

Capítulo 3: INTERÉS DEL ESTUDIO DE LA EVOLUCIÓN

Juan Pedro M. Camacho

DEPARTAMENTO DE GENÉTICA. UNIVERSIDAD DE GRANADA.
18071-Granada. E-mail: jpmcamac@ugr.es

Este capítulo es un resumen del documento titulado “Executive document: Evolution, Science and Society”, elaborado por un grupo de biólogos evolutivos estadounidenses, liderados por Thomas R. Meagher y Douglas J. Futuyma, y publicado en internet (<http://www.rci.rutgers.edu/~ecolevol/fulldoc.html>), en diciembre de 1998, y en la revista *American Naturalist*, en 2001, suplemento de Octubre. Los autores pretenden con ello explicar a la sociedad americana qué es la evolución, cuál es el cuerpo teórico que la sustenta, cómo se estudia y qué beneficios, de todo tipo, proporciona su estudio a la humanidad. Contestan así a las fuertes corrientes antievolucionistas que azotan ese país, con especial virulencia en los últimos años, donde los creacionistas tratan de confundir a la gente disfrazados de científicos y han conseguido comprometer la enseñanza de la teoría de la evolución en algunos estados, resintiéndose incluso la financiación de la investigación en biología evolutiva. Es paradójico que en ese mismo país convivan los mejores evolucionistas con los creacionistas más acérrimos. Aunque esa situación no se da en Europa, debemos no obstante estar preparados porque, con la globalización, no tardarán en florecer movimientos como el creacionismo, o su última mutación, la teoría del diseño inteligente. Nuestra sociedad debería estar preparada para comprender y desear los beneficios de todo tipo que obtenemos del estudio de la biología evolutiva, y eso incluye la respuesta a las preguntas más trascendentales sobre la naturaleza humana. Mi contribución se ha limitado a la transcripción a nuestro idioma de las ideas del texto que me han parecido más interesantes. Por razones de espacio, esta es una versión parcial del documento original, por lo que recomiendo a quien tenga interés en los temas tratados que consulte la versión íntegra en las fuentes mencionadas arriba.

Introducción

La previsible prominencia de las ciencias biológicas en el siglo que acabamos de estrenar estará alimentada por la preocupación pública sobre problemas tales como las amenazas a la calidad ambiental, la necesidad creciente de mejoras en la producción de alimento derivada de las presiones poblacionales, la demanda de nuevos avances en la salud humana incitada por la emergencia de la resistencia a antibióticos y nuevas enfermedades, y la explosión de nuevas tecnologías en biotecnología y computación. La biología evolutiva está particularmente destinada a hacer contribuciones muy significativas con la llegada del “Siglo de la Biología”. Esta ciencia contribuirá directamente a los desafíos sociales más urgentes así como a informar y acelerar otras disciplinas biológicas.

La biología evolutiva ha establecido inequívocamente que todos los organismos evolucionaron a partir de un antecesor común durante los últimos tres mil quinientos millones de años; ha documentado muchos sucesos específicos de la historia evolutiva; y ha desarrollado una teoría de los mecanismos genéticos, ecológicos y del desarrollo que promueven el cambio evolutivo. Los métodos, conceptos y perspectivas de la biología evolutiva han hecho y continuarán haciendo importantes contribuciones a otras disciplinas biológicas, tales como la biología molecular y del desarrollo, la fisiología y la ecología, así

como a otras ciencias tales como la psicología, la antropología y la informática.

Para que la biología evolutiva despliegue su potencial completo, los biólogos deben integrar los métodos y resultados de la investigación evolutiva con los de otras disciplinas, tanto dentro como fuera del campo de la biología. Debemos aplicar la investigación evolutiva a los problemas sociales, y debemos incluir las implicaciones de esa investigación en la educación de una ciudadanía científicamente informada.

¿Cómo se estudia la evolución?

La biología evolutiva es la disciplina que describe la historia de la vida e investiga los procesos que explican esa historia.

La biología evolutiva tiene dos metas principales:

- Descubrir la historia de la vida sobre la tierra: es decir, (1) determinar las relaciones antepasado-descendiente entre todas las especies que han existido (su filogenia); (2) determinar el tiempo en que se originaron y se extinguieron; y (3) determinar el origen, la tasa y el curso del cambio en sus características.
- Comprender los procesos causales de la evolución, es decir, averiguar (1) el origen de las variaciones hereditarias; (2) cómo actúan los diferentes procesos afec-

tando al destino de esas variaciones; (3) la importancia relativa de los diferentes procesos de cambio que actúan conjuntamente; (4) la velocidad con que se produce el cambio; (5) cómo los procesos tales como la mutación, la selección natural y la deriva genética han dado lugar a las diversas características moleculares, anatómicas, de comportamiento, etc., de los diferentes organismos; y (6) cómo las poblaciones se convierten en especies diferentes. Virtualmente toda la biología se ocupa de este inmenso proyecto de comprender las causas de la evolución, y recíprocamente, comprender los procesos de la evolución aporta información relevante a todas las áreas de la biología.

Disciplinas biológicas como la biología molecular y la fisiología se plantean preguntas sobre “cómo”: ¿Cómo funcionan los organismos y sus partes? La biología evolutiva añade la pregunta “por qué”: ¿Por qué unos organismos tienen rasgos particulares y otros no? Así, mientras gran parte de la biología se ocupa de las causas inmediatas de los fenómenos observados, la biología evolutiva se dirige hacia las causas últimas. Entre sus respuestas podríamos encontrar “porque esta especie heredó el carácter de sus antecesores lejanos”, o “porque la selección natural favoreció este rasgo sobre otros”. El que un embrión humano tenga aberturas branquiales sólo puede entenderse si las heredó de antecesores vertebrados remotos; el que caminemos erguidos puede entenderse como una adaptación, un carácter favorecido por la selección natural en nuestros antecesores más recientes. Al enfatizar la historia, debemos, al mismo tiempo, reconocer que la evolución es un proceso activo y continuado que afecta a los humanos y a todos los demás seres vivos.

El estudio de la evolución lleva consigo varias perspectivas que han hecho importantes contribuciones conceptuales a la biología.

1) Azar y necesidad. Un principio fundamental de la ciencia evolutiva es que los sistemas vivos deben sus propiedades a una interacción entre sucesos estocásticos (aleatorios) y determinísticos (estables, predecibles). Las mutaciones aleatorias, los impactos de asteroides, y otros sucesos semejantes han influido enormemente el curso de la evolución de las especies. Por tanto, los biólogos evolutivos han desarrollado teorías probabilísticas que describen la posibilidad de las diferentes trayectorias evolutivas. Un corolario importante de los sucesos aleatorios es la contingencia histórica. Aunque algunas adaptaciones a factores ambientales son razonablemente predecibles, otras características de los organismos son consecuencia de “accidentes históricos” que lanzaron la evolución hacia un camino en vez de hacia otros. Las modificaciones de los brazos delanteros para el vuelo, por ejemplo, son muy diferentes en pájaros, murciélagos y pterodáctilos, presumiblemente debido a que diferentes mutaciones en cada línea ofrecieron diferentes opciones a la selección natural.

