

---

FRANCISCO J. AYALA

LA EVOLUCIÓN  
*de un evolucionista*

*ESCRITOS SELECCIONADOS*

EDICIÓN A CARGO DE  
*AMPARO LATORRE y ANDRÉS MOYA*

COL·LECCIÓ HONORIS CAUSA  
UNIVERSITAT DE VALÈNCIA



Esta publicación no puede ser reproducida, ni total ni parcialmente, ni registrada en, o transmitida por, un sistema de recuperación de información, de ninguna forma ni por ningún medio, sea fotomecánico, fotoquímico, electrónico, por fotocopia o por cualquier otro, sin el permiso previo de la editorial.

- © De los textos originales: mención explícita en cada capítulo
- © De las traducciones: mención explícita en cada capítulo
- © De la selección de los textos: Amparo Latorre y Andrés Moya, 2006
- © *De la 1.ª edición en cartóné*: Universitat de València, 2006
- © *De esta edición*: Universitat de València, 2024

*Diseño de la colección*: Enric Solbes

*Coordinación editorial*: Maite Simón

*Ilustración de la cubierta*:

*Elementos de Historia Natural*, de Emilio Ribera Gómez.  
Valencia, Imprenta de Manuel Alufre, 1882.

Detall de la figura 130. (Imagem cedida per Juli Peretó)

ISBN: 978-84-1118-413-7

Depósito legal: V-2540-2024

*Impresión*: La Imprenta Comunicación Gráfica S. L.

# Índice

Nota de los editores: A. Latorre y A. Moya .....	7
DISCURSOS PRONUNCIADOS EN EL ACTO DE INVESTIDURA	
<i>Laudatio</i> académica a cargo del Dr. Andrés Moya Simarro .....	13
<i>Lectio</i> pronunciada por el Dr. Francisco J. Ayala .....	19
Palabras de clausura del del Dr. Pedro Ruiz Torres .....	41
BIOBIBLIOGRAFÍA .....	47
ESCRITOS SELECCIONADOS	
I Fundamentos de ciencia .....	103
1. LA BIOLOGÍA COMO UNA CIENCIA AUTÓNOMA .....	105
2. EL CONCEPTO DE PROGRESO BIOLÓGICO .....	123
3. SOBRE EL MÉTODO CIENTÍFICO, SU PRÁCTICA Y SUS ERRORES .....	143
4. LA DEVOLUCIÓN DE DARWIN: DISEÑO SIN DISEÑADOR .....	179
II Evolución .....	199
5. EVOLUCIÓN BIOLÓGICA: ¿SELECCIÓN NATURAL O PROCESO AL AZAR? .....	201
6. MECANISMOS DE LA EVOLUCIÓN .....	223
7. ¿ES NECESARIA UNA NUEVA SÍNTESIS EVOLUTIVA? .....	255
8. LA EVOLUCIÓN DEL DARWINISMO .....	269
9. LA DATACIÓN DEL ÁRBOL DE LA VIDA .....	295
III Evolución humana .....	303
10. HUMANOS Y SIMIOS SON MUY SIMILARES GENÉTICAMENTE .....	305
11. EL MITO DE EVA: LA BIOLOGÍA MOLECULAR Y LOS ORÍGENES HUMANOS ....	311
12. LOS GÉNEROS DEL LINAJE HUMANO .....	335

IV Bases biológicas de la conducta humana.....	349
13. LAS RAÍCES BIOLÓGICAS DE LA MORALIDAD .....	351
14. LA CIENCIA Y LOS TRIBUNALES.....	371
15. LA NATURALEZA HUMANA. LA BIOLOGÍA PRECEDE, LA CULTURA TRASCIENDE: LA NATURALEZA HUMANA VISTA POR UN EVOLUCIONISTA .....	393
16. EL PROYECTO GENOMA HUMANO: PROMESA FRENTE A REALIDAD .....	411
BIBLIOGRAFÍA CITADA.....	425

