

Capítulo 1: LA EVOLUCIÓN Y LA BIOLOGÍA EVOLUTIVA

Manuel Soler

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL Y ECOLOGÍA, FACULTAD DE CIENCIAS, UNIVERSIDAD DE GRANADA
18071-Granada. E-mail: msoler@ugr.es

La teoría de la evolución es, seguramente, la idea más importante e influyente desarrollada por la mente humana. La evolución biológica se puede definir como el cambio en las características de las poblaciones de organismos a través del curso de sucesivas generaciones. Dicho cambio es la consecuencia de la actuación de la selección natural favoreciendo a los individuos portadores de ciertas características determinadas genéticamente (heredables) que mejoran su éxito reproductor. Las ciencias biológicas, antes de Darwin, eran eminentemente descriptivas, el gran mérito de la teoría evolutiva fue que suministró la herramienta adecuada, con una enorme capacidad predictiva, que fue lo que convirtió a la biología en una ciencia experimental, es decir, en una verdadera ciencia. La importancia de los estudios evolutivos es enorme ya que todos los organismos y sus características son productos de la evolución y, la aplicación de la teoría evolutiva puede iluminar cualquier campo de las ciencias biológicas. Además, tiene un enorme interés aplicado en temas como la conservación de la biodiversidad, la medicina, la agricultura, la ganadería, etc. La biología evolutiva se ocupa de entender los senderos históricos y los procesos que han dado lugar a las características actuales de los organismos, y de explicar por qué las características de esos organismos son las que son y no otras diferentes. Por tanto, se trata de deducir hechos históricos y procesos tales como los mecanismos de selección natural que produjeron la evolución de una cierta característica. La biología evolutiva es una ciencia extraordinariamente compleja que ha creado relaciones entre gran parte de las ciencias biológicas.

La evolución y la ciencia

La teoría de la evolución de Darwin es, sin lugar a dudas, una de las ideas más influyentes y revolucionarias de la historia de la ciencia, la única que puede estar a su altura es la teoría de Newton que dio lugar a la física moderna. Newton, en su libro "Principia Matemática" (casi unánimemente aceptado como el libro científico más importante jamás escrito), presentó sus leyes del movimiento, su teoría de la gravitación y muchas cosas más, rompiendo con la dependencia intelectual de los clásicos griegos y revolucionando el pensamiento occidental, ya que evitando las explicaciones finalistas propias de la época, ofreció explicaciones puramente mecanicistas para los fenómenos físicos (revolución iniciada por Galileo previamente). El mérito de Newton fue enorme, Alexander Pope, un importante filósofo de la ciencia escribió: "La naturaleza y sus leyes permanecían ocultas en la noche. Dijo Dios: ¡Sea Newton! Y todo fue luz".

Darwin continuó la revolución iniciada por Galileo y brillantemente continuada por Newton desarrollando explicaciones mecanicistas para los fenómenos biológicos. Estas explicaciones cambiaron profundamente la visión del mundo que había prevalecido hasta ese momento. En la cultura occidental era unánimemente aceptado que las especies vivientes habían sido creadas en su forma actual, por tanto se trataba de algo estático. Incluso se asumía que ninguna especie se había extinguido, creencia

que comenzó a venirse abajo cuando en 1669 Steno confirmó que los fósiles encontrados representaban animales que existieron en el pasado y que no habían llegado hasta nuestros días. Es decir, aunque los geólogos y paleontólogos fueron los primeros en darse cuenta de que a lo largo de la historia de la tierra se habían producido muchos e importantes cambios, otro gran mérito de Darwin fue sugerir y demostrar que en los seres vivos, incluido el hombre, el cambio era la norma y no el inmovilismo como se creía con anterioridad.

