

aplicable lo es el Decreto 2895 de 1963. Esto lo ordena así el artículo 860 del Código Judicial cuando estatuye:

“Las disposiciones de este capítulo (el de expropiaciones del Código Judicial) no se oponen a la vigencia de las contenidas en leyes sobre expropiaciones por causa de utilidad pública que tienen carácter sustantivo o administrativo, o que dan reglas sobre el monto de los avalúos”.

[Faint, illegible text from the reverse side of the page, appearing as bleed-through.]

LA NUEVA SINTESIS

LA NUEVA SINTESIS

[Faint, illegible text from the reverse side of the page, appearing as bleed-through.]

[Faint, illegible text from the reverse side of the page, appearing as bleed-through.]

BIOLOGIA



LA NUEVA SINTESIS

La idea de la inmovilidad de las especies la presentaron John Ray (1704) en la "Historia Plantarum" y Carl Linnaeus en el "Systema Naturae" (1735). Sobre evolución, o sea sobre la movilidad de las especies, trató extensamente Buffon en la "Histoire Naturelle des Animaux" (1760) pero fue Lamarck en "Philosophie Zoologique" (1809) quien dio una hipótesis científica sobre la evolución. Lamarck en sus dos libros "Histoire Naturelle des Animaux sans Vertebres" y en "Philosophie Zoologique" postuló la teoría sobre los cambios graduales que sufren los animales en el proceso evolutivo.

Para Lamarck todas las formas vivientes son una serie continua que no admite divisiones; por lo tanto los órdenes, las familias, los géneros, y las especies son divisiones artificiales, convenientes para enseñar pero inexistentes. Pero en esta serie hay parentelas más o menos cercanas o áreas de diferenciación a distintas distancias entre sí. Este problema planteado por Jean Lamarck se resume en la existencia de grados de relación o, lo que es lo mismo, tipos de parentela ancestral. Los descendientes de una cierta parentela, según Lamarck, cambian con el pasar del tiempo hacia formas más y más adaptables al medio ambiente en que son llamados a actuar. En suma, los animales evolucionaron de formas más primitivas a formas más complejas y es este cambio continuo lo que los hace evolucionar y diferenciarse entre sí.

En realidad, Lamarck presenta postulados antes de haberlos procesado en el rigor definitivo de la experimentación. Este era hábito de la época de la cual el genio de Lamarck no pudo sustraerse. El solo raciocinio no es suficiente para desarrollar en toda su plenitud, y con toda la riqueza de detalles que la haga provocante, una teoría como la que él proponía. Era necesario que él avanzara ejemplos universales de plantas y de animales en proceso a cambiar y con una historia evolutiva plausible. Además hubiera sido indispensable que pasara a experimentar la hipótesis con una metodología que permitiera la repetición de esos mismos experimentos. Lamarck no hizo otra cosa que pensar sobre el problema a la manera griega, sin profundizar jamás en sus mecanismos, en él cómo se efectuaban tales cambios en las especies. Lamarck notó, como los griegos, que un aspecto fundamental de la materia es el cambio. Según Lamarck la "masa" (no es muy claro lo que quería decir por masa) evoluciona moviéndose hacia arriba, hacia mayor complejidad y mejor manera de adaptarse. "Cada reino (animal o vegetal) posee una escalera de complejidades de organización por la cual se mueven paso a paso y en la parte principal de la masa y no entre las especies o entre los géneros. . ." El pensamiento no es muy claro aunque taxonómicamente genial. Para Lamarck los cambios en los géneros y en las especies no producen sino "anomalías o digresiones". El habló de un gran flux de la masa como el movimiento básico de la evolución. Lo que está a la base de este continuo movimiento y que debe alimentarlo es la generación espontánea de los organismos vivos de la materia inorgánica (ver Gillispie, 1959). Según Lamarck se produce este cambio, el flux, todos los días y, cuando se produce, la masa comienza a subir la escalera de la vida. Al finalizar la escalera está el hombre. Según Lamarck el hombre representa la última, la etapa máxima, en la escalera evolutiva. Naturalmente que al llegar arriba la masa total de la vida no aumenta; o sea que no se producen excesos de población porque la población humana en este esquema se autocontrola regresando a ser material inorgánico para más tarde volver a subir la escalera de la vida (ver Simpson, 1964).

