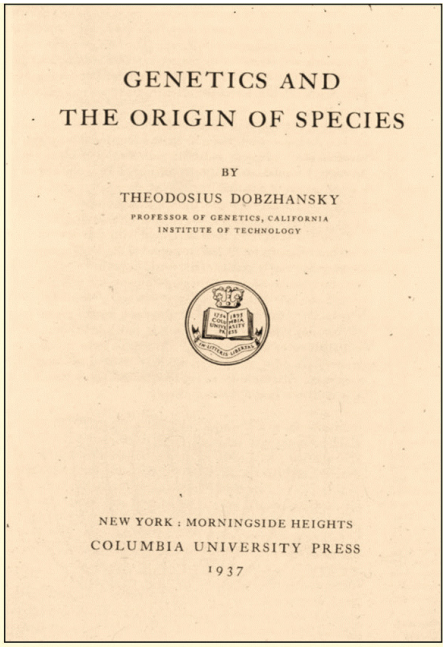
La persona clave para desarrollar estas ideas fue Theodosius Dobzhansky (1900-1975), un naturalista ucraniano que en 1929 se trasladó a EE. UU. incorporándose al grupo de Morgan. La aportación de Dobzhansky a la integración de la genética en la teoría de la selección natural fue clave y en 1937 publicó un libro titulado *Genética y el Origen de las Especies* (Figura 1) en que sienta las bases de la moderna teoría de la evolución. Dobzhansky interpreta la variabilidad geográfica de las especies como el resultado de cambios graduales producidos sobre la variabilidad genética por selección natural en condiciones ambientales diversas. También donde Dobzhansky alcanza gran impacto es al retomar la idea del aislamiento geográfico como condición *sine qua non* para la formación de las especies.

Entre quienes acogieron y desarrollaron con más éxito estas ideas se encuentra Ernst Mayr (1902-2005), quien propuso un marco teórico en el que combinó la idea del aislamiento geográfico y reproductivo con la capacidad de las pequeñas poblaciones para evolucionar, *sensu* Wright. La abundancia de pruebas teóricas y experimentales también promovió una profunda reflexión entre los paleontólogos, muchos de los cuales, como Gaylord Simpson (1902-1984), interpretaron las

"La aportación de Dobzhansky a la integración de la genética en la teoría de la selección natural fue clave."

Boletín de la SESBE
Vol. 20(1) Octubre 2026





Theodosius Dobzhansky (1900-1975)

Figura 1. Theodosius Dobzhansky (izquierda) y portada original de su libro de 1937.

series fósiles como el resultado de la selección gradual en las poblaciones naturales. En los años cuarenta, el ambiente estaba muy maduro para llevar a cabo una síntesis evolutiva y, de hecho, este término fue acuñado por Julian Huxley (1887-1975) en su libro *Evolución: La Síntesis Moderna*, publicado en 1942.

En 1947, se celebró en Princeton (EE. UU.) una conferencia para debatir sobre el estado de la teoría de la evolución, a la que asistieron científicos de diversas especialidades, entre los que se encontraban morfólogos, etólogos, ecólogos, sistemáticos, paleontólogos y genéticos (Figura 2). Aunque hubo gran consenso sobre los principios básicos de la teoría sintética reciente, no se llegó a un consenso unánime, ya que hubo algunas voces discordantes (véase Smocovitis, 1996, para un desarrollo histórico lúcido).

El largo camino de la introducción de la genética en España

España ha estado siempre en la periferia del círculo científico. Únicamente algunos

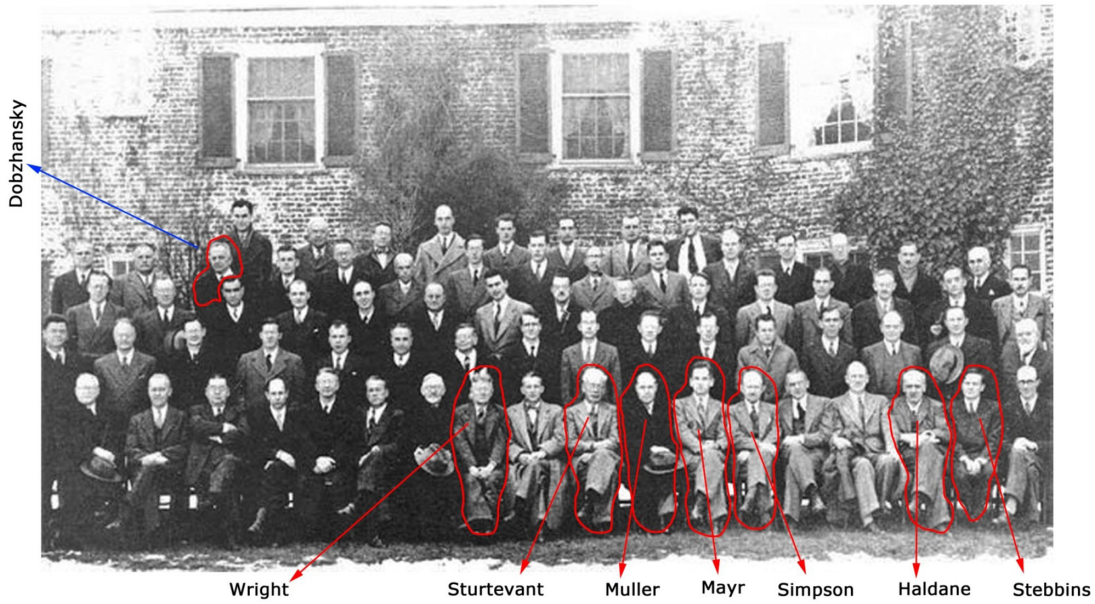


Figura 2. Reunión de asistentes en Princeton 1947 donde se consensuó la síntesis moderna del darwinismo. Se señala la posición de algunos evolucionistas destacados.

oasis científicos han salpicado periódicamente el desierto de nuestra ciencia. Uno de ellos, quizá el más ejemplar, es el que protagonizó nuestro premio nobel en ciencia, Santiago Ramón y Cajal (1852-1934), descubridor de la estructura del sistema nervioso en neuronas. Sin embargo, algunos intentos para terminar con esta trágica tendencia surgen de vez en cuando en nuestra historia. En 1907 se crea la Junta de Ampliación de Estudios e Investigaciones Científicas (JAE), la cual representa un avanzado proyecto para mejorar la ciencia y la educación en nuestro país. Entre sus muchas iniciativas está la institución de un sistema de pensiones para enviar a jóvenes científicos a formarse a centros extranjeros de excelencia. Algo que ahora lo vemos como una norma general, casi imprescindible, pero que en la primera década del siglo XX era una rareza. Al panorama desolador de nuestra ciencia no escapa la genética. La verdadera difusión de la genética experimental en España se debe a Antonio de Zulueta (1885-1971). Licenciado en ciencias naturales, su interés inicial hacia la parasitología y la protozoología fue derivando hacia la genética llegando a tener

una gran influencia en la formación genética de licenciados en ciencias naturales, ingenieros agrónomos, veterinarios, médicos, farmacéuticos y maestros que fueron discípulos suyos. Además, Zulueta tradujo muchos tratados de genética y evolución entre los que destaca posiblemente la mejor traducción de *El Origen de las Especies* publicada en 1921 (reeditada posteriormente en Colección Austral. Espasa Calpe. Madrid 1988), aunque parece que nunca fue un darwinista convencido. También, en unas condiciones bastante precarias, realizó experimentos con *Phytodecta variabilis*, un coleóptero, que mostraron las primeras evidencias de que el cromosoma Y contenía genes, las cuales merecieron un reconocimiento internacional. Sin embargo, elegir un organismo poco favorable para la experimentación como Phytodecta, difícil de cultivar en el laboratorio y con una sola generación anual, condicionó posiblemente su éxito y su posterior estancamiento. Era el momento de *Drosophila* en la genética experimental.

Su contacto con *Drosophila* llegó, aunque tardíamente, en 1930, cuando la Fundación Del Amo le subvencionó una estancia de dos meses en el *California Institute of Technology* (Caltech), donde Morgan y su equipo se habían mudado recientemente. Allí trabajó en la cartografía cromosómica del gen del color de ojos «light» (claro) de *Drosophila*. Gracias a esta estancia, el reconocimiento internacional de Zulueta se reforzó, y en 1932 fue nombrado catedrático de la primera cátedra especializada en genética, creada por la Fundación del Conde de Cartagena dentro de la Academia de Ciencias, Exactas, Físicas y Naturales. Su reconocimiento fue tal que la Fundación Rockefeller estaba dispuesta a financiarle un laboratorio en España cuando estalló la Guerra Civil española en 1936. La guerra civil truncó este proceso tan brillante. Haldane visitó a Zulueta y a su discípulo Fernando Galán en Madrid durante la guerra civil y alabó su labor investigadora en condiciones tan penosas impuestas por la guerra en un artículo de Nature (Haldane, 1937). El exilio forzoso, interior y exterior, de muchos científicos desmanteló la incipiente ciencia española.

La enseñanza de un mundo vivo en el que la genética jugaba un papel primordial continuaba sin ser tronco principal en los estudios oficiales y sin explicar a los estudiantes españoles. Por fin, después de décadas de retraso, la genética fue declarada disciplina oficial en los planes de estudio de la universidad española: primero, en 1955, en la Escuela Superior de Ingenieros Agrónomos de Madrid; después, en 1960, en la Facultad de Veterinaria de Zaragoza; y, por último, en 1963, en las facultades de Ciencias de varias universidades.

La genética como faro de navegación

En España, los estudios genético-biométricos estaban en manos de algunos agrónomos, aunque su difusión estaba muy por detrás de la alcanzada en otros países. Entre ellos, destaca la figura pionera de Cruz Ángel Gallástegui (1891-1960). Trabajó en EE. UU. con Donald F. Jones (1890-1963), el primero en obtener híbridos de maíz explotando el fenómeno del vigor híbrido o heterosis. En 1919, Gallástegui y Jones publicaron un artículo en The American Naturalist (Jones y Gallástegui, 1919), algo inusual que en aquella época apareciera un autor español en una revista tan prestigiosa. En él estudiaban el valor del ligamiento génico, un mecanismo que contribuyó al descubrimiento del vigor híbrido que iba a revolucionar el cultivo del maíz. En 1921 regresó a España, en un momento en que la JAE fundó la Misión Biológica de Galicia, un centro de investigación para desarrollar la economía gallega. Gallástegui fue nombrado director y desarrolló planes de investigación genética, entre los que destacó la obtención de híbridos dobles de maíz, producidos por primera vez en Europa. Estos trabajos continuaron con gran éxito,





Figura 3. Gallástegui y Jones realizando una polinización artificial; Mazorcas de maíz. Dos líneas puras (homocigotos): A639 (izquierda) y EP42 (derecha), y su híbrido F1 (centro). (Cortesía de Amando Ordás).

transfiriéndose al sector productivo y contribuyendo a la mejora de la agricultura gallega y española (Figura 3).

La labor de genéticos como Zulueta, Gallástegui y otros contribuyó a la introducción en España de la genética moderna que se estaba gestando en los países de investigación avanzada. Estos investigadores, patrocinados por la JAE, alcanzaron un alto nivel en mejora genética, lo cual hacía presagiar un futuro prometedor. La guerra civil truncó este proceso. La JAE desapareció y sus institutos pasaron a formar parte del Consejo de Investigaciones Científicas (CSIC), el cual mantuvo varios centros, pero con recursos menores, una falta evidente de científicos jóvenes y una orientación política de acuerdo con el nuevo régimen dictatorial católico conservador.

Era evidente que la situación en España de la genética de poblaciones después de la guerra civil necesitaba una regeneración y así lo entendió Antonio Prevosti (1919-2011) (Figura 4). En el curso 1953-54 Prevosti realizó una estancia clave para su carrera científica en el Instituto de Genética Animal de Edimburgo (Escocia). Allí Prevosti adquiere su formación básica en genética cuantitativa al lado de investigadores tan prestigiosos como Alan Robertson, Douglas Falconer, Charlotte Auerbach, Forbes Robertson y Eric Reeve, además de Conrad Waddington, director del Instituto. Prevosti adopta *Drosophila*, con gran acierto, como animal de trabajo en el laboratorio por sus evidentes ventajas de un ciclo corto de vida, de sus pocos y grandes cromosomas politénicos y también de su bajo coste de mantenimiento.



Figura 4. Foto de Antonio Prevosti

"La labor de genéticos como Zulueta, Gallástegui y otros contribuyó a la introducción en España de la genética moderna que se estaba gestando en los países de investigación avanzada."

En 1963, Prevosti obtuvo la cátedra de genética por oposición en la Universidad de Barcelona, donde se dedicó a poner los fundamentos de una escuela. Pronto sus trabajos empezaron a tener resonancia internacional y propiciaron su participación por invitación al *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology* del año 1955, lo cual representó su consagración inicial como un investigador de talla internacional.

A pesar de que en los años 1960 los medios materiales para la investigación eran limitados, fueron los años de la consolidación del grupo Prevosti. Los marcadores genéticos escogidos para estudiar la adaptación fueron las inversiones de segmentos cromosómicos en *Drosophila subobscura*.

"Prevosti nos proporcionó un modelo de grupo científico con un nivel de discusión e intercambio de ideas en la misma línea de los laboratorios más avanzados de otros países."

Utilizando la técnica de la electroforesis, Lewontin y Hubby (1966) en *Drosophila* y Harris (1966) en humanos, fueron capaces de calcular la heterocigosis real mediante la observación individual de los zimogramas de los caracteres enzimáticos, mucho más próximos al genotipo. Esto permitía saber si el genotipo era básicamente homocigoto o heterocigoto, entonces una controversia importante para decidir cómo actuaba la selección en las poblaciones naturales. La enorme variabilidad genética encontrada era difícil de explicar mediante los mecanismos selectivos, pero esta gran dificultad fue superada con la formulación por Motoo Kimura (1924-1994) de la teoría neutralista (Kimura 1968), la cual postula que la mayoría de las variantes genéticas moleculares son neutras, es decir escapan a la selección. Esta teoría sacudió los laboratorios avanzados de genética de poblaciones y uno de ellos fue el de Prevosti. Puedo decir, por tanto, que, dentro de las limitaciones del contexto español, Prevosti nos proporcionó un modelo de grupo científico con un nivel de discusión e intercambio de ideas en la misma línea de los laboratorios más avanzados de otros países.

Toda esta labor se tradujo en que a principios de la década de 1970, el grupo de Prevosti empezó a generar doctores en genética, algunos de los cuales, entre los que me cuento, ocuparíamos por oposición lugares de liderazgo en las diferentes cátedras de España que se fueron creando. En mi caso, busqué nuevos horizontes. Mi fascinación por la figura



Figura 5. Antonio Fontdevila (izquierda) conversando con Theodosius Dobzhansky (derecha) en su despacho en Davis (Universidad de California) en 1972.

de Dobzhansky (Figura 5) me impulsó a encontrar un lugar en su grupo de investigación y así se lo comuniqué a Prevosti. Terminé la tesis en 1971, en aquel momento Dobzhansky era profesor emérito y estaba asociado con Francisco Ayala, un importante investigador de origen español afincado en EE.UU. que se encontraba en un momento muy activo con muchas ideas y recursos. El consejo de Prevosti fue contactar con Ayala, lo hice, me aceptó y durante mis dos años (1971-73) en la Universidad de California (Davis) desarrollé un trabajo de investigación innovador sobre el mantenimiento de la variabilidad genética molecular que fue publicado en Nature (Fontdevila *et al*. 1975).

Mi expansión como investigador

De regreso de los EE. UU. en 1973 gané por oposición la primera cátedra de genética de la Universidad de Santiago de Compostela y empecé a formar un grupo. Permanecí allí hasta 1980 en que me trasladé a la Universidad Autónoma de Barcelona (UAB), donde he permanecido hasta el presente en que soy Profe-

sor Emérito. En Santiago, a mi llegada la situación era bastante precaria, tanto en medios como en entorno genético, pero me propuse aplicar lo que había aprendido de mis maestros: un proyecto de investigación de vanguardia en un entorno rico en ideas y en intercambio científico. Además de continuar en el estudio cromosómico y molecular de *D. subobscura*, me interesó la medición de los componentes de la selección natural en poblaciones naturales, donde los estudios no eran muy abundantes. Después de un tiempo de reflexión decidí trabajar con *D. buzzatii*, una especie cactófila que utiliza los frutos y los tallos (palas) en descomposición de las chumberas (*Opuntia ficus-indica*) como sustrato trófico. Este proyecto dio lugar a numerosas publicaciones, entre la que destaca una serie de 36 trabajos titulada "La historia evolutiva de *Drosophila buzzatii*". Además de estas líneas de investigación, mi grupo ha desarrollado una amplia variedad de trabajos sobre el papel de la hibridación interespecífica en las tasas de transposición de los elementos móviles y sobre la arquitectura genética del aislamiento reproductivo en machos híbridos interespecíficos.

Finalmente quisiera destacar la labor de mi grupo en Iberoamérica. Mi trabajo con *D. buzzatii*, especie colonizadora originaria de Sudamérica, me llevó a estudiar su distribución y su biología evolutiva en ese subcontinente. Este proyecto generó asociaciones con científicos de esa área. Como ejemplo de todo ello destacaría mi asociación con Osvaldo A. Reig (1929-1992), un biólogo evolutivo argentino de gran renombre internacional. Con Osvaldo iniciamos un grupo de Genética Evolutiva con *Drosophila* en Buenos Aires que devino uno de los más exitosos y productivos en esa área.

La escuela de genética cuantitativa de Madrid

Los orígenes de la Genética de Poblaciones en Madrid se deben a dos investigadores en Genética Cuantitativa y Mejora Genética: Miguel Odriozola y Fernando Orozco.

En 1930 Gallástegui encargó a Miguel Odriozola, un joven ingeniero agrónomo que se encontraba en Cambridge (Inglaterra) becado por la JAE, la puesta en marcha de una piara de cerdos en la Misión Biológica de Galicia. Odriozola estudió genética y estadística con Ronald Fisher y nutrición animal en Aberdeen (Escocia) y varias universidades alemanas. Durante los años de las postguerras civil y mundial, en que era imposible importar reproductores de Europa, esta piara proporcionó cerdos *Large White*

de calidad a los ganaderos españoles. En Oropesa (Toledo) realiza una labor parecida fundando otra piara con estirpes de cerdo ibérico. En la etapa final de su vida decide opositar en 1964 a catedrático de Zootecnia Especial en la Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos de Madrid (ETSIA). Sus ideas y prestigio tuvieron mucha influencia en sus discípulos, además de un reconocimiento internacional materializado en la ponencia inaugural invitada del Congreso Mundial de Genética Aplicada a la Producción Animal, Madrid 1974.

Fernando Orozco obtuvo el título de Ingeniero Agrónomo en la ETSIA en 1953, ingresando al año siguiente en el Instituto Nacional de Investigaciones Agronómicas (INIA) de Madrid. En 1958 inició una estancia de un año en la Universidad de Purdue donde obtuvo el *Master of Science*. Un aspecto fundamental de su regreso es la introducción de Tribolium para investigación en genética cuantitativa básica. La finalidad de Orozco siempre fue la mejora de las gallinas, pero no se le escapaba que el Tribolium, como organismo modelo, era una herramienta básica para comprender la mejora de la producción avícola. En resumen, aunque el interés de Orozco era la aplicación de la genética cuantitativa a la mejora, lo mismo que Odriozola, ambos sentaron las bases necesarias para el despegue de la genética de poblaciones en España.

Recién doctorado por la Universidad de Edimburgo, Carlos López-Fanjul ingresó en el grupo del INIA en 1973. Cuando en 1975 quedó vacante la agregaduría de Genética Evolutiva de la Universidad Complutense aprovechó la oportunidad y ocupó un nicho que había quedado vacío. Instalado en la Complutense, la mayor parte de su labor la ha desarrollado en colaboración con investigadores del INIA. Entre ellos cabe destacar a Miguel Ángel Toro, quien realizó su tesis doctoral con Orozco a mediados de los 70. Más tarde Toro hizo otra tesis con Brian Charlesworth en Sussex (Inglaterra). En 2010 ganó la cátedra de fisiogenética en la ETSIA. Toro, junto con Armando Caballero, catedrático en Vigo, y Aurora Garcia-Dorado, catedrática en la Complutense, estos últimos discípulos de doctorado de López-Fanjul, formaron un cuarteto-grupo de investigación cuya labor en genética cuantitativa y evolución ha sido reconocida internacionalmente.

La proliferación de la genética de poblaciones: la huella de Prevosti

El 26 de julio de 1979 se inauguró en el Pazo de Mariñán (A Coruña) el primer Seminario de Genética de Poblaciones y Evolución. El motivo de éste era reunir a todos los grupos españoles que entonces trabajábamos en esta disciplina y en biología evo-

lutiva para conocernos mejor, tratando de suscitar discusiones sobre nuestro trabajo y establecer posibles vínculos de colaboración (Figura 6). El éxito de esta reunión fue completo y su existencia se ha mantenido durante los 24 seminarios celebrados en los últimos 46 años. Estos seminarios sirven también para testimoniar el grado de



Figura 6. Grupo del I Seminario de Genética de Poblaciones y Evolución. Pazo de Mariñán (A Coruña) 1979. Algunos asistentes: 1. Miguel Ángel Comendador. 3. Carlos Zapata. 4. Juan Manuel Serradilla. 6. Ramón Nogués. 7. Juan Ramón Medina. 8. José Luis Mensua. 9. Antonio Prevosti. 10. Griselda Ribó. 11. Montserrat Aguadé. 12. Gonzalo Álvarez. 14. Nicolas Jouve. 15. Miguel Dosil. 16. Julián Rubio. 17. María Monclús. 20. Lluis Serra. 21. Fernando Nuez. 22. Antonio Fontdevila. 23. Alejo Reigosa. 24. Laura Sánchez. 25. Alfredo Ruiz. 26. Eduardo Torroja. 27. Mauro Santos. 28. Hugo Hoenigsberg. 29. Rosa de Frutos. *Foto tomada por Emilio Valadé, genético asistente al seminario*

"En 1979 se inauguró en el Pazo de Mariñán (A Coruña) el primer Seminario de Genética de Poblaciones y Evolución. El éxito de esta reunión fue completo y su existencia se ha mantenido durante los 24 seminarios celebrados en los últimos 46 años."

desarrollo que han alcanzado los estudios evolutivos durante las cuatro últimas décadas, del cual son herederos muchos de los investigadores jóvenes actuales. Muchos grupos evolutivos han ido diversificándose a partir de un núcleo original de genética de poblaciones, abarcando actualmente muchas líneas de investigación en ecología, filogenia, genómica, biología comparada, especiación, por citar solo algunas. Por ejemplo, muchos discípulos de Prevosti hemos generado a su vez, más discípulos que han creado verdaderas escuelas.

En un panorama científico tan poco desarrollado como el nuestro existían amplios nichos vacíos que concitaron la atracción de muchos investigadores jóvenes talentosos. Entre los discípulos de Prevosti cabe citar a José Luis Mensua y Rosa de Frutos, dos de los primeros doctorandos de Prevosti que formaron en la Universidad de Valencia un grupo de Genética Evolutiva de gran relevancia. Otros como Jaume Baguña, Roser González, Montserrat Aguadé y Luis Serra desarrollaron grupos de investigación de resonancia internacional en la Universidad de Barcelona. En mi caso ya he esbozado la labor de mis grupos en las universidades de Santiago y Autónoma de Barcelona. Aquí me es imposible citar todas las aportaciones de genéticos evolutivos españoles herederos de los pioneros como Prevosti en su merecida extensión y mérito, por lo que pido perdón por mis omisiones y remito al lector a Fontdevila (2014) para acreditar su contribución.

El impacto genético en la era genómica

El desarrollo de la genética molecular, favorecido por el descubrimiento de la estructura del ADN, permitió secuenciar regiones genómicas al principio con técnicas complejas, que fueron evolucionando y simplificándose con el tiempo, hasta llegar a secuenciar genomas completos en un tiempo récord. En 1996 se secuenció la levadura, el primer eucariota, y actualmente tenemos secuenciados unos 24.000 eucariotas según la base de datos GOLD (Genomes OnLine Database). Los datos para procario-

Boletín de la SESBE
Vol. 20(1) Octubre 2026

tas son más variables: para bacterias oscilan entre 22.000 (base NCBI) y 440.000 (base GOLD) y para arqueas entre 800 (NCBI) y 5.500 (GOLD). La base NCBI contabiliza genomas de referencia y probablemente es la más fiable dada la dificultad de definir lo que es una especie en procariotas. El genoma humano se completó básicamente en 2004, aunque todavía quedaban algunas fracciones sin secuenciar muchas de las cuales se han completado en 2022. Estas cifras aumentan con gran rapidez y solo son indicativas para el momento actual.

"El genoma proporciona una enorme cantidad de información sobre la evolución organísmica, desvelando procesos, algunos de ellos impredecibles, como nuevos casos de hibridación, muchas veces entre especies diferentes, estructuras poliploides antiguas muy complejas y transmisión horizontal intergenómica."

El ámbito de la aplicación de la tecnología del ADN se extiende a múltiples áreas como la historia, la arqueología, la genealogía, la medicina forense o clínica, la justicia, la criminología, la farmacología y muchas otras. En ciencia la era genómica ha impactado sobre todo en los estudios biológicos, en particular en la evolución biológica. El genoma proporciona una enorme cantidad de información sobre la evolución organísmica, desvelando procesos, algunos de ellos impredecibles, como nuevos casos de hibridación, muchas veces entre especies diferentes, estructuras poliploides antiguas muy complejas y transmisión horizontal intergenómica, por citar solo algunos (ver Fontdevila 2011, cap. 5). Pero, además, la estructura del genoma nos revela sorpresas inesperadas como que el genoma codificante de proteínas ocupa normalmente solo una pequeña fracción del total, en humanos un 1,5 %. El resto está compuesto por secuencias repetitivas, en gran parte de elementos transponibles (45% en humanos) y una gran cantidad de ADN no codificante que comprende secuencias intercaladas en los genes (intrones) y otras que cuando se transcriben lo hacen en moléculas de ARN que actúan a veces como reguladoras de expresión génica. Esta estructura tan compleja y sorprendente revela un dinamismo evolutivo del genoma que nos lleva a cuestionarnos si nuestra actual teoría evolutiva es la adecuada para entenderlo.

Boletín de la SESBE
Vol. 20(1) Octubre 2026

Un aspecto fundamental para entender la complejidad genómica está en la teoría de la evolución molecular. Formalizada por Kimura (1968) y Ohta (1992), la teoría (casi) neutra de la evolución molecular ha llevado a que la deriva genética haya sido considerada como un mecanismo básico promotor de la estructura repetitiva y redundante del genoma. Lynch (2007) propuso este mecanismo poblacional no adaptativo como básico en el origen de la arquitectura del genoma. Los estudios de genética de poblaciones anteriores a la era genómica estaban basados en muestras fragmentarias y a menudo sesgadas no representativas del genoma, pero el actual conocimiento de los genomas nos está permitiendo tener un censo completo de la variación genética genómica. Esto nos permite refinar, mejorar y clarificar patrones y procesos de la variación nucleotídica, y, lo que es más importante, proporcionarnos nuevos conocimientos cualitativos sobre la acción de la selección y los límites que impone la arquitectura genómica a la adaptación. El debate sobre el papel del neutralismo en la evolución ha derivado hacia una perspectiva más compleja en la que la recombinación y el ligamiento juegan un papel importante para evaluar la relativa importancia de la deriva genética. La teoría neutralista predice que la variabilidad genética disminuye al disminuir el tamaño poblacional, pero esta relación lineal no se cumple cuando se comparan especies de distintos tamaños poblacionales, algo que se denominó la paradoja poblacional de la teoría neutralista. Ya en épocas pregenómicas se argumentó que las mutaciones neutras ligadas a mutaciones favorables se fijan por arrastre cuando éstas son seleccionadas, lo cual se traduce en una pérdida de variabilidad genética en el segmento genómico ligado a las mutaciones favorables (Smith y Haigh 1974). Posteriormente, en la era de la secuenciación nucleotídica, se observó que en las zonas de baja recombinación la variación genética era inferior. Finalmente, Gillespie (2001) desarrolló un modelo que llamó recluta genética (en inglés *genetic draft*) en el que la selección arrastra a la fijación los mutantes neutros ligados. La recluta genética elimina la variabilidad genética y este efecto es mayor en las regiones de baja recombinación donde el arrastre deja huella en zonas ligadas más extensas. Un efecto de arrastre parecido, denominado selección de fondo, puede producirse con mutantes deletéreos ligados, especialmente cuando la selección es débil y las mutaciones son recesivas (Charlesworth *et al*. 1993). Estos mecanismos parecen resolver la paradoja poblacional y, sobre todo, aportan una perspectiva nueva en la que la recombinación aparece como un parámetro determinante para entender el origen evolutivo de la variabilidad genética. Ver Casillas y Barbadilla (2017) para una revisión exhaustiva.

Boletín de la SESBE
Vol. 20(1) Octubre 2026

¿Necesitamos una extensión de la Síntesis Moderna?

La ausencia de una teoría genética del desarrollo en la Síntesis Moderna es quizá el hecho más destacado. En el momento de la síntesis los embriólogos no estaban interesados en evolución porque los estudios genéticos del desarrollo prácticamente no existían. Esta desconexión llegó a un final cuando se descifró la naturaleza y la función de los genes al nivel molecular y los genéticos del desarrollo pudieron apreciar en detalle la influencia evolutiva de los estudios poblacionales de las complejas redes reguladoras del desarrollo como en el caso de los patrones ocelares de las alas de mariposas (Carroll 2006, p.208; Carroll *et al*. 1994), la reducción de las espinas pélvicas de los peces (Shapiro *et al*. 2004) o la inducción de los ojos por el gen maestro "eyeless" de *Drosophila* y sus homólogos (Quiring *et al*. 1994), entre otros muchos ejemplos. Actualmente, tenemos una plétora de genes del desarrollo que se inició con los genes homeóticos, responsables en *Drosophila* del desarrollo del segundo par de alas, presentes como baterías de genes que actúan en las cascadas del desarrollo en prácticamente todos los linajes animales (Fontdevila 2011, cap. 2). (Véase el artículo de L. Nuño de la Rosa en este mismo número.)

Desde el inicio de la era genómica se han alzado periódicamente voces clamando que el momento era maduro para una extensión de los pilares de la Síntesis Moderna. Entre dichos pilares destacan tres que merecen gran interés para los proponentes de una síntesis extendida: el gradualismo, el externalismo y el centrismo génico (ver para una revisión Pigliucci y Müller 2010).

Desde hace tiempo se han analizado muchos caracteres fenotípicos a fondo mediante técnicas moleculares y genómicas sofisticadas como en el caso de las secuencias cromosómicas QTLs, (del inglés, Quantitative Trait Loci) en las flores del género *Mimulus* (Bradshaw *et al*. 1998). En este y en muchos otros casos se han detectado algunos QTLs de grandes efectos fenotípicos junto a muchos más de efectos menores. La cartografía entre genotipo y fenotipo es importante, pero no suficiente para entender el gradualismo evolutivo; los fenotipos deben evaluarse según sus funciones de aptitud (fitness) si se quiere entender una síntesis evolutiva. En muchos casos se ha observado que un sistema complejo altamente integrado puede construirse paso a paso por incorporación de cambios mutacionales que, aunque individualmente tienen a menudo un efecto insignificante, incorporados secuencialmente pueden interactuar

a partir de un episodio mutacional para adquirir una nueva función, un proceso denominado técnicamente epistasis con umbral. Este es el caso de la evolución de las proteínas reguladoras en los receptores hormonales esteroideos de los vertebrados (Dean y Thornton 2007). Lo mismo ocurre en el caso de la base genética del aislamiento reproductivo. Atribuida tradicionalmente a unos pocos genes mayores, los estudios de amplia asociación genómica (GWAS, del inglés *Genome Wide Association Studies*) también han revelado que existe una gran cantidad de secuencias genómicas que alcanzan un efecto epistático en el aislamiento reproductivo solo a partir de un umbral (Morán y Fontdevila 2014). En resumen, los actuales análisis funcionales moleculares proporcionan una visión más lúcida del gradualismo, el cual sigue siendo una proposición válida, pero requiere un refinamiento de este concepto en la presente teoría evolutiva.

Otros supuestos mecanismos de fijación (lamarckismo, ortogénesis, uso y desuso, etc.), enmarcados en el término general de herencia blanda por Mayr, fueron adoptados también por Darwin en las últimas ediciones de El Origen, aunque en una categoría muy inferior a la selección natural. La herencia blanda, sensu Mayr, fue descartada completamente por la Síntesis Moderna, pero recientemente este término ha sido usado en un sentido diferente no-lamarckiano que puede causar confusión. Jablonka y Lamb (2010), por ejemplo, definen la herencia blanda como "la transmisión de las variaciones adquiridas durante el desarrollo". El concepto de desarrollo de la herencia blanda está enraizado en el concepto de norma de reacción: el conjunto de fenotipos que un genotipo puede expresar en diferentes condiciones ambientales. En este caso la selección natural elige un genotipo que puede expresar una diversidad de mecanismos fisiológicos y del desarrollo en respuesta a distintos ambientes, es decir selecciona por una plasticidad fenotípica que ante un ambiente no familiar le permite por lo menos sobrevivir. Esta fase inicial de poca aptitud es considerada, sin embargo, importante para algunos evolucionistas porque facilita el tiempo necesario para la aparición de mutaciones o nuevas combinaciones génicas adaptativas que, al menos en algunos individuos, serán fijadas por selección. Este modelo se denomina "efecto Baldwin" porque fue propuesto por James Mark Baldwin (entre otros) a finales del siglo XIX.

Aunque las ideas de Baldwin proporcionan una explicación darwinista a un proceso que podría parecer lamarckista, recientemente se han considerado por algunos como un claro ejemplo en que la adaptabilidad somática precede a la variabilidad genética adaptativa en el proceso

hacia las novedades adaptativas (Kirschner y Gerhart 2005 p. 105; Pigliucci y Müller 2010), enfatizando el concepto de "los genes como seguidores" frente al epítome de "los genes primero". Sin embargo, algunas observaciones realizadas por empiristas revelaron que la plasticidad fenotípica genera en algunos casos fenotipos parcialmente adaptativos al estrés aplicado. Así, la forma de las hojas de la planta *Sagittaria sagittifolia,* que depende de la exposición aire-agua, está directamente relacionada con el intercambio de oxígeno bajo el agua o al aire libre, un proceso somático quizá inicialmente débilmente adaptativo (Schmalhausen 1949). Esta interpretación apoyaría la hipótesis de que una nueva compleja adaptación es el resultado de la modificación del desarrollo de procesos preexistentes en la norma de reacción mediante cambios genéticos estabilizadores.

Waddington (1953) proporcionó la base experimental de la selección estabilizadora, un concepto que denominó asimilación genética. Sometiendo *Drosophila* a diversos tipos de estrés (altas concentraciones de sal en la alimentación, éter durante la embriogénesis, o altas temperaturas en pupas o larvas) observó cambios fenotípicos anómalos (tolerancia a la sal, un par extra de alas o ausencia de venación transversal en alas, respectivamente) que seleccionó durante 20-25 generaciones. En las generaciones iniciales solo el 20 % de las moscas carecían de la vena transversal, pero después de 20 generaciones el número de moscas sin vena ascendió al 90% y ya no era necesario hacer un choque térmico para que no apareciera la vena. Pero lo más importante de este experimento selectivo fue que cuando la población original era consanguínea, es decir sin variabilidad genética, no había respuesta a la selección. El experimento demostró, por tanto, que la selección estabilizadora se ejercía a partir de una composición inicial críptica genética preexistente, era asimilación genética.

Estudios moleculares con las proteínas de choque térmico (Hsp, en inglés "heat shock protein") han contribuido a aportar pruebas moleculares directas de asimilación genética. Estas proteínas ayudan a otras proteínas a mantener su plegamiento correcto frente a sobrecalentamiento u otros tipos de estrés cuando estos son moderados, pero si actúan con gran intensidad aparecen fenotipos aberrantes que pueden ser asimilados mediante selección. Lindquist y sus colaboradores, utilizando mutantes alelos *Hsp83* que disminuyen la actividad de proteínas de choque, obtuvieron un gran aumento de anormalidades en patas, ojos y quetas de *Drosophila* que consiguieron estabilizar mediante selección. El hecho de que estos fenotipos anormales estabilizados en su mayoría no presentaban la mutación *Hsp83* y que mostraran una herencia mendeliana

compleja sugirió a los autores que "las poblaciones fundadoras contenían una gran cantidad de variación genética criptica para estos caracteres" (Rutherford y Lindquist 1998). Otros muchos sistemas de desarrollo albergan variabilidad genética críptica. Este creciente número de evidencias empíricas tienen un significado especial en apoyar el papel del origen gradual frente a los cambios bruscos en el origen de las novedades evolutivas del desarrollo. Pero también revelan que la adaptabilidad somática que puede preceder a la variabilidad genética adaptativa es el resultado de la selección previa de componentes genéticos responsables de una norma de reacción de gran valor evolutivo para una adaptación futura a condiciones ambientales extremas.

Epílogo

Hace más de medio siglo Jacques Monod (1970), un genético premio nobel francés, escribió un libro capital: *Le hasard et la nécessité* (El azar y la necesidad). El azar significa para Monod el componente genético sin sentido adaptativo, es decir la mutación aleatoria; la necesidad es sinónimo de la selección natural. Ambos conceptos operando concertadamente conducen a la evolución adaptativa. Son conceptos análogos a los empleados por Darwin en "descendencia con modificación", descendencia enfatiza el componente genético (mutación) y modificación se refiere al cambio evolutivo (selección natural). Monod intentó cautivar a una audiencia emotiva apelando a su vena poética cuando expresó que "de una fuente de ruido (mutación al azar) la selección es capaz, por sí misma, de extraer toda la música de la biosfera". Este esfuerzo, aunque sustentado por un sólido razonamiento empírico, no parece haber convencido a muchos. Aceptando el evolucionismo, mucha gente asume que la naturaleza humana deja de tener un significado transcendente sobrenatural, algo inaceptable para gran parte de seres humanos, lo cual me hace sospechar del calificativo de sapiens para nuestra especie. Sin embargo, la interpretación evolutiva de los seres vivos está aceptada prácticamente por todos los científicos profesionales.

Darwin propuso su teoría en un momento de amplia ignorancia en disciplinas básicas como la genética y la ecología. Los avances científicos han ido modulando el darwinismo original, primero a través de la Síntesis Moderna, basada principalmente en la genética de poblaciones, y después con los avances en la genética molecular. Finalmente, la llegada de la era genómica y postgenómica nos permite profundizar en los mecanismos evolutivos y explicar paradojas como la falta de correlación positiva entre el tamaño del genoma y la complejidad organísmica. La mayoría de las disputas

sobre el papel de los nuevos descubrimientos en los pilares del darwinismo se centran en desafiar el papel predominante de la selección natural en la evolución. En otro nivel el papel de la deriva genética y otros sucesos aleatorios han sido también considerados como factores evolutivos predominantes. En estos casos, me inclino a pensar que existe un malentendido sobre el carácter oportunista de la selección natural. No debemos olvidar que los posibles cambios genómicos fijados por deriva genética, recluta genética, transferencia horizontal, reunión genómica por simbiosis, duplicaciones, u otros mecanismos no adaptativos en principio, son procesos que aportan nueva variabilidad para ser seleccionada en un futuro por el carácter oportunista de la selección natural.

A lo largo de este artículo he tratado de explicar cómo la genética ha proporcionado bases sólidas para la fundamentación de la teoría evolutiva. De hecho constituye el factor de "descendencia" en el epítome de la evolución darwinista. También he destacado su esforzada introducción en España y su florecimiento en los años 1980-1990, resaltando algunos pioneros ilustres, sobre todo en relación con los aspectos más evolutivos de su contribución. Aunque la evolución es una disciplina multilateral que abarca todas las disciplinas biológicas, como se observa en este número monográfico, el contenido de este artículo está centrado en la genética. Sin embargo, puesto que la "modificación" en el epítome darwinista es la otra parte definitoria del concepto de evolución, me he permitido subrayar aquí el papel de la selección natural como artífice principal del cambio evolutivo. Para una ampliación del papel genómico en la teoría evolutiva remito a Fontdevila (2011) y a una obra más divulgativa (Fontdevila y Serra 2013). En la tabla adjunta he intentado resumir el desarrollo experimentado, en sus distintos aspectos, por la teoría evolutiva desde el darwinismo inicial hasta la Síntesis Moderna, indicando finalmente algunas concreciones y extensiones promovidas por los actuales conocimientos.