A un nivel más general, se puede añadir otro mérito muy importante de la obra de Darwin. Antes de la publicación de "El origen de las especies" (Darwin 1859), los filósofos, los científicos y la gente en general, contestaban a la pregunta "por qué" con respuestas finalistas en el sentido del propósito divino. Por ejemplo, "¿por qué existen mariposas de tan variados y maravillosos colores?" la respuesta solía ser "porque Dios las ha creado para disfrute humano"; "¿por qué existen los parásitos?": son un castigo de Dios por el pecado original de Adán y Eva. Darwin fue el primero en dejar claro que no es necesario invocar ningún propósito divino en ninguna cuestión que nos podamos plantear desde el punto de vista científico.

En mi opinión, Newton, ha sido, sin lugar a dudas, el científico más relevante que ha existido ya que su contribución fue abundante, de enorme importancia y variada (con sus descubrimientos fundó la física moderna, las matemáticas superiores y la óptica moderna), pero pienso, de acuerdo con filósofos de la ciencia como Dennett

(1995), que la idea más importante e influyente desarrollada por la mente humana ha sido la teoría de la evolución por medio de la selección natural, la de Charles Darwin.

¿Qué es la evolución?

La palabra evolución, en sentido amplio significa cambio. No obstante, el término evolución implica dejar descendientes con modificación y, casi siempre, con diversificación (Futuyma 1998). Utilizando la lengua española hay que ser especialmente cuidadosos ya que la palabra evolución es empleada en un amplio abanico de situaciones; por ejemplo, cuando nos referimos a los cambios consecuencia del desarrollo o crecimiento de un individuo o, incluso, al comentar la trayectoria profesional de una persona. Aunque, por supuesto, esta utilización de la palabra evolución en español es correcta, cuando nos refiramos a la evolución biológica sería incorrecta, ya que, según la definición dada anteriormente, un sistema en evolución implica que se dejan descendientes y que las características de los individuos van cambiando en las sucesivas generaciones. Son las poblaciones las que pueden estar bajo el efecto del proceso evolutivo ya que la selección natural puede actuar diferencialmente sobre la variabilidad genética existente entre sus individuos gracias a la transmisión hereditaria de características de los progenitores a sus descendientes. Por tanto, la evolución biológica se puede definir como el cambio en las características de las poblaciones de organismos, o grupos de tales poblaciones, a través del curso de sucesivas generaciones (Futuyma 1998).

El mecanismo evolutivo está basado en tres puntos: (1) variabilidad heredable de ciertas características o rasgos, (2) variabilidad entre individuos de una misma población en cuanto al éxito reproductor y, (3) la correlación entre ambos tipos de variabilidad. Cuando existen ambos tipos de variabilidad, la correlación entre ellos determina el tipo de evolución que se está produciendo. Si la correlación entre la variabilidad heredable y la variabilidad en éxito reproductor es nula o muy baja, los cambios que se producirán de una generación a otra fluctuarán al azar, esto es lo que se conoce como “evolución neutral”. Si por el contrario, esa correlación es elevada, el cambio evolutivo no será al azar sino en la dirección en la que se incrementa el éxito reproductor, es decir en el sentido en que se mejora la eficacia de la adaptación. Esta es la denominada “evolución adaptativa”. El motor de la evolución adaptativa es el mecanismo descrito por Darwin al que denominó “selección natural” (ver Capítulo 7), que consiste en dos de los puntos mencionados anteriormente del mecanismo evolutivo: variabilidad en el éxito reproductor y la correlación entre dicho éxito reproductor y la característica que estemos considerando. La variabilidad heredable es responsable de que se produzca una respuesta evolutiva a la selección.

En el origen de las especies Darwin (1859) propuso dos hipótesis principales: primera, que las especies actuales son descendientes con modificaciones de antepasados comunes; y segunda, que la causa de la formación

de esos descendientes modificados es la selección natural que actúa favoreciendo algunas de las variaciones heredables. La primera hipótesis estaría dentro del campo de estudio de lo que se conoce como “macroevolución” que está relacionada con patrones observados en la comparación de especies u otros taxones más amplios (familias, órdenes, etc.) que son descritos principalmente por ciencias como la paleontología y la sistemática que contribuyen de manera importante a la comprensión de los procesos evolutivos. La denominada “microevolución”, se encarga de estudiar en detalle los procesos que ocurren en una determinada especie o población actual, lo que permite diseñar experimentos para testar diferentes hipótesis.

