

UNA TEORÍA INTERVENCIONISTA SOBRE LA SELECCIÓN NATURAL Y EL CAMBIO BIOLÓGICO DENTRO DE LÍMITES

Leonard R. Brand

Profesor de Biología y Paleontología
Departamento de Ciencias Naturales
Universidad de Loma Linda
Loma Linda, California

L. James Gibson

Instituto de Investigaciones en Geociencias
Loma Linda, California

SOBRE QUÉ TRATA EL ARTÍCULO

Este trabajo propone que la mutación y la selección natural pueden producir cambio biológico, pero que no son suficientes para explicar el origen de la biodiversidad y la complejidad. En vez de ello, los autores argumentan que la complejidad genética es resultado del diseño inteligente, la que se manifestó plenamente cuando apareció por primera vez la vida en la Tierra. Las mutaciones tienden a producir, cuando mucho, variaciones de complejidad equivalente. Algunas variantes genéticas pueden ser adaptadoras en ambientes particulares, pero la tendencia general del cambio genético apunta hacia la pérdida genética y la degeneración. La selección natural actúa de manera que previene, o al menos refrena este proceso eliminando a los individuos que son genéticamente inferiores.

La velocidad de cambio biológico puede depender de las condiciones ambientales, y puede ser especialmente rápida en la fase de recuperación de una catástrofe global. Las poblaciones aisladas y pequeñas y las condiciones ambientales cambiantes pueden combinarse para estimular el cambio genético y la especialización. Este efecto puede verse fortalecido si los sistemas genéticos fueron diseñados para responder al estrés ambiental. Tales respuestas pueden incluir un aumento en la velocidad de mutación, en la activación o desactivación de genes ambientalmente iniciados, y a cambios en la sincronización de la actividad de los genes. Las combinaciones favorables de genes pueden entonces verse favorecidas por la selección natural, resultando en algunos casos en la aparición rápida de nuevas especies.

La teoría de la evolución ha sido muy exitosa, estimulando la investigación y explicando muchos fenómenos biológicos ¿Existe alguna alternativa científicamente viable a la interpretación naturalista de la genética evolutiva? Creemos que sí la hay. Este artículo comparará la teoría naturalista del origen de la biodiversidad con una teoría del cambio genético limitado luego que los grupos mayores de organismos fueron traídos a la existencia por una Intervención Informada. Esta última teoría reconoce que la naturaleza sigue leyes predecibles y que un científico puede confiar en que estas leyes son consistentes, pero que no deniegan la posibilidad de la intervención inteligente en el proceso de los orígenes, o de la intervención divina en el mantenimiento de la constancia de estas leyes de la naturaleza.

Esta presentación es, sencillamente, un informe del progreso de nuestras ideas sobre este asunto, sin pretender contestar todas nuestras preguntas. Sin duda, la teoría cambiará a medida que reunamos más datos.

En nuestra teoría, los mecanismos para la microevolución y especialización no son, en muchos sentidos, significativamente diferentes de las teorías evolucionistas actualmente aceptadas, excepto por algunos puntos básicos que discutiremos más adelante. Sin embargo, tiene un punto de partida diferente e implica una historia muy diferente de la vida. En cada sección será resumida brevemente nuestra comprensión de la teoría naturalista, y luego se presentará una alternativa intervencionista. Para ser honestos con los autores de los trabajos citados aquí, deseamos enfatizar que la mayoría de ellos no respaldarían la premisa básica de este artículo. Los citamos solamente por ideas o datos específicos, y creemos que nuestra reinterpretación no es inconsistente con los datos citados.

Algunos términos serán definidos aquí: la Intervención Informada es un término general que se refiere a cualquier participación divina en la historia, incluyendo la creación de formas de vida; microevolución es el cambio genético dentro de una especie; especialización es el desarrollo de nuevas especies; y megaevolución es el cambio evolutivo que produce nuevas familias y categorías taxonómicas superiores (Simpson 1953). No usaremos el término macroevolución, porque la variación en la definición del término limita su utilidad en esta discusión. Una definición común de macroevolución, de la manera que es usado en la literatura científica, es la evolución por encima del nivel de especie (Ridley 1993).

MARCO FILOSÓFICO

A. Evolución Naturalista

Se asume que cada evento, pasado o presente, obedece leyes naturales. La ciencia aceptará solamente las explicaciones de los procesos y eventos biológicos o geológicos que estén basados en la operación ininterrumpida de las leyes naturales, que sean potencialmente comprensibles para la ciencia. Las hipótesis que requieren o implican la existencia de cualquier tipo de intervención divina en la historia de la Tierra en cualquier época o momento no son aceptables.

B. Intervencionismo

En el diario acontecer los procesos de la naturaleza siguen leyes naturales. Los organismos vivientes son como “máquinas” en el sentido de que podemos imaginarnos cómo trabajan y qué leyes gobiernan su estructura y funcionamiento. Por lo tanto, los científicos que suscriben este paradigma pueden trabajar y pensar de manera muy similar a los científicos naturalistas, con una importante excepción: no descartan a priori la posibilidad

de que un ser inteligente superior haya, en algunas ocasiones, intervenido en la historia biológica o geológica, particularmente en relación con el origen de las formas de vida. Tales intervenciones pueden haber involucrado el uso de leyes de la naturaleza que son bien comprendidas por Dios, pero que están fuera del alcance de los conocimientos humanos actuales. La ciencia no puede comprobar estas posibles intervenciones, pero la ciencia sí puede reconocer evidencias que apuntan a la existencia de estas interrupciones o eventos únicos en la historia. Esta diferencia de enfoque está basada en la convicción de que si tales interrupciones han existido, es mejor reconocer su existencia que ignorarlas.

ORIGEN Y DIRECCIÓN DEL CAMBIO EVOLUTIVO

A. Evolución Naturalista

De acuerdo con la teoría naturalista de la evolución, la vida sobre la Tierra empezó con la evolución de la célula, a partir de la cual se desarrollaron las formas más simples de los organismos. Todos los organismos estructuralmente complejos evolucionaron a partir de estos antepasados. Todos los genes nuevos o la nueva información surgieron, en última instancia, por mutación y recombinación. Las mutaciones ocurren al azar. La mayoría es nociva y empeorará la adecuación o adaptación del individuo a su ambiente (Cain 1989, Maynard Smith 1989). Las nuevas combinaciones de material genético son moldeadas por la recombinación de los caracteres durante la reproducción sexual. La selección natural elimina las mutaciones nocivas y mantiene las combinaciones disponibles que son mejor adaptadas, en el entorno del organismo, para maximizar el esfuerzo reproductivo exitoso (Endler 1986).

Dentro de cada taxón (grupo taxonómico, tal como género o familia), las primeras formas no tenían las características avanzadas del grupo, pero tenían principalmente las características del grupo al que pertenecía su antepasado inmediato. Dentro de cada taxón, la evolución avanzó del estado ancestral hacia las formas con más características derivadas (los nuevos caracteres que no estaban presentes en sus antepasados) en su apariencia, tanto como en su anatomía, fisiología, comportamiento, y adaptaciones ecológicas. En niveles taxonómicos inferiores (dentro de una clase, género, o familia) estas características obtenidas no necesariamente serían más complejas, pero en algún nivel en la evolución se fueron desarrollando procesos, estructuras y sistemas fisiológicos que no existían anteriormente. La imagen en conjunto es de la evolución del todo complejo de la vida moderna a partir de formas de vida iniciales estructuralmente simples.

B. Intervencionismo

De acuerdo con la Teoría Intervencionista, en la creación de la vida sobre la Tierra, estaban presentes representantes de todos los grupos principales aún existentes y extintos, de plantas y animales. Las cosas vivientes eran tan complicadas al principio como siempre lo han sido. Las formas más tempranas eran al menos tan complicadas (aunque no necesariamente tan especializadas), como cualquier representante moderno de su grupo, en cuanto a su apariencia, anatomía, fisiología, comportamiento, y adaptaciones ecológicas. En estas primeras poblaciones la cantidad de información genética y el potencial para la diversidad genética por especies podrían haber estado al nivel más alto al que se ha llegado alguna vez. El mejor momento de la complejidad de la vida sobre la Tierra estuvo en su mismo comienzo.

La complejidad en plantas y animales fue resultado del diseño inteligente. Los organismos fueron diseñados con un sistema genético que poseía la capacidad de variabilidad genética, que le permitiría el organismo

adaptarse fisiológicamente a las condiciones cambiantes y producir nuevas especies y variedades que serían nuevas variaciones de temas existentes. Al principio, este proceso no involucraba el elemento mayormente destructor de las mutaciones aleatorias, pero utilizó el potencial de variabilidad incluido en el sistema genético. En las primeras poblaciones de las especies originales no todos sus miembros se parecían - había una considerable variación en sus características - y tenían un sistema genético capaz de generar diversidad adicional cuando fuera necesaria, produciendo nuevos alelos o activando genes almacenados, no expresados.

