



Herencia y evolución. Desde Darwin y Mendel hasta la Síntesis Moderna

Heredity and evolution. From Darwin and Mendel to the Modern Synthesis

Juan A. Schnack

Academia Nacional de Agronomía y Veterinaria.

Correo electrónico: jschnack2@gmail.com

Resumen

La evolución orgánica sólo puede interpretarse a través de la convergencia entre el darwinismo y el mendelismo. Ambas corrientes científicas surgieron en la segunda mitad del siglo XIX. Durante los últimos años de ese siglo y aquellos posteriores y cercanos al redescubrimiento de las leyes de Mendel, en 1900, el darwinismo sufrió un eclipse temporal que se extendió por alrededor de tres décadas. La mayoría de los biólogos que desestimaron la importancia del mecanismo de selección natural postulado por Darwin en 1859 aceptaron la validez de las leyes de Mendel de segregación y distribución independiente de los factores hereditarios. En este trabajo se describen las circunstancias históricas y los fundamentos científicos que condujeron a la divergencia entre el darwinismo y el mendelismo, así como la inspiración de notables científicos, que demostraron —especialmente entre 1926 y 1950— la convergencia de estas dos visiones que habían sido erróneamente consideradas irreconciliables. Su contribución a los fundamentos de la Síntesis Moderna de la Teoría Evolutiva y a la creación de una nueva disciplina —la genética de poblaciones— son especialmente destacadas.

Palabras clave: darwinismo, genética de poblaciones, herencia particulada, mendelismo, mutación, selección natural.

Abstract

Organic evolution can only be understood through the convergence between Darwinism and Mendelism. Both biological approaches arose during the second half of the nineteenth century. Through the later years of that century and those that followed the rediscovery of Mendel's Laws, in 1900, Darwinism suffered a temporal eclipse. This opposition to Darwin's theory lasted around three decades. Most of the biologists who ignored the evolutionary meaning of natural selection agreed with the theory of particulate inheritance. This work deals with the historic circumstances and scientific arguments that led to rejection to the convergence between Darwinism and Mendelism, as well as with the inspiration of outstanding scientists who demonstrated -mainly between 1926 and 1950- that both, Darwin's and Mendel's theories, were a necessary complement to understand biological evolution. Their contribution to the fundamentals of the Modern Synthesis of Evolutionary Theory and the foundation of a new biological discipline -population genetics- are specially highlighted.

Key words: Darwinism, population genetics, particulate inheritance, Mendelism, mutation, natural selection.

Introducción

El célebre naturalista inglés Charles R. Darwin (1809-1882) (Fig.1) y el monje Agustino austríaco Gregor J. Mendel (1822-1884) (Fig.2), a pesar de haber compartido más de 60 años de sus respectivos ciclos de vida, no tuvieron la

oportunidad de conocerse y poder transmitir uno frente al otro sus respectivos y fundacionales aportes científicos (Darwin, 1859; Mendel, 1866). De haberlo hecho, ¿podría haber sido dramáticamente diferente la historia de la biología? Este interrogante no tiene respuesta por su carácter contrafactual.

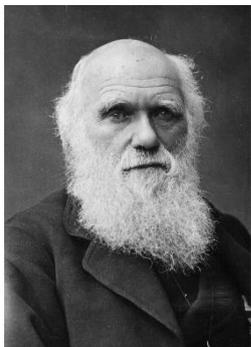


Fig.1. Charles Darwin, el autor del *Origen de las Especies* y descubridor del mecanismo de selección natural, la fuerza rectora del proceso evolutivo.

La certeza de que el autor de la teoría de la evolución por selección natural y de que el descubridor del modo de herencia de los seres vivos no se hayan conocido no implica, necesariamente, que no hayan tenido la oportunidad de leer sus respectivos trabajos, en especial, aquellos que postularon la existencia de leyes naturales de la biología de carácter universal.

Mendel expuso en dos sesiones celebradas el 8 de febrero y el 8 de marzo de 1865 en la Sociedad de Historia Natural de *Brünn*, Austria (actualmente *Brno*, República Checa) los resultados de sus prolongados, metódicos y agotadores experimentos con las arvejas de jardín (*Pisum sativum*). Estos demandaron alrededor de ocho años de observaciones en el jardín de la Abadía de Santo Tomás de *Brünn*. Los asistentes, que entre científicos y estudiantes no superaban la cincuentena, escucharon al monje agustino con una mezcla de indiferencia y confusión. Podría suponerse que la publicación de las detalladas observaciones del Abad podría haber sido de sumo interés para Darwin, pues incluía la información más reveladora del modo de transmisión de los factores hereditarios. Sin embargo, es probable que Darwin, que nunca había mostrado interés por las matemáticas, no se hubiera sentido atraído por los experimentos de Mendel, que abundaban en análisis numéricos y tablas que exhibían una abrumadora serie de datos experimentales.



Fig.2. Gregor Mendel, el monje agustino cuyos estudios en los jardines de la Abadía de Santo Tomás de Brno (actualmente República Checa, Austria en tiempos de Mendel) le permitieron formular las leyes de la herencia.

En su interesante artículo titulado: *Did Darwin read Mendel?* David Galton (Galton, 2009) advierte al potencial lector que no lea su trabajo si busca obtener una respuesta definitiva, pero incluye pistas que sugieren algunas especulaciones sobre el particular. Una de ellas es la solicitud que hizo Mendel para que le fueran preparadas 40 copias de su trabajo con el propósito de que fueran enviadas a científicos famosos de Europa. No escapa a la percepción de los cultores de las ciencias biológicas que, entre los más brillantes científicos europeos, Darwin ocupaba un sitio más que destacado. Por otra parte, su obra, sobre *El Origen de las Especies* ya completaba la tercera edición y había sido traducido a los idiomas alemán, francés, holandés, polaco y ruso en 1865 cuando Mendel comunicara su trabajo fundacional de una aún desconocida disciplina: la genética.

Es muy probable que Darwin hubiera recibido una copia del trabajo de Mendel y, quizás por las razones ya expuestas, hubiera desistido emprender su lectura. Entre la abundante bibliografía que atesoraba Darwin en su residencia de *Downe*, en el

condado de *Kent*, donde transcurrió sus últimos 40 años de vida, no es descabellado sospechar la posible existencia de algún recóndito sitio donde reposara, casi seguramente intocable, el trabajo de Mendel. David Galton especulaba con que en el caso de que Darwin no hubiera accedido a la labor de Mendel podría, no obstante, haber leído artículos o comentarios sobre el mismo. Apoya esta posibilidad en la circunstancia de que el botánico y zoólogo berlinés Hermann Hoffman (1819-1891) había escrito un pequeño libro sobre híbridos que Darwin poseía y leyó, como lo demuestran las anotaciones que hizo en varias de sus páginas. En la página 52 había una detallada descripción del célebre trabajo de Mendel publicado en 1866. Darwin escribió comentarios e interrogantes en los márgenes de varias páginas, entre ellas, las que llevaban los números de orden 50, 51, 53,54 y 55, en tanto que la página 52 quedó totalmente libre de notas. Este libro se encuentra actualmente en la Biblioteca de la Universidad de *Cambridge*.

