

Doctor *honoris causa*

# Francisco José Ayala



**UAB**

Universitat Autònoma de Barcelona

---

*Doctor honoris causa*

# FRANCISCO JOSÉ AYALA

Discurs llegit  
a la cerimònia d'investidura  
celebrada a la  
Sala d'Actes del Rectorat  
el dia 18 de juny  
de l'any 2015

**UAB**

Universitat Autònoma de Barcelona



---

PRESENTACIÓ  
DE  
FRANCISCO JOSÉ AYALA  
PER  
ANTONI FONTDEVILA I VÍCTOR GÓMEZ PIN



---

Magnífic Senyor Rector,  
Senyors Vicerectors,  
Senyors Degans,  
Benvolguts Col·legues,  
Estimats Estudiants,  
Senyores i Senyors:

Fa uns quaranta-cinc anys que el meu director de tesi, el Dr. Antoni Prevosti, veient el meu interès per la genètica de poblacions i l'evolució, em va aconsellar escriure a un jove professor espanyol resident als Estats Units per demanar-li de poder fer una estada postdoctoral al seu grup de recerca. Aquest professor era el Dr. Francisco Ayala, el qual em va acceptar immediatament. La generositat del Dr. Ayala feia possible un dels meus anhels alimentats durant la meva època de formació com a científic: poder ampliar els meus coneixements genético-evolutius en un grup d'excel·lència científica. Tal era el grup del Dr. Ayala, del qual formava part com a professor emèrit el Dr. Theodosius Dobzhansky, un dels genètics de poblacions més famosos del segle xx. Aleshores el Dr. Ayala tenia trenta-sis anys i es trobava en un moment àlgid de la seva carrera. Frare dominic als anys cinquanta i estudiant de teologia i física a Salamanca, després de llegir els llibres de Teilhard de Chardin Ayala es va començar a interessar per la genètica i l'evolució a partir dels seus contactes amb el Dr. Fernando Galán, un genètic de prestigi deixeble d'Antonio de Zulueta, un dels introduc-

---

tors de la genètica a Espanya. Galán no només li va ensenyar genètica; també el va introduir als llibres fonamentals sobre evolució, com els de Dobzhansky (*Genètica i l'origen de les espècies*), Julian Huxley y George Simpson. Precisament va ser Zulueta qui va escriure a Dobzhansky per presentar-li Ayala, amb la recomanació que l'acceptés al seu laboratori de la Universitat de Columbia i que li dirigís el doctorat. Dobzhansky, que era un admirador de Zulueta, el va acceptar immediatament. Ayala només havia fet un curs de Biologia i era llicenciat en Física per una universitat espanyola, però el sistema flexible de les universitats dels Estats Units permet la incorporació d'estudiants que demostrin talent encara que el seu currículum previ sigui en una altra especialitat. La recomanació de Zulueta va ser, doncs, crucial, com en el meu cas la de Prevosti. I, com el mateix Ayala reconeix, «és difícil exagerar la gratitud i el deute enorme que ell deu a Zulueta (i a Galán per haver-li presentat Zulueta)».

El Dr. Ayala va complir amb escriure les expectatives. A la Universitat de Columbia va començar els estudis de doctorat el curs 1961-1962 i va obtenir el grau de màster (M.A.) el febrer de 1963 i el de doctor (Ph.D.) a finals del curs 1963-1964. Des d'aquell moment, l'associació amb Dobzhansky va ser contínua, primer com a investigador post-doctoral els anys 1964 i 1965 a la Universitat Rockefeller de Nova York, on Dobzhansky s'havia traslladat, i més endavant com a professor adjunt fins l'any 1971, any en què es van traslladar al Departament de Genètica de la Universitat de Califòrnia a Davis. Aquest any va ser el de la meua incorporació al seu grup, al qual la presència del Dr. Dobzhansky li conferia, com a professor adjunt ja jubilat, una qualitat especial, i vaig poder gaudir d'un moment de gran activitat científica de primer nivell liderada pel Dr. Ayala. Malauradament, Dobzhansky ens va deixar el 18 de desembre de 1975.

La carrera del Dr. Ayala ha estat meteòrica des dels inicis. Ja a la segona meitat dels anys seixanta va publicar estudis experimentals que relacionaven el polimorfisme genètic amb les taxes d'evolució, un

---

punt cabdal del teorema de la selecció natural de Fisher. Des de finals dels anys seixanta, Ayala ha fet contribucions cabdals a la genètica evolutiva de l'aïllament reproductiu i al procés d'especiació geogràfica en *Drosophila*, utilitzant tècniques moleculars, com l'electroforesi en gel de proteïnes, pioneres en aquell moment. Aquests treballs van ser reconeguts internacionalment i li van valer per ser elegit membre de la National Academy of Sciences del Estats Units l'any 1980.

La proposta de Motoo Kimura l'any 1968 sobre la neutralitat de la majoria de variants moleculars respecte de l'aptitud biològica va desencadenar una gran controvèrsia en la qual Ayala va ser-hi present. La seva participació ha estat cabdal per esbrinar la importància relativa de la selecció natural enfront de l'atzar en l'evolució molecular. Aquest era un tema estrella en el seu grup justament en el moment en què jo vaig entrar-hi, i el meu treball va formar part dels nombrosos treballs adreçats a entendre el significat adaptatiu de la variació molecular. Posteriorment, ja a la dècada dels anys vuitanta, Ayala es va interessar per la fiabilitat de la constància del rellotge molecular, i els seus estudis han estat fonamentals per elucidar els patrons d'evolució molecular, un tema de gran interès en la construcció de filogènies. Aquest tema i també els seus treballs sobre el funcionament dels gens i dels pseudogens i el valor evolutiu dels introns van qualificar Ayala com un expert en genètica evolutiva molecular.

A finals del anys vuitanta, la comunitat científica es va plantejar si era adient seqüenciar el genoma humà. Com a membre de l'Acadèmia de Ciències dels Estats Units (EUA) y expert en genètica molecular, el Dr. Ayala va ser nomenat membre d'una comissió per avaluar aquesta qüestió. La recomanació va ser positiva i aleshores els Instituts Nacionals de la Salut (NIH) dels EUA van nomenar un comitè per assessorar l'estudi del genoma humà, del qual va formar part el Dr. Ayala. La seva contribució al comitè no va ser solament científica sinó també humanista, ja que estudiava les implicacions ètiques, legals i socials del co-



---

neixement del genoma humà. Aquesta implicació social cal reflectir-la aquí com un mèrit important que desenvoluparem més endavant.

També cap a mitjan anys vuitanta, el Dr. Ayala, influenciat per l'experiència dels seus viatges a Sud-amèrica, va interessar-se per la naturalesa genètica del paràsit responsable de la malaltia de Chagas, el *Trypanosoma cruzi*. Aquests estudis, en col·laboració amb Michel Tibayrenc, un metge científic francès, han continuat fins ara i han estat un avenç científic molt important, ja que han demostrat que aquest protozou i molts d'altres es transmeten clonalment amb molta més freqüència que sexualment, la qual cosa té implicacions importants per a la producció de vacunes i altres formes de combatre aquesta malaltia i d'altres. Cal remarcar que molts protozous paràsits causen malalties importants, com la malària, la malaltia de la son, la malaltia de Chagas, la leishmaniosi i d'altres, les quals, segons l'Organització Mundial de la Salut, afecten més de cinc-cents milions de persones i representen la major font de mortalitat humana. Atès que aquestes malalties afecten majoritàriament persones dels països més pobres i també, a causa de les migracions, dels països desenvolupats, on malalts, per exemple de sida, poden contraure fàcilment infeccions oportunistes de protozous, la projecció d'aquesta investigació bàsica del Dr. Ayala és altament humanitària.

Aquesta brillant carrera científica, materialitzada amb més de cinquanta llibres i més de mil articles, ha estat reconeguda amb molts premis i distincions, reflectides en el *curriculum vitae* adjunt. Destaquem-ne algunes. De 1994 a 2001 va ser membre del Comitè d'Assessors de Ciència i Tecnologia del president Clinton, i el 12 de juny de 2002 el president George W. Bush li va atorgar la Medalla Nacional de Ciència dels Estats Units. El 2003 va ser nomenat *University Professor*, el títol de rang més alt de la Universitat de Califòrnia, i és l'únic professor que té aquesta distinció al campus d'Irvine, on s'hi està des de 1987. També ha estat president de l'American Association for the Advancement of Science (AAAS), 1993-1996, i de la Society for the Study of Evolution, entre moltes altres societats científiques. El 2010

---

se li va concedir el premi Templeton, amb una dotació econòmica que supera la del premi Nobel, atorgat al palau de Buckingham pel príncep Felip, duc d'Edimburg.

Però els mèrits del Dr. Ayala tenen també una vessant didàctica i formativa important, reflectida en la seva tasca docent i de defensa de l'ensenyament de l'evolució a l'escola pública. Des dels seus inicis a la Universitat de Columbia fins a la seva posició actual de *University Professor*, la seva preocupació per la formació de joves investigadors ha estat constant. En particular, molts investigadors espanyols han fet estades postdoctorals o de col·laboració científica al seu laboratori. A part de la primera estada mencionada com a investigador postdoctoral (1971-1973), qui us parla, ja com a catedràtic de la UAB al Departament de Genètica i de Microbiologia, ha realitzat altres estades aprofitant un any sabàtic al laboratori del Dr. Ayala a Irvine, la qual cosa ha resultat en benefici de l'aleshores Grup de Biologia Evolutiva (1980-2009) de la UAB. Alguns dels membres d'aquest grup han fet estades al laboratori del Dr. Ayala que han donat lloc a diverses publicacions conjuntes en revistes d'alt impacte. Recíprocament, el Dr. Ayala també ha visitat la UAB com a conferenciant convidat. Finalment, voldria ressaltar aquí el compromís del Dr. Ayala amb el desenvolupament de la ciència en països com el nostre, en moments en què aquests es trobaven en condicions científiques difícils. Els que l'hem tractat sabem que la seva generositat i vocació didàctica han fet que el seu laboratori hagi estat el lloc de formació i trobada de científics joves que després han esdevingut professors consolidats d'universitats i centres de recerca espanyols, iberoamericans, europeus i asiàtics.

Per la seva eminència científica i la seva faceta de compromís amb el desenvolupament de la formació de joves investigadors, en particular de la nostra universitat, el Dr. Ayala ja seria mereixedor de ser investit doctor *honoris causa*. Però el Dr. Ayala també té un rellevant vessant filosòfic i humanista que reforça significativament aquesta investidura i que expliquem a continuació.

---

Després de l'exposició del meu company, Antonio Fontdevila, seria ociós insistir en la brillantíssima trajectòria científica del doctor Ayala (en relació amb la qual, per la meua banda, jo no podria dir res més que generalitats). Em limitaré, en conseqüència, a fer-me ressò de les raons que van moure el Departament de Filosofia a proposar al seu dia a la Junta de la Facultat de Filosofia i Lletres el suport a la proposta del Dr. Ayala com a doctor *honoris causa*, proposta finalment assumida per la Facultat de Biociències, amb el suport ple de la de Filosofia i Lletres.

El Dr. Ayala ja era una referència per als investigadors de filosofia de la biologia quan el 1996 va ser convidat a dictar una conferència plenària en la tercera edició de l'International Ontology Congress, celebrat sota el patrocini de la UNESCO i organitzat conjuntament pels departaments de Filosofia de la UAB i de la UPV-EHU. L'auditori filosòfic va quedar llavors profundament impressionat pel seu interès i coneixements, que anaven molt més enllà de l'àmbit estricte de la filosofia de la ciència. Més endavant va assumir la presidència d'honor de la quarta edició de l'esmentat congrés, i va assegurar la participació d'eminents personalitats de la ciència i la filosofia, com el premi Nobel de fisiologia i medicina Christian de Duve. Des d'aleshores, el Dr. Ayala no ha deixat de col·laborar amb els nostres departaments tant en el marc del congrés com en altres activitats.

La filosofia té els seus propis objectius, que no coincideixen amb els objectius d'intel·ligibilitat de l'ordre natural que caracteritzen la ciència. Simplement, la filosofia no és ciència; en cas contrari, no tindria sentit que en la distribució administrativa la filosofia no figurés com un departament més entre els científics. La filosofia, però, sí que es nodreix de la ciència, i cal dir que paga amb escriu el que en rep.

La ciència és minuciosa i exigent amb qui pretén abordar-la. Les consideracions generals només valen un moment i ràpidament s'ha d'entrar en detalls. El temps s'exhaureix literalment en la resolució

---

d'intricadíssimes fórmules i la iteració d'experiments que sovint concerneixen només un detall del camí emprès, en els racons del qual es corre el risc de perdre la perspectiva del paisatge general, de l'horitzó d'interrogants en què el pensament va emprendre la seva tasca. El que s'ha guanyat en complexitat s'ha perdut en significació, es podria dir.