Según pasaba el tiempo ocurrieron cambios ambientales que aumentaron la velocidad de mutación. La radiación, y otros mecanismos, empezaron a causar daño genético aleatorio (mutaciones), y/o hubo un decrecimiento en la eficiencia de la replicación de los genes y su mecanismo de reparación. Debido a que las mutaciones son principalmente nocivas, el daño debe ser controlado para evitar que la vida se extinga. La selección natural ha sido el agente que ha eliminado a los individuos menos adaptados, y ha garantizado que, por término medio, los que se reproducen son los más sanos y mejores adaptados al ambiente en el que viven.

Dentro de cada grupo de organismos, el origen de las nuevas variaciones morfológicas ha involucrado dos componentes básicos. El primero es la adaptación a las condiciones ambientales cambiantes por medio de la producción de nuevos alelos de genes existentes, y la selección de aquellos alelos mejor adaptados al entorno, por los procesos, en general aceptados, de la microevolución. Un ejemplo de este tipo de adaptación al ambiente es el desarrollo de pelaje oscuro en un roedor que vive sobre tierra oscura (Dodson y Dodson 1985, p 194). Otro ejemplo es la adaptación conductual de las marmotas a las diferencias del clima (Barash 1974). Las marmotas se han adaptado a las áreas alpinas con veranos cortos y a los climas más moderados a elevaciones menores cambiando su agresividad, colonialismo versus defensa de territorio, y su velocidad de la maduración. Alcanzan la madurez sexual en las áreas alpinas en dos años, y en tan sólo un verano en áreas de menor altura. Este proceso de adaptación no necesariamente involucra el aumento o el decrecimiento en la complejidad, ni la evolución de nuevos genes o estructuras. Quizás puede involucrar la activación o desactivación de genes por señales ambientales. Por lo tanto, las nuevas características podrían ser causadas por genes antes inactivos.

Un segundo componente de la variación morfológica es la tendencia hacia la pérdida de la información genética, en los organismos, desde su origen. Ejemplos de esto son la pérdida del vuelo por algunas aves e insectos, y la pérdida de la vista por los organismos cavadores. Creemos que los organismos hoy son, como un todo, menos complejos y menos adaptables, y las interacciones entre los organismos en los ecosistemas están menos sintonizadas, que al principio de la vida sobre la Tierra. En la mayoría de los casos la selección natural tiende a disminuir la velocidad de la pérdida de información eliminando a los individuos defectuosos, a menos que el medio ambiente permita o favorezca la pérdida genética.

PÉRDIDA DE LA INFORMACIÓN GENÉTICA

A. Evolución Naturalista

Debido a que la mayoría de las mutaciones son perjudiciales, existe el potencial de la pérdida eficaz de información genética, a menos que la selección natural puede eliminar las mutaciones perjudiciales. Una especie animal tiene cierta cantidad de material genético, parte de la cual es completamente esencial para la supervivencia de la especie. Otra parte de la información genética es opcional, e incluye rasgos físicos y del comportamiento que la especie puede perder y todavía permanecer viable (Carson 1975) (Figura 1).

Dependerá del entorno cuáles características caerán en esta categoría.

Para la mayoría de las aves el vuelo es esencial, y la pérdida del vuelo probablemente condenaría al ave a la extinción. Sin embargo, en una isla sin depredadores, perder la habilidad del vuelo podría no ser un problema y aún llegar a ser una ventaja durante una tormenta tropical, la que puede arrastrar a las aves voladoras mar adentro. Hay varias clases de aves incapaces de volar, y la mayoría de ellas están sobre islas (Diamond 1981). El vuelo es opcional en tal situación, y esto ilustra cómo es posible cierta cantidad de pérdida genética. Otros ejemplos de pérdida genética son las salamandras ciegas de las cuevas, y los parásitos que carecen de sistema digestivo.

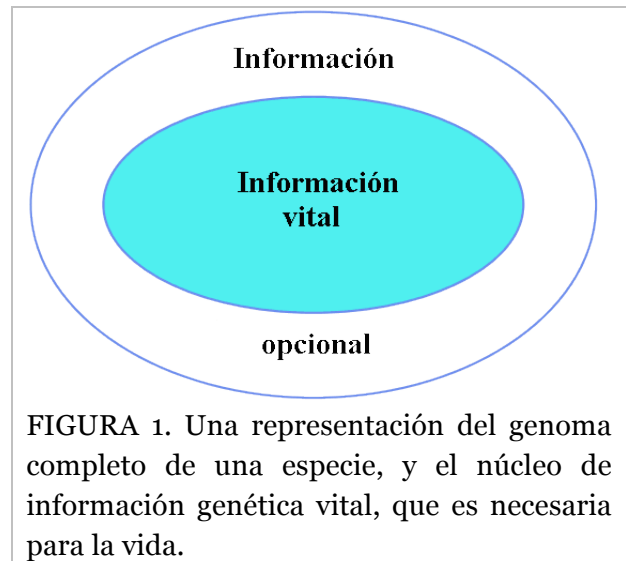


FIGURA 1. Una representación del genoma completo de una especie, y el núcleo de información genética vital, que es necesaria para la vida.

¿De dónde han surgido los parásitos tales como las solitarias? Pareciera que su origen involucra la pérdida de mucha información genética a medida que degeneraban de un estado de vida libre. Las solitarias carecen de algunos órganos que los gusanos no parasitarios similares tienen. No poseen tracto digestivo, pero son esencialmente un sistema reproductor muy desarrollado que vive en el intestino de su anfitrión. Toda la alimentación que necesitan es absorbida a través de su piel. En esta situación, la solitaria no necesita un tracto digestivo; todo lo que necesita es una manera de reproducirse y mantener su posición. Si las solitarias ancestrales con tractos digestivos normales mutaron, la pérdida de sus tractos digestivos no habría sido desventajosa, debido a los nutrientes disponibles en el anfitrión. En esta situación, un organismo puede perder mucho más de lo que es posible en otros ambientes, y ser todavía viable. Estos parásitos degenerados ejemplifican el cambio por pérdida de información.

B. Intervencionismo

La Teoría Intervencionista acepta las explicaciones dadas más arriba sobre las aves que no vuelan, las salamandras de las cuevas y los parásitos. ¿Cuál sería el propósito de crear solitarias y mosquitos? Parece mucho más probable que éstos y otros parásitos hayan llegado a su forma actual a través de la degeneración - la pérdida de información genética que condujo a la dependencia del parasitismo. Las salamandras de las cuevas y las aves incapaces de volar han perdido ciertos rasgos a través de la mutación y la selección natural, como describimos más arriba, en el proceso de adaptarse a las nuevas situaciones ambientales.

La Teoría Intervencionista presentada aquí también propone que la pérdida de información genética no solamente haya estado involucrada en los casos extremos descritos anteriormente, sino que ha sido una parte sutil y dominante del cambio genético en animales y plantas desde su creación original. El siguiente ejemplo de posible pérdida de información es, probablemente, más típico que el tipo de pérdida experimentado por algunos parásitos o por las salamandras ciegas. William Dilger estudió el comportamiento de tórtolas africanas del género *Agapornis*, los que se encuentran en la familia de los loros (Dilger 1960, 1962). Organizó las especies de tórtolas en una secuencia evolutiva. En un extremo de la secuencia está una especie que no posee las características especializadas de algunas de las otras tórtolas; tiene colores muy simples, un ritual de apareamiento sencillo, y hace un nido poco elaborado. La especie en el otro extremo de la secuencia evolutiva

de *Agapornis* consta de aves hermosas, llenas de colorido, con un cortejo más complicado, y construyen elaborados nidos cubiertos. Algunas especies son intermedias entre ambas.

La interpretación usual de tal secuencia es que la tórtola humilde, con menos características únicas de las tórtolas, está cerca del origen del árbol genealógico, y la especie con las características de tórtolas más especializadas era la más altamente evolucionada ¿Pero cómo podemos estar tan seguros de que los cambios no ocurrieron en la dirección opuesta? ¿Cómo decidiríamos? Generalmente, la decisión estaría basada en la suposición inicial de que estas tórtolas han evolucionado de otras especies relacionadas de aves. Si se hace esto, es razonable suponer también que la especie con las características menos especializadas está más cerca de la base del árbol evolutivo de las tórtolas.

Si no suponemos que todas las criaturas han evolucionado progresivamente (en este ejemplo, de otro tipo de ave), también podemos considerar la opción de que su evolución ocurrió de la manera inversa, comenzando con una tórtola con el comportamiento y los colores brillantes más exclusivos de las tórtolas. Desde el origen de esos tórtolos, algunas especies han perdido diferente cantidad de información genética, dependiendo de las presiones de selección a las que cada una ha sido expuesta. Lo que se ha perdido son algunas de las características especializadas, la información opcional que no es requerida para ser una tórtola viable.