Es posible que el trabajo de Mendel haya seguido el destino de aquellos que el hijo de Charles, el botánico Francis Darwin (1848-1925), removi6 de la *Down House* y pasaron a formar parte de las donaciones de volúmenes, artículos y notas que su padre hiciera a diferentes instituciones, en principio poco después de su muerte y, posteriormente, cuando alquiló la casa de *Downe* después de la muerte de su madre, Emma Darwin (1808-1896).

Por su parte, Mendel leyó con mucho interés la traducción alemana de *El Origen de las Especies*, así como otras notas, artículos y libros de Darwin.

Darwin era consciente de la existencia de preguntas que su teoría no podía responder, especialmente aquellas relativas al modo de transmisión de los factores hereditarios de progenitores a descendientes. Por su parte, Mendel, sin saberlo, respondió a preguntas irresueltas por Darwin que hubieran conferido argumentos más robustos a la teoría evolutiva del naturalista británico (Montúfar, 2009). Sin embargo, como podrá comprobar el lector en el siguiente epígrafe, los primeros vínculos entre el mendelismo y el darwinismo no fueron auspiciosos.

Mendel, el genio ignorado

El célebre trabajo de Mendel publicado en 1866 fue ignorado durante 34 años. Durante los 19 años que transcurrieron desde la comunicación de las leyes de segregación y distribución independiente de los factores hereditarios, hasta su muerte, el talentoso y sacrificado monje agustino nunca llegó a imaginar que su descubrimiento iba a ser uno de los más importantes de la biología de todos los tiempos. Su trabajo nunca tuvo el reconocimiento de sus pares en el Monasterio, cuyas autoridades en 1873 lo obligaron a abandonar sus experimentos pues había mucho trabajo administrativo y no era admisible que perdiera el tiempo en el jardín en desmedro del aporte que debía volcar en tareas organizativas de la abadía. Pero la mayor desazón que sufrió Mendel no fue responsabilidad exclusiva de lo que sucedía puertas adentro de la Abadía de Santo Tomás.

Poco tiempo después de la publicación de su trabajo de 1866, Mendel intentó canalizar su vocacional entusiasmo a través del contacto con figuras prominentes de

las ciencias biológicas que pudieran orientarlo para proyectar sus experimentos hacia objetivos superadores. En 1866, tras varios intentos que solo recibían indiferencia, logró que casi sin mostrar interés le respondiera el famoso fisiólogo suizo Karl von Nägeli (1817-1891), quien en 1842 había descubierto los cromosomas. Mendel deseaba continuar con sus experimentos con plantas de reproducción sexual, como las arvejas del jardín de la Abadía de *Brünn*, pero von Nägeli le impuso que realizara sus experimentos con las “vellosillas de flores amarillas” (*Hieracium pilosella*). Se le presentaba a Mendel un problema que lo tuvo a maltraer durante algo más de 5 años. Las plantas que le interesaban a von Nägeli se reproducían de modo asexual y el sufrido Mendel no podía avanzar con su trabajo, desistiendo de continuarlo con enorme desilusión. Luego vinieron las actividades administrativas en el monasterio. Sin saberlo, había obtenido el mayor logro en las investigaciones sobre la herencia del siglo XIX y no tuvo en vida el merecido homenaje. Cuando murió, solo lo despidieron con afecto los monjes más jóvenes que admiraban su jardín experimental (Mukherjee, 2017).

Redescubrimiento de las leyes de Mendel

En 1900, el botánico neerlandés Hugo De Vries (1848-1935), el genetista y botánico alemán Carl Correns (1864-1933) y el genetista y agrónomo austríaco Erich von Tschermak (1871-1962) realizaron experimentos prolongados y sistemáticamente organizados en arvejas de jardín. Llegaron a las mismas conclusiones de Mendel, creyendo ilusoriamente y por un breve tiempo que cada uno de sus trabajos revelaba la evidencia de la herencia particulada y que sus hallazgos eran totalmente novedosos para la ciencia.

Hugo De Vries (Fig.3), quien tuvo un protagonismo muy especial al fundar la *Escuela Mutacionista*, fue un inquieto investigador. Realizó experimentos y observaciones durante tiempos muy prolongados, aún mayores que los que realizó Mendel en el monasterio. Cuando completó con éxito sus estudios se sintió feliz de haber interpretado que los factores hereditarios no se mezclaban, como si fueran fluidos, en la descendencia, y que la progenie de un cruzamiento de líneas puras con un rasgo que presentaba dos alternativas (como en los desconocidos experimentos de Mendel) expresaba solo una de las formas, a la que denominó *dominante*. Las dos formas alternativas, hoy conocidas como alelos, son las expresiones de un gen.

Mientras De Vries disfrutaba de su hallazgo, hasta entonces inédito, un amigo le obsequió un ejemplar de una vieja publicación con la convicción de que le sería de utilidad, pues incluía un tema que le pareció estrechamente relacionado con el que del científico neerlandés estaba dispuesto a difundir. Era nada menos que el trabajo de Mendel. De Vries sintió con desazón que su excepcional aporte científico en pocos minutos perdía toda originalidad. Pero, pensó De Vries, el ejemplar que le obsequió su amigo era la única evidencia del trabajo de



Fig.3. Hugo De Vries, botánico neerlandés, codescubridor de las leyes de Mendel y creador del término *mutación*.

Mendel. Decidió, impulsado por la idea de no perder el excepcional prestigio que se le conferiría por su realmente excelente trabajo, que publicaría su descubrimiento sin mencionar a Mendel; nadie, pensó, lo advertiría. De Vries, se había equivocado: en los jardines experimentales de la Universidad alemana de *Tübingen* y otros jardines de Múnich, Carl Correns obtuvo resultados similares a los de Mendel y De Vries; además llegó a leer el trabajo de De Vries y sus observaciones en jardines de los suburbios de *Amsterdam*. Poco antes y casi sin buscarlo, el botánico alemán había encontrado el trabajo de Mendel en su biblioteca. También sufrió una decepción, pero también se sintió molesto con De Vries, quien había quedado en evidencia que en su trabajo había utilizado una terminología muy “mendeliana”, insinuando que se trataba de un plagio. De Vries, ante esta situación, modificó la redacción de su artículo y reconoció la prioridad de Mendel (Mukherjee, 2017).