Com, doncs, podem ser fidels a la ciència sense renunciar a atorgar-li significació? Òbviament, és més fàcil formular la pregunta que aventurar una resposta. En tot cas, els grans de la ciència fan el pas. Penseu en Erwin Schrödinger interrompent el seu doctorat de física per convidar els seus alumnes a submergir-se en la lectura d'aquells (els pensadors presocràtics) que en aventurar la hipòtesi que la *physis* estava reglada per una necessitat natural, la qual a més seria intel·ligible al pensament, fan possible la disposició d'esperit que caracteritza el físic. En podria esmentar molts d'altres procedents tant de la física com d'altres disciplines. Científics que han buscat per a les seves disciplines aquest suplement respecte de l'exigència d'intel·ligibilitat que, servint-me d'una frase d'Aristòtil relativa a un altre problema, es podria anomenar «unitat focal de significació». En tot cas, Francisco Ayala forma part de la llista de científics als quals els filòsofs hem d'estar agraïts, gairebé perquè recreen des de la seva pròpia disciplina el moviment d'esperit que va portar a la filosofia.

El Dr. Ayala és, en efecte, més que un científic amb preocupacions humanístiques, i en particular filosòfiques, diguem que paral·leles a la seva pròpia disciplina. En els múltiples fòrums en què ha tingut ocasió d'adreçar la paraula a filòsofs, en sentir-li fer referència a assumptes com el de la singularitat humana en el si de les espècies antropoides, la frontera entre evolució cultural i evolució biològica, el pes respectiu d'una i altra, els trets que caracteritzen el sentit moral i si està o no determinat per la naturalesa biològica, la diferència entre comportament ètic i codis morals, i un llarg etcètera, en sentir raonar sobre aquests problemes tan directament vinculats a la filosofia, tenim la sensació que som davant d'algú que parla des de l'arrel mateixa del que ha

---

portat a aquests interrogants. Parla certament des de la posició d'un científic, però ho fa de tal manera que els filòsofs no podem sinó sentir sana enveja de qui ocupa aquesta posició, i això no pas per una mena de tendència a substituir la filosofia per la ciència, sinó al contrari, pel desig mateix de guardar fidelitat a la filosofia. Val a dir que la interrogació filosòfica sorgeix de la seva pròpia pràctica científica com un corol·lari imprescindible.

Per al filòsof, la mediació per la ciència s'assembla de vegades a una iniciació en la qual només aquells dotats de prou enteresa surten enriquits. La riquesa consisteix en aquest cas en el retorn al punt d'arrencada, retorn a aquest moment en què la mateixa exigència d'intel·ligibilitat que constitueix la ciència va deixar pas a la interrogació filosòfica. Doncs bé, aquest retorn de l'estudiós de filosofia al seu plantejament originari s'està evidenciant precisament en la nostra època, entenent per tal el període que arrenca a la primèria del segle xx i que recobreix una seqüència de descobriments científics que ens deixen literalment estupefactes. Tant si els protagonistes d'aquests descobriments tenen formació filosòfica com si no en tenen, és gairebé inevitable que la filosofia sigui, a partir d'aquest moment, per a ells, cosa pròpia. Francisco Ayala compta per a nosaltres, els filòsofs, entre aquests afortunats que refan el camí integral de l'esperit: filòsof perquè és radicalment conseqüent amb la necessitat d'assumir totes les implicacions del seu treball científic.

Els anys 2012 i 2014 va dictar dues conferències a la UAB en què, partint de consideracions estrictament científiques, va posar una vegada més en relleu que la ciència és a vegades conduïda per si mateixa vers la interrogació filosòfica i ontològica. En aquest sentit, el Dr. Ayala s'inscriu en la gran tradició dels científics que no han deixat d'aportar aliment a la filosofia, en primer lloc a la filosofia de la ciència, però també a altres disciplines, com l'ètica i l'antropologia.

El Dr. Ayala du a terme, en suma, una autèntica incentivació de la recerca en disciplines filosòfiques, a la qual cosa caldria afegir la seva

---

coneguda faceta de filantrop, traduïda concretament en les ajudes per facilitar la investigació a la Universitat de Califòrnia a Irvine. Aquesta incorporació del Dr. Ayala al claustre de doctors de la nostra universitat, en atenció a la seva doble faceta de científic i humanista, és, al nostre entendre, un exemple del fèrtil tipus de col·laboració que ha de donar-se entre les humanitats i les ciències.

Bienvenido, Dr. Francisco Ayala, a nuestro claustro de doctores, por lo que nos sentimos profundamente honrados, en el convencimiento de que su colaboración con nuestra universidad seguirá siendo tan fructífera como lo ha sido hasta el presente.

És per tot això que tenim el plaer, l'honor i el privilegi de demanar, en nom de la Facultat de Biociències i de la Facultat de Filosofia i Lletres, a l'Excel·lentíssim i Magnífic Rector de la Universitat Autònoma de Barcelona que s'atorgui el grau de doctor *honoris causa* al professor Francisco José Ayala.



---

Magnífico Señor Rector,  
Señores Vicerrectores,  
Señores Decanos,  
Estimados colegas,  
Estimados estudiantes,  
Señoras y señores:

Hace cuarenta y cinco años que mi director de tesis, el Dr. Antoni Prevosti, viendo mi interés por la genética de poblaciones y la evolución, me aconsejó escribir a un joven profesor español residente en los Estados Unidos para pedirle poder hacer una estancia posdoctoral en su grupo de investigación. Este profesor era el Dr. Francisco Ayala, que me aceptó inmediatamente. La generosidad del Dr. Ayala venía a hacer posible uno de mis deseos alimentados durante mi periodo de formación como científico: poder ampliar mis conocimientos genético-evolutivos en un grupo de excelencia científica. Tal era el grupo del Dr. Ayala, del cual formaba parte como profesor emérito el Dr. Theodosius Dobzhansky, uno de los genéticos de poblaciones más famosos del siglo xx. Entonces el Dr. Ayala tenía treinta y seis años y estaba en un momento álgido de su carrera. Fraile dominico en la década de los cincuenta y estudiante de teología y física en Salamanca, después de leer los libros de Teilhard de Chardin Ayala comenzó a estar interesado en la genética y la evolución a partir de sus contactos con el Dr. Fernando Galán, un prestigioso genético discípulo de An-



---

tonio de Zulueta, uno de los introductores de la genética en España. Galán no solo le enseñó genética; también le introdujo en los libros fundamentales sobre la evolución, como los de Dobzhansky (*Genética y el origen de las especies*), Julian Huxley y George Simpson. Precisamente fue Zulueta quien escribió a Dobzhansky para presentarle a Ayala, con la recomendación de que lo aceptara en su laboratorio de la Universidad de Columbia y que le dirigiera el doctorado. Dobzhansky, quien era un admirador de Zulueta, lo aceptó inmediatamente. Ayala solo había tomado un curso de Biología y era licenciado en Ciencias Físicas por una universidad española, pero el sistema flexible de las universidades en Estados Unidos permite la incorporación de estudiantes que demuestren talento aunque su anterior plan de estudios sea en otra especialidad. La recomendación de Zulueta fue crucial, como en mi caso la de Prevosti, y como el propio Ayala reconoce, «es difícil exagerar la gratitud y la enorme deuda que le debe a Zulueta (y a Galán por haberle presentado a Zulueta)».

El Dr. Ayala cumplió con creces las expectativas. En la Universidad de Columbia comenzó sus estudios de doctorado el curso académico 1961-1962 y obtuvo una maestría (M.A.) en febrero de 1963 y un doctorado (Ph.D.) al final del año académico de 1963-1964. A partir de aquel momento la asociación con Dobzhansky fue continua, primero como becario posdoctoral en 1964 y 1965 en la Universidad Rockefeller de Nueva York, donde se había trasladado Dobzhansky, y luego como profesor adjunto hasta 1971, año en que se trasladaron al Departamento de Genética de la Universidad de California en Davis. Este año fue el de mi incorporación a su grupo, al cual la presencia del Dr. Dobzhansky le confería, como profesor adjunto ya jubilado, una cualidad especial, y pude disfrutar de un momento de gran actividad científica de primer nivel liderada por el Dr. Ayala. Desafortunadamente, Dobzhansky nos dejó el 18 de diciembre de 1975.

La carrera del Dr. Ayala ha sido meteórica desde sus inicios. Ya en la segunda mitad de la década de los sesenta publicó estudios experi-

---

mentales que relacionaban el polimorfismo genético con las tasas de evolución, un punto crucial del teorema de selección natural de Fisher. Desde finales de los sesenta, Ayala ha hecho contribuciones cruciales para la genética evolutiva del aislamiento reproductivo y el proceso de especiación geográfica en *Drosophila*, utilizando técnicas moleculares, como la electroforesis en gel de proteínas, pioneras en aquel momento. Estos trabajos fueron reconocidos internacionalmente y le valieron para ser elegido miembro de la Academia Nacional de Ciencias de Estados Unidos en 1980.

La propuesta de Motoo Kimura en 1968 sobre la neutralidad de la mayoría de las variantes moleculares con respecto a la aptitud biológica desató una enorme controversia en la cual Ayala no estuvo ausente. Su participación ha sido crucial para averiguar la importancia relativa de la selección natural frente al azar en la evolución molecular. Esto era un tema estrella en su grupo justo en el momento en que yo me incorporé, y mi trabajo formó parte de los numerosos experimentos destinados a comprender el significado adaptativo de la variación molecular. Más tarde, en la década de los años ochenta, Ayala se interesó por la fiabilidad del reloj molecular, y sus estudios han sido esenciales para dilucidar los patrones de evolución molecular, un tema de gran interés en la construcción de filogenias. Este tema y también sus trabajos sobre el funcionamiento de los genes y los pseudogenes y el valor evolutivo de los intrones calificaron a Ayala como un experto en genética molecular evolutiva.

Al final de la década de los ochenta, la comunidad científica se planteó si era apropiado secuenciar el genoma humano. Como miembro de la Academia de Ciencias de Estados Unidos y experto en genética molecular, el Dr. Ayala fue nombrado miembro de una comisión para evaluar este tema. La recomendación fue positiva y entonces el Instituto Nacional de la Salud (NIH) de Estados Unidos nombró un comité para asesorar el estudio del genoma humano, del cual formó parte el Dr. Ayala. Su contribución a la comisión no fue solo científica sino

---

también humanista, ya que estudiaba las implicaciones éticas, legales y sociales del conocimiento del genoma humano. Esta participación social debe reflejarse aquí como un mérito importante, que más adelante desarrollaremos.

También a mediados de los años ochenta, el Dr. Ayala, influenciado por la experiencia de sus viajes por América del Sur, estaba interesado en la naturaleza genética del parásito responsable de la enfermedad de Chagas, el *Trypanosoma cruzi*. Estos estudios, en colaboración con Michel Tibayrenc, un médico científico francés, han continuado hasta ahora y constituyen un importante avance científico, ya que han demostrado que este protozoo y muchos otros se transmiten clonalmente con mucha más frecuencia que sexualmente, lo cual tiene implicaciones importantes para la producción de vacunas y otras maneras de combatir esta y otras enfermedades. Cabe señalar que muchos protozoos parásitos causan enfermedades importantes, tales como la malaria, la enfermedad del sueño, la enfermedad de Chagas, la leishmania y otras, que, según la Organización Mundial de la Salud, afectan a más de quinientos millones de personas y representan la mayor fuente de mortalidad humana. Dado que estas enfermedades afectan sobre todo a personas de los países más pobres y también, debido a las migraciones, de los países desarrollados, donde los enfermos, por ejemplo de sida, pueden contraer fácilmente infecciones oportunistas de protozoos, la proyección de esta investigación básica del Dr. Ayala es altamente humanitaria.

Esta brillante carrera científica, materializada con más de cincuenta libros y más de mil artículos, ha sido reconocida con numerosos premios y distinciones, que se reflejan en el *curriculum vitae* adjunto. Destaquemos algunos de ellos. De 1994 a 2001 fue miembro del Comité de Asesores de Ciencia y Tecnología del presidente Clinton, y el 12 de junio de 2002 el presidente George W. Bush le otorgó la Medalla Nacional de Ciencias de Estados Unidos. En 2003 fue nombrado *University Professor*, el título de más alto rango de la Univer-

---

sidad de California, y es el único profesor que tiene esta distinción en el campus de Irvine, donde permanece desde 1987. También ha sido presidente de la American Association for the Advancement of Science (AAAS), 1993-1996, y de la Society for the Study of Evolution, entre muchas otras sociedades científicas. En 2010 fue galardonado con el premio Templeton, con una dotación económica que supera la del premio Nobel, otorgado en el palacio de Buckingham por el príncipe Felipe, duque de Edimburgo.