Al biólogo moderno le preocupa que en el sistema de Lamarck no es posible que ninguna especie haya podido desaparecer, lo cual es un error muy grave (Simpson, 1964). Sabemos por la paleontología que las especies vivientes representan 1/10 de las fósiles. Esto significa que la mayoría de las especies encontraron solo fracaso y no presentaron más que callejones sin salida (Le Gros Clark, 1960). Igualmente grave es que el sistema de Lamarck presupone la inmovilidad de los grupos taxonómicos más allá de los géneros. Mientras

que la especiación para la nueva síntesis es precisamente la multiplicación de las especies (Myr, 1948; 1963).

Darwin, aunque no fuera un biólogo profesional (Crowson, 1958), era uno de esos "dilettanti" con gran genialidad sintética ayudada por mucha industria, penetración y universalidad (Waddington, 1958). La capacidad de experimentación de Darwin puede apreciarse en muchos de sus trabajos en Botánica (Darwin, 1872, 1876; 1877; 1880; 1887; 1899). Su penetración y síntesis entusiasman en sus trabajos sobre los arrecifes (Darwin, 1872). Véanse también los trabajos de que habla Yonge en su Biología de los corales (Yonge, 1940).

Aunque Darwin tampoco formuló exactamente su teoría sobre el lugar que ocupa la selección natural en la formación gradual de los cambios evolutivos, supo documentarla muy bien y con una claridad que no permite sino esa conclusión.

Las fallas que acusó su teoría fueron fallas naturales en una época que no había aún descubierto los trabajos genéticos de Mendel. Los que creen que el Darwinismo está liquidado hacen alarde de ignorancia no solo del trabajo de Darwin y del trabajo de Wallace sino también de la importante posición que estos trabajos ocupan en la nueva síntesis biológica de estos últimos 40 años.

Darwin entre otras cosas nos dice que las especies cambian porque el resultado final de selección natural es el de hacer que los individuos puedan adaptarse al medio ambiente siempre en manera mejor (Darwin, 1872). Esta frase tendría poco valor por si sola sino fuera porque él mismo nos dice cómo se verifican dichos cambios. Desgraciadamente el mismo Darwin no comprendió cabalmente ese mecanismo. Por ejemplo, Darwin no comprendió el papel que desempeña el sexo (con todo lo que esa palabra implica en genética: recombinación de genes o de grupos de genes, la combinación azarosa de los mismos durante el proceso de la formación de las células germinales, las mutaciones que son los cambios ocasionales que se producen durante la autocopía de los genes, la segregación de los cromosomas en las células sexuales de los progenitores, etc.). Mucho menos comprendió Darwin el efecto contrastante entre la selección natural y la reproducción biparental. Hoy sabemos que mientras la primera es una fuerza que trata (en algunos casos) de uniformar genéticamente las poblaciones, la segunda es una fuerza que imprime variabilidad a las poblaciones genéticas. Mientras que las mutaciones son la fuente última de variación al nivel molecular, el sexo y las migraciones son fuente de variación al nivel de las poblaciones. Es

con las variaciones presentes en las poblaciones como la selección natural fabrica sus colosales edificios embriológicos, fisiológicos, anatómicos, genéticos que parecen al desprevenido observador como palacios de fabricación especial (Ver Huxley, 1964; Dobzhansky, 1951; Mayr, 1963).