2) Variación. Mientras que los fisiólogos pueden ver la variación como “ruido” indeseable o error experimental que oscurece el “verdadero” valor, la variación es el objeto de estudio más importante para la mayoría de los

biólogos evolutivos. Probablemente ninguna lección de la biología evolutiva es más importante que la comprensión de que no existen esencias platónicas, o propiedades verdaderas o normales. Casi todo carácter difiere algo entre los individuos de una población. El énfasis de los biólogos evolutivos en la variación ha traído consigo avances metodológicos, y procedimientos estadísticos tales como el análisis de la varianza, que son ampliamente usados en otros campos. La perspectiva evolutiva de la variación tiene también implicaciones sobre cómo pensamos acerca de la “normalidad” y la “anormalidad”, y sobre las diferencias en las características humanas. El ser consciente de la variación existente dentro de las poblaciones es un poderoso antídoto contra el racismo y el afán estereotipador sobre los grupos étnicos y otros grupos sociales.

3) Diversidad biológica. Los biólogos evolutivos no sólo están intrigados por la diversidad de la vida, sino que son también agudamente conscientes de las contribuciones a la biología provenientes del estudio de organismos diversos. Es cierto que un avance inmenso de la biología ha venido de los estudios profundos de organismos “modelo” tales como la levadura, el maíz, las ratas, la bacteria *Escherichia coli* y la mosca de la fruta *Drosophila melanogaster*; en realidad, muchos biólogos evolutivos estudian estos organismos modelo. Sin embargo, sin examinar otras especies, no podemos saber cómo de ampliamente aplicables son los principios revelados por estos sistemas modelo, y, de hecho, sabemos que muchos de esos principios se aplican sólo con modificación, o de ninguna forma, a otras muchas especies. La regulación génica, por ejemplo, fue desentrañada primero en bacterias, pero es muy diferente en eucariotas. Necesitamos estudiar organismos diversos para comprender las adaptaciones fisiológicas a la escasez de agua en las plantas del desierto, los mecanismos por los que los parásitos combaten los sistemas inmunes de su hospedador, o la evolución del comportamiento social, la comunicación, o el aprendizaje en animales tales como los primates. Diferentes organismos plantean diferentes cuestiones biológicas, y algunas especies son más adecuadas que otras para buscar las respuestas.

Contribuciones del estudio de la evolución

Entre los logros de los biólogos evolutivos en su estudio de la historia y los procesos de la evolución (Fig. 1), podemos destacar:

- el establecimiento de que todos los organismos han evolucionado a partir de un antecesor común durante más de tres mil quinientos millones de años de historia terrestre.
- El desarrollo de métodos para inferir la filogenia, es decir, las relaciones genealógicas entre los organismos.
- La descripción de los patrones de diversificación y extinción en el registro fósil.
- Se han desarrollado y probado las teorías generales que explican la evolución de los caracteres fenotípicos, in-

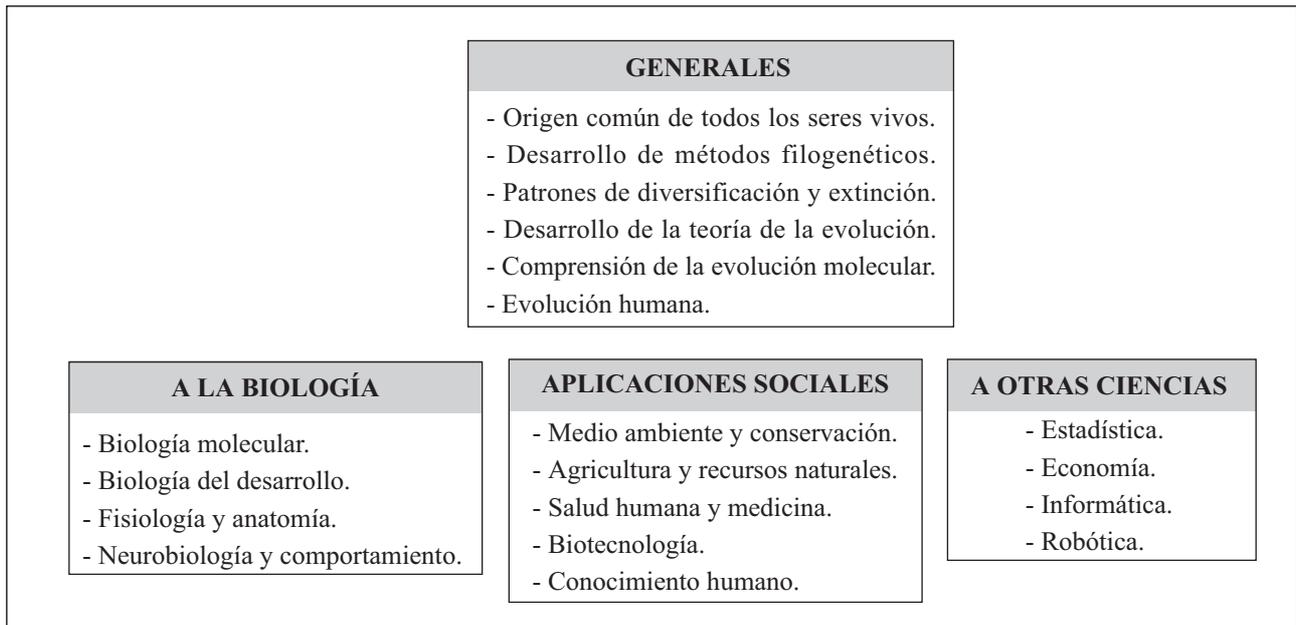


Figura 1. Contribuciones de la biología evolutiva.

cluyendo los caracteres complejos tales como el comportamiento cooperativo y la senescencia.

- Se ha progresado sustancialmente en la comprensión de la evolución al nivel molecular.
- Se han desentrañado muchos aspectos de la evolución humana.

Contribuciones a la biología

A comienzos del siglo XX los biólogos tenían una formación bastante generalista, lo que facilitó la interactividad entre las explicaciones mecanicistas y evolutivas de los fenómenos biológicos. Pero con el avance de la ciencia y el crecimiento explosivo de la información, la biología se ha ido fragmentando en subdisciplinas especializadas, y los biólogos han ido adquiriendo una formación cada vez más especializada. Por eso, muchos biólogos que trabajan en áreas tales como la biología molecular y la neurobiología suelen tener poca base en biología evolutiva y no son conscientes de las potenciales contribuciones de ésta a sus respectivas disciplinas. No obstante, las influencias mutuas entre la biología evolutiva y las demás disciplinas biológicas han continuado, y en algunas áreas han crecido. Veamos a continuación algunos logros recientes a los que la biología evolutiva ha contribuido significativamente.

Biología molecular

Las aproximaciones evolutivas han proporcionado una visión más profunda de la función y estructura de los procesos moleculares que ocurren en el interior de las células. Por ejemplo, el análisis filogenético de las secuencias de RNA ribosómico de diversas especies ha permitido identificar las regiones evolutivamente conservadas de la

molécula, que proporcionan la base para especificar las porciones que mantienen su estructura secundaria mediante apareamiento según el modelo de Watson-Crick. El análisis filogenético ha permitido también la reconstrucción y análisis funcional de secuencias proteicas ancestrales (Adey y col. 1994; Jermann y col. 1995), y el descubrimiento del significado de los diferentes tipos de DNA repetitivo, que ha fructificado en teorías como la del gen egoísta (Dawkins 1976; Doolittle y Sapienza 1980; Orgel y Crick 1980). Finalmente, la degeneración del código genético y la consiguiente existencia de más de un codón para un mismo aminoácido, produce un patrón de uso preferente de unos codones de un aminoácido en detrimento de otros. Este sesgo codónico implica la existencia de una ligera selección natural sobre las mutaciones sinónimas (las que cambian a un codón diferente del mismo aminoácido). Una selección tan suave, según la genética de poblaciones, sería más efectiva en poblaciones grandes. Esto explica que el sesgo codónico sea más pronunciado en organismos como bacterias y levaduras, que constituyen poblaciones enormes, que en otros como mamíferos, que forman poblaciones más pequeñas. La investigación evolutiva, por tanto, indica el camino que debe seguir la investigación sobre los mecanismos moleculares fundamentales.