Erich von Tschermak realizó sus experimentos de cruzamientos entre individuos de *Pisum sativum* en el jardín privado de un banquero vienés y en los Jardines Botánicos de *Gent*, Bélgica. Como con los otros redescubridores de Mendel, von Tschermak, también se topó con el trabajo del monje eslovaco.

Eclipse del darwinismo

A fines del siglo XIX, el darwinismo fue perdiendo crédito ante la preferencia que mostró en esa época una importante proporción de biólogos que adhirieron a una teoría evolutiva alternativa: el neo lamarckismo, cuya hipótesis rectora asignaba importancia fundamental al uso y desuso en el desarrollo o atrofia de los órganos. Incorporaba, además, el postulado considerando que el ambiente actuaba directamente sobre las estructuras orgánicas, interpretándose de este modo las adaptaciones, los modos de vida de cada organismo. Los científicos que adherían a esta teoría rechazaban a la selección natural como una fuerza evolutiva que pudiera explicar las adaptaciones de los organismos a los componentes, internos o externos como el ambiente, que afectaran su desempeño (Ayala y Fitch, 1997).

En aquellos tiempos del eclipse darwiniano, De Vries logró avances que superaban y complementaban las leyes de Mendel. En sus habituales excursiones por zonas inhabitadas de los alrededores de *Amsterdam*, encontró un área ampliamente invadida por poblaciones de primulas silvestres (*Oenothera lamarckiana*). Luego de una recolección intensa, sembró unas 50.000 semillas de esta especie. Al poco tiempo observó la presencia de numerosas variantes nuevas exhibiendo rasgos que no había advertido en sus observaciones previas (ej., hojas gigantes, tallos provistos de vellos y, flores de forma extraña). Fue entonces que creyó percibir aquello que le faltaba a Darwin para detectar el paso inicial del proceso evolutivo y denominó a esas variantes como *mutantes*. Aunque de Vries no adhería entonces al paradigma darwiniano, sus mutantes serían variantes sobre las cuales podía actuar la selección natural. Este pudo haber sido un primer paso para identificar la fuente primaria de variación poblacional.

Es justo reconocer que Darwin, a su falta de conocimiento acerca de los mecanismos de la herencia biológica, ostentaba una posición inflexible al afirmar que en el proceso de evolución biológica solo importaban los cambios graduales (*Natura non facit saltus*). A pesar de su temprana adhesión a la teoría de Darwin durante las últimas décadas del siglo XIX, posteriormente de Vries se aferró a su nueva y propia teoría mutacionista. En coincidencia con el famoso genetista británico William Bateson¹ (1861-1926) (Fig.4), de Vries consideraba que se podían observar dos clases de variaciones en los organismos. Una de ellas, correspondería a las variaciones continuas, que se observan en los individuos de una misma especie dentro de su población y que se caracterizan por no producir cambios perdurables de carácter evolutivo. La otra clase de variación consistiría en cambios nítidos que se producen por alteraciones espontáneas o mutaciones cuya manifestación resultante es, finalmente, la aparición de nuevas especies.

Muy poco antes de los ya referidos acontecimientos, el darwinismo ya había comenzado a perder credibilidad. La mayoría de los biólogos cuestionaba los argumentos de Darwin y la importancia de la selección natural como mecanismo rector del proceso evolutivo. Casi habían decretado la muerte del darwinismo, argumentando que la teoría sobre el origen de las especies por medio de la selección natural carecía del sustento de experimentos adecuadamente diseñados y de datos cuantitativos suficientemente rigurosos. A Darwin sus detractores no lo perdonaron. Parecían haber ignorado que la biología experimental y el enfoque cuantitativo de los fenómenos biológicos no eran moneda corriente hasta la primera mitad del siglo XIX, mucho menos aún en las investigaciones que se desarrollaban en la época en la cual, el despreciado naturalista solo tenía 22 años en coincidencia con el inicio —en diciembre 1831— de su extenso y prolongado viaje intercontinental de casi cinco años en el *Beagle*.

Las limitaciones disciplinarias de Darwin durante la elaboración de su épica obra son absolutamente comprensibles. Basta, como ejemplo, recordar que el célebre volumen del biólogo, teórico y médico francés Claude Bernard (1813-1878) *Introducción al Estudio de la Medicina Experimental*, una de las primeras obras en biología experimental, se publicó seis años después de que apareciera la primera edición de *El Origen de las Especies* (Darwin, 1859; Dobzhansky et al. 1977).

Darwin no recurrió a la biología experimental para apoyar su teoría de la selección natural, pero poseía profusa información de otras disciplinas, tales como la anatomía comparada, la embriología y la paleontología. La profundidad de sus conocimientos en estos temas y su calificada experiencia como naturalista lo habilitó a elaborar árboles filogenéticos de plantas y animales.

El desconocimiento de Darwin sobre las leyes de la herencia tuvo dos efectos principales. Por un lado, la falta de argumentos científicos para que su concepto de selección natural pudiera desechar por completo el modelo lamarckiano de la herencia de caracteres adquiridos. Fue así que llegó a postular, por ejemplo, que la

¹ William Bateson fue uno de los fundadores de la genética, disciplina cuyo nombre él acuñó.

carencia del segmento terminal del primer par de patas (protarso) que observó en escarabajos de colecciones del género *Ateuchus*, así como en otros géneros de escarabajos, se debía a la prolongada falta de uso de este segmento que exhibían sus progenitores, apoyando de este modo la noción de los efectos heredados del uso o desuso de determinado rasgo observable (Schnack, 1999). Por otro lado, carecía de información suficiente para explicar de modo convincente una característica fundamental y necesaria para que su mecanismo propuesto de selección natural pudiera actuar. Esta limitación le impidió argumentar de modo convincente cómo era posible que las poblaciones mantuvieran la variabilidad que en ellas se observaba. Lo intentó con su fracasada teoría de la *pangénesis*, que no tuvo ninguna influencia en el ámbito científico.