Para terminar, pienso que deberíamos apreciar la grandiosidad del universo genómico dentro de nosotros no solo por su aplicación a nuestro bienestar, que también, sino porque es el resultado de la evolución de otros genomas con los que estamos emparentados y a los que debemos respeto y admiración. El significado de todo esto es que el universo cósmico no solo ha alcanzado un estadio en que uno de sus logros evolutivos, los humanos, puede pensar sobre el universo mismo, sino también que, mirándose a través de nosotros, el universo cósmico puede apreciar su belleza. Aunque este *allegro finale* parezca misticismo, debería tomarse como un signo de felicidad "*ma non troppo*". Todo depende de nuestra supuesta sabiduría.

Tabla. Algunas comparaciones entre Darwinismo, Síntesis Moderna y perspectivas actuales en distintos aspectos clave de la teoría evolutiva.

Tema	Darwinismo	Síntesis Moderna	Estado actual y nuevas aportaciones
1. Material para la evolución	Factores heredables desconocidos	Genes mendelianos como unidades de herencia	Variación del ADN: sustituciones, inserciones y deleciones, elementos reguladores: elementos transponibles (ETs), CREs, pequeños RNAs, entre otros mecanismos.
2. Mecanismos de fijación	Selección natural (¿posible herencia blanda?)	Selección natural y deriva genética (sin herencia blanda)	Selección natural y deriva genética siguen siendo centrales. Se añaden la recluta genética y la selección de fondo. La fijación neutra es importante al nivel molecular. La evolución epigenética es un campo en expansión.
3. Evolución del desarrollo y plasticidad	Importante pero desconocida en gran parte	No considerada	La biología evolutiva del desarrollo (EVODEVO) explica la evolución de la forma. La asimilación genética es un factor importante en la plasticidad fenotípica porque facilita la adaptación a los ambientes cambiantes o estresantes.
4. Gradualismo: *natura non facit saltum*	La evolución ocurre mediante cambios pequeños y graduales	Se mantiene el gradualismo, aunque con tasas variables.	El gradualismo es la regla en la mayoría de los cambios reguladores del desarrollo, aunque son posibles algunos saltos evolutivos como en la transmisión génica horizontal y en la simbiosis.
5. Externalismo: el ambiente como condicionante de la adaptación	El ambiente condiciona la adaptación.	El ambiente condiciona la adaptación.	El ambiente continúa siendo fundamental. A veces los constreñimientos positivos son homologías profundas que canalizan algunos linajes a la convergencia. La adaptación somática puede preceder los cambios génicos y facilitar la asimilación genética.
6. Complejidad biológica	Evoluciona por acumulación de nuevas mutaciones adaptativas	Evoluciona por acumulación de nuevas mutaciones adaptativas	La selección de mutaciones adaptativas es importante, pero además la complejidad emerge de la interacción entre genes y redes génicas. La evolución se facilita por la robustez de las redes génicas que puede amortiguar perturbaciones y facilitar la evolución bajo condiciones de estrés.

Agradecimientos

Agradezco la revisión, comentarios e informaciones a este artículo realizados por Mauro Santos, Antonio Barbadilla, Sonia Casillas y Juan Pascual Anaya. El autor es miembro del proyecto de generación de conocimiento PID2024-162000NB-l00 del Ministerio de Ciencia, Innovación y Universidades.

Bibliografía

Bradshaw, H.D., Jr., Otto, K.G., Frewen, B.E., McKay, J.K. y Schemske, D.W. 1998. Quantitative trait loci affecting differences in floral morphology between two species of monkeyflower (*Mimulus*). *Genetics*, 149(1): 367–382.

Carroll, S.B. 2006. *The Making of the Fittest*. W.W. Norton and Co., New York.

Carroll, S.B., Gates, J., Keys, D.N. *et al*. 1994. Pattern formation and eyespot determination in butterfly wings. *Science*, 265: 109–114.

Casillas, S. y Barbadilla, A. 2017. Molecular population genetics. *Genetics*, 205: 1003–1035.

Charlesworth, B., Morgan, M.T. y Charlesworth, D. 1993. The effect of deleterious mutations on neutral molecular variation. *Genetics*, 134(4): 1289–1303.

Darwin, C.R. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. 1st. ed. John Murray, London. Traducción española de Antonio de Zulueta: *El Origen de las Especies* (1988). 6ª ed. Colección Austral. Espasa-Calpe S.A., Madrid.

Dean, A.M. y Thornton, J.W. 2007. Mechanistic approaches to the study of evolution: the functional synthesis. *Nature Reviews Genetics*, 8: 675–688.

Fontdevila, A. 2011. *The Dynamic Genome. A Darwinian Approach*. Oxford Univ. Press.

Fontdevila, A. 2014. El largo camino de la genética de poblaciones en España: una retrospectiva. *eVOLUCIÓN*, 9(2): 7–25.

Fontdevila, A., Mendez, J., Ayala, F.J. y McDonald, J. 1975. Maintenance of allozyme polymorphisms in experimental populations of *Drosophila*. *Nature*, 255: 149–151.

Fontdevila, A. y Serra, L. 2013. *La Evolución Biológica. Una Reconstrucción Darwinista*. SESBE y Ed. Síntesis, Madrid.

Gillespie, J.H. 2001. Is the population size of a species relevant to its evolution? *Evolution*, 55: 2161–2169.

Haldane, J.B.S. 1937. Genetics in Madrid. *Nature*, 139: 331.

Harris, H. 1966. Enzyme polymorphisms in man. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 164: 298–310.

Jablonka, E. y Lamb, M.J. 2010. Transgenerational epigenetic inheritance. En: Pigliucci, M. y Müller, G.B. (eds.), *Evolution: The Extended Synthesis*, pp. 138–174. MIT Press, Cambridge, MA, USA.

Jones, D.F. y Gallastegui, C.A. 1919. Some factor relations in maize with reference to linkage. *The American Naturalist*, 53: 239–246.

Kimura, M. 1968. Evolutionary rate at the molecular level. *Nature*, 217: 624–626.

Kirschner, M.W. y Gerhart, J.C. 2005. *The Plausibility of Life: Resolving Darwin's Dilemma*. Yale University Press, New Haven, CT, USA.

Lewontin, R. y Hubby, J.L. 1966. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics*, 54: 595–609.

Lynch, M. 2007. *The Origins of Genome Architecture*. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.

Monod, J. 1970. *Le Hasard et la Nécessité*. Editions du Seuil, Paris. Traducción Española: *El Azar y la Necesidad* (1981). Tusquets Ed., Barcelona.

Morán, T. y Fontdevila, A. 2014. Genome-wide dissection of hybrid sterility in *Drosophila* confirms a polygenic threshold architecture. *Journal of Heredity*, 105(3): 381–396.

Ohta, T. 1992. The nearly neutral theory of molecular evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23: 263–286.

Pigliucci, M. y Müller, G.B. (eds.) 2010. *Evolution: The Extended Synthesis*. MIT Press, Cambridge, MA, USA.

Quiring, R., Walldorf, U., Kloter, U. y Gehring, W.J. 1994. Homology of the eyeless gene of *Drosophila* to the Small eye gene in mice and Aniridia in humans. *Science*, 265: 785–789.

Rutherford, S.L. y Lindquist, S. 1998. Hsp90 as a capacitor for morphological evolution. *Nature*, 396: 336–342.

Schmalhausen, I.I. 1949. *Factors of Evolution: The Theory of Stabilizing Selection*. Blakiston, Philadelphia, PA, USA. Traducción inglesa de I. Dordick, con edición de Th. Dobzhansky.

Shapiro, M.D., Marks, M.E., Peichel, C.L. *et al*. 2004. Genetic and developmental basis of evolutionary pelvic reduction in threespine stickleback. *Nature*, 428: 717–723.

Smith, J.M. y Haigh, J. 1974. The hitchhiking effect of a favourable gene. *Genetics Research*, 23: 23–35.

Smocovitis, V.B. 1996. *Unifying Biology. The Evolutionary Synthesis and Evolutionary Biology*. Princeton Univ. Press. Princeton, New Jersey.

Waddington, C.H. 1953. Genetic assimilation of an acquired character. *Evolution*, 7: 118–126.

Wright, S. 1969. *Evolution and the Genetics of Populations. Vol. 2. The Theory of Gene Frequencies*. Univ. Chicago Press. Chicago.

Boletín de la SESBE
Vol. 20(1) Octubre 2026

La síntesis evolutiva y la zoología

Adrià Casinos, Profesor emérito. Departamento de Biología Evolutiva, Ecología y Ciencias Ambientales. Universidad de Barcelona. acasinos@ub.edu

Introducción

La síntesis evolutiva, es decir, la teoría evolucionista cuyas bases surgen entre 1920 y 1950, es también conocida bajo otros términos, la mayor parte de ellos poniendo el acento sobre su carácter sintético, que se refleja en el nombre, ya que se considera que las aludidas bases surgieron de la fusión de la genética de poblaciones y de la aportación más genuina de Darwin, la teoría de la selección natural. A grandes rasgos, también equivale a lo que se conoce muchas veces como neodarwinismo, aunque la equivalencia no sea exacta, ya que el término neodarwinismo existía previamente a la síntesis, como se verá en su momento. Es cierto que la síntesis dio carta de naturaleza a un darwinismo renovado, poniendo fin al período histórico de "eclipse" del pensamiento de Charles Darwin; un eclipse si se quiere no total, pero que afectaba preferentemente al citado núcleo de dicho pensamiento, la selección natural.

Bowler (1985), en un análisis muy concienzudo de la cuestión, fija, de forma un tanto orientativa, 1894 como fecha de inicio de ese período de eclipse y, concretamente, en la reunión en dicho año de la *British Association for the Advancement of Science*. Aunque Thomas Henry Huxley se empleó, una vez más, a fondo para defender el darwinismo, digamos, genuino, lo cierto es que tanto él como otros científicos afines (E. Ray Lankester, por ejemplo) no tenían nada que oponer

a los, en aquel momento, famosos cálculos de lord Kelvin sobre la antigüedad de la Tierra, que constituían el principal argumento contra la suficiencia de la selección natural como mecanismo evolutivo.

Es evidente que no se cuestionaba globalmente a Darwin, ni mucho menos a la idea genérica de evolución. Se recuperaban de él, o en relación a él, supuestos mecanismos alternativos o complementarios a la selección natural, como, por ejemplo, la herencia de caracteres adquiridos. En consecuencia, los años del eclipse del darwinismo fueron de un gran auge de las ideas neolamarckistas, en coincidencia o no con las hipótesis mutacionistas o las ortogenéticas (Bowler, 1985).

Estas páginas son sobre la relación entre zoología y síntesis evolutiva, tal como reza el título. Sin embargo, debo hacer dos aclaraciones. La primera es que no resulta nada fácil fijar los límites de la zoología respecto a ciencias, digamos, vecinas. La causa está en el carácter de ciencia madre de aquella, de la que a lo largo de la historia se han desgajado otras a partir de metodologías especializadas, de forma que es posible que en mi redactado invada algún área afín. La segunda es que si bien la revisión está enfocada en España, me ha parecido imprescindible hablar de los orígenes de la síntesis en relación con la zoología sin distinciones geográficas; orígenes que no fueron precisamente españoles, como se sabe. Además, por razones sociopolíticas propias de nuestro país, la ya repetidamente citada síntesis llegó tarde y, consecuentemente, tuvo poca influencia en el campo zoológico, como veremos en su momento.

Orígenes y desarrollo de la síntesis evolutiva

Si resulta arriesgado fijar el principio de la época de eclipse del darwinismo evocada, lo es todavía más identificar el momento en que dicha época se puede dar por acabada, que coincidiría *grosso modo* con los inicios de la síntesis. En realidad, sería incluso absurdo plantearlo en dichos términos. Digamos que en los albores del siglo XX se produce un paulatino desprestigio, en términos empíricos, de los supuestos mecanismos alternativos a la selección natural, hasta convertir a sus defensores en minoritarios.

El punto de partida de la síntesis evolutiva implicaría la asunción de tres principios básicos: abandono del neolamarckismo, o sea de la herencia de los caracteres adquiridos; revalorización de la selección natural como mecanismo evolutivo global, y asimilación del mendelismo. Ahora bien, dicha asunción no fue por supuesto universal, de for-

"En los albores del siglo XX se produce un paulatino desprestigio de los supuestos mecanismos alternativos a la selección natural."

ma que a lo largo de toda la pasada centuria siguieron existiendo núcleos defensores de la herencia somática, de la ortogénesis o del mutacionismo. E intentaré demostrar que incluso en el momento presente hay tendencias importantes que, si bien no niegan la selección natural, malinterpretan e infravaloran su papel como mecanismo evolutivo. Ahora bien, dejando aparte esta última circunstancia, debe decirse que durante el período aludido de eclipse siempre hubo zoólogos, o biólogos en un sentido amplio, que defendieron uno u otro de los dos primeros principios básicos mencionados, o ambos, asegurando su continuidad. Estrictamente hablando, lo que se ha llamado, de forma más o menos equívoca, neodarwinismo solo tendría de Darwin la recuperación de la selección natural como mecanismo evolutivo, ya que el autor del *Origen de las especies* siempre aceptó la herencia de los caracteres adquiridos y nunca propuso una teoría genética que ni de lejos se aproximara al mendelismo.

El mecanismo de la herencia que proponía, la pangénesis, no tenía base empírica. Darwin nunca conoció el trabajo de Mendel, por la sencilla razón de que al parecer nunca lo leyó. Contrariamente, el análisis de las anotaciones de Mendel a obras de Darwin y su correspondencia con el botánico suizo Karl Wilhelm von Nägeli, así como cierta terminología que utilizó en su trabajo, parecen demostrar que había asimilado el pensamiento evolucionista sin prejuicios religiosos, pero cuestionaba las hipótesis sobre la herencia contenidas en el *Origen de las especies* por entrar en contradicción con los resultados de su trabajo experimental (Fairbanks, 2020).

El redescubrimiento, alrededor de 1900, de la obra de Gregor Mendel por el holandés Hugo de Vries, el alemán Carl Correns y el austríaco Erich von Tschermak, de forma independiente, y la teoría del plasma germinal de Weismann, desterrando la herencia somática, permitieron modificar radicalmente el panorama desde el punto de vista de disponer de elementos empíricos en los que basar una teoría de la herencia.

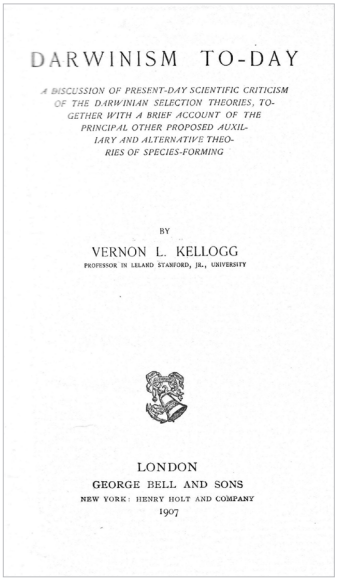
La aparición de *Genetics and the Origin of Species* de Theodosius Dobzhansky, en 1937, se considera como la formalización de la referida síntesis entre la genética mendeliana y la teoría de la selección natural. La obra no sería traducida en España hasta 1955, en el marco de la *Biblioteca Ybis de Ciencia Biológica,* dirigida por Faustino Cordón y publicado por *Revista de Occidente*.

Boletín de la SESBE
Vol. 20(1) Octubre 2026

Ahora bien, desde los primeros años del siglo, y con anterioridad a la obra de Dobzhansky, habían sido publicados diversos títulos que abordaban parcialmente el tema. A título de ejemplos pueden citarse *The mechanism of Mendelian Heredity* (1915) o el más divulgativo *A critique of the theory of the evolution* (1916), ambos de Thomas Hunt Morgan (el primero junto a Alfred H. Sturtevant, Hermann J. Muller y Calvin B. Bridges). Este último título fue traducido en España muy tempranamente (1921).

Con frecuencia cuando se habla o se citan esos títulos, y otros, pioneros de la síntesis, se olvida uno que, a mi parecer, es de especial importancia dada la temática de este artículo, en la medida en que su autor fue un zoólogo, digamos, clásico y el libro está escrito desde una perspectiva zoológica. Se trata de la obra de Vernon L. Kellogg *Darwinism To-Day* (1907) (Figura 1). Profesor de entomología en la Universidad de Stanford, Kellogg pasó de sus estudios de tipo morfológico a interesarse por la herencia y la adaptación a raíz del citado redescubrimiento del trabajo de Gregor Mendel y ello le condujo a intentar estudiar los organismos en condiciones controladas, pero que repitieran en la medida de lo posible, las naturales. Es lo que se conoció como "*bionomics*".

El término, que podría traducirse al castellano por "bionómica", tiene su origen, como tantos otros, en Ernst Haeckel, que lo definió en su *Generelle Morphologie der Organismen* (1866) como la rama de la fisiología que se ocuparía del "estudio de las relaciones de los seres vivos con el mundo exterior, de su hábitat, de sus costumbres, sus enemigos, sus parásitos". Sin embargo, el vocablo pronto adquirió en Inglaterra un significado diferente de la mano de E. Ray Lankester quien definió *bionomics* como "*The study of the organisms in settings similar to their natural environments*" pero "*settings that also allowed for detailed observation and controlled experimentation*". El modelo serían los laboratorios de biología marina.



DARWINISM TO-DAY

A DISCUSSION OF PRESENT-DAY SCIENTIFIC CRITICISM OF THE DARWINIAN SELECTION THEORIES, TOGETHER WITH A BRIEF ACCOUNT OF THE PRINCIPAL OTHER PROPOSED AUXILIARY AND ALTERNATIVE THEORIES OF SPECIES-FORMING

BY

VERNON L. KELLOGG

PROFESSOR IN LELAND STANFORD, JR., UNIVERSITY

LONDON
GEORGE BELL AND SONS
NEW YORK: HENRY HOLT AND COMPANY
1907

Figura 1. Primera página de *Darwinism to-day* de Vernon L. Kellogg.

El propósito de Kellogg con la metodología bionómica era "*elucidating the laws of evolution*". En último extremo, la selección natural. En *Darwinism to-day* Kellogg emplea ya el término "*neo-Darwinism*", en el marco de la definición de George John Romanes, que implicaría aceptar la teoría del plasma germinal, negar la herencia somática y desechar cualquier mecanismo alternativo a la selección natural; de hecho, Romanes lo establece en confrontación con el neolamarckismo.

El libro de Kellogg contiene un apéndice a su capítulo "*Other theories of species forming*" encabezado por una muy elogiosa referencia a Mendel y su trabajo, definiendo al monje agustino como "*... the man whose name will undoubtedly live forever in the annals of biological science*". Añade una amplia bibliografía sobre el redescubrimiento, citando no solo la de los redescubridores dígase oficiales, o sea de Vries, Correns y von Tschermak, sino, complementariamente, artículos de William Bateson y Lucien Cuénot sobre Mendel y la herencia mendeliana, ambos muy tempranos (1902). El de Bateson es una defensa del método y de los resultados del monje de Brno, además de una transcripción del trabajo original de éste en inglés, mientras que el de Cuénot consiste en un resumen de sus experimentos sobre la herencia mendeliana de la pigmentación en ratones, que constituyen los primeros experimentos de ese tipo en el ámbito zoológico. En resumen, *Darwinism to-day* contiene ya todos los elementos básicos de la síntesis.

Por supuesto que posteriormente se publicaron diversos textos de zoólogos encuadrados en el neodarwinismo. Habría que destacar Rensch (1960) y los diversos de Mayr. En general, en el terreno concreto de la morfología se desarrolló una visión centrada en lo que se ha llamado, a veces despectivamente, "programa adaptacionista", producto de la importancia que dio la síntesis a la selección natural y a lo que se considera su resultado, la adaptación. De esta manera se abordaron de manera novedosa temas hasta entonces analizados desde un enfoque de morfología idealista. Clark (1964), a propósito del celoma, es un ejemplo.

Desde el punto de vista zoológico quizá la principal aportación de la síntesis evolutiva afectó al concepto de especie y de especiación. O al menos son los aspectos en que se puso más énfasis. Y sin duda fue Ernst Mayr el que más teorizó el problema. Estableció como modelo casi universal de especiación el geográfico o alopátrico, un modelo que tiene muy poco, o más bien nada de darwinista (Casinos, 2017b). Un importante precursor de esta teoría fue el alemán Moritz Wagner (Figura 2), contemporá-

neo de Charles Darwin, quien siempre se mostró en desacuerdo con Wagner en que el aislamiento geográfico fuera necesario para la formación de nuevas especies (Darwin, 1901[1872], p. 127). Sin lugar a dudas, porque el modelo simpátrico se ajustaría más al principio de la selección natural.

No obstante, no puede afirmarse ni mucho menos que la visión de Mayr sobre especiación fuera universal entre los digamos "padres fundadores" de la síntesis. Un buen ejemplo lo tenemos en Huxley (1971[1940]) (Figura 3), que defiende un punto de vista más amplio del concepto de aislamiento, planteando que los de tipo ecológico, fisiológico y genético pueden ser tan efectivos como el geográfico. Significativo, a mi parecer, que Huxley no cite ninguna obra de Mayr entre la bibliografía de su trabajo. Debe tenerse en cuenta que *The New Systematics* ha de interpretarse como la contribución fundamental de la síntesis evolutiva a esa rama de la biología. La visión de la clasificación reflejada en dicha obra es conocida con el nombre de sistemática o taxonomía evolutiva. En realidad, la síntesis no construyó un corpus taxonómico sólido, siempre más preocupada por el "*process*" que por el "*pattern*" (véase más adelante). Se restringió en gran medida al tema de la especie y la especiación, como he señalado anteriormente, sus-



Figura 2. Moritz Wagner.

tentando, además, una visión realista de la citada unidad taxonómica, en abierta ruptura con la visión nominalista que había prevalecido en los ambientes no fijistas desde Lamarck; incluyendo a Darwin. Tampoco incidió demasiado la síntesis en otros aspectos del corpus zoológico. Con frecuencia se ha dicho que hubo un cierto divorcio con la morfología y, en especial, la embriología. Creo que ese punto de vista es, en parte, infundado. Volveré sobre ello. El énfasis puesto en el binomio forma-función y en la idea de adaptación,

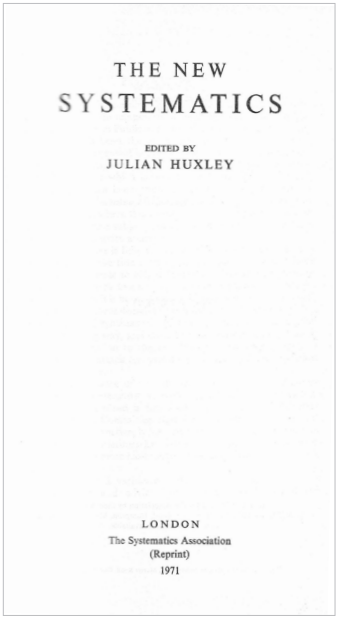


Figura 3. Primera página de *The new systematics*.

indisoluble de la importancia dada a la selección natural, tuvo la correspondiente consecuencia en la noción de homología como base de una clasificación dígase natural. Ahora bien, para ello se parte de una definición nada operativa: un carácter presente en dos o más taxones es homólogo si está presente en un posible antecesor común. Pero al mismo tiempo la descendencia común se fundamenta en la existencia de homologías. No se fijan criterios de reconocimiento. A lo sumo se aceptan los clásicos (criterio de posición, criterio de calidad específica, y criterio de continuidad o de las formas intermedias). La preocupación por el valor adaptativo de las estructuras, que tuvieron siempre los zoólogos seguidores de la síntesis (en sí loable, ya que evita la morfología especulativa), hizo que no solo se considerase la semejanza estructural, sino la funcional. Pero tal cosa no genera más que confusión. La semejanza funcional implica solo analogía, mientras que la homología es estrictamente una cuestión de forma, tal y como estableció Richard Owen.

Otra aportación importante de la síntesis al terreno zoológico fue la superación de la hipótesis recapitulativa en el sentido haeckeliano (Casinos, 2017a). De Beer [1951(1940)] es una obra fundamental en la historia de la embriología en cuanto a la reformulación de la recapitulación, retomando la idea de Karl von Baer (recapitulación de los estadios embrionarios) en lugar de la de Ernst Haeckel (recapitulación de los estadios adultos). Al mismo tiempo, de Beer replantea la noción de heterocronía a partir de lo establecido también por Haeckel. Posteriormente Stephen Jay Gould modificó los tipos de heterocronía y Alberch et al. (1979) las modelizaron. Creo, pues, que el libro de de Beer es una buena muestra de que en el desarrollo de la síntesis evolutiva no hubo propiamente ese supuesto olvido, que incluso a veces se pretende voluntario, de la morfología.

"El libro de de Beer es una buena muestra de que en el desarrollo de la síntesis evolutiva no hubo propiamente ese supuesto olvido de la morfología."

España. Del darwinismo a la síntesis

Más de una vez se ha dicho que el darwinismo llegó con retraso a España. La afirmación es un poco exagerada, si tomamos como referencia de dicha llegada las traducciones de las obras de Darwin y, en concreto, la del *Origen de las especies*. La versión en castellano más temprana fue publicada en 1872 y corresponde a la primera edición de la obra. Salió a la calle en forma de folletín y se interrumpió su publicación. La primera traducción completa es de 1877, pero se trata ya de una versión de la sexta y última, que se había publicado cinco años antes (1872) (Gomis Blanco y Josa Llorca, 2007). Incluso aceptando que hubiera habido un cierto retraso respecto a otros países de nuestro entorno (la primera traducción francesa de esa sexta edición es de 1876), es innegable que el darwinismo se popularizó rápidamente. Y no solo en el ámbito científico.

Más allá de las obras de Darwin, y siempre en el contexto evolucionista, a Ernst Haeckel, quien gozó de una gran popularidad en los círculos librepensadores, se le tradujeron sus obras más importantes, tanto en el plano estrictamente científico (*Morfología general de los organismos*), como en el divulgativo (*Historia de la creación de los seres organizados según las leyes naturales*). En las universidades el evolucionismo no solo fructificó en el ámbito de las ciencias naturales, sino también en las facultades de medicina donde, según la opinión de Glick (1984), se habría estado más a resguardo de las represalias antidarwinistas, como la que apartó a Odón de Buen de su cátedra en la Universidad de Barcelona por presión del obispo.

En el ámbito estrictamente zoológico es indispensable mencionar la traducción del manual de zoología de Carl Claus (Claus, 1891) (Figura 4) profesor de la Universidad de Viena. Se lo considera como el primero de la materia que introdujo la teoría evolucionista, con una fuerte defensa de la selección natural.

Si en el caso del primer darwinismo se puede discutir si hubo retraso o no en su llegada a España, en el caso de la síntesis, si bien su conocimiento llegó en su momento a España, no tuvo efectos prácticos. Principalmente por la guerra civil, el aislamiento posterior y la ideología antievolucionista generada durante gran parte

Boletín de la SESBE
Vol. 20(1) Octubre 2026

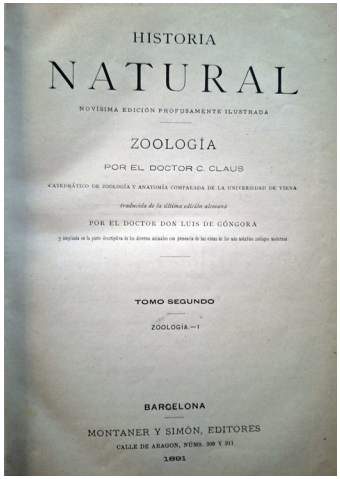

HISTORIA
NATURAL
NOVÍSIMA EDICIÓN PROFUSAMENTE ILUSTRADA
ZOOLOGÍA
POR EL DOCTOR C. CLAUS
CATEDRÁTICO DE ZOOLOGÍA Y ANATOMÍA COMPARADA DE LA UNIVERSIDAD DE VIENA
traducida de la última edición alemana
POR EL DOCTOR DON LUIS DE GÓNGORA
y ampliada en la parte descriptiva de los diversos animales con presencia de las obras de los más notables zoólogos modernos
TOMO SEGUNDO
ZOOLOGÍA—I
BARCELONA
MONTANER Y SIMÓN, EDITORES
CALLE DE ARAGÓN, NÚMS. 309 Y 311
1891

Figura 4. Primera página de la traducción española del Tratado de Zoología de Carl Claus, incluido en la Historia Natural de la editorial Montaner y Simón.

"La guerra civil y la inmediata posguerra truncan totalmente la difusión de las ideas evolutivas en España, coincidiendo con los años en los que la síntesis alcanza su máximo desarrollo e influencia."

de los años del franquismo. Ya en la década de 1920 aparecen traducciones de textos básicos de la nueva escuela de teoría evolutiva. Pueden mencionarse la ya citada de Morgan en 1921, y la de Animal Biology de J.B.S. Haldane y Julian Huxley en 1929. Lo que se produjo fue una interrupción por causas sociopolíticas.

La guerra civil y la inmediata posguerra truncan totalmente la difusión de las ideas evolutivas en España, coincidiendo con los años en los que la síntesis alcanza su máximo desarrollo e influencia. Razones muy importantes fueron por un lado el exilio de figuras señeras de la ciencia española y, por el otro, el aislamiento; pero también las hubo de orden ideológico, dado que el régimen franquista desmontó toda la infraestructura que había permitido el progreso científico, en especial la Junta de Ampliación de Estudios (JAE), con sus laboratorios, sustituyéndola por el Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC), colocado bajo la égida de la Iglesia Católica y, en especial, del Opus Dei. El evolucionismo fue un aspecto de la ciencia especialmente atacado, siendo sustituido por una cierta teología natural de base creacionista. Tan solo en la década de 1950 se reanudan las traducciones de obras de biología evolutiva, como el libro de Dobzhansky indicado anteriormente. El hueco es cubierto en parte desde la América hispana (Huxley, 1965) incluso en aspectos heterodoxos respecto a la síntesis, como la obra de Richard Goldschmidt *The Material Basis of Evolution* (publicado en 1940 y traducido

en 1943). Cabe decir que, si se quiere un tanto sorprendentemente, el punto de inflexión fue posible a través de la Iglesia, el único poder paralelo al del Estado totalitario y tutor ideológico designado por éste, con la publicación de *La Evolución* (Crusafont, Meléndez y Aguirre, 1966).

¿Hasta qué punto la zoología española fue influida por la síntesis evolutiva? A mi entender muy poco y en aspectos marginales. Como ya dije en otro momento (Casinos, 2017a) la zoología española vivió de espaldas a las aportaciones de la síntesis en esa materia. Es más, durante el período correspondiente es evidente una ausencia de formalización de la materia o, en su defecto, una formalización endeble o anacrónica respecto a lo que estaba sucediendo en otros lares.

A mi parecer, el único intento de formalización llevado a cabo se le debe a Enrique Gadea Buisán, catedrático de Invertebrados no Artrópodos en la Universidad de Barcelona. Desgraciadamente, no nos legó ningún texto que reflejara globalmente su visión zoológica. Nos tenemos que conformar con trabajos aislados (Gadea, 1976, por ejemplo) y en las conversaciones mantenidas entre ambos (él y yo) sobre determinados temas. Enrique Gadea era un fiel seguidor de las concepciones del zoólogo alemán Adolf Remane, a quien conoció personalmente. Aceptó y difundió la versión propia de Remane sobre el origen enterocélico del celoma, basado en un criterio totalmente de morfología especulativa, en donde el valor adaptativo de la estructura estaba totalmente ausente. Se discute si es correcto considerar a Remane como un morfólogo idealista y si tenía o no una posición crítica, aunque no contraria a la síntesis. Parece evidente un pensamiento opuesto al poblacional representado, en concreto, por Ernst Mayr, quien tuvo una relación muy, digamos, complicada con Adolf Remane. Véase Casinos (2017a) para un análisis más detallado de la cuestión. Quizá es por eso más adecuado hablar, en el caso de Remane y, consecuentemente, en el de Gadea, de una morfología especulativa, tal y como he hecho antes, fuertemente enraizada en las ideas de Haeckel, como señala Hadži (1963). Además, ambos (Gadea y Remane) compartían su escasa preocupación por el *"process"* (véase a continuación), es decir, estaban más interesados por la diversidad animal que por sus causas.

Como remarcó algún autor (Clark, 1964) dicha morfología especulativa llegaba a extremos tales, en lo que respectaba a la reconstrucción de los antecesores, que parecía que, a diferencia de la fauna actual, aquellos no estuvieran sometidos a las limitaciones ambientales. En otras palabras, pareciera que no rigiera para

ellos el principio que la especulación ha de tener sus límites y, en el campo de la zoología, eso significa que los animales hipotéticos han de ser estructuralmente y funcionalmente posibles. La filogenia construida sin esos límites hizo que Libbie Henrietta Hyman escribiera, sobre las hipótesis que circulaban en torno al origen de determinados grupos zoológicos o estructuras: "*Anything said on these questions lies in the realm of fantasy*" (citado por Clark, 1964).

Una visión global sobre la zoología española en fecha tan relativamente tardía, para lo que estamos tratando, como 1969, la puede dar el I Simposio Internacional de Zoofilogenia, celebrado en ese año en la Universidad de Salamanca. El esfuerzo por conseguir invitados de altos vuelos (Ayala, Grassé, Rensch, Simpson), contrastaba con la imagen anacrónica que daban de la zoología la mayoría de comunicaciones: muy pocas referencias a la síntesis, una sola sobre taxonomía numérica y ausencia total del cladismo (Casinos, 2017a).

La síntesis en entredicho

Cualquier paradigma científico es susceptible de crítica y de ser sustituido total o parcialmente. En ese contexto la síntesis evolutiva ha sido objeto de una serie de revisiones; algunas justificadas; otras no tanto, o en absoluto.

Está ampliamente admitido que la evolución biológica incluye dos aspectos diferentes y complementarios, el "*pattern*" y el "*process*", en terminología inglesa (términos ya utilizados anteriormente). El primero implica la distribución de las formas vivas y las relaciones entre dichas formas, mientras que el segundo sería la causa de ello; si se quiere la teoría evolutiva, propiamente dicha (Ridley, 1986). Pues bien, la síntesis evolutiva ha sido objeto de fuertes críticas en ambos aspectos.

Desde el punto de vista del "*pattern*" la crítica ha venido básicamente de la mano del cladismo o sistemática filogenética. El libro original de Willi Hennig, publicado en 1950, pasó muy desapercibido hasta aparecer la versión inglesa en 1966. En 1968 se publicó en Argentina una versión en lengua castellana, que no trascendió en absoluto en España. No es hasta la década de 1980 que el cladismo empezó a difundirse en nuestro país; pero cabe decir que, a partir de ese momento, tuvo una expansión muy rápida en el campo de la zoología española, tanto en su aplicación a datos morfológicos como moleculares. Un claro contraste con lo ya dicho sobre la taxonomía evolutiva, que puede decirse que pasó sin pena ni gloria.

Incluso la taxonomía numérica, posterior a la evolutiva, tuvo una audiencia también restringida.

Cabe decir que el cladismo ha ido mucho más allá en la formalización de una nueva sistemática que lo hizo la síntesis, que siempre estuvo más preocupada por el "*process*" que por el "*pattern*", como se ha comentado. La diferencia reside también en que el "*pattern*" cladista no está asociado a una determinada concepción de la teoría evolutiva. Eclécticamente, es perfectamente compatible con los principios generales de la síntesis evolutiva, actualizados, pero sin olvidar que ha habido una tendencia, el llamado "*pattern cladistics*", en cierta manera flor de un día, que consideraba que el darwinismo, desde buen principio, había sido un ruido de fondo que había perturbado el desarrollo normal de la sistemática, pretendiendo volver a una supuesta "edad de oro" de dicha disciplina previa a la aparición de la teoría evolutiva (Ridley, 1986).

Desde el punto de vista didáctico los principios básicos de la sistemática filogenética se enseñan en todos los centros universitarios españoles de biología, hasta donde yo tengo noticia. Cuestión aparte es si se pone o no suficiente énfasis en que existe una teoría evolutiva a la que debe asociarse la tarea de estudiar la sistemática.

Las aportaciones del cladismo, que enmiendan asunciones de la sistemática evolutiva, se podrían resumir como: redefinición del concepto de homología, con la diferenciación entre plesiomorfía (estado ancestral o primitivo del carácter) y apomorfía (estado derivado del carácter); concepto de parafiletismo, a partir del de plesiomorfía (un grupo parafilético está fundado en caracteres primitivos y no comprende todos los descendientes del antecesor común); esquema dicotómico como base del cladograma; sustitución de la relación antecesor-descendiente por la de grupos hermanos. De forma secundaria, puede añadirse en el haber del cladismo el ser la base de la biogeografía histórica, en especial del modelo vicariante, como alternativa, a veces con pretensiones de totalidad, a la teoría dispersionista. Si bien los planteamientos citados estrictamente filogenéticos del cladismo parecen lógicos, no ocurre lo mismo con el modelo biogeográfico vicariante, que se había planteado con un cierto dogmatismo (Casinos, 2017b).

Las críticas o alternativas desde la zoología a la síntesis por lo que se refiere al "*process*" atañen a diferentes aspectos. Por ejemplo, a la especiación. La hipótesis tan cara a Ernst Mayr de la alopatría como mecanismo prácticamente universal es, a todas luces, insostenible. Hay demasiada evidencia de especiación en

simpatría, sobre todo en los últimos decenios (Casinos, 2017b). Los peces cíclidos africanos, tanto en la zona de los lagos del este del continente, como en zonas lacustres del Camerún, nos proporcionan ejemplos de especiación que difícilmente se pueden interpretar en condiciones de alopatría. Importantes especializaciones tróficas y diferencias de tamaño parecen ser las causas de unos procesos explosivos de especiación, que se habrían producido en un tiempo muy corto por lo que hace al caso: unos 1.000–2.000 años en el lago camerunés Ejagham (Poelstra *et al*., 2018).

Otra visión crítica al "*process*" fruto de la síntesis ha sido el modelo de los equilibrios interrumpidos, concebido en un principio como una alternativa global al gradualismo filético, pero reducido posteriormente a una posibilidad alternativa (Casinos, 2017b). El modelo atañe básicamente a proponer que el cambio anagenético no se produce antes o después de la cladogénesis, sino en coincidencia con ésta (Figura 5).

En ambos casos las propuestas son admisibles en la medida que hay base empírica para plantear las respectivas

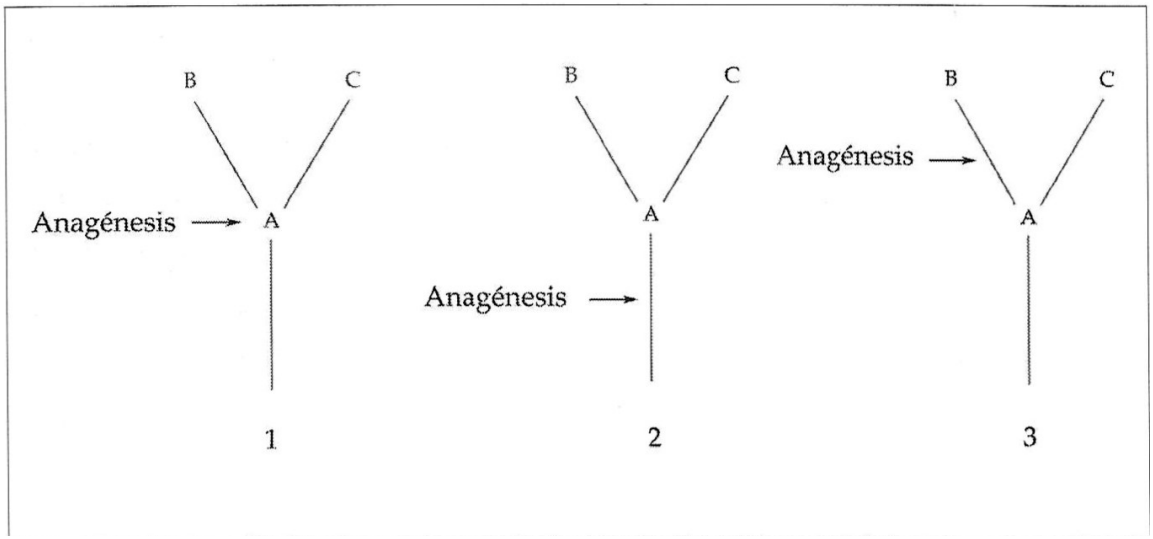


Figura 5. Tres escenarios teóricos sobre la relación temporal entre cladogénesis y anagénesis. 1. Simultaneidad entre ambos procesos. 2. Anagénesis previa a la cladogénesis. 3. Anagénesis posterior a la cladogénesis.

hipótesis, siempre y cuando se tenga una visión plural del problema y no se parta de la pretensión de buscar soluciones únicas a las cuestiones planteadas.