Biología del desarrollo

La similitud entre los embriones de especies que difieren radicalmente como adultos fue una de las principales fuentes de evidencia de la evolución para Darwin. En las décadas posteriores a Darwin, la embriología se ocupaba en gran parte de las diferencias entre organismos y en la obtención de evidencias filogenéticas a partir de los datos del desarrollo. Al comenzar el siglo veinte, sin embargo, cambió su atención hacia los mecanismos del de-

sarrollo, y la embriología se convirtió en una ciencia experimental, divorciada en gran medida de los estudios evolutivos. No obstante, algunos biólogos del desarrollo reconocieron que algunos fenómenos embriológicos sólo podían entenderse a la luz de la historia evolutiva. La notocorda, por ejemplo, hace sólo una breve aparición en el desarrollo de los mamíferos, y luego desaparece. Juega un papel esencial, pues induce el desarrollo del sistema nervioso; pero su existencia sólo es explicable porque es un rasgo estructural funcionalmente importante en los vertebrados primitivos. El papel de la notocorda en el desarrollo evolucionó pronto en la historia de los vertebrados, y debido a este papel, ha sido retenida en los embriones de mamíferos porque mucho después la función estructural que tenía en los ancestros fue reemplazada por la evolución de la columna vertebral.

Actualmente, se está produciendo una prometedora interacción entre la biología del desarrollo y la biología evolutiva, en parte por un renovado enfoque de los biólogos evolutivos sobre el desarrollo y, en parte, como resultado de la comparación, entre especies, de ciertos genes que juegan papeles críticos en el desarrollo (genes Hox; ver Capítulo 35). Por ejemplo, la aproximación comparativa ha proporcionado información valiosísima sobre la función de los genes implicados en el desarrollo del ojo y en los mecanismos de la morfogénesis del ojo. Walter Gehring y su grupo en Suiza han descubierto recientemente que en insectos y mamíferos existe un sistema similar de control genético del desarrollo del ojo, que puede aplicarse a todos los animales. Encontraron que un gen que controla el desarrollo del ojo en los mamíferos puede inducir el desarrollo de ojos tan diferentes como los de los insectos cuando es transplantado en *Drosophila*. El aspecto clave de este sistema genético es un único gen de "control maestro" que inicia la formación del ojo y parece regular la actividad de los muchos otros genes que contribuyen a la formación del ojo (Halder y col. 1995). Esta correspondencia tiene un beneficio práctico: los insectos y otras especies animales, que son más fáciles de manejar y menos costosos de estudiar que los humanos, pueden usarse como modelos para mejorar nuestra comprensión de las bases genéticas y del desarrollo de las malformaciones congénitas y hereditarias del ojo, así como a su diagnóstico y posible tratamiento, con la esperanza de que el conocimiento derivado de estas especies pueda ser aplicado a los humanos. Sin duda, este tipo de estudios ayudará a identificar las funciones génicas reguladoras del desarrollo y conducirá a una comprensión más profunda de los procesos que transforman un huevo fecundado en un adulto complejo.

Fisiología y anatomía

La biología evolutiva ha influido mucho sobre el estudio de la fisiología y anatomía de animales y plantas, y tiene el potencial para contribuir mucho más en aspectos que se están desarrollando actualmente. Algunas de esas contribuciones afectarán al estudio de la fisiología humana, incluyendo áreas relacionadas como la medicina deportiva y la psicología clínica. Las perspectivas lógicas,

los métodos, y los datos comparativos de la biología evolutiva pueden hacer avanzar nuestra comprensión de la anatomía funcional y los mecanismos fisiológicos, y pueden ser aplicados a áreas tales como la medicina, la agricultura y la ciencia veterinaria. La fisiología evolutiva incluye el estudio de las funciones fisiológicas en especies que ocupan ambientes diferentes. Se han descubierto, por ejemplo, proteínas anticongelantes que impiden la formación de cristales de hielo en las células de peces antárticos que viven en aguas a temperaturas cercanas al punto de congelación. El estudio de animales buceadores como las focas ha proporcionado información muy valiosa sobre cómo funcionan estos animales sin respirar durante largos períodos y a altas presiones, que ha sido útil para perfeccionar las técnicas humanas de buceo. Otro ejemplo es la regulación del pH sanguíneo durante la cirugía a corazón abierto (White 1989). Normalmente, esta cirugía se realiza enfriando el cuerpo para disminuir el ritmo cardíaco. Pero al enfriar el cuerpo se eleva el pH, lo que obligaba a ajustarlo a sus niveles en temperatura normal (37°C). Sin embargo, los fisiólogos comparativos han señalado que el pH sanguíneo se eleva normalmente conforme disminuye la temperatura en animales exotérmicos tales como los reptiles, sin efecto adverso alguno. Esto ha producido cambios en el manejo de la hipotermia en estas situaciones.

Neurobiología y comportamiento

Desde sus comienzos, el campo del comportamiento animal ha tenido una fuerte base evolutiva, pues sus objetivos han incluido la comprensión del origen evolutivo de los caracteres de comportamiento y su adaptabilidad. Los estudios filogenéticos del comportamiento han proporcionado ejemplos de cómo comportamientos complejos, tales como el cortejo sexual de algunos pájaros, han evolucionado a partir de comportamientos ancestrales más simples. El estudio evolutivo del comportamiento animal se ha unido con la psicología comparativa en varias áreas de investigación, tales como el estudio del aprendizaje y la búsqueda de mecanismos adaptativos en los procesos cognitivos humanos. Las especies de pájaros, por ejemplo, difieren bastante en su capacidad para recordar los sitios en que han guardado el alimento; esta capacidad es extremadamente grande en las especies que suelen esconder semillas u otros alimentos. Aunque los neurobiólogos reconocen que los mecanismos que estudian son adaptaciones, generalmente no estudian los mecanismos de comportamiento en términos explícitamente evolutivos. Hasta ahora, la biología evolutiva ha contribuido poco al esclarecimiento de los procesos moleculares neurobiológicos, y los puntos de contacto entre la neurobiología y la biología evolutiva han sido escasos. Existen excepciones notables en el campo de la neuroanatomía y los estudios comparados y evolutivos de los mecanismos sensoriales. Por ejemplo, el tamaño de la región cerebral que controla el canto en passeriformes varía entre poblaciones y especies que difieren en el número de estrofas diferentes que cantan.

Aplicaciones no biológicas

Ha habido fructíferas interacciones entre la biología evolutiva y otros campos analíticos, sobre todo con la estadística y la economía. Algunas de las herramientas básicas de la estadística, incluyendo el análisis de la varianza, fueron desarrolladas originalmente por biólogos evolutivos. Igualmente, los algoritmos evolutivos (genéticos) que mimetizan a la selección natural de los sistemas biológicos se están usando actualmente en aplicaciones informáticas y robóticas.