La creencia que predominó hasta las primeras décadas del siglo XX sostenía que, en la reproducción sexual de especies animales y vegetales, cada progenitor transmitía a sus descendientes la totalidad de sus características como una unidad, de modo tal

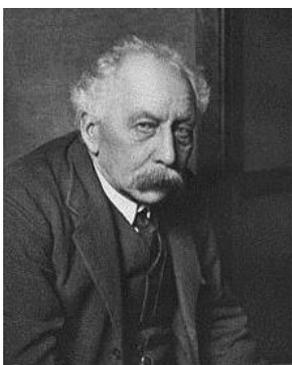


Fig.4. William Bateson, promotor de la doctrina mendeliana, enérgico detractor del paradigma darwiniano y creador del término genética.

que la prole exhibiría rasgos exactamente intermedios con respecto a sus progenitores. Esta “herencia de mezcla” propendería a producir poblaciones cada vez menos variables, pues de este modo perderían 50% de su variabilidad de generación en generación. El resultado final conduciría inexorablemente a una población homogénea, sin diferencias entre sus individuos y, por ende, sin variantes fenotípicas y genotípicas que pudieran ser seleccionadas a favor o en contra. La creencia en la mezcla de los factores hereditarios transmisibles a la descendencia no se correspondía con la realidad, que siempre mostró que las poblaciones exhiben diferentes variantes. ¿Cómo se podía armonizar la coexistencia de la “mezcla de sangres” con el

mantenimiento de la variabilidad? La explicación se apoyaba en la idea de que la variabilidad surgía por la generación de nuevos rasgos adquiridos que se transmitían a la descendencia.

La declinación del darwinismo que se observó en las primeras décadas del siglo XX perduró durante poco más de 30 años desde el redescubrimiento de las leyes mendelianas. Todo haría suponer, de acuerdo con la percepción que hoy exhiben la mayoría de los biólogos, que la confrontación de la teoría de Darwin con las leyes mendelianas pondría en claro la importancia decisiva de la selección natural en el proceso evolutivo.

Los inicios del eclipse temporal que experimentó el darwinismo pueden atribuirse a una subestimación de la importancia de la selección natural por parte de un grupo significativo e influyente de científicos que se sentían atraídos por la citología, la genética y la fisiología y consideraban insuficientes los argumentos que la embriología, la anatomía comparada y la paleontología les brindaban a los naturalistas que asignaban a las adaptaciones un valor decisivo en la evolución.

Un paso decisivo en la primera etapa de desacreditación de la teoría de Darwin y, específicamente, del papel de la selección natural fue la publicación de un volumen muy extenso dedicado a intentar demostrar que, en la evolución de los organismos, solo se observan cambios netos, profundos, los cuales se expresan en las poblaciones a través de *variaciones discontinuas*, en oposición a las *variaciones continuas*, debidas a cambios graduales (Bateson, 1894). En él, Bateson introduce numerosos ejemplos de variación discontinua, con especial referencia al género *Balanoglossus*, un hemicordado vermiforme de los fondos marinos considerado como un grupo intermedio entre los invertebrados y los cordados. Su posición fue compartida por célebres genetistas contemporáneos.



Fig.5. Thomas H. Morgan, precursor de estudios genéticos sobre mutaciones en Drosophila y descubridor de la función de los cromosomas.

Una enorme influencia sobre los biólogos de comienzos del siglo pasado la ejerció el genetista estadounidense Thomas Hunt Morgan (1886-1946) (Fig.5). En base a sus experimentos sobre mutaciones en la mosca de la fruta, *Drosophila*, Morgan (1932) creyó encontrar la fuerza rectora el cambio evolutivo, descartando la herencia de caracteres adquiridos, asignando a la selección natural un papel subsidiario, cuya función se limitaría a contrarrestar parcialmente mutaciones con efectos deletéreos y, finalmente, afirmando que la mutación era el único factor significativo de cambio evolutivo, responsable del origen de organismos más complejos.

Las consideraciones precedentes dejan en claro que los argumentos de Darwin se pusieron en duda coincidentemente con la noción que predominaba en los genetistas, en el sentido de que la evolución no era compatible con episodios sucesivos de selección natural que se expresaban en cambios graduales en diferentes rasgos que podían observarse en una población (ej., tamaño medio). Ellos consideraban que la evolución procedía a través de cambios nítidos debidos a mutaciones de elevada magnitud. Mientras el modelo darwiniano postulaba que las variaciones poblacionales eran continuas, por el contrario, los genetistas las describían como discontinuas. Actualmente, se acepta que ambos tipos de variaciones son posibles.

Así como el mutacionismo al que adhirió Morgan influyó notablemente en la decadencia temporal del crédito de la influencia de la selección natural en las poblaciones, los biólogos contemporáneos al mencionado genetista notaban que una explicación plausible del mantenimiento de la variabilidad de las poblaciones aún requería la manifestación de procesos cuya naturaleza entonces se ignoraba. Pero, como se apreciaría más adelante, el gran genetista Morgan no se aferraba a posiciones indeclinables y su extremo mutacionismo fue declinando en el tiempo.

Renacimiento del darwinismo

En la misma época del desprestigio del darwinismo, se iba consolidando la *Escuela*



Fig.6. Walter Weldon fue cofundador de la Escuela Biométrica y uno de los biólogos evolutivos que demostró tempranamente la acción de la selección natural estabilizadora.

Biométrica. Tres destacados científicos británicos fueron sus fundadores. Uno de ellos, el eminente matemático Karl Pearson (1857-1936), estableció la disciplina estadística matemática; aplicó modelos estadísticos aplicados a la biología y fundó la **bioestadística**. Otro integrante de esta escuela fue el biólogo evolutivo y biométrico Walter Weldon (1860-1906) (Fig.6). Gracias a Weldon, Pearson conoció al primo hermano de Charles Darwin, el sabio polímata que cultivó numerosas disciplinas, Francis Galton (1822-1911) (Fig.7). Pearson, Waldon y Galton, cofundadores de la revista *Biometrika*, confrontaron intensamente con William Bateson (Huxley, 1942).

Galton fue uno de los más destacados fundadores de la antropometría y de la genética cuantitativa. Compartía con Charles Darwin la idea de la importancia que revestía la selección natural como fuerza evolutiva fundamental. Disentía con su primo en lo que concernía a los mecanismos de la herencia sustentados por la teoría de la *pangénesis*, así como aquella de los caracteres adquiridos no rechazada totalmente por Darwin, aunque la aceptara cumpliendo un papel subsidiario con relación a la selección natural. Pese a reconocer la importancia de la selección natural, Galton no aceptaba que este mecanismo actuara de modo gradual. *El Origen de las Especies* influyó notablemente en la elaboración de su doctrina de la *eugenesia* (Ruiz Gutierrez y Suárez y López Guazo, 2007).

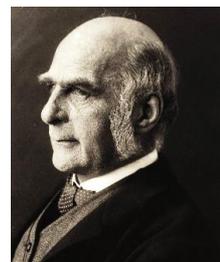


Fig.7. Francis Galton, cultivó numerosas disciplinas científicas, perteneció a la Escuela Biométrica y acuñó el término *eugenesia*.