El resultado de este proceso de pérdida genética que hemos postulado es que mientras el número de especies de tórtolas ha aumentado, aún así se ha manifestado una tendencia a la pérdida de información. Muchas especies son altamente especializadas, y solamente viven en un nicho ecológico estrechamente definido. Ésa es parte de la razón por la que hoy tenemos tal problema con la extinción de las especies. El hombre cambia el medio ambiente, y muchas especies no pueden adaptarse a estos cambios porque han perdido la habilidad de adaptarse. En contraste, algunas especies son muy variables, o polimórficas, y adaptables. El coyote hoy es una especie adaptable. y ha incrementado sus cantidades y sus territorios, mientras que las especies menos adaptables se están extinguiendo.

La teoría de la Evolución Naturalista reconoce que los grupos de organismos pueden dividirse en muchas especies, cada una adaptada a un nicho específico. Esta especialización puede estar acompañada por la pérdida de características o habilidades que son necesitadas por las especies menos especializadas, capaces de vivir en ambientes más diversos. Hinegardner (1976) indica que las clases con cantidades más bajas de ADN tienden a ser más especializadas. Nuestra teoría propone un concepto similar, excepto que el proceso empezó con una rica colección de formas de vida creadas. Desde la creación original de los organismos, las poblaciones que eran originalmente adaptables, con un alto nivel de información genética, se han vuelto a menudo muy especializadas, posiblemente con la pérdida de información genética por especies. Durante este proceso muchos taxones también se han dividido en numerosas especies, con cada una de ellas especializada. La división de los grupos originales en muchas especies especializadas de hoy no es precisamente el episodio menos relevante en la historia de la vida, sino que es parte muy importante del cambio que ha ocurrido desde que la vida comenzó en esta tierra. La Figura 2 ilustra las diferencias básicas entre las dos teorías.

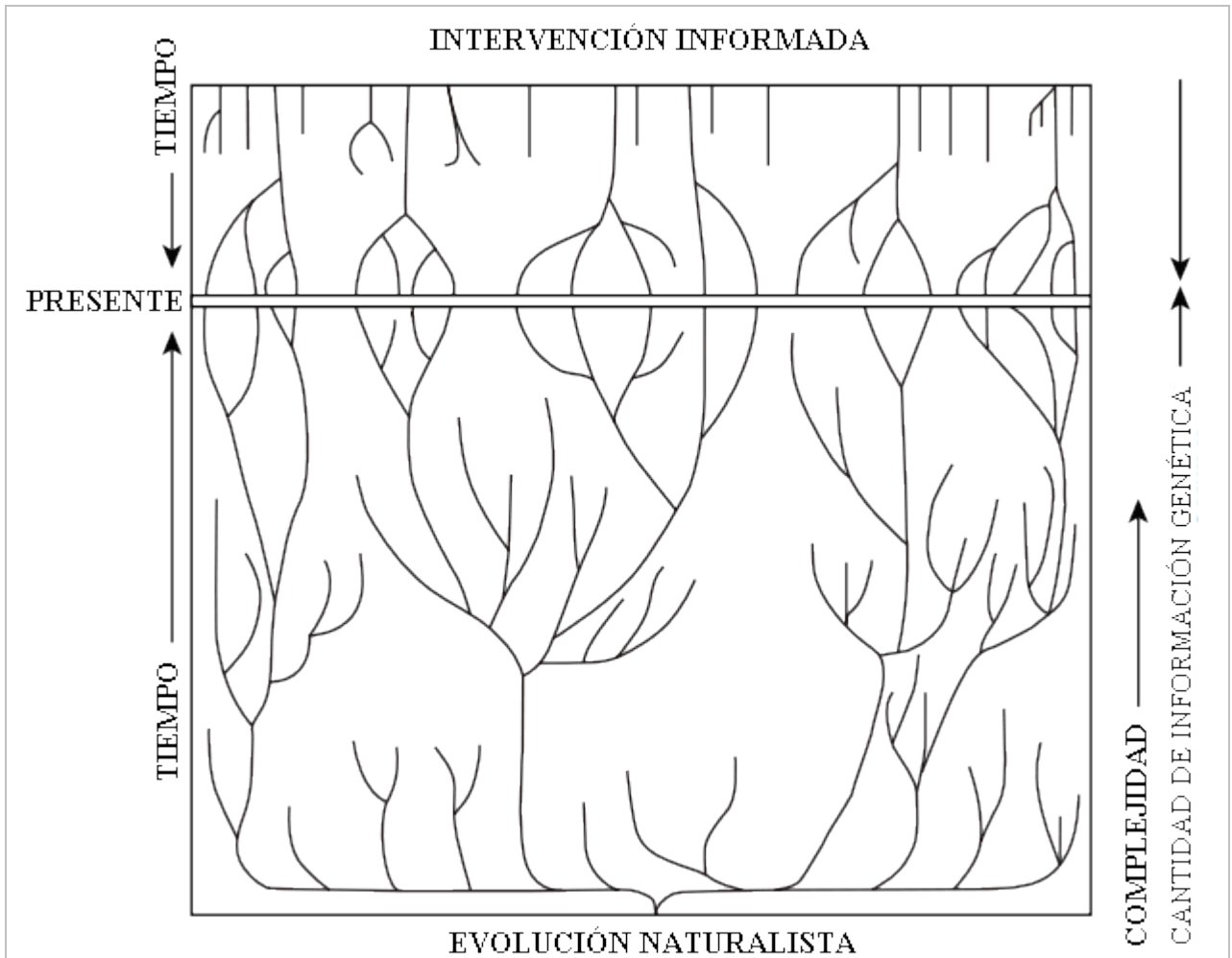


FIGURA 2. Comparación de las implicaciones de las dos teorías de los orígenes. El árbol filogenético inferior indica la complejidad creciente a través del tiempo. El árbol superior (para los mismos organismos) indica el origen independiente de grupos principales, seguido por la especialización y cierto decrecimiento de la complejidad a través del tiempo.

SELECCIÓN NATURAL

A. Evolución Naturalista

La teoría naturalista del cambio evolutivo empieza con el material genético provisto por mutación aleatoria y recombinación. La selección natural es el proceso clave que supera la aleatoriedad de las mutaciones y selecciona las características apropiadas para mejorar las adaptaciones de los organismos. La mayoría de las mutaciones son perjudiciales, pero la selección natural es eficiente en la eliminación de la mayoría de las mutaciones destructoras y en mantener las beneficiosas, y por consiguiente el efecto neto es hacia arriba, hacia la adaptación mejorada al entorno, y en última instancia la producción de nuevos genes, nuevas adaptaciones, e incluso nuevos sistemas de órganos (FIGURA 3A).

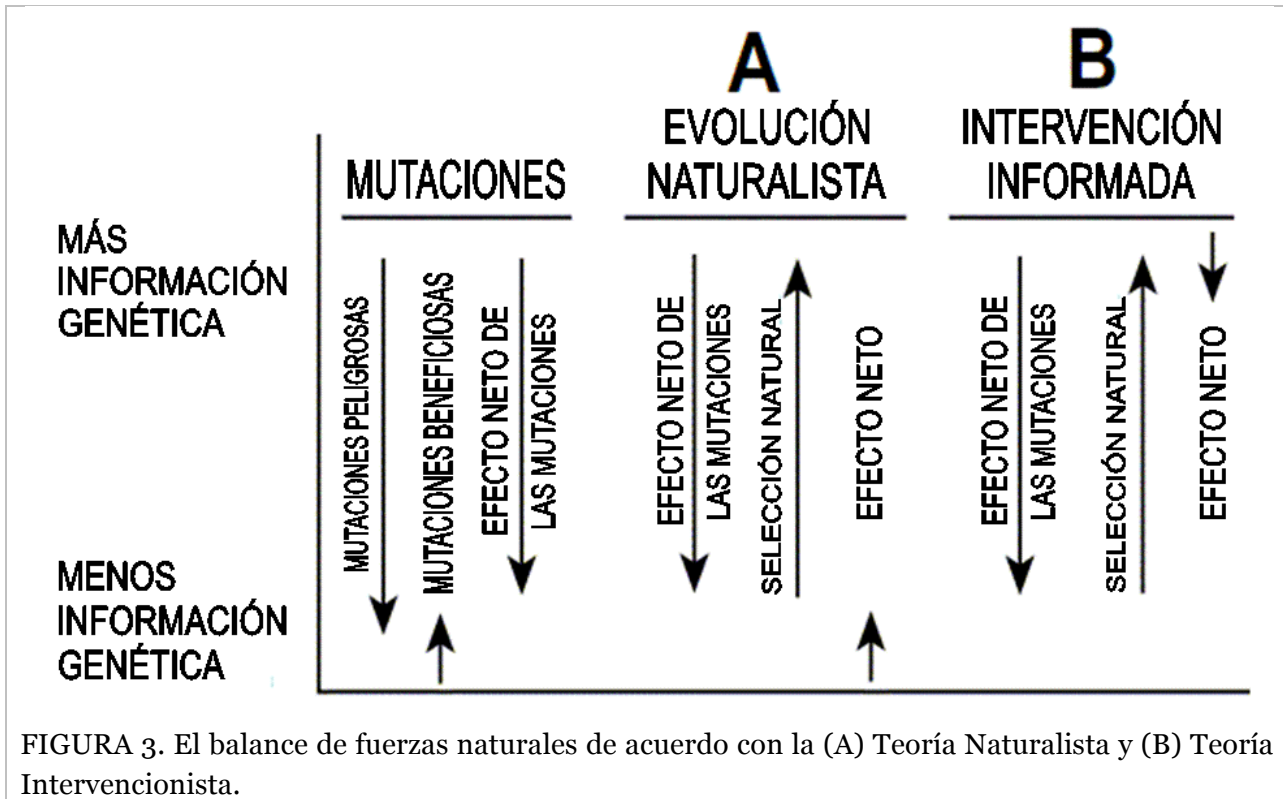


FIGURA 3. El balance de fuerzas naturales de acuerdo con la (A) Teoría Naturalista y (B) Teoría Intervencionista.