La conexión entre micro y macroevolución no está nada clara, de hecho, existe una profunda separación entre los científicos dedicados al estudio de los procesos micro y macroevolutivos que frecuentemente entran en conflicto. Darwin partía de la base de que los procesos de selección natural estudiados en poblaciones actuales son suficientes para explicar los patrones observados en la diversificación de taxones a lo largo de los miles de millones de años de vida sobre la tierra. No obstante, la mayor parte de los biólogos macroevolutivos defienden que los patrones evolutivos a gran escala, detectados a través del registro fósil, no pueden ser explicados sólo por los procesos microevolutivos (Carroll 1997). Por ejemplo, se ha comprobado que generalmente se produce una rápida divergencia evolutiva al principio del origen de los taxones, y después, tienen lugar largos periodos durante los cuales el diseño morfológico y el tipo de vida se mantienen. Además, no se encuentran las numerosas formas intermedias que predice la teoría de la selección natural (Carroll 2000). Durante la explosión del Cámbrico, en menos de diez millones de años aparecieron casi todos los filos conocidos hoy día. Muchos autores piensan que la enorme velocidad de cambio anatómico y radiación adaptativa durante ese corto periodo de tiempo no puede ser explicada por los mecanismos conocidos a nivel microevolutivo (Carroll 2000). Estos argumentos, unidos a conocimientos obtenidos recientemente, sobre todo el hecho de que la biología del desarrollo a nivel molecular ha mostrado que se pueden producir cambios muy bruscos en aspectos como la morfología y la fisiología de los organismos y que la selección natural puede actuar sobre ellos (Arthur 1997), han llevado a Carroll (2000) a sugerir que necesitamos una nueva síntesis evolutiva (ver Capítulo 2) que permita enfocar tanto la docencia como la investigación evolutiva durante el próximo siglo. No obstante, esta sugerencia ha sido discutida defendiendo que no es necesaria una nueva síntesis (Sandvik 2000). Estoy de acuerdo con esta apreciación, pero estoy convencido que sería muy positiva una relación más directa, e incluso una colaboración entre micro y macroevolucionistas.

Importancia de la evolución

La importancia de la evolución es enorme. No sólo porque ha dado lugar a la acumulación de una inmensa

cantidad de información que paulatinamente va contestando a preguntas tan importantes como: ¿por qué existen tantísimas especies diferentes sobre la tierra?, ¿por qué todas son diferentes entre sí aunque comparten muchas características como un código genético universal?, ¿por qué muchas no han desarrollado un cerebro mientras que otras sí?, ¿por qué en el hombre ese cerebro ha dado lugar a la aparición de una extraordinaria capacidad mental? El mérito más importante de la teoría evolutiva no está en la mera acumulación de información, sino en la gran revolución que supuso para la biología. Las ciencias biológicas, antes de Darwin, eran eminentemente descriptivas, fue la teoría evolutiva la que suministró la herramienta adecuada, con una enorme capacidad predictiva, que fue lo que convirtió a la biología en una ciencia experimental, es decir, en una verdadera ciencia.

La biología se ocupa del estudio integral de los organismos. Aunque hay muchas ciencias biológicas que se preocupan principalmente de responder cuestiones causales relacionadas con características o procesos que tienen lugar a lo largo de la vida de los individuos, la denominada biología evolutiva se ocupa de responder preguntas desde el punto de vista funcional, es decir, dando una respuesta que explique el sentido adaptativo de la característica que estamos estudiando.