## Nota de los editores

El presente volumen recoge el *curriculum vitae* del profesor Francisco J. Ayala, una selección de trabajos que sirven de exponente de su trayectoria docente, científica y filosófica. Con motivo de su nombramiento como doctor *honoris causa* por la Universitat de València, cuyos discursos se recogen en la obra presente, se nos brindó por parte del Servicio de Publicaciones la posibilidad de editar un libro sobre el Prof. Ayala y su obra. El libro que el lector tiene en sus manos es el producto de tal empeño. Hemos procurado dos cosas fundamentalmente. En primer lugar recoger, de forma actualizada, hasta 2005, toda su actividad profesional, detallando al máximo su producción científica para que cualquier lector interesado pueda ir a las fuentes respectivas. En segundo lugar, y de acuerdo con el propio autor, decidimos seleccionar de su amplísima producción un conjunto de trabajos con la función primordial de captar adeptos para la ciencia, en general, y para la biología evolutiva en particular, lo que supuso una muy difícil labor de selección de los textos más apropiados. Esperamos, en cualquier caso, haberlo conseguido. Los textos se han seleccionado pensando en hacer llegar al lector la grandeza de la actividad científica, y por lo tanto hemos tratado de obviar los trabajos más técnicos y nos hemos concentrado en las revisiones o en aquellos trabajos donde se proyecta la ciencia hacia otros ámbitos de la actividad intelectual.

Los escritos seleccionados se han agrupado en cuatro secciones, a saber: Fundamentos de ciencia, Evolución, Evolución humana y Bases biológicas de la conducta humana. La lógica del orden seguido, al menos tal y como la vemos los editores, va de lo general a lo particular, aunque no por ello queremos dar a entender que estamos pasando de secciones más a menos interesantes. De hecho cada una de ellas reviste un interés intrínseco y puede ser leída con autonomía por el alcance propio que tienen. Pero es cierto que el nivel de comprensión de las últimas secciones puede ser mayor si se sigue el orden elegido.

Por otro lado los trabajos se presentan, dentro de cada sección, por orden de antigüedad, lo que a su vez nos ofrece cierta perspectiva de cambio en las propias concepciones científicas y filosóficas del Prof. Ayala.

En la primera, Fundamentos de ciencia, el Prof. Ayala nos introduce a la ciencia, en general, y a las peculiaridades de una ciencia concreta como es la biología. En la segunda, Evolución, hemos seleccionado trabajos que introducen al lector en el fascinante campo de la evolución biológica, y las fuerzas responsables de la misma. Muchas veces se habla de la teoría evolutiva como un dogma, lo que de por sí es contradictorio con la idea de lo que significa una teoría científica. La primera sección junto a la segunda nos brinda la oportunidad de ver la teoría evolutiva, que no el hecho de la evolución, como un campo abonado a las controversias y la elaboración de teorías explicativas de carácter cada vez más general.

La tercera sección muestra algunas de las aportaciones del Prof. Ayala al campo de la evolución humana. Hemos decidido, entre su extensa producción científica, hacer un guiño al lector, tratando de captar su interés presentando la teoría evolutiva en su capacidad para la explicación de la evolución humana, lo que nos interesa sin paliativo alguno. Finalmente dedicamos una cuarta sección a consideraciones en torno a las bases biológicas de la conducta humana y las implicaciones éticas que de ella se derivan. Y es que la teoría evolutiva, aunque no de forma excluyente, tiene mucho que aportar a la comprensión de lo humano. El lector podrá apreciar lo poco reduccionista que se puede considerar la aproximación del Prof. Ayala.

Queremos agradecer las excelentes traducciones del Prof. Juli Peretó de los capítulos, a excepción de dos. También queremos agradecer a la Srta. Lidia Ribelles la traducción de buena parte del *curriculum vitae* del Prof. Ayala y, sobre todo, la preparación de la literatura final de la obra, ardua tarea si se tiene en cuenta la heterogeneidad de las citas de las publicaciones originales.