Realizó estudios para comparar las diferencias de capacidades físicas e intelectuales en poblaciones humanas. En la mayoría de sus mediciones que aludían, entre muchas otras cualidades, a la inteligencia, a la fortaleza física y a aspectos estéticos, obtenía curvas con forma aproximada de campana (campana de Gauss) (Fig.8).

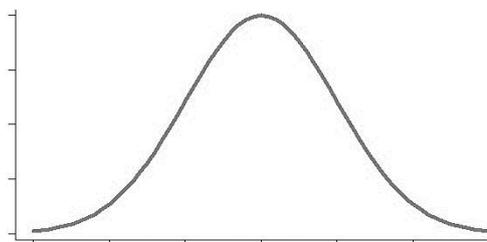


Fig.8. Curva de distribución normal ("Campana de Gauss"). Los valores intermedios de un determinado rasgo que es una variable continua (por ejemplo, altura de individuos de una población humana) son los más frecuentes. Las frecuencias disminuyen hacia los extremos a medida que se alejan del óptimo.

Interpretó que las capacidades (mayores, medianas o menores) se heredaban. Especuló que, así como la naturaleza selecciona a favor de los individuos más aptos, la *eugenesia* podría practicarse en las poblaciones humanas mediante la selección

artificial, favoreciendo la reproducción entre los individuos más aptos para mejorar la raza humana. Charles Darwin lo persuadió de abandonar su proyecto de mejoramiento de nuestra especie.

El ya mencionado Walter Weldon se sintió atraído por las técnicas estadísticas que utilizara Galton, cuya influencia lo persuadió de que la evolución de los animales se podía interpretar básicamente desde un punto de vista estadístico. Retornando a la curva de forma acampanada que tanto había seducido a Galton, Weldon (1901) mostró las primeras evidencias de selección natural en poblaciones de caracoles de tierra de *Clausilia laminta*. Sin necesidad de incursionar en complejos detalles anatómicos, lo relevante en el contexto de este análisis fue la siguiente observación de la muestra poblacional: la reproducción y la supervivencia favorecían a aquellos individuos que exhibían rasgos intermedios en la espiral interna, mientras que los que presentaban rasgos extremos tendían a ser eliminados. En este caso, el valor más frecuente, cuasi óptimo de la curva, se aproximaba al promedio. Asistimos con este a uno de los primeros ejemplos de selección estabilizadora, la que favorece los rasgos intermedios.

Pero Weldon no fue el primero en documentar evidencias de este tipo de selección natural. En un trabajo clásico de fines del siglo XIX, el biólogo estadounidense Hermon Bumpus (1862-1943) observó la eliminación selectiva de variantes poblacionales de gorriones de Estados Unidos que habían sido introducidos desde Inglaterra. Luego de una fuerte tormenta de lluvia, nieve y agua- nieve en febrero de 1898, Bumpus recogió 139 ejemplares que, por los efectos del citado evento climático, carecían de suficiente movilidad y de capacidad de volar en el momento de su captura. De estos pájaros, 72 sobrevivieron y 64 murieron. Los individuos muertos representaban de modo significativo a variantes que tenían valores extremos en el tamaño de las alas: los que poseían alas muy pequeñas, según Bumpus, no podían volar con suficiente energía y autonomía; los de alas muy grandes tenían un mayor “efecto vela” y el viento los habría impulsado violentamente sin poder controlar el rumbo y muy expuestos a colisionar con objetos sólidos. Estos riesgos deben haber sido mucho menores en los gorriones cuyas alas exhibían tamaños intermedios (menor efecto vela y mayor autonomía, Bumpus, 1899).

En los dos ejemplos que anteceden se aprecia la distribución de frecuencias en las manifestaciones de un determinado rasgo cuya representación es un gráfico que, en su condición ideal es una curva normal o acampanada como la que propusiera Galton en las poblaciones humanas, tal como la que exhibiera una población de individuos listos para ser reclutados en el ejército de Estados Unidos en 1901 (Fig. 9).

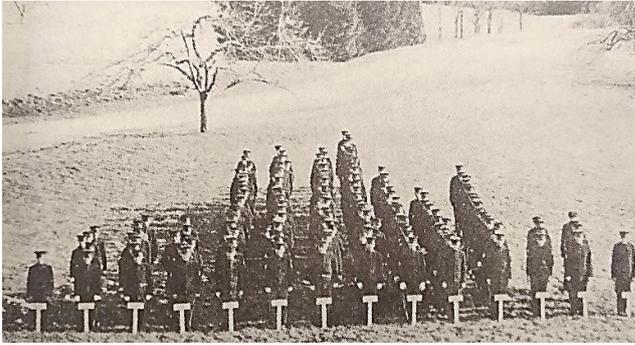


Fig.9. Distribución de frecuencias en la altura de un grupo de individuos reclutados por el ejército en Estados Unidos de Norteamérica en 1901. La distribución tiene una configuración similar a una curva acampanada (“normal”). Este tipo de curva puede aplicarse linealmente a lo largo de una escala para describir rasgos tales como altura, peso y número de descendientes (Fuente: Ayala y Valentine, 1979).

Lo importante, como destacara Mather (1953), es que si la población estudiada presenta un número mínimo representativo de individuos, la curva está referida a variaciones continuas. En tal sentido, los rasgos que ilustra son compatibles con el gradualismo postulado por Darwin y las diferentes variantes poblacionales estarán expuestas a la selección natural.

El darwinismo comenzó a recuperar terreno cuando las diferentes disciplinas originalmente enfrentadas comenzaron a armonizar en varios aspectos y a encontrar puntos de vista compatibles. La mayoría de los biólogos comenzaron a aceptar la herencia particulada, que sostenía que los factores podían describirse como “partículas” que se encontraban en los cromosomas. Los factores hereditarios segregan en los gametos (Primera Ley) y no se fusionan, manteniendo su individualidad. Además, se distribuyen independientemente (Segunda Ley). Las dos leyes son universales y están ligadas a la reproducción sexual. Poco después del redescubrimiento de estas leyes de Mendel, algunos “mendelianos” comenzaron a aceptar que las mutaciones podían ser de distintos grados y que la evolución y la herencia eran procesos compatibles con variaciones tanto continuas como discontinuas. Fue en esa época que los cultores de la Escuela Biométrica comprendieron que sus métodos podían aplicarse a los postulados mendelianos.