El oportunismo (Simpson, 1964) con que opera la selección natural al enfrentarse al medio ambiente genera mayor adaptabilidad a ese medio, lo cual a su vez produce, en generaciones venideras, mayor organización y mayor eficiencia en la máquina biológica. La selección natural como agente eficaz de la evolución fue tan bien documentada por Darwin con miles de ejemplos en especies diferentes recogidas por el "Beagle" que sus conclusiones fueron entusiásticamente acogidas por todos los zoólogos y botánicos de la época.

Finalmente se había encontrado la fuerza capaz de producir los cambios que ya otros habían observado. La nueva síntesis nos enseña que la evolución no puede producirse por los caracteres adquiridos en las células somáticas como había pensado Lamarck o como dicen hoy por razones no científicas los Minchuristas y Lysenkoistas de Rusia. Estos últimos lo dicen con la esperanza de encontrar que la sociedad comunista pueda hasta cambiar el patrimonio hereditario de las poblaciones de plantas y animales. Dado que estas razones son una necedad sin resultado experimental ninguno, no podemos distraernos en ellas. Nos basta decir que si los caracteres adquiridos durante la vida del individuo se transmitieran, entonces la circuncisión de los judíos practicada por milenios habría ya dado resultados.

Se pueden, sin embargo, mimetizar los cambios producidos por el medio ambiente y perpetuarlos por medio de la selección Darwiniana haciendo uso de la asimilación genética que cada sistema biológico permite (Waddington, 1957). La selección natural actúa sobre los fenotipos por vía de la reproducción. La reproducción de los genes es el único mecanismo de autocopia que transmite fielmente de generación en generación los caracteres. Al formidable conservadurismo de la reproducción se contraponen el liberalismo de las mutaciones y de las migraciones de los genes. Mientras los fenotipos se transmiten fielmente de una generación a otra con la reproducción, las mutaciones y las migraciones de los genes alteran esos fenotipos creando la necesaria variabilidad.

El conservadurismo se puede comprender con los ejemplos que nos dan la anatomía comparada, la embriología, la fisiología y la ana-

tomía (Romer, 1949). Los órganos vestigiales que se encuentran en el hombre y en los otros animales son prueba viviente de la presencia de órganos y estructuras que, a pesar de haber perdido su adaptabilidad, persisten, porque los genes existen y éstos se han transmitido fielmente desde hace millones de años. El hombre, y con él muchos antropoides grandes de hoy poseen en el pavimento pélvico una cadena de huesecillos unidos, el coxis, que tuvo una función y por lo tanto un valor adaptativo en el antepasado común que tenemos con los cercopitecos y ceboideos, que vivió en el Mioceno del Cenozoico, pero que no tiene dicha función ahora en los Primates grandes (Gorilas, Gibones, el Hombre, etc.). Sin embargo persiste en esos animales debido a ese mecanismo de autocopia con el cual los genes se perpetúan. Debajo de la piel del casco del caballo se encuentran promontorios óseos que recuerdan que en los Hyracotherium, Orohippus, Epihippus, etc., fueron dedos funcionales, que perdieron su valor adaptativo a medida que la historia de algunas líneas, que sí tuvieron futuro evolutivo, exigían más velocidad en la carrera (Simpson, 1944; 1945, 1949; 1953). A pesar de que los 4 dedos funcionales hayan sido sustituidos por el casco, los dedos (o por lo menos promontorios óseos que los representan hoy) siguen siendo fabricados por el mecanismo biológico responsable. El embrión de las ballenas posee dientes que representan las estructuras dentales que tuvo el arquetipo mamífero del cual descienden. Muchos reptiles aún conservan debajo de la piel los tejidos y las extensiones musculares de los artos anteriores y posteriores que sus antepasados tuvieron hace millones de años (Bellairs, 1957). Nuestro embrión humano posee agallas por un cierto período, que luego se modifican a estructuras adaptables al nuevo medio de vida que llevamos. Como estos ejemplos hay muchos más que nos indican la transmisión de genes que sigue fielmente no obstante estos hayan perdido su valor adaptativo.