Sin embargo, los méritos del Dr. Ayala también tienen una importante vertiente didáctica y formativa, reflejada en su labor docente y en la defensa de la enseñanza de la evolución en la escuela pública. Desde sus inicios en la Universidad de Columbia hasta su posición actual de *University Professor*, su preocupación por la formación de jóvenes investigadores ha sido una constante. En particular, muchos investigadores españoles han realizado estancias postdoctorales o de colaboración científica en su laboratorio. Aparte de la primera estancia mencionada como investigador posdoctoral (1971-1973), quien os habla, ya como catedrático de la UAB en el Departamento de Genética y Microbiología, ha hecho otras estancias aprovechando un año sabático en el laboratorio del Dr. Ayala en Irvine, que se han traducido en beneficio del entonces Grupo de Biología Evolutiva (1980-2009) de la UAB. Algunos de los miembros de este grupo han realizado estancias en el laboratorio del Dr. Ayala que han dado lugar a varias publicaciones conjuntas en revistas de alto impacto. Recíprocamente, el Dr. Ayala ha visitado también la UAB como conferenciante invitado. Por último, me gustaría destacar aquí el compromiso del Dr. Ayala con el desarrollo de la ciencia en países como el nuestro, en momentos en que estos se hallaban en condiciones científicas difíciles. Quienes le hemos tratado sabemos que su generosidad y vocación didáctica han hecho que su laboratorio haya sido un lugar de formación y encuentro de jóvenes científicos que más tarde se han establecido como profesores consolidados de universidades y centros de investigación en España, Iberoamérica, Europa y Asia.

---

Por su eminencia científica y su faceta de compromiso en el desarrollo de la formación de jóvenes investigadores, en particular de nuestra universidad, el Dr. Ayala ya sería digno de ser galardonado con el doctorado *honoris causa*. Pero el Dr. Ayala también tiene un aspecto filosófico y humanístico relevante, que fortalece significativamente esta investidura y que explicamos a continuación.

Después de la exposición de mi compañero, Antonio Fontdevila, sería ocioso insistir en la brillante trayectoria científica del Dr. Ayala (respecto a la cual, por mi parte, no podría decir más que generalidades). Me limitaré, en consecuencia, a hacerme eco de las razones que motivaron al Departamento de Filosofía a proponer en su día a la Junta de la Facultad de Filosofía y Letras el apoyo a la propuesta del Dr. Ayala como doctor *honoris causa*, propuesta finalmente aprobada por la Facultad de Biociencias, con el pleno apoyo de la de Filosofía y Letras.

El Dr. Ayala ya era una referencia para los investigadores en la filosofía de la biología, cuando en 1996 fue invitado a dar una conferencia plenaria en la tercera edición del Congreso Internacional de Ontología celebrado bajo los auspicios de la UNESCO y organizado en colaboración por los departamentos de filosofía de la UAB y la UPV-EHU. El auditorio filosófico quedó entonces profundamente impresionado por su interés y conocimientos, que iban más allá del estricto ámbito de la filosofía de la ciencia. Más tarde asumió la presidencia de honor de la cuarta edición de este congreso, y aseguró la participación de eminentes personalidades de la ciencia y la filosofía, como el premio Nobel de fisiología y medicina Christian de Duve. Desde entonces, el Dr. Ayala no ha dejado de colaborar con nuestros departamentos tanto en el marco del congreso como en otras actividades.

La filosofía tiene sus propios objetivos, que no coinciden con los objetivos de inteligibilidad del orden natural que caracterizan a la ciencia. La filosofía no es ciencia; de lo contrario, carecería de sentido que en

---

la distribución administrativa la filosofía no figurara como un departamento más entre los científicos. La filosofía, sin embargo, sí se nutre de la ciencia y cabe decir que paga con creces lo que recibe.

La ciencia es minuciosa y exigente con aquel que pretende abordarla. Las consideraciones generales solo valen un momento y rápidamente hay que entrar en detalles. El tiempo se agota literalmente en la resolución de intrincadísimas fórmulas y la iteración de experimentos que a menudo conciernen solamente a un detalle del camino emprendido, en cuyos recovecos se corre el riesgo de perder la perspectiva del paisaje general, del horizonte de interrogantes en el que el pensamiento emprendió su tarea. Lo que se ha ganado en complejidad se ha perdido en significación, cabría decir.

¿Cómo, pues, ser fieles a la ciencia sin renunciar a otorgarle significación? Obviamente, es más fácil formular la pregunta que aventurar una respuesta. En cualquier caso, los grandes de la ciencia dan el salto. Estoy pensando en Erwin Schrödinger interrumpiendo su doctorado de física para invitar a sus alumnos a sumergirse en la lectura de aquellos (los pensadores presocráticos) que al aventurar la hipótesis de que la *physis* estaba reglada por una necesidad natural, la cual además sería inteligible al pensamiento, hacen posible la disposición de espíritu que caracteriza al físico. Podría mencionar a muchos otros procedentes tanto de la física como de otras disciplinas. Científicos que han buscado para sus disciplinas ese suplemento respecto a la exigencia de inteligibilidad que, sirviéndome de una frase de Aristóteles relativa a otro problema, cabría llamar «unidad focal de significación». En cualquier caso, Francisco Ayala forma parte de la lista de científicos a los que los filósofos hemos de estar agradecidos, casi porque recrean desde su propia disciplina el movimiento de espíritu que llevó a la filosofía.

El Dr. Ayala es, en efecto, más que un científico con preocupaciones humanísticas, y en particular filosóficas, digamos paralelas a su pro-

---

pia disciplina. En los múltiples foros en los que ha tenido ocasión de dirigir la palabra a filósofos, al oírle referirse a asuntos como el de la singularidad humana en el seno de las especies antropoides, la frontera entre evolución cultural y evolución biológica, el peso respectivo de una y otra, los rasgos que caracterizan el sentido moral y si está o no determinado por la naturaleza biológica, la diferencia entre comportamiento ético y códigos morales, y un largo etcétera, al oírle razonar sobre estos problemas tan directamente vinculados a la filosofía tenemos la sensación de que estamos ante alguien que habla desde la raíz misma de lo que ha llevado a tales interrogantes. Habla ciertamente desde la posición de un científico, pero lo hace de tal manera que los filósofos no podemos sino sentir sana envidia de quien ocupa esa posición, y ello no por una especie de tendencia a sustituir la filosofía por la ciencia, sino al contrario, por el deseo mismo de guardar fidelidad a la filosofía. Cabe decir que la interrogación filosófica surge de su propia práctica científica como un imprescindible corolario.

Para el filósofo, la mediación por la ciencia se asemeja en ocasiones a una iniciación en la que solo aquellos dotados de suficiente entereza salen enriquecidos. La riqueza consiste en este caso en el retorno al punto de arranque, retorno a ese momento en el que la propia exigencia de inteligibilidad que constituye la ciencia dio paso a la interrogación filosófica. Pues bien: este retorno del estudioso de filosofía a su planteamiento originario está siendo evidenciado precisamente en nuestra época, entendiéndolo por tal el periodo que arranca a principios del siglo xx y que recubre una secuencia de descubrimientos científicos que nos dejan literalmente estupefactos. Tanto si los protagonistas de esos descubrimientos tienen formación filosófica como si no la tienen, es casi inevitable que la filosofía sea a partir de ese momento, para ellos, cosa propia. Francisco Ayala cuenta para nosotros, los filósofos, entre esos afortunados que rehacen el camino integral del espíritu: filósofo porque es radicalmente consecuente con la necesidad de asumir todas las implicaciones de su trabajo científico.

---

En los años 2012 y 2014 dio dos conferencias en la Universidad Autónoma de Barcelona, en que, basándose en consideraciones estrictamente científicas, puso una vez más de relieve que la ciencia es conducida a veces por sí misma a la interrogación filosófica y ontológica. En este sentido, el Dr. Ayala se inscribe en la gran tradición de los científicos que nunca han dejado de aportar alimento a la filosofía, en primer lugar a la filosofía de la ciencia, pero también a otras disciplinas, como la antropología y la ética.

El Dr. Ayala lleva a cabo, en suma, un auténtico estímulo de la investigación en disciplinas filosóficas, al que debemos agregar su conocida faceta de filántropo, traducido en particular en su ayuda para facilitar la investigación en la Universidad de California en Irvine. Esta incorporación del Dr. Ayala al claustro de los doctores de nuestra universidad, por su doble papel como científico y humanista, es, a nuestro juicio, un ejemplo del fértil tipo de colaboración que debe darse entre las humanidades y las ciencias.

Bienvenido, Dr. Francisco Ayala, a nuestro claustro de doctores, por lo que nos sentimos profundamente honrados, en el convencimiento de que su colaboración con nuestra universidad seguirá tan fructífera como lo ha sido hasta el presente.

Es por todo esto que tenemos el placer, el honor y el privilegio de pedir, en nombre de la Facultad de Ciencias Biológicas y la Facultad de Filosofía y Letras, al Excelentísimo y Magnífico Rector de la Universidad Autónoma de Barcelona, que se confiera el grado de doctor *honoris causa* al profesor Francisco José Ayala.





---

DISCURS  
DE  
FRANCISCO JOSÉ AYALA



---

## **EL FUTURO DE LA HUMANIDAD: BIOLOGÍA, ÉTICA, SOCIEDAD**

Francisco J. Ayala  
Universidad de California en Irvine

Excelentísimo y Magnífico Señor Rector,  
Ilustrísimos Profesores,  
Señores y Señoras,

Es un gran honor para mí recibir este título de doctor *honoris causa* de la distinguidísima Universidad Autónoma de Barcelona. Acepto este título con humildad, además de agradecimiento, porque ¿cómo pudiera yo haber merecido tan insigne reconocimiento? Para un español emigrado hace medio siglo a los Estados Unidos, nacido además al otro lado de la cordillera Ibérica, este título de doctor de tan eminente universidad, en donde disfruto asimismo de tantos y tan distinguidos amigos profesores, es un gran honor. Por este honor y por la oportunidad de dirigirles estas palabras, señores y señoras: ¡Muchas gracias!

La humanidad es una especie biológica que ha evolucionado a partir de especies que no eran humanas. Nuestros parientes próximos más

---

cercanos son los grandes simios, sobre todo los chimpancés, que se hallan más estrechamente emparentados con nosotros que con los gorilas, y mucho más que con los orangutanes. El linaje de los homínidos divergió del linaje del chimpancé hace 6–7 millones de años (Ma) y evolucionó exclusivamente en el continente africano hasta la aparición de *Homo erectus* en algún momento anterior a hace 1,8 Ma.

La teoría de la evolución de Darwin afirma que humanos y simios comparten antepasados comunes que no son humanos. Los contemporáneos de Darwin preguntaron: si los seres humanos han evolucionado a partir de antepasados no humanos, ¿dónde está el «eslabón perdido», la criatura intermedia entre los seres humanos y los simios? Este reto era razonable, pues en tiempos de Darwin no se conocía ningún fósil que pudiera haber sido de nuestros antepasados después de que el linaje humano se separase de los simios, nuestros parientes más próximos.

El eslabón perdido ya ha sido encontrado. No uno, sino centenares de restos fósiles pertenecientes a cientos de individuos homínidos se han descubierto desde la época de Darwin y se siguen descubriendo a un ritmo acelerado. Los fósiles que pertenecen al linaje humano tras su separación de los linajes simios se llaman homínidos. Resumiré brevemente lo que se sabe en la actualidad.

## **Evolución homínida**

Los fósiles de homínidos más antiguos que se conocen tienen entre 6 y 7 millones de años de antigüedad, proceden de África y son conocidos como *Sahelanthropus* y *Orrorin* (o *Preanthropus*). Estos antepasados eran predominantemente bípedos cuando estaban en tierra pero tenían cerebros muy pequeños. El *Ardipithecus* vivió hace unos 4,4 millones de años, también en África. Numerosos restos fósiles de diversos orígenes africanos se conocen del *Australopithecus*, un homínido que

---

apareció hace entre 3 y 4 millones de años. El *Australopithecus* tenía una postura erguida humana pero una capacidad craneal de menos de 500 cc (centímetros cúbicos), comparable a la del gorila o el chimpancé y de más o menos un tercio de la de los humanos modernos (500 cc son equivalentes a 500 gramos). La cabeza del *Australopithecus* exhibía una mezcla de características simias y humanas: una frente baja y un largo rostro simiesco pero con dientes proporcionados como los de los humanos. Otros primeros homínidos parcialmente contemporáneos del *Australopithecus* incluyen al *Kenyanthropus* y el *Paranthropus*; ambos poseían cerebros comparativamente pequeños, aunque algunas especies de *Paranthropus* poseían cuerpos más grandes. El *Paranthropus* representa una rama lateral del linaje homínido que se extinguió.

Junto con una capacidad craneal mayor, se han encontrado otras características humanas en el *Homo habilis*, que vivió hace entre unos 2,5 y 2 millones de años en África y tenía una capacidad craneal de algo más de 600 cc (o 600 gramos), y en el *Homo erectus*, que evolucionó en África hace algo más de 1,8 millones de años y poseía una capacidad craneal de 800 a 1.100 cc (desde casi 800 gramos hasta casi un kilo y cien gramos).

El *Homo erectus* es el primer migrante intercontinental que hubo entre nuestros antepasados homínidos. Poco después de su aparición en África, el *Homo erectus* se esparció por Europa y Asia, hasta llegar incluso al archipiélago indonesio y China septentrional. Se han hallado restos fósiles del *Homo erectus* en África, Indonesia (Java), China, Oriente Medio y Europa. Los fósiles del *Homo erectus* procedentes de Java se han fechado en 1,81 y 1,66 millones de años de antigüedad, y los de Georgia (en Europa, cerca de la frontera asiática) entre 1,6 y 1,8 millones de años.