De todos los principios básicos de la síntesis evolutiva quizá el más criticado ha sido el papel de la selección natural en el proceso evolutivo. Es lo que se ha generalizado bajo el nombre de "crítica al programa adaptacionista". Dicha crítica se ha desarrollado bajo dos premisas diferentes. Por un lado, relativizar la importancia de la selección natural, partiendo de la asunción de que el organismo es un todo y no resulta consecuente dar una visión parcial del proceso selectivo en referencia a una determinada estructura. Enfatiza también la existencia de caracteres neutros. Se olvida que, si bien el organismo es un todo integrado, las estructuras responden a diferentes funciones y, consecuentemente, no tiene sentido plantear la optimización en términos de totalidad. En cuanto a la existencia de caracteres estructurales neutros dicha neutralidad no debe interpretarse como si no hubieran sido sometidos al filtro selectivo.

"La peor crítica a la selección natural es la planteada en términos de mecanismos alternativos."

Pero sin duda la peor crítica a la selección natural, por absurda, es la planteada en términos de mecanismos alternativos, en la medida que dichos mecanismos son productores de variabilidad, mientras que la selección natural, tal y como estableció el concepto Darwin, y seguimos utilizándolo, es simplemente un filtro al que se somete cualquier novedad evolutiva (Casinos, 2017b). Queda muy claro en los siguientes párrafos (Darwin, 1901[1872]; págs. 99 y 100).

"Several writers have misapprehended or objected to the term Natural Selection. Some have even imagined that natural selection induces variability, whereas it implies only the preservation of such variations as arise and are beneficial to the being under its conditions of life"

"Unless such occur (occurrence of profitable variations) natural selection can do nothing"

Pues parece que no se lee a Darwin o se hace caso omiso de lo que dejó escrito. En los últimos decenios se ha insistido una y otra vez en poner al mismo nivel mecanismos inductores de variabilidad

morfológica y la selección natural. Incluso en España hay algún que otro ejemplo de tal tipo de afirmación. Así en Sampedro (2007; pág. 57) puede leerse, a propósito de la discusión entre Radhey Gupta y Lynn Margulis sobre el alcance e importancia de la teoría simbiótica de la segunda,

"Gupta cree que el mecanismo simbiótico que creó la célula eucariota es un suceso excepcional...Margulis, sin embargo, está convencida de que la simbiosis, y no la selección natural, es el verdadero motor de la evolución en su conjunto".

Ignoro si realmente Lynn Margulis planteaba la cuestión en estos términos. Conocí a la bióloga estadounidense y, precisamente, le manifesté mi desacuerdo con su pretensión de haber encontrado una respuesta universal al origen no solo de la variabilidad morfológica, sino de la complejidad. No soy nada proclive a aceptar soluciones únicas para problemas complejos, pero por lo que se refiere a la concepción de la selección natural como un posible motor evolutivo, es decir, un papel activo que no de mero filtro, tal como lo plantea Javier Sampedro, no dejo de confesar mi perplejidad respecto a lo escrito, vehemente, por Charles Darwin y citado anteriormente.

Conclusiones

En términos generales, cabe decir que la síntesis incidió muy poco en aspectos relacionados con el "*pattern*", en comparación con la solidez desarrollada en el campo de la teoría evolutiva ("*process*"). La llamada sistemática evolutiva contribuyó muy poco en los temas relacionados con la práctica clasificatoria o filogenética. Centrada sobre todo en el mecanismo especiativo dio a la alopatría una categorización unívoca, simplificando una realidad que se muestra cada vez más compleja.

Por lo que hace a la zoología española en particular, podemos concluir que la influencia de la síntesis evolutiva en ella fue irrelevante. La principal causa, por supuesto, el aislamiento del país a partir de 1939 y el correlativo desmantelamiento de las estructuras que habían permitido un notable avance científico en las primeras décadas del siglo XX. El exilio o la marginación que sufrieron un buen número de científicos contribuyó también a que nuestra zoología viviera de espaldas al desarrollo que estaba experimentando la biología evolutiva en otros países. En el bien entendido que todo ello afectó, en mayor o menor grado, a todas las disciplinas biológicas. El tema evolutivo tenía características ideológicas para el régimen dictatorial y suponía su marginación.

"Los estudios zoológicos españoles han estado durante décadas anclados en aspectos faunísticos, con ausencia de preocupaciones teóricas en relación con la teoría evolutiva."

Hay otro punto a destacar que he dejado para el final y que, sin duda, también contribuyó a la mencionada escasa influencia. Y es el hecho de que los estudios zoológicos españoles han estado durante buena parte del siglo XX absolutamente anclados en aspectos faunísticos, practicando una taxonomía tipológica, con ausencia de preocupaciones teóricas en relación con la teoría evolutiva. Esto quedaba muy reflejado en la docencia, especialmente en los trabajos prácticos, que, en la mayor parte de casos, se reducían al reconocimiento taxonómico, con total ausencia de temas como la anatomía comparada, ya fuera descriptiva o funcional, que implicaban introducirse en el debate evolutivo. Ello supuso que la zoología española había acumulado un notable retraso en su puesta al día, en comparación con otras disciplinas biológicas tales como la fisiología o la genética.

Bibliografía

Alberch, P., Gould, S.J., Oster, G.F. y Wake, D.B. 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology,* 5: 296–317.

Beer, G.R. de 1951(1940). *Embryos and Ancestors*. Clarendon Press, Oxford.

Bowler, P.J. 1985. *El Eclipse del Darwinismo. Teorías Evolucionistas Antidarwinistas en las Décadas en Torno a 1900.* Labor, Barcelona.

Casinos, A. 2017a. 1966-2016: 50 años de cambios en el paradigma zoológico. *eVOLUCIÓN,* 12(1): 50–65.

Casinos, A. 2017b. *Intermezzos. En Torno a Evolución y Evolucionismo*. Ed. Intervención Cultural/Biblioteca Buridán, Vilassar de Dalt, Barcelona.

Clark, R.B. 1964. *Dynamics in Metazoan Evolution. The Origin of the Coelom and Segments*. Clarendon Press, Oxford.

Claus, C. 1891. *Historia Natural. Zoología*. 2 vols. Montaner y Simón, Barcelona.

Crusafont, M., Meléndez, B. y Aguirre, E. (eds.) 1966. *La Evolución.* 1ª ed. Biblioteca de Autores Cristianos, Madrid.

Darwin, C. 1901(1872). *The Origin of Species*. 6ª ed. John Murray, London.

Fairbanks, D.J. 2020. Mendel and Darwin: untangling a persistent enigma. *Heredity,* 124: 263–273.

Gadea, E. 1976. La base morfológica de la Zoología. *Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona,* XLIII(7): 195–284.

Glick, T.F. 1984. El evolucionismo en la obra de Roberto Novoa Santos. En: Sancho i Valls, J. (Coord.), *Darwin a Barcelona*, pp. 461–474. Promociones Publicaciones Universitarias, Barcelona.

Gomis Blanco, A. y Josa Llorca, J. 2007. *Bibliografía Crítica Ilustrada de las Obras de Darwin en España (1857-2005).* CSIC, Madrid.

Hadži, J. 1963. *The Evolution of Metazoa*. Pergamon Press, Oxford.

Huxley, J. 1971(1940). Introductory: Towards the new systematics. En: Huxley, J. (Ed.), *The New Systematics*, pp. 1–46. The Systematics Association, London.

Huxley, J. 1965. *La Evolución. Síntesis Moderna*. 2ª ed.. Losada, Buenos Aires.

Kellogg, V.L. 1907. *Darwinism Today.* George Bell and Sons, London.

Poelstra, J.W., Richards, E.J. y Martin, C.H. 2018. Speciation in sympatry with ongoing secondary gene flow and a potential olfactory trigger in a radiation of Cameroon cichlids. *Molecular Ecology*, 27(21): 4270–4288.

Rensch, B. 1960. *Evolution Above the Species Level*. Columbia Univ. Press, New York.

Ridley, M. 1986. *Evolution and Classification. The Reformation of Cladism*. Longman, London.

Sampedro, J. 2007. *Decostruyendo a Darwin. Los Enigmas de la Evolución a la Luz de la Nueva Genética*. Crítica, Barcelona.

Boletín de la SESBE
Vol. 20(1) Octubre 2026

El impacto de la evolución en la botánica española a lo largo del tiempo

Gonzalo Nieto Feliner, Real Jardín Botánico (RJB, CSIC), Plaza de Murillo 2, 28014 Madrid — nieto@rjb.csic.es

Introducción

Reflexionar sobre el impacto de la evolución en la botánica en España conduce a formularse diversas preguntas cuyas respuestas varían según el período histórico al que se apliquen, desde las etapas previas a la fundación de la llamada inicialmente nueva síntesis (síntesis evolutiva), hasta el momento presente. La primera pregunta sería ¿ha llegado nuestra ciencia botánica a una situación en la que la síntesis evolutiva está inmersa, como teoría explicativa global, en toda investigación que persigue entender la diversidad, el origen, la organización, el funcionamiento y las relaciones ecológicas de los organismos vegetales? La respuesta hoy sería un rotundo "sí". Pero no siempre fue el caso. También resulta evidente que la botánica española ha incorporado el paradigma evolutivo moderno con un retraso considerable, mayor que el de otras áreas de la biología. Otra pregunta que se plantea es ¿qué importancia han tenido los factores sociopolíticos de nuestro país frente a los factores intrínsecos a la ciencia? Y dentro de los factores intrínsecos a la ciencia,

"La botánica española ha incorporado el paradigma evolutivo moderno con un retraso considerable, mayor que el de otras áreas de la biología."

¿qué papel han jugado los factores específicos del mundo de la botánica en ese retraso?

Me estoy refiriendo a la botánica como si no hicieran falta más aclaraciones sobre lo que ésta abarca. Pero, por razones prácticas, salvo alusión explícita, usaré este término en el sentido del *Diccionario* de Font Quer ya que es entendible por cualquier ciudadano —ciencia que se ocupa de todo lo referente a las plantas—, aunque, por razones de tradición, incluya también organismos tan importantes, diversos y distantes filogenéticamente de las plantas verdes (clado *Viridiplantae*), como los hongos.

Creo que el principal interés de analizar ese retraso reside en reflexionar sobre las posibles causas y su más que probable naturaleza multifactorial. En la medida en que estas preguntas se formulan para distintos períodos que abarcan el siglo XIX español y la posguerra, es difícil evitar una cierta melancolía al pensar qué habría pasado si la historia hubiera sido otra. Sin embargo, creo que la reflexión puede tener también el efecto contrario. Teniendo en cuenta que la botánica española, con todas sus disciplinas asociadas o subdisciplinas (sistemática y evolución de plantas y hongos, ecología vegetal, interacciones planta-animal, paleobotánica, biología reproductiva, biogeografía y filogeografía, etc.), se puso al día en la última década del siglo XX (Vargas y Manrique, 2008) y que desde entonces ha estado tan pujante como para organizar el congreso mundial que solo se celebra cada seis años —*XX International Botanical Congress* (IBC 2024)—, cabe pensar que las causas principales del retraso eran sobre todo exógenas. Una vez que los obstáculos económicos, políticos y sociales dejaron de estrangular a la botánica (y a las demás ciencias), la comunidad científica botánica española ha podido desarrollar su potencial y alcanzar un estatus más que digno a nivel internacional. En esto hay que reconocer un gran mérito a las políticas científicas de las décadas de 1980 y 1990 así como a su continuidad.

La botánica: ¿Un programa de investigación propio?

Algunas contribuciones a los estudios de evolución desarrolladas en plantas antes del surgimiento de la nueva síntesis fueron importantes, pero no demasiado reconocidas. En el primer tercio del siglo XX, en el mundo de las plantas se realizó investigación pionera, claramente dentro del marco evolutivo. El trabajo de William Bateson a comienzos de siglo sobre herencia de la heterostilia en plantas del género *Primula* contribuyó al desarrollo

de la genética (Bateson y Gregory, 1905), disciplina cuyo nombre él mismo acuñó. Johannes P. Lotsy defendió que la hibridación era el motor fundamental de cambio evolutivo —*Evolution by Means of Hybridization* (1916). Aunque su visión se consideró exagerada, su contribución ha sido episódicamente revisitada según se iba profundizando el conocimiento sobre la importancia de la hibridación en la evolución. En la última década se ha revitalizado en relación con un concepto que él mismo acuñó: el *singámeon* —una unidad evolutiva compuesta por especies reconocibles que mantienen interfertilidad parcial o esporádica—, que se ha aplicado a grupos tan importantes como los robles o los pinos. Como pionero de la genética ecológica, llamada entonces *genecology*, Göte Turesson, trabajando en numerosas especies de plantas en los años veinte, aportó evidencia de que la selección produce poblaciones morfológicamente diferenciadas y localmente adaptadas. Él acuñó el término *ecótipo* y fue el primero que aportó evidencia de que la variación geográfica en plantas tenía base genética (Turesson, 1922). En la misma línea, en la década de 1930, la misma institución que respaldaba el proyecto de Dobzhansky en *Drosophila pseudoobscura* (*Genetics of natural populations*), la Carnegie Institution (Washington), apoyó también otro gran proyecto denominado *Experimental Studies on the Nature of Species*, que llevaron a cabo Jens Clausen, David D. Keck y William M. Hiesey trabajando en numerosas especies. Su trabajo demostró que las especies de plantas incluyen razas ecológicas genéticamente diferenciadas a lo largo de gradientes ambientales. Se apoyaron en una aproximación experimental ambiciosa que combinaba ecología de campo, genética y experimentación, y condujo a una temprana demostración de las interacciones genotipo-ambiente (Núñez-Farfán y Schlichting, 2001).

Muy diferente sería la situación de G. Ledyard Stebbins, considerado uno de los arquitectos de la nueva síntesis. Si los trabajos de sus predecesores no fueron reconocidos como "sintéticos" a pesar de haber intentado reunir evidencia de muchos grupos distintos, las contribuciones de Stebbins —particularmente su *Variation and Evolution in Plants* (1950)— sí se aceptaron e integraron en el movimiento fundador de la biología evolutiva moderna. Mayr, por ejemplo, tilda esta obra como "the first truly «synthetic» work in botany". Stebbins demostró cómo la genética y la selección natural explican la diversificación y especiación, y logró integrar genética y selección natural en la sistemática de plantas. Su trabajo pionero en poliploidía, hibridación y especiación ha sido enormemente influyente en la botánica. Los trabajos de Stebbins, de Briggs y Walters (*Plant Variation and Evolution*,

1969), la obra seminal de Verne Grant (*Plant Speciation*, 1971) y la ya extensa literatura sobre citogenética de plantas que había comenzado en los años treinta, fueron las únicas fuentes de conocimiento e inspiración sobre evolución de plantas que teníamos a nuestra disposición los que empezábamos nuestra carrera científica en los años 80.

La aceptación de Stebbins como parte de la nueva síntesis es de particular interés, porque sucedió a pesar de que algunos de los focos principales de investigación y su programa —el papel de la hibridación y la poliploidía en la evolución— no se consideraban de aplicación universal a todos los organismos por aquel entonces. Sin embargo, el papel de la hibridación en la evolución y el de su derivada, la introgresión de Anderson (*Introgressive Hybridization*, 1949), recibirían atención sustancial dentro del mundo de los animales a finales del siglo XX, con un desfase considerable respecto a la investigación en plantas. Es claro que la investigación con foco evolutivo en animales y en plantas se llevó a cabo con un cierto aislamiento entre ambos colectivos, lo que condujo al desarrollo de ideas y programas de investigación independientes. Es probable que esto haya sido un factor adicional que retrasó la incorporación de la síntesis evolutiva en la botánica española. Es también verosímil que el acercamiento entre ambos colectivos haya coincidido con períodos en los que convergieron en la incorporación de aproximaciones metodológicas como la PCR, la secuenciación, la genómica o distintas herramientas analíticas (Vargas y Manrique, 2008).

La botánica española antes de la nueva síntesis

En las décadas siguientes a la publicación del *Origen,* en el siglo XIX, el impacto de las ideas de Darwin y Wallace fue testimonial en la botánica española. No hubo una figura tan activa como lo fue Antonio Machado y Núñez en la zoología, rector de la Universidad de Sevilla durante el Sexenio Democrático y uno de los introductores más destacados del darwinismo en España (Aguilar *et al*., 2010). Tampoco era previsible una adopción amplia de esta corriente en la propia investigación botánica porque se trataba de una fase temprana de difusión, de aceptación o rechazo de ideas. Y ciertamente se generó mucho debate, pero no permaneció en la academia. En la sociedad española el debate se desplazó hacia las implicaciones del darwinismo en nuestra naturaleza como especie, y generó todo tipo de reacciones, sobre todo para los sectores religiosos más interesados en sus creencias que en la realidad biológica. Lo que

es peor, como es bien sabido, tal debate transcurrió totalmente alejado del rigor científico incluso por parte de los científicos que intervinieron (Núñez Ruiz, 1977).

La capitalización del darwinismo por sectores fuera de la academia no fue, probablemente, la única causa de su escasa repercusión en la botánica durante las últimas décadas del siglo XIX. Se unió el que la investigación en el centro vertebrador de la botánica en España, el Real Jardín Botánico, y en las propias universidades, sufría precariedad e incluso letargo durante el último cuarto del siglo (Carracido, 1917). Además, algunos investigadores como Miguel Colmeiro, director durante ese largo período del Jardín Botánico, no simpatizaban mucho con las ideas de Darwin (González Bueno, 1984). En este contexto, Blas Lázaro Ibiza, catedrático de la Facultad de Farmacia de la Universidad Central, es considerado como otra de las figuras que introdujeron las ideas de Darwin en España, si bien en un plano tal vez menos activo que el zoólogo Odón de Buen, que incorporó abiertamente la teoría de la evolución de Darwin en sus clases y manuales, y vio su *Tratado elemental de zoología* incluido en el Índice de Libros Prohibidos por las autoridades eclesiásticas. Las ideas prodarwinistas de Lázaro Ibiza se aprecian en el prólogo a su *Compendio de la Flora Española* y, de forma más directa, en su discurso de entrada en la Real Academia de Ciencias (Lázaro e Ibiza, 1900), junto a algún dato anecdótico como el hecho de que redactó la carta de pésame que la Sociedad Linneana Matritense envió a la familia de Darwin cuando este murió (1882) o que colaboró con la Institución Libre de Enseñanza con una aportación económica al monumento levantado en su honor en Londres.

En la montaña rusa de la ciencia española a lo largo de la historia, la llamada *Edad de Plata* (1910-1936) representa una cresta muy clara. La labor de la Junta para la Ampliación de Estudios e Investigaciones Científicas (JAE), creada en 1907 para impulsar la ciencia española sacándola de su aislamiento, es clave. En la botánica, los efectos beneficiosos del patrocinio de la JAE —pensiones de formación en universidades extranjeras, creación de laboratorios para abordar nuevas metodologías, promoción de nuevas disciplinas científicas— se retrasaron por actitudes antirreformistas como las de Apolinar Gredilla, director del Jardín Botánico de Madrid. A partir de 1921, cuando Ignacio Bolívar le sucede como director, el apoyo de la JAE a la botánica se canaliza a través de cinco grupos de trabajo: Flora, vegetación y taxonomía de plantas vasculares; Algología; Micología; Briología; y Fisiología vegetal (Gallardo y González Bueno, 1988). El impulso de la JAE a la botánica, que desbarata la Guerra Civil, es muy sig-

nificativo, sobre todo cuando se compara con el período anterior, e implica a más de 40 investigadores. Sin embargo, este renacer de la ciencia española no promueve las ideas evolucionistas. Se puede argumentar que la JAE en parte prioriza la apertura de disciplinas con potencial aplicabilidad, p. ej., la fisiología vegetal o las que acceden al mundo microscópico. Por otro lado, tampoco puede decirse que los estudios de evolución en plantas a nivel internacional en este período sean frecuentes. Las investigaciones a las que me he referido más arriba (Bateson, Turesson, Clausen, Stebbins) son pioneras y conducidas por la avanzadilla de unos pocos investigadores.

Tras la nueva síntesis

Durante la posguerra, entre 1939 y 1970, el impacto del darwinismo en la botánica española continuó siendo exiguo. Los conocimientos acumulados que condujeron a la construcción de un corpus teórico, con la nueva síntesis, suponían un estímulo para investigar diversas facetas de la evolución y entender mejor la diversidad biológica. Pero en España, el caldo de cultivo de la comunidad científica era el peor posible para recibir y canalizar ese estímulo. Así, la reticencia a la incorporación del darwinismo que ya existía antes y se prolonga durante este período, era previsible. Algunas de las causas no son específicas de la botánica, sino que afectaron a toda la comunidad científica española. Con la penuria económica que marcó la posguerra hasta finales de la década de 1960, la ciencia no se considera una prioridad durante la dictadura, salvo alguna disciplina aplicada, como la agronomía. Además, como afirmó José Ibáñez Martín, primer presidente del CSIC en la fundación de este organismo, y también ministro de Educación Nacional desde 1939 a 1951, la ciencia oficial debía ser "ante todo católica". A la representación exigua de la perspectiva evolutiva en la botánica contribuyó también la reducción drástica de líneas enteras de investigación. En un texto sobre evolución, la deriva genética es una buena metáfora para entender el doble efecto que tuvo el exilio de muchos científicos destacados al final de la Guerra Civil. En colectivos científicos relativamente pequeños, como el de la botánica, tales exilios no solo supusieron la pérdida de capital humano individual, sino que mermaron disciplinas enteras. En cambio, otras, representadas por investigadores que no se exiliaron, se extendieron por la academia hasta capitalizar las cátedras y, de alguna manera, dificultar el desarrollo de otras. De forma análoga a la deriva genética, hubo un muestreso más o menos aleatoria y una expansión posterior de algunas disciplinas. En la bo-

tánica, una de las grandes beneficiadas fue la aproximación fitosociológica a los estudios de vegetación, que condicionó la academia durante tres o cuatro décadas. Por el contrario, un ejemplo muy notorio de la pérdida de capital humano y de sus consecuencias para una línea entera de investigación fue el exilio de José Cuatrecasas, quien desarrolló su carrera en la Smithsonian Institution de Washington, una institución que posteriormente puso su nombre a una medalla que reconoce la excelencia en botánica tropical.

No cabía, por tanto, sino esperar a que cambiaran las condiciones en las que se desarrollaba la ciencia, incluyendo fondos, infraestructura y principios que la promovían. Y esa espera duró cuatro décadas, durante las cuales en otros países se hacían aportaciones importantes a la biología evolutiva de plantas, como es el caso de Anthony Bradshaw, que demostró que las plantas pueden evolucionar rápidamente en respuesta a estreses ambientales severos, tales como suelos contaminados por metales pesados (Antonovics *et al*., 1971). Pero es justo reconocer los escasos ecos de la síntesis evolutiva. Así, Pío Font Quer (1948) en su revisión de un linaje de plantas con su centro de diversidad en la península ibérica, discute de forma extensa sus posibles relaciones filogenéticas. Francisco Bernis, que desarrollaría su carrera académica en la ornitología, comenzó sin embargo con un estudio muy detallado del género de plantas *Armeria*, singular por ser hoy considerado un singámeon. En su monografía, incluye una larga introducción en la que discute la sistemática cuando se van incorporando los "progresos de la genética" (Bernis, 1954).

Hay posiciones que, haciéndose eco de las teorías evolutivas, consideran indispensable la acción del Creador como causa primera compatible con el evolucionismo, y es frecuente una visión teleológica de la evolución que tuvo una trayectoria larga en el siglo XX (véase el artículo de A. Moya en este mismo número). Un pequeño libro de Álvarez López (1957) merece ser mencionado, pues es una discusión pormenorizada, aunque teórica, sobre la diversificación morfológica y genética, incluyendo por ejemplo el concepto biológico de especie de Mayr. Esta obra puede ser un ejemplo de cómo desde la posguerra hasta los años 70, dentro de la botánica, quienes tratan los temas evolutivos más extensamente suelen ser historiadores de la ciencia o teóricos interesados en la epistemología, más que investigadores que estudian organismos concretos manejando datos empíricos.

Repasando los índices de revistas importantes de la época, como el *Boletín de la Sociedad Española de Historia Natural* o

"Desde la posguerra hasta los años 70, dentro de la botánica, quienes tratan los temas evolutivos más extensamente suelen ser historiadores de la ciencia o teóricos interesados en la epistemología."

los *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, se ve que los botánicos, como la mayoría de los naturalistas, estaban dedicados a otros temas, no a reconstruir patrones o procesos evolutivos. Por razones prácticas probablemente, los conceptos de especie o de categorías infraespecíficas eran los temas a propósito de los cuales más se discutía la evolución (Cortés Latorre, 1953). Aunque faltara un marco evolutivo sólido en las mentes de estos naturalistas, también podría decirse que en esta época hay datos insuficientes para hacer inferencias sobre evolución para la mayoría de las especies que los botánicos manejan.

Último cuarto del siglo XX

Según avanza este período, el desfase con respecto a la investigación desarrollada en otros países y disciplinas de la biología se va acortando, pero para reducir esa brecha es necesario avanzar más rápido, como en la hipótesis de la Reina Roja. Los factores generales que propiciaron esa fase expansiva ya se han insinuado: mayor financiación, nuevas directrices y acciones de política científica, con énfasis en la etapa postdoctoral, con el lanzamiento de los contratos Ramón y Cajal, y el impulso a las becas postdoctorales en el extranjero, como había hecho la JAE. Pero se añade también la creación de universidades públicas que posibilitan acoger una diversidad mayor de disciplinas científicas.

Entre los factores intrínsecos que contribuyeron a un escenario más maduro para el asentamiento del paradigma evolutivo en la investigación botánica española, hay uno al que podríamos referirnos como el cumplimiento de *prioridades de conocimiento básico*, que a finales de siglo por fin se van satisfaciendo. Me refiero a la elaboración de floras y catálogos de diversidad de los distintos grupos. Hasta la década de 1980 hubo un déficit importante de floras que sintetizaran con rigor y detalle el conocimiento de la diversidad de plantas y hongos. Por eso surgieron con tanta fuerza en esa década diversos proyectos ibéricos de catalogación que se plasmaron en varias floras: vascular, brio-

fítica, ficológica, liquenológica y micológica. Ciertamente, las investigaciones sobre procesos evolutivos no necesitan *per se* un conocimiento básico de aspectos de taxonomía e historia natural de la biota completa de un territorio si tales investigaciones están enfocadas en un organismo modelo. Pero la botánica, a diferencia de otras disciplinas como la genética, ha tendido a poner el foco en la diversidad de comunidades o biotas completas. Para cubrir ese déficit se requirieron recursos humanos de investigación. Solo en la flora vascular (*Flora iberica*) intervinieron 255 autores, 48 editores y 100 asesores. Personalmente, he escuchado a numerosos botánicos argumentar que era una especie de deber contribuir al esfuerzo colectivo de producir una flora moderna actualizada de la Península Ibérica, argumento que yo mismo llevé a la práctica durante años. A medida que este déficit se iba cubriendo con floras modernas y actualizadas, estas iban generando un sustrato fértil que estimuló la formulación de preguntas con foco evolutivo que debían responderse estudiando patrones y procesos evolutivos o mediante experimentos de campo, invernadero o jardín común; preguntas que son frecuentes ya desde hace más de dos décadas en los proyectos del Plan Estatal de I+D+i. Además, para comprender la taxonomía de los géneros más complejos y así poder sintetizar adecuadamente los conocimientos, las floras estimularon estudios biosistemáticos, que entroncaron directamente con la síntesis evolutiva, utilizando aproximaciones y datos más allá de la taxonomía alfa (Nieto Feliner, 2005).

"La vía de entrada más frecuente de la síntesis evolutiva en la botánica ha sido seguramente la representada por los enfoques macroevolutivos de 'sistemática y evolución'."

La vía de entrada más frecuente de la síntesis evolutiva en la botánica ha sido seguramente la representada por los enfoques macroevolutivos de "sistemática y evolución", una expresión que ha servido para nombrar perfiles de plazas y departamentos. En este contexto, se entiende la sistemática en un sentido más amplio que taxonomía, como el estudio de la diversidad de los seres vivos y de las relaciones evolutivas entre ellos. Esto tiene que ver, en gran medida, con el aumento del número de estudios de sistemática, que hace que los marcos evolutivos sean cada vez más necesarios para interpretar los patrones de diversidad. Este proceso habría ido

en paralelo con la generalización del *pensamiento filogenético* ("tree thinking") en toda la biología y biomedicina, muy notablemente en la epidemiología. Este pensamiento no deja de ser una extensión de la repetidísima frase de Dobzhansky "nada tiene sentido en biología si no es a la luz de la evolución" (Dobzhansky, 1973). Y no se extendió abruptamente, sino que es el resultado de debates y contiendas conceptuales que fueron muy intensas en los años 70. La evolución de las ideas y métodos de la sistemática biológica, que es lo que debatían, fue analizada por el filósofo David Hull (1988) como caso de estudio de la evolución de las ideas científicas. Este proceso gradual implicó tres escuelas: (i) La que surge de la nueva síntesis y Huxley anunció como Nueva Sistemática, más conocida como *sistemática evolutiva*; (ii) La *feneticista (taxonomía numérica)*, que defiende el uso de muchos caracteres analizados estadísticamente, todos con el mismo peso; y (iii) La *cladística* o *filogenética* que, inspirada en la obra de Willi Hennig, defiende que la clasificación ha de ser un fiel reflejo de las relaciones filogenéticas. Por lo general, este debate no se vivió de cerca dentro del mundo de la sistemática en España. La botánica se incorporó en los años 90 al pensamiento y práctica filogenéticos cuando la polémica había sido zanjada, de facto, por una especie de barrido selectivo. La incorporación de una fuente de datos abundante, como las secuencias de ADN —muy necesaria en las plantas y hongos por la plasticidad de caracteres morfológicos y la ausencia de tejidos duros—, orilló los debates conceptuales al tiempo que significó el triunfo de las aproximaciones estadísticas, que había defendido J. Felsenstein frente a J. Farris, con modelos explícitos de cambio en la inferencia filogenética y, en último término, la dominancia del universo Bayesiano en la estadística.

Aunque la ecología evolutiva se trata en otro artículo de este mismo número, hay que mencionar aquí que varias líneas de investigación, que nacieron en torno a la biología reproductiva de plantas, tuvieron un impacto importante en investigadores del ámbito botánico en España. Seguían la estela del trabajo seminal de David G. Lloyd sobre sistemas reproductivos en *Leavenworthia* (Lloyd, 1965) y algunos, como se ha dicho, las cultivaban para comprender mejor los patrones de diversidad a través de la biosistemática. Dentro de la ecología de interacciones planta-animal, Carlos Herrera fue pionero en defender el papel de la inercia y las restricciones filogenéticas para interpretar correctamente los patrones ecológicos frente a aproximaciones adaptacionistas demasiado simples. Aunque, por número de practicantes, los estudios de macroevolución son seguramente más frecuentes, los estudios microevolutivos

"Las perspectivas para entender la diversidad se amplían, espoleadas por pensamiento evolutivo, hacia líneas que enriquecen y expanden la concepción tradicional, más restringida, de la botánica."

se avivan en esta época. Asimismo, la creación de una nueva disciplina, la filogeografía por John Avise y colaboradores (1987), que conecta las escalas macro y micro —en concreto, la genética de poblaciones y la sistemática (y filogenética)—, es bien recibida también en el mundo de la botánica. El componente espacial, geográfico, en la distribución de los linajes construidos a partir de ADN organelar es parte del éxito de esta disciplina. Pero el análisis de la evolución en el espacio a escalas macroevolutivas, la biogeografía histórica, también se desarrolla con éxito. Asimismo, las perspectivas para entender la diversidad se amplían, espoleadas por pensamiento evolutivo, hacia líneas que enriquecen y expanden la concepción tradicional, más restringida, de la botánica. Entre estas líneas cabe mencionar la biología del desarrollo, las redes de interacción planta-animal, o los enfoques microevolutivos de la adaptación. En definitiva, este período, o el final del mismo, podría considerarse el de la normalización o puesta al día de la biología evolutiva botánica española en un contexto internacional.

El siglo XXI

En la medida en que este último período, el actual, representa la continuación de esa normalidad para la comunidad botánica española que trabaja en evolución, solo apuntaré algunas líneas o tendencias que han adquirido un desarrollo destacado o son nuevas. Pero hay que subrayar que la comunidad científica que trabaja en biología evolutiva de plantas y hongos es muy pujante. A esta situación halagüeña se ha unido el que, desde 2019 se ha creado una sociedad botánica española (SEBOT), que abarca un amplio abanico de intereses entre los que se encuentra la evolución, y rellena un hueco histórico también achacable a avatares diversos a lo largo del tiempo.

El término "biología evolutiva" se aplica a departamentos, grupos de investigación y perfiles académicos, por comparación con el de "sistemática y evolución". En este período permanece, ciertamente, el pensamiento filogenético, persiguiendo entre otros objetivos la reconstrucción de caracteres ancestrales y el desarrollo de

Boletín de la SESBE
Vol. 20(1) Octubre 2026

"Todo ello está permitiendo abordar la reconstrucción de patrones y procesos evolutivos en escenarios complejos tales como radiaciones evolutivas rápidas, escenarios de evolución reticulada y especiación con flujo génico."

modelos evolutivos más flexibles y realistas (Figura 1). También se generaliza la estimación de tiempos de divergencia, un objetivo complicado en lo que se refiere a la calibración, debido a la extrema escasez de fósiles de plantas y aún más de hongos. La utilización de la inteligencia artificial y, específicamente, de las redes neuronales, se ha disparado en los últimos años, y esto se ha combinado en el tiempo con la disponibilidad de cantidades masivas de datos genómicos y recursos computacionales. Todo ello está permitiendo abordar la reconstrucción de patrones y procesos evolutivos en escenarios complejos tales como radiaciones evolutivas rápidas, escenarios de evolución reticulada y especiación con flujo génico. La biología de la conservación de plantas es una disciplina muy viva, en un escenario global de preocupación creciente sobre las crisis climática, de biodiversidad, y destrucción de hábitats. Pero, además, se introduce la historia evolutiva de los linajes como factor crítico para valorar y priorizar la conservación, aplicable desde poblaciones y especies, hasta comunidades y biomas completos. El ensamblaje de comunidades, la modelización de nicho, o las interacciones planta-microbioma, p. ej. en las semillas, son líneas también con desarrollo activo y potencial futuro, cuyas coordenadas conceptuales se sitúan en el corazón de la biología evolutiva.

Agradezco a Juan Arroyo y Ricarda Riina sus valiosos comentarios a un borrador anterior.

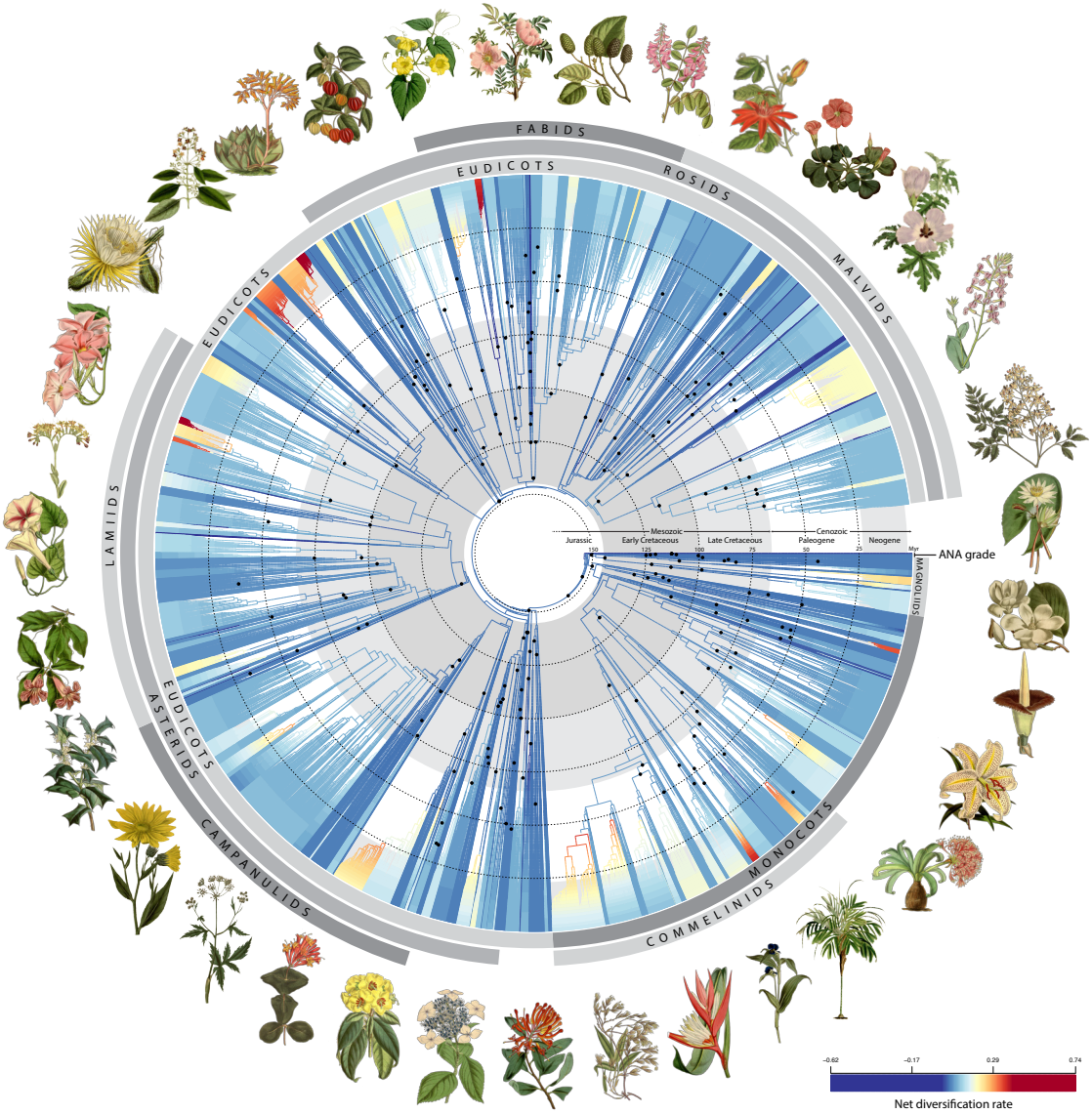


Figura 1. Árbol datado de las angiospermas basado en 353 genes nucleares, resultado de un proyecto colaborativo de gran envergadura en el que han participado una decena de botánicos españoles. Los dibujos de plantas que ilustran los órdenes provienen de la revista clásica *Curtis's Botanical Magazine* —Zuntini, A.R., Carruthers, T., Maurin, O. *et al.* Phylogenomics and the rise of the angiosperms. *Nature* 629, 843–850 (2024). https://doi.org/10.1038/s41586-024-07324-0

Referencias

Aguilar, E., Arroyo, J., Fierro, E. y Jordano, P. 2010. *Darwin en Sevilla: Antonio Machado y Núñez y los Darwinistas Sevillanos*. Ed. Universidad de Sevilla, Sevilla.

Álvarez López, E. 1957. *Especificación* [Especiación]*, Subespecificación* [Subespeciación] *y Biogeografía*. Ed. Summa, Madrid.

Antonovics, J., Bradshaw, A.D. y Turner, R.G. 1971. Heavy metal tolerance in plants. *Advances in Ecological Research*, 7: 1–85.

Avise, J.C., Arnold, J., Ball, R.M., Bermingham, E. *et al*. 1987. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 489–522.

Bateson, W. y Gregory, R.P. 1905. On the inheritance of heterostylism in Primula. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Containing Papers of a Biological Character*, 76: 581–586.

Bernis, F. 1954. Revisión del género *Armeria* Willd. con especial referencia a los grupos ibéricos. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 11: 5–287.

Carracido, J.R. 1917. *Estudios Histórico-Críticos de la Ciencia Española*. Imprenta de Alrededor del Mundo, Madrid.

Cortés Latorre, C. 1953. La Mutaespecie, unidad sistemática fundamental. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 10: 81–105.

Dobzhansky, T. 1973. Nothing in Biology Makes Sense Except in the Light of Evolution. *The American Biology* Teacher, 35, 125-129.

Font Quer, P. 1948. Morfologia, nomenclatura i geografia de l'*Arenaria aggregata* (L.) Lois. *Arxius de la Secció de Ciències del Institut d'Estudis Catalans*, 15: 1–45.