Estos conocimientos que poseemos hoy nos permiten diseñar con más precisión de lo que le fue posible a Darwin la historia evolutiva por la que hemos pasado. Además a Darwin le faltó la prueba paleontológica de los vertebrados que poseemos hoy (Romer, 1945). La nueva síntesis biológica tiene con la prueba de los fósiles todo el historial de las modificaciones que se fueron llevando a cabo desde el Paleozoico hasta nuestros días (De Beer, 1937).

El fango que se acumula después de las inundaciones y antes de las fauces de los ríos, en los estuarios, sirve de tumba a los animales que en ellos quedan aprisionados. Con el tiempo ese barro se convierte en roca que mineraliza las estructuras óseas que allí se en-

terraron. Naturalmente que los fósiles nos dan conocimientos sobre los huesos y no sobre el tejido blando del animal. Pero un paleontólogo puede con la parte ósea reconstruir la parte blanda del animal. Entre mayor sea el número de fósiles con que pueda contar el paleontólogo, mayor será la exactitud con que pueda reconstruir el eslabón perdido. Ahora bien, hoy tenemos suficientes huesos en las diferentes eras geológicas para reconstruir con una cierta precisión lo que pasó desde la era Cambriana (Le Gros Clark, 1934; 1960).

Antes dijimos que Darwin no había formulado bien su teoría de la evolución. En parte esto fue debido a que él no comprendió bien la importancia de la reproducción de los genes y la importancia del sexo en los organismos biparentales. Para comprender cabalmente la importancia del sexo es indispensable conocer la genética, por lo menos los principios Mendelianos (1865). Darwin los desconocía como los desconocían todos los científicos de la época. Debido a esta importante omisión, Darwin pensó que el hibridismo destruía la variabilidad. Entonces se pensaba que la herencia biológica se transmitía por la sangre. Naturalmente así resultaba que la progenie híbrida era una mezcla diluida de la sangre de los progenitores. No obstante, Darwin dijo que el entrecruzamiento entre individuos era importante para perpetuar las características. Esta era solo una sospecha, le faltaban las bases Mendelianas para dar cimientos a sus convicciones. Las ciencias adelantan con los conocimientos acumulados. En base a lo conocido se vuelve a experimentar para construir nuevas hipótesis de trabajo. Mendel se redescubrió en 1900. La nueva síntesis biológica vio la luz 30 años después con los trabajos de Chetverikov (1926), Fisher (1930), Wright (1931) y Haldane (1932 y antes).

Sin irnos a detalles, el dilema de la preservación de la variabilidad en el híbrido era de fácil solución. Supongamos que dos individuos que se cruzan difieren en dos características controladas por un solo gene cada una así:

Aa Bb (macho) x Aa Bb (hembra)

Cada característica en los organismos diploides (o sea los que poseen dos cromosomas de cada tipo: por ejemplo el *Homo sapiens* es portador de 23 pares, la mosca *Drosophila melanogaster* tiene 4 pares) está representada por dos alelos o genes que provienen uno de cada padre. Durante la formación de las células sexuales de los pro-

genitores híbridos (híbridos porque tienen alelos diferentes para cada característica y en cada cromosoma del par) los alelos se segregan por azar y luego se combinan también por azar en las diferentes combinaciones posibles. Así, en el ejemplo arriba indicado, cada individuo Aa Bb macho o hembra puede producir los siguientes tipos de combinaciones de células sexuales:

machos	hembras
A B	A B
A b	A b
a B	a B
a b	a b

tenemos entonces que se pueden producir en el macho 4 tipos diferentes de células sexuales y en la hembra otros 4 tipos diferentes de células sexuales. Ahora podemos demostrar que los hijos de todos los posibles cruces de células sexuales del híbrido demuestran el gran potencial de variabilidad del híbrido y no una disminución debido a dilución. Si cruzamos todas las células sexuales del macho en el ejemplo, con todas las de la hembra nos encontramos con $4 \times 4 = 16$ tipos diferentes de genotipos. Estos 16 diferentes salieron de una diferencia de 2 genes entre los padres híbridos:

los 16 genotipos son:

AA BB AA Bb aA BB Aa Bb
 AA bB AA bb Aa bB Aa bb
 aA BB Aa BB aa BB aa Bb
 Aa bB aA bb aa bB aa bb

La herencia no se diluye, se transmite en partículas (macromoléculas) que preservan su integridad aunque estén acompañadas de otras diferentes en el mismo plasma germinal. Además estas partículas o genes se separan durante la formación de las células sexuales y luego al unirse las células sexuales de sexo contrario se combinan independientemente y por azar. De esta manera el dilema sobre el híbrido que mortificó a Darwin y colaboradores se resuelve fácilmente.

Brevemente podemos ahora explicar el porqué es imposible concebir la pureza de una raza cualquiera en organismos sexuales. Supongamos que en la población en consideración los individuos que la forman difieran en n genes entre sí; entonces los cruces entre estos

individuos producirían 2^n tipos diferentes de células sexuales. Ahora bien, si n fuera igual a 100 genes, entonces los tipos diferentes que aparecerían al cruzarse individuos híbridos en 100 genes diferentes serían 2^{100} . Este número es enormemente grande. La probabilidad de que en tal población dos individuos posean genotipos iguales (que es lo que dicen los que hablan de pureza de razas) es de $2^{-2 \times 100}$. Lo cual produce un número casi infinitamente pequeño. Esto quiere decir que es muy improbable encontrar dos individuos iguales en la población sexual (a menos que sean mellizos del mismo huevo). Fíjense la probabilidad que existirá de encontrarlos en una población por pequeña que sea, mucho menos la probabilidad que esto se verifique en toda una raza o nación!

Dijimos antes que la autocopia molecular de los genes es un proceso muy conservador por el cual se transmiten los genes fielmente de generación en generación. Pero ocasionalmente hay errores en la autocopia de esas moléculas; estos errores son las mutaciones. Las mutaciones se comportan experimentalmente como unidades Mendelianas (Morgan, 1911; 1913); y esas mutaciones deben por lo tanto considerarse como cambios en tales unidades. De consecuencia las mutaciones producen la última fuente posible de variabilidad. Los cambios graduales que genera la evolución se producen precisamente porque al conservadurismo de la transmisión hereditaria, que tendería a producir individuos idénticos, se oponen las fuerzas que generan variabilidad. Estas fuerzas son, por una parte y al nivel molecular, las mutaciones, por otra parte y al nivel de población, el sexo con todo lo que él desencadena.

Para la nueva síntesis el sexo significa muchas cosas. Con las leyes que nos dejó Mendel sabemos que la herencia se transmite no por la sangre sino por partículas que no se contaminan dentro de las células y que durante la meiosis se separan por azar una de otra para luego en la fertilización unirse en la misma célula cigota también al azar cuando están en cromosomas diferentes. También sabemos que durante la meiosis los genes que están en un mismo cromosoma pueden intercambiarse pedazos de cromosomas con los cuales se intercambian genes. Este intercambio produce diferentes combinaciones de cromátidos que luego van a formar diferentes combinaciones de patrimonios genéticos en las células sexuales. Por lo tanto el sexo con el sistema de los intercambios de cromosomas aumenta aún más la variabilidad genética porque incrementa las combinaciones del patrimonio del progenitor. El alelismo es otro mecanismo importante para generar variación genética. Cada individuo

diploide posee dos variantes por cada gene, uno está colocado en un cromosoma y el otro variante para la misma característica está en el cromosoma homólogo (su par igual). Pero las mutaciones en las poblaciones producen en un mismo gene o locus varias variantes (alelos) en individuos diferentes de la misma población. Por esto en un mismo locus pueden existir varias variantes del mismo gene que controlan la misma característica. Se conocen locus que poseen 15 alelos-genes diferentes. Si suponemos que existen solamente 10 de estos alelos-genes por cada locus y que hubiera solamente unos 2000 genes diferentes (este es un número muy bajo) en un individuo, obtendríamos 10^{2000} combinaciones diferentes de estos alelos-genes por la reproducción sexual de organismos biparentales. En el universo hay unos 10^{80} electrones y protones según los físicos. Esta cifra nos da una idea de la inmensa variabilidad que desencadena el sexo.