Contribuciones sociales

Además de su dimensión histórica, la evolución es un hecho importante de nuestra vida diaria. La evolución está ocurriendo a nuestro alrededor: en nuestro tracto digestivo, en nuestro jardín, en los bosques, en las charcas y los arroyos, en los campos agrícolas y en los hospitales. Para los organismos de vida corta, tales como las bacterias y los insectos, la evolución puede ocurrir en una escala temporal muy corta. Esta inmediatez lleva a la biología evolutiva directamente al dominio aplicado. En realidad, la biología evolutiva tiene una larga historia y un brillante futuro con respecto a su capacidad para resolver las necesidades sociales (Futuyma 1995). De hecho, ya ha contribuido notablemente en las siguientes áreas:

Medio ambiente y conservación

Las perspectivas evolutivas son importantes tanto en la conservación como en el manejo de los recursos renovables. Los métodos de la genética de poblaciones se usan frecuentemente para evaluar la estructura genética de especies raras o amenazadas como un medio de determinar las medidas apropiadas de conservación. Los estudios de la composición genética de los parientes naturales de especies cultivadas pueden usarse para descubrir nuevos genes potencialmente útiles que pudieran ser transferidos a las especies cultivadas. Los estudios de las adaptaciones de plantas naturales a los suelos contaminados o degradados contribuyen a la regeneración de la tierra dañada. Por ejemplo, algunas hierbas y otras plantas se han adaptado a suelos muy contaminados de níquel y otros metales pesados tóxicos. Intensos estudios de la sistemática, genética y fisiología de estas plantas han proporcionado los fundamentos para revegetar y estabilizar los suelos estériles debido a las actividades mineras. En otros casos, las plantas han evolucionado la capacidad de acumular enormes cantidades de metales pesados, por lo que su resistencia a los tóxicos se usa comercialmente como tecnología limpiadora.

La preocupación sobre el impacto ambiental de la actividad humana incluye las consecuencias de la superpoblación, la alteración del hábitat, las perspectivas del calentamiento global, y las extinciones ocurridas y previsibles de muchas especies. Los estudios paleobiológicos de pasados cambios en el clima, el nivel del mar, y la distribución de las especies proporcionan predicciones sobre

el tipo de organismos que tendrán mayor probabilidad de verse afectados por el calentamiento global (aquellos con bajo potencial de dispersión, pequeño rango geográfico y estrecha tolerancia ecológica). La evidencia de la evolución de poblaciones a diferentes temperaturas puede ayudar también a predecir la diversidad de respuestas al cambio climático y la velocidad con que diferentes poblaciones pueden ajustarse a él (Travis y Futuyma 1993).

Como resultado de la actividad humana, especies y poblaciones genéticamente únicas se están extinguiendo a una velocidad alarmante. Nuestras actividades desafían no sólo a los grandes mamíferos y a las tortugas marinas, sino también a innumerables plantas, artrópodos y otros organismos menos conocidos que, colectivamente, constituyen un enorme potencial para la obtención de productos naturales, de agentes para el control de plagas, y otros servicios útiles (incluyendo el reciclado de elementos químicos que permita operar al ecosistema en su conjunto). La biología evolutiva está jugando un papel primordial para combatir esta “crisis de biodiversidad” (ver Capítulo 23). Una consideración importante es que las especies, las comunidades ecológicas, o las regiones geográficas merecen los esfuerzos conservacionistas más urgentes, puesto que existen límites económicos, políticos e informativos sobre el número de especies que podemos salvar.

Entre los aspectos en que la biología evolutiva puede ayudar a los fines conservacionistas, destacaremos el empleo de:

- La información filogenética para determinar qué regiones contienen la mayor variedad de especies, biológicamente diferentes y únicas.
- Los datos y métodos de la biogeografía evolutiva (el estudio de las distribuciones de los organismos) para identificar las “zonas calientes”, regiones con números elevados de especies localizadas geográficamente (por ejemplo, Madagascar y Nueva Guinea).
- Los métodos genéticos para distinguir especies y poblaciones genéticamente únicas.
- La teoría genética de poblaciones para determinar el tamaño mínimo de población necesario para impedir la depresión consanguínea y diseñar pasadizos entre reservas para permitir un flujo génico que mantenga la capacidad de las poblaciones para adaptarse a las enfermedades y otras amenazas.
- Marcadores genéticos para controlar el tráfico de especies amenazadas.

Agricultura y recursos naturales

Las relaciones entre los científicos agrícolas, los genéticos y los biólogos evolutivos han sido tan largas e íntimas que sus campos son a veces difíciles de distinguir, especialmente en el cultivo de variedades mejoradas de plantas y animales domésticos. Darwin abrió “El origen de las especies” con un capítulo sobre organismos domésticos y escribió un libro en dos volúmenes sobre la “Variación en plantas y animales bajo domesticación”. Uno de los fundadores de la genética de poblaciones, Sewall Wright, trabajó durante años en la cría animal, y

otro, R.A. Fisher, contribuyó enormemente al diseño y análisis de los ensayos de cultivos. Desde entonces, muchos genéticos han contribuido por igual a la genética evolutiva, a la genética básica y a la teoría fundamental del cultivo selectivo. Como anécdota, es de destacar que cuando el dirigente del ministerio soviético de agricultura, T.D. Lysenko, rechazó la teoría evolutiva en los años 30, retrasó en décadas la mejora de plantas en ese país.

Conceptos tales como heredabilidad, componentes de la varianza genética y correlación genética, así como el esclarecimiento de fenómenos tales como el vigor híbrido, la depresión consanguínea, y la base de la variación poligénica (cuantitativa), juegan también papeles centrales en la genética agrícola y en la teoría evolutiva. El ejemplo más reciente de esta interacción mutualista entre campos es el desarrollo y aplicación de técnicas que usan marcadores moleculares para localizar los múltiples genes responsables de los caracteres de variación continua, tales como el tamaño del fruto y el contenido en azúcar, y para identificar la función metabólica de estos genes (los llamados “quantitative trait loci”, o QTL). En el pasado, sólo unos pocos organismos modelo, tales como *Drosophila*, eran suficientemente bien conocidos genéticamente para proporcionar tal información. Ahora, debido a la investigación de la genética de cultivos, genética de poblaciones, y el Proyecto Genoma de Plantas, es posible mapear genes de interés en virtualmente cualquier organismo, ya sea una especie domesticada o una especie salvaje usada para estudios evolutivos.

La variación genética, la moneda de cambio para los biólogos evolutivos, es la condición *sine qua non* del éxito agrícola. Como todo biólogo evolutivo sabe, las cosechas genéticamente uniformes son presa fácil de los patógenos. A pesar de ello, las cosechas genéticamente uniformes aún se usan ampliamente por razones de eficiencia económica, pero es esencial mantener la diversidad genética creando “bancos de germoplasma” (centro que mantiene una colección de especímenes vegetales con fines de conservación *ex situ* de variedades genéticas e investigación aplicada a la producción agrícola) de las diferentes cepas empleadas.