Varias especies de homínidos vivieron en África, Europa y Asia hace entre 1,8 millones y 500.000 años, conocidos como *Homo ergaster*, *Homo antecessor* y *Homo heidelbergensis*, con tamaños cerebrales

---

aproximadamente idénticos a los del *Homo erectus*. Algunas de estas especies fueron en parte contemporáneas, aunque vivieron en diferentes regiones del Viejo Mundo. Estas especies se incluyen a veces bajo el nombre de *Homo erectus* (en sentido lato).

La transición de *Homo erectus* a *Homo sapiens* podría haber empezado hace unos 400.000 años. Algunos fósiles de esa época parecen formas «arcaicas» del *H. sapiens*. Sin embargo, el *H. erectus* persistió hasta hace 250.000 años en China y tal vez hasta hace 100.000 años en Java. La especie *H. neanderthalensis* apareció en Europa hace más de 200.000 años y persistió hasta hace 30.000 años. Se ha creído que los neandertales eran antepasados de humanos anatómicamente modernos, pero ahora sabemos que los humanos modernos aparecieron hace más de 100.000 años, mucho antes de la desaparición de los fósiles neandertales. Es interesante que, en cuevas del Próximo Oriente, fósiles de humanos anatómicamente modernos sean anteriores y posteriores a los fósiles neandertales. Algunos humanos modernos procedentes de estas cuevas están fechados hace entre 120.000 y 100.000 años, mientras que los neandertales están fechados en 60.000 y 70.000 años, seguidos de los humanos modernos, fechados hace 40.000 años. No está claro si los neandertales y los humanos modernos se reemplazaron los unos a los otros repetidamente por migración a otras regiones, o si coexistieron, o de hecho si podían haber ocurrido cruces (las comparaciones del ADN de los fósiles neandertales con humanos vivos indican que algunos cruces se produjeron entre los neandertales y sus contemporáneos humanos anatómicamente modernos).

### **Antepasados y parientes colaterales**

Lucy es el caprichoso nombre dado a los restos fósiles de un antepasado homínido clasificado como *Australopithecus afarensis*, una especie de homínido bípedo, de cerebro pequeño y en torno a un metro quince centímetros de altura. La fama de Lucy se debe a que alrededor de un

---

cuarenta por ciento de todo el esqueleto de esta muchacha adolescente se halló en un solo lugar cuando se descubrió hace cuarenta años. En general, los expertos están de acuerdo en que el *A. afarensis*, que vivió hace entre 3 y 3,6 millones de años, está en la línea de descendencia de los seres humanos modernos.

El *Australopithecus africanus*, que vivió hace menos tiempo que el *A. afarensis* y es la primera especie de *Australopithecus* jamás descubierta, también era de corta estatura y cerebro pequeño. Sin embargo, el *A. africanus* no es nuestro antepasado, sino que se trata más bien de un pariente colateral, el probable antepasado del *Paranthropus robustus* y otros homínidos colaterales, que vivieron durante dos millones de años o más tras su divergencia de nuestro linaje ancestral y, así, coexistieron durante mucho tiempo en África con algunos de nuestros antepasados (*A. afarensis*, *H. habilis*, y *H. erectus*). Algunos de estos parientes colaterales se volvieron algo más altos y más robustos, pero sus cerebros permanecieron pequeños, alrededor de 500–600 cc (menos de 700 gramos) en el mejor de los casos.

El descubrimiento de fósiles homínidos ha aumentado a un ritmo acelerado durante las dos últimas décadas. En 1994, se descubrió el *Ardipithecus ramidus* de Etiopía, un homínido más primitivo que el *Australopithecus afarensis*, pronto seguido del *Australopithecus anamensis* de Kenia (fechado hace entre ~3,9 y ~4,2 millones de años), así como más especímenes de *Ardipithecus* (~5,5–5,8 millones de años de antigüedad) y el ya mencionado *Sahelanthropus* (~6–7 millones de años de antigüedad procedente del Chad) y *Orrorin* (~5,7–6,0 millones de años de antigüedad procedente de Kenia). La posición de estos homínidos fósiles, ya sea en la ascendencia directa del *Homo* o como parientes colaterales, sigue siendo en gran parte un tema de debate. No obstante, se ha supuesto comúnmente que el *A. anamensis*, fechado hace entre ~3,9 y 4,2 millones de años, es la especie ancestral del *A. afarensis*, cuyo espécimen definitivo más temprano tiene ~3,6 millones de años de antigüedad.



---

El análisis y la publicación, el 13 de abril de 2006, de 30 especímenes homínidos adicionales —que representaban un mínimo de ocho individuos— de *Australopithecus anamensis* procedentes de la región de Etiopía de Afar, fechados hace ~4,12 millones de años, confirman esta interpretación. Los nuevos fósiles sugieren, además, que el *Ardipithecus* fue el antepasado más probable del *A. anamensis* y de todos los australopitécinos posteriores. Los fósiles sugieren una evolución relativamente rápida desde el *Ardipithecus* hasta el *Australopithecus* en esta región de Etiopía.

### **Origen de los seres humanos modernos**

Algunos antropólogos han argumentado que la transición del *H. erectus* al *H. sapiens* arcaico, y más tarde a los humanos anatómicamente modernos, se produjo de forma coincidente en varias partes del Mundo Antiguo (África, Asia y tal vez Europa). No obstante, la mayoría de los científicos sostienen que los humanos modernos primero surgieron en África hace entre 150.000 y 200.000 años y se esparcieron desde allí por todo el mundo reemplazando a las poblaciones preexistentes de *H. erectus* y a otras especies de homínidos, como el *H. neanderthalensis*. Algunos defensores de este modelo de reemplazo africano sostienen además que la transición del *H. sapiens* arcaico al moderno estuvo asociada a un cuello de botella muy estrecho, y que este cuello de botella se componía de un pequeño número de individuos que son los antepasados de todos los humanos modernos.

Hace poco tiempo, diversos análisis del ADN de humanos vivos confirmaron el origen africano del moderno *H. sapiens*, que según estos análisis vivió hace unos 156.000 años en el África tropical. Poco después los humanos modernos se diseminaron por África y desde allí por el resto del mundo. El sudeste asiático y la zona que ahora es China fueron colonizados hace sesenta mil años. Poco después, los humanos modernos llegaron a Australasia. Europa fue colonizada

---

más recientemente, hace solo unos treinta y cinco mil años, y América incluso hace menos tiempo, tal vez solo hace quince mil años. La diferenciación étnica entre las poblaciones de humanos modernos es por tanto reciente desde el punto de vista evolutivo, un resultado de la evolución divergente entre poblaciones geográficamente separadas durante los últimos 50.000–100.000 años.

### **La transformación de simio a humano**

Con la «transformación de simio a humano» quiero decir el misterio de cómo una estirpe simiesca concreta se convirtió en una estirpe homínina, de la que emergieron, después de solo unos pocos millones de años, humanos capaces de pensar y amar, que han desarrollado sociedades complejas y que defienden valores éticos, estéticos y religiosos.

La transformación de simio a humano es una gran preocupación para muchas personas. ¿Acaso afirman los científicos que los humanos son solo otro tipo de simio, no más diferentes de los chimpancés de lo que lo son los gorilas y otros simios? ¿Acaso ello implica que la consideración de los humanos como animales muy especiales carece de fundamento? La respuesta a estas preguntas es que en algunos aspectos biológicos somos muy parecidos a los simios, pero que en otros somos muy diferentes, y estas diferencias proporcionan un fundamento válido para considerar que los humanos son animales muy especiales.

¿Cómo son de parecidos humanos y simios, y cómo de diferentes? La herencia biológica tanto en humanos como en otros animales se basa en la transmisión de información genética de padres a hijos. El ADN de los seres humanos está empaquetado en dos conjuntos de 23 cromosomas, una dotación heredada de cada progenitor. El número total de letras de ADN (los cuatro nucleótidos representados por A, C, G y T) en cada conjunto de cromosomas es de unos tres mil millones. El Proyecto del Genoma Humano ha descifrado la secuencia de los tres

---

mil millones de letras en un genoma humano (es decir, en un conjunto concreto de cromosomas; la secuencia del genoma humano varía entre genomas en aproximadamente una letra de cada mil).

Los dos genomas (conjuntos de cromosomas) de cada individuo son diferentes entre sí y de los genomas de cualquier otro ser humano (con la excepción trivial de los gemelos idénticos, que comparten los mismos dos conjuntos de genes porque los gemelos idénticos se desarrollan a partir de un único óvulo humano fecundado). Se estima que la Biblia contiene tres millones de letras, signos de puntuación y espacios. Escribir la secuencia del ADN de un genoma humano requeriría mil volúmenes del tamaño de la Biblia. Desde luego, la secuencia del genoma humano no está impresa en libros, sino almacenada en forma electrónica en ordenadores de los que los investigadores pueden recuperar fragmentos de información. Pero si se quisiera una impresión de dicha secuencia, se necesitarían dos mil volúmenes para un solo individuo, mil para cada uno de los dos conjuntos de genes. A buen seguro existen maneras más económicas de presentar la información del segundo conjunto que listar toda la secuencia de letras completa; por ejemplo, indicando la posición de cada letra variante en el segundo conjunto con relación al primero. El número de letras diferentes entre los dos conjuntos de un individuo es de unos tres millones, o 1 de cada 1.000.

El Proyecto del Genoma Humano de los Estados Unidos se inició en 1989, financiado mediante dos agencias, los Institutos Nacionales de la Salud y el Departamento de Energía. (Una empresa privada, Celera Genomics, empezó algo más tarde en los Estados Unidos, pero llegó, de manera en gran parte independiente, a resultados parecidos.) El objetivo era la secuencia completa de un genoma humano en quince años a un coste aproximado de 3.000 millones de dólares, lo que suponía aproximadamente un dólar por letra de ADN. Antes de lo previsto, en 2001, se completó un borrador de la secuencia del genoma. En 2003 se terminó el Proyecto del Genoma Humano.

---

Conocer la secuencia del ADN humano es un primer paso, pero no más que esto, hacia la comprensión de la constitución genética de un ser humano. Piense el lector en los mil volúmenes del tamaño de la Biblia. Ahora conocemos la secuencia ordenada de los tres mil millones de letras, pero dicha secuencia no proporciona un conocimiento de los seres humanos, de la misma manera que no comprenderíamos el contenido de mil volúmenes del tamaño de una Biblia escritos en un idioma extraterrestre, del que solo supiéramos el alfabeto, solo porque llegáramos a descifrar su secuencia de letras.

### **El genoma del chimpancé**

El 1 de septiembre de 2005 se publicó un borrador del genoma del chimpancé. En las regiones del genoma que comparten humanos y chimpancés, las dos especies son idénticas en un 98–99 por ciento. Las diferencias parecen ser muy pequeñas o muy grandes, según como uno prefiera considerarlas: 1 por ciento del total parece muy poco, pero supone una diferencia de 30 millones de letras de ADN de un total de 3.000 millones en cada genoma. El 29 por ciento de las enzimas y otras proteínas codificadas por los genes son idénticas en ambas especies. De un total de cien a varios cientos de aminoácidos que constituyen cada proteína, el 71 por ciento de proteínas no idénticas difieren entre humanos y chimpancés por término medio en solo dos aminoácidos. Si se tienen en cuenta los segmentos de ADN que se encuentran en una especie, pero no en otra, los dos genomas son idénticos en cerca de un 96 por ciento, en lugar del 98–100 por ciento idénticos como en el caso de secuencias de ADN que comparten ambas especies. Es decir, una gran cantidad de material genético (alrededor del 3 por ciento, o unos 90 millones de letras de ADN) se ha insertado o ha sido eliminado desde que humanos y chimpancés iniciaron sus rutas evolutivas diferentes, hace entre seis y siete millones de años. La mayor parte de este ADN no contiene genes que codifiquen proteínas.

---

La comparación de los dos genomas proporciona algunas indicaciones de la tasa de evolución de genes concretos en las dos especies. Un hallazgo significativo es que los genes activos en el cerebro han cambiado más en el linaje humano que en el del chimpancé. También es significativo que los genes humanos que evolucionan más rápidamente son los que codifican «factores de transcripción», es decir, proteínas «conmutadoras», que controlan la expresión de otros genes y determinan cuándo tienen que conectarse o desconectarse. En total, se han identificado 85 genes que evolucionan más rápidamente en los humanos que en los chimpancés, entre ellos genes implicados en la resistencia a la malaria y a la tuberculosis. (Adviértase que la malaria es una enfermedad grave para los humanos, pero no para los chimpancés.)

Los genes situados en el cromosoma Y, que se encuentran únicamente en el macho, han sido mucho mejor protegidos por la selección natural en el linaje humano que en el del chimpancé, en el que varios genes han incorporado mutaciones incapacitadoras que hacen que los genes no sean funcionales. Asimismo, varias regiones del genoma humano parecen contener genes beneficiosos que han evolucionado rápidamente en los últimos 250.000 años. Uno de ellos es el gen FOXP2, implicado en la evolución del habla.