El genetista Morgan dejó de ser un crítico implacable de la teoría de la selección natural y de los avances de la genética, a los cuales contribuyó significativamente, lo erigieron en un ferviente defensor del darwinismo a partir de 1925, como también lo fueron sus colegas más jóvenes. Esto ocurría, como se apreciará más adelante casi al mismo tiempo que la Unión Soviética perdía, por razones político-ideológicas, la gran oportunidad de erigir a un biólogo ruso como el fundador de la genética de poblaciones.

Antes de abordar la validez del paradigma de la selección natural, es importante reconocer, como punto de partida para la interpretación del proceso de evolución y sus mecanismos, que la mutación y la recombinación de mutaciones en la reproducción sexual son las fuentes primarias de variación. Los cambios pueden ser pequeños en sus efectos y la selección natural determina qué o cuáles variantes producidas por mutaciones o recombinaciones sobreviven y se reproducen, en virtud de los rasgos que son afectados.

La visión sintética de la evolución es, esencialmente, la teoría de Darwin de la selección natural con el agregado de genes mutantes. Esta es la idea implícita en el neodarwinismo o Síntesis Moderna.

La evolución del neodarwinismo puede describirse sobre la base de teorías o evidencias que pueden desagregarse en tres etapas, las que comprenden, sucesivamente, la última década del siglo XIX y en el siglo XX los períodos 1926-1932, y 1937-1950.

El nacimiento del neodarwinismo ha sido adjudicado al zoólogo alemán August Weismann (1834-1914). En uno de sus experimentos más difundidos amputó las colas de cerca de un millar de ratones, a lo largo de cinco generaciones. Observó que los sufridos roedores, machos y hembras, desprovistos de cola, se reproducían y engendraban descendientes que se empeñaban en exhibir colas completas. Con satisfacción, demostró que los caracteres adquiridos (colas seccionadas) no se heredaban, anunciando así que la teoría evolutiva del brillante naturalista francés Jean Baptiste Lamarck (1744-1829) no se cumplía en los seres vivos.

Weismann coincidía con la variación continua, postulada por Darwin, aunque advertía que no existía una noción precisa de cuáles eran los componentes de las plantas y animales que se transmitían de generación en generación. Su adhesión al darwinismo es posterior a la muerte de Darwin. En 1893 publicó su teoría del *Plasma Germinal*. De acuerdo con esta teoría, los organismos poseen dos componentes. Uno de ellos, el *somatoplasma* que consiste en toda parte de un organismo que es efímera y que, en consecuencia, no perdura una vez que se produce su muerte. El otro componente es el que se “eterniza” pues es el que se transmite de generación en generación. Esto último es el *germoplasma* o *plasma germinal*. Se trata de las células germinales, que en los animales son los óvulos y los espermatozoides, los que solo se pueden localizar en los órganos que los producen. Según Weismann, los caracteres adquiridos por el somatoplasma, único componente que puede estar afectado por el ambiente, nunca podrán ser heredados. Los caracteres solo se transmiten a través de las células germinales y el somatoplasma no ejerce ninguna influencia sobre el germoplasma (Weismann, 1893). Actualmente diríamos que la información genética sólo puede transmitirse de los genes hacia el cuerpo y no del cuerpo a los genes. La teoría de Weismann, hoy superada, fue en la época de su concepción un importante avance, especialmente por su posición opuesta al lamarckismo y cercana al darwinismo. Su destacado brillo como zoólogo y naturalista ha pretendido ser opacado a través de una tergiversación de sus innovadoras propuestas científicas. Así lo han intentado algunos adherentes a la teoría evolutiva lamarckiana en la Unión Soviética de la primera mitad del siglo XX. Por ejemplo, Olarieta Alberdi (2008) quien atribuye a Weismann una ilusión de eternidad cuasi religiosa que va más allá de la historia pues no tiene principio ni fin. No coincide con Weismann en varias secciones de su libro, pero defiende con total convicción los aportes científicos del agrónomo estalinista Trofim Denisovich Lysenko (1898-1976), cuya utilización de información manipulada para demostrar la herencia de los caracteres adquiridos lo hiciera tristemente célebre.

La segunda etapa del neodarwinismo significó un avance dramático de la biología evolutiva. Entre sus principales logros se destaca la realización de las primeras

investigaciones sobre una nueva disciplina: la *genética de poblaciones*. Si bien se propone la inauguración de esta etapa en 1926, un teorema que había sido propuesto independientemente por dos autores a principios del siglo XX pudo haber inspirado a los fundadores de la mencionada disciplina y anticipado su creación.

El matemático británico Godfrey Harold Hardy (1877-1947) y el médico alemán Wilhelm Weinberg (1862-1937) son los autores de un teorema que elaboraron independientemente en 1908. Conocida como ley del equilibrio genético de las poblaciones, su enunciado expresa que *“en una población infinita con apareamientos al azar, las frecuencias génicas y genotípicas permanecen invariables, al menos que sobre la población actúen las fuerzas evolutivas”*. Matemáticamente, se trata de un trinomio cuadrado perfecto que se obtiene a partir de la suma al cuadrado de las frecuencias génicas. En un sistema bialélico, **p** representa al gen o alelo dominante y **q** al recesivo, con sus respectivas frecuencias igual o menor que 1 siendo **(p + q) = 1**, por lo que el binomio al cuadrado también será igual a 1, lo mismo que el trinomio cuadrado perfecto que se obtiene a partir del mismo. De este modo:

$$(p + q)^2 = (p^2 + 2pq + q^2) = 1$$

Siendo **p** y **q** las frecuencias de los alelos dominante (ej., **A**) y recesivo (ej., **a**), respectivamente, la ecuación se puede interpretar más claramente si se presenta de modo tabular:

Alelo	p(A)	q(a)
p(A)	p ² (AA)	pq (Aa)
q(a)	pq (Aa)	q ² (aa)

Si el teorema de Hardy-Weinberg hubiera tenido amplia repercusión entre los genetistas en oportunidad de su postulación, mucho se hubiera avanzado en la búsqueda de las causas de la variabilidad de las poblaciones.

Convergencia darwinismo-mendelismo. La Síntesis Moderna

En las postrimerías de la década de 1920 y comienzos de la de 1930 surgió el grupo de científicos fundadores de la genética de poblaciones. Mediante el uso de modelos matemáticos demostraron que una determinada variante génica creada por mutación podía reemplazar a otra en una población, aún si su ventaja proporcional en supervivencia o reproducción fuera escasa, por ejemplo, del orden de 1 a 2 %. Por lo menos en teoría, la sustitución puede ser muy rápida, de alrededor de 10 generaciones. Este proceso, de uno o pocos genes, continuo o gradual, es conocido como microevolución. Puede acumularse y constituirse en macroevolución, produciendo nuevas estructuras completas, tales como ojos o alas. También puede causar la separación de una especie en dos o más especies hijas (Wilson, 1994).