Gallardo, T. y González Bueno, A. 1988. Botánica y botánicos en la Junta para la Ampliación de Estudios (1907-1937). *Acta Botanica Malacitana*, 13: 5–20.

González Bueno, A. 1984. Actitud de Blas Lázaro e Ibiza (1858-1921) ante la corriente evolucionista. En: *Actas II Congreso de la Sociedad Española de Historia de las Ciencias:* Jaca, 27 de septiembre-1 de octubre, 1982, pp. 419-428. Sociedad Española de Historia de las Ciencias y de las Técnicas (SEHCYT).

Hull, D.L. 1988. *Science as a Process: an Evolutionary Account of the Social and Conceptual Development of Science*. University of Chicago Press, Chicago.

Lázaro Ibiza, B. 1900. *Armas Defensivas Empleadas por los Vegetales en la Lucha por la Existencia*. Discurso de ingreso en la Real Academia de Ciencias. Madrid.

Lloyd, D.G. 1965. Evolution of self-compatibility and racial differentiation in *Leavenworthia* (Cruciferae). *Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University*, 195: 3–134.

Nieto Feliner, G. 2005. Líneas de investigación desarrolladas en el Real Jardín Botánico durante el siglo XX. En: San Pío, M.P. (ed.), *El Real Jardín Botánico de Madrid (1755-2005). Ciencia, Colección y Escuela*, pp. 87–101. Real Jardín Botánico, CSIC. Madrid.

Núñez-Farfán, J. y Schlichting, C.D. 2001. Evolution in changing environments: The "synthetic" work of Clausen, Keck, and Hiesey. *The Quarterly Review of Biology*, 76(4): 433–457.

Núñez Ruiz, D. 1977. *El Darwinismo en España*. Ed. Castalia, Madrid.

Turesson, G. 1922. The genotypical response of plant species to the habitat. *Hereditas*, 3: 211–350.

Vargas, P. y Manrique, E. 2008. La botánica española en el contexto de la biología evolutiva: análisis histórico, productividad y financiación. e*VOLUCIÓN*, 3: 37–49.

Boletín de la SESBE
Vol. 20(1) Octubre 2026

Historia de la evo-devo en España

Laura Nuño de la Rosa, Instituto de Filosofía, CSIC, laura.nuno@csic.es

1. Introducción

La historia, incluida la historia de la ciencia, tiende a narrarse como una secuencia de grandes episodios fundacionales protagonizados por actores clave que condensan procesos mucho más complejos y redes de colaboración mucho más amplias. El descubrimiento de los genes homeóticos y, con ellos, de la inesperada unidad molecular del reino animal, inaugura, para muchos, el nacimiento de la biología evolutiva del desarrollo moderna. Esta narrativa oculta, no obstante, una intrincada arquitectura intelectual que resulta del encuentro entre múltiples agendas de investigación interesadas en comprender la relación entre evolución y desarrollo desde perspectivas teóricas y metodológicas muy diversas (Love, 2024).

La evo-devo se desarrolla como un campo disciplinario autónomo en las décadas posteriores a la consolidación de la síntesis moderna, un marco que resultó tan exitoso como insuficiente para explicar la evolución morfológica. El hito fundacional fue la publicación en 1977 de *Ontogeny and Phylogeny*, de Stephen Jay Gould, obra que articuló el primer marco conceptual post síntesis para explorar sistemáticamente la influencia del desarrollo en la evolución. Poco después, la edición de las discusiones que tuvieron lugar en el célebre Dahlem Workshop (Bonner, 1982) se convirtió en el acta de nacimiento formal de una nueva comunidad científica.

Boletín de la SESBE
Vol. 20(1) Octubre 2026

A lo largo de sus dos primeras décadas de existencia, la evo-devo eclosionó no solo gracias a los hallazgos de la genética del desarrollo comparada, sino también a través de un ciclo de gran entusiasmo multidisciplinar. En esos años, la naciente disciplina se nutrió de la incorporación de la paleontología a la discusión sobre los procesos que subyacen a los patrones macroevolutivos, de la vuelta de la embriología experimental al planteamiento de interrogantes evolutivos, y de nuevas herramientas matemáticas y computacionales que permitían modelar procesos análogos a las transformaciones de la ontogenia y la filogenia (Nuño de la Rosa y Müller, 2020). La publicación en 1992 del primer libro de texto sobre la materia (Hall, 1992), seguida de una serie de monográficos y la creación de revistas especializadas a lo largo de esta década —*Development, Genes and Evolution* (1996), *Evolution & Development* (1999)—, cristalizó la institucionalización de la evo-devo que, al comenzar el nuevo siglo, podía considerarse ya una disciplina autónoma (Gilbert, 2000).

La complejidad de la evo-devo no es solo disciplinaria y metodológica, sino que resulta también de los distintos modos de articular la relación entre evolución y desarrollo: para muchos, el desarrollo ofrece una evidencia privilegiada para reconstruir el árbol de la vida; para la mayoría, la cuestión central es comprender cómo este ha evolucionado para generar la diversidad de formas orgánicas actuales; y, para algunos, el foco no está tanto en la evolución del desarrollo en cada linaje como en cómo las propiedades generales del desarrollo han permitido transitar la evolución en ciertas direcciones.

"Quienes, a partir de los años noventa, comenzaron a interesarse por el estudio de la relación entre evolución y desarrollo partían de un terreno yermo, desprovisto de todas las raíces que nutrirán su crecimiento en otros lugares."

Esta complejidad conceptual y metodológica se refleja en la historia de la disciplina en España, cuyo desarrollo, lejos de responder a una única tradición científica, presenta múltiples derivas intelectuales e institucionales. Quienes, a partir de los años noventa, comenzaron a interesarse por el estudio de la relación entre evolución y desarrollo partían de un terreno yermo, desprovisto de todas las raíces que nutrirán su crecimiento en otros lugares. Y es que hasta bien entrada la segunda mi-

tad del siglo XX apenas existían en España la embriología, la genética o la propia biología evolutiva (Baguñà, 2006, 2009). Aunque en la actualidad la evo-devo continúa ocupando un lugar marginal en los planes docentes de las titulaciones biomédicas, el paisaje investigador, con numerosos grupos repartidos por gran parte de la geografía española, se ha transformado radicalmente.

El objetivo de este artículo es ofrecer una reconstrucción esquemática de los múltiples linajes que convergen en la evo-devo en España, a partir de la literatura historiográfica existente y de entrevistas a biólogas y biólogos que representan (pero de ningún modo agotan) las distintas líneas de investigación que han contribuido a su formación y consolidación. Dado que la mayoría se formó en el extranjero y reprodujo a su vuelta las líneas en las que trabajó en muchos de los centros de referencia de la disciplina, el caso español constituye, además, un valioso caso de estudio para reflexionar sobre la evolución de la evo-devo a escala internacional.

En lo que sigue, el artículo se estructura en cinco grandes apartados que se corresponden con las distintas aproximaciones teóricas que, desde sus orígenes, contribuyeron a la formación de la evo-devo. Como veremos, estas aproximaciones distan mucho de conformar una disciplina coherente y bien articulada. La evo-devo continúa siendo, más bien, una "zona de intercambio" disciplinar que integra concepciones y metodologías muy diversas para abordar la relación entre evolución y el desarrollo (Winther, 2015), que confluyen, sin embargo, en su aplicación a problemas biológicos concretos.

2. La aproximación morfológica

Dado que la morfología comparada fue, junto a la embriología, la gran disciplina excluida de la síntesis moderna, su papel en la gestación de la evo-devo durante la década de los ochenta fue deci-

"La evo-devo continúa siendo ... una 'zona de intercambio' disciplinar que integra concepciones y metodologías muy diversas para abordar la relación entre evolución y el desarrollo, que confluyen, sin embargo, en su aplicación a problemas biológicos concretos."

sivo (Love, 2006; Love y Raff, 2003), especialmente de la mano de Stephen Jay Gould, cuya crítica al programa adaptacionista y su reivindicación del problema de la forma jugaron un papel crucial.

El interés de los paleontólogos por el desarrollo surge en el contexto de la transformación de la paleontología en paleobiología durante la segunda mitad del siglo XX, cuando los fósiles dejan de considerarse meros registros o herramientas bioestratigráficas para convertirse en una fuente clave para comprender, y no solo describir, la evolución de la diversidad (para una historia de la paleontología en España véase el artículo de Jordi Agustí en este número). No obstante, en la década de los noventa el pensamiento evolutivo continuaba profundamente dominado por la síntesis moderna y orientado hacia el estudio de la diferenciación entre especies, lo que dificultaba la consideración de mecanismos ontogenéticos comunes que atravesaran esa diversidad, una cuestión central en el renacimiento del interés por los planes corporales, las homologías y las homoplasias. En ese contexto, quienes en España se interesaban desde la paleontología por la dimensión ontogenética de la evolución constituían un grupo reducido principalmente concentrado en Madrid, con Nieves López en la Complutense, Ángela D. Buscalioni en la Autónoma y Antonio Rosas en el Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), y Miquel De Renzi en la Universidad de Valencia.

Desde principios de los ochenta, Miquel De Renzi integró la morfología teórica y la morfología construccional de Adolf Seilacher con la naciente evo-devo, especialmente a partir de los trabajos de Pere Alberch, tanto en contribuciones conceptuales (De Renzi, 1982) como en estudios empíricos sobre patrones de desarrollo y canalización evolutiva en gasterópodos (De Renzi, 1990). En los noventa, Rasskin-Gutman y Buscalioni (2001) exploraron la evolución de la cintura pélvica en arcosaurios mediante un programa informático que permitía realizar transformaciones de coordenadas (inspiradas en D'Arcy Thompson) con el fin de explicar la disparidad morfológica como resultado de procesos ontogenéticos discretos. Buscalioni ha continuado esta línea de investigación a través del estudio de teratologías: sus trabajos sobre cráneos de cocodrilos basales, comparables a los de razas caninas braquicéfalas, sugieren que ciertas transformaciones morfológicas pueden explicarse por dinámicas del desarrollo sin necesidad de apelar a la optimización funcional (Buscalioni, 2017).

En el ámbito de la evolución humana, Antonio Rosas se aproxima a la evo-devo desde la biología craneofacial y la ortodoncia del crecimiento, que funcionan

como un puente entre la biología del desarrollo y el registro fósil. Rosas defendió su tesis en 1992, con un título de clara inspiración gouldiana sobre la ontogenia y filogenia de la mandíbula en la evolución de los homínidos. Desde entonces, una parte importante de su trabajo se ha organizado en torno a conceptos clave de la evo-devo, como la heterocronía, la integración morfológica y las constricciones del desarrollo. Parte de esta línea se desarrolla en colaboración con Markus Bastir, quien tras realizar su tesis bajo su dirección (Bastir *et al*., 2007), se incorporó al Museo en 2010. Desde entonces, Bastir integra paleontología, morfometría, evo-devo y biomecánica en un marco conceptual que utiliza la unidad funcional y la ontogenia para formular hipótesis causales sobre las tendencias evolutivas (Bastir, 2018).

El renovado interés de los paleontólogos por el problema de la forma y su conexión con la evo-devo no se produjo a través de la biología del desarrollo, tan alejada del registro fósil, sino fundamentalmente mediante disciplinas como la cladística y la morfometría, que, interesadas en una definición rigurosa de la morfología, ofrecieron la comunidad científica de referencia para discutir estos trabajos. Muchos de los investigadores adscritos a esta aproximación han desarrollado contribuciones metodológicas clave para la cuantificación de la evolución morfológica: es el caso de Bastir en morfometría y de Rasskin-Gutman con el análisis de redes anatómicas (Rasskin-Gutman y Esteve-Altava, 2014), un método que se gesta durante su estancia en el Konrad Lorenz Institute (Austria), entonces dirigido por Gerd B. Müller, uno de los referentes teóricos de la evo-devo moderna.

Los entrevistados en representación de la aproximación morfológica coinciden en señalar que la progresiva molecularización de la evo-devo, primero con la genética del desarrollo y después con la genómica comparada, desplazó las aproximaciones más integradoras de sus inicios y alejó a la paleobiología del interés por la evo-devo como fuente de herramientas conceptuales para explicar las transformaciones morfológicas. A juicio de Rosas, el entusiasmo generado por las obras de las décadas de 1980 y 1990 y por conceptos como la heterocronía (Rosas, 1989) ha dado paso a un cierto estancamiento teórico: aunque estos conceptos resultan descriptivamente sugerentes, se han demostrado limitados a la hora de ofrecer explicaciones causales operativas en casos concretos. Paralelamente, la genómica ha ganado protagonismo al proporcionar resultados más tangibles y cuantificables — como la identificación de hibridaciones, la estimación de tiempos de divergencia o la reconstrucción de dinámicas pobla-

cionales—, reorientando la investigación hacia escalas más empíricas y demográficas. En este sentido, Bastir reivindica la morfometría 3D como una herramienta clave para situar al organismo en el centro del análisis, permitiendo comprender la integración morfológica e inferir funciones biomecánicas desde una perspectiva inaccesible a las técnicas moleculares.

3. La aproximación morfogenética

Pere Alberch es, sin duda, la figura más relevante en la historia de la evo-devo en España, no solo por el reconocimiento internacional de sus tempranas contribuciones al campo y la profundidad de su legado, sino también porque su visión de la evolución articula distintas tradiciones que incluyen el estudio del morfoespacio, la embriología experimental y el uso de modelos teóricos para comprender la evolución del desarrollo[1]. Alberch desarrolló su carrera en Estados Unidos, primero en Berkeley y luego en Harvard. En pocos años, y siendo muy joven, se convirtió en el mejor exponente de la llamada aproximación morfogenética, según la cual comprender la evolución exige localizar las "reglas ontogenéticas" que gobiernan la lógica de los procesos generadores del morfoespacio y condicionan las oportunidades adaptativas de los organismos (cfr. Etxeberría y Nuño de la Rosa, 2009, 2018). A diferencia de

"Pere Alberch es, sin duda, la figura más relevante en la historia de la evo-devo en España, no solo por el reconocimiento internacional de sus tempranas contribuciones al campo y la profundidad de su legado, sino también porque su visión de la evolución articula distintas tradiciones que incluyen el estudio del morfoespacio, la embriología experimental y el uso de modelos teóricos para comprender la evolución del desarrollo."

1 La obra de Alberch ha sido ampliamente discutida en volúmenes (Bellés, 2025a; Rasskin-Gutman y De Renzi, 2011), números especiales (Martínez-Arias, 2024) y artículos dedicados a su legado (Etxeberría y Nuño de la Rosa, 2018; Nuño de la Rosa y Müller, 2024).

la genética evolutiva del desarrollo, que acabará por consolidarse como la escuela dominante, este enfoque sostiene que las reglas morfogenéticas no están codificadas en el genoma, sino que deben definirse en la escala de las interacciones celulares y tisulares; el papel de los genes y su impacto en la diversificación morfológica solo pueden comprenderse, por tanto, analizando su función en la determinación de estas propiedades epigenéticas.

En 1986 Alberch regresó a España como director del Museo de Ciencias Naturales en una operación en la que jugó un papel importante García Bellido. Dada la carga administrativa que suponía la dirección del museo, la desconexión de la biología molecular y la falta de infraestructura para desarrollar proyectos sólidos en embriología experimental comparada o en biología teórica, Alberch no pudo ofrecer un entorno de investigación a quienes entonces se interesaron en trabajar con él, como Pere Martínez o Isaac Salazar-Ciudad. Su traslado al recién creado Instituto de Biodiversidad de Valencia prometía permitirle retomar su investigación, pero su muerte prematura lo impidió. Pese a todo, ejerció una influencia decisiva sobre varias generaciones de investigadores que, desde distintas perspectivas, han abordado la relación entre evolución y desarrollo.

Tras la muerte de Alberch, la aproximación morfogenética encontró continuidad en el trabajo de Isaac Salazar-Ciudad en la Universidad Autónoma de Barcelona. Formado bajo la dirección de Ricard Solé y Jordi Garcia-Fernàndez, Salazar-Ciudad completó posteriormente una etapa con Jukka Jernvall en la Universidad de Helsinki. A partir de los datos empíricos generados en ese grupo sobre el desarrollo dental en mamíferos, desarrollaron uno de los pocos modelos en evo-devo capaces de reproducir la evolución de caracteres morfológicos integrando la dinámica del desarrollo a escala genética y celular (Salazar-Ciudad y Jernvall, 2002, 2010). Otro sistema modelo clave dentro de la aproximación morfogenética es el de la extremidad tetrapoda. En este ámbito, el grupo de James Sharpe, también en Barcelona, ha realizado contribuciones fundamentales a la integración de perspectivas genéticas, químicas y físicas en modelos computacionales. Esta aproximación multidisciplinar ha permitido avanzar en la comprensión de cómo las redes génicas controlan poblaciones celulares mediante mecanismos de reacción-difusión de tipo Turing (Onimaru *et al*., 2016), proporcionando una visión integradora que conecta la regulación genética con la dinámica celular y tisular. Aunque Sharpe no sitúa su trabajo dentro de la evo-devo, su enfoque del desarrollo como un proceso multiescalar encaja plenamente con el estudio

ontogenético de la homología, una de las agendas clásicas de la disciplina.

Junto al desarrollo de modelos de procesos morfogenéticos concretos, la aproximación morfogenética ha estado tradicionalmente vinculada a la reflexión sobre los principios teóricos de la evo-devo. En este sentido, el grupo de Salazar-Ciudad no tiene como finalidad principal la comprensión de sistemas modelo específicos, sino que tiene una orientación fundamentalmente teórica. El trabajo de los investigadores formados en este grupo aborda los pilares conceptuales de la evo-devo e incluye cuestiones generales como la identificación de los procesos morfogenéticos básicos que intervienen en la generación del morfoespacio de formas animales (Cano-Fernández *et al*., 2025), la relación entre la evo-devo y la genética de poblaciones (Salazar-Ciudad y Marín-Riera, 2013) o los límites de la genética cuantitativa a la hora de predecir las consecuencias evolutivas de la no-linealidad del desarrollo (Milocco y Salazar-Ciudad, 2020).

La evo-devo ha despertado un gran interés filosófico por las implicaciones teóricas de esta nueva mirada a la evolución, que ha dado lugar a una reconceptualización de la causalidad evolutiva, las funciones biológicas o el rol de las propiedades disposicionales en evolución (para una historia amplia del pensamiento evolutivo véase el artículo de Andrés Moya en este número). Desde la tesis pionera en este campo de Tomás García Azkonobieta (2005), Arantza Etxeberría y yo misma venimos trabajando en la historia y la filosofía de la disciplina (Nuño de la Rosa y Etxeberria, 2012; para una revisión en español de los problemas filosóficos planteados por la evo-devo, véase Nuño de la Rosa, 2016).

4. La genética evolutiva del desarrollo

Sin duda, la escuela más representativa en España es también la dominante a escala internacional: la evo-devo entendida como genética evolutiva del desarrollo (Laubichler, 2007). La definición de Baguñà y Garcia-Fernàndez condensa bien esta perspectiva: “si la evolución implica cambios en la morfología, y la morfología depende del desarrollo embrionario, y el desarrollo depende de los genes y redes génicas del desarrollo, entonces comprender cómo evolucionan estos genes es la clave para entender la evolución”. Dentro de esta aproximación pueden identificarse tres grandes fases (Baguñà y Garcia-Fernàndez, 2003): una primera caracterizada por la identificación de genes conservados en la mayoría de los metazoos; una segunda en la que el foco se desplazó hacia la regulación

diferencial de esos mismos genes como fuente de diversidad morfológica; y una tercera orientada a contrastar experimentalmente las hipótesis evolutivas derivadas de la anterior. Como veremos, la irrupción de la genómica ha reorientado esta última fase en direcciones entonces imprevistas.

4.1. El descubrimiento de los genes Hox

En España, la genética evolutiva del desarrollo se remonta a la escuela madrileña liderada por Antonio García-Bellido quien, junto a Pedro Ripoll y Ginés Morata, impulsó a comienzos de los setenta en el Centro de Biología Molecular una línea de investigación de gran proyección internacional centrada en los genes reguladores del desarrollo de los compartimentos embrionarios de *Drosophila* (Martínez-Arias, 2009; sobre la historia de la genética en España, véase el artículo de A. Fontdevila, este número). De esa tradición emergió una agenda de investigación con orientación evolutiva a la que se incorporó una generación de investigadores que, formados en España entre finales de los ochenta y principios de los noventa y completada su formación postdoctoral en centros de referencia internacional, regresaron para crear los primeros laboratorios de evo-devo en nuestro país (Baguñà, 2009). Esta primera fase de sus trayectorias refleja la llamada etapa "romántica" de la disciplina, vinculada al descubrimiento de los genes homeóticos, la postulación de una correspondencia casi especular entre arquitectura genética y estructuras morfológicas, y la búsqueda de la "caja de herramientas genéticas" compartida por organismos muy diversos (Carroll *et al*., 2001).

En el ámbito animal, esta generación realizó contribuciones fundamentales al descubrimiento de los genes homeóticos. Jordi Garcia-Fernàndez realizó su tesis sobre genes homeobox en planarias y se orientó hacia problemas macroevolutivos como el origen de los vertebrados a partir de sus trabajos con anfioxo en colaboración con Peter Holland, en Oxford. A su vuelta a la Universidad de Barcelona, su grupo se convirtió en el principal foco de la evo-devo en España, en parte gracias a la confluencia de tradiciones complementarias: la biología del desarrollo experimental, heredada del entorno de Emili Saló, y la filogenia y la sistemática impulsadas por el grupo de Jaume Baguñà. Por su parte, Miguel Manzanares demostró, en el grupo de Robb Krumlauf en Londres y en colaboración con Holland y Garcia-Fernàndez, que secuencias regulatorias de genes Hox de anfioxo eran capaces de activar programas de desarrollo de la cresta neural en vertebrados (Man-

zanares *et al*., 2000), mientras Pere Martínez, durante su etapa postdoctoral con Eric Davidson en Caltech, identificó los genes Hox en equinodermos (Martínez *et al*., 1999).

Los futuros artífices de la evo-devo vegetal en España tuvieron trayectorias análogas. Miguel Ángel Blázquez realizó su postdoc en el Salk Institute con Detlef Weigel, donde identificó los mecanismos moleculares que conectan factores ambientales como el fotoperiodo con la transición a la floración (Blázquez y Weigel, 2000). Soraya Pelaz, doctorada con Ginés Morata en *Drosophila*, advirtió el paralelismo entre los genes HOX y los MADS y se incorporó como postdoc al laboratorio de Marty Yanofsky en la Universidad de California, donde demostró que el modelo ABC para el desarrollo de la identidad floral debía ampliarse en una contribución ya clásica en el campo (Pelaz *et al*., 2000). Formulado en 1991, el modelo ABC proponía que tres clases de genes (A, B y C) actúan en combinación sobre los cuatro verticilos del meristemo floral para determinar la identidad de la flor, decidiendo si una célula se convierte en sépalo, pétalo, estambre o carpelo. Todos ellos codifican factores de transcripción de la familia MADS-box (B y C, y AP1 en A) y AP2 (A) cuya lógica descansa sobre un principio sorprendentemente simple: A y C se reprimen mutuamente, de modo que basta con alterar los límites de expresión de uno de ellos para transformar la estructura de la flor. Sus ortólogos están presentes en linajes anteriores a las angiospermas, lo que revela que la enorme diversidad floral no surgió inventando genes nuevos, sino redistribuyendo los dominios de expresión de un repertorio ancestral. Pelaz amplía el modelo demostrando que los genes *SEPALLATA* son necesarios para que las funciones A, B y C operen correctamente y que la identidad de la flor emerge de complejos proteicos entre proteínas MADS-box. En el laboratorio de Yanofsky, Pelaz coincide con Cristina Ferrándiz, coordinadora en la actualidad de la red de evo-devo vegetal que incorpora a la mayoría de grupos que trabajan en el área en nuestro país. Ferrándiz comenzó su doctorado en biología del desarrollo, especializándose en los genes MADS-box en guisante y continúa en su postdoc investigando el origen del fruto en Arabidopsis (Ferrándiz *et al*., 2000), orientando su investigación progresivamente hacia direcciones más evolutivas.

4.2. La filogenética molecular

Paralelamente al descubrimiento de las homologías en la genética del desarrollo de plantas y animales, a lo largo de los noventa la introducción de nuevas técnicas

moleculares para la reconstrucción de relaciones de descendencia revolucionó la filogenética. El grupo de Jaume Baguñà y Marta Riutort en la Universidad de Barcelona fue pionero en España en aplicar secuencias ribosomales a la filogenia animal, y sus hallazgos sobre los platelmintos (Ruiz-Trillo *et al*., 1999; Baguñà *et al*., 2008) transformaron nuestra comprensión del origen de los bilaterios. Desde entonces, la filogenética molecular y la filogenómica han jugado un papel clave en evo-devo, al singularizar los clados ancestrales versus los clados derivados para determinar la direccionalidad de las innovaciones evolutivas.

4.3. Del entusiasmo Hox a la investigación de los mecanismos regulatorios

El entusiasmo generado por el hallazgo de la conservación de los genes reguladores del desarrollo pronto se topó con la enmarañada complejidad de la realidad biológica. En animales, la constatación de que tanto los genes HOX como otros genes como *Distal-less* o *Pax6* se expresaban en el desarrollo de estructuras no homólogas, cuestionó la idea de genes específicos para estructuras concretas (Nielsen y Martínez, 2003; cfr. Baguñà, 2009). Los hallazgos en plantas, a los que han contribuido también institu-

"El entusiasmo generado por el hallazgo de la conservación de los genes reguladores del desarrollo pronto se topó con la enmarañada complejidad de la realidad biológica."

ciones españolas, convergen en la misma dirección: los genes que inducen la floración también participan en respuestas al estrés (Osnato *et al*., 2020), y genes de la misma familia en gimnospermas muestran funciones equivalentes a los de angiospermas pese a diferencias estructurales (Cota *et al*., 2025).

La acumulación de estos hallazgos hizo evidente que los genes del desarrollo codifican factores reguladores que operan dentro de redes complejas, donde el resultado fenotípico depende del contexto y no de instrucciones lineales. Como había vaticinado Jacob (1977), la evolución opera mediante un proceso de bricolaje, reutilizando elementos conservados en nuevos escenarios moleculares.

La acumulación de evidencias sobre la cooptación de genes consolidó un giro desde la "caja de herramientas" hacia el estudio de la regulación génica, cuya

conceptualización también evolucionó de forma drástica a lo largo de la primera década del siglo XXI. La distancia conceptual entre los dos libros de Eric Davidson, publicados con 5 años de diferencia (Davidson, 2001, 2006), ilustra esta transición de un análisis centrado en sitios individuales de unión a proteínas en el ADN hacia una comprensión sistémica basada en la compleja lógica de las redes de regulación génica.

Esta constatación planteaba, sin embargo, un desafío adicional: la reconstrucción de la evolución de los sistemas regulatorios a través de grandes distancias temporales resultaba extremadamente compleja. Durante la etapa anterior, el trabajo se parecía en cierto modo al de la paleontología clásica: se identificaba un gen, se describía su patrón de expresión y se intentaba interpretar en un contexto evolutivo. Este enfoque permitía constatar patrones de conservación o divergencia, pero resultaba insuficiente para explicar los mecanismos causales y los cambios específicos que originaron nuevas formas morfológicas. En este punto, varios investigadores españoles deciden reorientar su investigación hacia cuestiones más locales y mecanísticas, centradas en la regulación del genoma y en comparaciones entre especies más cercanas. Manzanares, por ejemplo, se incorpora al laboratorio de Ángela Nieto en el Instituto Cajal, donde investiga el papel de los genes Snail en la evolución de la cresta neural (Locascio *et al*., 2002), y cuando comienza a desarrollar su propio grupo en el Instituto de Investigaciones Biomédicas, desplaza su atención hacia eventos evolutivos más recientes como la evolución de la placenta en mamíferos (Fernández-Tresguerres *et al*., 2010).

En plantas, se produce también esta reorientación hacia la investigación de la evolución de las redes genéticas. A su regreso a España, Blázquez y Ferrándiz se incorporaron al IBMCP en Valencia, mientras Pelaz se estableció en el CRAG (Centre de Recerca en Agrigenòmica), en Barcelona. Los tres han desarrollado líneas de investigación centradas en el origen y la evolución de los circuitos genéticos del desarrollo floral: Blázquez en la integración entre señales ambientales e innovaciones morfológicas (Solé-Gil *et al*., 2025), Ferrándiz en la evolución de las redes genéticas del carpelo y la diversidad de frutos en angiospermas (Fourquin y Ferrándiz, 2014), y Pelaz en la inducción floral en arroz (Osnato *et al*., 2020) y gimnospermas.

5. El impacto de la genómica en evo-devo

La introducción de nuevas técnicas moleculares y bioinformáticas desde mediados de la década de 2000, desde la

secuenciación masiva de genomas hasta la epigenómica, la transcriptómica y las herramientas de edición genética, ha transformado profundamente la biología en general y la evo-devo en particular. Algunos autores consideran que el campo ha entrado en una fase de ciencia normal en sentido kuhniano, caracterizada, según interpretaciones más pesimistas, por una acumulación de datos o, según lecturas más optimistas, por la contrastación empírica de hipótesis y conceptos formulados durante las primeras décadas de desarrollo teórico de la disciplina, así como por la formulación de nuevas hipótesis evolutivas.

5.1. La genómica comparada

Las trayectorias de Juan Pascual-Anaya, Manuel Irimia e Ignacio Maeso ilustran el giro genómico que experimentó la evo-devo a mediados de los dos mil. Al iniciar sus tesis en el grupo de Garcia-Fernàndez, sus proyectos se inscribían en la agenda clásica del campo: comprender el origen de las novedades evolutivas de los vertebrados a partir de la comparación con el anfioxo. Sin embargo, la rápida expansión de la secuenciación de genomas de organismos no modelo permitió estudiar la evolución de las familias de genes del desarrollo desde una perspectiva comparativa mucho más amplia, y mostró que muchas de las supuestas innovaciones moleculares de los vertebrados eran en realidad rasgos ancestrales, cuestionando así las narrativas lineales de aumento de la complejidad en animales. Gran parte de los resultados del laboratorio de Garcia-Fernàndez en esa década (e.g. Maeso *et al.*, 2012) se gestó en el nuevo nicho abierto por la genómica comparada, que redefinió las preguntas y los métodos de la evo-devo.

En España, la investigación que estudia cómo la evolución de la regulación del genoma puede explicar la diversidad de formas biológicas se articula en torno a dos núcleos principales: el Centro Andaluz de Biología del Desarrollo, donde el trabajo de José Luis Gómez-Skarmeta (continuado por Fernando Casares y Francisca Real en el CABD) fue crucial en el desplazamiento del foco desde la identificación de genes del desarrollo hacia el análisis de los elementos reguladores del genoma y su papel en la evolución de la diversidad morfológica. Por otro lado, en Barcelona se concentra un importante núcleo de laboratorios dedicados a la genómica evolutiva, incluyendo el grupo de Manuel Irimia en el Centro de Regulación Genómica y el de Ignacio Maeso en la UB. Ambos investigan cómo la organización de los elementos regulatorios en el genoma —ampliamente conservada, como

muestran los estudios en anfioxo (Marlétaz *et al*., 2018) y equinodermos (Magri *et al*., 2026)—regula la expresión genética y condiciona los procesos evolutivos.

En evo-devo vegetal, la posibilidad de abordar, mediante genética molecular y genómica, una amplia variedad de especies representativas de distintos estadios evolutivos, como algas, plantas terrestres no vasculares, helechos o plantas con flores de distintas familias, está resultando clave para acelerar y fortalecer los avances en la resolución de interrogantes sobre el origen de las grandes transiciones evolutivas.

5.2. El estudio experimental de las novedades evolutivas

La multiplicación de organismos modelo y la posibilidad de identificar cambios específicos en la regulación del desarrollo de especies cercanas ha permitido aproximar la evo-devo a la genética de poblaciones, que para muchos representaba, en los orígenes de la disciplina, un marco teórico antitético. La trayectoria de Isabel Almudí ilustra la reorientación de muchos laboratorios a escala internacional hacia la llamada micro-evo-devo y la evo-devo experimental. Formada en biología del desarrollo de *Drosophila*, su interés por la evolución se desarrolló durante su segundo postdoctorado en el laboratorio de Alistair McGregor en Oxford, donde investigó la evolución del tamaño del ojo entre especies de mosca filogenéticamente cercanas, combinando herramientas de genética de poblaciones con biología del desarrollo (Torres-Oliva *et al*., 2025). Su investigación actual se centra en el origen de las alas en insectos, utilizando efímeras como sistema modelo (Almudí *et al*., 2020). El objetivo es determinar qué cambios genómicos y transcriptómicos subyacen a la aparición de nuevas estructuras y en qué medida estas surgen mediante la cooptación de redes génicas preexistentes o la incorporación de nuevos genes.

"La multiplicación de organismos modelo y la posibilidad de identificar cambios específicos en la regulación del desarrollo de especies cercanas ha permitido aproximar la evo-devo a la genética de poblaciones, que para muchos representaba, en los orígenes de la disciplina, un marco teórico antitético."

El proyecto ilustra una continuidad con la evo-devo clásica, aunque incorporando herramientas de genómica, transcriptómica y edición genética que permiten abordar estas preguntas con un nivel de detalle antes inaccesible.

En la evo-devo actual, los actores de la comunidad de evo-devo de plantas en España la perciben como más cohesionada que la de animales, con un amplio consenso en torno a las grandes preguntas que guían el campo a escala tanto nacional como internacional. El estudio del origen de la diversidad morfológica vegetal constituye una línea activa en varios laboratorios, como los de Eduardo Narbona (Universidad Pablo de Olavide), Pablo Muñoz (Universidad Complutense de Madrid) y Paco Madueño (IBMCP). El origen de las grandes innovaciones evolutivas (la flor, la raíz o los tejidos vasculares) cuenta también con una fuerte presencia en los grupos del IBMCP, como los de Miguel Ángel Blázquez y Cristina Ferrándiz, así como entre investigadoras como Pilar Cubas en el Centro Nacional de Biotecnología y Soraya Pelaz en el CRAG. Las adaptaciones asociadas a la terrestrialización constituyen el foco de trabajo de los grupos del IBVF de Sevilla.

Estas líneas de investigación articulan una agenda cohesionada en torno al estudio de las grandes novedades evolutivas en el reino vegetal, con una atención destacada al rol de la plasticidad y la influencia de los factores ambientales. En el plano metodológico, los actores de la evo-devo española destacan una colaboración creciente entre la botánica clásica y la biología molecular, una sinergia que sustenta la visión optimista de los investigadores sobre el estado actual del campo. Aunque la saturación de datos genómicos y herramientas ómicas ha incrementado la complejidad técnica, este escenario no se interpreta como un estancamiento, sino como una fase que exige reformular las preguntas para identificar patrones significativos. Asimismo, la mayor facilidad que permiten las plantas para integrar la genómica con la experimentación funcional y la edición genética permite no solo generar hipótesis comparativas, como veíamos arriba, sino también someterlas a una validación experimental directa.

6. La actualidad y el futuro de la evo-devo en España

Al preguntar por el estado actual de la evo-devo, sus protagonistas coinciden en reconocer una transformación profunda del campo en los últimos veinticinco años. Para Baguñà, la evo-devo atraviesa actualmente un cierto “impasse”: tras una etapa “gloriosa y excitante” entre los años

ochenta y 2010, marcada por la promesa de comprender los procesos macroevolutivos, se ha impuesto la enorme complejidad de los sistemas biológicos. En particular, la dificultad de explicar la compleja cadena causal que conecta al genotipo con el fenotipo limita la capacidad de ofrecer explicaciones completas de las grandes transiciones evolutivas. En este contexto, la evo-devo actual tiende más a la acumulación de conocimientos sobre componentes y procesos específicos que a la formulación de explicaciones integradoras, lo que la vuelve "más aburrida y menos excitante".

Garcia-Fernàndez coincide en el diagnóstico: tras la fase de entusiasmo asociada al descubrimiento de los genes HOX y la formulación de hipótesis estructurales sobre la evolución animal, la evo-devo habría entrado en una etapa dominada por la acumulación de datos genómicos y el progreso gradual, más que por grandes rupturas conceptuales. En opinión de Pere Martínez, la acumulación masiva de datos genómicos ha propiciado una suerte de "desaparición del organismo" que no ha terminado de cristalizar en el descubrimiento de patrones evolutivos significativos, y esta saturación de información corre el riesgo de priorizar la recolección de datos ómicos sobre la comprensión de los mecanismos biológicos. Para muchos esta situación es inevitable: el progreso resultará necesariamente de un minucioso trabajo artesanal que pasa por la ampliación del repertorio de organismos modelo.

La siguiente generación, que volvió a España con distintos contratos de reincorporación después de la pandemia, es más optimista, considerando que gran parte del trabajo conceptual desarrollado en los noventa y principios de los dos mil ha sido ya asimilado por la comunidad y se aplica hoy principalmente en estudios empíricos. A su vez, nuevas líneas de investigación están reactivando el debate: por un lado, los avances en genómica han transformado profundamente la concepción del genoma, desplazando la antigua metáfora del "manual de instrucciones" lineal hacia una visión del genoma como un sistema altamente interactivo de elementos regulatorios cuya organización condiciona los procesos evolutivos; por otro, la metodología *single-cell* (y el desarrollo reciente de la transcriptómica espacial) está permitiendo comprender la evolución a escala celular y avanzar en la construcción del puente entre genotipo y fenotipo.

En el terreno de la formación universitaria, dos factores limitan el desarrollo de la evo-devo en nuestro país: la fragmentación disciplinar que caracteriza el sistema académico español y su escasa implantación como asignatura, agravada por la

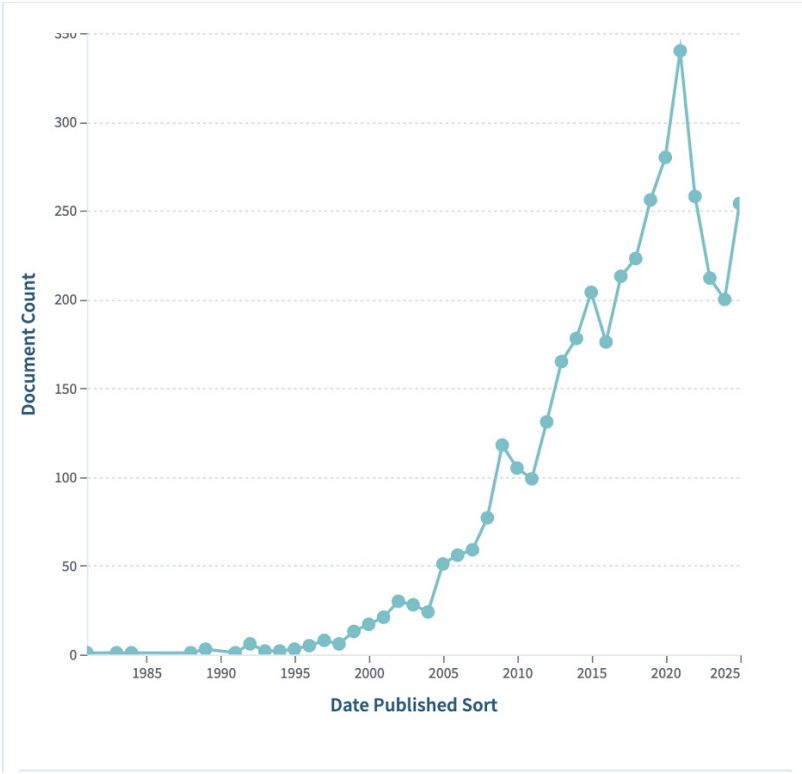


Figura 1. Número de publicaciones por año en instituciones españolas entre 1970 y 2025 que incluyen la expresión "evolutionary developmental biology". *Fuente: Lens Scholarly Search*.

reorganización en grados como biomedicina o biotecnología, que han reducido el espacio dedicado a la evolución y a la biología teórica. Con todo, la creciente internacionalización de la investigación y las bases establecidas desde la década de los dos mil han permitido consolidar y ampliar una amplia red de grupos que estudian la relación entre evolución y desarrollo desde perspectivas muy diversas. A pesar de las dificultades, la investigación de la evo-devo en España se encuentra en su mejor momento, como demuestra el incremento sostenido de publicaciones en el campo (Fig. 1) y la existencia de dos redes de investigación del Ministerio activas tanto en plantas como en animales. La red *EvoDevoSigNet* aglutina catorce equipos que investigan la evolución de los procesos de desarrollo y de los mecanismos de señalización en plantas, aplicando enfoques experimentales, comparativos y teóricos, con el objetivo de explicar la innovación morfológica y la adaptación

a distintos entornos. Por su parte, la red *EvoDevOmics* integra quince laboratorios con una notable diversidad de enfoques que abarcan desde la genómica evolutiva, la epigenómica y las tecnologías *single-cell* hasta la biología del desarrollo experimental y la zoología comparada.