Los principios del cultivo de plantas y animales son muy paralelos a los mecanismos evolutivos naturales, y hay una rica historia de interacción entre la biología evolutiva y la ciencia agrícola. La perspectiva evolutiva juega un claro papel en la comprensión de la evolución continuada de varios patógenos de cultivos y plagas de insectos, incluyendo la evolución de la resistencia a las medidas de control de plagas. Los métodos de la genética evolutiva pueden usarse para identificar diferentes acervos genéticos de peces y otros organismos comercialmente importantes, sus rutas migratorias, y las diferencias en su fisiología, crecimiento y reproducción.

Búsqueda de productos naturales útiles

Los organismos pasados y presentes son una fuente de innumerables recursos naturales. Muchos miles de productos naturales se usan en medicina, producción y pro-

cesado de alimentos, cosmética, biotecnología, control de plagas y la industria, pero todavía quedan por probar e incluso descubrir millones de productos potencialmente útiles. Los combustibles fósiles, como el petróleo, proceden de organismos que vivieron hace mucho tiempo, y su búsqueda se basa, en gran medida, en las correlaciones de edad entre los depósitos sedimentarios y los restos fosilizados de protozoos, moluscos y otros organismos. Más de 20.000 plantas diferentes han sido usadas para fines médicos. Por ejemplo, el taxol, obtenido del tejo del Pacífico, ha mostrado ser efectivo contra el cáncer de mama; el caracol rosado de Madagascar contiene dos compuestos químicos que parecen ser útiles contra la leucemia (y otros cánceres), incrementando la tasa de supervivencia desde el 10% al 95% en los casos de leucemia infantil.

Los microorganismos proporcionan no sólo productos, sino también procesos bioquímicos útiles en biosíntesis (por ejemplo, de antibióticos, disolventes, vitaminas y biopolímeros), biodegradación (por ejemplo, de los desechos tóxicos) y biotransformaciones (a esteroides deseados y otros compuestos). La biología molecular moderna y la biotecnología dependen enormemente de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR), un método basado en un enzima que es estable a altas temperaturas, que fue descubierta en bacterias que viven en fuentes termales.

Los principios evolutivos posibilitan una búsqueda dirigida al predecir las adaptaciones a las presiones selectivas ambientales e identificar a los organismos relacionados con aquellos que ya han proporcionado productos naturales útiles. Por ejemplo, los neurobiólogos que buscaban inhibidores de los neurotransmisores con fines investigadores los encontraron en el veneno de ciertas serpientes y arañas, organismos que han evolucionado esos inhibidores para vencer a sus presas. Los hongos liberan antibióticos para controlar a sus competidores bacterianos, y las plantas han desarrollado miles de compuestos para combatir a sus enemigos naturales. La exploración de especies relacionadas ha posibilitado también desarrollar productos naturales a partir de parientes de las especies raras donde se han encontrado y que son, sin embargo, más accesibles, como ocurrió cuando se encontró el taxol en el amenazado tejo del Pacífico.

Salud humana y medicina

Las enfermedades genéticas son causadas por variantes génicas o cromosómicas, aunque su expresión es influida con frecuencia por factores ambientales (incluyendo factores sociales y culturales) y por la constitución genética del individuo para otros genes. Además, existen muchas condiciones asociadas con la ancianidad, discapacidades del lenguaje y desórdenes del comportamiento que contribuyen al sufrimiento humano y demandan servicios médicos, educacionales y sociales. Cada uno de estos desórdenes genéticos es causado por los alelos de uno o más genes, con frecuencia que varía entre muy raros hasta moderadamente frecuentes (tales como los alelos para la anemia falciforme y la fibrosis quística, que

son bastante frecuentes en algunas poblaciones). Las frecuencias alélicas son asunto de la genética de poblaciones, y pueden aplicarse fácilmente a dos tareas: determinar la frecuencia del alelo deletéreo, y estimar la probabilidad de que una persona herede el alelo o desarrolle el carácter. Por ejemplo, la elevada frecuencia de los alelos para la anemia falciforme y otras hemoglobinas defectuosas en algunas localizaciones geográficas indicó a los genéticos que estos alelos se mantenían probablemente mediante algún agente selectivo. Su distribución geográfica sugirió una asociación con la malaria, e investigaciones posteriores confirmaron que estos alelos son frecuentes porque los heterocigotos tienen mayor resistencia a la malaria (ver Capítulo 22).

El proceso de identificar y localizar genes relacionados con enfermedades se basa en buscar asociaciones entre el gen perseguido y marcadores genéticos ligados (por ejemplo, genes adyacentes del mismo cromosoma). La consistencia de la asociación de un alelo con esos marcadores (la probabilidad de que el marcador en el cromosoma de una persona señale la presencia de un alelo deletéreo en su vecindad) viene dada por el desequilibrio de ligamiento. La genética de poblaciones ha desarrollado una teoría para predecir el grado de desequilibrio de ligamiento en función de factores tales como las frecuencias alélicas, las tasas de recombinación, y el tamaño de población. Esta teoría fue instrumental en uno de los primeros casos en que un alelo deletéreo (el que causa la fibrosis quística) fue localizado y posteriormente secuenciado. Conforme avancen los esfuerzos por hacer realidad los beneficios prometidos por el Proyecto Genoma Humano, crecerá el papel representado por las teorías de la genética de poblaciones (Lander 1996).

Todas las enfermedades genéticas, en conjunto, afectan a sólo el 1% de la población humana. En contraste, cada vez más enfermedades y causas de muerte humanas están asociadas con enfermedades sistémicas crónicas, tales como las enfermedades coronarias, la apoplejía, la hipertensión y la enfermedad de Alzheimer. Estas enfermedades emergen de un complejo conjunto de interacciones entre los genes y el ambiente. Esta complejidad hace difícil estudiar la relación entre los genes y la enfermedad. Los principios y aproximaciones evolutivas han tenido un impacto importante sobre el estudio de esta relación (Weiss 1993). Por ejemplo, algunos genes, dado que sus funciones bioquímicas y fisiológicas son conocidas, pueden identificarse como “genes candidatos” para contribuir a una enfermedad sistémica. Sin embargo, en la población humana, en general, existe tanta variación genética molecular en esos genes candidatos que encontrar las variantes específicas asociadas con el riesgo de enfermedad es como buscar una aguja en un pajar. Las técnicas filogenéticas evolutivas pueden usarse para deducir un árbol genético a partir de esta variación. Este árbol genético representa la historia evolutiva de las variantes genéticas del gen candidato. Si durante la historia evolutiva ha ocurrido alguna mutación que ha alterado el riesgo de una enfermedad sistémica, entonces la rama com-

pleta del árbol genético que lleva esa mutación debería mostrar una asociación similar con la enfermedad.

El análisis de árboles genéticos ha sido usado ya con éxito para descubrir marcadores genéticos que son predictivos del riesgo de enfermedades coronarias (Haviland y col. 1997), del riesgo de la enfermedad de Alzheimer (Templeton 1995), y de la respuesta de los niveles de colesterol a la dieta (Friedlander y col. 1995). Además, el análisis evolutivo de los árboles genéticos puede ayudar a identificar la mutación que causa realmente el efecto significativo sobre la salud (Sing y col. 1995, Haviland y col. 1997), que es el primer paso crítico para entender la etiología de la enfermedad y para diseñar posibles tratamientos. Conforme se vayan identificando más genes candidatos de enfermedades sistémicas comunes habrá mayor necesidad de análisis evolutivos en el futuro.