B. Intervencionismo

Tanto la Evolución Naturalista como la Intervención Informada reconocen en la selección natural un factor importante en el proceso de la microevolución, pero el papel específico que se le supone difiere en ambas teorías. Esta Teoría Intervencionista reconoce las mismas fuerzas, pero sugiere que el balance entre ellas es diferente. Edward Blyth anticipó la teoría de la selección natural de Charles Darwin, pero Blyth no era evolucionista. Vio la selección natural como una fuerza conservadora, manteniendo la especie por medio de la eliminación de los individuos débiles (Eiseley 1979). Lester y Bohlin (1989) han sugerido que Blyth fue más correcto que Darwin, y que los cambios evolutivos ocurren solamente dentro de ciertos límites. El Intervencionismo Informado sugiere que las mutaciones y la selección natural no son capaces de producir un aumento en la complejidad, generando nuevos genes y órganos. Son capaces solamente de cambiar a los animales dentro de los límites de su potencial genético original, y refrenar la caída hacia la extinción que de otra manera ocurriría, si la acumulación de las mutaciones perjudiciales no fuera mantenida a raya. La selección natural puede compensar casi completamente la mayoría de los efectos nocivos de las mutaciones, pero el cambio evolutivo neto es ligeramente descendente (FIGURA 3B). La selección natural actúa como un freno, para eliminar a muchos de esos individuos que han sido debilitados por las mutaciones, y refrenar así las fuerzas destructoras que pueden desencadenar las mutaciones.

Esta Teoría de la Selección Natural no es en realidad una idea nueva o radical, y no parece ir contra los datos que están disponibles, aunque Ridley (1993, p 508) afirma que “nadie duda seriamente que los procesos microevolutivos [descritos con anterioridad en su libro] son básicamente responsables de toda la evolución en la historia de la vida.” No respalda esa afirmación con pruebas genéticas convincentes de que el mecanismo propuesto pueda cumplir tal función, y algunos otros científicos no intervencionistas se cuestionan si la selección natural puede, en realidad, hacer algunas de las cosas que la síntesis neodarwinista afirma que hace

(Arthur 1984, cap. 4; Bakker 1985; Ho y Saunders 1979; John y Miklos 1988, p 336; Løvtrup 1987, cap. 12). Ellos no están sugiriendo que los animales fueron creados, sino que el proceso tradicional de mutación puntual y selección natural no es el proceso que genera cambios evolutivos importantes. La Teoría Intervencionista reconoce que la selección natural es una fuerza importante, pero sugiere que no es capaz de generar nuevas estructuras significativas, y que no hay ningún otro mecanismo evolutivo que lo pueda hacer.

VELOCIDAD DE EVOLUCIÓN

A. Evolución Naturalista

En la Teoría Naturalista toda nueva variabilidad es, en última instancia, resultado de mutaciones aleatorias. La reorganización del material genético suministra muchas nuevas combinaciones de rasgos para que la selección natural actúe sobre ellos, pero la materia prima es suministrada solamente por las mutaciones. Las mutaciones ocurren al azar en relación con las necesidades del organismo, y la mayoría de las mutaciones son nocivas. Por ende, las velocidades evolutivas son generalmente muy bajas; los cambios morfológicos significativos y la megaevolución requieren una cantidad fenomenal de tiempo.

B. Intervencionismo

Aún cuando los intervencionistas son generalmente vistos como anti-evolucionistas, el hecho es que los intervencionistas de una Tierra joven (los que creen que la Tierra es joven) tienen que creer en un proceso de cambio morfológico mucho más rápido y eficaz que los no intervencionistas. Se enfrentan a un período de tiempo más breve para la evolución de muchos géneros y especies de organismos ¿Es realista? En realidad hay importantes características de la Teoría Intervencionista que pueden ser favorables para velocidades de cambio rápidas. Antes que nada, los taxones mayores existían desde el principio. Todo lo que se necesita es un proceso de diversificación dentro de cada taxón importante. La Teoría Intervencionista no depende de que se desarrollen nuevos rasgos estructurales y bioquímicos a través de la mutación y la selección natural. La fuente de cambio proviene más bien de una suerte de potencial genético que ya estaba presente, de alguna pérdida de información y de la expresión diferencial de genes. El cambio evolutivo neto ha sido descendente, o hacia la pérdida de información. Así, el proceso de evolución no ha estado en función de las mutaciones beneficiosas poco comunes, sino que utiliza el alto nivel de información genética que era parte del diseño original. Cuando la influencia del ambiente permite cambios adicionales por pérdida de información, las numerosas mutaciones nocivas (cuyos efectos son, por demás, mantenidos a raya por la selección natural) aceleran el proceso de cambio biológico. Siendo así, las velocidades esperadas de cambio genético serían mucho más altas que las pronosticadas por la Teoría Naturalista.

De acuerdo con la teoría aquí presentada, gran parte de nuestra diversidad taxonómica actual ha sido resultado del cambio evolutivo limitado luego de una catástrofe mundial. Los grupos originales de plantas y animales se han diversificado en multitud de especies, según se fueron adaptando para llenar nichos específicos en las condiciones cambiadas después de la catástrofe. Si consideramos las condiciones que probablemente pudieron existir después de tal catástrofe mundial, y las comparamos con los factores que, como se sabe, favorecen el cambio genético rápido, descubrimos que las condiciones en ese momento serían, a la perfección, oportunas para un cambio rápido.

1. Abundancia de nichos potenciales desocupados a los que los organismos podían adaptarse. Los

animales que han colonizado islas con éxito han desarrollado, a menudo, un gran número de especies. Ejemplos de esto son las moscas de la fruta, las aves trepadoras de Hawai, y los pinzones de Darwin de las Islas Galápagos. Aparentemente, esta especialización es facilitada por nichos abiertos y, como resultado de ello, la falta de competencia (Ford 1964, cap. 2).

2. Antes del desarrollo de los ecosistemas equilibrados y maduros, la dinámica de las poblaciones sería inestable. Esto resultaría en la desaparición o el choque de la dinámica de la población: las poblaciones de animales se expanden, sobreviviendo todos los genotipos, hasta que agotan su abastecimiento de alimentos o hasta que las poblaciones en expansión de depredadores los alcanzan. Los choques poblacionales resultantes producen cuellos de botella poblacionales (un período con pocos individuos en la población) favorables para la especialización. Aquellos individuos mejor adaptados a nichos particulares tendrán las mejores oportunidades de sobrevivir al choque. Varias o muchas especies pueden ser creadas simultáneamente por una serie de tales ciclos (Carson 1975; Mettler et al. 1988, p 295).
3. Los cambios geológicos y ambientales rápidos favorecerían la separación de los organismos en poblaciones aisladas, lo que también facilita la especialización (Mayr 1970). Esto podría haber sido particularmente importante para los organismos acuáticos, las plantas, y los invertebrados terrestres, que probablemente pudieron haber sobrevivido a la catástrofe global en muchos bolsones dispersos y aislados. Cuando, después de la catástrofe, los animales se dispersaron sobre un mundo vacío habrían encontrado oportunidades casi ilimitadas de habitar los nuevos nichos disponibles y especializarse. En esta situación, inicialmente los ecosistemas habrían sido simples y relativamente inestables. Mientras no se desarrollaron los ecosistemas maduros, probablemente ocurrirían muchas fluctuaciones de poblacionales. Éstos, junto a cambios geológicos rápidos en el período de recuperación, dividirían a las poblaciones animales en poblaciones más pequeñas. El resultado sería un potencial para velocidades muy rápidas de cambio biológico después de la catástrofe mundial (quizás la situación más oportuna para la especialización que pudiéramos imaginar). La velocidad de cambio disminuiría cuando se estabilizaran las dinámicas ambientales y poblacionales, los nichos disponibles se llenaron con especies cada vez más especializadas, y los ecosistemas se volvieron más complejos y balanceados.