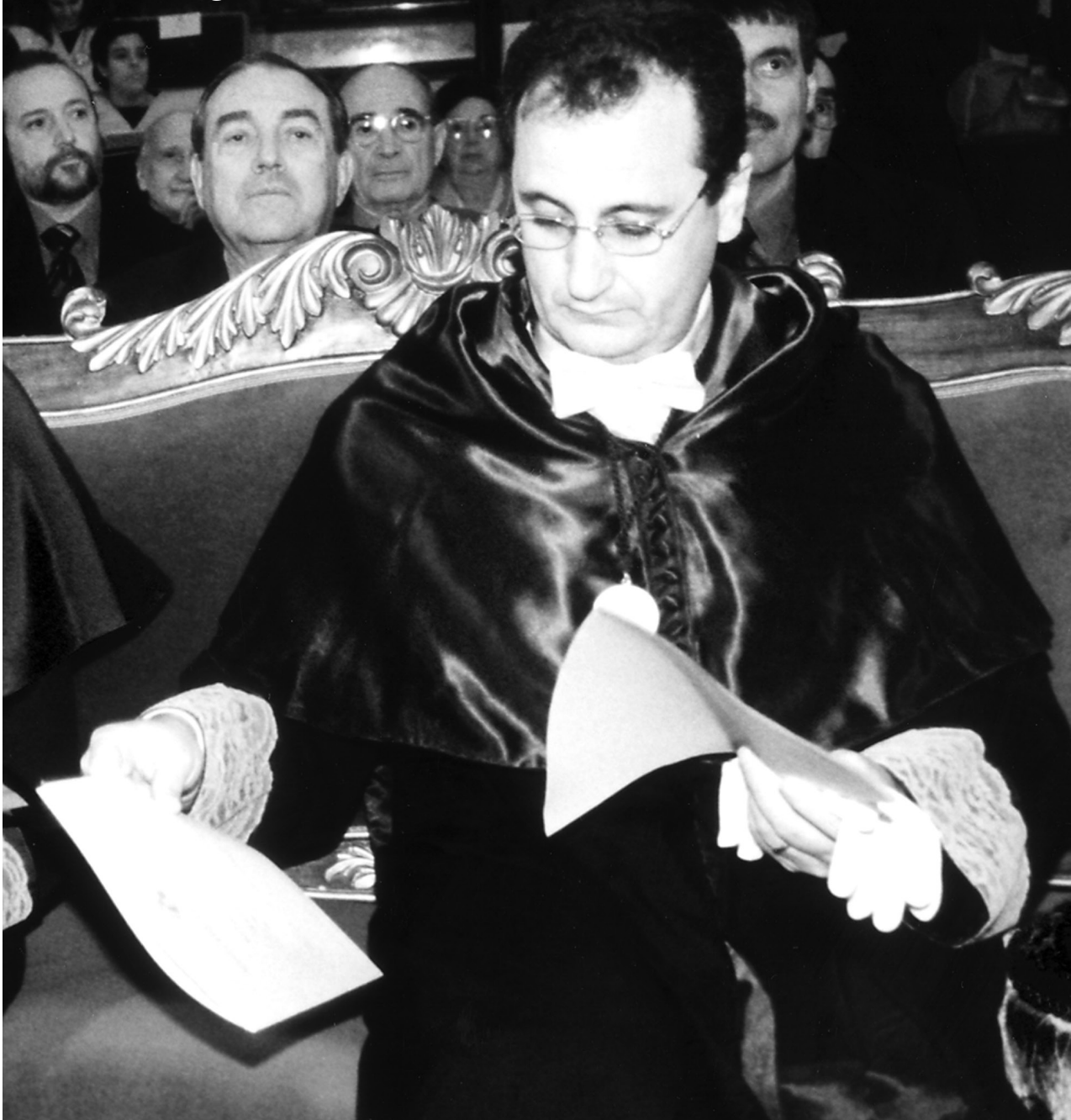
AMPARO LATORRE y ANDRÉS MOYA  
Mayo de 2006

---

DISCURSOS  
PRONUNCIADOS EN EL ACTO  
DE INVESTIDURA  
(8 de noviembre de 2000)

---

*Laudatio* académica  
del Doctor Francisco J. Ayala  
a cargo del Doctor Andrés Moya Simarro





Excmo. y Mgfc. Sr. Rector de la Universitat de València,  
Excmos. Sres. Vicerrectores,  
Ilmos. Sres. Decanos,  
Señoras y Señores:

Algún día de 1983, perdido en la memoria, escribí a un profesor norteamericano de origen español, planteándole un problema que me había surgido en la parte final de mi proyecto de investigación de tesis doctoral en genética. Estaba trabajando en una de las formas de la selección natural que permite preservar la variación genética de las especies, algo fundamental en la evolución biológica según la teoría de la evolución. La cuestión no era sencilla, porque había obtenido resultados experimentales que no se podían tratar, a mi modo de ver, con los procedimientos que él había sugerido por primera vez en un trabajo reciente. Su carta, que recibí esperanzadamente, me abrió de par en par las puertas de la ciencia. Ese fue mi primer contacto con el profesor Ayala, que constituye, por otro lado, el inicio de una dilatada cooperación científica con otros investigadores de nuestra Universidad que, o bien han pasado por su laboratorio o que han podido acceder, gracias a su desinteresada intervención, a otros centros de excelencia investigadora de los EEUU. Podría pasar por anecdótico lo que acabo de decir, o incluso entender, de forma malévolamente, que la justificación al acto que aquí llevamos a cabo es mera cuestión de agradecimiento. Ciertamente hay agradecimiento, pero quiere ser también por su contribución universal a la ciencia, a la ciencia reflexionada, y por su compromiso con el desarrollo de la ciencia en países, especialmente en el ámbito hispanoamericano, donde ha estado o está ausente una práctica sostenida de la misma. El mío es un caso más de un gran conjunto. Muchos hemos aprendido la ciencia del Prof. Ayala, hemos reflexionado sobre ella y hemos podido exportarla y hacerla estable en los respectivos ámbitos nacionales de escasa tradición científica contemporánea. Y esa perspectiva triple de ciencia en sí misma, ciencia reflexionada y compromiso por universalizar su práctica constituyen el argumento de esta «laudatio».