Por otro lado, la comunidad de la biología del desarrollo en España es muy extensa y muchos investigadores mantienen un contacto permanente con la evo-devo a través de la investigación de sus sistemas de desarrollo. La investigación comparada de los mecanismos de regulación de la metamorfosis en insectos ha conducido a Xavier Bellés a preguntarse por el origen y la evolución de este proceso (Bellés, 2025b). Luis Puelles, desde la Universidad de Murcia, ha estudiado durante décadas la evolución del cerebro vertebrado, con una célebre hipótesis que explica la homología de las regiones neuroanatómicas desde una perspectiva ontogenética (Puelles y Rubenstein, 2015).

Finalmente, la divulgación de la disciplina ha experimentado una mejoría reciente y sustantiva, con la inclusión de la evo-devo en los libros de texto de Bachillerato en Cataluña y la publicación de materiales para secundaria, como el libro ilustrado que resume los avances actuales en evo-devo vegetal (Ferrándiz, 2025).

La situación de la evo-devo en España refleja, como apuntábamos al inicio, dinámicas que se reproducen a escala internacional. En primer lugar, se han multiplicado los grupos de investigación y las colaboraciones entre los mismos, lo que indica que la evo-devo se ha vuelto una empresa comunitaria y también más diversa, como demuestra la mejora significativa del sesgo de género en el liderazgo de grupos de investigación. En segundo lugar, la evo-devo de plantas ocupa un lugar equivalente a la de animales, siendo, como hemos visto, una comunidad más cohesionada en torno a interrogantes de investigación compartidos. En tercer lugar, la integración entre enfoques y la circulación de nuevas metodologías experimentales y computacionales se produce principalmente en el análisis de organismos modelo y problemas concretos, como el origen de las alas en insectos o el origen de las flores en plantas. Nos encontramos así en un momento de transformación del campo en el que no solo se acumulan datos sino en el que se formulan también nuevas preguntas y se construyen puentes entre distintas escalas de organización biológica. Estamos todavía muy lejos de comprender el puente que permitirá transitar del genotipo al fenotipo y comprender así la evolución. Disponemos de muy pocos modelos que integren las distintas escalas de organización biológica que se despliegan e interaccionan a lo largo del desarrollo y las técnicas para ma-

"La evo-devo de plantas ocupa un lugar equivalente a la de animales, siendo [...] una comunidad más cohesionada en torno a interrogantes de investigación compartidos."

pear esas dinámicas son todavía embrionarias. La falta de una apuesta institucional por la biología teórica y las dificultades de financiación en comparación con agendas de investigación de aplicación directa biomédica o agronómica dificultan esta empresa; sin embargo, la evo-devo continúa funcionando como una plataforma de integración capaz de articular colaboraciones entre tradiciones y enfoques diversos.

Agradecimientos

Este artículo se nutre de las narrativas brindadas generosamente por algunos de los representantes más destacados de la evo-devo en España, recopiladas en entrevistas realizadas a lo largo de 2026. Por orden alfabético: Isabel Almudí, Jaume Baguñà, Markus Bastir, Xavier Bellés, Miguel Ángel Blázquez, Ángela D. Buscalioni, Miquel De Renzi, Cristina Ferrándiz, Jordi Garcia-Fernàndez, Ignacio Maeso, Miguel Manzanares, Pere Martínez, Soraya Pelaz, Diego Rasskin-Gutman, Antonio Rosas, Isaac Salazar-Ciudad y James Sharpe. Agradezco sinceramente su tiempo, así como sus valiosas observaciones al manuscrito. Asimismo, agradezco la financiación del Ministerio de Ciencia e Innovación a través del proyecto «Metafísica de la Biología: Procesos y Disposiciones» (PID2021-127184NB-I00).

Referencias

Almudi, I., Vizueta, J., Wyatt, C.D.R., de Mendoza, A. *et al.* 2020. Genomic adaptations to aquatic and aerial life in mayflies and the origin of insect wings. *Nature Communications*, 11: 2631.

Baguñà, J. 2009. A history of evo-devo research in Spain. *International Journal of Developmental Biology*, 53: 1205–1217.

Baguñà, J., Martinez, P., Paps, J. y Riutort, M. 2008. Back in time: a new systematic proposal for the Bilateria. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363: 1481-1491.

Baguñà, J. 2006. Evolución y biología del desarrollo: relaciones históricas e influencia recíproca en la docencia e investigación de ambas en España. *eVOLUCIÓN*, 1(1): 7–18.

Baguñà, J. y Garcia-Fernàndez, J. 2003. Evo-Devo: The long and winding road. *The International Journal of Developmental Biology*, 47: 705–713.

Bastir, M., O'Higgins, P. y Rosas, A. 2007. Facial ontogeny in Neanderthals and modern humans. *Proceedings of the Royal Society B*, 274: 1125–1132.

Bastir, M. 2018. Back to basics: morphological analysis in paleoanthropology. En: Schwartz, J.H. (ed.), *Rethinking Human Evolution*, pp. 205–227. The MIT Press, Cambridge, MA, USA.

Bellés, X. (ed.). 2025a. *Pere Alberch: Evolucionista Heterodox*. Fundació Catalana per a la Recerca i la Innovació, Barcelona.

Bellés, X. 2025b. Evolución de la metamorfosis completa de los insectos, formidable generadora de biodiversidad. *eVOLUCIÓN*, *20*(1): 5–19.

Blázquez, M.A. y Weigel, D. 2000. Integration of floral inductive signals in *Arabidopsis*. *Nature,* 404(6780): 889–892.

Bonner, J.T. (ed.) 1982. *Evolution and Development: Report of the Dahlem Workshop*. Springer-Verlag, Berlin, Germany.

Buscalioni, A.D. 2017. The Gobiosuchidae in the early evolution of Crocodyliformes. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 37: e1324459.

Cano-Fernández, H., Brun-Usan, M., Tissot, T. y Salazar-Ciudad, I. 2025), A morphospace exploration using a general model of development reveals a basic set of morphologies for early animal development and evolution. *Journal of Experimental Zoology B: Molecular and Developmental Evolution*, 344: 45–58.

Carroll, S.B., Grenier, J.K. y Weatherbee, S.D. 2001. *From DNA to Diversity*. Blackwell Science, Malden, MA, USA.

Cota, I., Moschin, S., Offer, E., Martínez Fernández, I. *et al*. 2025. NGATHA carpel development genes evolved in the common ancestor of seed plants. *The Plant Journal*, 124: e70488.

Davidson, E.H. 2001. *Genomic Regulatory Systems*. Academic Press, San Diego, CA, USA.

Davidson, E.H. 2006. *The Regulatory Genome*. Academic Press, San Diego, CA, USA.

De Renzi, M. 1982. La forma orgànica: un pretext per establir contacte amb alguns problemas de fons de la biologia. En: Peset, M. (ed.), *Estudios Dedicados a Juan Peset Aleixandre Vol. III*, pp. 351–388. Universidad de Valencia, Valencia.

De Renzi, M. 1990. La concha de los moluscos y su relación con el animal y con el medio. *Iberus*, 9: 35–62.

Etxeberría, A. y Nuño de la Rosa, L. 2018. Pere Alberch (1954–1998). En: Nuño de la Rosa, L. y Müller, G.B. (eds.), *Evolutionary Developmental Biology: A Reference Guide*, pp. 1–15. Springer, Cham, Switzerland.

Etxeberria, A. y Nuño de la Rosa, L. 2009. A world of opportunity within constraint: Pere Alberch's early evo-devo. En: Rasskin-Gutman, D. y De Renzi, M. (eds.), *Pere Alberch: The Creative Trajectory of an Evo-Devo Biologist*, pp. 21–44. Publicacions de la Universitat de València, Valencia.

Ferrándiz Maestre, C. 2025. *Descubriendo los Secretos de la Evolución de las Plantas: Un Viaje a Través de la EvoDevo*. EvoDevoSigNet. https://evodevosignet.webs.upv.es/ewExternalFiles/EVODEVO_pdfr-1.pdf

Ferrandiz, C., Liljegren, S.J. y Yanofsky, M.F. 2000. Negative regulation of the SHATTERPROOF genes by FRUITFULL during *Arabidopsis* fruit development. *Science*, 289(5478): 436–438.

Fernández-Tresguerres, B., Cañón, S., Rayón, T., Pernaute, B. *et al*. 2010. Evolution of the mammalian embryonic pluripotency gene regulatory network. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 107: 19955–19960.

Fourquin, C. y Ferrándiz, C. 2014. The essential role of NGATHA genes in style and stigma specification is widely conserved across eudicots. *New Phytologist*, 202: 1001–1013.

García Azkonobieta, T. 2005. *Evolución, Desarrollo y (Auto)Organización: Un Estudio sobre los Fundamentos Filosóficos de la Biología del Desarrollo*. Tesis Doctoral, Universidad del País Vasco/Euskal Herriko Unibertsitatea.

Gilbert, S.F. 2000. Diachronic Biology Meets Evo-Devo: C.H. Waddington's Approach to Evolutionary Developmental Biology. *American Zoologist*, 40(5): 729–737.

Hall, B.K. 1992. *Evolutionary Developmental Biology*. Chapman and Hall, London, UK.

Jacob, F. 1977. Evolution and Tinkering. *Science*, 196(4295): 1161–1166.

Laubichler, M.D. 2007. Evolutionary developmental biology. En:Hull, D.L. y Ruse, M. (eds.), *The Cambridge Companion to the Philosophy of Biology*, pp. 342–360. Cambridge University Press, New York, USA.

Locascio, A., Manzanares, M., Blanco, M.J. y Nieto, M.A. 2002. Modularity and reshuffling of Snail and Slug expression during vertebrate evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 99: 16841–16846.

Love, A.C. 2006. Morphological and paleontological perspectives for a history of evo-devo. En: Raff, R.A. y Love, A.C. (eds.), *From Embryology to Evo-Devo*, pp. 267–307. MIT Press, Cambridge, MA, USA.

Love, A.C. 2024. *Evolution and Development: Conceptual Issues*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Love, A.C. y Raff, R.A. 2003. Knowing your ancestors: Themes in the history of evo-devo. *Evolution & Development*, 5: 327–330.

Maeso, I., Irimia, M., Tena, J.J., González-Pérez, E. *et al*. 2012. An ancient genomic regulatory block conserved across bilaterians and its dismantling in tetrapods by retrogene replacement. *Genome Research*, 22: 642–655.

Manzanares, M., Wada, H., Itasaki, N., Trainor, P.A. *et al*. 2000. Conservation and elaboration of Hox gene regulation during evolution of the vertebrate head. *Nature*, 408(6814): 854–857.

Marlétaz, F., Firbas, P.N., Maeso, I., Tena, J.J. *et al*. 2018. *Amphioxus* functional genomics and the origins of vertebrate gene regulation. *Nature*, 564(7734): 64–70.

Martinez, P., Rast, J.P., Arenas-Mena, C. y Davidson, E.H. 1999. Organization of an echinoderm Hox gene cluster. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*,96: 1469–1474.

Martínez-Arias, A. 2009. A perspective on the development of Genetics in Spain during the XX Century. *International Journal of Developmental Biology,* 53: 1179–1191.

Martínez-Arias, A. (ed.). 2024. *Genes, Cells and Embryos: Remembering Pere Alberch* (Special issue). *Interface Focus*, 14(5).

Magri, M.S., Voronov, D., Foley, S., Martínez-García, P.M. *et al*. 2026. Deep conservation of cis-regulatory elements and chromatin organization in echinoderms uncover ancestral regulatory features of animal genomes. *Nature Ecology & Evolution*, 10: 355–371.

Milocco, L. y Salazar-Ciudad, I. 2020. Is evolution predictable? Quantitative genetics under complex genotype-phenotype maps. *Evolution,* 74: 230–244.

Nielsen, C. y Martinez, P. 2003. Patterns of gene expression: homology or homocracy? *Development Genes and Evolution*, 213:149–154.

Nuño de la Rosa, L. 2016. Evo-devo: Biología evolutiva del desarrollo. En: Vanney, C. y Franck (eds.), *Diccionario Interdisciplinar Austral*. Instituto de Filosofía, Universidad Austral, Pilar, Buenos Aires, Argentina. http://dia.austral.edu.ar/Evo-devo_-_Biología_evolutiva_del_desarrollo

Nuño de la Rosa, L. y Etxeberria, A. 2011. Patterns and processes in evo-devo: Descriptions and explanations. En: de Regt, H.W., Hartmann, S. y Okasha, S. (eds.), *EPSA Philosophy of Science: Amsterdam 2009*, pp. 263–274. Springer, Dordrecht, The Netherlands.

Nuño de la Rosa, L. y Müller, G.B. (eds.). 2020. *Evolutionary Developmental Biology*. Springer, Cham, Switzerland

Nuño de la Rosa, L. y Müller, G.B. 2024. The legacy and evolvability of Pere Alberch's ideas. *Interface Focus,* 14(5): 20240011.

Onimaru, K., Marcon, L., Musy, M., Tanaka, M. y Sharpe, J. 2016. The fin-to-limb transition as the re-organization of a Turing pattern. *Nature Communications*, 7: 11582.

Osnato, M., Matias-Hernandez, L., Aguilar-Jaramillo, A.E., Kater, M.M. y Pelaz, S. 2020. Genes of the RAV family control heading date and carpel development in rice. *Plant Physiology*, 183, 1663–1680.

Pelaz, S., Ditta, G.S., Baumann, E., Wisman, E. y Yanofsky, M.F. 2000. B and C floral organ identity functions require SEPALLATA MADS-box genes. *Nature*, 405(6783): 200–203.

Puelles, L. y Rubenstein, J.L.R. 2015. A new scenario of hypothalamic organization: rationale of new hypotheses introduced in the updated prosomeric model. Frontiers in Neuroanatomy, 9: 27.

Rasskin-Gutman, D. y De Renzi, M. (eds.) 2011. *Pere Alberch: The Creative Trajectory of an Evo-Devo Biologist*. Universitat de València, Valencia.

Rasskin-Gutman, D. y Buscalioni, A.D. 2001. Theoretical morphology of the Archosaur pelvic girdle. *Paleobiology*, 27: 59–78.

Rasskin-Gutman, D. y Esteve-Altava, B. 2014. Connecting the dots: anatomical network analysis in morphological EvoDevo. *Biological Theory*, 9: 178–193.

Rosas, A. 1989. Paleontología, ontogenia y heterocronía. En: Aguirre, E. (coord.), *Paleontología (Colección Nuevas Tendencias), Vol. 10*, pp. 241–260). Servicios de Publicaciones del CSIC, Madrid.

Ruiz-Trillo, I., Riutort, M., Littlewood, D.T., Herniou, E.A. y Baguña, J. 1999. Acoel flatworms: earliest extant bilaterian Metazoans, not members of Platyhelminthes. *Science*, 283(5409):1919–1923.

Salazar-Ciudad, I. y Marín-Riera, M. 2013. Adaptive dynamics under development-based genotype–phenotype maps. *Nature*, 497(7449): 361–364.

Salazar-Ciudad, I. y Jernvall, J. 2002. A gene network model accounting for development and evolution of mammalian teeth. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 99: 8116–8120.

Salazar-Ciudad, I. y Jernvall, J. 2010. A computational model of teeth and the developmental origins of morphological variation. *Nature*, 464(7288): 583–586.

Solé-Gil, A., Sakai, Y., Catarino, B., Jones, V.A.S. *et al*. 2025. Divergent evolution of a thermospermine-dependent regulatory pathway in land plants. *Developmental Cell*, 60: 1348–1358.

Torres-Oliva, M., Buchberger, E., Buffry, A.D., Kittelmann, M. *et al*. 2025. Heterochrony in orthodenticle expression is associated with ommatidial size variation between *Drosophila* species. *BMC Biology*, 23: 34.

Winther, R.G. 2015. Evo-devo as a trading zone. En: Love, A.C. (ed.), *Conceptual Change in Biology. Boston Studies in the Philosophy and History of Science, Vol. 307*, pp. 459–482. Springer, Dordrecht, The Netherlands.

Boletín de la SESBE
Vol. 20(1) Octubre 2026

¿Un nuevo encaje para la paleobiología evolutiva?

Jordi Agustí, Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, Universitat Autònoma de Barcelona, Edifici ICTA-ICP, Carrer de les Columnes s/n, Campus de la UAB, 08193, Cerdanyola del Vallès, Barcelona, España. jordi.agusti@icp.cat

Se cumple más de medio siglo desde que Niles Eldredge y Stephen Jay Gould enunciaran su patrón evolutivo de equilibrios puntuados (Eldredge y Gould, 1972). En aquella publicación seminal, Eldredge y Gould proponían que, contra el modelo sostenido por los paleontólogos de la síntesis moderna como George Gaylord Simpson, las especies no se transformaban gradualmente unas en otras, sino que se originaban abruptamente (punctuated) para mantenerse estables tras su aparición (equilibria). En apoyo del nuevo modelo, Eldredge y Gould aportaron los casos de sus respectivos objetos de estudio, el trilobite *Phacops* del Devónico de Estados Unidos y el caracol *Poecilozonites* del Cuaternario de las Bermudas. Para explicar el rápido origen de las especies los dos autores recurrieron al modelo peripátrico de especiación, propuesto por Ernst Mayr, según el cual en los márgenes de la distribución de una especie puede producirse el aislamiento de pequeñas poblaciones periféricas que estarían en el origen de las nuevas especies. Se trataría de un mecanismo de especiación muy rápido que no dejaría registro a escala geológica, de manera que las nuevas especies aparecerían abruptamente en el registro fósil. De esta manera, el nuevo modelo permitía explicar la dificultad de encontrar poblaciones transicionales entre dos especies: si la especiación es un fenómeno muy rápido, la probabilidad de dar con alguna de ellas es extremadamente reducida. Aunque el modelo de especiación peripátrica permitía explicar satisfactoriamente la aparición abrupta de nuevas especies, en un principio Eldredge y Gould no cerraron

la puerta a mecanismos saltacionistas de evolución, como en el caso del "monstruo prometedor" (*hopeful monster*), propuesto por el genetista germano-estadounidense Richard Goldschmidt en 1940 o las revoluciones cromosómicas de Mayr.

El patrón evolutivo de equilibrios puntuados se basaba en la asunción de dos supuestos básicos. En primer lugar, estaba la aparición súbita de nuevas especies, que ya hemos comentado. Pero el segundo supuesto, tan o más significativo que este primero, es que, tras su génesis, las especies se mantenían inalteradas. De hecho, en trabajos posteriores, Gould dejó claro que, para él, esta fase de estabilidad, o *stasis*, "era el dato", es decir, era la realidad empírica sobre la que se sostenía el modelo. Es significativo que Gould prefiriese hablar de «stasis» y no de «equilibrio», como constaba en su trabajo original. Tuve ocasión de comentar este punto con el mismo Gould en una de sus visitas a España, ya que, para mí, como alumno de Ramón Margalef, el término "equilibrio" mantenía una profunda connotación ecológica: las especies se mantenían inalteradas una vez el ecosistema maduro alcanzaba una situación de equilibrio, lo que Margalef denominaba "la adherencia de la evolución a la sucesión ecológica" (Margalef, 1998). Sin embargo, Gould me dejó muy claro que para él la fase de *stasis* o equilibrio de las especies no tenía nada que ver con la evolución del entorno sino con las constricciones impuestas al desarrollo del organismo. El principio de constricción al desarrollo enraíza en C.H. Waddington y fue posteriormente desarrollado sobre todo por Pere Alberch. De acuerdo con este principio, el desarrollo del organismo está canalizado por unos itinerarios ontogenéticos prefijados que constriñen el resultado final, con independencia de las presiones de selección (Alberch *et al.*, 1982)

"El patrón evolutivo de equilibrios puntuados se basaba en la asunción de dos supuestos básicos. En primer lugar, estaba la aparición súbita de nuevas especies, que ya hemos comentado. Pero el segundo supuesto, tan o más significativo que este primero, es que tras su génesis, las especies se mantenían inalteradas."

Boletín de la SESBE
Vol. 20(1) Octubre 2026

"El principio de constricción al desarrollo enraíza en C.H. Waddington y fue posteriormente desarrollado sobre todo por Pere Alberch. De acuerdo con este principio, el desarrollo del organismo está canalizado por unos itinerarios ontogenéticos prefijados que constriñen el resultado final, con independencia de las presiones de selección."

Ahora bien, frente a la rigidez de la propuesta de Eldredge y Gould, con posterioridad se hizo evidente que el patrón gradual de evolución era una realidad que se hallaba ampliamente extendida en numerosos grupos, como en el caso de los propios trilobites, los ammonoideos, los bivalvos y, sobre todo, diferentes grupos de mamíferos (Agustí *et al.*, 2021; Chaline y Laurin, 1986; Firmat *et al.*, 2014; Gingerich, 1977; Lozano *et al.*, 2013; Vianey-Liaud, 1979, entre otros). Fue así como, ante este cúmulo de evidencias, propusimos el modelo de "gradualismo puntuado" (Malmgren *et al.*, 1983; Agustí *et al.*, 1993) como alternativa al modelo de "equilibrios puntuados". Y en 1993, 21 años después de la enunciación del modelo, Gould y Eldredge reconocieron desde las páginas de Nature que el gradualismo filético está bien documentado en todo tipo de grupos, aunque plantearon el equilibrio puntuado como una cuestión de frecuencia relativa y sostuvieron que este predomina, admitiendo que la cuestión seguía abierta (Gould y Eldredge, 1993).

Heterocronías en el desarrollo

Pero sin duda la contribución más significativa de Gould a la teoría evolutiva se encuentra en su revalorización de las relaciones entre ontogenia y filogenia, a partir

"Frente a la rigidez de la propuesta de Eldredge y Gould, con posterioridad se hizo evidente que el patrón gradual de evolución era una realidad que se hallaba ampliamente extendida en numerosos grupos."

de su influyente obra *Ontogeny and Phylogeny* (1977). En esta obra Gould rescata el tema de las relaciones entre el desarrollo embrionario y la evolución, que había sido obviado por los autores de la síntesis, dadas sus connotaciones haeckelianas. Las heterocronías corresponden a cambios evolutivos que se operan mediante una alteración en el desarrollo del organismo, ya sea afectando el ritmo de este o a la edad de maduración sexual. Pero aparte de modificar la edad de maduración o de variar el ritmo de desarrollo, a partir de las ideas de Gould, Pere Alberch y otros investigadores introdujeron una tercera categoría de fenómenos heterocrónicos, que se referían al adelantamiento o retardamiento de la señal que inicia el desarrollo o expresión fenotípica de un carácter con respecto al resto del organismo (Alberch *et al.*, 1979). La identificación de un proceso heterocrónico precisa, pues, de la comparación entre los estadios de desarrollo de una especie ancestral y de su descendiente. Los procesos heterocrónicos tienen una gran ventaja desde el punto de vista ecológico y evolutivo y es que, mediante la producción de formas pedomórficas, la evolución, de alguna manera, "puede dar marcha atrás", contrariamente a lo que predice la evolución acelerada, ortogenética, postulada desde Haeckel como el principal modelo de cambio evolutivo. En determinadas circunstancias, por ejemplo, de colonización rápida de un hábitat que ha quedado vacío, sin duda tendrán ventaja los llamados "estrategas de la r", es decir las especies con ciclos vitales muy cortos y que se reproducen muy rápidamente. El proceso heterocrónico de la progénesis, cuyo resultado es una forma enana que alcanza precozmente la madurez sexual, aparece entonces como un recurso particularmente apropiado en este contexto.

"Los procesos heterocrónicos tienen una gran ventaja desde el punto de vista ecológico y evolutivo y es que, mediante la producción de formas pedomórficas, la evolución, de alguna manera, 'puede dar marcha atrás'."

De esta manera, las heterocronías en el desarrollo se configuraron como uno de los principales agentes del cambio evolutivo. Así, el recurso a la "variabilidad ontogenética" permitía superar el problema que suponía la integración de nuevas mutaciones en un todo integrado. Ciertamente, la mutación que se inscribe en un conjunto orgánico tiene

muchas probabilidades de resultar más ineficiente que el estado anterior del organismo completo. Pero a diferencia de los abruptos cambios genéticos y cromosómicos que se requieren con el patrón de equilibrios puntuados, los cambios introducidos por las heterocronías en el desarrollo a nivel genético son probablemente mucho menores, afectando tan solo a algunos genes reguladores. Por lo demás, se tiene la ventaja de que el resultado va a ser una forma orgánicamente integrada, sin tener que esperar a la emergencia casual de un "monstruo prometedor". Las heterocronías en el desarrollo pueden proveer un tipo de cambio evolutivo cuyo resultado es, de nuevo, un todo integrado. No se trata de un nuevo carácter que se incorpora a un organismo ya formado, sino de un nuevo conjunto integrado que reproduce una fase diferente de desarrollo. Con su obra, Gould puso de relieve el interés que para la teoría de la evolución tenían las heterocronías en el desarrollo y reabrió todo un nuevo campo de investigación. El mérito de Gould en este caso estriba en haber lanzado de nuevo a la palestra la cuestión de las relaciones entre ontogenia y filogenia, tema que fue inmediatamente reelaborado por otros embriólogos y paleontólogos (Alberch *et al.*, 1979; McKinney y McNamara, 1991; McNamara, 1997). De esta manera, las heterocronías en el desarrollo permitían explicar la evolución de un gran número de grupos, incluyendo artrópodos (McNamara, 1981), ammonoideos (Swan, 1988), equinodermos (Wray, 1995), peces (Bell, 1988), anfibios (Emerson, 1986; Warren y Hutchinson, 1988), reptiles (Long y McNamara, 1995), aves (James y Olson, 1983) y mamíferos (McKinney y Schoch, 1985; Agustí *et al.*, 2026).

Así pues, la revolución (si así la podemos llamar) de las heterocronías en el desarrollo tuvo un impacto enorme en la paleobiología evolutiva. Ahora bien, no fueron pocos los paleontólogos que acogieron esta nueva perspectiva con suspicacia. Lo que hacía sospechoso a este tipo de procesos era su misma ubicuidad: permitía explicar todo tipo de procesos evolutivos en todo tipo de organismos. Es así como algunos paleontólogos vieron en las heterocronías una especie de explicación "panglosiana" de la evolución, aplicable a cualquier organismo y en cualquier situación.

Pero fue sobre todo en el ámbito de la emergente evo-devo donde las heterocronías en el desarrollo fueron acogidas con un mayor escepticismo. Hay que tener en cuenta que la ciencia de la evo-devo se sustenta sobre las bases moleculares de la herencia en su raíz misma, es decir, desde la transcripción génica hasta la producción de las proteínas que interaccionan

con los genes reguladores responsables de la producción de cada nuevo órgano. Mientras los mecanismos responsables de procesos heterocrónicos básicos como la progénesis o la neotenia podían ser explicados a nivel de la evo-devo, otros más complejos como la hipermorfosis hallaban más difícil acomodo. Y además, varios de estos mecanismos complejos aparecían asociados antagónicamente en un mismo organismo, como en el caso de la evolución humana.

Evolución humana

Los procesos heterocrónicos han estado muy presentes en los modelos sobre la evolución humana desde que en 1926 Louis Bolk propusiera su conocida tesis de la fetalización. De acuerdo con Bolk, el primate más próximo al ser humano no sería el chimpancé sino su cría, de manera que éste correspondería a una versión fetal de sus parientes antropomorfos. El atractivo de esta teoría radicaba en su simplicidad: un único mecanismo ontogenético, la neotenia, permitía explicar al ser humano en su totalidad. Las ideas de Bolk fueron reasumidas y modernizadas en la segunda mitad del siglo XX por otros paleontólogos como Ashley Montagu (Montagu, 1981) o el mismo Gould (Gould, 1977). ¿Podemos explicar la emergencia de nuestra especie por un proceso neoténico de persistencia de caracteres infantiles en el estadio adulto? ¿O más bien hay que considerar que las diferentes características que nos identifican como especie se desarrollaron cada cual a su ritmo y siguiendo sus propias pautas?

A diferencia de otros sistemas, como el locomotriz y digestivo, el crecimiento encefálico en nuestra especie es muy rápido. Ya en la etapa fetal, la tasa de crecimiento cerebral es muy elevada y se mantiene durante un período más largo que en el resto de los antropomorfos. Esta rápida expansión del tamaño cerebral prosigue después del parto, durante la etapa infantil. En esta etapa de su desarrollo, el cerebro humano está expuesto a un gran número de estímulos, lo que facilita la producción de un mayor número de conexiones sinápticas. Después de esta fase, el cerebro humano crece mucho más lentamente que en los antropomorfos no humanos, de manera que el período de desarrollo cerebral es hasta tres veces más largo. Mientras que en el chimpancé el cerebro alcanza su tamaño adulto a los cinco años, en el *Homo sapiens* el crecimiento del cerebro se prolonga hasta los 15 años.

Pero que el cerebro alcance su tamaño definitivo a esa edad no quiere decir que detenga su desarrollo. Sabemos que

Boletín de la SESBE
Vol. 20(1) Octubre 2026

en nuestra especie la plasticidad neuronal se mantiene durante muchos más años. Dentro de la plasticidad neuronal se incluyen un gran número de procesos relacionados con el aprendizaje y la memoria, como la remodelación de sinapsis, la extensión de las neuritas, la formación de nuevas sinapsis, la potenciación o mantenimiento de la actividad sináptica a largo plazo y, en algunos casos, la formación de nuevas neuronas. Una elevada actividad y plasticidad sinápticas son características propias de un cerebro en fase de desarrollo. En nuestra especie las neuronas de determinadas áreas corticales retienen características juveniles durante la edad adulta, es decir, dichas áreas presentan una acusada neotenia neuronal. Esta neotenia neuronal puede manifestarse a través de diferentes procesos, entre los cuales se encuentra la tardía mielinización de estas neuronas. En los seres humanos, los primeros indicios de mielinización en el sistema nervioso central comienzan antes del nacimiento como en otros primates no humanos. Sin embargo, en el neocórtex (la región encargada de las funciones cognitivas superiores) el proceso no se inicia con fuerza hasta aproximadamente un mes después del parto (al nacer, la densidad de fibras mielinizadas en el neocórtex humano es prácticamente nula) y se prolonga de forma activa hasta los ocho años e incluso continúa de manera más sutil hasta la edad adulta. El periodo que conocemos como adolescencia permitió un alargamiento adicional del desarrollo cerebral y del tiempo dedicado al aprendizaje, de manera que en nuestra especie el desarrollo de nuevas dendritas y conexiones neuronales se prolonga hasta los 20 años.

El ritmo de formación de sinapsis varía entre distintas áreas corticales: la formación de nuevas conexiones sinápticas tarda mucho más en completarse en el córtex frontal que en la corteza visual primaria. En esas áreas las neuronas seguirán manifestando características juveniles, es decir, propiedades que habitualmente se asocian a las células inmaduras, por lo que la remodelación estructural y la creación de nuevas sinapsis se mantienen hasta la edad adulta. Es el caso de los lóbulos prefrontales, cuyo desarrollo puede prolongarse en el ser humano hasta bien entrada la tercera década de la vida. De hecho, aunque en menor medida, el córtex prefrontal puede llegar a retener un cierto grado de plasticidad sináptica a lo largo de toda la vida del individuo, a costa de mantener unos elevados niveles de metabolismo neuronal.

No cabe duda de que el mantenimiento de elevados niveles de plasticidad neuronal a lo largo de la vida de los *Homo sapiens* les debió reportar grandes ventajas de cara a competir con otras especies

o superar nuevas circunstancias adversas. Ahora bien, estas ventajas pudieron convertirse en un contratiempo a medida que los individuos avanzaban en edad. Hasta hace unos 40.000 años, la longevidad máxima se había situado en unos 45 años. Pero a partir de esa época empiezan a ser relativamente frecuentes los casos de individuos con una edad superior a los 50 años, e incluso unos pocos comenzaron a sobrepasar los 60. En *Homo sapiens* la selección positiva de una elevada longevidad debió estar en relación con la creciente importancia de las relaciones intergeneracionales y el almacenamiento de información útil en la memoria de los individuos más longevos, pero tiene su contrapartida en la aparición tardía de procesos degenerativos como la enfermedad de Alzheimer (Bufill *et al.*, 2013).

Así pues, dos procesos ontogenéticos parecen haber jugado un papel clave en la evolución del *Homo sapiens*. Por una parte, se ha producido la prolongación y exageración de algunos rasgos de sus antepasados, como es la tendencia a desarrollar grandes cerebros. Este nuevo aumento del tamaño del cerebro supera con mucho los sucesivos incrementos cerebrales que se han dado en los antecesores de nuestra especie. En este aspecto no cabe hablar de neotenia sino del proceso opuesto, la hipermorfosis, por el cual el descendiente continúa creciendo y desarrollando características más avanzadas que las de su antecesor en estado adulto.

"En nuestra especie se dio la confluencia de dos mecanismos heterocrónicos antagónicos, el prolongamiento de la plasticidad neuronal (neotenia) y el desarrollo extraordinario del cerebro (hipermorfosis)."

Ahora bien, mientras que la hipermorfosis por sí sola permite explicar el gran cerebro de los neandertales, en *Homo sapiens* se superpuso un segundo mecanismo heterocrónico, la neotenia neuronal. Así, el mantenimiento de la plasticidad neuronal está relacionado con la retención en nuestro cerebro de características infantiles que pueden perdurar hasta el estado adulto. Y el elevado número de conexiones neuronales que se desarrollan en las diferentes fases del crecimiento parece corresponder más bien a la persistencia de características neoténicas (Bufill *et al.*, 2011). Podemos distinguir, por tanto, dos procesos antagónicos que han hecho

de nuestro cerebro un órgano muy especial: por una parte, el gran incremento de su tamaño se adecua a un caso de hipermorfosis, mientras que otros aspectos de su desarrollo y funcionamiento, como el mantenimiento de elevados niveles de plasticidad sináptica, parecen responder más bien a un proceso neoténico. Nos encontramos, pues, con que en nuestra especie se dio la confluencia de dos mecanismos heterocrónicos antagónicos, el prolongamiento de la plasticidad neuronal (neotenia) y el desarrollo extraordinario del cerebro (hipermorfosis; Agustí, 2021).

Perspectivas

Constricciones en el desarrollo y mecanismos heterocrónicos proporcionan una pista sobre cómo la selección natural ha seguido jugando un papel muy relevante en la evolución de estas constricciones. Hay que tener en cuenta que cuanto más complejo es un organismo, más posibilidades existen de combinar diferentes procesos heterocrónicos dentro del mismo organismo, como hemos visto en el caso humano. Haciendo un símil con la recombinación génica, podríamos hablar de "recombinación heterocrónica" (Agustí, 2025). Ello desemboca en ocasiones en lo que se ha llamado "evolución en mosaico", por la cual asistimos a una especie de combinatoria libre de diversos elementos anatómicos. Ahora bien, un genoma corto ofrece pocas posibilidades de recombinación heterocrónica, de lo que se deduce que en las primeras fases de la evolución de los metazoos las constricciones ontogenéticas debieron predominar sobre la variabilidad aportada por las heterocronías en el desarrollo. De esta manera, la cuestión de la invariabilidad de los *Baupläne* (o diseños básicos de los grandes tipos animales) a lo largo del tiempo encuentra aquí una explicación plausible: los primeros tipos zoológicos disponían de programas genómicos limitados y, por tanto, la selección natural favoreció la eclosión de un número muy amplio de estos *Baupläne*. Por el contrario, los actuales *Baupläne* son pocos, pero con una gran cantidad de información utilizable: con unos pocos programas básicos se pueden producir un gran número de diseños diferentes. Así pues, a lo largo de la evolución se ha producido una reducción en el número de *Baupläne* porque los que quedaron se han hecho mucho más utilizables por la selección, de manera que la variación o recombinación heterocrónica predomina sobre las constricciones al desarrollo. A diferencia de la propuesta de Gould (un cambio brusco y aleatorio que se mantiene invariable a lo largo del tiempo), la hipótesis de la recombinación heterocrónica atribuye un papel muy importante para la selección natural, por cuanto reduce el

rol de las constricciones (una única solución canalizada) y multiplica el número de formas (recombinaciones) posibles. El papel restrictivo, determinista, del itinerario ontogenético queda superado, de manera que de nuevo el papel canalizante fundamental de la evolución vuelve a recaer sobre la selección natural.

En conexión con lo anterior, los avances en paleogenómica han abierto perspectivas inéditas a la paleobiología evolutiva. Así, en paralelo al desvelamiento del genoma de numerosos organismos, como bacterias, protistas, algas, plantas, hongos, esponjas, cnidarios, nemátodos, artrópodos, peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos de casi todos los órdenes, como roedores, bóvidos y primates (incluido el genoma humano), la secuenciación genómica ha ido más allá, incluyendo a especies extinguidas como el mamut (*Mammuthus primigenius*), el rinoceronte lanudo (*Coelodonta antiquitatis*) y nuestra especie hermana, el neandertal (*Homo neanderthalensis*). Ciertamente en estos últimos casos el límite cronológico para obtener secuencias genómicas relativamente completas no va más allá de hace unos 80.000 años, durante el Pleistoceno superior. En su lugar, sin embargo, la paleoproteómica ha recogido el testigo, ya que es posible obtener la secuenciación de proteínas específicas de más de un millón de años (Cappellini *et al.*, 2019). En la medida en que los avances en paleoproteómica permitan identificar factores de transcripción asociados al desarrollo, podremos identificar qué procesos heterocrónicos han llevado a la singularización de grupos separados filogenéticamente durante millones de años.

Referencias

Agustí, J. 2021. *Genes, Cerebros y Símbolos*. Tusquets Ed., Barcelona.

Agustí, J. 2025. *Las Edades de la Evolución*. Ed. Almuzara, Córdoba.

Agustí, J., Castillo, C. y Galobart, A. 1993. Heterochronic evolution in the late Pliocene early Pleistocene Arvicolids of the Mediterranean area. *Quaternary International*, 19: 51–56.

Agustí, J., Espresate, J. y Piñero, P. 2021. Dental variation in the endemic dormouse *Hypnomys* Bate 1918 and its Implications for the palaeogeographic evolution of the Balearic Islands (Western Mediterranean) during the late Neogene-Quaternary. *Historical Biology*, 33: 3152–3165.

Agustí, J., Lozano-Fernández, I. y Piñero, P. 2026. Heterochronic evolution in a Late Pliocene-Early Pleistocene lineage of western European voles (Arvicolinae, Rodentia, Mammalia). *Historical Biology*, 38(5): 1575–1584.

Alberch, P. 1982. Developmental constraints in evolutionary processes. En: Bonner, J.T. (ed.), *Evolution and Development*, pp. 313–332. Dahlem Workshop Reports, vol. 22. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

Alberch, P., Gould, S.J., Oster, F. y Wake, D.B. 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology*, 5: 296–317.

Bell, M.A. 1988. Stickleback fishes: Bridging the gap between population biology and paleobiology. *Trends in Ecology and Evolution*, 3: 320–325.

Bufill, E., Agustí, J. y Blesa, R. 2011. Human neoteny revisited: The case of synaptic plasticity. *American Journal of Human Biology*, 23: 729–739.

Bufill, E., Blesa, R. y Agustí, J. 2013. Alzheimer's disease: an evolutionary approach. *Journal of Anthropological Sciences*, 91: 135–157.

Cappellini, E., Welker, F., Pandolfi, L., Ramos-Madrigal, J. *et al*. 2019. Early Pleistocene enamel proteome sequences from Dmanisi resolve *Stephanorhinus* phylogeny, *Nature*, 574: 103–107.

Chaline, J. y Laurin, B. 1986. Phyletic gradualism in a European Plio-Pleistocene *Mimomys* lineage (Arvicolidae, Rodentia). *Paleobiology*, 12: 203–216.

Eldredge, N. y Gould, S.J. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. En: Schopf, T.J.M. (ed.), *Models in Paleobiology*, pp. 82–115. Freeman, Cooper & Co., San Francisco, CA, USA.

Emerson, S.B. 1986. Heterochrony and frogs: The relationship of a life-history trait to morphological form. *American Naturalist*, 127: 167–183.

Firmat, C., Lozano-Fernández, I., Agustí, J., Bolstad, G.H. *et al*. 2014. Walk the line: 600,000 years of molar evolution constrained by allometry in the fossil rodent *Mimomys savini*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 369(1649): 20140057.