Todos los organismos y sus características son productos de la evolución, la aplicación de la teoría evolutiva puede iluminar cualquier campo de las ciencias biológicas. Los análisis y los métodos evolutivos han contribuido de una forma muy directa y relevante a mejorar el conocimiento básico de que disponemos sobre el mundo que nos rodea y, por supuesto, sobre nosotros mismos. Este mérito sería más que suficiente para justificar el interés de los estudios evolutivos (la investigación científica no necesita ser justificada sobre la base de su utilidad), pero, además, se pueden destacar importantes contribuciones que la biología evolutiva está prestando a la ciencia aplicada en campos como la conservación de especies amenazadas y medioambiente, la medicina, la agricultura, la ganadería, etc.

La conservación de la biodiversidad es una de las principales preocupaciones de las sociedades humanas de los países ricos. Poco a poco los gobiernos se van concienciando y, actualmente, se dedican enormes esfuerzos por parte de innumerables organizaciones no gubernamentales e ingentes cantidades de dinero al intento de salvar de la extinción a tantas y tantas especies que están amenazadas. La llamada biología de la conservación ha ido paulatinamente consiguiendo más y más protagonismo y, poco a poco, ha ido estrechando sus relaciones con la biología evolutiva. Los argumentos evolutivos son imprescindibles a la hora de determinar prioridades en los esfuerzos conservacionistas. Por ejemplo, los métodos evolutivos son los que nos informan sobre cómo medir la biodiversidad, cómo reducir las posibilidades de deterioro genético como consecuencia de la endogamia en poblaciones pequeñas, cómo identificar las especies con mayores probabilidades de verse afectadas a consecuencia de la destrucción de hábitat, etc. Los esfuerzos conservacionistas a

nivel mundial necesitan muchas más cosas además de la biología evolutiva (recursos y el apoyo de muchas otras ciencias), pero, un buen conocimiento y la aplicación de la teoría evolutiva es indispensable (ver Capítulo 23).

La medicina, es otra disciplina que se está beneficiando enormemente del apoyo de la biología evolutiva. Muchos organismos que causan enfermedades infecciosas han desarrollado resistencia a los antibióticos, unos productos que eran extraordinariamente eficaces. Han sido los procesos evolutivos los que han favorecido la aparición de esa resistencia, los antibióticos ejercen una presión selectiva enorme sobre los organismos, de manera que cuando aparece una mutación que convierte a su portador en resistente, se extiende rápidamente entre la población. Aunque el tema es bastante más complejo (ver Capítulo 22), lo que está claro es que los métodos de control o tratamiento de las enfermedades infecciosas sólo serán eficaces si se tienen en cuenta los principios evolutivos. Otro ejemplo muy claro de la importancia de la aportación que la biología evolutiva puede hacer a la medicina, lo constituye el trabajo realizado sobre el virus de inmunodeficiencia adquirida que provoca el SIDA. Los biólogos evolutivos han utilizado métodos filogenéticos para determinar su origen y su expansión y han colaborado con los investigadores médicos para estudiar los cambios evolutivos que sufren los virus en los individuos portadores en relación con la resistencia a las drogas.

Otra aplicación más general de la teoría evolutiva está en su utilización en el estudio de las enfermedades propias de la tercera edad. Según los datos de que se dispone actualmente no es posible aumentar la duración del tiempo de vida; sin embargo, investigaciones sobre las causas fundamentales de la senescencia, tanto en humanos como en animales, siguiendo los principios de la teoría evolutiva, permitirían conseguir una mejor calidad de vida.

Las variedades de plantas cultivadas y de animales domesticados se han conseguido a lo largo de la historia de la humanidad por medio de la selección artificial que se basa, simplemente, en la utilización de los principios de la adaptación y la selección para dirigir la evolución de esos organismos en la dirección adecuada para los intereses humanos. No sólo se buscaba un rápido crecimiento, una máxima productividad y una óptima producción de sustancias nutritivas, sino que también se tenía en cuenta la capacidad de resistencia frente a enfermedades y parásitos. Entender las adaptaciones que favorecen el desarrollo de estas características será sumamente importante en un futuro próximo, cuando las técnicas de ingeniería genética sean utilizadas para transferir genes adecuados incluso entre especies poco emparentadas (Futuyma 1998).