La selección natural trabaja con toda esa variabilidad. Si no existiera la selección natural los variantes producidos serían ambiguos en su adaptabilidad (Dobzhansky, 1958). La máquina biológica no tendría la complejidad y eficiencia de que hace alarde. Aún más, sería desastrosa, porque no se podrían eliminar en la lucha por la "existencia" los genes que no confieren a sus portadores ningún valor adaptativo o peor aún los que son deletéreos. Es evidente que los cambios producidos no tendrían una fuerza guiadora.

Veamos ahora qué significa desde el punto de vista de la sobrevivencia de genes la presencia de genes que tienen un coeficiente selectivo neutro (Fisher, 1930; 1958). Si en una población de individuos a_1/a_1 se producen individuos del gene a_2 sea baja, la fórmula de Hardy-Weinberg nos predice que el gene a_2 no se hará más frecuente por el simple procedimiento de autocopia. La predicción de la ecuación de Hardy-Weinberg se puede apreciar en la siguiente manera. Si V representa un gene de frecuencia p y v otro gene de frecuencia q , la probabilidad de unirse dos células sexuales con el gene V para formar individuos VV es de $p \times p = p^2$; la probabilidad de unirse dos células sexuales con el gene v para formar individuos vv es de $q \times q = q^2$; la probabilidad de unirse dos células sexuales que tengan una V y la otra v para formar individuos Vv o vV es de $2 \times p \times q = 2pq$. Así tenemos las siguientes ecuaciones:

$$V = p^2 + pq = p(p + q) = p$$

$$v = pq + q^2 = q(p + q) = q$$

lo cual nos está diciendo que la frecuencia de los dos genes permanecerá igual de generación en generación aunque el uno sea dominante y el otro sea recesivo, siempre que 1) los cruces sean al azar, 2) que no haya mutaciones y 3) que no haya migraciones de genes.

Por cálculo de probabilidades podemos demostrar (Fisher, 1958) que una mutación selectivamente neutra sobrevive en una población después de muchas generaciones pero con una probabilidad casi nula:

Generaciones	Probabilidad de sobrevivencia
1	0.6321
3	0.3741
31	0.0589
63	0.0302
127	0.0153
1000	0.0010
10000	0.0001
40000	0.000025

Cuando interviene selección natural (cuando hay ventaja selectiva) la cosa cambia. Si a^2 aumenta, aunque sea en poco, la habilidad de reproducirse o de sobrevivir o de ambos factores simultáneamente en el individuo que lo lleva, su frecuencia no solo no disminuirá sino que aumentará en el transcurso de las generaciones. En este caso el aumento es debido al coeficiente selectivo favorable. La ventaja selectiva es el único agente que puede aumentar las frecuencias de los alelos en las piscinas genéticas que forman las especies. Podríamos definir la selección natural como el diferencial reproductivo o de sobrevivencia que producen los genes (Grant, 1962). En esto consiste la lucha por la existencia Neo-Darwiniana y no en una contienda física entre los individuos de una misma especie (Dobzhansky, 1962).