La implicación general de esta teoría es que la evolución, con el potencial del sistema genético, puede ser muy rápida cuando las condiciones son oportunas. La mayor parte de las especies modernas (recientes, o del Holoceno) de animales se desarrolló durante los primeros pocos centenares o miles de años después de la catástrofe global. Aunque comúnmente se asume que la especialización requiere cientos de miles o aún millones de años, incluso en los tiempos actuales la introducción de monos, aves, copépodos y polillas a nuevas áreas geográficas ha causado un cambio, equivalente a nuevas subespecies o aún especies en espacios de tiempo de van de 30 a 1,000 años (Ashton, Flinn y Griffiths 1979 [monos verdes]; Baker 1987 [mynas]; Johnson 1953 [copépodos]; Johnston y Selander [gorriones domésticos] 1964; Zimmerman [polillas] 1960).

Hay pruebas de que los cuellos de botella poblacionales reducen generalmente la variabilidad genética (aunque también generalmente solamente se pierden los alelos infrecuentes). Este es un posible desafío para nuestra teoría de la evolución posterior a la catástrofe, debido a la pérdida esperada de variabilidad genética en aquellas especies con un pequeño número de individuos sobrevivientes a la catástrofe. Esto nos lleva a sugerir que debe haber mecanismos para incrementar rápidamente la variabilidad genética después de un cuello de botella poblacional. Observaciones de una variabilidad genética muy superior a la que se esperaba, luego de cuellos de botella experimentales o naturales, suministran algunas evidencias sobre la existencia de

tales mecanismos (Carson y Wisotzkey 1989; Dessauer, Gee y Rogers 1992; Mettler, Gregg y Schaffer 1988, p 296; Terzian y Biemont 1988). Existen evidencias de que el estrés ambiental o genético produce inestabilidad genética, con velocidades aumentadas tanto de recombinación como de mutación, resultado de la actividad más alta de los elementos móviles (genes saltadores) (Fontdevila 1992; 1987, Parsons 1988). Los elementos móviles parecen causar la mayoría de las mutaciones espontáneas en el género *Drosophila* (moscas de la fruta) (Langridge 1987) y en otras células eucariotas (Reanna 1985). También han sido implicados en la transferencia de la información genética de un tipo de organismo a otro, incluso de un reino a otro (Amabile - Cuevas y Chicurel 1993). Algunos incluso han sugerido que el estrés ambiental puede “inducir” mutaciones que serían beneficiosas al organismo, aunque tal cosa es muy polémica (Cairns, Overbaugh y Miller 1988; Lenski y Mittler 1993; Moffat 1989; Revkin 1989).

Una extensión de esta hipótesis sugiere que los sistemas genéticos originales contenían opciones preprogramadas susceptibles a la inducción ambiental. Quizás los organismos fueron diseñados originalmente con un mecanismo eficiente para aumentar la variabilidad genética, para satisfacer las condiciones cambiantes. Estos mecanismos pueden haber sufrido daños por mutaciones, luego de ese entonces, y ya no son tan eficientes o tan beneficiosos como lo fueron originalmente. Quizás, originalmente los elementos móviles hacían solamente movimientos ordenados entre sitios específicos en los cromosomas. Algunos de tales movimientos todavía son muy específicos, pero los cambios en el sistema por mutación pueden haber reducido su especificidad.

GENES REGULADORES Y HETEROCRONÍA EN LA EVOLUCIÓN

A. Evolución Naturalista

Se han realizado avances en la Teoría Evolutiva convencional en la comprensión de los procesos que pueden generar cambios importantes con un mínimo de innovación genética. Estos procesos se centran en los cambios en genes reguladores y en la alteración de procesos de crecimiento durante el desarrollo embriológico (vea Alberch 1985; Arthur 1984; Avers 1989; Futuyma 1986; Gould 1977; McKinney y McNamara 1991; Valentine 1992; Valentine y Campbell 1975; Valentine y Erwin 1987).

El material genético contiene tanto genes estructurales (que producen proteínas específicas) como genes reguladores (que controlan la activación de los genes estructurales y determinan cuándo, en qué células, y por cuánto tiempo, cada gen estructural producirá su proteína única). Se ha reconocido que producir cambios evolutivos importantes simplemente por medio de una sucesión de mutaciones en los genes estructurales sería un proceso dolorosamente lento e improbable. Se ha sugerido un proceso diferente que depende más bien de cambios en los genes reguladores. El primer paso en el proceso sería la evolución de una gran variedad de genes estructurales, a través de la duplicación de genes, las mutaciones y la selección natural. Cuando los sistemas vivientes contienen un juego de genes estructurales suficientemente diversos, planes de cuerpo nuevos serían resultado de cambios en los sistemas de genes reguladores, cambiando los patrones de activación de los genes estructurales. Los nuevos planes de cuerpo serían, en su mayor parte, sólo nuevas combinaciones de características que ya estaban presentes, y por consiguiente el establecimiento de estos nuevos planes de cuerpo (nuevos filo) podía seguir rápidamente, en relación con el tiempo geológico (pero todavía en el orden de los miles a millones de años).

Se afirma que los cambios reguladores pueden ser particularmente eficaces si modifican el patrón de

desarrollo embriológico. Una mínima medida de cambio genético en la sincronización de los eventos de desarrollo (heterocronía) podría resultar en una evolución morfológica importante. Acelerar o retrasar la época de madurez reproductiva (la adultez) en relación con el crecimiento físico puede provocar efectos muy diferentes dependiendo de la dirección del cambio. Por ejemplo, acelerar la maduración en comparación con el crecimiento físico puede resultar en pedomorfosis, que es la retención de características infantiles en los adultos. Si resulta en adultos con tamaño de cuerpo pequeño, se llama progénesis; y si el adulto es por lo menos tan grande como su forma ancestral pero conserva características infantiles en el estado adulto, se llama neotenia. Algunas salamandras tienen branquias cuando son larvas, pero no en su forma adulta. Las otras especies neoténicas conservan las branquias cuando adultas (Figura 4).

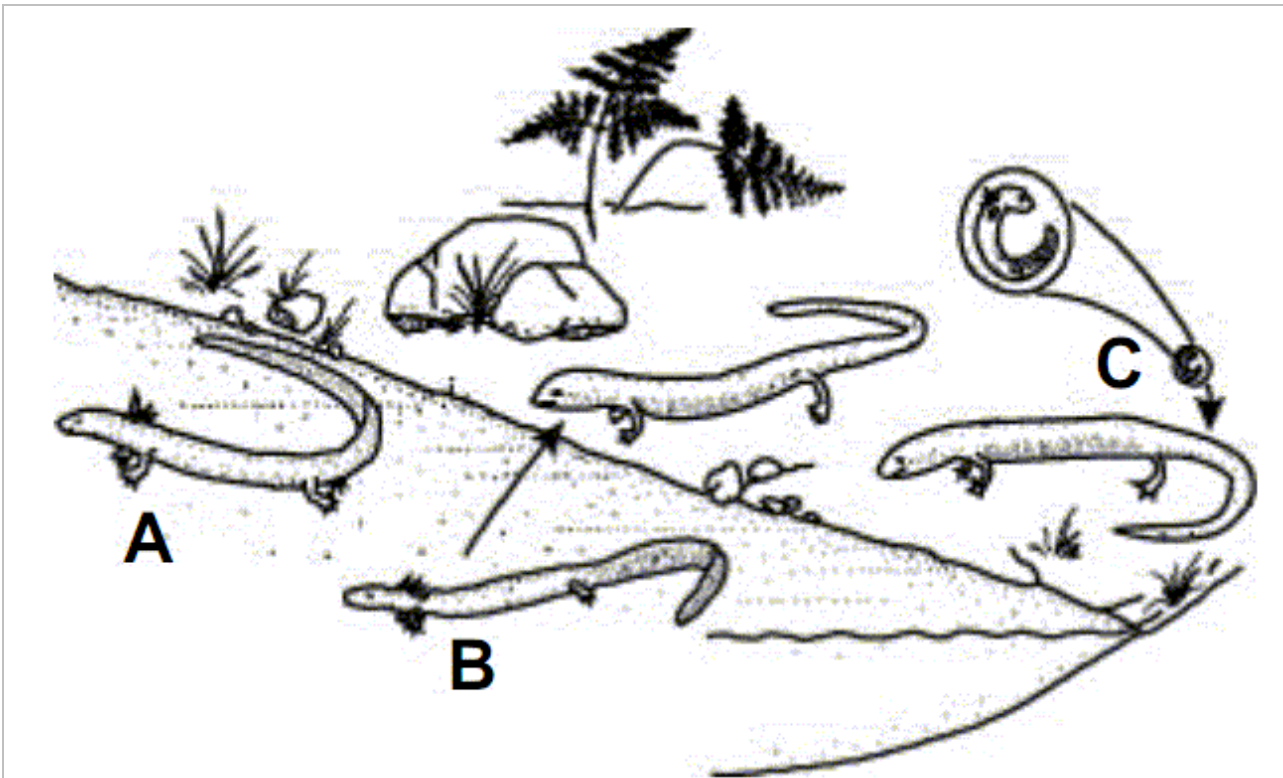


FIGURA 4. Tres ciclos vitales de salamandras diferentes: (A) salamandra acuática adulta con branquias de larva y aleta de cola; (B) larva acuática con branquias y aleta de cola que se hacen un adulto terrestre sin branquias o aleta de cola; (C) salamandra completamente terrestre con larvas que pierden sus branquias y aleta cuando salen del cascarón del huevo. Ilustración dibujada por Carole B.