A buen seguro, las comparaciones ampliadas de los genomas humano y de los chimpancés y la exploración experimental de las funciones asociadas con genes importantes harán progresar de manera considerable nuestra comprensión, a lo largo de la década o de las dos próximas décadas, de lo que sea que nos hace distintivamente humanos. Las características que nos distinguen como humanos empiezan temprano en el desarrollo, mucho antes del nacimiento, a medida que la información lineal codificada en el genoma se expresa gradualmente en un individuo tetradimensional, de un individuo que cambia su configuración a medida que pasa el tiempo. En un sentido importante, los rasgos humanos más distintivos son los que se expresan en el cerebro, los que explican la mente humana y la identidad humana.

---

## **La selección natural en los humanos modernos**

No hay base científica para la afirmación que a veces se hace de que la evolución biológica de la humanidad se ha detenido, o casi, al menos en los países tecnológicamente avanzados. Se afirma que el progreso de la medicina, la higiene y la nutrición ha eliminado en gran parte la muerte antes de la edad madura; es decir, la mayoría de personas viven más allá de la edad reproductiva, después de la cual la muerte ya no tiene consecuencias para la selección natural. Que la humanidad continúa evolucionando biológicamente puede demostrarse porque persisten las condiciones necesarias y suficientes para la evolución biológica. Dichas condiciones son variabilidad genética y reproducción diferencial. Hay muchísima variación genética en la especie humana. Con la excepción de los gemelos idénticos, que se desarrollan a partir de un único óvulo fecundado, no es probable que haya dos personas que vivan en la actualidad, que hayan vivido en el pasado o que vayan a vivir en el futuro que sean idénticas desde el punto de vista genético. Gran parte de esta variación es relevante para la selección natural.

¿Sigue produciéndose selección natural en la humanidad moderna? La selección natural es simplemente reproducción diferencial de variantes genéticas alternativas. Por lo tanto, se producirá en la especie humana si los portadores de algunos genotipos tienen probabilidades de dejar más descendientes que los portadores de otros genotipos. La selección natural consiste en dos componentes principales: mortalidad diferencial y fecundidad diferencial; ambos persisten en la humanidad moderna, aunque la intensidad de la selección debida a la mortalidad postnatal se haya atenuado algo.

La muerte puede tener lugar entre la concepción y el nacimiento (prenatal) o después del nacimiento (postnatal). La muerte durante las primeras semanas del desarrollo embrionario puede pasar totalmente inadvertida. Pero se sabe que alrededor del 20 por ciento de todas las concepciones humanas confirmadas terminan en aborto espontáneo

---

durante los dos primeros meses de embarazo. Estas muertes suelen deberse a constituciones genéticas deletéreas, y por lo tanto tienen un efecto selectivo en la población. La intensidad de esta forma de selección no ha cambiado sustancialmente en la humanidad moderna, aunque se ha reducido algo con respecto a unos pocos genes, como los implicados en la incompatibilidad del grupo sanguíneo Rh.

En los países técnicamente avanzados, la mortalidad postnatal se ha reducido considerablemente en época reciente. Por ejemplo, en los Estados Unidos, de las personas nacidas en 1840, poco menos del 50 por ciento sobrevivieron hasta la edad de 45 años, mientras que la esperanza media de vida para las nacidas en 1960 es de 78 años. En otras regiones del mundo, la mortalidad postnatal sigue siendo muy alta, aunque en general se ha reducido en las últimas décadas. La mortalidad antes del final de la edad reproductora, en particular allí donde se ha reducido considerablemente, se halla asociada en gran parte a defectos genéticos, y así tiene un efecto selectivo favorable en las poblaciones humanas. Se conocen más de 4.000 variantes genéticas que causan enfermedades y malformaciones en los humanos; tales variantes se mantienen en frecuencias bajas debido a la selección natural.

En principio podría parecer que la selección debida a la fecundidad diferencial se ha reducido considerablemente en los países industriales como consecuencia de la disminución en el número medio de hijos por familia que se ha dado. Sin embargo, ello no es así. La intensidad de la selección de fecundidad no depende del número medio de hijos por familia, sino de la *varianza* en el número de hijos por familia. Es evidente por qué debe ser así. Supóngase que todas las personas en edad reproductiva se casan y que todas tienen exactamente el mismo número de hijos. En este caso, no habría selección de fecundidad independientemente de si todas las parejas tuvieran muy pocos o muchos hijos. Supóngase, en cambio, que el número medio de hijos por familia es bajo, pero que algunas familias no tienen ningún hijo,

---

mientras que otras tienen muchos. En este caso, habría una oportunidad considerable de selección: los genotipos de los padres que producen muchos hijos aumentarían en frecuencia a expensas de los que producen pocos o ninguno. Los estudios de poblaciones humanas han demostrado que la oportunidad de la selección natural suele aumentar a medida que se reduce el número de hijos. Un extenso estudio publicado en 1961 demostraba que el índice de oportunidad para la selección debida a fecundidad era cuatro veces mayor entre las mujeres de los Estados Unidos nacidas en el siglo xx, con una media de menos de tres hijos por mujer, que entre las mujeres de la Costa de Oro (Ghana) africana o del Quebec rural, que por término medio tenían siete hijos. No hay pruebas de que la selección natural debida a la fecundidad haya disminuido en las poblaciones humanas modernas.

La selección natural puede reducirse en intensidad en el futuro, pero no desaparecerá completamente. Mientras haya variación genética y los portadores de determinados genotipos tengan más probabilidades de reproducirse que otros, la selección natural continuará. Los cambios culturales, como el desarrollo de la agricultura, la migración del campo a las ciudades, la contaminación ambiental y muchos otros, crean nuevas presiones de selección. Las tensiones de la vida en la ciudad son en parte responsables de la elevada incidencia de trastornos mentales en determinadas sociedades humanas. Lo que hay que tener presente es que los ambientes humanos están cambiando más rápidamente que nunca, debido precisamente a la tasa acelerada del cambio cultural; y los cambios ambientales crean nuevas presiones de selección, lo que alimenta la evolución biológica.

## **Variación hereditaria**

Como sabemos, la selección natural es el proceso de reproducción diferencial de variantes genéticas alternativas. En términos de genes únicos, la variación tiene lugar cuando en la población se presentan



---

dos o más alelos en un determinado locus génico. (Los alelos son las formas variantes de un gen determinado.) ¿Cuánta variación genética existe en la población humana actual? La respuesta es «muchísima», como se demostrará a continuación, pero la selección natural solo tendrá lugar si los alelos de un gen dado tienen efectos diferentes sobre la eficacia biológica (*fitness*); es decir, si los alelos alternativos afectan de manera diferencial a la probabilidad de supervivencia y reproducción.

Se estima que los dos genomas que heredamos de cada progenitor difieren en aproximadamente 1 o 2 nucleótidos de cada mil. El genoma humano consta de algo más de 3.000 millones de nucleótidos. Así, del orden de 3–6 millones de nucleótidos son diferentes entre los dos genomas de cada individuo humano, que es una gran cantidad de polimorfismo genético. Además, el proceso de mutación introduce una nueva variación en cualquier población en cada generación. Se estima que la tasa de mutación en el genoma humano es de unos  $10^{-8}$ , una mutación en un nucleótido por cada 100 millones de nucleótidos, o cerca de 30 mutaciones nuevas por genoma y por generación. Así, cada humano tiene unas 60 mutaciones nuevas (30 en cada genoma) que no estaban presentes en sus padres. Si consideramos la población humana total, eso son 60 mutaciones por persona multiplicadas por 7.000 millones de personas, o unos 420.000 millones de nuevas mutaciones por generación, que se añaden a los 3–6 millones de nucleótidos polimórficos por individuo preexistentes, lo que supone unos 21–42 miles de millones de nucleótidos polimórficos entre los seres humanos que viven actualmente en el mundo.

Son muchísimas mutaciones, pero debemos recordar que los polimorfismos que cuentan para la selección natural son los que afectan a la probabilidad de supervivencia y reproducción de sus portadores. Por otra parte, los nucleótidos variantes pueden aumentar o disminuir en frecuencia por azar, un proceso que los evolucionistas llaman «deriva genética», pero que no será afectado por la selección natural.

---

## Trastornos genéticos

En la población humana se han identificado más de 4.000 enfermedades y malformaciones humanas cuya causa es genética. Los trastornos genéticos pueden ser dominantes, recesivos, multifactoriales o cromosómicos. Los trastornos dominantes están causados por la presencia de una única copia del alelo defectivo, de manera que el trastorno se expresa en los individuos heterocigotos, los que poseen un alelo normal y uno defectivo. En los trastornos recesivos, el alelo defectuoso ha de estar presente en ambos alelos; es decir, se hereda de cada progenitor. Los trastornos multifactoriales están causados por interacciones entre varios *loci* génicos. Y los trastornos cromosómicos se deben a la presencia o ausencia de un cromosoma entero o de un fragmento de cromosoma.

Ejemplos de trastornos dominantes son algunas formas de retinoblastoma y otros tipos de ceguera, el enanismo acondroplásico y el síndrome de Marfan (que se cree que afectó al presidente Lincoln de los Estados Unidos). Ejemplos de trastornos recesivos son la fibrosis quística, la enfermedad de Tay-Sachs y la anemia falciforme (causada por un alelo que en condiciones heterocigóticas protege contra la malaria). Son ejemplos de enfermedades multifactoriales la espina bífida y el paladar hendido. Entre los trastornos cromosómicos más comunes está el síndrome de Down, causado por la presencia de un cromosoma 21 extra, y varios tipos de trastornos debidos a la ausencia de un cromosoma sexual o a la presencia de uno adicional, más allá de la condición normal de XX para las mujeres y de XY para los hombres. Son ejemplos el síndrome de Turner (XO) y el síndrome de Klinefelter (XXY).

Se estima que la incidencia de trastornos genéticos en la población humana actual es de no menos del 2,56 por ciento, y afecta a unos 180 millones de personas. La selección natural reduce la incidencia de los genes que causan enfermedad, de manera más efectiva en el caso

---

de los trastornos dominantes, en los que todos los portadores del gen expresarán la enfermedad, que en los trastornos recesivos, que solo se expresan en los individuos homocigotos. Considérese, por ejemplo, la fenilcetonuria, una enfermedad letal si no se trata, que tiene una incidencia de 1 de cada 10.000 recién nacidos, es decir, del 0,01 por ciento. La frecuencia del alelo es de un 1 por ciento, de modo que en condición heterocigótica se halla presente en más de 70 millones de personas, pero menos de un millón de individuos (los que son homocigotos) expresan la enfermedad y se hallan sujetos a la selección natural. La reducción de los trastornos genéticos debidos a la selección natural está compensada por su aumento debido a la incidencia de nuevas mutaciones.

### **Más allá de la enfermedad**

La selección natural actúa sobre una multitud de genes que no causan enfermedad. Los genes afectan a la pigmentación de la piel, al color y configuración del pelo, la altura, la fortaleza muscular y la forma del cuerpo y a otros muchos polimorfismos anatómicos que son aparentes, así como a muchos que no son evidentes externamente, como variaciones en el grupo sanguíneo, en el sistema inmune y en el corazón, el hígado, los riñones, el páncreas y otros órganos. No siempre se sabe de qué manera la selección natural afecta a esas características, pero sabemos que lo hace de forma diferente en partes diferentes del mundo o en épocas diferentes, como consecuencia del desarrollo de nuevas vacunas, medicinas y tratamientos médicos; y también como consecuencia de cambios en el estilo de vida, como la reducción del número de fumadores o el aumento en la tasa de obesidad en un país determinado.

Existen unos 20.000–30.000 genes humanos que codifican enzimas y otras proteínas. Cada proteína puede consistir en unos 300 aminoácidos, por término medio, lo que supone 900 nucleótidos por gen.

---

(Cada aminoácido es codificado por un «triplete», tres nucleótidos consecutivos.) Algunas mutaciones de nucleótidos no cambian los aminoácidos codificados (porque el «código genético» es redundante, de modo que dos o más tripletes diferentes pueden codificar el mismo aminoácido). Pero alrededor de las dos terceras partes de todas las mutaciones de nucleótidos cambiarán el aminoácido codificado, y una mayoría de ellas estará sometida a la selección natural, ya sea de forma reducida o sustancial, como en el caso de las enfermedades genéticas. Considérese ahora que la tasa de mutaciones por nucleótido es de  $10^{-8}$  (una por 100 millones de nucleótidos). Habíamos calculado que el número de nucleótidos que codifican cada enzima o proteína es de unos 900, o 18–27 millones de nucleótidos para todos los 20.000–30.000 genes que codifican proteínas, de los que solo dos tercios, unos 12–18 millones de nucleótidos, cambian los aminoácidos codificados. Si la tasa de mutación por nucleótido es de  $10^{-8}$ , la probabilidad de que un humano tenga una nueva mutación que cambie un aminoácido es del orden del 24–36 por ciento (porque tenemos dos copias de cada gen). Los 7.000 millones de humanos que ahora viven tienen colectivamente unos 2.000 millones de nuevas mutaciones que cambian aminoácidos. Dichas mutaciones, sumadas a las de los polimorfismos preexistentes, proporcionan a la selección natural oportunidades prácticamente ilimitadas. No cabe duda de que la evolución biológica continúa teniendo lugar en la especie humana.