Si no tuviéramos la selección natural tendríamos solamente las mutaciones que producen solo variantes (como dijimos antes). Pero la mayoría de las mutaciones son deletéreas (Muller, 1950; 1954). Esto implicaría que no se reproducirían los que responden a una dada idoneidad sino todos. Al pasar a la próxima generación (en esta situación hipotética en donde no hay selección) sin un diferencial de sobrevivencia o de reproducción, se cargaría la población de combinaciones genéticas inútiles. Se producirían individuos mal adapta-

dos y sin ningún futuro evolutivo dado que a esa generación han pasado todos los individuos en igual proporción. El mecanismo evolutivo sería ineficiente dado que produciría individuos mal adaptados con valores adaptativos de 0 o menores de 0. En nuestra especie seríamos todos: ciegos, diabéticos, locos, hemofílicos, etc. En cambio sucede lo contrario. La selección natural hace aparecer como milagrosos los cambios verificados que han producido poblaciones eficientes y estructuras tan complicadas como el cerebro humano, el ojo, el abrigo de los animales de clima frío, los cascos en los animales de carreras, modelos de adaptabilidad que al común de las gentes aparecen como creaciones especiales.

El origen de las especies no es sinónimo de evolución (Mayr, 1963). Basta producir modificaciones de frecuencias mínimas en los genes de las poblaciones para hacer suficiente la diversificación necesaria que produce el cambio. Con el tiempo que permite el correr de las generaciones y con otras mutaciones, se va ampliando la diversificación. Finalmente con el sexo que aumenta aún más el número de variantes se obtiene, con el diferencial de reproducción y de sobrevivencia, el progreso evolutivo. Mientras que la ampliación de la diversificación entre las poblaciones es un hecho secundario. Es una consecuencia incidental de la acumulación de diferencias. "Evolución es adaptación progresiva solamente. La producción de las diferencias reconocibles por los taxonomistas es un producto secundario, producido incidentalmente en el proceso de adaptarse mejor". (Fisher, 1936).

RESUMEN

El autor ha querido presentar breve y divulgativamente algunos de los aspectos más importantes de la nueva síntesis biológica, la EVOLUCION neo-Darwiniana. Muchos aspectos y detalles no han sido ni siquiera considerados para no cansar al lector no iniciado.

SUMMARY

The author wanted to present briefly some of the important aspects of the new biological synthesis, the EVOLUTION as seen today. Many important aspects and technical details have not even been considered so as not to overburden the non-initiated reader.

AGRADECIMIENTOS

El autor desea agradecer al Profesor A. Holguín el interés que prestó por este artículo al solicitarlo. Este trabajo ha sido posible gracias a la donación número FG Co 107 del Agricultural Research Service de los U. S. A. al Instituto de Genética de la Universidad de los Andes, Bogotá D.E.

ACKNOWLEDGMENTS.

The author wishes to thank Professor A. Holguín for the interest shown for this article by soliciting it. The article was written while the author held grant FG Co 107 from the Agricultural Research Service U. S. A. to the Instituto de Genética, Universidad de los Andes, Bogotá D. E., Colombia.