Quien tempranamente se interesó en el equilibrio genético poblacional y las variaciones de las frecuencias génicas y genotípicas poblacionales fue el entomólogo, genetista y naturalista ruso Sergei Sergeivich Chetverikov (1880-1959) (Fig.10). Chetverikov fue uno de los biólogos más brillantes de la genética y biología evolutiva del siglo XX, tristemente opacado por el déspota georgiano Iósif Stalin (1878-1953) y su acólito, el agrónomo Trofim Lysenko. Este último quiso demostrar con información falsa que la única teoría válida de evolución era la de Lamarck. Las primeras investigaciones de Chetverikov, que datan de 1895, lo erigieron como un destacado especialista en lepidópteros. Organizó la mayor colección de mariposas y polillas de Rusia desde su época de estudiante en la Sociedad Imperial de Historia Natural, Antropología y Etnografía de la provincia de Moscú. Sus investigaciones en el campo de la genética de poblaciones fueron las primeras que argumentaron con rigor científico la convergencia entre mendelismo y darwinismo y sentaron las bases para la formulación de la moderna teoría sintética de la evolución. Fue el primer científico que recuerde la historia en reconocer la importancia fundamental del almacenamiento de variabilidad (oculta o visible) en las poblaciones naturales para entender el proceso evolutivo. Aunque ignorado por décadas, fue el fundador de la genética poblacional experimental.



Fig.10. Sergei Chetverikov, el entomólogo y genetista ruso que descubrió la convergencia entre el darwinismo y el mendelismo y fue el fundador de la Genética de Poblaciones.



Fig.11. Ronald Fisher, estadístico y biólogo británico, uno de los fundadores de la genética de poblaciones. Aportó fundamentos matemáticos y biológicos para sugerir la complementariedad entre mutación y selección natural.

Su trabajo inaugural de genética poblacional fue escrito en ruso y publicado en 1926, cuando ocupaba la dirección del Instituto de Biología Experimental Nikolai Koltsov, de Moscú, donde aplicaba principios genéticos a sus trabajos de campo en poblaciones naturales. Sus hipótesis fueron redescubiertas en la década de 1930: el genetista cuantitativo y estadístico británico Ronald Fisher (1890-1962) (Fig.11), el genetista estadounidense Sewall Wright (1889-1998) (Fig.12) y el biólogo evolutivo británico John Haldane (1892-1964) (Fig.13) formularon independientemente las bases de la

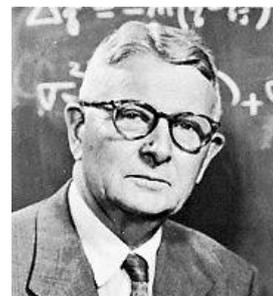


Fig.12. Sewal Wright, genetista estadounidense que introdujo el concepto de deriva genética.

moderna teoría sintética de la evolución (Fisher, 1930, Wright, 1931, Haldane, 1932).

Chetverikov, Fisher, Wright y Haldane lograron que los genetistas y biólogos evolutivos alcanzaran el mayor consenso en lo que concierne al cambio evolutivo, basado primariamente en una síntesis donde convergen la selección natural y la genética.

Factores ajenos a la ciencia y vinculados a cuestiones políticas e ideológicas impidieron que el excepcional talento creativo de Chetverikov tuviera adecuada difusión más allá de su ámbito de trabajo. También frenaron la posibilidad de que sus observaciones y experimentos tuvieran continuidad, siendo obligado a renunciar a sus preferencias vocacionales y a realizar tareas ajenas a su especialidad. Sufrió privaciones aún más graves que las recién esbozadas.

En un contexto histórico, la vida de Chetverikov estuvo atravesada por diversos y dramáticos acontecimientos. Transcurrió durante los últimos 37 años de la autocracia zarista imperial, que precedieron a la revolución rusa de 1917 cuando surgió Vladimir Lenin (1870-1924) y se instauró la República Socialista Federativa Soviética. En 1923, cuando él contaba con 43 años, ocurrió el fin de la guerra civil entre el nuevo gobierno bolchevique y los militares del ex régimen zarista. Las situaciones de mayor dramatismo en la vida de este notable científico se desencadenaron durante una parte del extenso liderazgo que ejerció el dictador soviético Stalin como Secretario General del Comité Central del Partido Comunista de la Unión Soviética (1922 a 1952) y Presidente del Consejo de Ministros de la Unión Soviética (1941 a 1953). Durante los últimos seis años de vida de Chetverikov, cuando su salud estaba muy deteriorada, y la URSS era gobernada por el sucesor de Stalin, Nikita Krushev (1894-1971). Krushev fue Primer Secretario del Comité Central del Partido Comunista entre 1953 a 1964, período en el cual las penurias de los genetistas rusos se aliviaron, aunque muy tardíamente para Chetverikov.

El inicio del tercer período histórico del neodarwinismo surge a partir del genial genetista ucraniano Theodosius Dobzhansky (1900-1975) (Fig.14) quien añadió un enorme sustento a las investigaciones de Chetverikov, Fisher, Wright y Haldane. En su obra de 1937 *Genetics and the Origin of Species* muestra por primera vez datos de campo y de laboratorio que le permitieron definir las diferencias entre especies con precisión. Asimismo, desentrañó la naturaleza de las variaciones dentro de las poblaciones, en cromosomas y genes, dilucidando así pasos sucesivos del proceso de microevolución.

A Dobzhansky le siguió el notable zoólogo y biólogo evolutivo alemán Ernst Mayr (1904-2005) (Fig.15) con su trabajo publicado en 1942 *Systematics and the Origin of Species*, donde ofrece la definición hasta entonces más precisa del significado biológico de especie y cómo éstas se erigen a partir de razas preexistentes,



Fig.13. John Haldane, genetista y biólogo evolutivo británico. Aplicó razonamientos matemáticos a la teoría evolutiva con énfasis en la selección natural y la migración.



Fig.14. Theodosius Dobzhansky, biólogo evolutivo y genetista ucraniano que profundizó la convergencia darwinismo-mendelismo. Fue uno de los más célebres evolucionistas del siglo XX.

introduciendo la posibilidad de clasificación de especies en base a la filogenia. Para ello, introduce los modos de medir las diferencias entre especies hijas a partir de la magnitud de cambio evolutivo observable desde el episodio de su surgimiento a partir de la especie madre original.



Fig.15. Ernst Mayr, notable biólogo evolutivo alemán que desarrolló y consolidó el concepto biológico de especie.



Fig.16. George Gaylor Simpson, paleontólogo estadounidense que fortaleció las bases de la teoría evolutiva mediante el estudio comparado del modo de evolución de las especies fósiles y las vivientes.