### **Clonación: genes, células, individuos**

¿Hacia dónde se encamina la evolución humana? La evolución biológica está dirigida por la selección natural, que no es una fuerza benevolente que la guíe hacia el éxito seguro. El resultado final puede ser la extinción. Más del 99,9 por ciento de todas las especies que existieron desde el origen de la vida sobre la Tierra se han extinguido. La selección natural no tiene ningún propósito; solo los humanos tienen

---

propósito y solo los humanos pueden introducir dicho propósito en su evolución. No ha habido ninguna especie antes de la humanidad que pudiera decidir su propio destino evolutivo; la especie humana posee técnicas para hacerlo, y ya se dispone de técnicas potentes para el cambio genético directo. Puesto que tenemos conciencia de nosotros mismos, los humanos no podemos dejar de preguntarnos qué nos depara el futuro, y puesto que somos seres éticos, debemos elegir entre vías de acción alternativas, algunas de las cuales pueden parecer buenas y otras, malas. Los avances en conocimientos de genética, biología molecular, medicina y técnicas asociadas se usarán seguramente en el futuro de manera mucho más extensa y agresiva que ahora. Se ha sugerido que tales progresos podrían utilizarse para «mejorar» nuestra constitución genética con el fin de producir seres humanos muy superiores a nosotros. Sin embargo, existen buenas razones por las que cualquier intento de mejorar la constitución genética de la humanidad puede no ser prudente.

Los biólogos emplean el término «clonación» con significados variables, aunque todos los usos implican la obtención de copias más o menos exactas de una entidad biológica. Tres usos comunes se refieren a la clonación de genes, la clonación de células y la clonación de individuos. Clonar a un individuo, particularmente en el caso de un organismo pluricelular como una planta o un animal, no es estrictamente posible. Los genes de un organismo, el «genoma», pueden clonarse, pero el individuo no. Esta es la afirmación clave al dar respuesta a la pregunta ¿puedo clonarme?

Clonar genes (o, de manera más general, clonar segmentos de ADN) es algo que se hace de manera rutinaria en muchos laboratorios de genética de todo el mundo. Una de las tecnologías preferidas y empleada extensamente es la PCR (reacción en cadena de la polimerasa), inventada en la década de 1990 por Kary Mullis, galardonado con el premio Nobel. Con la técnica de la PCR es posible obtener miles de millones de copias prácticamente idénticas de un gen o segmento de ADN en

---

solo unas pocas horas. Esta enorme multiplicación de un segmento de ADN proporciona a los genetistas el material suficiente para investigar su secuencia de nucleótidos y otras propiedades.

Las tecnologías para clonar células en el laboratorio son incluso más antiguas: algunas tienen cerca de siete décadas de antigüedad; se utilizan para reproducir un tipo particular de célula, por ejemplo una célula dérmica o hepática, con el fin de investigar sus características. La clonación celular es un proceso natural de dos maneras evidentes. Primero, en el caso de las bacterias y otros microorganismos que se reproducen mediante clonación; es decir, la escisión de una célula individual en dos células que son más o menos idénticas entre sí. La clonación celular, o duplicación celular, tiene lugar asimismo en organismos pluricelulares como las plantas o los animales, cuando las células se multiplican mientras forman un tejido concreto, piel, músculo o glóbulos rojos de la sangre. Los organismos pluricelulares empiezan como una célula que se duplica una y otra vez, aunque el proceso incluye diferenciación de los tipos celulares que constituyen los diferentes tejidos. En el desarrollo, algunas células se duplican exactamente, o casi exactamente, como es el caso, por ejemplo, de las células dérmicas o los glóbulos rojos de la sangre, mientras que otras se diferencian durante su replicación. Así, las células madre embrionarias humanas se desarrollan en células epiteliales, células musculares y los más de otros doscientos tipos de células que existen en los humanos.

La clonación individual se produce naturalmente en el caso de gemelos idénticos, cuando dos individuos se desarrollan a partir de un único óvulo fecundado. Estos mellizos se denominan «idénticos» precisamente porque son genéticamente idénticos entre sí. El nacimiento de gemelos idénticos es un acontecimiento relativamente raro en humanos, pero es frecuente en animales tales como los armadillos (cuyas camadas consisten en cuatrillizos genéticamente idénticos), algunos insectos y otros.

---

En 1997, la oveja Dolly fue reconocida por la prensa y el público como el primer caso exitoso de clonación artificial de un animal pluricelular. En realidad, Dolly era el primer *mamífero* clonado artificialmente utilizando una célula adulta como origen del genotipo; cincuenta años antes ya se habían obtenido ranas y otros anfibios mediante clonación artificial.

La clonación de un animal se hace como sigue. En primer lugar, se extrae o se neutraliza la información genética de los óvulos de una hembra. Se toman células somáticas (es decir, corporales) del individuo seleccionado para ser clonado, y el núcleo de la célula (donde se halla almacenada la información genética) se trasplanta a los óvulos neutralizados. Después se estimula a los óvulos así «fecundados» para que inicien su desarrollo embrionario. Así es posible obtener numerosos individuos que son genéticamente idénticos al donante; es decir, individuos que desde un punto de vista genético son gemelos idénticos del donante y entre sí.

Un individuo humano está constituido por alrededor de un billón de células, y un fragmento de piel puede tener millones de células. Teóricamente, se podría extraer material genético de cientos o miles de células de un pequeño fragmento de piel e implantarlo en cada uno de cientos o miles de óvulos genéticamente neutralizados, con los que se obtendría una multitud de individuos tan parecidos entre sí y con el donante desde el punto de vista genético como lo son dos gemelos idénticos. Ninguna persona en su sano juicio propondría proceder de la manera descrita con un humano, pero el procedimiento podría llevarse a cabo, pongamos por caso, con una vaca que produjera grandes cantidades de leche, con lo que se obtendría un rebaño económicamente valioso.

En ocasiones se ha sugerido la clonación humana como una manera de mejorar la dotación genética de la especie humana, clonando individuos de grandes logros (por ejemplo, en el deporte, la música, las

---

artes, las ciencias, la literatura o la política) o de virtud reconocida. Aparentemente, dichas sugerencias no se han tomado nunca en serio. Pero algunos individuos han expresado su deseo, por poco realista que sea, de ser clonados, y algunos médicos han difundido alguna vez que estaban dispuestos a realizar la clonación. Los obstáculos e inconvenientes son muchos e insuperables, al menos en el estado actual de conocimientos y de tecnología relevante.

### **¿Puede clonarse un ser humano?**

La respuesta correcta es «no». Lo que se clona, en cualquier caso, son los genes, no el individuo; el genotipo, no el fenotipo. Pero los obstáculos técnicos son inmensos incluso para la clonación de un genotipo humano.

Ian Wilmut, el científico británico que dirigió el proyecto de clonación de Dolly, consiguió el éxito solo después de 270 ensayos. La tasa de éxito para la clonación de mamíferos ha aumentado notablemente con los años, sin llegar nunca al 100 por cien. Después de varios años de esfuerzos, Wilmut escribió: «Nuestras tasas de supervivencia son todavía muy bajas [menos del 4 por ciento], y la mayoría de fracasos en el embarazo tienen lugar justo antes de término, lo que para los humanos sería devastador y cruel». Los animales clonados hasta el presente incluyen ratones, ratas, cabras, ovejas, vacas, cerdos, caballos y otros mamíferos. En todos los casos parece que la gran mayoría de embarazos terminan en abortos espontáneos. Además, tal como señalaba Wilmut, la muerte del feto tiene lugar poco antes del término, lo que tendría consecuencias desoladoras para la salud y emocionales en el caso de humanos.

En los mamíferos en general, el número limitado de nacimientos con éxito no terminan desarrollándose en individuos sanos. Hasta la fecha, parece que en la inmensa mayoría de casos, quizá en todos, los animales producidos mediante clonación padecen graves impedimentos



---

en la salud; entre otros, obesidad flagrante, muerte temprana, extremidades deformes y sistemas inmunes y órganos disfuncionales, entre ellos el hígado y los riñones. Incluso Dolly tuvo que ser sacrificada a los pocos años porque su salud empeoraba rápidamente. Tal como dijo Wilmut en 2001: «Los que sobreviven suelen presentar insuficiencia respiratoria y problemas circulatorios. Incluso supervivientes aparentemente sanos pueden padecer disfunción inmune, o malformaciones renales o cerebrales».

Las causas de estas deficiencias no se conocen bien. En 2002 se demostró que, de los 10.000 genes analizados en la placenta y el hígado de ratones obtenidos mediante clonación, 400 genes funcionaban mal. La baja tasa de éxitos en la clonación puede mejorar en el futuro. La clonación humana se enfrentará todavía a objeciones éticas de una mayoría de las personas, así como a la oposición de diferentes religiones. Además, queda el tema que se ha repetido a lo largo de este ensayo; es posible clonar los genes de una persona, pero el individuo no puede clonarse. El carácter, la personalidad y los rasgos diferentes a los anatómicos y fisiológicos que constituyen el individuo no son determinados solo por el genotipo.

La constitución genética de un individuo se denomina «genotipo». El «fenotipo» se refiere a lo que es el individuo, que incluye no solo el aspecto externo y la anatomía, sino también la fisiología, así como las predisposiciones y atributos del comportamiento, que en el caso de los humanos son absolutamente importantes, y que comprenden las capacidades intelectuales, los valores morales y religiosos, las preferencias estéticas y, en general, todas las demás características o rasgos de comportamiento, adquiridos por imitación, aprendizaje o de cualquier otra manera a lo largo de la vida del individuo. El genotipo contribuye al fenotipo, pero en los humanos más que en ningún otro organismo, no lo determina de manera estricta. El fenotipo es el resultado de complejas redes de interacciones entre diferentes genes, y entre los genes y el ambiente.

---

Todas las experiencias de la vida de un ser humano, conscientes o no, influyen sobre lo que acaba siendo la persona. Las influencias ambientales de una persona empiezan, de manera importante, en el seno de la madre, y continúan después del nacimiento, durante la infancia, la adolescencia y toda la vida. Las experiencias de comportamiento que son impactantes están asociadas con la familia, los amigos, la escuela, la vida social y política, las lecturas, las experiencias estéticas y religiosas y todos los demás acontecimientos en la vida de la persona.

El genotipo de una persona tiene un número ilimitado, prácticamente infinito, de posibilidades, de las cuales solo algunas (con independencia de lo enormemente diversas que sean) serán experimentadas durante la vida de un individuo concreto. Necesariamente, las experiencias de la vida cambiarán siempre de una persona a otra, incluso en el caso de gemelos idénticos. Numerosas investigaciones han demostrado que los gemelos idénticos difieren en muchos rasgos de comportamiento e incluso fisiológicos, y que las diferencias aumentan con la edad, porque la diversidad de las experiencias aumenta. Las diferencias de comportamiento son mayores, lo que no constituye ninguna sorpresa, entre los gemelos que han sido adoptados y han crecido en familias diferentes. La diversidad de las experiencias sería muy grande e impredecible en el caso de «gemelos idénticos» criados en generaciones diferentes. El genoma de una persona, si esta se clonara, podría considerarse como el de un gemelo genéticamente idéntico, pero las circunstancias dispares de la vida experimentadas una generación más tarde tendrían seguramente como resultado un individuo muy diferente, aunque anatómicamente se pareciera al donante del genoma en una edad parecida.

Una demostración de los efectos ambientales sobre el fenotipo, y de las interacciones entre el genotipo y el ambiente, fue llevada a cabo, hace ya bastantes años, en un experimento clásico. Se recolectaron en California tres plantas de cincoenrama (*Potentilla glandulosa*), una en la costa a unos 30 metros sobre el nivel del mar, la segunda a unos

---

1.380 metros de altura y la tercera en la zona alpina de la Sierra Nevada, a unos 3.000 metros. Se plantaron tres esquejes de cada planta en tres jardines experimentales a diferentes altitudes, utilizando los mismos jardines para las tres plantas. La división de una planta aseguraba que las tres partes plantadas a diferentes altitudes tenían el mismo genotipo; es decir, eran clones genéticos unas de otras. (*P. glandulosa*, como otras muchas plantas, puede reproducirse mediante «esquejes», que son genéticamente idénticos.)

Cuando se compararon las plantas de idéntico genotipo se encontró que, en cualquiera de los genotipos, las plantas desarrolladas en diferentes jardines experimentales eran muy diferentes entre sí con respecto a su frondosidad y apariencia. Se obtuvo el mismo resultado al comparar plantas de origen diferente plantadas en el mismo jardín. Una observación importante que se deriva de este experimento es que no hay un único genotipo que sea «mejor» en todos los ambientes. Por ejemplo, la planta de cerca del nivel del mar que medra allí no consigue desarrollarse a 3.000 metros. Asimismo, la planta recolectada a 3.000 metros prospera a dicha altitud pero se agosta al nivel del mar.