Aparentemente, la sincronización de los eventos en estado embrionario controla el patrón de rayas en algunas cebras. Las rayas sobre la parte posterior más baja de la cebra *Equus burchelli* están extensa e irregularmente espaciadas, como resultado de velocidades de crecimiento diferenciales del embrión después de que el dibujo de raya está establecido. El patrón de rayas en *Equus grevyi* no está establecido hasta que ese crecimiento diferencial está terminado, y por consiguiente, las rayas en el adulto de esta especie están espaciadas más equitativamente (Figura 5).

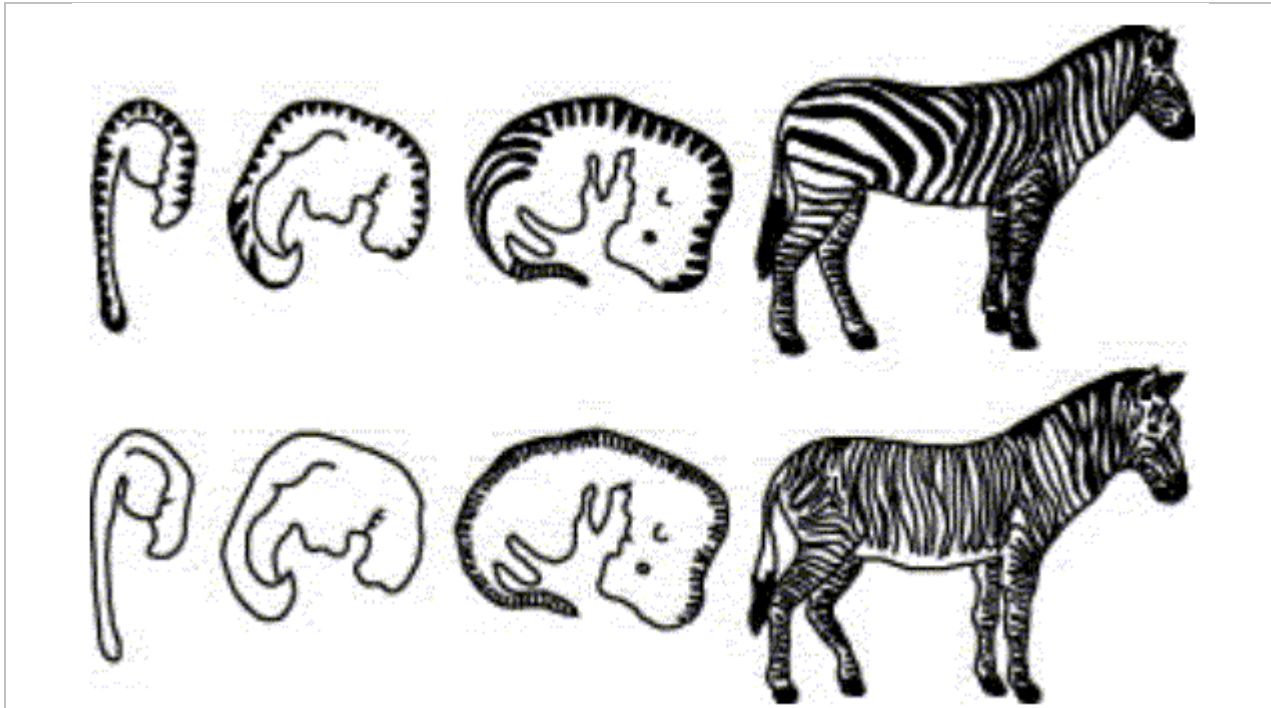


FIGURA 5. Desarrollo embrionario y patrones de rayas de las cebras *Equus burchelli* (arriba) y *Equus grevyi* (parte inferior). Ilustración dibujada por Carole B. (según Alberch 1985).

Se ha propuesto la alometría, o el crecimiento diferencial, para explicar las diferencias, por ejemplo, entre algunas clases de titanotheros fósiles (Figura 6) (Futuyma 1986, p 368). El cambio de una especie a otra es solamente un aumento del tamaño general, y el crecimiento proporcionalmente más rápido del cuerno y de algunas otras características faciales. Estos ejemplos ilustran la teoría de cómo unos pequeños cambios genéticos a través de largos períodos de tiempo pueden producir una evolución morfológica significativa.

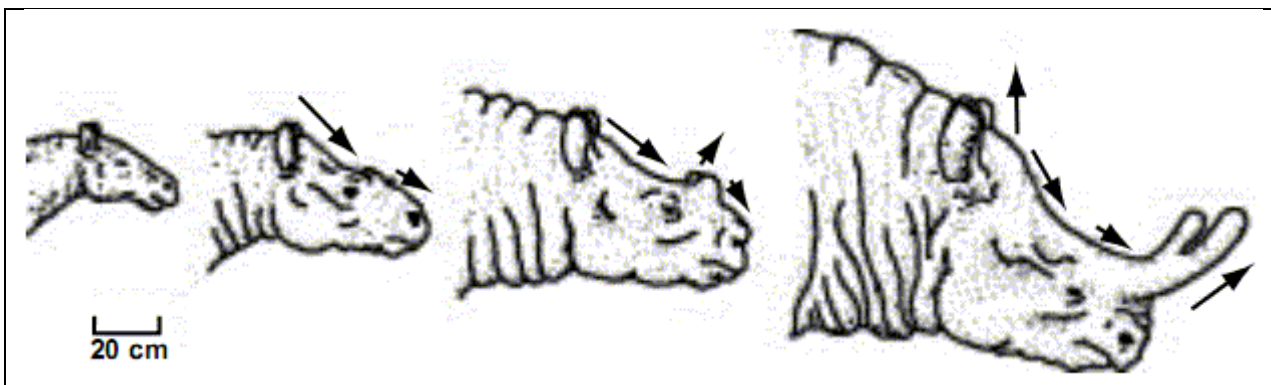


FIGURA 6. Cuatro especies de titanotheros fósiles que muestran crecimiento alométrico. Las flechas indican el crecimiento respectivo en comparación con la especie a su izquierda. Ilustración dibujada por Carole B. (según Futuyma 1986).

B. Intervencionismo

De acuerdo con la Teoría Intervencionista, los procesos (descritos anteriormente) de las mutaciones de genes reguladores y la heterocronía no podían producir nuevos planes de cuerpo u otros cambios importantes, pero en niveles taxonómicos más bajos (por ejemplo, dentro de una familia) quizás ayudarían a explicar cómo

podía ocurrir rápidamente una cantidad de cambios importante. El juego original de genes estructurales y reguladores para cada plan de cuerpo no surgió por mutación y selección natural, sino que fue inventado por diseño inteligente. Los mecanismos descritos arriba son parte del proceso para introducir variaciones dentro de cada plan de cuerpo, con el propósito de permitirle a las especies que se adapten a los cambios en su medio ambiente. El modelo de activación de gen de Oster y de Alberch (1982) también sugiere cómo pudieron ocurrir cambios morfológicos cambiando de un “programa” embriológico a otro, con cada programa conduciendo a una morfología diferente. Se han propuesto otros mecanismos, pero están más allá del propósito de este trabajo.

SOCIOBIOLOGÍA

Una teoría naturalista de la evolución debe poder explicar el origen de todo comportamiento animal, y la sociobiología afirma poder aportar el mecanismo para lograrlo. Un artículo anterior (Brand y Carter 1992) debatió sobre la sociobiología, su éxito al explicar muchos aspectos del comportamiento animal, y sus implicaciones para la biología humana. Se discutirán a continuación explicaciones alternativas para los datos en este campo.