Las enfermedades infecciosas son causadas por organismos parásitos tales como virus, bacterias, protozoos, hongos y helmintos (gusanos). El control y tratamiento de las enfermedades infecciosas requiere no sólo acciones médicas sino también investigación ecológica. Las cuestiones críticas incluyen: ¿Cuál es el organismo causante de la enfermedad? ¿De dónde surgió? ¿Actúan otras especies hospedadoras como reservorios para ese organismo? ¿Cómo se dispersa? Si es dispersado por un agente vector como un insecto, ¿cuánto se dispersa el vector, y qué otras propiedades ecológicas del vector podrían explotarse para controlar su dispersión? ¿Cómo causa ese organismo la enfermedad, y cómo puede tratarse con drogas y otras terapias? ¿Cómo se reproduce, asexualmente, sexualmente, o de ambas formas? ¿Es probable la evolución de resistencia a drogas o a las defensas naturales del cuerpo y, si es así, cómo de rápido? ¿Es probable la evolución hacia mayor o menor virulencia en el futuro, y bajo qué condiciones ocurrirá? La biología evolutiva puede proporcionar respuestas a cada una de estas cuestiones.

Identificar un organismo causante de una enfermedad, y su vector si lo hay, es un asunto de la sistemática. Por ejemplo, el progreso en el control de la malaria en la región mediterránea fue lento hasta que se descubrió que existen seis especies casi idénticas de mosquitos *Anopheles* (que son el vector del protozoo que produce la enfermedad), que difieren en hábitat y ciclo, sólo dos de las cuales transmiten normalmente el parásito.

En los estudios de salud pública, los métodos de la genética de poblaciones son indispensables para predecir las variaciones en patogenicidad o especificidad de hospedador (Caugant y col. 1987). Los métodos de la genética de poblaciones permiten estimar las tasas y distancias de movimiento de los vectores de enfermedades que afectan tanto a la transmisión de la enfermedad como al potencial para su control. El análisis molecular de un gen en una especie de mosquito demostró que el gen se había dispersado recientemente entre tres continentes, evidenciando la enorme capacidad dispersiva de los insectos (Raymond y col. 1991).

La potencial rapidez evolutiva de las poblaciones naturales de microorganismos, muchos de los cuales tienen tiempos de generación cortos y poblaciones enormes, tie-

ne implicaciones importantísimas. Primero, una lección evolutiva que debería haber sido aprendida a tiempo, es que es de esperar que los patógenos se adapten a la fuerte selección creada por el uso intensivo de drogas terapéuticas. La resistencia a las drogas antimicrobianas hace ineficaces los controles terapéuticos que previamente eran efectivos. La evolución de la resistencia a drogas ha incrementado enormemente el costo de la terapia, ha incrementado la mortalidad, y ha suscitado el temor de que muchas enfermedades infecciosas serán completamente intratables en el futuro próximo (Cohen 1992). La teoría evolutiva sugiere que este horrendo futuro puede evitarse reduciendo la selección para la resistencia a antibióticos, y la Organización Mundial de la Salud ha recomendado un uso más juicioso y austero de los antibióticos (Williams y Heymann 1998).

La virulencia de los patógenos puede evolucionar también rápidamente. La teoría de la coevolución parásito/hospedador (ver Capítulo 12) predice que la mayor virulencia puede evolucionar cuando incrementan las oportunidades de transmisión entre hospedadores. Algunos investigadores han postulado que las mayores epidemias de gripe y otras pandemias han sido causadas por cambios evolutivos ocurridos en ciudades abarrotadas y en movimientos en masa de refugiados. Igualmente, existe evidencia sugerente de que el HIV ha evolucionado hacia mayor virulencia debido a las altas tasas de transmisión por contacto sexual y por compartir agujas para la inyección de drogas (Ewald 1994). Es bien conocido que la población de virus HIV de una persona infectada evoluciona durante el curso de la infección, y algunos autores atribuyen el desarrollo de la enfermedad a este cambio genético (Nowak et al. 1990).

Comprender las defensas naturales del cuerpo humano contra las enfermedades infecciosas es tan importante como comprender éstas, y aquí, también, la biología evolutiva puede trabajar mano a mano con la ciencia médica (ver Capítulo 22). Por ejemplo, los genes del complejo de histocompatibilidad principal (MHC) juegan un papel crítico en la respuesta inmune celular: Sus productos presentan las proteínas extrañas al sistema inmune. El MHC contribuye también al rechazo de los trasplantes de tejidos. Algunos alelos MHC están asociados con enfermedades autoinmunes tales como la diabetes juvenil y una forma de artritis paralizante. La variación genética en el MHC es muy grande, lo que ha llevado a los genéticos de poblaciones a buscar las razones de esta variación. Los análisis moleculares han revelado que los genes MHC deben estar bajo algún tipo de selección equilibradora que mantiene la variación. De hecho, algunos alelos MHC humanos están genealógicamente más cerca de algunos alelos del chimpancé que de otros alelos humanos, lo que indica claramente que la selección natural ha mantenido la variación durante al menos 5 millones de años. La variación es mantenida casi con toda seguridad por los papeles que juegan diferentes alelos para combatir diferentes patógenos, pero su papel exacto requiere más estudio (Nei y Hughes 1991).

Biotechnología

La interacción entre la biotecnología y la biología evolutiva promete importantes aplicaciones a las necesidades sociales. Conforme la ingeniería genética ha alcanzado la etapa de aplicación en el campo, los biólogos evolutivos han estado prominentemente implicados en la estimación del riesgo y en la interpretación de las consecuencias fenotípicas de la inserción transgénica. Finalmente, la automatización de la secuenciación del DNA ha hecho posible reconstruir las relaciones genealógicas precisas entre genes específicos, tales como las del virus de la inmunodeficiencia humana (HIV).

Conocimiento humano

Los datos y métodos evolutivos han sido usados para responder muchas cuestiones sobre la especie humana, nuestra historia, variabilidad, comportamiento y cultura y, en suma, lo que significa ser humano. Algunos estudios de la variación y evolución humanas no son nada ambiguos ni controvertidos. Otros, por sus implicaciones sociales, han sido extremadamente controvertidos, y han provocado enorme desacuerdo entre los biólogos evolutivos. Estos aspectos controvertidos tienen generalmente datos insuficientes para sustentar las afirmaciones propuestas, o se trata de casos en que se han usado, sin justificación, datos científicos para apoyar argumentos sociales o éticos. Además, algunos escritores y periodistas populares malinterpretan los hallazgos sobre la evolución y la genética humanas, lo que indica la necesidad de una educación más amplia en estas materias.

- **La historia humana.** Los principales aspectos del estudio de la historia humana son nuestras incontrovertibles relaciones con los monos africanos, la historia de los homínidos revelada por el registro fósil, y la historia de las poblaciones humanas modernas, en la que la genética evolutiva ha jugado el papel directriz. Intensos estudios de genética de poblaciones, acoplados con los métodos filogenéticos, han determinado también las relaciones genealógicas entre poblaciones humanas. Estas relaciones genéticas se corresponden bien con las relaciones entre grupos lingüísticos, que los lingüistas han deducido mediante métodos modificados de la biología evolutiva (Cavalli-Sforza y col. 1994). La combinación de estas disciplinas ha proporcionado una base sólida para las inferencias sobre las principales migraciones poblacionales y la dispersión de rasgos culturales importantes como la agricultura y la domesticación de animales.