La interacción entre el genotipo y el ambiente es asimismo importante en el caso de los animales. En un experimento realizado hace varios años, se seleccionaron dos cepas de ratas, una por su sagacidad a la hora de encontrar el camino adecuado en un laberinto y la otra por su torpeza en el mismo ejercicio. La selección se hizo en la cepa sagaz utilizando las ratas más inteligentes (las que cometían menos errores) de cada generación para reproducir la generación siguiente, y en la cepa torpe criando en cada generación las ratas más lerdas. Después de muchas generaciones de selección, las ratas descendientes más brillantes hacían de promedio solo unos 110 errores al correr por el laberinto, mientras que las ratas torpes cometían de promedio 165 errores. Esto supone un 50 por ciento de diferencia. Si pensáramos en términos de CI (coeficiente de inteligencia) humano, la diferencia en cumplimiento entre las dos cepas de ratas sería comparable a una

---

diferencia entre puntuaciones de CI de 80 y más de 120. Sin embargo, las diferencias desaparecieron cuando las ratas de ambas cepas se criaron en un ambiente desfavorable, de privaciones graves: ambas cepas cometieron de promedio 170 errores. Un cambio comparable en la puntuación del CI para individuos criados en un ambiente con privaciones sería una reducción de 120 a 80. Las diferencias también desaparecieron casi por completo cuando las ratas se criaron con alimento abundante y otras condiciones insólitamente favorables. Al igual que ocurría con las plantas de cincoenrama, vemos que un genotipo concreto da origen a diferentes fenotipos en ambientes distintos, y asimismo que las diferencias en fenotipo entre dos genotipos cambian de un ambiente a otro.

### **¿Clonar humanos?**

George W. Beadle, eminente genetista y premio Nobel, escribió lo siguiente hace varias décadas: «Pocos de entre nosotros hubiéramos defendido la multiplicación diferencial de los genes de Hitler. Pero ¿quién puede decir que en un contexto cultural distinto Hitler no hubiera podido ser uno de los líderes realmente grandes de la humanidad, o Einstein no hubiera podido ser un político malvado?».

Clonar los genes que yo recibí en el momento de la concepción de mi padre y mi madre podría producir una persona que podría parecerse a mí en el aspecto, pero que con toda seguridad sería muy diferente con respecto a lo que más cuenta, lo que a veces se incluye en términos tales como «personalidad», «carácter» o afines.

En la segunda mitad del siglo xx, a medida que se producían progresos espectaculares en genética, así como en la tecnología que a veces se denomina «ingeniería genética», se plantearon algunas propuestas utópicas, al menos como ideas que había que explorar y considerar como posibilidades una vez que las tecnologías hubieran avanzado

---

lo suficiente. Dichas propuestas sugerían que se clonaran personas de grandes logros intelectuales o artísticos, o de gran virtud. Si esto se conseguía en grandes números, se aducía, la constitución genética de la humanidad mejoraría considerablemente. Estas propuestas utópicas están totalmente equivocadas. Como decía Beadle, buscando multiplicar a grandes benefactores de la humanidad, personas de gran inteligencia o carácter, podríamos obtener en cambio personas como Stalin, Hitler o Bin Laden. No hay ninguna razón en absoluto para esperar que clonar los genomas de individuos con atributos excelentes produjera individuos igualmente dotados de virtud o inteligencia. Genomas idénticos producen, en ambientes diferentes, individuos que pueden ser muy diferentes. Los ambientes no pueden reproducirse, particularmente si están separados por varias décadas.

¿Existen circunstancias que justificarían clonar a una persona, porque esta lo quisiera? Se puede pensar en una pareja que no pueda tener hijos, o en una mujer o un hombre que no quieran casarse, o en otros casos especiales. Ante todo debe indicarse que todavía no se ha desarrollado la tecnología hasta el punto de hacer posible la producción de un individuo humano sano mediante clonación. Segundo, y más importante, el individuo producido mediante clonación sería una persona muy diferente de aquella de la que se clonara el genotipo, como se ha indicado anteriormente.

A la hora de decidir si se puede permitir a una persona que se clone entran en juego valores éticos, sociales y religiosos. Es probable que la mayoría de la gente lo censurara. De hecho, muchos países han prohibido la clonación humana. En 2004, se planteó la cuestión de la clonación en varios países, en los que los cuerpos legislativos consideraban asimismo si debía apoyarse o permitirse la investigación con células madres embrionarias. El 12 de marzo de 2004, el parlamento canadiense aprobó una legislación que permite la investigación con células madres de embriones en condiciones específicas, pero se proscribía la clonación humana y se prohibía la venta de espermatozoides

---

y la remuneración a donantes de óvulos y madres de alquiler. El 9 de julio de 2004, el parlamento francés adoptó una nueva ley de bioética que permite la investigación con células madres embrionarias pero considera que la clonación humana es «un crimen contra la especie humana». Los experimentos de clonación reproductiva podrían ser castigados con hasta veinte años de cárcel. El Consejo para la Política de Ciencia y Tecnología del Gobierno del Japón votó el 23 de julio de 2004 la adopción de unas recomendaciones políticas que permitirían la clonación limitada de embriones humanos para investigación científica, pero no la clonación de individuos.

Un resultado previsto de la investigación sobre clonación de células embrionarias, en Japón como en todas partes, es la clonación de órganos. El «donante» óptimo para una persona que necesita un trasplante de riñón sería un riñón clonado a partir del genoma del paciente. Si las células de una persona se clonan de manera que se diferencien en un riñón, un hígado o algún otro órgano destinado a sustituir un órgano enfermo del donante, parece probable que los gobiernos no pondrán objeciones, y que los moralistas lo podrían aprobar.

El Gobierno británico en 2008 prohibió explícitamente la clonación de individuos, pero permitió al mismo tiempo estudios experimentales de clonación de células madres para buscar la cura de enfermedades como la diabetes, el mal de Parkinson y el alzhéimer. El 3 de febrero de 2014, la Cámara de los Comunes votó a favor de legalizar una técnica de terapia genética llamada reemplazamiento mitocondrial, o fertilización tripersonal *in vitro*, en la cual las mitocondrias del huevo de una donante se añaden al embrión en desarrollo de una pareja diferente. En los Estados Unidos no existen leyes federales que prohíban absolutamente la clonación humana, aunque tal clonación está prohibida en 16 estados del país.

Una posibilidad activamente explorada por varios grupos científicos a través del mundo es la «terapia con células madres». Se trata de aislar

---

células madres y desarrollarlas, por ejemplo, para producir un órgano, digamos un riñón, un hígado o un corazón, para trasplantarlo al donante de las células madres con algún órgano deficiente. Actualmente, ya está en uso el trasplante de células madres sanguíneas al tuétano de personas con anemia falciforme, una enfermedad fatal si no se trata, muy común en países tropicales que sufren de malaria.

Muchas gracias por su atención.

---

*CURRICULUM VITAE*  
DE  
FRANCISCO JOSÉ AYALA





---

## **Francisco J. Ayala**

Department of Ecology and Evolutionary Biology  
University of California, Irvine, CA 92697-2525, USA  
Tel: +1-949-824-8293; Fax: +1-949-824-2474; E-mail: fjayala@uci.edu

Francisco J. Ayala es profesor de Ciencias Biológicas y de Filosofía en la Universidad de California en Irvine. Nacido en Madrid, vive en Estados Unidos desde 1961.

El 12 de junio de 2002 el Presidente George W. Bush le presentó en la Casa Blanca la 2001 Medalla Nacional de Ciencia de los Estados Unidos. En 2010 recibió el Premio Templeton, el de mayor dotación económica en el mundo, presentado por Su Alteza Real, Príncipe Philip, en Buckingham Palace, por descubrimientos científicos que han contribuido de manera extraordinaria al progreso y bienestar de la humanidad.

En 2003 fue nombrado “*University Professor*,” el título más alto otorgado por la Universidad de California, siendo el único que posee tal título en la Universidad de California en Irvine. Ha sido Presidente de la AAAS, American Association for the Advancement of Science (1993-1996) y de Sigma Xi, The Scientific Research Society de los EE.UU (2003-2006). De 1994 a 2001 fue miembro del Comité de Asesores de Ciencia y Tecnología del Presidente Clinton.

Es autor de más de mil artículos y más de cincuenta libros, entre los que se cuentan, en español, *¿De dónde vengo? ¿Quién soy? ¿A dónde voy?* (2015); *Evolución para David* (2015); *Evolución humana. El camino hacia nues-*

---

*tra especie* (2013), *Grandes cuestiones. Evolución* (2012), *¿Soy un mono?* (2011), *El siglo de los genes. Patrones de explicación en genética* (2009), *Darwin y el diseño inteligente* (2007), *La evolución de un evolucionista* (2006), *La piedra que se volvió palabra* (2006), *La genética en México. Institucionalización de una disciplina* (2003), *De Darwin al DNA y el origen de la humanidad* (2002), *Senderos de la evolución humana* (2001), *El método en las ciencias* (1998), *La teoría de la evolución* (1994), *La naturaleza inacabada* (1994), *Genética moderna* (1984), *Estudios sobre filosofía de la biología* (1983), *La evolución en acción* (1983), *Origen y evolución del hombre* (1980), *Evolución* (1980) y *Evolución molecular* (1980).

Es miembro de la Academia Nacional de Ciencias de los Estados Unidos, de la Academia Americana de Artes y Ciencias, de la Sociedad Filosófica Americana y de la Academia de Ciencias de California. Es además miembro honorario de la Real Academia de Ciencias de Madrid, de la Academia de Ciencias de Rusia, de la Academia Nacional de los Linceos de Roma, de la Academia Serbia de Artes y Ciencias, de la Academia de Ciencias de México y del Instituto Latinoamericano de Estudios Avanzados. Es doctor *honoris causa* de universidades de diez países: Universidad de Buenos Aires y Universidad Nacional de La Plata (Argentina); Universidad de Chile (Santiago); Universidad de Changshu y Universidad de Macau (China); Universidad Masarykova de Brno y Universidad de Bohemia Meridional (República Checa); Universidad de Atenas (Grecia); Universidad de Bolonia y Universidad de Padua (Italia); Universidad de Varsovia (Polonia); Universidad Estatal del Extremo Oriente (Vladivostok, Rusia); Universidad de Barcelona, Universidad de las Islas Baleares, Universidad de León, Universidad de Madrid, Universidad Menéndez Pelayo (Santander), Universidad del País Vasco, Universidad de Salamanca, Universidad de Valencia y Universidad de Vigo (Spain); Universidad de California en Irvine y Universidad Estatal de Ohio (EE. UU.).

Ha recibido la Medalla de Honor de Oro de Mendel, de la Academia de Ciencias de Chequia; el Premio a la Libertad y Responsabilidad Científica de la American Association for the Advancement of Science; el Premio Presidencial del Institute of Biological Sciences; la Medalla UCI de la Universidad de California; la Medalla del Collège de France; el Premio «Distinguished Scientist of the Year», de la Asociación Científica Nacional de Estados Unidos SACNAS; la Medalla «Líder de la Ciencia» en el 150

---

aniversario de la AAAS; la Medalla de Oro de la Academia Nacional de los Linceos (Roma); y el Premio William Procter a la Ciencia, de Sigma Xi, la Sociedad Científica de Investigación de EE. UU. En 2007 la Fundación Cristóbal Gabarrón le otorgó el Premio Internacional de Ciencia e Investigación. En 2009 recibió el Premio COSCE (Confederación de Sociedades Científicas de España) a la Difusión de la Ciencia.

Ha sido presidente de la Society for the Study of Evolution; presidente del Board of Biology del National Research Council; miembro del Consejo de Gobierno de la National Academy of Sciences; miembro del Consejo Nacional sobre el Genoma Humano de Estados Unidos; del Comité Científico Ejecutivo de la Environmental Protection Agency; de la Comisión de Ciencias Biológicas del National Research Council; del Consejo Nacional de Ciencias Médicas Generales de los National Institutes of Health; y del Consejo del Centro Fogarty para Programas Internacionales de los National Institutes of Health.

Ha dado conferencias en universidades y otras instituciones a través del mundo, incluyendo, además de los Estados Unidos y España, Alemania, Argentina, Bélgica, Brasil, Canadá, Chile, China, Colombia, República Checa, Dinamarca, Finlandia, Francia, Gran Bretaña, Grecia, Holanda, Hong Kong, Israel, Italia, Japón, México, Noruega, Panamá, Perú, Portugal, Polonia, Rusia, Suiza, Tailandia, Turquía, Venezuela y Yugoslavia.

Sus investigaciones científicas se centran en la genética de poblaciones y la evolución biológica, incluyendo el origen de las especies, la diversidad genética de los organismos, la evolución de la malaria, la estructura genética de los parásitos protozoarios, el reloj molecular de la evolución y la evolución humana. Sus publicaciones filosóficas tratan de epistemología, ética y filosofía de la biología.

## **SEMBLANZA**

Francisco Ayala nació en Madrid en 1934. Estudió física, filosofía y teología en España, genética y evolución en EE.UU., a donde se trasladó en 1961. A Ayala cabe definirle como el hombre ilustrado de la evolución. Hay algunos otros ejemplos recientes de hombres ilustrados, con una particular

---

presencia de los que proceden de la biología, que entienden 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. Ha hecho significativas contribuciones 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 la experimentación, 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 significativas contribuciones a la filosofía de la biología y a cuestiones éticas y sociales derivadas de los descubrimientos de la moderna biología y asociadas a estos.