A. Evolución Naturalista

La Teoría de la Sociobiología afirma que el comportamiento de los animales está determinado biológicamente (por ejemplo, controlado genéticamente) y que su evolución ha sido gobernada por la competición evolutiva incesante entre los genes. Los comportamientos complejos se han desarrollado a partir de comportamientos simples, en general de simples rutinas de mantenimiento como acicalarse, comer, y defenderse. Estos comportamientos se tornaron elaborados en comportamientos más complejos con nuevas funciones. El comportamiento social complejo, incluyendo el comportamiento “altruista” en apariencias, ha evolucionado solamente cuando este comportamiento resultó en el aumento de la adecuación inclusiva a través de la selección de familia. En otras palabras, un animal llevará a cabo solamente esos comportamientos que maximizarán la transferencia de sus genes, ya sea a través de su propia supervivencia y reproducción o ayudando a la supervivencia y la reproducción de sus parientes que comparten muchos de los mismos genes que él tiene. Por lo tanto, no hay comportamiento realmente altruista; el comportamiento que parece altruista sólo se ha desarrollado porque sirve a los intereses de los “genes egoístas” y ha incrementado el potencial de estos genes a ser transferidos a una mayor descendencia.

B. Intervencionismo

De acuerdo con la Teoría Intervencionista los animales originales tenían los niveles más grandes de complejidad en su comportamiento, y las interacciones inter-específicas e intra-específicas entre los organismos estaban finamente sintonizadas y armoniosas al máximo al principio de la vida sobre la Tierra. Conflictos potenciales entre los animales en cuanto a la división del territorio y otros recursos fueron resueltos originalmente por representaciones convencionales no perjudiciales, como todavía son comunes en varios animales. Ejemplos de esto incluyen los combates de lucha entre las serpientes de cascabel machos, los latigazos de cola entre las lagartijas o las “peleas” a cabezazos. El verdadero comportamiento altruista pudo haber sido mucho más común. Originalmente, quizás fue común para los animales casi adultos ayudar a sus padres a criar la próxima prole o camada. Los mecanismos de control demográfico también estaban mucho más afinados que en la actualidad. Los mecanismos conductuales para mantener un equilibrio ecológico

estable estaban integrados en la configuración genética de los animales; partes de un sistema ecológico que se originó más bien a través del diseño inteligente que de la selección.

Los mecanismos conductuales instintivos que previnieron los conflictos dañinos no estaban sujetos originalmente a cambios por mutaciones aleatorias. A causa de la protección adecuada frente al daño por mutaciones, los individuos con éstos mecanismos conductuales no estarían sujetos a la competición desfavorable de otros individuos que pudieran beneficiarse haciendo “trampas” conductuales. Con la introducción de las mutaciones aleatorias estos mecanismos conductuales comenzaron a degradarse.

La selección natural, y especialmente la selección de familia, ha actuado para frenar tal degradación. Los comportamientos altruistas que han sobrevivido a los efectos negativos de las mutaciones son principalmente aquellos que han sido protegidos por la selección de familia y que incrementa la adecuación inclusiva del organismo. Cuando las mutaciones empezaran a provocar la pérdida de algunos de los patrones de comportamiento creados originalmente, la selección natural tendría que entrar en juego de manera inevitable y determinar si el tipo original o el mutado se volverían más comunes. Si las mutaciones en un ave de sexo femenino quitaran el patrón original de ayudar a sus padres a criar su descendencia, y construye su propio nido, probablemente comenzaría a producir crías a una edad más temprana, y tendría más descendencia a lo largo de su vida, que otras aves jóvenes que comenzarían a reproducirse después (éste es el mismo resultado que cabría esperar según la Teoría Naturalista). Como consecuencia, el genoma “no ayudador” devendría más común y finalmente reemplazaría al genoma “ayudador.” Por otro lado, en algunas situaciones los genes del comportamiento “altruista” son favorecidos por la selección de familia, y por consiguiente, continuarán siendo comunes en la población. El arrendajo de matorral de Florida vive en una situación en la que los jóvenes no se reproducen con éxito durante el primer año de vida, y por consiguiente su adecuación inclusiva será incrementada si ayudan a sus padres a criar los polluelos que comparten muchos genes con ellos. De este modo, existirán más copias de sus genes en la población que si no ayudaran a sus padres durante ese primer año, y por lo tanto, la selección de familia favorecerá la retención del comportamiento “altruista” en este ambiente.

Las mutaciones y la selección natural no tienen la capacidad de mirar el “cuadro general” y ver qué es mejor para el balance ecológico general. La selección natural es estrictamente miope, favorece cualquier cambio que incremente la reproducción exitosa. El resultado final de la regla de la selección natural en la naturaleza es el lado competitivo y cruel de la naturaleza.

CONCLUSIÓN

Esta Teoría Intervencionista tiene varias implicaciones para el sistema genético, además de sugerencias para futuras investigaciones. Una implicación obvia es que con variabilidades genéticas adecuadas y ambientes cambiantes, pueden ocurrir rápidamente cambios morfológicos y especialización, incluso con órdenes de magnitud más rápido de lo que se cree comúnmente. No debe esperarse que las poblaciones animales que están bien adaptadas a su ambiente cambien, pero la evolución rápida dentro de ciertos límites es vista como la expectativa normal bajo algunas condiciones ambientales, especialmente cuando están ocurriendo cambios ambientales rápidos.

Proponemos que los cambios evolutivos hayan ocurrido solamente dentro de límites definidos, pero tales límites no están en el nivel de especie. Debido a la subjetividad involucrada al definir categorías superiores en

grupos de animal diferentes, no será posible definir los límites de los grupos originales de animales y plantas en términos de un nivel taxonómico específico, tal como familia o género, pero un análisis preliminar nos sugiere que casi todas las especies modernas, y probablemente los géneros más modernos y quizás algunas familias, han resultado de las modificaciones de las especies creadas originalmente.

Estos cambios involucraron mutaciones y selección natural, la pérdida de algo de información, y la adaptación a ambientes cambiantes. Los cambios en los genes reguladores probablemente han sido un factor importante haciendo posible el cambio rápido, ya que los cambios genéticos pequeños producen efectos fenotípicos relativamente grandes. ¿Pudieron incluso haber sido resultado de estos procesos las series de titanotheros y caballos?

La Teoría Naturalista propone que los genes estructurales existentes se acumularon a través de la acción de las mutaciones, la recombinación, y la selección natural. Se cree que este proceso ha sido facilitado por la duplicación de genes, produciendo el material genético excedente que podía ser modificado por mutaciones, deviniendo eventualmente nuevos genes codificadores de nuevas proteínas. Gran parte del material genético en los organismos vivos consta de “ADN silencioso” sin función conocida. Parte de este ADN contiene pseudo-genes, que parecen ser copias de genes conocidos, pero con errores en ellos. Los pseudo-genes y otras formas de ADN silencioso son interpretados generalmente como genes repetidos que pueden evolucionar en nuevos genes.

Se está reconociendo que una mayor cantidad del “ADN chatarra” de lo que se creía es funcional (Nowak 1994; Reynaud et al. 1989). Pensamos que esta tendencia continuará, y se encontrará que una porción mucho más grande de ADN está involucrada en la regulación, de lo que se reconoce actualmente. Cuando consideramos todos los mecanismos de control necesitados para regular cuándo y dónde se hará cada proteína y en qué cantidad; el desarrollo de cada órgano diferente y su crecimiento e integración con otros órganos; el funcionamiento de los extraordinariamente complejos sistemas bioquímicos en cada célula, así como controlar cuán larga será su nariz, se vuelve evidente que es necesario un vasto complejo de genes reguladores. Indudablemente, hay muchos más genes reguladores que genes estructurales, y predecimos que en la mayoría de los organismos, la cantidad de ADN necesario para los genes estructurales y reguladores es mucho más grande que lo reconocido en la actualidad.

Sin embargo, no podemos descartar la posibilidad de que en algunos casos las mutaciones hayan producido copias adicionales de genes. Por ejemplo, es desconcertante por qué la cantidad de ADN por organismo varía en dos órdenes de magnitud en peces y en insectos, y en tres órdenes de magnitud en algas y en angiospermas (John y Miklos 1988, p 150).

¿Es posible en realidad que los complejos de genes estructurales y reguladores se originaran a través de mutaciones, recombinación, y selección natural? Esto requiere que el ADN duplicado acumule gradualmente los cambios beneficiosos que pueden ser seleccionados posteriormente, y que este proceso pueda producir un nuevo gen con una nueva función. ¿Es posible que esto ocurra sin participación inteligente, produciendo no sólo un nuevo gen estructural sino también el complejo de genes reguladores que lo reconocen y controlan? Predecimos que la respuesta es no.

Se ha propuesto que la evolución de la resistencia a los insecticidas, y las nuevas enzimas que aparecen en los cultivos de bacterias, etcétera, en el laboratorio, son ejemplos de este proceso. A medida que mejore

nuestro conocimiento de los detalles del material genético, al mismo tiempo, al mismo tiempo que desarrollamos técnica más eficaces para analizarlo, será posible evaluar la teoría de que las mutaciones y la selección natural pueden producir nuevos genes. ¿Son en realidad nuevas las enzimas que aparecen en los cultivos de bacterias, o son sólo la activación del potencial genético que ya estaba allí, pero no en uso (o a un bajo nivel) antes de que el entorno fuera cambiado (Opadía - Kadima 1987)?