Francisco Ayala nació en Madrid en 1934. Estudió física, filosofía y teología en España, genética y evolución en EEUU, a donde se trasladó en 1961. Ana Barahona, una historiadora mexicana de la biología, califica al Prof. Ayala, en una reciente entrevista para la revista *Arbor*, retomando a su vez una propuesta de *The New York Times*, de hombre renacentista de la Evolución. Aunque no es el momento de la justificación, y por retomar la triste y desgarradora ruptura que se produjo entre ciencia y humanidades en el periodo postilustrado, creo que sería más oportuno definir al prof. Ayala como el hombre ilustrado de la evolución. Hay algunos otros ejemplos recientes de hombres ilustrados, con una particular presencia de aquellos que proceden de la biología, que ven la ciencia como una forma más de conocimiento humanístico.

Francisco Ayala es una figura mundial en los campos de la genética de poblaciones y evolutiva, habiendo hecho contribuciones significativas a la moderna teoría de la evolución, así como a la filosofía de la ciencia y la ética. Su trabajo profesional incluye tanto la teoría como el experimento, y versa sobre una serie de temas evolutivos relevantes, a saber: tasas y patrones de evolución molecular, el polimorfismo genético y sus causas, la selección natural en la naturaleza y en el laboratorio, la especiación y el origen del aislamiento reproductivo, los factores genéticos y ambientales que modulan el crecimiento de las poblaciones y la interacción de las especies, y el origen y la evolución de la malaria y la genética de poblaciones de protozoos parásitos. Del mismo modo, ha hecho contribuciones significativas a la filosofía de la biología y a cuestiones éticas y sociales derivadas y asociadas a los descubrimientos de la moderna biología.

Durante la segunda mitad de la década de los 60, Ayala publicó una serie de estudios que constituyeron la prueba experimental del teorema fundamental de la selección natural, que relacionaba la tasa de evolución con el grado de polimorfismo genético. Tales trabajos supusieron, además, el desarrollo de métodos originales para medir la adaptación de las poblaciones, la elucidación del papel del polimorfismo genético en la determinación de la adaptación poblacional, así como el establecimiento de las condiciones que permiten la coexistencia de especies cuando los recursos son escasos.

Desde finales de la década de los 60, Ayala contribuye de forma notoria a la comprensión de la evolución del aislamiento reproductivo, así como al proceso de especiación geográfica, gracias a un amplio estudio llevado a cabo con tres grupos de especies, procedentes de Australia y Nueva Guinea, América Tropical y el Indo-Pacífico. Recurriendo a la electroforesis en geles de proteínas y otras técnicas moleculares en cuya aplicación evolutiva ha sido pionero, obtiene medidas cuantitativas del cambio genético que acontece durante los diferentes estadios del proceso de especiación. Los primeros estudios de Ayala relativos a la divergencia genética entre especies se han aplicado con posterioridad a otros muchos tipos de organismos.

Ayala ha contribuido de forma notoria a la controversia sobre la importancia relativa de la selección natural frente al azar en la evolución molecular. Ha liderado un extenso programa –que todavía continúa– encaminado a comprender el significado adaptativo de la variación genética en poblaciones naturales. Así, por ejemplo, ha estudiado de forma sistemática el efecto que factores ambientales como la temperatura o la estabilidad en el suministro de recursos, o biológicos, como la densidad o la frecuencia, tienen sobre la selección natural de variantes genéticas. Ayala ha hecho contribuciones seminales a la teoría del reloj molecular de la evolución. Sus estudios experimentales, tanto con proteínas como con DNA, ha permitido elucidar la verdadera naturaleza de los patrones de evolución molecular, poniendo en tela de juicio modelos previos en torno a la evolución molecular.

Ayala ha desarrollado experimentos críticos en temas muy debatidos en biología de poblaciones y evolutiva como son los relacionados con la competencia entre especies, la teoría del lastre genético y la naturaleza de la eficacia biológica.