- **Variación intra- e interpoblacional.** Las diferencias genéticas entre poblaciones humanas son pequeñas comparadas con la gran cantidad de variación existente dentro de ellas. Además, los patrones geográficos difieren frecuentemente de un gen a otro, lo que implica que la diferencia en una característica es poco probable que sea útil para predecir las diferencias en otras características. Estos datos y principios sustentan los vigorosos argumentos que muchos biólogos evolutivos han planteado contra el racismo y otras clases de estereotipos (Dobzhansky 1962, Montagu 1974).

CIENCIA BÁSICA
<ul style="list-style-type: none"> - Documentar completamente la biodiversidad y describir las relaciones filogenéticas entre todos los organismos. - Comprender más completamente las causas de los cambios principales en la historia de la vida. - Descubrir y explicar los procesos de evolución al nivel molecular. - Comprender cómo evolucionan los mecanismos del desarrollo y dan lugar a nuevas estructuras anatómicas. - Dilucidar los procesos que causan y restringen las adaptaciones en fisiología, endocrinología y anatomía. - Deducir una comprensión más profunda del significado adaptativo y los mecanismos del comportamiento. - Desarrollar una teoría predictiva de la coevolución entre especies, tal como la que se refiere a los patógenos y parásitos con sus hospedadores, y de los efectos de la coevolución sobre las poblaciones y las comunidades ecológicas.
CIENCIA APLICADA
<ul style="list-style-type: none"> - Comprender y combatir las enfermedades genéticas, sistémicas e infecciosas. - Comprender las adaptaciones fisiológicas humanas al estrés, a los patógenos y otras causas de mala salud. - Mejorar los cultivos y mitigar el daño producido por los patógenos, los fitófagos y las malas hierbas. - Desarrollar herramientas para analizar la diversidad genética humana para aplicaciones a la salud, la ley y la comprensión del comportamiento humano. - Usar y desarrollar recursos biológicos de una manera responsable. - Reparar el daño al medio ambiente. - Predecir las consecuencias del cambio ambiental global y regional, y - Conservar la biodiversidad y descubrir sus usos.

Figura 2. Desafíos futuros.

- **Naturaleza humana.** Uno de los aspectos más controvertidos es con respecto a lo que es “natural” en la especie humana. Este asunto suscita enorme interés entre gente de todo tipo, sean cuales sean sus conocimientos acerca de qué es la evolución. En contraste con otras especies, es evidentemente natural para nosotros aprender y usar el lenguaje, por ejemplo. El argumento suele derivar hacia qué patrones de comportamiento humanos son producto de la historia evolutiva, cuales son producto del ambiente cultural, y cuales resultan de una interacción entre ambos. Muchos biólogos evolutivos, antropólogos y psicólogos son optimistas sobre la posible aplicación de muchos principios evolutivos al comportamiento humano, y han ofrecido explicaciones evolutivas para algunos comportamientos intrigantes que están ampliamente distribuidos por las poblaciones humanas, tales como los tabúes sobre el incesto y los papeles sexuales. Otros, sin embargo, son escépticos sobre esas interpretaciones y enfatizan los efectos del aprendizaje y la cultura.

- **Modelos de cambio cultural.** Se han señalado con frecuencia analogías entre el cambio cultural y la evolución biológica, que a veces han influido sobre los modelos de antropología cultural. Algunas de las analogías del pasado eran ingenuas y erróneas, tal como la suposición de que la complejidad incrementa necesariamente tanto en la evolución biológica como en la cultural. Hasta las mejores analogías tienen severas limitaciones porque algunos mecanismos de “evolución” cultural difieren mucho

de los de evolución biológica. No obstante, se ha usado la forma y contenido de los modelos evolutivos, con las modificaciones adecuadas, para desarrollar modelos del cambio cultural (Cavalli-Sforza y Feldman 1981). Algunos de estos modelos consideran la interacción entre el cambio cultural y el cambio genético, puesto que existe evidencia de que ambos pueden influirse entre sí. Los modelos más prometedores son bastante recientes y aún no han sido probados con datos.

- **La evolución en la cultura popular e intelectual.** Nadie, desde el biólogo más dedicado al más apasionado creacionista, negaría que la idea de la evolución ha tenido una influencia enorme sobre el pensamiento moderno. Se han escrito innumerables libros sobre el impacto del darwinismo sobre la filosofía, la antropología, la psicología, la literatura y la historia política. Se ha usado (abusado, diríamos) la evolución para justificar tanto el comunismo como el capitalismo, el racismo como el igualitarismo. Tal es el poder del concepto evolutivo sobre la imaginación.

La fascinación por la evolución, sin embargo, no está limitada a los ámbitos etéreos del discurso intelectual. Un beneficio económico, no cuantificado pero probablemente grande, fluye indirectamente del papel de la biología evolutiva en educar a los niños y a los adultos en conceptos científicos y también en proporcionar entretenimiento popular. Los libros y las producciones televisivas sobre biodiversidad, historia natural, orígenes humanos, y vida prehistórica (incluyendo los dinosaurios) son extremada-

mente populares y proporcionan una introducción fácilmente asequible en el pensamiento científico abstracto. Muchos niños se interesan por la ciencia, la ingeniería y los asuntos ambientales primero a través de la historia natural y luego por la introducción a los principios evolutivos que explican la unidad de la vida, la diversidad y las adaptaciones. Incluso entre la gente que no prosigue carreras en ciencia e ingeniería, el interés por la historia natural y la evolución potencia el pensamiento crítico (la base del ideal jeffersoniano de una ciudadanía educada). Este interés constituye también una fuerza económica considerable, a través de la compra de libros y revistas, juguetes para los niños, y visitas a los museos e incluso al cine. (La popular película "Parque Jurásico" no podría haberse hecho sin la nueva comprensión de los dinosaurios desarrollada por los biólogos evolutivos en los 20 años precedentes). Las multitudes de visitantes a las exhibiciones de dinosaurios en los museos, la popularidad de la ciencia ficción sobre temas evolutivos, el despliegue informativo sobre cada descubrimiento importante de fósiles de homínidos y toda idea nueva sobre evolución, la amplia preocupación pública sobre las teorías genéticas del comportamiento humano y sobre la posibilidad de clonación, testifican la fascinación, los presentimientos y la esperanza de la gente sobre la historia evolutiva y el futuro de la humanidad y el mundo.

Desafíos futuros

Los investigadores en biología molecular y del desarrollo, psicología, ecología, comportamiento animal, psicología, antropología, y otras disciplinas continúan adoptando los métodos, principios y conceptos del armazón de la biología evolutiva. Igualmente, la investigación aplicada en agronomía, agricultura, acuicultura, genética humana, medicina y otras áreas ha atraído a cada vez más

científicos con experiencia en biología evolutiva. Los biólogos evolutivos han expandido su visión, enfrentándose tanto a cuestiones básicas de las disciplinas biológicas como los problemas planteados por las necesidades sociales. Como resultado del rápido crecimiento de esta "fuerza de trabajo evolutiva" y de los avances tecnológicos en áreas tales como la metodología molecular, la informática, y el procesamiento de la información, el progreso en biología evolutiva y áreas relacionadas es más rápido ahora que nunca. Con el apoyo apropiado y necesario en educación e investigación, las disciplinas evolutivas proporcionarán contribuciones incluso mayores al conocimiento básico y aplicado (Fig. 2).