Estructura de la biología evolutiva

La biología evolutiva se ocupa de entender los senderos históricos y los procesos que han dado lugar a las características actuales de los organismos, y de entender por qué las características de esos organismos son las que son

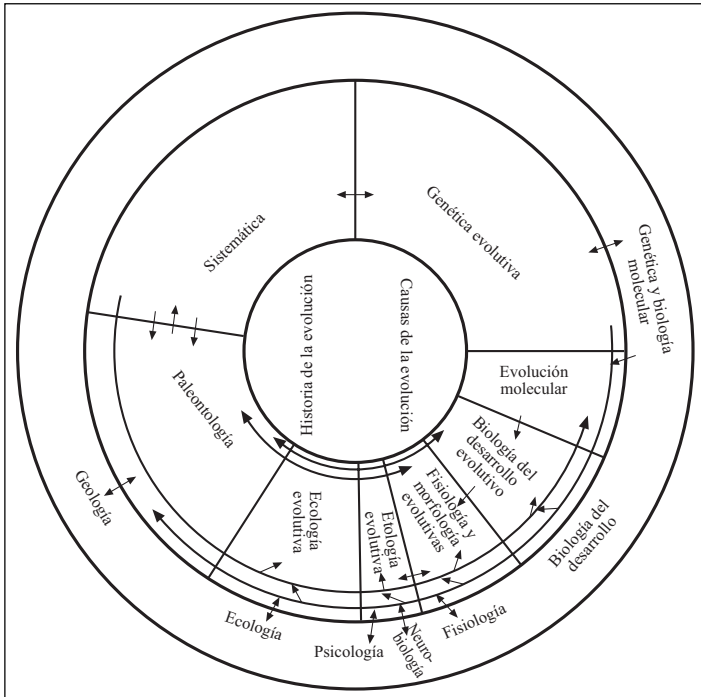


Figura 1: Estructura de la biología evolutiva y sus relaciones con otras ciencias biológicas. Modificado a partir de Futuyma (1998).

y no otras diferentes. Por tanto, se trata de deducir hechos históricos y procesos tales como los mecanismos de selección natural que produjeron la evolución de una cierta característica. Estas deducciones se basan, principalmente en experimentos realizados sobre poblaciones actuales, en la evidencia histórica aportada por los fósiles, o en comparaciones entre los patrones de variación observados y los que predicen las distintas hipótesis.

La biología evolutiva puede considerarse una ciencia sencilla, en el sentido de que se trata, simplemente, de aplicar los principios evolutivos a los campos de otras ciencias, pero esto hace que se trate de una ciencia extraordinariamente compleja ya que ha creado relaciones y mantiene unidas a muchas ciencias, como se muestra en la figura 1. Siguiendo a Futuyma (1998), podemos considerar que la biología evolutiva intenta abordar dos grandes grupos de temas: la historia de la vida y las causas de la evolución. La historia de la vida es estudiada principalmente por dos ciencias, la sistemática y la paleontología. La sistemática se encarga principalmente de clasificar las especies incluyéndolas en diferentes taxones que siguen una ordenación jerárquica (ver Capítulo 17). Actualmente, muy pocos taxónomos niegan que las clasificaciones sistemáticas deben de reflejar las relaciones filogenéticas entre los distintos taxones. Cuando un estudio sistemático se basa en analizar las relaciones filogenéticas está aportando información sobre los cambios evolutivos producidos en los organismos a lo largo de la historia, lo que hace posible reconstruir la historia de la vida sobre el planeta. Por otro lado, esa información, permite un mejor conocimiento de los procesos y las causas de la evolución.

Los paleontólogos son los principales “historiadores” de la vida. Estudiando los fósiles son capaces de determi-

nar la historia de los organismos y de los hábitats en los que se desarrollaron. La paleontología mantiene una relación muy directa con la sistemática y con la geología. Descubrimientos como la deriva continental, y el desarrollo de métodos cada vez más exactos para determinar la antigüedad de los fósiles y el clima que estaba actuando en épocas pasadas, han dado lugar a estudios fascinantes en los que son capaces de analizar cambios en la diversidad biológica a lo largo del tiempo evolutivo y de determinar las tasas evolutivas.