Gingerich, P. 1977. Patterns of evolution in the mammalian fossil record. En: Hallam, A. (ed.), *Patterns of Evolution as Illustrated by the Fossil Record*. *Developments in Palaeontology and Stratigraphy* Vol. 5, pp. 469–499. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.

Gould, S.J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Harvard University Press. Cambridge, MA, USA.

Gould, S.J. y Eldredge, N. 1993. Punctuated equilibrium comes of age. *Nature*, 366: 223–227.

James, H.F. y Olson, S.L. 1983. Flightless birds. *Natural History*, 92: 30–40.

Long, J.A. y McNamara, K.J. 1995. Heterochrony in dinosaur evolution. En: McNamara, K.J. (ed.), *Evolutionary Change and Heterochrony*, pp. 151–168. John Wiley and Sons, Chichester, UK.

Lozano-Fernández, I., Cuenca-Bescós, G., Blain H.-A., López-García, J.M. y Agustí, J. 2013. *Mimomys savini* size evolution in the Early Pleistocene of south-western Europe and possible biochronological implications. *Quaternary Science Reviews*, 76: 96–101.

Malmgren, B.A., Berggren, W.A. y Lohmann, G.P. 1983. Evidence for punctuated gradualism in the Late Neogene *Globorotalia tumida* lineage of planktonic foraminifera. *Paleobiology*, 9(4): 377–389.

Margalef, R. 1998. Progreso: una valoración subjetiva entusiasta de casi la mitad de los cambios en los sistemas vivos. En: Wagensberg, J. y Agustí, J. (eds.), *El Progreso: ¿Un Concepto Acabado o Emergente?*, pp. 169–192. Tusquets Eds., Barcelona.

McKinney, M.L. y McNamara, K.J. 1991. *Heterochrony. The Evolution of Ontogeny*. Plenum Press, New York, USA.

McKinney, M.L. y Schoch, R.M. 1985. Titanothere allometry, heterochrony, and biomechanics: Revising an evolutionary classic. *Evolution*, 39: 1352–1363.

McNamara, K.J. 1981. Paedomorphosis in Middle Cambrian Xystridurine Trilobites from Northern Australia. *Alcheringa*, 5: 209–224.

McNamara, K.J. 1997. *Shapes of Time*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD, USA.

Montagu, A. 1981. *Growing Young*. McGraw-Hill. New York, USA.

Swan, A.R.H. 1988. Heterochronic trends in Namurian ammonoid evolution. *Palaeontology*, 31: 1033–1051.

Vianey-Liaud, M. 1979. Evolution des rongeurs à l'Oligocène en Europe occidentale. *Palaeontographica*, 166: 136–236.

Warren, A.A. y Hutchinson, M.N. 1988. A new capitosaurid amphibian from the early Triassic of Queensland, and the ontogeny of the capitosaur skull. *Palaeontology*, 31: 857–876.

Wray, G.A. 1995. Causes and consequences of heterochrony in early echinoderm development. En: McNamara, K.J. (ed.), *Evolutionary Change and Heterochrony*, pp. 197–223. John Wiley and Sons, Chichester, UK.

Boletín de la SESBE
Vol. 20(1) Octubre 2026

La Ecología y la Evolución: España sigue siendo diferente

Adolfo Cordero-Rivera, Universidade de Vigo, ECOEVO Lab, E.E. Forestal, Campus Universitario A Xunqueira s/n, 36005 Pontevedra, adolfo.cordero@uvigo.gal

Es muy probable que si preguntamos a cualquier persona si sabe qué es la ecología la respuesta sea afirmativa. ¿Quién no ha oído hablar de ecología? Pero ¿realmente sabemos qué es la ecología? Me temo que pocas personas podrían dar una definición coherente y acertada. Incluso entre los ecólogos —los profesionales que se dedican al estudio de esta ciencia— no hay unanimidad en la definición, ya que depende de la escuela científica a la que pertenezcan. La ecología aparece ligada a palabras como "ambiente", "contaminación", "ecologismo", "biodiversidad", pero sobre todo se identifica con la palabra "ecosistema", y en general con el prefijo "eco". También la economía usa ese mismo prefijo, pero cuando se dice de un objeto, producto o servicio que es "eco" no pensamos en que es económico, sino en que es "ecológico": ¡la ecología está claramente de moda!

Ernst Haeckel acuñó la palabra "ecología" en 1866 uniendo dos términos griegos, "oikos", que significa casa o lugar donde se vive, y "logos", que se refiere a la palabra, en un contexto de discurso o razonamiento, y que se aplica a la ciencia en todas sus facetas. Así que, para

"...cuando se dice de un objeto, producto o servicio que es 'eco' no pensamos en que es económico, sino en que es 'ecológico': ¡la ecología está claramente de moda!"

Boletín de la SESBE
Vol. 20(1) Octubre 2026

Haeckel, **la ecología es el estudio de las relaciones entre los organismos y el ambiente: la economía de la naturaleza**.

Se ha dicho que la ecología es la menos biológica de todas las ciencias de la vida, y yo he argumentado que es la más biológica de todas las ciencias sociales (Cordero-Rivera, 2021), ya que una visión "desde la ecología" de las sociedades humanas es actualmente muy oportuna. La Ecología tiene gran relevancia social porque los problemas derivados de la perturbación del funcionamiento de los ecosistemas requieren que los ecólogos propongan soluciones. Sin embargo, para algunos la ecología es una ciencia blanda, con poca capacidad predictiva, ya que si la ciencia es *el arte de lo soluble*, como la definió Peter Medawar en un famoso ensayo, la ecología no parece ser capaz de solucionar ninguno de los problemas a los que se enfrenta la sociedad (Aarssen, 1997), aunque esto no siempre se debe a la falta de herramientas o soluciones proporcionadas por la ciencia ecológica, sino a reticencias políticas o sociales para aplicar dichas soluciones. Pero esta visión pesimista no tiene por qué ser cierta: por ejemplo podemos crear condiciones favorables para multitud de especies en el interior de las ciudades o en sus parques y jardines y hay muchas opciones posibles en otros lugares y situaciones, lo que se ha denominado "Win-Win Ecology".

En este artículo me he planteado una reflexión histórico-conceptual para revisar la relación entre la ecología y la evolución, un tema que ha sido discutido de forma recurrente (por ejemplo, Futuyma, 1986), y en particular, he vuelto a examinar el caso de la enseñanza de la ecología en España, que abordé a principios de este siglo (Cordero-Rivera, 2003).

¿Qué es la ecología?

Toda ciencia se puede definir acotando su objeto de estudio. Pero la ecología abarca una amplia variedad de niveles dentro de la organización biológica, desde el individuo hasta las poblaciones, comunidades, ecosistemas y paisajes (Figura 1). Una amplia escuela, cuyo exponente más conocido ha sido Eugene P. Odum, ha sostenido que el ecosistema es el objeto de estudio de la ecología, probablemente porque este nivel de organización fue definido desde la ciencia ecológica, aunque haya claramente sobrepasado sus fronteras, como cuando se habla de un "ecosistema empresarial" o un "ecosistema de innovación" (Cordero-Rivera, 2021). Históricamente esta ha sido la escuela dominante en España, donde **a menudo se ha definido a la ecología como la ciencia o la biología de los ecosistemas.**

Boletín de la SESBE
Vol. 20(1) Octubre 2026

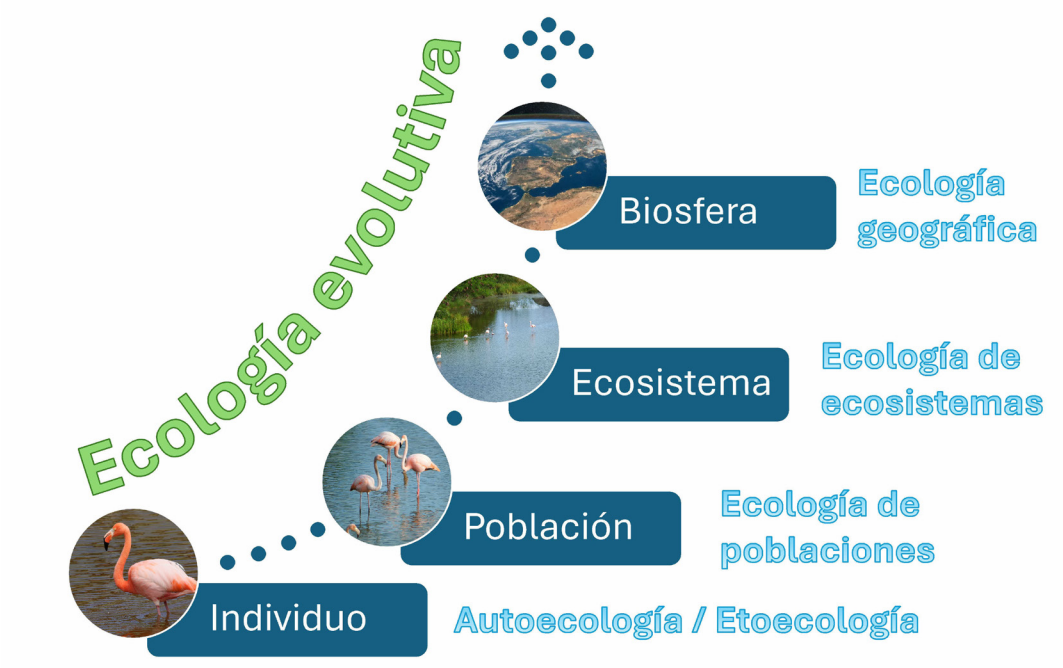


Figura 1. Principales niveles de organización biológica que constituyen el objeto de estudio de la ecología, con las subdivisiones de la ciencia ecológica. La aproximación evolutiva trasciende a los niveles de organización, por lo que todos ellos deben ser estudiados desde el pensamiento evolutivo. Imágenes del autor, con la excepción de la vista de la Tierra, generada mediante Artlist.io.

Por ejemplo, véase esta cita de un obituario de Ramón Margalef:

> "El profesor Margalef fue un pionero al insertar la Ecología en el ámbito de la moderna teoría de sistemas, *entender que su objeto de estudio eran los niveles superiores de organización biológica* y emplear la física teórica o los modelos matemáticos para enfocar asuntos como la dinámica de poblaciones" (Cáceres, 2004) (el énfasis es mío)

El peligro de la aproximación ecosistémica es que ignora los detalles (como las diferencias entre los individuos o entre las poblaciones), que a veces son cruciales para entender cómo funciona un sistema. Pero centrarse en detalles infinitos nos llevaría a una incapacidad para desarrollar

"...a menudo se ha definido a la ecología como la ciencia o la biología de los ecosistemas."

Boletín de la SESBE
Vol. 20(1) Octubre 2026

"...la ecología es el estudio de la interacción bidireccional entre la vida y el ambiente, o, dicho de otra forma, es el estudio del comportamiento de las entidades orgánicas."

teorías que se puedan aplicar más allá de un sistema en particular. Así que focalizarse en uno u otro extremo de este gradiente de complejidad biológica no parece una buena elección:

> "[…] such models will be achieving a balance between the brute-force approach that naively attempts to include everything, and over simplification that throws out important heterogeneities at various levels. Central to this will be the recognition that *individuals are the elementary particles of all ecological systems*." (Evans *et al.*, 2012) (el énfasis es mío)

Yo prefiero una definición de la ecología que sea más inclusiva y que no se circunscriba a un nivel de organización concreto: **la ecología es el estudio de la interacción bidireccional entre la vida y el ambiente**, o, dicho de otra forma, **es el estudio del comportamiento de las entidades orgánicas** (Cordero-Rivera, 2021). Desde esta perspectiva, la ecología ofrece una oportunidad excelente para estudiar la variación dentro de los niveles de organización biológica (Figura 1), que es uno de los pilares del concepto de biodiversidad (Cordero-Rivera, 2017). Hay muchas teorías ecosistémicas que han contribuido de manera sustancial al desarrollo de nuestra visión de la naturaleza (Worster, 1994), e incluso a rellenar el hueco entre la ecología y la economía, como por ejemplo el concepto de tecno-ecosistema (Odum, 2001), pero la belleza está en los detalles, y esos detalles se observan con una aproximación "desde abajo", eco-etológica o auto-ecológica. Mi intención aquí es resaltar la tendencia hacia la combinación de ambos puntos de vista.

La ecología surge gracias a la teoría darwinista

La acumulación de observaciones, por muy sistemática que sea, si no se hace en función de una teoría subyacente, se parece más al coleccionismo que a la ciencia (Deléage, 1993). La naturaleza de la ecología como ciencia ha sido controvertida, pero el propio Haeckel, cuando la define, lo hace movido por la influencia de Darwin (Matagne, 2002). Así que la teoría evolutiva es central para que surja el pensamiento ecológico, y los historia-

dores están de acuerdo sobre esto (Futuyma, 1986; Deléage, 1993; Matagne, 2002). Algunos libros de texto inciden en la necesidad de considerar a la ecología como una ciencia evolutiva:

> "[…] *the central position of evolutionary thinking in the study of ecology*. The qualities of all ecological systems express the evolutionary adaptations of their component species. It is impossible to understand how ecological systems develop, function, and respond to perturbation without understanding the evolutionary dynamics of populations." (Ricklefs, 1990) (énfasis en el original).

> "[…] we believe that an integrated approach to the relationship between evolution and ecology is essential. […] But ecology is not evolution, nor is it population genetics, although these are closely allied disciplines that can contribute much to an understanding of ecology. Ecology is an eclectic enterprise, and many other sciences have made and will continue to make major contributions to it. […] *The relation of ecology to evolutionary theory is a particularly close one, and we have aimed to present an accurate reflection of that relationship*." (McNaughton y Wolf, 1979) (el énfasis es mío).

Incluso Ramón Margalef (1992a), que podríamos considerar como el máximo exponente de la visión ecosistémica en España, destaca este hecho:

> "La ecología no pudo desarrollarse como ciencia hasta que no se hubo aceptado, de forma general, la idea de la evolución orgánica."

Por lo tanto, no existe ecología sin evolución, de la misma manera que no existe evolución sin ecología. El concepto de ecosistema, sin duda la idea más influyente de la ecología, debe entenderse desde el punto de vista evolutivo:

> "Scientific ecology is grounded in several fundamental principles, including the principles of *system* and *evolution*. System is concerned with the question: How does it work? Evolution is concerned with the question: How did this system come to be this way?" (Keller y Golley, 2000).

Ahora bien, si se acepta que el objeto principal de estudio de la ecología es el ecosistema, es comprensible que algunos ecólogos hayan intentado "acercar" la ecología a la física, en particular haciendo referencia a la termodinámica o usando analogías con las máquinas:

Boletín de la SESBE
Vol. 20(1) Octubre 2026

> "Conviene, digámoslo de entrada, considerar los organismos y los sistemas formados por éstos en un ambiente de características definidas, los ecosistemas, como si de máquinas se tratara. […] En mi opinión hay que ir más hondo. Ha llegado el momento de tomar seriamente a organismos y ecosistemas como sistemas físicos. […] Son máquinas, sistemas mecánicos a escala molecular." (Margalef, 1995).

Paradójicamente, una visión evolutiva de la biología, desde una aproximación reduccionista, nos lleva a una conclusión similar:

> "Reductionism is the thesis that biological theories and the explanations that employ them do need to be grounded in molecular biology and ultimately physical science […]" (Rosenberg, 2006)

Esta aproximación "fisicista" a la ecología caracterizó el desarrollo histórico del concepto de ecosistema (Golley, 1993). Algunos ecólogos han defendido el carácter cibernético de los ecosistemas (Margalef, 1995), mientras que otros han dicho taxativamente que esta aproximación al estudio de los ecosistemas es errónea (O'Neill *et al*., 1986). Llama la atención que una revisión de los conceptos y teorías de la ecología, publicada en una gran enciclopedia, no menciona ni una sola vez la teoría de la información, ni la entropía (Kareiva y Marvier, 2001). La teoría de la información aplicada a la ecología ha tenido sus logros más importantes en la filosofía de selección de modelos estadísticos, en la cual el Criterio de Información de Akaike (AIC) se ha revelado como una herramienta utilísima. Creo que la escuela "fisicista" no ha tenido el éxito esperado porque los sistemas biológicos se distinguen de una manera radical de los sistemas físicos: **son sistemas con componentes adaptativos** (Cordero-Rivera, 2021). La principal diferencia entre el objeto de estudio de las ciencias no biológicas y las ciencias de la vida es precisamente el hecho de que **los elementos vivos de los ecosistemas cambian y se adaptan (=evolucionan y metabolizan)**,

"La principal diferencia entre el objeto de estudio de las ciencias no biológicas y las ciencias de la vida es precisamente el hecho de que los elementos vivos de los ecosistemas cambian y se adaptan (=evolucionan y metabolizan)."

y, en consecuencia, no pueden tratarse como elementos idénticos ni en el tiempo ni en el espacio.

> "In contrast to an object or a machine, a body regularly splits off a part of itself in order to survive and incorporates a piece of the foreign world into itself. This is precisely why it is wrong to compare a life-form with a machine: *A machine does not metabolize*." (Weber, 2017) (el énfasis es mío).

A pesar del éxito del reduccionismo como estrategia de investigación, particularmente en la biología molecular, numerosos autores consideran que la Biología no podrá ser reducida completamente a un análisis físico, aunque ciertamente esta postura es, a primera vista, incongruente. En palabras de Rosenberg (2006):

> "The physicalist antireductionist claims that all biological facts are physical ones, that there are no ghosts in the biological machinery, and yet physical science—chemistry and biology— cannot now and never will be able to explain or even express all these physical facts."

Por eso las teorías físicas no son suficientes. Seguramente el reduccionismo llegará a comprender esos procesos a fondo en un futuro. Pero ese futuro lo veo aún muy lejano.

La ecología y la evolución: el contexto histórico y geográfico

A pesar de los argumentos que he expuesto más arriba, la relación entre la Ecología y la Evolución ha sido conflictiva en la visión ecosistémica (Loehle y Pechmann, 1988; Golley, 1993; Matthews *et al.*, 2011).

> [ecology and evolution] "have long been treated as separate domains within biology, but the distinction is more cultural than biological. Some of the most interesting recent work in either discipline is focussed on developing new ways to integrate evolutionary data in ecological analyses (and vice versa)." (Smith, 2008)

> "All ecologists will, of course, be aware of evolution but there is a tendency to ignore its effects once one moves beyond the individual level of organization." (Evans *et al.*, 2012)

En ciertos países, incluida España, esta aparente ausencia de visión evolutiva en las investigaciones ecológicas tiene raíces históricas, porque la mayoría de los pioneros fueron especialistas en oceanografía y limnología, ámbitos en los cuales los estudios de tipo ecosistémico son ciertamente la primera opción. En Francia, también se dio un fenómeno parecido, con clara re-

ticencia a usar la palabra "ecología". De hecho, los biólogos franceses permanecieron muy fieles a la tradición morfológico-sistemática, dejando de lado durante mucho tiempo áreas como la ecología o la biología del desarrollo, hasta el punto de que han pasado "de un salto" de una visión neolamarckista a la evolución molecular.

> "[…] les botanistes ont longtemps continué à utiliser "géographie botanique" ou "phytogéographie", pour des raisons complexes liées en partie à une forme de résistance au darwinisme que le terme écologie véhicule […]" (Matagne, 2002).

En contraste, en los países de habla inglesa, la incorporación de la visión evolutiva se forjó a finales de la década de 1950, y esta diferencia geográfica no ha pasado desapercibida:

> "At present, most evolutionary ecologists work in English-speaking countries. Why has evolution been relatively absent from ecology elsewhere, especially from most of continental Europe?" (Futuyma, 1986).

Algunos clásicos de la ecología han hecho aportaciones claramente encuadrables en la ecología evolutiva, como por ejemplo Hutchinson (1965), cuya metáfora sobre el teatro ecológico y el drama evolutivo ha sido fundamental en la historia reciente de la ecología. Incluso Elton (1927) en su clásico *Animal Ecology* dedica un capítulo a las relaciones entre ecología y evolución. Pero a lo largo del siglo XX hubo momentos en que esto no fue así:

> "[…] extreme gradualism [of Natural Selection] uncouples evolution from ecology. It implies that ecological processes can be studied without reference to natural selection, at least to a good approximation, because genetic variation is inadequate to fuel appreciable change in the short term of a few dozen generations. […] At the same time, evolutionary theory was often almost devoid of ecological context. […] The removal of evolution from ecology, and ecology from evolution, were useful simplifying devices that made it possible to lay out distinct foundations for both fields." (Bell, 2013).

La enseñanza de la ecología en el siglo XX estuvo dominada por la visión "fisicista" del libro de texto de Eugene P. Odum (1953), el más vendido en Norteamérica, y en buena parte del mundo:

> "For many American ecologists of the 1950s and 1960s ecology was vir-

tually defined by the content of Eugene Odum's Fundamentals of Ecology, the most recent edition of which contains in its index two references to evolution and none to natural selection, adaptation, or genetics." (Futuyma, 1986).

Pero en la década de 1970 empezaron a aparecer libros alternativos que incluían una visión evolutiva, en consonancia con el desarrollo de la investigación ecológica y con los cambios en la sociedad norteamericana a finales del siglo XX (Hagen, 2008). El manual "Ecology and Field Biology" de Robert Leo Smith, publicado por primera vez en 1966 (Smith, 1966), supuso un cambio importante (Kricher, 2009). Un punto de inflexión fue también la publicación del libro "Evolutionary Ecology" de Eric Pianka (1974), que tuvo mucho éxito y sustituyó al libro de Odum en muchas universidades (Hagen, 2008). Al contrario que Odum, Pianka enfatizaba, ya desde la introducción de su libro, la distinción entre Ecología y ambientalismo: los ecólogos no eran necesariamente los profesionales encargados de asesorar a los políticos en la resolución de los problemas ambientales (la ecología va mucho más allá de los problemas ambientales), algo que contrasta con la opinión de Odum, que siempre había defendido que los ecólogos se ocuparan de dar soluciones a los problemas ambientales generados por la sociedad humana (y creo que con razón).

En 2003 publiqué un análisis sobre las tendencias temporales en los contenidos de 61 libros de texto de Ecología, y descubrí que la "ecología evolutiva" fue adquiriendo cada vez más relevancia, especialmente en las últimas décadas del siglo XX, aunque la ecología de las Universidades españolas era eminentemente ecosistémica (Cordero-Rivera, 2003). Quiero resaltar un párrafo de dicho artículo, en el cual especulo sobre una de las causas para que la ecología española fuera diferente:

"The first steps of ecology in Spain were clearly influenced by the evolutionary thinking of some pioneers, but this fact rapidly changed and already in the second decade of the 20th century evolution did not play any significant role on Spanish ecology (Casado de Otaola 1997). The first Spanish Ecologists were clear examples of ecosystem research scientists with very few evolutionary interests, perhaps because all of them were limnologists, oceanographers or geographers. The tremendous influence of R. Margalef's textbook "Ecología", first published in 1974 (Margalef 1982), is perhaps one of the causes of the above mentioned absence of evolutionary thinking among Spanish ecologists."

Boletín de la SESBE
Vol. 20(1) Octubre 2026

No obstante lo dicho en relación al libro de texto de Margalef, lo cierto es que el mismo autor en su libro de divulgación titulado también "Ecología" (Margalef, 1992b), dedica casi un 11 % de las páginas a contenidos evolutivos, lo cual está más de acorde con la tónica general de otros países.

La ecología española cuenta con varios grupos de investigación especializados en evolución, e incluso con un departamento de "Ecología Evolutiva" (nombre que fue sugerido por Pere Alberch, un investigador español formado en EE.UU.) dentro del Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC). Existen varios grupos de investigación muy productivos en ecología evolutiva y del comportamiento, pero habitualmente no se encuentran en el área de ecología, sino en el área de zoología (aunque las divisiones en "áreas de conocimiento" son cuestionables por su poca relevancia conceptual). Mi impresión es que la mayoría de los ecólogos que trabajan en centros del CSIC están relacionados con la escuela evolutiva, mientras que la mayoría de los ecólogos de las universidades tienen un enfoque más ecosistémico. En este sentido la ciencia española no es una excepción: en la *Ecological Society of America* existió una sección dedicada al comportamiento animal y sociobiología, que posteriormente se desgajó para fundar la *The Animal Behaviour Society*, que publica la revista *Animal Behaviour*. Aquí hay que buscar una de las razones por las cuales la revista *Ecology* ha publicado tan pocos artículos de contenido eco-etológico hasta muy recientemente. La Sociedad Española de Etología, fundada en 1984, se denomina actualmente Sociedad Española de Etología y Ecología Evolutiva, una demostración más de cómo la aproximación evolutiva ha sido incorporada a la academia española.

Habitualmente la ecología aparece asociada a la biología animal o a la biología vegetal en las universidades españolas, aunque ha habido notables excepciones. Para mi sorpresa, cuando hice el análisis mencionado más arriba (Cordero-Rivera, 2003), en la Universidad de Extremadura el área de ecología se incluía entonces en el departamento de Física, con las áreas "física teórica", "física de la tierra, astronomía y astrofísica", "física atómica, molecular y nuclear", "física de la materia condensada", "física aplicada", "óptica" y finalmente, "ecología", un claro ejemplo de la "physics envy" que he mencionado. A inicios de 2026, el área de ecología está en el Departamento de Biología Vegetal, Ecología y Ciencias de la Tierra, y ya no se asocia con Física. Parece que se ha normalizado la situación.

Reanálisis de los contenidos de los libros de texto

Una forma de determinar las tendencias en la enseñanza de las ciencias es recurrir a los libros de texto, puesto que sirven para formar a los futuros investigadores, y de esta manera son claros exponentes de lo que sus autores consideran la "esencia" de la ecología. Además, cuando los libros de texto escasean, como en los inicios de una ciencia, pueden llegar a tener una enorme influencia sobre la forma de pensar de los futuros investigadores, como ha sido el caso de *Fundamentals of Ecology* de Odum, y como es el caso de *Ecología* o *Limnología* de Ramón Margalef en España.

En palabras de John Kricher, que se formó con el libro de Odum:

> "This book was energizing in more ways than one. First, it energized the reader, exciting me about how science is used to study nature. Second, it seemed to be all about energy: how energy moves through ecosystems, how energy structures food chains, how energy flows while materials cycle, how energy in the form of biomass accumulates with ecological succession. *What the book lacked was any grounding of ecology in evolution*." (Kricher, 2009) (el énfasis es mío)

En 2003 analicé 61 libros de texto publicados entre 1927 y 2002, empleando las tablas de contenido e índices. Lo que me planteé entonces era analizar las siguientes cuestiones: ¿Existe alguna tendencia temporal en el tratamiento de la evolución en los libros de texto de ecología? ¿Hay diferencias entre los libros de texto americanos, europeos y españoles? No incluí en dicho análisis los libros claramente enfocados hacia un ecosistema concreto (por ejemplo, libros de ecología marina o forestal) y los que se manifestaban como evolutivos (libros titulados ecología evolutiva), o tenían un enfoque restringido a ecología animal o vegetal, pero sí incluí el libro de Ecología Animal de Elton (1927), por ser un pionero y el de Ecología Vegetal de Terradas (2001) por ser uno de los pocos libros de ecología españoles. Ya he indicado que, en la historia de la ecología, el concepto de ecosistema ha sido predominante a partir de la segunda mitad del siglo XX, lo que determinó que se prestase poca atención a la evolución, pero paulatinamente se han ido incorporando más enfoques evolutivos en esta ciencia, especialmente desde que han empezado a aparecer nuevos libros de texto (Golley, 1993).

Lo que descubrí entonces (Cordero-Rivera, 2003) fue que a partir de 1980 la mayoría de los libros de texto incorporaron las nuevas tendencias y dedicaron el 10-20 %

Boletín de la SESBE
Vol. 20(1) Octubre 2026

de sus páginas a contenidos claramente evolutivos, definidos por los capítulos que explican conceptos relacionados con la adaptación, evolución, genética de poblaciones, estrategias vitales, teoría de nicho y ecología del comportamiento. Asimismo, contabilicé las páginas dedicadas a la ecología más claramente "ecosistémica" como aquéllas en las que se habla de ciclos biogeoquímicos, producción, biomas, ecología del paisaje y geográfica. Lo más llamativo fue que los libros de texto españoles no seguían la tendencia dominante, situándose claramente en el paradigma "ecosistémico", o como algunos prefieren llamarle "termodinámico" (Rodríguez, 2013), con un tratamiento muy marginal de las cuestiones evolutivas en el mejor de los casos. "**Spain is different**", rezaba el título de mi artículo (Cordero-Rivera, 2003), parafraseando el lema turístico del franquismo.

Como consecuencia de aquel análisis, decidí llamar a mi grupo de investigación "ECOEVO", acrónimo que inicialmente pensé como "**Eco**logía **Evo**lutiva" (pero que ahora hace referencia a **E**cología de la **Co**nservación y **Evo**lutiva), ya que ninguno de los Departamentos de las Universidades españolas unía entonces ecología y evolución (Cordero-Rivera, 2003). Han pasado 23 años, y he querido volver sobre el tema. He revisado más de un centenar de libros, para comprobar si las tendencias que identifiqué se mantienen.

La Figura 2 muestra la evolución de la proporción de páginas dedicadas a la ecología evolutiva a lo largo del tiempo, en una selección de libros de texto que han tenido al menos cuatro ediciones en USA y Reino Unido, así como todos los libros de texto de autores españoles (incluyendo algunos libros de divulgación), uniendo las diferentes obras del mismo autor con una línea. Se siguen manteniendo las dos tendencias que identifiqué en 2003: cuando se comparan diferentes libros escritos por los mismos autores, aquéllos que empezaron con un contenido muy bajo de ecología evolutiva, en general lo incrementaron a lo largo del tiempo (Odum, Smith y Molles son buenos ejemplos), y los que dedicaban un porcentaje muy alto a estos contenidos, lo disminuyeron a lo largo del tiempo (por ejemplo, Ricklefs y Stiling). Ambas escuelas convergen en un contenido de ecología evolutiva en torno al 15 % (Figura 2).

En promedio, los 87 libros norteamericanos analizados dedican el 15,6 ± 1,2 % (± SE) de sus páginas a contenidos evolutivos, y los 17 de autores del Reino Unido el 13,4 ± 1,9 %. Sin embargo, los 13 libros de autores españoles solo dedican una media del 2,7 ± 1,0 % de sus páginas a contenidos evolutivos (Figura 3). Es evidente que hay algo diferente entre los autores españoles. Hay que tener presente que 3 de los 13 libros españo-

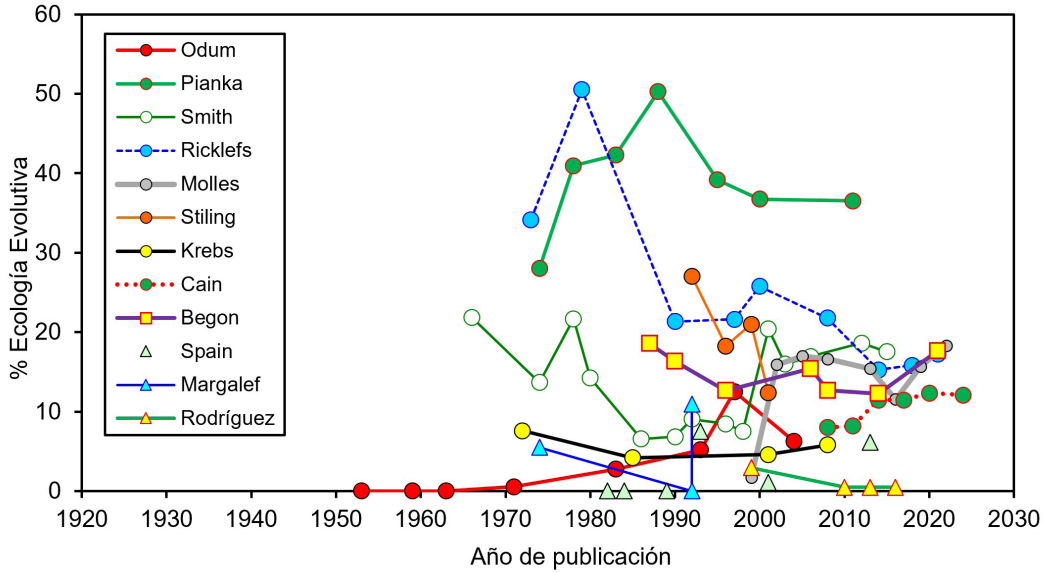


Figura 2. Importancia relativa (porcentaje de páginas) de la ecología evolutiva (adaptación, evolución, genética de poblaciones, estrategias vitales y ecología del comportamiento) en los libros de texto de Ecología de EEUU y Reino Unido que han tenido al menos cuatro ediciones, y en los libros de autores españoles. Hay una tendencia al aumento de estos conceptos en los libros más recientes, como se pone de manifiesto incluso en el caso de las diferentes ediciones de *Fundamentals of Ecology* y otras obras de E.P. Odum. Los libros de texto y de divulgación españoles no siguen la misma tendencia.

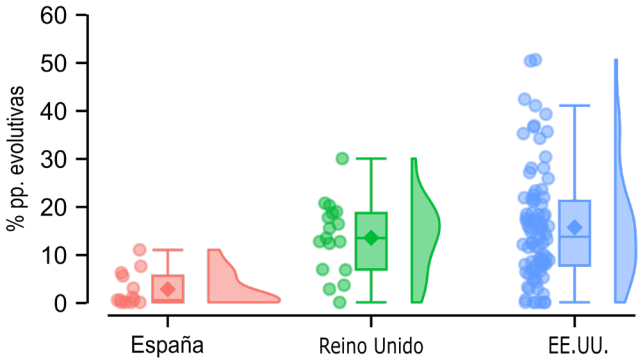


Figura 3. Importancia relativa de la Ecología Evolutiva en los libros de texto de Ecología escritos por autores españoles, del Reino Unido y de Estados Unidos de Norteamérica. El gráfico presenta los datos individuales (puntos), la distribución por cuartiles con la mediana indicada por una línea horizontal y la media por un diamante, y la densidad de la distribución de los valores. Los libros de texto españoles se diferencian claramente del resto por presentar menores porcentajes de conceptos y aproximaciones evolutivas.

les analizados son obra del mismo autor (Margalef), que es además el único que sigue la tendencia general de su época. El único libro de texto reciente "autóctono" de España que ha tenido varias ediciones, sigue fiel a su tradición quijotesca, y no solo dedica apenas unas pocas páginas a cuestiones evolutivas (0,5 %), sino que hace gala de enorgullecerse de ello, sobresimplificando la aproximación evolutiva, que, erróneamente, identifica con un supuesto "programa adaptacionista" (Rodríguez, 2013). Vista la influencia que los libros de texto tienen en la formación de los futuros científicos, los autores deberían evitar sesgar sus textos de forma tan evidente. El libro más reciente, elaborado por un equipo docente de la Universidad Nacional de Educación a Distancia (Escolástico León *et al*., 2013), incluye un 6,1% de páginas de Ecología Evolutiva, aproximándose más a la tónica general de otros países. La dicotomía "evolutiva" versus "termodinámica" es falsa, y no aporta en realidad nada (Méndez Iglesias, 2011), por lo que debería abandonarse, especialmente en la docencia.

"La ecología moderna emplea una aproximación evolutiva, incluso en temas que tradicionalmente habían sido tratados como libres de influencia Darwinista, como el funcionamiento de los ecosistemas, la defensa química de las plantas frente a los herbívoros, el reciclaje de nutrientes y la estructura de las comunidades y ecosistemas."

En resumen, los resultados de este análisis indican que hay una convergencia entre diferentes autores en el tratamiento de los contenidos evolutivos en los libros de texto, incluyendo las diferentes ediciones de las mismas obras. Esto me parece muy positivo, ya que las dos aproximaciones no son excluyentes, sino complementarias. No es el caso de los libros españoles, que siguen manifestando una clara "envidia de la física":

"The higher levels of ecologic Integration, above Population Ecology, are peculiarly incompatible to the methods of those Crowd Phenomena (Egler 1971) available to physicists. Thus, has arisen Physics Envy, aptly termed with all its Freudian undertones." (Egler, 1986).

La subdivisión en compartimentos no es positiva para la ciencia, y es particularmente paradójica en una ciencia como la ecología que se dice "holística". A partir de 1970, y hasta finales del siglo XX, la separación entre la escuela ecosistémica y la escuela evolutiva fue cada vez mayor, y ambos grupos se ignoraron mutuamente (Hagen, 2008). La ecología moderna emplea una aproximación evolutiva, incluso en temas que tradicionalmente habían sido tratados como libres de influencia darwinista, como el funcionamiento de los ecosistemas, la defensa química de las plantas frente a los herbívoros, el reciclaje de nutrientes y la estructura de las comunidades y ecosistemas. Aunque ya nos estamos olvidando, estuvimos varios meses recluidos por el estado de alarma provocado por el coronavirus en marzo de 2020, un ejemplo dramático de lo que se nos viene encima por ignorar los mínimos principios evolutivos, como es la posibilidad de salto de parásitos a nuevos hospedadores. Ecología evolutiva en su esencia más pura (o medicina darwinista).

Los nuevos libros de texto enfatizan la evolución como un componente básico de los conceptos ecológicos, incluso en cursos de ecología general. Algunos se han quejado de la escasez de libros de texto de Ecología Evolutiva (Siepielski *et al*., 2002). Sin embargo, creo que ya no son necesarios puesto que la mayoría de los autores han cambiado su aproximación para enseñar la ecología desde un punto de vista que integra la visión evolutiva y la ecosistémica, que es lo que yo persigo en mis clases. Además, con la irrupción de la información en formato electrónico y de la "inteligencia artificial", los libros de texto tienen cada vez menos relevancia. **Estoy seguro de que la evolución acabará siendo más importante en la ecología que se enseña en las universidades españolas**. Es solo cuestión de tiempo y de reemplazamiento generacional (o sea, demografía, algo que todos los libros de ecología incluyen).

Si tuviera que elegir un libro de texto para un curso de Ecología General para biólogos, me decantaría por el libro de Sher y Molles (2022), por su excelente equilibrio de contenidos entre las dos escuelas y su inmejorable presentación gráfica, que lo hacen muy didáctico.

Agradecimientos

Muchas gracias a Marcos Méndez por sus interesantes y oportunos comentarios a una versión anterior del texto.

Este ensayo fue elaborado en el marco conceptual del proyecto PID2023-147268NB-I00, financiado/a por MICIU/AEI/10.13039/501100011033, y por "FEDER Una manera de hacer Europa."

Referencias

Aarssen, L.W. 1997. On the progress of ecology. *Oikos*, 80: 177–178.

Bell, G. 2013. Evolutionary rescue and the limits of adaptation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1610): 20120080.

Cáceres, P. 2004. Ramón Margalef, pionero de la Ecología en España. *elmundo.es* .

Cordero-Rivera, A. 2003. Trends in the evolution of ecology: "Spain is different." *Web Ecology*, 4: 14–21.

Cordero-Rivera, A. 2017. Behavioral diversity (ethodiversity): a neglected level in the study of biodiversity. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5: 1–7.

Cordero-Rivera, A. 2021. El drama evolutivo no se entiende sin el teatro ecológico (y viceversa). e*VOLUCIÓN*, 15: 18–27.

Deléage, J.P. 1993. *Historia de la Ecología. Una Ciencia del Hombre y de la Naturaleza*. Icaria, Barcelona.

Egler, F.E. 1986. "Physics envy" in Ecology. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 67: 233–235.

Elton, C.S. 1927. *Animal Ecology*. The University of Chicago Press, Chicago.

Escolástico León, C., Cabildo Miranda, M.P., Claramunt Vallespí, R.M. y Claramunt Vallespí, T. 2013. *Ecología*. Universidad Nacional de Educación a Distancia, Madrid.

Evans, M.R., Norris, K.J. y Benton, T.G. 2012. Predictive ecology: systems approaches. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367: 163–169.

Futuyma, D.J. 1986. Reflections on reflections: Ecology and evolutionary biology. *Journal of the History of Biology*, 19: 303–312.

Golley, F.B. 1993. *A History of the Ecosystem Concept in Ecology*. Yale University Press, New Haven and London.

Hagen, J.B. 2008. Teaching Ecology during the environmental age, 1965-1980. *Environmental History*, 13: 704–723.

Hutchinson, G.E. 1965. *The Ecological Theater and the Evolutionary Play*. Yale University Press, New Haven.

Kareiva, P. y Marvier, M. 2001. Concepts and theories in Ecology. En: Levin, S.A. (ed.), *Encyclopedia of Biodiversity*. pp. 259–268. Academic Press, San Diego.