Conclusión

La biología evolutiva puede jugar un papel central en el avance de la investigación biológica, tanto básica como aplicada. Por tanto, el apoyo continuado potenciando este campo es crítico para maximizar el progreso de la investigación. En términos de necesidades sociales para el siglo que comienza, ha llegado la hora de invertir en biología evolutiva, ahora que aún estamos a tiempo de cambiar las tendencias actuales o de prepararnos mejor frente a sus consecuencias. Los niveles de población actuales, y los que se prevén, tendrán como resultado un mayor impacto ambiental, incrementando la presión sobre la producción de alimentos, serán una amenaza para la diversidad biológica, e incrementarán las oportunidades para la aparición de nuevas enfermedades. Una base científica saludable en biología evolutiva es esencial para prepararnos para afrontar estos problemas. La biología evolutiva debe estar en el corazón de la agenda investigadora de biología, al igual que está en el corazón del campo de la biología. ■

Bibliografía

- ADEY, N.B., TOLLEFSBOL, T.O., SPARKS, A.B., EDGELL, M.H. y HUTCHISON, C.A. 1994. Molecular resurrection of an extinct ancestral promoter for mouse L1. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 91: 1569-1573.
- CAUGANT, D., MOCO, L., FRASCH, C., FROHOLM, L., ZOLINGER, W. y SELANDER, R. 1987. Genetic structure of *Neisseria meningitidis* populations in relation to serogroup, serotype, and outer membrane protein pattern. *J. Bacteriol.* 169: 2781-2792.
- CAVALLI-SFORZA, L.L. y FELDMAN, M.W. 1981. *Cultural Transmission and Evolution*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- CAVALLI-SFORZA, L.L., MENOZZI, P. y PIAZZA, A. 1994. *The History and Geography of Human Genes*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- COHEN, M.L. 1992. Epidemiology of drug resistance: implications for a post-antimicrobial era. *Science* 257: 1050-1055.
- DAWKINS, R. 1976. *The Selfish Gene*. Oxford University Press, Oxford.
- DOBZHANSKY, Th. 1962. *Mankind Evolving*. Yale University Press, New Haven, CT.
- DOOLITTLE, W.F. y SAPIENZA, C. 1980. Selfish genes, the phenotypic paradigm and genomic evolution. *Nature* 284: 601-603.
- EWALD, P.W. 1994. *Evolution of Infectious Disease*. Oxford University Press, Oxford.
- FRIEDLANDER, Y., BERRY, E. M., EISENBERG, S., STEIN, Y. y LEITERSDORF, E. 1995. Plasma lipids and lipoproteins response to a dietary challenge – Analysis of four candidate genes. *Clinical Genetics* 47: 1-12.
- FUTUYMA, D.J. 1995. The uses of evolutionary biology. *Science* 267: 41-42.
- HALDER, G., CALLAERTS, P. y GEHRING, W. J. 1995. Induction of ectopic eyes by targeted expression of the eyeless gene in *Drosophila*. *Science* 267: 1788-1792.
- HAVILAND, M.B., FERRELL, R.E. y SING, C. F. 1997. Association between common alleles of the low-density lipoprotein receptor gene region and interindividual variation in plasma lipid and apolipoprotein levels in a population-based sample from Rochester, Minnesota. *Human Genetics* 99: 108-114.
- JERMANN, T.M., OPITZ, J.G., STACKHOUSE, J. y BENNER, S. A. 1995. Reconstructing the evolutionary history of the artiodactyl ribonuclease superfamily. *Nature* 374: 56-59.
- LANDER, E. 1996. The new genomics: global views of biology. *Science* 274: 536-539.

- MONTAGU, A. 1974. Man's Most Dangerous Myth: The Fallacy of Race. Oxford University Press, London.
- NEI, M. y HUGHES, A. L. 1991. Polymorphism and evolution of the major histocompatibility complex loci in mammals. En R. K. Selander, A. G. Clark, and T. S. Whittam (eds.): Evolution at the Molecular Level. Pp: 222-247. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- NOWAK, M.A., MAY, R.M. y ANDERSON, R.M. 1990. The evolutionary dynamics of HIV-1 quasispecies and the development of immunodeficiency disease. AIDS 4: 1095-1103.
- ORGEL, L.E. y CRICK, F.H.C. 1980. Selfish DNA: the ultimate parasite. Nature 284: 604-606.
- RAYMOND, M., CALLAGHAN, A., FORT, P. y PASTEUR, N. 1991. Worldwide migration of amplified insecticide resistance gene in mosquitoes. Nature 350: 151-153.
- SING, C.F., HAVILAND, M. B., TEMPLETON, A. R. y REILLY, S. L. 1995. Alternative genetic strategies for predicting risk of atherosclerosis. En F.P. Woodford, J. Davignon and A.D. Sniderman (eds.): Atherosclerosis X. Excerpta Medica International Congress Series. Pp: 638-644. Elsevier, Amsterdam.
- TEMPLETON, A.R. 1995. A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping or DNA sequencing. V. Analysis of case/control sampling designs: Alzheimer's disease and the apolipoprotein E locus. Genetics 140: 403-409.
- TRAVIS, J. y FUTUYMA, D. J. 1993. Global change: lessons from and for evolutionary biology. En P. M. Kareiva, J. G. Kingsolver, and R. M. Huey (eds.): Biotic Interactions and Global Change. Pp: 251-263. Sinauer, Sunderland, MA.
- WEISS, K.M. 1993. Genetic Variation and Human Disease. Cambridge University Press, Cambridge.
- WHITE, F.N. 1989. Temperature and acid-base regulation. Adv. Anesth. 6: 67-96.
- WILLIAMS, R.J. y HEYMANN, D. L. 1998. Containment of antibiotic resistance. Science 279: 1153-1154. ■

.....

Lecturas recomendadas

- (1) LEWONTIN, R. 1984. *La diversidad humana*. Prensa Científica, Editorial Labor, Barcelona. Una introducción al conocimiento genético de nuestra especie, donde se pone claramente de manifiesto la enorme variabilidad genética presente en nuestra especie, en su mayor parte contenida en el seno de cada población y, minoritariamente, entre poblaciones o grupos raciales. Un buen antídoto para la xenofobia y el racismo.
- (2) MEAGHER, T.R. y FUTUYMA, D.J. (eds) 2001. *Executive document: Evolution, Science and Society*. Am. Nat. 158, Suplemento de Octubre, 46 pp. Es el documento que ha servido de base para el presente capítulo. Su mayor extensión, y el ser la fuente original, convierten su lectura en altamente recomendable. Se puede obtener, en formato html o pdf, en la dirección: <http://www.rci.rutgers.edu/~ecolevol/evolution.html>
- (3) WILLIAMS, G.C. y NESSE, R.M. 1991. *The dawn of Darwinian medicine*. Quarterly Review of Biology 66:1-22. Este artículo marcó el nacimiento de una nueva disciplina, la Medicina Darwiniana, que trata de encontrar en la teoría darwinista las causas de las enfermedades humanas. Se puede obtener más información en multitud de direcciones en internet como, por ejemplo, <http://www.chester.ac.uk/~sjlewis/DM/>.