Sistemática y paleontología constituyen la base de la conocida como macroevolución (ver más arriba), mientras que el resto de las ciencias o disciplinas incluidas en la figura 1 se ocupan de los aspectos microevolutivos, trabajan con organismos vivos y utilizan frecuentemente la experimentación para testar diferentes hipótesis e ideas. La más importante, al menos en cuanto a su contribución a la literatura publicada sobre biología evolutiva, es la genética evolutiva (Fig. 1), que incluye básicamente a la genética de poblaciones (ver Capítulo 6) y a la genética cuantitativa (ver Capítulo 24). Se ocupa principalmente de temas como el origen de la variación genética por mutación y recombinación, el mantenimiento de la variabilidad genética (explica-

do como una relación entre selección natural y mutación y el efecto de otros factores como flujo de genes y deriva de genes neutrales) y la evolución del genoma y, en menor medida, de los sistemas de apareamiento.

Otra ciencia de enorme interés en la actualidad es la biología evolutiva del desarrollo, que intenta explicar cómo los mecanismos implicados en el desarrollo han sido modificados a lo largo de la evolución, y cómo estas modificaciones producen cambios en la morfología animal. Para ello combina campos tan diversos como la embriología comparativa, la paleontología, la filogenia molecular y los análisis genómicos. El reciente descubrimiento de los genes Hox ha constituido una verdadera revolución (ver Capítulo 35). Actualmente se acepta, con bastante seguridad, que la mayor parte de los filos animales poseen esencialmente los mismos genes, y que algunos, aunque no todos, cambian muy raramente a lo largo de la evolución el papel que desempeñan durante el desarrollo.

La ecología evolutiva y la llamada ecología del comportamiento o etología evolutiva, constituyen dos ramas muy relacionadas, hasta el punto de que la segunda se podría considerar como parte de la primera. Se trata de un campo muy amplio que se preocupa de estudiar cómo el diseño del fenotipo varía mejorando estrategias que tienden a optimizar el éxito reproductor. Estudia el efecto de aspectos tan variados como número y tamaño de los descendientes, edad y tamaño de los adultos al alcanzar la madurez, duración de la vida en las distintas especies (todo esto se incluye en lo que se conoce como teoría de las estrategias vitales, ver Capítulo 8). También se encarga de analizar las consecuencias de la competición entre los individuos de un sexo (normalmente machos) por conseguir emparejar con individuos del otro sexo y de la selec-

ción que realizan los individuos de un sexo (normalmente las hembras) al emparejar con los individuos del otro sexo (selección sexual, ver Capítulo 13). Por último, se puede destacar que la ecología evolutiva también se encarga de estudiar cómo evolucionan las características ecológicas de las distintas especies, tales como sus estrategias vitales, dieta, sistema de apareamiento, etc. Esto se lleva a cabo utilizando el llamado método comparativo. La ecología del comportamiento tiene como objetivo el estudio de todos los temas mencionados anteriormente, pero prestando especial atención a las estrategias comportamentales, se preocupa de analizar por qué y cómo han evolucionado los distintos comportamientos.

La fisiología y la morfología evolutivas estudian cómo las características bioquímicas, fisiológicas y anatómicas de los organismos permiten la aparición y optimización de adaptaciones al medio ambiente. Aunque estas disciplinas suelen centrarse principalmente en describir sistemas biológicos y cómo funcionan ahora, prestando poca atención a cómo han llegado a funcionar de esa manera, un enfoque evolutivo, en el que se plantean preguntas como por qué el sistema funciona como lo hace y cómo ha evolucionado para hacerlo de esta manera, ha comenzado a enriquecer significativamente a estas ciencias.