A mediados de la década de los 80, Ayala inicia una investigación sobre la estructura poblacional y evolución de protozoos parásitos, organismos como los que causan la malaria, la enfermedad del sueño, el Chagas, la leishmania y otras enfermedades que, según la Organización Mundial de la Salud, afectan a más de 500 millones de personas en el planeta y, colectivamente, constituyen, la mayor fuente de mortalidad humana. Ayala y colaboradores descubren, por ejemplo, que *Trypanosoma cruzi*, el agente que produce el Chagas, y otros protozoos parásitos como *Giardia* y *Naegleria*, tienen una estructura poblacional clonal, y no sexual, como se venía admitiendo hasta entonces. Las implicaciones potenciales de este descubrimiento para la salud humana son enormes, ya que la estrategia para el desarrollo de vacunas u otras drogas curativas, así como para la diagnosis y el tratamiento, es radicalmente diferente según que los organismos se reproduzcan de una forma u otra. Esta investigación, que continúa en la actualidad, es muy pertinente para una importante fracción de la humanidad, especialmente la de los más pobres en los países poco desarrollados, pero también, de forma creciente, como consecuencia de las migraciones, en países industrializados donde, por ejemplo, enfermos de SIDA pueden sucumbir con facilidad a infecciones oportunistas de *Toxoplasma* y otras infecciones protozoarias.

Recientemente, Ayala ha elucidado el origen y evolución de *Plasmodium*, el parásito de la malaria, mostrando que *P. falciparum*, el parásito de la malaria maligna, se ha originado a partir de un solo individuo hace algunas decenas de miles de años, lo que tiene relevancia epidemiológica e interés en salud pública. Por último, en el ámbito de la ciencia en sí, destacar sus trabajos sobre el origen de determinados phyla animales, patrones de evolución molecular y relaciones evolutivas en *Drosophila* e insectos relacionados.

Pero en el profesor Ayala hay una ciencia reflexionada. Sus ensayos filosóficos han planteado nuevas perspectivas y visiones radicalmente nuevas sobre problemas tradicionales, tales como la noción de teleología, el concepto evolutivo de progreso, o la consideración de la biología como ciencia autónoma. Su monografía *Studies in the Philosophy of Biology*, junto con Theodosius Dobzhansky, su maestro, constituye un antes y un después en el campo de la filosofía de la biología. Tiene, por otro lado, una dilatada producción sobre implicaciones éticas y sociales de la ciencia, en general, y de la teoría evolutiva, en particular. Ayala ha tenido una amplia presencia pública en las controversias sobre el «creacionismo científico», por ejemplo su participación como experto en el caso Arkansas en 1981. Tomando algunos datos de su extenso currículum, Ayala ha sido presidente de la Sociedad para el estudio de la evolución, miembro del consejo de gobierno de la Academia de Ciencias de los EEUU y coordinador de la sección de Biología del Consejo Nacional de Investigación de los EEUU. Ha sido también presidente y coordinador de la Asociación Americana para el Avance de la Ciencia. Fue miembro del Comité de Expertos en Ciencia y Tecnología del Presidente Clinton de los EEUU.

Nos queda su tercera aportación, la de su compromiso con el desarrollo de la ciencia. Su laboratorio ha sido crisol de investigadores procedentes de nuestro país y otros países hispanoamericanos. La delicada situación científica por la que han pasado buen número de ellos, incluyendo el nuestro en algún momento, ha llevado y lleva a muchos jóvenes con vocación científica en genética y evolución a formarse en su laboratorio. En el dimos los primeros pasos en áreas tecnológicamente inaccesibles en los países de origen, al tiempo que nos beneficiábamos de los conceptos y las teorías más avanzadas del momento. Consciente de las dificultades que comporta hacer ciencia de calidad en países poco desarrollados, el profesor Ayala siempre ha mostrado su compromiso de aceptación sistemática de jóvenes, y no tan jóvenes, investigadores procedentes de países con mucha o alguna flaqueza en la actividad científica sistemática. Muchas universidades y centros de investigación de países como España, Brasil, Chile, Argentina, Venezuela, México, Colombia, Bolivia, Ecuador, Panamá, cuentan con científicos formados con él, por no hablar del ingente número de los procedentes del Este de Europa y Asia. Aunque no sea argumento válido, la perspectiva del tiempo nos dice que su decisión de permanecer en los EEUU ha tenido mayor impacto en su compromiso de universalizar la ciencia, que si hubiera regresado a su país natal. Esa tarea quedó en manos de la tercera generación de genéticos y evolucionistas. Nosotros.

Muchas gracias.

---

*Lectio* pronunciada por el  
Doctor Francisco J. Ayala