Keller, D.R. y Golley, F.B. 2000. *The Philosophy of Ecology*. The University of Georgia Press, Athens, Georgia.

Kricher, J. 2009. *The Balance of Nature: Ecology's Enduring Myth*. Princeton University Press, Princeton.

Loehle, C. y Pechmann, H.K. 1988. Evolution: the missing ingredient in systems ecology. *American Naturalist*, 132: 884–899.

Margalef, R. 1992a. *Planeta Azul, Planeta Verde*. Prensa Científica, Barcelona.

Margalef, R. 1992b. *Ecología*. Planeta, Barcelona.

Margalef, R. 1995. La ecología, entre la vida real y la física teórica. *Investigación y Ciencia*, junio 1995: 66–73.

Matagne, P. 2002. *Comprendre l'Écologie et son Histoire*. Delachaux et Niestlé, Paris.

Matthews, B. *et al*. 2011. Toward an integration of evolutionary biology and ecosystem science. *Ecology Letters*, 14: 690–701.

McNaughton, S.J. y Wolf, L.L. 1979. *General Ecology*. Holt, Rinehart and Winston, New York.

Méndez Iglesias, M. 2011. "Ecología" (2ª edición) de Jaime Rodríguez Martínez (ed.). 2010, ISBN 978- 84-368-2430-8, 502 pp., Ediciones Pirámide, Madrid, España. *Ecosistemas*, 20: 185–186.

Odum, E.P. 1953. *Fundamentals of Ecology*. W.B. Saunders, Philadelphia.

Odum, E.P. 2001. Concept of ecosystem. En: Levin, S.A. (ed.), *Encyclopedia of Biodiversity*. pp. 305–310. Academic Press, San Diego.

O'Neill, R.V., DeAngelis, D.L., Waide, J.B. y Allen, T.F.H. 1986. *A Hierarchical Concept of Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton.

Pianka, E.R. 1974. *Evolutionary Ecology*. Harper & Row, New York.

Ricklefs, R.E. 1990. *Ecology*. W.H. Freeman, New York.

Rodríguez, J. 2013. *Ecología*. Pirámide, Madrid.

Rosenberg, A. 2006. *Darwinian Reductionism. Or, How to Stop Worrying and Love Molecular Biology*. The University of Chicago Press, Chicago and London.

Sher, A.A. y Molles, M.C. 2022. *Ecology. Concepts and Applications*. McGraw-Hill, New York.

Siepielski, A.M., Parchman, T.L. y Benkman, C.W. 2002. Book review: Evolutionary Ecology: Concepts and case studies. *Animal Behaviour*, 62: 323–324.

Smith, R.L. 1966. *Ecology and Field Biology*. Harper & Row, New York.

Smith, T. 2008. "Ecology" by Michael L. Cain, William D. Bowman, and Sally D. Hacker. 2008 [Book review]. *Canadian Field Naturalist*, 122: 190.

Terradas, J. 2001. *Ecología de la Vegetación*. Omega, Barcelona.

Weber, A. 2017. *Matter and desire: an erotic ecology*. Chelsea Green Publishing, White River Junction, Vermont.

Worster, D. 1994. *Nature's Economy. A History of Ecological Ideas*. Cambridge University Press, Cambridge.

Boletín de la SESBE
Vol. 20(1) Octubre 2026

La evolución de la evolución en la microbiología en España: Origen en la microbiología general

Fernando Baquero, Área de Biología y Evolución de Microorganismos, Instituto Ramón y Cajal de Investigaciones Biomédicas (IRYCIS), 28034 Madrid, baquero@bitmailer.net

Del tardío descubrimiento de la evolución

Entre los misterios de la dinámica del conocimiento humano, siempre me ha llamado la atención que la teoría evolutiva haya emergido en nuestra consciencia científica en una época tan tardía como es la mitad del siglo XIX, si bien eran abrumadores los ejemplos naturales que la ponían de manifiesto. Unos modestos pajaritos en el confín del mundo, los pinzones de las Islas Galápagos, inspiraron a Darwin (1809-1892) para formular la teoría que atronaba en los observadores del mundo natural desde hacía miles de años. ¿Cómo es posible que Linneo (1707-1778), con su intuición (*Systema Naturae*, 1735) de la necesidad de una nomenclatura binomial de los seres vivos, en géneros y especies, no reparase en que el género, lo común de las especies, implicaba la existencia de un ancestro común, una entidad de la que las especies derivaban? ¿Cómo es posible que, aun siendo uno de los precursores del pensamiento ecológico, no relacionase las especies con sus hábitats y, por tanto, con la selección por el medio? ¿Cómo es posible que no le influyese el pensamiento de su contemporáneo Buffon (1707-1788), que escribió *Les Époques de la Nature* y, por tanto, la posibilidad de aplicar a los seres vivos el transformismo del pensamiento botánico de Lamarck? Y retrocediendo aún más en el tiempo, doscientos años antes de Linneo, cabe preguntarse ¿cómo es posible que la mentalidad renacentista, rigurosa, europea y humanista de nuestro ilustre

médico y naturalista segoviano Andrés Laguna (1510-1559), profundo conocedor de las características y propiedades de las plantas, y destacado comentarista de la *Materia Médica* de Dioscórides, obra en la que ya las plantas medicinales se agrupaban morfológica y funcionalmente, cómo es posible -decíamos- que no descubriese la nomenclatura binomial ni su necesario corolario evolutivo?

Pese a la influencia de Harvey (embriología) o Descartes (cada ente procede de otro) el "transformismo" (Lamarck, 1809), claro precursor del evolucionismo, no fue entendido como una fuerza natural intrínseca de la naturaleza. El prestigio medieval de Platón, Aristóteles y Galeno, con su visión estática y pasiva de la naturaleza, aunque algo atenuado por Agustín de Hipona y Tomas de Aquino, dominó sobre la consideración de la dinámica intrínseca de lo viviente. El término "evolución", propuesto por Herbert Spencer en 1852, nos indica visualmente que algo que evoluciona es algo que se "desarrolla" por fuerzas dinámicas internas, como ya propuso el viejo Erasmus Darwin. Todo esto nos recuerda la obligación del científico de mantener un pensamiento libre e incondicionado respecto de aquello que se nos ha enseñado. Por último, quisiera hacer una advertencia al lector: lo que aquí se presenta es el resultado de las vivencias y pensamientos del autor, no necesariamente un relato dotado de precisión histórica, y por tanto, ha de excusarse la presencia de omisiones y opiniones personales que quizás podrían haberse evitado. Historiografía, que no historia.

Microbiología y evolución en España: la primera Media Centuria (1850-1900).

Es interesante que la revelación de los microbios y su independencia ontológica, la revelación por Pasteur (Academia de Ciencias de París, 1860) de que todo microbio procede de otra célula microbiana del mismo linaje, coincidan casi exactamente en el tiempo con la publicación del "Origen de las Especies" de Darwin en 1859. Empezó a consolidarse la idea de que, desde los seres vivos microscópicos hasta las plantas, los animales no humanos o el propio ser humano, existe una continuidad esencial, que la palabra

"Es interesante que la revelación por Pasteur de que todo microbio procede de otra célula microbiana del mismo linaje coincide en el tiempo con la publicación original del Origen de las especies. *"*

Boletín de la SESBE
Vol. 20(1) Octubre 2026

"animalículos" de Leeuwenhoek ya sugería. La idea de esta continuidad empezó a formalizarse en un área confusa entre el desarrollo ontogénico, por el que desde una única célula se produce un organismo compuesto por células resultantes de la diferenciación de esa célula, y la evolución filogenética, en la que desde un único ancestro se produce una diversificación de múltiples linajes muy distintos.

La teoría evolutiva se reconoció en España de forma bastante precoz. En 1877, sólo cinco años después de la publicación de la versión definitiva de "*El Origen de las Especies*", los "naturalistas" de la madrileña Institución Libre de Enseñanza, otorgaron el título de Profesores Honorarios a los "evolucionistas" Charles Darwin y Ernst Haeckel. Los naturalistas que apoyaron en España la teoría de la evolución, como Salvador Calderón, Pedro Estasen y Cortada, Augusto González de Linares, Peregrín Casanova, Rafael García Álvarez, Chil y Naranjo y Odón de Buen, eran geólogos, médicos, profesores de historia natural, ecólogos o interesados en sociología. Entre ellos, el médico valenciano Peregrin Casanova (1849-1919) mantuvo correspondencia al efecto con el mismísimo Ernst Haeckel (1834-1919). Curiosamente, los primeros microbiólogos, tanto en Europa, como Louis Pasteur (1822-1895) o Robert Koch (1843-1910), como en España, donde destaca Jaime Ferrán y Clúa (1851-1929), apenas se interesaron por el pensamiento evolucionista o lo hicieron de forma muy marginal. Las aplicaciones tecnológicas y, sobre todo, las relacionadas con las enfermedades infecciosas, su epidemiología y prevención, ocuparon todos sus intereses científicos. Es significativo que el pensamiento evolucionista español en microbiología fuese derivado sobre todo del interés de los histólogos, encabezados por el naturalista granadino Aureliano Maestre de San Juan (1818-1890), lo que favoreció su desarrollo inicial en torno al cambio de siglo.

"En 1877 los 'naturalistas' de la madrileña Institución Libre de Enseñanza, otorgaron el título de Profesores Honorarios a los 'evolucionistas' Charles Darwin y Ernst Haeckel"

"El pensamiento evolucionista español en microbiología fuese sobre todo derivado del interés de los histólogos, encabezados por el naturalista granadino Aureliano Maestre de San Juan"

Microbiología y evolución en España: la segunda Media Centuria (1900-1950).

Aureliano Maestre de San Juan tuvo una influencia esencial en la formación conceptual y científica, incluyendo la teoría evolutiva, de los científicos zaragozanos Odon de Buen (1863-1945) y, de manera muy significativa, en la de Santiago Ramón y Cajal (1852-1934). Hay que recordar que la bacteriología, como ciencia, estaba incluida en la docencia de la disciplina de anatomía patológica. De hecho, Ramón y Cajal trabajó y se sintió profundamente atraído por la bacteriología, y solo por razones prácticas (menor coste de las técnicas de investigación) se orientó exclusivamente hacia la histología y la anatomía patológica. Aún así, varios de sus tratados, incluyendo su obra seminal "*Manual de Anatomía Patológica y nociones de Bacteriología Patológica*" publicada con Tello y Muñoz en sucesivas ediciones entre 1896 y 1930), contienen una extensa parte dedicada a la bacteriología. Su aproximación a la investigación -que podemos ilustrar en sus estudios comparativos de la estructura del sistema nervioso en animales no humanos y en humanos- contenía claramente una carga evolucionista, que hubiese sin duda también aplicado a la microbiología. Odón de Buen, amigo de D. Santiago Ramón y Cajal y convencido evolucionista como él, fue promotor de los Laboratorios Biológicos Marinos de Portopí (Mallorca), Mogador (Marruecos), Málaga, y Vigo, y representa un ejemplo esencial del papel dinamizador de la ecología en el progreso de la teoría evolutiva.

"Emilio Fernández Galiano estuvo en el inicio de los estudios de biología evolutiva en microorganismos en España, debido a su contacto en la Universidad de Bonn con Max Verworn"

José Madrid Moreno (1863-1936) fue el primer microbiólogo (en 1920) del Museo Nacional de Ciencias Naturales, de raigambre histológica. Emilio Fernández Galiano (1885-1953), nacido en Marchamalo (Guadalajara), tan ligado al Museo Nacional de Ciencias Naturales en Madrid, probablemente estuvo en el inicio de los estudios de biología evolutiva en microorganismos en España, debido a su contacto en la Universidad de Bonn con Max Verworn (1863-1921), ilustre seguidor de las ideas evolucionistas de Haeckel (1834-1919) y estudioso de las relaciones entre filogenia y ontogenia. Verworn orientó a Fernández Galiano hacia los estudios de fisiolo-

gía y del ciclo evolutivo de los protozoos. También trabajó en protozoología otro ilustre miembro del Museo Nacional de Ciencias Naturales, el genetista Antonio de Zulueta (1885-1971), reconocido por ilustres investigadores como Morgan, Haldane, Stern, o Föyn. Zulueta fue además traductor al español de "*El Origen de las Especies*" publicado por la editorial Calpe (Madrid) en 1921. Mi padre, Don Gregorio Baquero Gil (1903-1993), médico del Cuerpo de Sanidad del Estado, formado en el prestigioso Instituto Nacional de Higiene Alfonso XIII, librepensador y excelente microbiólogo del Hospital Nacional de Enfermedades Infecciosas (Hospital del Rey) de Madrid, ya tenía en su biblioteca uno de aquellos ejemplares poco después de su publicación, ejemplar que hoy conservo religiosamente en la mía por haber sido mi muy precoz primera lectura de Darwin.

Interludio: la microbiología general conduce a la síntesis evolutiva

No podemos dejar de relatar en esta segunda mitad de siglo una cuestión que merece un apartado propio, ya que es la fase crítica global que produjo en estos años la sinergia epistemológica entre teoría evolutiva y microbiología, y su influencia determinante en España durante esta segunda media centuria y la siguiente. Como ya se ha señalado, la ecología es una de las ramas fundacionales de la teoría evolutiva. Absolutamente contemporáneo de Ramón y Cajal, el naturalista holandés Martinus Willem Beijerink (1851-1931) de la Universidad Tecnológica de Delft, ecólogo, botánico y microbiólogo del suelo, realizó descubrimientos cruciales en bacteriología. Destacan el aislamiento e identificación en 1888 de *Rhizobium leguminosarum*, una bacteria simbiótica responsable de la fijación del nitrógeno en leguminosas. También descubrió la reducción bacteriana del sulfato como proceso de respiración anaerobia. Fijémonos: su trabajo integraba ecología, bioquímica, y microbiología, incluso abordaba estudios de interacción entre huésped y microorganismos. Como veremos, estos condimentos constituyen la semilla de la microbiología general. Su labor fue continuada por su discípulo Albert Jan Kluyver (1888–1956), que añadió descubrimientos relevantes en el metabolismo bacteriano, microbiología comparada, y también en el ámbito taxonómico, sobre todo en levaduras. La "escuela de Delft" culminó y se universalizó con el discípulo de Kluyver, Cornelius van Niel (1897-1985) que no sólo aclaró la bioquímica de la fijación simbiótica del nitrógeno, sino que concibió la idea de la "microbiología general", una forma de comprender *cualquier* problema microbiológico con un *conjunto inseparable* de



Figura 1. Los fundadores de la microbiología general, de la que deriva la orientación evolutiva de la microbiología. Albert Jan Kluyver en su despacho de la Universidad de Delft departiendo con Cornelius van Niel, el organizador del corpus de la microbiología general en sus Cursos (1930-1962) de la Stanford's University Pacific Grove Marine Station en la Bahía de Monterrey, en California, de los que procede el libro seminal "The Microbial World".

disciplinas microbiológicas, incluyendo todos los microbios y todos los sistemas, ya que las bases biológicas fundamentales son comunes ya que las bases biológicas fundamentales son comunes (Fig. 1). Estas disciplinas incluyen la morfología, la ecología, la taxonomía, la bioquímica, la fisiología, la genética (y la genómica y otras -ómicas en nuestros días) y, por supuesto, la evolución, la envolvente evolución. La microbiología general exige considerar cualquier investigación microbiológica sin excluir ninguno de estos campos.

Durante más de treinta años (1930-1962) Cornelius van Niel organizó el ex-

"Durante más de treinta años Cornelius van Niel organizó en la Stanford's University Pacific Grove Marine Station *en la Bahía de Monterrey su extremadamente influyente Curso de microbiología general"*

tremadamente influyente Curso de microbiología general en su lugar de trabajo, la Stanford's University Pacific Grove Marine Station en la Bahía de Monterrey (California, EEUU). Su repercusión en la microbiología puede ilustrarse con una pequeña lista de alumnos de dicho curso: Max Delbrück, Seymour Lederberg, Robert Hungate, Arthur Kornberg, Bruce Ames, Moselius Schaechter, Ellie Wollman (que representaba la unión con las aspiraciones del Instituto Pasteur de París), el bioquímico español Carlos Asensio -del que luego hablaremos- y, por supuesto, Roger Stanier y Michel Doudoroff. Estos últimos, en colaboración con Edward A. Adelberg, lograron condensar el contenido fundamental del curso en el libro esencial *"The Microbial World"*, publicado en 1957, que pronto se convirtió en la Biblia de la microbiología general. Mi mentor en el Instituto Pasteur de París, Yves A. Chabbert, como el propio Jacques Monod, no aceptaba fácilmente a nuevos estudiantes o visitantes a su laboratorio que no hubiesen leído el libro.

"The Microbial World" fue magníficamente traducido y publicado en España, por Julio Rodríguez-Villanueva, Isabel García Acha y Manuel Losada, este último, alumno de Severo Ochoa y que había establecido estrechas relaciones con Roger Stanier. Este libro, que podría haber sido titulado "Microbiología General", fue publicado en 1965 por la Editorial Aguilar y tuvo una inmensa repercusión en mi propia carrera científica como médico y microbiólogo, abriendo la puerta al encuentro entre ecología, bioquímica y evolución.

"En la ambiciosa obra coordinada y editada por Alfonso V. Carrascosa y María José Báguena desde 2019, titulada El Desarrollo de la Microbiología en España *no se menciona la palabra 'evolución' excepto en una ocasión, curiosamente, referida a quien esto escribe."*

El gran tratado sobre *"La Síntesis Evolutiva: Perspectivas sobre la Unificación de la Biología"*, editado en 1998 por los biólogos evolucionistas Ernst Mayr (1904-2005) y William Provine (1942-2015), contiene una amplia sección sobre la contribución de los distintos países al proceso del nacimiento de la biología evolutiva, incluyendo Estados Unidos, Inglaterra, Francia, Alemania y la Unión Soviética. No se hace la menor mención a España. En la ambiciosa obra coordinada y editada por Al-

fonso V. Carrascosa y María José Báguena desde 2019, titulada "*El Desarrollo de la Microbiología en España*", *in memoriam* de Julio Rodríguez-Villanueva, y publicada en tres volúmenes por la Editorial Centro de Estudios Ramón Areces, no se menciona la palabra "evolución" excepto en una ocasión, curiosamente referida a quien esto escribe.

Microbiología y evolución en España: la tercera Media Centuria (1950-2000).

En esta media centuria se produce la eclosión sinérgica entre la microbiología y la teoría evolutiva en España. Desde mi perspectiva, obligadamente reducida a mis propias vivencias, encuentro la línea principal de la asociación microbiología-evolución en torno al eje ecología-bioquímica-microbiología-evolución. En 1964 se inició en España la construcción de los grandes Hospitales del Sistema Nacional de Salud (entonces INP) y con ello un marco ecológico insospechado donde las enfermedades infecciosas clásicas fueron reemplazadas por la enorme variedad de las infecciones hospitalarias, muy dependientes de la eco-epidemiología local, incluyendo el tipo de enfermos. Mi caso es ilustrativo: contratado como microbiólogo por Enrique Jaso en la Clínica Infantil La Paz, tuve que enfrentarme a epidemias de enteritis, neumonías y sepsis neonatales, así como a infecciones crónicas, entre ellas las asociadas a la fibrosis quística. Durante la realización de mi tesis doctoral inmediatamente comprendí -ayudado por "*The Microbial World*"- que mis observaciones microbiológicas debían ser entendidas en un marco ecológico. Así, la tesis, que fue presentada en la Universidad Autónoma de Madrid (UAM) en 1973, quedó titulada "*Ecología de la flora intestinal en el lactante hospitalizado*", y en su introducción ya se hace mención al marco eco-evolutivo de la infección, en particular al problema ecológico de la sucesión microbiana en un hábitat vacío como es el intestino del recién nacido. Por un golpe inesperado de fortuna, una copia de dicha tesis cayó en manos del bioquímico Carlos Asensio, que ya hemos mencionado en nuestro interludio, entonces profesor en la Cátedra de Bioquímica de la Facultad de Medicina de la UAM, muy cerca de la Ciudad Sanitaria La Paz. El ilustre bioquímico Alberto Sols, fue el que a través de Arthur Kornberg y Severo Ochoa había recomendado su inscripción en el curso de microbiología de Cornelius van Niel en Pacific Grove. Carlos Asensio había quedado subyugado por la bioquímica y ecología bacteriana, e incluso había realizado en su laboratorio experimentos de competición entre bacterias. Al conocer mi tesis, no dudó en contactar inmediatamente conmigo, dando lugar

Boletín de la SESBE
Vol. 20(1) Octubre 2026

a una profundísima amistad y colaboración, que dio lugar al descubrimiento de las microcinas, péptidos antimicrobianos producidos por bacterias intestinales, un área de conocimiento que aún hoy permanece floreciente en todo el mundo científico. Severo Ochoa nos ayudó, conferenciando él mismo sobre el tema. En 1974 y 1975 realicé los cursos "de estudios avanzados" que organizaba Yves A. Chabbert en el Instituto Pasteur, significativamente titulados "*Bioquímica, Genética y Ecología de la Resistencia Bacteriana a los Antimicrobianos*", y allí también profundicé en la determinación genética de las microcinas. La evolución estaba definitivamente servida. Carlos Asensio había resumido en 1977 su visión del problema bajo el título de "*Molecular Ecology*" en el libro "*Reflections in Biochemistry*", en honor a Severo Ochoa, editado por los bioquímicos Arthur Kornberg (1918-2007), Bernard Horecker (1914-2010), Luis Cornudella (1936-2004) y Juan Oró (1923–2004). En el mismo año, mi propia visión de la microbiología general, englobando la selección natural, quedó reflejada en mi publicación *"¿Es posible una Biología teórica?"* publicado en la Revista de Occidente. Carlos Asensio (1925-1982) murió demasiado precozmente pero su contribución fue esencial para la creación del Centro de Biología Molecular Severo Ochoa y en general para el desarrollo de la ecobiología evolutiva en España. Aun así, en la gran "*Encyclopedia of Evolution*" (2002) coordinada por Mark Pagel (1954-), sólo figuramos como autores los españoles Juan Luis Arsuaga (1954-) y Fernando Baquero (1941-), el último en relación con la evolución de la resistencia a los antibióticos.

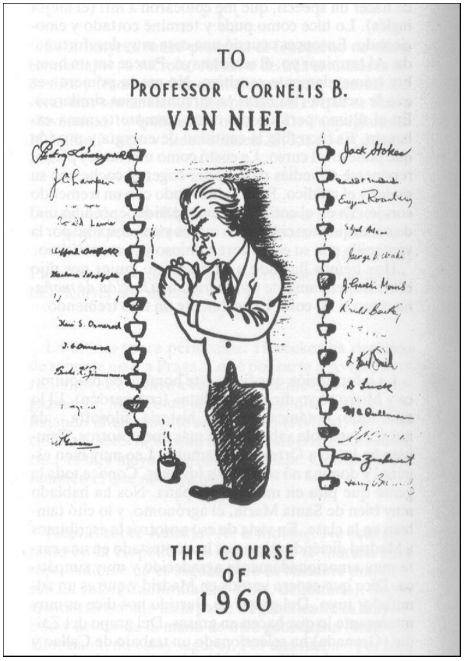


Figura 2. Dibujo a mano del ilustre bioquímico español Carlos Asensio, avanzando hacia la microbiología general y la evolución como asistente al Curso de 1960 de Cornelius van Niel (en el centro), en Pacific Grove Marine Station, California.

Por supuesto que, el hecho de que los microbios pudiesen constituir un modelo

aplicable a toda la investigación sobre la vida, en la expresión Monodiana (Jacques Monod, 1910-1976) acuñada en 1954 bajo la clara influencia de Cornelius van Niel: "todo lo que es verdad para *E. coli*, lo es también para el elefante", tuvo la consecuencia de que muchos modelos evolutivos se llevasen a cabo con microbios. Por supuesto, no sólo en microbiología médica, sino en microbiología medioambiental, con un desarrollo particularmente exitoso en la microbiología de Ambientes Extremos. La orientación de varios bioquímicos del CSIC hacia el estudio de los antibióticos, como es el caso del ilustre David Vázquez (1930-1986), que descubrió el mecanismo de acción de muchos antimicrobianos, o hacia la estructura y virulencia de patógenos, como Antonio Portolés Alonso (1923-2005), trabajando en *Streptococcus pneumoniae,* o Josep Casadesús (1952-2022) en *Salmonella*, enriqueció notablemente el conocimiento disponible y contribuyó a asociar aún más la microbiología y la evolución. La dimensión ecológica-evolutiva fue añadida con el descubrimiento, en aguas y tierras de España, de microorganismos productores de antibióticos fundamentales (fosfomicina, cefoxitina, carbapenémicos, equinocandinas),que se produjeron bajo la dirección de la microbióloga (y querida prima hermana mía) Sagrario Mochales del Val (1932-). Sagrario organizó durante muchos años los Simposios Internacionales del Centro de Investigación Básica de España (CIBE) (1989-1998) muy orientados hacia la evolución y ecología microbiana, en los que participaron personalidades esenciales en el campo evolutivo, como Richard Lenski (1956-) o Julian Davies, gran amigo de España (1932-2025), así como destacados investigadores ecoevolutivos, entre ellos el madrileño Ricardo (Ricard) Guerrero (1943-). Estos encuentros culminaron con el Simposio Internacional sobre "*Life, Evolution, and Future*" celebrado en 1998. El mentor de Richard Lenski y fundador de la biología de poblaciones microbianas en EEUU, Bruce R. Levin

"Sagrario Mochales del Val organizó durante muchos años los Simposios Internacionales CIBE (1989-1998) muy orientados hacia evolución y ecología microbiana, en los que participaron personalidades esenciales en el campo evolutivo, como Richard Lenski (1956-) o Julian Davies"

(1940-), en Amherst y Atlanta, sigue colaborando con Fernando Baquero en el Hospital Ramón y Cajal en temas evolutivos de resistencia a antibióticos y virulencia. A través de él, pero también a través de los genetistas y evolucionistas Andrés Moya y Amparo Latorre (¡cuyo mentor fue Francisco Ayala!) y su escuela, incluyendo de forma relevante a Santiago Elena, en el Integrative Systems Biology Institute de la Universidad de Valencia y el CSIC, la influencia del microbiólogo evolutivo Lenski sigue viva en España. También debemos reconocer la influencia recogida a través de múltiples visitas a España de uno de los grandes científicos de la parasitología evolutiva, Francisco José Ayala, de la Universidad de Irvine y autor de "*La Evolución de la Evolución*", título que inspira este capítulo.

El problema de la adquisición de resistencia a los antimicrobianos, y ligeramente en menor grado, el de la virulencia bacteriana, ofrecieron una ocasión única para profundizar en el significado de la biología evolutiva con consecuencias prácticas. Las bacterias evolucionaban en tiempo real para ser resistentes o virulentas. Evolución en tiempo real, lo que permitía realizar aproximaciones experimentales. La evolución se convertía, por tanto, en una disciplina aplicable a las ciencias médicas. En 1999, se publica el libro "*Evolution in Health and Disease*", promovido y editado por Stephen C. Stearns (1946-) y aplicado en distintas áreas de la medicina, en el que participé como microbiólogo junto con otros biólogos evolutivos como John Maynard-Smith (1920-2004). En cuanto a la evolución de la virulencia bacteriana, los microbiólogos Fernando Baquero y César Nombela editamos en 2007 el libro "*Evolutionary Biology of Bacterial and Fungal Pathogens*", publicado y ampliamente difundido por la American Society for Microbiology Press. A partir de la mitad de la segunda Media Centuria el desarrollo de la microbiología hospitalaria y su influencia internacional ha sido abrumadora, con multitud de estudios de carácter evolutivo, particularmente en resistencia a antibióticos, virulencia, elementos genéticos móviles y evolución de la diversidad microbiana, que sitúa a nuestro país en los primeros puestos mundiales en estos estudios. Una parte importante de este éxito se debe a la colaboración en este campo de Servicios de Microbiología de grandes Hospitales con el CSIC y la Universidad. Como ejemplo, nuestro Servicio de Microbiología del Hospital Universitario Ramón y Cajal de Madrid abrió ya en 1977 un laboratorio de biología molecular bajo la influencia de Margarita Salas y Eladio Viñuelas, y se iniciaron trabajos con orientación evolutiva que aún continúan, medio siglo después, en el Área de Biología y Evolución de los Microorganismos del Instituto Ramón y Cajal de Investigaciones

Sanitarias, en ese mismo Hospital. Nos sentimos agradecidos y satisfechos. En gran parte por la colaboración y sinergia establecidas con entidades del CSIC, muy en particular con el Centro Nacional de Biotecnología, con el grupo de Ecología y Evolución de la Resistencia Bacteriana de José Luis Martínez, procedente de nuestro Hospital, con el que he escrito desde 1984 hasta 2026 cerca de 70 artículos, y con el Centro Nacional de Astrobiología, el Museo Nacional de Ciencias Naturales, los Departamentos de Microbiología de las Facultades de Farmacia (María Molina, Victor Jiménez Cid, Javier Arroyo) y Veterinaria de la Universidad Complutense de Madrid (Bruno González-Zorn), y el Instituto de Salud Carlos III, especialmente a través de sus Centros en Red (CIBER). Similares sinergias en el terreno ecoevolutivo se produjeron en Servicios de Microbiología de muchos otros grandes centros hospitalarios, como en el Hospital Clínico de la Universidad de Barcelona.

Como ya hemos comentado, numerosos estudios evolutivos se desarrollaron también de forma muy significativa en relación con la biología de las bacterias extremófilas, como en la Escuela de Alicante, o con Ricardo Amils (1947-), en el Centro de Astrobiología (CAB-INTA-CSIC), trabajando en el "Rio Tinto, Marte en la Tierra", de nuevo en la interfase evolución-ecología. Durante muchos años, en torno a los años 1980-90, Ricardo Amils y yo asistíamos religiosamente a las autoconvocadas, informales y apasionadas Tertulias Nocturnas de Evolución, primero en la Residencia de Estudiantes y luego en el Círculo de Bellas Artes de Madrid, con ilustres tertulianos evolucionistas como Esteban Domingo (1943-) o Juan Pérez Mercader (1947-). Ricardo Amils es mentor de un gran divulgador de la evolución, Carlos Briones.

Microbiología y evolución en España. Las últimas décadas

Como ejemplos representativos de grupos actuales con gran actividad en microbiología y evolución hay que citar el Institute for Integrative Systems Biology (I2SysBio) y los laboratorios de Genómica (FISABIO) de la Universidad de Valencia y CSIC, con la escuela de Andrés Moya y Amparo Latorre; con Juli Peretó, experto en el origen de la vida, también es necesariamente un biólogo evolucionista; Santiago Elena ha trabajado en evolución experimental, sobre todo en el ámbito viral, un tema que es tratado en este Boletín por nuestra experta en sistemas evolutivos complejos, Susanna Manrubia. Este es también el gran tema de Ricard Solé en el ICREA-Laboratorio de Sistemas Complejos, claramente relacionado con

la biología evolutiva microbiana. Nuestra Area de Investigación "Biología y Evolución de Microorganismos" en el Instituto Ramón y Cajal de Investigaciones Sanitarias (IRYCIS), es muy activa en evolución bacteriana, particularmente en temas de evolución de la virulencia y resistencia antibióticos, con Teresa Coque, Ana Elena Pérez-Cobas, Jerónimo Rodríguez-Beltrán y Val F. Lanza, complementada por Juan Carlos Galán (evolución de beta-lactamasas y filogenia), y Rosa del Campo, esta última actualmente en el también fecundo grupo de biología molecular y ecologia microbiana de Carmen Torres en la Universidad de la Rioja. La biología evolutiva bacteriana se basa, por otra parte, en sistemas anidados (secuencias génicas, genes, elementos genéticos móviles, células, microbiomas, huéspedes, comunidades de huéspedes), esto es, hay que analizar "evoluciones anidadas" de diferentes unidades de selección. La complejidad de la interacción entre niveles evolutivos requiere nuevas herramientas computacionales, como la computación por membranas, cuyas aplicaciones en la evolución de la resistencia a antibióticos, y también a la epidemiología, se han desarrollado en España, sobre todo en la Universidad Politécnica de Valencia, por José María Sempere, Marcelino Campos, Carlos Llorens, en colaboración con Fernando Baquero y Andrés Moya. De forma muy relevante, hay que mencionar el papel seminal del Centro Nacional de Biotecnología, muy en colaboración pasada o presente con nuestro laboratorio, incluyendo los grupos de José-Luis Martínez y Sara Hernando (Evolution of Antibiotic Resistance), de Jesús Blázquez (Stress and Bacterial Evolution), Alvaro San Millán (Plasmid Biology and Evolution), Francisco García del Portillo (Intracellular Bacterial pathogens), José Antonio Escudero (Molecular Basis for Adaptation) y Victor de Lorenzo (Environmental Synthetic Biology). También, el Instituto de Investigación en Microbiología del Vall d'Hebron (VHIR) en Barcelona, y otros grupos con interés en microbiología evolutiva como el Hospital de Bellvitge (IDIBELL), el grupo de Microbiología (German Bou) del INIBIC (Instituto de Investigación Biomédica de A Coruña), Antonio Oliver y el Grupo de Microbiología del IdISBa (Instituto de Investigación Sanitaria Islas Baleares), el Centro de Biotecnología y Genómica de Plantas (UPM/INIA/CSIC) en Madrid, el Centro Nacional de Microbiología del ISCIII, el Centro de Biología Molecular Severo Ochoa del CSIC, o el Laboratory for Molecular Ecology and Evolution en la Universidad del País Vasco. Seguramente otros laboratorios o instituciones de nuestro país cuentan con líneas de investigación en microbiología evolutiva, pero no pretendemos aquí elaborar una lista exhaustiva. Pedimos perdón por las omisiones, quizá algunas demasiado obvias,

aun para un científico de edad avanzada como yo, pero aún enamorado de la fusión microbiología-evolución en el marco de la microbiología general. En todo caso, debemos estar orgullosos de que España haya llegado a situarse entre los países más destacados del mundo en microbiología y evolución. Vale.

Referencias

Baquero, F. 1977. El método teórico en Biología. *Revista de Occidente (tercera época)*, 19: 69–75.

Campos, M. *et al*. 2019 Simulating multilevel dynamics of antimicrobial resistance in a membrane computing model. *mBio*, 10(1): 10.1128.

Carrascosa, A.V. y Báguena, M.J. (Coord.). 2019, 2021, 2024. *El Desarrollo de la Microbiología en España*. Editorial Centro de Estudios Ramón Areces, 3 vols. Madrid.

de Lorenzo, V., Baquero, F. y Aguilar, A. 2025. Carlos Asensio and the dawn of molecular microbial ecology. *International Microbiology*, 28: 897–908.

Boletín de la SESBE
Vol. 20(1) Octubre 2026

Evolución viral: claves y desafíos para una teoría ampliada

Susanna Manrubia[1,2]

[1]*Grupo Interdisciplinar de Sistemas Complejos (GISC), Madrid*

[2]*Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC). c/ José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid – smanrubia@mncn.csic.es*

Jessore, Bangladés, agosto de 1817. El verano ha traído lluvias torrenciales y, con ellas, una nueva enfermedad que ya ha causado unas diez mil muertes. En cuestión de horas, los afectados expulsan más de quince litros de sus propios fluidos, hasta morir por deshidratación. En septiembre de 1817 la enfermedad llega a Calcuta, y un año después a Bombay. En 1821 el número de fallecidos ya supera el millón[1].

Hoy sabemos que la responsable de esa primera pandemia de cólera fue la bacteria *Vibrio cholerae*, portadora de una toxina que produce una diarrea secretoria masiva. Este patógeno se propaga con facilidad en zonas densamente pobladas con malas condiciones sanitarias o agua de consumo sin tratar. Sin embargo, ese no es el ambiente natural de las bacterias del género *Vibrio*, sino las costas templadas donde habitan los copépodos: las bacterias viven dentro y fuera de este crustáceo milimétrico, alimentándose de la quitina de sus caparazones. Sin ellas, los 100.000 millones de toneladas de caparazones que los copépodos desechan al año quedarían sin degradar, acumulándose en los océanos.

1 Esta historia puede leerse en el libro *Pandemia*, de Sonia Shah, editado por Capitán Swing (2020).

Boletín de la SESBE
Vol. 20(1) Octubre 2026

En la segunda mitad del s. XVIII, la inmensa región de marismas del Sundarbans, en Bangladesh, sufrió una profunda transformación con la llegada de la Compañía de las Indias Orientales. En pocas décadas se talaron bosques y casi el 90% del territorio se convirtió en asentamientos urbanos y plantaciones de arroz. Los copépodos, y con ellos *Vibrio cholerae*, entraron entonces en contacto masivo con las poblaciones humanas que colonizaban esas marismas. El salto de copépodos a humanos no fue inmediato, tampoco la aparición del cólera. Para que la bacteria pudiera colonizar eficazmente el intestino humano necesitó adquirir una toxina: la toxina colérica. Este rasgo procede de un gen integrado en el cromosoma bacteriano a través de un bacteriófago filamentoso llamado CTXϕ La adición del gen al genoma reconfigura la ecología de la bacteria, permitiéndole colonizar el intestino humano y provocar una enfermedad que facilita su propia diseminación a través de aguas contaminadas.

Esta adaptación rápida mediada por genes virales no es un caso aislado. Otro ejemplo bien conocido aparece en la placenta de varios linajes de mamíferos, cuyo desarrollo depende de proteínas sincitinas derivadas de retrovirus integrados en el genoma. Este es un proceso evolutivo general. Los virus pueden transferir genes a células bacterianas y eucariotas; si ese material genético persiste en la línea germinal o en la población, en ocasiones puede ser reutilizado por el hospedador y adquirir nuevas funciones. De este modo, secuencias originalmente virales pueden terminar participando en procesos celulares, desde la regulación de la expresión génica hasta la formación de nuevas estructuras biológicas.

Los genomas de animales y plantas contienen numerosas secuencias derivadas de virus –los llamados elementos virales endógenos. Los casos en que estas secuencias virales integradas se reutilizan muestran que los virus pueden actuar como proveedores de nuevas funciones moleculares, ampliando el repertorio de proteínas y reguladores disponibles para la evolución celular. Los virus son probablemente las entidades biológicas más abundantes del planeta, alcanzando unas 10^{31} partículas en los océanos y otros ecosistemas. Los análisis metagenómicos sugieren que el número de tipos distintos de proteínas virales podría ascender a cientos de millones, de los que solo una pequeña fracción ha sido caracterizada. En comparación, aunque la diversidad genética de los organismos celulares es inmensa, el catálogo conocido de familias proteicas celulares es mucho más limitado y, en gran medida, compartido entre linajes a través de ancestros comunes. En el mundo viral, por el contrario, aparecen continuamente secuencias sin homólogos reconocibles; esto es, secuencias que exploran regiones

del espacio genético sin equivalente identificado en los repertorios conocidos.

Aunque muchos genes virales tienen un origen celular (si bien ese «muchos» podría reflejar un sesgo de reconocimiento), la diversidad del mundo viral sugiere la existencia de un reservorio dinámico y extraordinariamente amplio de variantes genéticas y combinaciones funcionales. Los virus intercambian y combinan estas piezas con notable facilidad, hasta el punto de que sus relaciones evolutivas se describen mejor mediante redes de compartición de genes (Iranzo *et al*. 2016), capaces de abarcar mayores periodos de tiempo evolutivo, que mediante filogenias lineales. Con frecuencia, la evolución celular extrae piezas de ese reservorio y las integra en sus propios sistemas. Todo ello conduce a una pregunta inevitable: ¿cómo consiguen los virus explorar y generar una diversidad genética tan extraordinaria? Parte de la respuesta se encuentra en la naturaleza microscópica de sus poblaciones, en su altísima variabilidad y en los mecanismos de exploración masiva del espacio de secuencias.

Los inicios de la evolución molecular

A mediados del siglo XX, la biología empezó a entender la herencia en términos moleculares. El descubrimiento de la estructura del ADN en 1953 proporcionó una impactante e influyente imagen: la información genética como una secuencia de nucleótidos copiada con gran fidelidad gracias al apareamiento complementario de las bases. La replicación parecía – ¡debía ser! — un proceso preciso. Aunque los errores de copia producen la variación necesaria para que actúe la selección natural, las mutaciones se consideraban acontecimientos raros. Esta idea encajó bien con la genética de poblaciones desarrollada entre las décadas de 1920 y 1940, durante la llamada síntesis moderna, donde la evolución se describía como el cambio gradual en la frecuencia de variantes genéticas relativamente estables.