En la figura 1 también se representa la importancia relativa de una disciplina iniciada muy recientemente que es la evolución molecular. Los enormes avances producidos durante las dos últimas décadas en biología molecular han proporcionado herramientas extraordinariamente eficaces para estudiar muchas cuestiones relativas a la evolución de los organismos, lo que ha propiciado un gran desarrollo de esta disciplina que se encarga de describir y analizar la variación en el número, estructura y secuencias de nucleótidos de los genes.

Curiosamente, aunque las relaciones entre las distintas ramas y ciencias recogidas en la figura 1 son obvias (representadas por flechas), las relaciones entre los científicos que trabajan en diferentes campos es prácticamente nula. No sólo se preocupan de aspectos diferentes, sino

que incluso piensan de distinta manera. Así por ejemplo, para los taxónomos, su mayor problema es establecer las relaciones entre las especies, los paleontólogos piensan en una escala diferente de largos periodos de tiempo, ellos son capaces de ver la película a cámara rápida, lo que les permite tener un punto de vista distinto. Los que trabajan en genética de poblaciones se preocupan por los cambios en las frecuencias de genes entre poblaciones, mientras que el interés de los ecólogos evolutivos se centra en cómo varía el diseño de los fenotipos y estrategias de los organismos en el sentido adaptativo, consiguiendo incrementar el éxito reproductor. Desgraciadamente, unos no se preocupan por el campo de los otros, parecen existir unas fronteras imaginarias que se respetan escrupulosamente; los que se dedican a la genética de poblaciones no se preocupan por el diseño de los fenotipos, y los que trabajan en ecología evolutiva no se interesan por los detalles genéticos.

Está claro que todos estos enfoques del estudio de la evolución son importantes y que ninguno de ellos por sí solo está en posesión de toda la verdad. Aunque a veces llegan a conclusiones contradictorias en algunos aspectos, es evidente que todos contribuyen al avance de la biología evolutiva. Las polémicas entre científicos de distintas escuelas son frecuentes, a menudo tensas y fuertes, y casi siempre estériles. Hasta ahora se han realizado buenos estudios integradores que incluyen aspectos de la ecología evolutiva y de la genética, pero casi siempre realizados por personas de uno de los campos. No cabe duda que el día en que se olviden las polémicas y se prodiguen las colaboraciones entre investigadores de los distintos campos (principalmente entre ecólogos y genéticos), la biología evolutiva saldrá ganando y se producirá un avance importante en el desarrollo de esta ciencia.

Agradecimientos

José Angel Soler Ortiz realizó la figura 1. M^a Carmen Soler Cruz revisó el texto.

Bibliografía

ARTHUR, W. 1997. *The origin of animal body plans*. Cambridge University Press, Cambridge.
 CARROLL, R.L. 1997. *Patterns and processes of vertebrate evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
 CARROLL, R.L. 2000. Towards a new evolutionary synthesis. *Trends Ecol. Evol.* 15: 27-32.
 DARWIN, C. 1859. *The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray, London.

DENNETT, D.C. 1995. *Darwin's dangerous idea: evolution and the meanings of life*. Simon and Schuster, New York.
 FUTUYMA, D. 1998. *Evolutionary biology* (3^a edición). Sinauer, Sunderland.
 SANDVIK, H. 2000. A new evolutionary synthesis: do we need one? *Trends Ecol. Evol.* 15: 205-206.

Lecturas recomendadas

- (1) DARWIN, C. 1859. *The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray, London. Un libro impresionante que sigue de actualidad y que merece la pena leer.
- (2) FUTUYMA, D. 1998. *Evolutionary biology* (3^a edición). Sinauer, Sunderland. Seguramente el mejor libro que se ha publicado sobre evolución. Muy completo y muy bien documentado. Ideal como libro de texto y de consulta.
- (3) RIDLEY, M. 1993. *Evolution*. Blackwell, Boston. Otro magnífico texto sobre evolución escrito por uno de los autores más prestigiosos.