La investigación debe concentrarse en determinar la información genética exacta en los organismos utilizados en la investigación descrita arriba, y así se conocerá si los nuevos genes aparecen realmente a través del proceso teorizado. Quizás será posible también inducir velocidades de mutación suficientemente aceleradas como para intentar duplicar el proceso de evolución de los genes en el laboratorio. También se están haciendo esfuerzos para desarrollar simulaciones en computadora de los sistemas genéticos (Maynard Smith 1992). Cuando mejore nuestro conocimiento de los mecanismos genéticos, quizás el grado de desarrollo de tales modelos podía ser suficiente para comprobar de manera realista las teorías de evolución de los genes.

Nos parece más probable que cualquier proceso de cambio genético que dependa de las mutaciones aleatorias como fuente final de nueva información tenderá a producir desorden, y que nunca construirá ningún complejo nuevo de genes. Hasta que ese pronóstico pueda ser falseado, la teoría de la megaevolución naturalista de las categorías superiores a partir de un antepasado común se sostendrá sobre cimientos débiles.

Las evidencias nos indican que ocurrieron especialización y cambios morfológicos, y la reinterpretación de la genética evolutiva presentada aquí es propuesta como un paso hacia la comprensión del proceso de cambio que ha transformado la vida de su estado original creado a su adaptación actual a las condiciones modernas. Proponemos que estos mecanismos genéticos son suficientes solamente para diversificar y adaptar la vida a partir del taxón creado originalmente, y que no puede producir un aumento en la complejidad de la vida. Las evidencias de un mecanismo genético adecuado para producir aumento de complejidad y nuevos planes de cuerpo son más que imprescindibles.

REFERENCIAS

- Alberch P. 1985. Problems with the interpretation of developmental sequences. *Systematic Zoology* 34:46-58.
- Amabile-Cuevas CF, Chicurel ME. 1993. Horizontal gene transfer. *American Scientist* 81:332-341.
- Arthur W. 1984. *Mechanisms of morphological evolution*. NY: John Wiley.
- Ashton EH, Flinn RM, Griffiths RK. 1979. The results of geographic isolation on the teeth and skull of the green monkey (*Cercopithecus aethiops sabaeus*) in St. Kitts — a multivariate retrospect. *Journal of Zoology, London* 188:533-555.
- Avers CJ. 1989. *Process and pattern in evolution*. NY: Oxford University Press.
- Baker AJ. 1987. Rapid genetic differentiation and founder effect in colonizing populations of common mynas (*Acridotheres tristis*). *Evolution* 41:525-538.
- Bakker RT. 1985. Evolution by revolution. *Science* 85:72-80.
- Barash D. 1974. The evolution of marmot societies: a general theory. *Science* 185:415-420.
- Brand LR, Carter RL. 1992. Sociobiology: the evolution theory's answer to altruistic behavior. *Origins* 19:54-71.
- Cain AJ. 1989. The perfection of animals. *Biological Journal of the Linnean Society* 36:3-29.
- Cairns J, Overbaugh J, Miller S. 1988. The origin of mutants. *Nature* 335:142-145.
- Carson HL. 1975. The genetics of especialización at the diploid level. *American Naturalist* 109:83-92.
- Carson HL, Wisotzkey RG. 1989. Increase in genetic variance following a population bottleneck. *American*

- Naturalist 134:668-673.
- Dessauer HC, Gee GF, Rogers JS. 1992. Allozyme evidence for crane systematics and polymorphisms within populations of sandhill, sarus, Siberian and whooping cranes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 1:279-288.
- Diamond JM. 1981. Flightlessness and fear of flying in island species. *Nature* 293:507-508.
- Dilger WC. 1960. The comparative ethology of the African parrot genus *Agapornis*. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 17(6):649-685.
- Dilger WC. 1962. The behavior of lovebirds. *Scientific American* 206:88-98.
- Dodson EO, Dodson P. 1985. *Evolution: process and product*. Boston: PWS Publishers.
- Eiseley LC. 1979. *Darwin and the mysterious Mr. X*. NY: Harcourt Brace Jovanovich.
- Endler JA. 1986. *Natural selection in the wild*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Fontdevila A. 1992. Genetic instability and rapid specialization: are they coupled? *Genetica* 86:247-258.
- Ford EB. 1964. *Ecological genetics*. NY: John Wiley.
- Futuyma DJ. 1986. *Evolutionary biology*. 2nd ed. Sunderland, MA: Sinauer Associates, Inc.
- Gould SJ. 1977. *Ontogeny and phylogeny*. Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University Press.
- Hinegardner R. 1976. Evolution of genome size. En: Ayala FJ, editor. *Molecular Evolution*. Sunderland, MA: Sinauer Associates, Inc., p 179-199.
- Ho MW, Saunders PT. 1979. Beyond neo-Darwinism — an epigenetic approach to evolution. *Journal of Theoretical Biology* 78:573-591.
- John B, Miklos GLG. 1988. *The eukaryote genome in development and evolution*. Boston, MA: Allen and Unwin.
- Johnson MW. 1953. The copepod *Cyclops dimorphus* Kiefer from the Salton Sea. *American Midland Naturalist* 49:188-192.
- Johnston RF, Selander RK. 1964. House sparrows: rapid evolution of races in North America. *Science* 144:548-550.
- Langridge J. 1987. Old and new theories of evolution. In: Campbell KSW, Day MF, editors. *Rates of Evolution*. London: Allen and Unwin, p 248-262.
- Lenski RE, Mittler JE. 1993. The directed mutation controversy and neo-Darwinism. *Science* 259:188-194.
- Lester LP, Bohlin RG. 1989. *The natural limits to biological change*. 2nd edition. Dallas, TX: Probe Books, Word Publishing.
- Løvtrup S. 1987. *Darwinism: the refutation of a myth*. NY: Croom Helm.
- McKinney ML, McNamara KJ. 1991. *Heterochrony: the evolution of ontogeny*. NY: Plenum Press.
- Maynard Smith J. 1989. *Evolutionary genetics*. NY: Oxford University Press.
- Maynard Smith J. 1992. Byte-sized evolution. *Nature* 355:772-773.
- Mayr E. 1970. *Populations, species, and evolution*. Cambridge, MA: Belknap Press.
- Mettler LE, Gregg TG, Schaffer HE. 1988. *Population genetics and evolution*. Englewood Cliffs, NJ: Prentice Hall.
- Moffat AS. 1989. A challenge to evolutionary biology. *American Scientist* 77:224-226.
- Nowak R. 1994. Mining treasures from "junk DNA." *Science* 263:608-610.
- Opadia-Kadima GZ. 1987. How the slot machine led biologists astray. *Journal of Theoretical Biology* 124:127-135.
- Oster G, Alberch P. 1982. Evolution and bifurcation of developmental programs. *Evolution* 36:444-459.
- Parsons PA. 1987. Evolutionary rates under evolutionary stress. *Evolutionary Biology* 21:311-347.
- Parsons PA. 1988. Evolutionary rates: effects of stress upon recombination. *Biological Journal of the Linnean Society* 35:49-68.
- Reanna DC. 1985. The origin, nature and significance of genetic variation in prokaryotes and eukaryotes. En: Campbell KSW, Day MF, editors. *Rates of Evolution*. Boston, MA: Allen and Unwin, p 235-247.
- Revkin AC. 1989. March of the fire ants. *Discover* 10(3):71-76.

- Reynaud C, Dahan A, Anquez V, Weill J. 1989. Somatic hyperconversion diversifies the single VH gene of the chicken with a high incidence in the D region. *Cell* 59:171-183.
- Ridley M. 1993. *Evolution*. Boston, MA: Blackwell Scientific Publications.
- Simpson GG. 1953. *The major features of evolution*. NY: Columbia University Press.
- Terzian C, Biemont C. 1988. The founder effect theory: quantitative variation and mdg-1 mobile element polymorphism in experimental populations of *Drosophila melanogaster*. *Genetica* 76:53-63.
- Valentine JW. 1992. The macroevolution of phyla. En: Lipps JH, Signor PW, editors. *Origin and Early Evolution of the Metazoa*. Vol. 10 in *Topics in Geobiology* (Stehli FG, Jones DS, series editors). NY: Plenum, p 525-553.
- Valentine JW, Campbell CA. 1975. Genetic regulation and the fossil record. *American Scientist* 63:673-680.
- Valentine JW, Erwin DH. 1987. Interpreting great developmental experiments: the fossil record. En: Raff RA, Raff EC, editors. *Development as an Evolutionary Process*. NY: Alan Liss, p 71-107.
- Zimmerman EC. 1960. Possible evidence of rapid evolution in Hawaiian moths. *Evolution* 14:137-138.