Dentro de este marco teórico se manejan conceptos como el equilibrio de mutación-selección, necesario para derivar algunos resultados analíticos, y se asume generalmente una separación temporal entre la aparición de mutaciones y su eventual fijación en la población. Así, las poblaciones se visualizan como entidades esencialmente homogéneas formadas por individuos genómicamente muy similares.

En aquel momento apareció también una influyente metáfora: los paisajes de fitness propuestos por Sewall Wright, uno de los arquitectos —junto con John B. S. Haldane y Ronald A. Fisher— de la síntesis moderna. Estos paisajes están grabados en

nuestro imaginario evolutivo. Visualizamos la adaptación como el ascenso por una colina, el óptimo como la llegada a una cima y las poblaciones adaptadas como conjuntos de individuos concentrados en ese pico adaptativo, aislados por valles que necesitan atravesar para alcanzar cotas más altas. Los virus, en particular, desafían este escenario de múltiples maneras.

La abundancia de datos empíricos sobre evolución molecular aumentó en la segunda mitad del s. XX y se disparó tras la generalización de la secuenciación masiva. Ya en la década de 1960 comenzaron a aparecer experimentos que sugerían un panorama molecular más dinámico y complejo. Uno de los más célebres fue realizado por el bioquímico estadounidense Sol Spiegelman, interesado en estudiar cómo se replicaba el ARN en un tubo de ensayo. Para ello utilizó el ARN del virus bacteriófago Qϕy la enzima replicasa capaz de copiarlo fuera de la célula (Figura 1A). Spiegelman transfirió repetidamente pequeñas cantidades de ARN replicado a nuevos tubos que contenían enzimas y nucleótidos frescos, iniciando con cada transferencia una nueva ronda de replicación. Con el paso de las generaciones, el ARN fue cambiando. No solo acumulaba mutaciones, sino que se hacía progresivamente más corto. En apenas unas decenas de transferencias había surgido una versión mínima del genoma original, mucho más eficiente para replicarse en esas condiciones artificiales que la secuencia original. El fenómeno se conoce con el nombre de «monstruo de Spiegelman».

Aquellos experimentos demostraban algo sorprendente: incluso en un sistema molecular muy simple, la replicación con errores podía generar poblaciones enteras de variantes que competían entre sí, desplazando unas a otras. La velocidad de generación de mutantes era tan alta que ninguno llegaba a fijarse en la población antes de que aparecieran otros nuevos. El estado natural del sistema era la coexistencia sostenida de múltiples variantes. Y, lo que no era menos, demostraba que la evolución podía observarse directamente en el laboratorio, generación tras generación, en escalas de tiempo de horas o días.

"Visualizamos la adaptación como el ascenso por una colina, el óptimo como la llegada a una cima y las poblaciones adaptadas como conjuntos de individuos concentrados en ese pico adaptativo, aislados por valles que necesitan atravesar para alcanzar cotas más altas. Los virus, en particular, desafían este escenario de múltiples maneras."

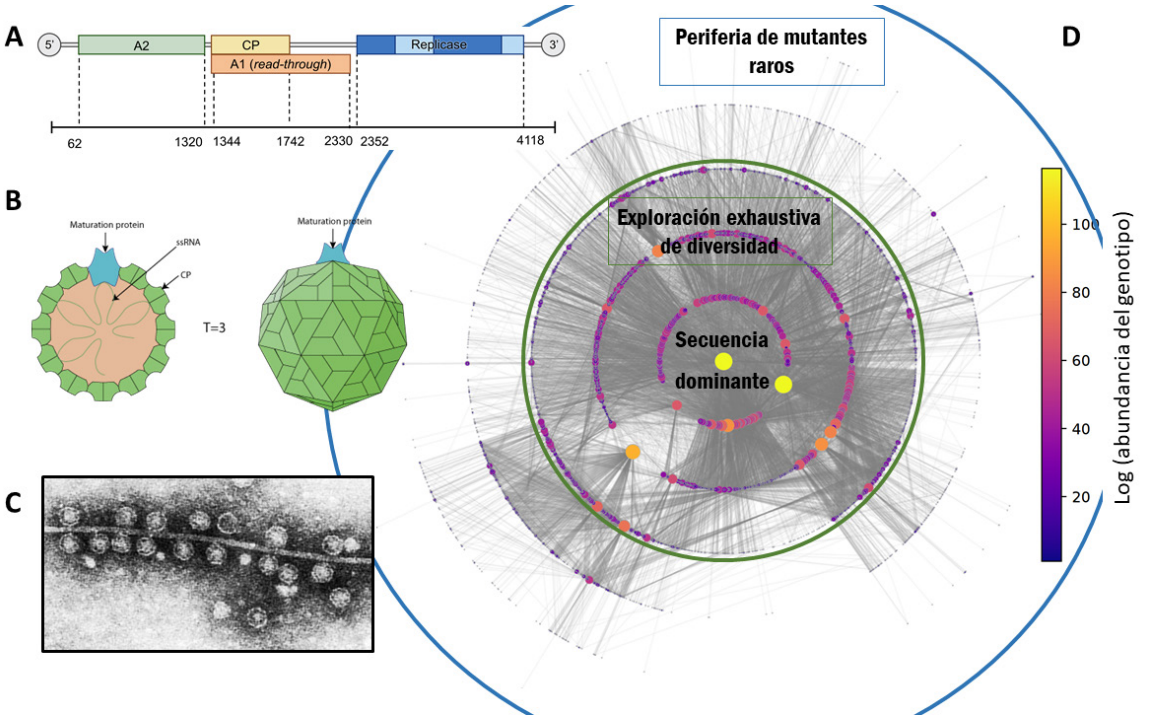


Figura 1: El bacteriófago Qϕcomo modelo experimental de evolución molecular.
(A) El bacteriófago Qϕposee un genoma de ARN monocatenario de sentido positivo de 4217 nucleótidos que codifica cuatro proteínas principales: la proteína de la cápsida, la proteína de maduración (A2), la replicasa viral y una pequeña proteína de lisis. Este genoma compacto constituye uno de los sistemas más simples de replicación autónoma conocidos. (B) El virus forma una cápsida icosaédrica de unos 28 nm de diámetro compuesta por subunidades de proteína de la cápsida junto con una única proteína de maduración responsable de la entrada en la célula hospedadora. *Fuente: Wikipedia*. (C) Micrografía de microscopía electrónica de transmisión (TEM) del bacteriófago Qϕunido al pilus de *Escherichia coli*. Qϕinfecta bacterias portadoras de pili F, principalmente *E. coli*. La unión al pilus permite la entrada del genoma viral en la célula. *Fuente: Wikipedia*. (D) Actualmente podemos reconstruir cuasiespecies formadas por decenas de miles de variantes virales relacionadas por mutaciones puntuales. Esta es una red de genotipos reconstruida mediante *deep sequencing* de una población adaptada a 43°C (Seoane *et al.*, 2026). El tamaño de los nodos es proporcional al logaritmo de la abundancia del haplotipo. La visualización revela una organización jerárquica y una transición evolutiva singular: la coexistencia de dos grandes núcleos de abundancia (hubs) ilustra el proceso dinámico de sustitución de una secuencia dominante por otra con mayor eficacia biológica bajo condiciones de estrés térmico. La población explora toda la diversidad a distancia de unas pocas mutaciones de la secuencia dominante y mantiene una periferia de mutantes raros que se muestrean a lo largo de la evolución.

Boletín de la SESBE
Vol. 20(1) Octubre 2026

Cuasiespecies moleculares

Las observaciones de Spiegelman influyeron profundamente en el físico y químico alemán Manfred Eigen, quien por entonces reflexionaba en la Universidad de Gotinga sobre la autoorganización molecular y el origen de la vida. Eigen había recibido el Premio Nobel en 1967 por sus estudios sobre la cinética de reacciones extremadamente rápidas, un asunto que lo tenía fascinado por la eficiencia óptima y la precisión de la cooperación molecular que había observado. Si las primeras moléculas autorreplicantes carecían de sistemas sofisticados de corrección de errores, ¿cómo podían conservar información genética durante muchas generaciones? Si la tasa de mutación era demasiado alta, cada copia introduciría nuevos errores y la información acabaría degradándose rápidamente. Pero si era demasiado baja, la evolución apenas tendría materia prima sobre la que actuar. Fue el mismo Francis Crick quien, en un almuerzo, sugirió a Eigen que intentara una formulación matemática del problema.

Para abordar la cuestión, Eigen desarrolló a finales de los años sesenta un modelo dinámico de poblaciones de moléculas replicantes (Eigen 1971). El modelo describía una nube de variantes ligadas mutacionalmente que se reproducían con diferentes tasas de replicación. Eigen llamó cuasisespecie a la solución estacionaria de sus ecuaciones, un estado análogo al equilibrio de mutación-selección (Figura 2). En ese marco teórico, la cuasiespecie se regenera en caso de ser apartada de este equilibrio y recupera la diversidad estacionaria. Así, la unidad relevante de selección deja de ser una secuencia individual para convertirse en la distribución completa de variantes generadas por mutación y replicación que crecen a un ritmo común a todos los componentes, independiente de la tasa de replicación individual. Los experimentos con poblaciones virales confirmarían años después que este formalismo capturaba aspectos esenciales de su organización y evolución.

Bajo ciertas asunciones, el modelo introducía además una idea crucial: el llamado umbral de error. Si la tasa de mutación superaba cierto límite, la información genética no podía mantenerse de forma estable y la población perdía su estructura, transformándose en una nube de mutantes deslocalizada. Por debajo de ese umbral, en cambio, era posible conservar un núcleo de secuencias funcionales rodeado de variantes producto de la copia errónea de ese núcleo. Este equilibrio entre mutación y selección ofrecía una posible salida al problema de la fidelidad en los primeros sistemas de replicación pre celulares y proporcionaba una cota a la longitud de las secuencias que podían mantener la información en el proceso de copia con errores.

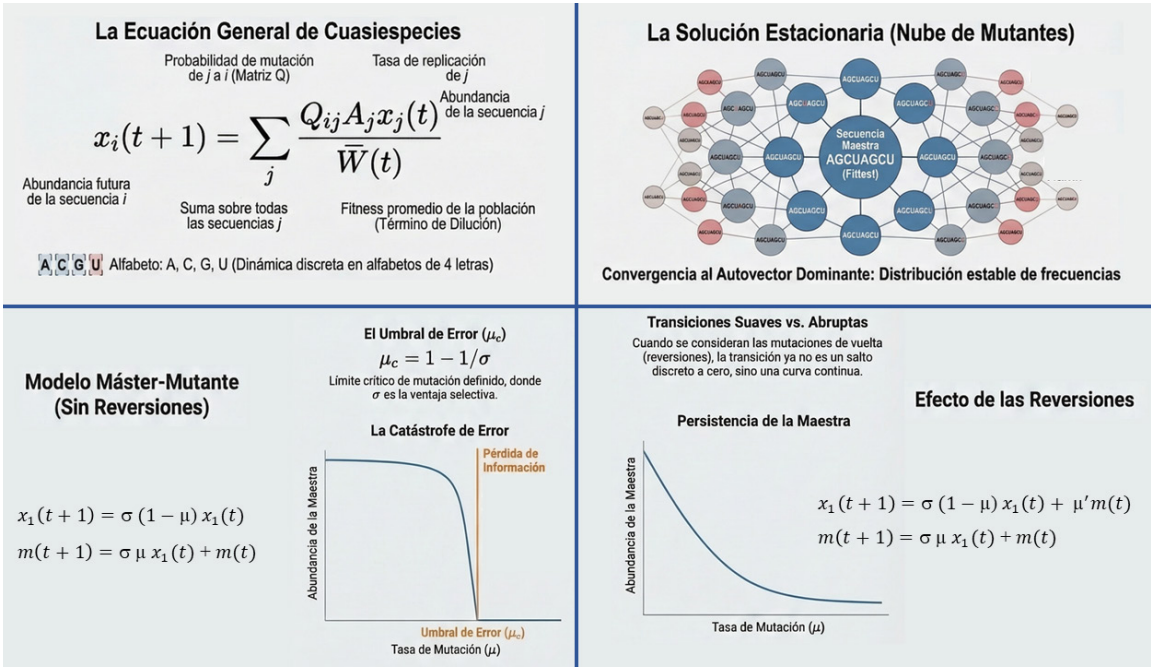


Figura 2: Modelo de cuasiespecies de Eigen. Ecuación general de replicación-mutación para la cuasiespecie molecular. Si no se considera el término de dilución, la ecuación puede entenderse como una ecuación de autovalores donde el autovalor mayor mide el crecimiento conjunto de la población en el equilibrio de mutación-selección. La solución en el equilibrio, aquí representada en forma de red de mutantes (o red de genotipos), se obtiene como el autovector dominante de la matriz de transferencia $Q_{ij}A_j$. El tamaño de los nodos ilustra la dominancia de la secuencia maestra y su nube de mutantes relacionados. El umbral de error se obtiene de una aproximación de las ecuaciones a un modelo simplificado sin reversiones ni mutaciones letales. Solo en ese caso aparece una «catástrofe de error» en el umbral crítico μ_c, donde la información genética se pierde irreversiblemente. En cambio, si se consideran las reversiones (o, lo que sería equivalente, se plantea la ecuación sobre fenotipos, y se tiene en cuenta que cada fenotipo puede obtenerse por una infinidad de genotipos), la transición abrupta desaparece, eliminando el umbral matemático estricto y permitiendo la persistencia determinista de la secuencia maestra en regímenes de alta mutación. *Imagen producida con ayuda de NotebookLM.*

Cuasiespecies virales

Mientras Manfred Eigen, Peter Schuster en la Universidad de Viena y otros colegas desarrollaban la teoría de las cuasiespecies moleculares en los años setenta, en el laboratorio de Charles Weissmann, en la Universidad de Zürich, se estudiaba la llamada «genética inversa», la síntesis de virus infecciosos con mutaciones en posiciones específicas del genoma. Esteban Domingo era entonces investigador postdoctoral en aquel grupo, y el organismo modelo era precisamente el fago Qϕ de los experimentos de Spiegelman. El trabajo de Domingo permitió estimar la tasa de mutación del fago –sorprendentemente alta, del orden de un cambio por cada diez mil nucleótidos copiados—, y descubrir que el virus no existía como una secuencia única, sino como una nube de mutantes cuya composición cambiaba durante la replicación (Domingo *et al*. 1978). En el *Winter Seminar* celebrado en 1978 en Klosters (Suiza), coincidieron Weissmann y Eigen. Cuando este último supo de los resultados del grupo reconoció su significado, exclamando, según relataron testigos presenciales: «¡Cuasiespecies en la realidad!» (Domingo 2013).

Los virus de RNA —con genomas pequeños y replicaciones rápidas, pero también con polimerasas imprecisas— producen el tipo de poblaciones que Eigen había formalizado en su ecuación de cuasiespecies. Cada infección genera una población de genomas ligeramente distintos entre sí, sometidos simultáneamente a mutación, competencia y selección. Lo que en los tubos de ensayo de Spiegelman parecía una curiosidad experimental se reconoce ahora como una propiedad fundamental de muchas poblaciones virales reales. En ese contexto, el término cuasiespecie dejó de referirse solo a un modelo teórico del origen de la vida para convertirse en una herramienta conceptual clave en el análisis cualitativo y cuantitativo de la evolución de los virus.

La virología evolutiva en España

La introducción de la virología evolutiva en España está ligada a la figura de Esteban Domingo. Tras sus estancias postdoctorales con Robert C. Warner (Universidad de California en Irvine) y Charles Weissmann (Universidad de Zúrich), regresó a España en 1976 y se incorporó al recién inaugurado Centro de Biología Molecular «Severo Ochoa». A sugerencia de Eladio Viñuela, y en colaboración con varios grupos experimentales cercanos, comenzó a desarrollar –junto con Juan Ortín—un programa experimental centrado en virus de ARN, utilizando como modelos el virus de la fiebre aftosa y el vi-

rus de la gripe humana (Domingo 2013). Sus estudios confirmaron la elevada heterogeneidad genética de estos virus en varios trabajos publicados a comienzos de los años ochenta, mostrando la utilidad del concepto de cuasiespecie para interpretar la dinámica de las poblaciones virales. Desde el inicio, su investigación combinó experimentación con reflexión conceptual sobre la variabilidad genética de los virus y sus consecuencias médicas y evolutivas, una línea que el propio Domingo subrayó en su discurso de ingreso en la Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de España en 2013. Aquellos trabajos contribuyeron a consolidar a los virus de ARN como modelos privilegiados para estudiar la evolución molecular en tiempo real, e inspiraron a otros investigadores que posteriormente abordarían cuestiones básicas de evolución utilizando distintos virus y hospedadores.

La genética de poblaciones experimental ligada a la síntesis moderna había sido introducida en España en la década de 1950 por Antoni Prevosti (U. de Barcelona), quien formó la primera escuela de genética evolutiva. Uno de sus estudiantes, José Luis Mensua, resulta clave en la transmisión académica de esta tradición, al introducir en la Universidad de Valencia la genética de poblaciones y la evolución experimental. Bajo su dirección realizó la tesis doctoral Andrés Moya a finales de los años setenta. Tras una etapa posdoctoral con Francisco J. Ayala en la Universidad de California en Irvine, Moya regresa a España a comienzos de los años ochenta, trayendo consigo una sólida formación en genética de poblaciones, análisis de variación genética y pensamiento evolutivo. Warner y Ayala, ambos investigadores en UC Irvine durante aquellas décadas, representaban dos corrientes intelectuales influyentes de la biología estadounidense: la genética de poblaciones, que llega a través de Ayala –discípulo a su vez de Theodosius Dobzhansky—, y la biología molecular experimental de los ácidos nucleicos, representada por Warner.

La convergencia de ambas tradiciones se produjo en España a partir de los años ochenta, cuando Moya comenzó a colaborar con el grupo de Domingo en estudios sobre la evolución del virus de la fiebre aftosa. El encuentro entre estas perspectivas, no siempre de fácil encaje, dio lugar sin embargo a una síntesis particularmente fértil. Los virus de ARN pasaron a utilizarse como sistemas experimentales en los que podían examinarse en tiempo real algunas de las cuestiones centrales de la teoría evolutiva: la distribución de efectos mutacionales, la dinámica de poblaciones asexuales, la adaptación en espacios genéticos de enorme dimensionalidad o las consecuencias evolutivas de

"Los virus de ARN pasaron a utilizarse como sistemas experimentales en los que podían examinarse en tiempo real algunas de las cuestiones centrales de la teoría evolutiva: la distribución de efectos mutacionales, la dinámica de poblaciones asexuales, la adaptación en espacios genéticos de enorme dimensionalidad o las consecuencias evolutivas de tasas de mutación elevadas."

tasas de mutación elevadas. De esta interacción surgieron dos focos de investigación que marcaron el desarrollo posterior de la virología evolutiva en España: el grupo del Centro de Biología Molecular «Severo Ochoa» en Madrid y el Institut Cavanilles de Biodiversitat i Biologia Evolutiva, fundado en 1998 en Valencia.

Este desarrollo científico fue acompañado por una progresiva consolidación institucional de la disciplina. El Grupo Nacional de Virología se creó en 1973 dentro de la Sociedad Española de Microbiología, fundada en 1946. Este grupo reclamó el reconocimiento institucional para la virología como disciplina autónoma, diferenciando la investigación fundamental en virología de sus aplicaciones biomédicas y clínicas más inmediatas. Con el tiempo se convirtió en el germen de la Sociedad Española de Virología, fundada en 1987 como sociedad científica independiente dedicada a promover el estudio de los virus en sus múltiples vertientes, así como la enseñanza y la investigación en virología en España.

En paralelo, Domingo y Moya participaron activamente en la definición de las líneas de investigación fundacionales del Centro de Astrobiología (CSIC-INTA, 1999), donde la reflexión sobre los virus como modelos de evolución molecular enlazó con preguntas sobre el origen de la vida y el posible papel de sistemas replicativos de ARN análogos a los propuestos para el mundo RNA. En ese entorno comenzaron a desarrollarse nuestras contribuciones teóricas, ampliando el marco conceptual de la evolución molecular mediante herramientas de física estadística y teoría de redes. En nuestro grupo hemos abordado la dinámica de las cuasiespecies desde la perspectiva de la estructura de los espacios genotipo-fenotipo y los procesos de innovación evolutiva, estableciendo nuevas conexiones entre los resultados

experimentales obtenidos con virus y problemas más generales de evolución molecular y origen de la vida, que comparten mecanismos genéricos. En la actualidad, las contribuciones de la comunidad que estudia la evolución mediante modelos virales sitúan a los grupos españoles entre los referentes internacionales tanto en evolución viral experimental como en el desarrollo de modelos teóricos inspirados por estas observaciones.

Sorpresas experimentales, o cómo los virus desafían las expectativas de la teoría evolutiva clásica

Las generaciones sucesivas de investigadores formados en esta tradición mixta de genética de poblaciones y evolución de cuasiespecies moleculares han ampliado el alcance de los estudios iniciales utilizando modelos clásicos, como el fago Qϕ e incorporando virus de plantas, virus animales y virus de ARN de relevancia médica. Resulta imposible ofrecer aquí una revisión exhaustiva de las contribuciones realizadas por los grupos españoles durante las últimas cuatro décadas. Sin embargo, algunos resultados experimentales y teóricos ilustran bien cómo la investigación desarrollada con estos sistemas ha permitido explorar mecanismos básicos de la evolución y de la dinámica adaptativa en condiciones controladas (Elena 2000).

En las últimas décadas, los experimentos con virus han mostrado de manera recurrente que nuestra intuición para predecir los resultados de la selección natural en poblaciones sometidas a altas tasas de mutación es muy limitada. Desde su planteamiento inicial, las aproximaciones teóricas a la evolución de poblaciones –en particular la teoría de cuasiespecies de Eigen— han inspirado numerosos ensayos empíricos, con resultados que rara vez han coincidido con las expectativas. En consecuencia, han forzado la reconsideración de las mismas y la revisión de las asunciones, no siempre explícitas, de los modelos formales más habituales. La evolución viral evidencia cómo la complejidad molecular puede generar innovación y efectos colectivos entre genomas, explorando interacciones que no se predicen a partir de secuencias individuales. Los virus constituyen un ejemplo sobresaliente de cómo la competencia dentro de una población heterogénea puede favorecer la emergencia de propiedades colectivas.

Entre los primeros resultados teóricos confrontados con la experimentación destaca la idea de la catástrofe de error. Si se ignoran reversiones y mutaciones compensatorias, la teoría de cuasiespecies predice que una tasa de mutación su-

ficientemente elevada puede deslocalizar la población en el espacio de secuencias, provocando la pérdida de la información mínima necesaria para mantener la identidad molecular. Esta predicción inspiró estudios sobre mutagénesis incrementada como estrategia antiviral (Perales *et al*. 2011). Experimentos con poblaciones virales *in vitro* mostraron que el aumento de la tasa de mutación reduce la capacidad replicativa de la población, pero rara vez conduce a la deslocalización completa ni a la extinción inmediata. La teoría de cuasiespecies de Eigen resulta insuficiente cuando las presiones de selección afectan de manera diferencial distintos rasgos de fitness (como la infectividad o la capacidad replicativa) o cuando un fenotipo está representado por muchos genotipos distintos (Manrubia *et al.*, 2010). Los experimentos también mostraron que la extinción puede darse por un mecanismo alternativo, denominado «defección letal», causado por la acumulación de genomas defectivos que causan la extinción de los genomas viables, o cooperadores, mediante una transición de tipo estocástico (Grande-Pérez *et al*. 2005).

Otro paradigma sometido a análisis experimental fue la idea del trinquete de Muller, según el cual las poblaciones asexuales acumulan mutaciones deletéreas que provocan un descenso irreversible de la capacidad adaptativa. En experimentos de pases sometiendo al virus de la fiebre aftosa a cuellos de botella poblacionales se observó que, tras una caída inicial de la capacidad replicativa, esta se estabilizaba en torno a un valor promedio más bajo (Lázaro *et al*. 2003). Las mutaciones compensatorias desempeñan aquí un papel decisivo, como mostraron modelos que incorporaban efectos epistáticos. La sorpresa final llegó al prolongar la evolución durante cientos de pases adicionales: el virus perdió su capacidad lítica y comenzó a establecer infecciones persistentes en el cultivo celular. Las células infectadas sobrevivían y continuaban dividiéndose mientras portaban el virus.

Entre otros, este resultado muestra que no es adecuado suponer que todas las mutaciones que experimenta una población supuestamente bien adaptada son deletéreas. Una perspectiva complementaria que refuerza esta afirmación procede de los estudios sobre la distribución de efectos mutacionales y la epistasis. Experimentos con el virus de la estomatitis vesicular han permitido caracterizar cómo la combinación de mutaciones genera interacciones sinérgicas o antagonistas, así como estimar la fracción de dobles mutantes letales (Sanjuán *et al*. 2004). La distribución del efecto de mutaciones puntuales observada en varios virus (Domingo-Calap *et al*. 2009), junto con modelos sintéticos de la relación genotipo-fenotipo, sugiere que

los efectos mutacionales siguen perfiles estadísticos genéricos, aunque el efecto concreto de cada mutación depende del contexto genético en el que ocurre.

Uno de los resultados más robustos que se desprende de los experimentos de evolución viral es la ausencia de un equilibrio de mutación-selección. Los virus están en cambio continuo, no solo por su exposición a ambientes variables y distintos, sino por una limitación más fundamental: la imposibilidad de explorar una fracción significativa del espacio de secuencias. Las poblaciones virales se organizan en torno a la secuencia más abundante en cada momento. Esta domina el crecimiento poblacional hasta que la cuasiespecie en su conjunto se desplaza para explorar el vecindario mutacional de otra secuencia, potencialmente mejor adaptada al ambiente, que pasa a ser la más abundante y a reconstruir con rapidez la población a su alrededor (Seoane *et al*. 2026). A pesar de que los virus forman poblaciones enormes, el espacio de secuencias es inmensamente mayor. El número de mutantes situados a cuatro mutaciones puntuales de una secuencia específica del fago Qϕ (con un genoma de unos 4200 nt) es del orden de 10^{15}, muy superior al tamaño de poblaciones típicas del fago. Incluso los virus, con sus elevadas tasas de mutación, están condicionados a explorar el espacio de secuencias de manera local, desplazándose progresivamente a medida que nuevas mutaciones se fijan en la población. Las cuasiespecies virales están pues en equilibrios transitorios resultado del balance entre replicación y exploración local. Este proceso conduce a una estructura jerárquica de la cuasiespecie documentada en el fago Qϕ (Figura 1) y, muy probablemente, característica de cualquier sistema de replicadores sometido a altas tasas de mutación.

"Los virus de ARN pasaron a utilizarse como sistemas experimentales en los que podían examinarse en tiempo real algunas de las cuestiones centrales de la teoría evolutiva: la distribución de efectos mutacionales, la dinámica de poblaciones asexuales, la adaptación en espacios genéticos de enorme dimensionalidad o las consecuencias evolutivas de tasas de mutación elevadas."

Boletín de la SESBE
Vol. 20(1) Octubre 2026

Más allá de la cuasiespecie

La teoría de cuasiespecies moleculares, según la planteó Eigen, describe el equilibrio de mutación-selección en poblaciones sujetas a alta tasa de mutación. Esto resulta en conjuntos heterogéneos que mantienen una alta diversidad potencialmente adaptativa ante cambios ambientales y en la existencia de variantes minoritarias que se han interpretado como memoria molecular de la respuesta a presiones selectivas pasadas. Estos resultados empíricos no requieren más que una elevada heterogeneidad poblacional.

Sin embargo, el comportamiento de las poblaciones virales y sus estrategias adaptativas van más allá de este marco. Por ejemplo, se ha documentado la existencia de interacciones cooperativas entre variantes en poblaciones de poliovirus que determinan la patogenicidad y aparecen como un efecto emergente del colectivo (Vignuzzi *et al.* 2006). Estas propiedades han llevado al concepto de sociovirología, donde se analizan interacciones colectivas como la cooperación o el conflicto por bienes públicos moleculares como determinantes clave de la eficacia biológica viral (Sanjuán 2021). Estas observaciones se alinean con resultados computacionales de mundos de RNA en los que una población de moléculas se diferencia más allá de la diversidad genómica, generando subpoblaciones con roles funcionales diferenciados y la emergencia de niveles de selección multinivel (Takeuchi y Hogeweg 2012).

Dentro del hospedador, la cuasiespecie constituye el objeto fundamental que permite explorar un vastísimo espacio de secuencias y funciones moleculares. El mundo viral se comporta así como un sistema dinámico de combinación y reutilización de genes, más parecido a un LEGO evolutivo lleno de ciclos y recombinaciones que a una historia lineal de acumulación de mutaciones. Los virus multipartitos de plantas ilustran bien esta lógica: su genoma se encuentra dividido en varios fragmentos, cada uno encapsidado en partículas distintas que deben coincidir en la misma célula para completar la infección. En otros casos, la cooperación alcanza formas aún más sorprendentes. Algunos umbravirus, por ejemplo, carecen de cápside propia y utilizan la cápside de un virus «ayudante» —un luteovirus— para transmitirse entre plantas por medio de insectos vectores. Las coinfecciones virales son además muy frecuentes en plantas y generan fenómenos de sinergia viral, donde dos especies distintas modifican mutuamente su capacidad de replicación, su rango de hospedadores o incluso su modo de transmisión. En este contexto, la mutación puntual actúa como ajuste fino de la evolución, pero la

Boletín de la SESBE
Vol. 20(1) Octubre 2026

verdadera innovación surge de la interacción entre genomas, de la combinación y reutilización oportunista de componentes moleculares. La transmisión horizontal de genes —como en el caso de los bacteriófagos que facilitan la virulencia de *Vibrio cholerae*— recuerda que la historia de los virus es también la historia de estas asociaciones contingentes.

Todavía queda mucho camino por recorrer en el conocimiento de la organización y los mecanismos adaptativos de las poblaciones virales. En el último medio siglo hemos avanzado y nos hemos sorprendido con resultados empíricos que han desafiado nuestras expectativas teóricas, muchas derivadas de una teoría evolutiva formulada hace casi un siglo a partir de observaciones que sugerían poblaciones relativamente uniformes y una aparición lenta de variantes. El trabajo de actualización del marco matemático que pueda dar cuenta de las características propias de la evolución viral continúa en desarrollo. Estos avances han sido posibles gracias a un desarrollo tecnológico que permite explorar con una resolución sin precedentes la diversidad viral y las interacciones no solo entre variantes de una misma especie, sino también entre fragmentos genéticos y soluciones evolutivas procedentes de distintos virus y contextos ecológicos. Aunque los mecanismos fundamentales de generación de diversidad y selección natural sean comunes a todos los organismos, la extraordinaria promiscuidad genética del mundo viral no tiene un equivalente simple en el mundo celular. Quizá por ello, al estudiar la evolución de los virus no solo aprendemos cómo cambian estos replicadores microscópicos, sino también algo más profundo sobre la naturaleza misma de la innovación biológica.

"Aunque los mecanismos fundamentales de generación de diversidad y selección natural sean comunes a todos los organismos, la extraordinaria promiscuidad genética del mundo viral no tiene un equivalente simple en el mundo celular."

Referencias

Domingo, E. 2013. Historia y desarrollo del concepto de «cuasiespecies» en virología. *Virología. Publicación oficial de la SEV,* 16: 2–13.

Domingo, E., Sabo, D., Taniguchi, T. y Weissman, C. 1978. Nucleotide sequence heterogeneity of an RNA phage population. Cell, 13: 735–744.

Domingo-Calap, P., Cuevas, J.M. y Sanjuán, R. 2009. The fitness effects of random mutations in single-stranded DNA and RNA bacteriophages. *PLoS Genetics,* 5: e1000742.

Eigen, M. 1971. Selforganization of matter and the evolution of biological macromolecules. *Die Naturwissenschaften,* 58: 456–523.

Elena, S.F. 2000. Evolución en poblaciones experimentales de virus de RNA. *Publicaciones sobre biología evolutiva de la SESBE.* https://sesbe.org/wp-content/uploads/2024/07/evol_virus.pdf

Grande-Pérez, A., Lázaro, E., Lowenstein, P., Domingo, E. y Manrubia, S. 2005. Suppression of viral infectivity through lethal defection. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA,* 102: 4448–4452.

Iranzo, J., Krupovic, M. y Koonin, E.V. 2016. The double-stranded DNA virosphere as a modular hierarchical network of gene sharing. *mBio,* 7: e00978.

Lázaro, E., Escarmís, C., Pérez-Mercader, J., Manrubia, S. y Domingo, E. 2003. Resistance of virus to extinction on bottleneck passages: Study of a decaying and fluctuating pattern of fitness loss. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA,* 100: 10830–10835.

Manrubia, S. 2012. Modelling viral evolution and adaptation: challenges and rewards. *Current Opinion in Virology* 2: 531–537.

Manrubia, S., Domingo, E. y Lázaro, E. 2010. Pathways to extinction: beyond the error threshold. *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 365: 1943–1952.

Perales, C., Martín, V. y Domingo, E. 2011. Lethal mutagenesis of viruses. *Current Opinion in Virology,* 1: 419–422.

Sanjuán, R. 2021. The social life of viruses. *Annual Review of Virology,* 8: 183–199.

Sanjuán, R., Moya, A. y Elena, S.F. 2004. The contribution of epistasis to the architecture of fitness in an RNA virus. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA,* 101: 15376–15379.

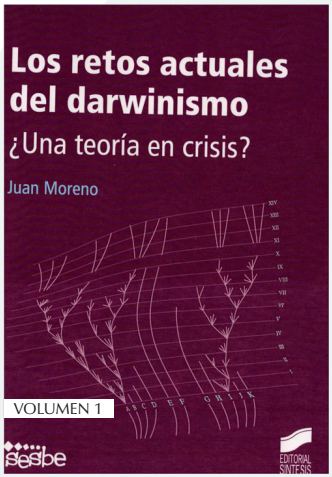
Seoane, L.F., Secaira-Morocho, H., Somovilla, P., Lázaro, E. y Manrubia, S. 2026. Hierarchical genotype networks and incipient speciation in the Qϕphage. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA,* 123:e2512150123.

Takeuchi, N. y Hogeweg P. 2012. Evolutionary dynamics of RNA-like replicator systems: A bioinformatic approach to the origin of life. *Physics of Life Reviews,* 9: 219–263.

Vignuzzi, M., Stone, J.K., Arnold, J.J., Cameron, C.E. y Andino, R. 2006. Quasispecies diversity determines pathogenesis through cooperative interactions in a viral population. *Nature,* 439: 344–348.

Libros de la colección SESBE

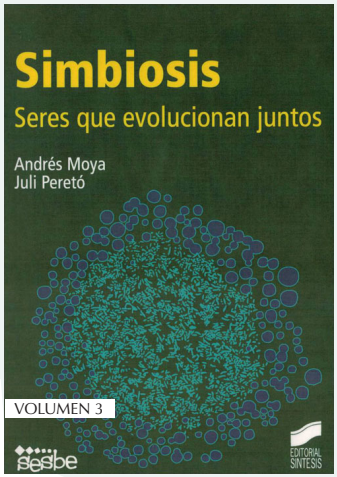
25% de descuento al comprar el lote de cinco títulos
Volúmenes del 1 al 5

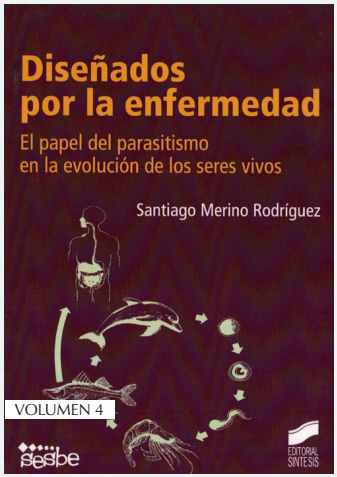




Lote de 5 títulos SOCIOS
49*€
Volúmenes del 1 al 5

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

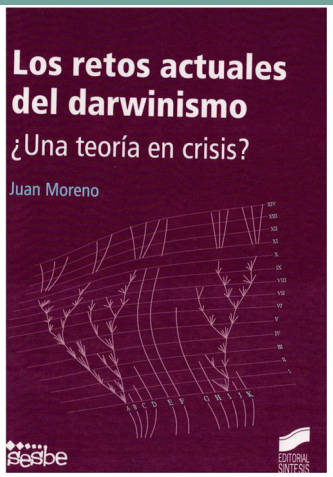






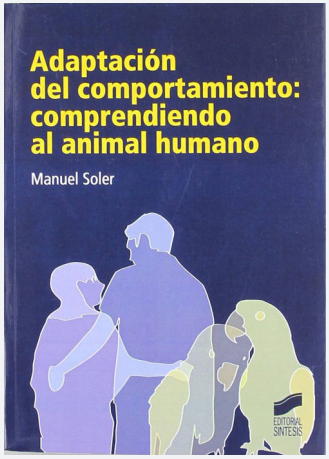
*Lote Socios: Volúmenes 1 al 5 (25% de descuento adicional) + gastos de envío = 55€
**Lote no socios: Volúmenes 1 al 5 (25% de descuento adicional) + gastos de envío = 88,50€
(Abonar en la cuenta de la SESBE al hacer la solicitud)

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



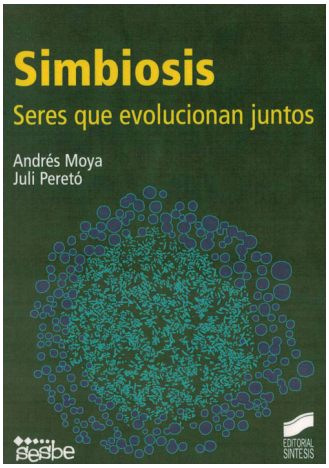
Volumen 1. En los últimos tiempos se ha propagado en los círculos científicos la idea de que la teoría de Darwin sobre evolución por selección natural ha perdido actualidad y vigencia, y de que existen paradigmas alternativos más adecuados. En Los retos actuales del Darwinismo ¿Una teoría en crisis?, 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



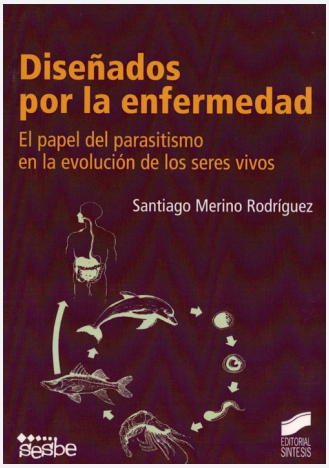
Volumen 2. La aceptación por parte de los etólogos de que el comportamiento, al igual que cualquier otra característica de los seres vivos, es el resultado de la evolución por selección natural supuso la implantación de un enfoque evolutivo que dio lugar al nacimiento de la llamada ecología del comportamiento,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

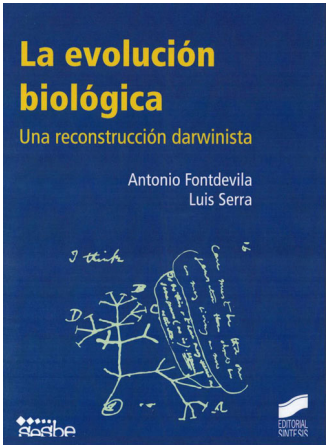
Los socios podrán disfrutar de **importantes descuentos**
para la compra de los libros de la colección. **¡Hazte socio aquí!**
Volumen 3: **10 euros (40% de descuento) + gastos de envío= 16€**
a abonar en la cuenta de la SESBE al hacer la solicitud



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:

sesbe@sombradoble.es

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)

SESBE
Sociedad Española de Biología Evolutiva

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.

© 2026 SESBE

ISSN 1989-046X

Junta Directiva de la SESBE

Presidente: **Isabel Almudí**
Vicepresidente: **Pau Carazo**
Secretaria: **Rosalía Piñeiro**
Tesorera: **Patricia Álvarez**
Vocales: **Juan Cantalapiedra**
Sin-Yeon Kim
David Peris
Marta Barluenga
Iván Gómez-Mestre
Aida Verdes

Imagen de portada: **diseño de Alfonso Nombela (MNCN, Madrid)**

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

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

Mauro Santos
(Universitat Autònoma de Barcelona)
Juan Pascual-Anaya
(Universitat Autònoma de Barcelona)
email: **mauro.santos@uab.es**
jpascualanaya@gmail.com

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

Mauro Santos *(UAB, Barcelona, editor en jefe)*
Isabel Almudí *(UB, Barcelona)*
Juan Pascual-Anaya *(UAB, Barcelona)*
Ana Riesgo *(MNCN, Madrid)*
Aida Verdes *(MNCN, Madrid)*

https://sesbe.org/