BIBLIOGRAFIA

- Bellairs, Angus d'A. 1957. Reptiles Life History Evolution and Structure. New York. Harpers and Brothers.
- Buffon, C. de. 1749. Histoire Naturelle. vol. 2. Paris.
- Chetverikov (Tschetwerikoff), S. S. 1926 (1961). On Certain Features of the Evolutionary Process from the View Point of Modern Genetics. J. Expt. Biolo., 2: 3-54. (En Ruso) Traducido al Inglés en Proc. Am. Philos. Soc., 105: 167-195.
- Crowson, R. A. 1958. Darwin and Classification pp 102-130. En S. A. Barnett, A Century of Darwin. London. Heinemann.
- Darwin, C. 1872. On the Origin of the Species. 6 th. Edition. London.
- Darwin, C. 1876. The Effects of Cross and Self-Fertilization in the Vegetable Kingdom. London.
- Darwin, C. 1877. The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species. London.
- Darwin, C. 1880. The Power of Movement in Plants. London.
- Darwin, C. 1887. The Life and Letters of Charles Darwin. 3d. vols. London.
- Darwin, C. 1899. The Botanical Work of Darwin. Ann. Bot., 13: ix-xix.
- De Beer, G. R. 1937. The Development of the Vertebrate Skull. Oxford. Oxford University Press.
- Dobzhansky, T. 1958. Species After Darwin. pp. 19-56. En S. A. Barnett, A Century of Darwin. London, Heinemann.
- Dobzhansky, T. 1962. Mankind Evolving. New Haven. Yale University Press.
- Fisher, R. A. 1936. The Measurement of Selective Intensity. Proc. R. Soc. London, Series B., 121: 58-62.
- Fisher, R. A. 1930, 1958. Genetical Theory of Natural Selection. Clarendon. Oxford University Press. 2d edition New York.
- Gillispie, G. 1959. En Forerunners of Darwin. Edited by B. Glass, O. Temkin and W. Strauss Jr. Baltimore. The Johns Hopkins Press.
- Haldane, J. B. S. 1932. The Causes of Evolution. London Longmans Green.
- Lamarck, J. B. P. de. 1809. Philosophie Zoologique. Paris.
- Lamarck, J. B. P. de 1819-1822. Histoire Naturelle des Animaux Sans Vertébrés. Paris.
- Le Gros Clarck, W. E. 1955. The Fossil Evidence of Human Evolution. Chicago. The Chicago University Press.
- Le Gros Clarck, W. E. 1958. The Etudy of Man's Descent. pp. 173-205. En S. A. Barnett, A Century of Darwin. London. Heinemann.
- Le Gros Clarck, W. E. 1960. History of the Primates. Chicago. The Chicago University Press.
- Mayr, E. 1963. Animal Species and Evolution. Harvard. Belknap Press.
- Mayr, E. 1963. Speciation and Systematics. pp. 281-299. En G. L. Jepsen, E. Mayr and G. G. Simpson, Genetics, Paleontology and Evolution, New York. Atheneum. Ist printed by Princeton University Press.
- Mendel, G. 1865. Experiments in Plant Hybridization. Traducción en muchos libros de texto. Brunn, Checoeslovaquia.

Morgan, T. H. 1911. The Origin of Five Mutations in Eye Color in *Drosophila* and their Modes of Inheritance. *Science*, 33: 534-537.

Morgan, T. H. 1913. Factors and Unit Characters in Mendelian Heredity *American Naturalist.*, 47: 5-16.

Muller, H. J. 1950. Our Load of Mutations. *Am. J. Human Genetics*, 2: 111-176.

Muller, H. J. 1954. The Nature of the Genetics Effects Produced by Radiation. pp. 351-473. En A. Hollaender, *Radiation Biology*, vol., 1. New York Mc Graw Hill.

Romer, A. S. 1945. *Vertebrate Paleontology*. 2d. edition. Chicago. The University of Chicago Press.

Romer, A. S. 1949. *The Vertebrate Body*. Philadelphia. W. B. Saunders Co.

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

Simpson, G. G. 1945. The Principles of Classification and a Classification of Mammals. *X. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 85.

Simpson, G. G. 1949. *The Meaning of Evolution*. New Haven. Yale University Press.

Simpson G. G. 1953. *The Mayor Features of Evolution*. New York. Columbia University Press.

Simpson, G. G. 1964. *This View of Life*. New York. Harcourt, Brace and World, Inc.

Waddington, C. H. 1957. *The Strategy of the Genes*. London. Allen and Unwin.

Waddington, C. H. 1958. Theories of Evolution. pp., 1-19. En S. A. Barnett, *A Century of Darwin*. London. Heinemann.

Wright, S. 1931. Evolution in Mendelian Populations. *Genetics*, 16: 97-159.

Yonge, C. M. 1940. The Biology of Reef-Building Corals. *Brit. Mus. (Nat. Hist.)*. 1, 353-391.



INTERPRETACION ECONOMICA DEL IMPUESTO SOBRE LAS VENTAS

ECONOMIA