En 1944, se publicaba el notable aporte del paleontólogo y biólogo evolutivo George Gaylord Simpson (1902-1984) (Fig.16) *Tempo and Mode in Evolution* donde postula que el registro fósil es consistente con las evidencias de la evolución en curso de las especies vivientes.

Como complemento de los importantes aportes precedentes, se edita en 1950 el libro del botánico y genetista estadounidense George Ledyard Stebbins (1906-2000) (Fig.17) *Variation and Evolution in Plants* culminando con esta una serie de cuatro obras que refuerzan la vigencia del paradigma darwiniano. Coincidentemente, los excepcionales trabajos de Dobzhansky, Mayr, Simpson y Stebbins, que dan mayor sustento a los creadores de la genética de poblaciones (Chetverikov, Wright, Fisher y Haldane), fueron publicados por una de las editoriales más prestigiosas de los Estados Unidos de Norteamérica: la *Columbia University Press*, fundada en Nueva York en 1893.



Fig.17. George Ledyard Stebbins, botánico y genetista estadounidense ampliamente reconocido por sus estudios sobre variaciones en plantas.

Adhiriendo a la breve definición de Wright (1960), la síntesis del pensamiento darwiniano y mendeliano es lo que hoy en día se acepta como neodarwinismo.



Fig.18. Julian Huxley, el notable biólogo evolutivo que desarrolló una impecable revisión de la Síntesis Moderna.

Un desarrollo y discusión que aborda con brillante estilo y profundidad las diferentes disciplinas que convergen en la Síntesis Moderna de la teoría evolutiva, así como una semblanza de sus principales protagonistas se expone de modo objetivo y profundo en la magnífica obra *Evolution. The Modern Synthesis*. Su autor fue el célebre biólogo evolutivo, genetista y humanista británico Julian Huxley (1887-1975) (Fig.18), de quien se transcribe esta breve conclusión y expresión de deseo:

“El tiempo está ya maduro para un rápido progreso en nuestra comprensión de la evolución. La genética, la fisiología del desarrollo, la ecología, la sistemática, la paleontología, la citología, el análisis matemático, han proporcionado nuevos hechos o nuevos instrumentos de trabajo. La necesidad actual es una armonización de estos estudios y una síntesis.” (Huxley, 1942).

Bibliografía

- Ayala, F.J. y Fitch, W.M. (1997). Genetics and the origin of species: An Introduction. *Proceedings National Academy of Sciences* **94**: 7691-7697.
- Ayala, F.J. y Valentine, J.W. (1979). *Evolving. The Theory and Processes of Organic Evolution*. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Menlo Park, California.
- Bateson, W. (1894). *Materials for the Study of Variation: Treated with Special Regard to Discontinuity in the Origin of Species*. London: Macmillan.
- Bumpus, H.C. (1899). The elimination of the unfit as illustrated by the introduced sparrow, *Passer domesticus*. *Biology Lectures, Marine Biological Laboratory, Woods Hole*: 209-226.
- Chetvericov, S.S. 1959. On certain aspects of the evolutionary process from the standpoint of genetics. *Proceedings of the American Philosophical Society* **105**: 165-197.²
- Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. Murray, London.
- Dobzhansky, T. (1937). *Genetics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York.
- Dobzhansky, T., Ayala, F.J., Stebbins y Valentine, J.W. (1977). *Evolution*. W.H. Freeman and Company, San Francisco.
- Fisher, R.A. (1930). *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press, Oxford³.
- Galton, D. (2009). Did Darwin read Mendel? *OJM: An International Journal of Medicine* **102** (8):587-589.
- Haldane, J.B.S. (1932). *The Causes of Evolution*. Harper, New York.
- Hardy, G.H. (1908). Mendelian proportions in a mixed population. *Science* **28**: 49-50.
- Huxley, J. S. (1942). *Evolution: The Modern Synthesis*. London, Allen & Unwin (Edición en idioma español consultada por el autor: Huxley, J. (1946). *La Evolución. Síntesis Moderna*. Editorial Losada S.A. Buenos Aires.
- Mather, K. (1953). The genetical structure of populations, pp. 66-95. In: *Symposia of the Society of Experimental Biology. VII. Evolution*. Cambridge University Press.
- Mendel, G. (1866). Versuche über Pflanzenhybriden. *Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn Bd. IV für das Jahr 1865, Abhandlungen*, 3-47.
- Mayr, E. (1942). *Systematics and the Origin of Species*. Columbia University Press.

² Traducción del trabajo original publicado en idioma ruso en 1926.

- Morgan, T.H. (1932). *The Scientific Basis of Evolution*. Norton, New York.
- Montúfar, R. (2009). Mendel y el neodarwinismo. *Revista Ecuatoriana de Medicina y Ciencias Biológicas* **30** (1y2): 122-124.
- Mukherjee, S. (2017). *El Gen. Una Historia Personal*. Debate. Penguin Random House.Grupo Edittorial, España.
- Olarieta Alberdi, J.M. (2008). *El Linchamieno de Lysenko*. Nómadas. Revista Crítica de Ciencias Sociaales y Jurídicas.Theoría UCM. Universidad Complutense.
- Ruiz Gutierrez, R. y Suárez y López Guazo, L. (2002). Eugenesia, selección y biometría en la obra de Francis Galton. *Revista de la Sociedad Española de la Historia de las Ciencias y de las Técnicas* **25**: 85-107.
- Schnack, J.A. (1999). Entomología y evolución: historia y vaticinios. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* **58** (1-2): 1-8.
- Simpson, G.G. (1944). *Tempo and Mode in Evolution*. Columbia University Press, New York.
- Stebbins,G.L. (1950).*Variation and Evolution in Plants*. Columbia University Press, New York.
- Weinberg,W. (1908). Über den Nahweis der Vererbung beim Marschen. Jahreshefte des vereins für wáter ländische Naturkunde in Wüttemberg **64**: 368-382.
- Weismann, A. (1893). Über die Bererbung . In: Aufs über Vererbung und verwandte biologische Fragen. *Fischer/Jena* 1892, 73.
- Weldom, W.R. (1901). A fitst study of natural selection in *Clausilia laminata*. *Biometrika* **I**:109.
- Wilson, E.O. (1994). *Naturalist*. Island Press, Shearwater Books. Washington, D.C., Covelo, California.
- Wright, S. (1931). Evolution in mendelian poplations. *Genetics* **16**: 97-159.
- Wright, S. (1960. Genetics and Twentieth Century Darwinism- A review and discusi3n. *American Journal of Human Genetics* **12** (3): 365-372.