Durante la segunda mitad de la década de los sesenta, 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 sesenta, 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, Nueva Guinea, la 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. Ha hecho contribuciones seminales a la teoría del reloj molecular de la evolución. Sus estudios experimentales, tanto con proteínas como con ADN, han permitido elucidar la verdadera naturaleza de los patrones de evolución molecular y han puesto en tela de juicio modelos previos en torno a este tipo de evolución.

A mediados de la década de los ochenta, Ayala inicia una investigación sobre la estructura poblacional y evolución de protozoos parásitos, organismos como los que causan la malaria, la enfermedad del sueño, la enfermedad de Chagas, la leishmaniasis y otras enfermedades que, según la Organización Mundial de la Salud, afectan a más de quinientos millones de personas en el planeta y, colectivamente, constituyen, la mayor fuente de mortalidad humana. Las implicaciones potenciales de sus descubrimientos para la salud humana son enormes, ya que la estrategia para el desarrollo de vacunas u otros fármacos curativos, 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 y 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 la evolución del plasmodio, el parásito de la malaria, y ha mostrado que *P. falciparum*, el parásito de la malaria maligna, se originó 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, destacan 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 llevado adelante nuevas perspectivas que han generado 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», como fue su participación como experto en el caso Arkansas en 1981.

Ayala ha publicado más de cincuenta libros y más de mil artículos científicos y sobre materias relacionadas. 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 EE. UU. y coordinador de la sección de Biología del Consejo Nacional de Investigación de los EE. UU. Ha sido también presidente y coordinador de la Asociación Americana para el Avance de la Ciencia y presidente de Sigma Xi, la Sociedad Científica de Investigación de los EE. UU. En 2001 recibió la Medalla Nacional de Ciencia de los EE. UU., de manos del presidente Bush. En 2010 recibió en el palacio de Buckingham, de manos del duque de Edimburgo, el premio Templeton, otorgado a «una persona viva que haya hecho contribuciones excepcionales a la afirmación de la dimensión espiritual de la vida».

Nos queda destacar 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 este, dimos los primeros pasos en áreas tecnológicamente inaccesibles en los países de origen, al tiempo que nos beneficiamos 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 a través de la aceptación continuada de jóvenes, y no tan jóvenes, investigadores procedentes de países con mucha o alguna flaqueza en una actividad científica sistemática. Muchas universidades y centros de investigación de países como España, Brasil, Chile, Argentina, Venezuela, México, Colombia, Bolivia, Ecuador, Panamá, etc. cuentan con científicos formados con él, por no hablar del extenso número de los procedentes de Europa y Asia.

Aunque no sea un argumento válido, la perspectiva del tiempo nos dice que su decisión de permanecer en EE.UU. ha tenido mayor impacto en su compromiso de universalizar la ciencia que si hubiera regresado a su país natal. Esa tarea ha quedado en manos de la tercera generación de genéticos y evolucionistas.

Ayala ha recibido muchos honores adicionales, incluyendo la Medalla de Honor de Oro de Mendel, de la Academia de Ciencias de Chequia; el Premio a la Libertad y Responsabilidad Científica de la American Association for the Advancement of Science; el Premio Presidencial del Institute of Biological Sciences; la Medalla UCI de la Universidad de California; la Medalla del Collège de France; el Premio «Distinguished Scientist of the Year», de la Asociación Científica Nacional de Estados Unidos SACNAS; la Medalla «Líder de la Ciencia» en el 150 aniversario de la AAAS; la Medalla de Oro de la Academia Nacional de los Linceos (Roma); y el William Procter Prize for Scientific Achievement from Sigma Xi, the U.S. Scientific Research Society. En 2007 la Fundación Cristóbal Gabarrón le otorgó el Premio Internacional de Ciencia e Investigación. En 2009 recibió el Premio COSCE (Confederación de Sociedades Científicas de España) a la Difusión de la Ciencia.

Ayala es miembro de la Academia Nacional de Ciencias de los Estados Unidos, la Academia Americana de Artes y Ciencias, la Sociedad Filosófica Americana y la Academia de Ciencias de California. Es además miembro honorario de la Real Academia de Ciencias de Madrid, la Academia de Ciencias de Rusia, la Accademia Nazionale dei Lincei de Roma, La Academia Serbia de Artes y Ciencias, la Academia de Ciencias de México, y del Instituto Latinoamericano de Estudios Avanzados. Es Doctor Honoris Causa de Universidades de diez países: Buenos Aires y Nacional



---

de La Plata (Argentina); Universidad de Chile (Santiago); University of Macau y Changshu Institute of Technology (China); Masaryk University [Brno] y University of South Bohemia [České Budějovice] (Czech Republic); Atenas (Grecia); Bologna y Padua (Italia); Varsovia (Polonia); Far East National University (Vladivostok, Russia); Barcelona, Las Islas Baleares, León, Madrid, Menéndez Pelayo, País Vasco, Salamanca, Valencia, y Vigo (Spain); University of California, Irvine y Ohio State University (USA). En 2003, Ayala fue nombrado “University Professor,” el título más alto otorgado por la Universidad de California, siendo el único que posee tal título en la Universidad de California en Irvine.

### **DOCTOR *HONORIS CAUSA***

2014	Profesor <i>honoris causa</i> , Instituto de Tecnología de Changshu, China
2013	Doctor <i>honoris causa</i> , Universidad Internacional Menéndez Pelayo, Santander, España
2011	Doctor <i>honoris causa</i> , Universidad de Macau, China
2010	Doctor <i>honoris causa</i> , Universidad Nacional de Chile
2010	Doctor <i>honoris causa</i> , Universidad Estatal de Ohio, EE. UU.
2010	Doctor <i>honoris causa</i> , Universidad de Bohemia Meridional, República Checa
2010	Doctor <i>honoris causa</i> , Universidad del País Vasco, España
2009	Doctor <i>honoris causa</i> , Universidad de Buenos Aires, Argentina
2009	Doctor <i>honoris causa</i> , Universidad de Varsovia, Polonia
2009	Doctor <i>honoris causa</i> , Universidad de Salamanca, España
2006	Doctor <i>honoris causa</i> , Universidad Nacional de La Plata, Argentina
2006	Doctor <i>honoris causa</i> , Universidad de Padua, Italia
2006	Doctor <i>honoris causa</i> , Universidad de las Islas Baleares, España
2003	Doctor <i>honoris causa</i> , Universidad Masarykova de Brno, República Checa
2002	Doctor <i>honoris causa</i> , Universidad Nacional del Extremo Oriente, Vladivostok, Rusia

---

2000	Doctor <i>honoris causa</i> , Universidad de Bolonia, Italia
1999	Doctor <i>honoris causa</i> , Universidad de Valencia, España
1996	Doctor <i>honoris causa</i> , Universidad de Vigo, España
1991	Doctor <i>honoris causa</i> , Universidad de Agricultura de Atenas, Grecia
1986	Doctor <i>honoris causa</i> , Universidad de Barcelona, España
1986	Doctor <i>honoris causa</i> , Universidad Complutense de Madrid, España
1982	Doctor <i>honoris causa</i> , Universidad de León, España

## PREMIOS Y GALARDONES

2014	Uno de los «100 españoles» (biólogo especialista en evolución) en el libro publicado por la Asociación Fusionarte, Madrid.
2014	Denominación en honor al Dr. Ayala de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad de California, Irvine, como “Francisco J. Ayala School of Biological Sciences (March 11, 2014).
2011	Nombrado Miembro Distinguido de Sigma Xi, la Sociedad Científica de Investigación, en la celebración de su 125 aniversario (10 y 12 de noviembre de 2011).
2010	Premio Trotter de Information, Complejidad e Inferencia, Universidad A&M de Texas.
2010	Premio Capiro de la Fundación Jiménez Díaz «Por contribuciones fundamentales a la genética y la biología evolutiva».
2010	Académico de Honor, Academia Malagueña de Ciencias.
2010	Académico de Honor, Academia de Farmacia de Galicia.
2010	Premio Templeton, otorgado una persona viva que haya hecho una contribución excepcional para afirmar la dimensión espiritual de la vida (Fundación Templeton).
2009	Premio a la Difusión de la Ciencia, Confederación de Sociedades Científicas de España (COSCE).
2009	La Sociedad Internacional de Ciencia y Religión (Cambridge, Reino Unido) seleccionó el libro <i>Darwin's Gift to Science and Religion</i> para incluirlo en el ISSR Library Project, un recurso integral para académicos, estudiantes

- 
- y lectores profanos interesados en el área de la ciencia y el espíritu humano.
- 2008 Designado «National Associate» del National Research Council of the National Academies por su extraordinario servicio.
- 2008 Premio Prisma 2008 a la Editorial Alianza (Madrid) por *Darwin y el diseño inteligente. Creacionismo, cristianismo y evolución.*
- 2008 Miembro de honor de la Sociedad Española de Biología Evolutiva, España.
- 2007 Miembro de The Linnean Society de Londres.
- 2007 Miembro de honor de la Académie Internationale de Philosophie des Sciences de Bruselas.
- 2007 Premio Internacional de la Fundación Cristóbal Gabarrón de Ciencia e Investigación 2007, Valladolid, España.
- 2007 Premio Paul Silverman por su excelente trabajo científico sobre ética, Interdisciplinary Center for Scientific Study of Ethics and Morality, Universidad de California en Irvine.
- 2007 Miembro de honor de la American Academy of Microbiology.
- 2007 Medalla Presidencial Bicentenario, Universidad Mount St. Mary's, Emmitsburg, Maryland.
- 2007 Premio a la Distinción Científica del American Institute of Biological Sciences.
- 2003 *University Professor.* Título otorgado por la Universidad de California en Irvine.
- 2003 Miembro Extranjero, Academia Serbia de Ciencias y Artes (Yugoslavia).
- 2003 Medalla de Oro, Stazione Zoologica de Nápoles (Italia).
- 2002 Presidente Honorario del V Congreso Internacional de Ontología, San Sebastián, España.
- 2002 Premio Mario Bohoslavsky, Sociedad para el Avance del Pensamiento Crítico, España.
- 2001 Medalla Nacional de Ciencia de los Estados Unidos.  
Medalla de Oro, Academia Nacional de los Linceos (Academia Nacional Italiana de Ciencias, Roma).
- 2000 Premio William Procter a la Ciencia, Sigma Xi (Sociedad Científica de Investigación).

- 
- 2000 Miembro Honorario de la Sociedad Mexicana de Reumatología.
- 1998 Miembro Extranjero de la Academia Nacional de los Linceos, Roma.  
Premio Distinguished Scientist, Society for the Advancement of Chicanos and Native Americans in Science (SACNAS).
- 1998 Medalla 150<sup>th</sup> Anniversary Leadership, American Association for the Advancement of Science.
- 1998 Profesor *honoris causa*, Universidad de las Islas Baleares, España.
- 1997 Miembro del World Institute of Science.  
Galardonado por su «significativa contribución en el campo de la ciencia», Federación Chicana de San Diego, California.
- 1997 Medalla Teófilo Hernando (Universidad Autónoma de Madrid, Facultad de Medicina).
- 1997 Miembro del Council on Science and Technology de California.
- 1996 Miembro Extranjero de la Academia Mexicana de Ciencias.
- 1996 Miembro Honorario de la Asociación Panameña para el Avance de la Ciencia.
- 1995 Medalla UCI, Universidad de California en Irvine.
- 1995 Miembro Honorario, “Citizen’s Senate,” Senado de la Ciudad de Barcelona, España.
- 1995 Premio Presidencial, American Institute of Biological Sciences.
- 1995 Premio Distinción Rioja, España.
- 1995 Miembro Honorario del Instituto Latino Americano de Estudios Avanzados.
- 1995 Galardón del Senado del Estado de California por sus sobresalientes logros en el campo de la evolución.
- 1994 Miembro Extranjero de la Academia Rusa de Ciencias.
- 1994 Miembro Extranjero de la Academia Rusa de Ciencias Naturales.  
Medalla Honoraria de Oro Gregor Mendel por méritos en ciencias biológicas,  
Academia de Ciencias de la República Checa.

- 
- 1993 Elisabeth Goldschmidt Memorial Lecture, Universidad Hebrea de Jerusalén.
- 1993 Miembro Honorario y Premio Distinguido, Foro Internacional de Biofilosofía, Comunidad Europea.
- 1989 Miembro Extranjero de la Real Academia de Ciencias, España.
- 1989 Miembro de la Organización del Genoma Humano.
- 1987 Scientific Freedom and Responsibility Award de la American Association for the Advancement of Science.
- 1986 Miembro Honorario de la Golden Key National Honor Society.
- 1985 Premio **Wilhelmine Key de la** American Genetic Association.
- 1985 Miembro Honorario de la Sociedad Española de Genética.
- 1984 Miembro de la American Philosophical Society.
- 1981 Miembro Honorario de la Federación de Sociedades de Genética Yugoslavas.
- 1981 Becario Fulbright.
- 1980 Miembro de la National Academy of Sciences
- 1978 Premio al Mejor Artículo, volumen IV de *San Jose Studies*.
- 1977-1978 Becario Guggenheim.
- 1977 Johns Hopkins University Centennial Scholar.
- 1977 Miembro de la American Academy of Arts and Sciences.
- 1975 Miembro del Club de Roma de EE. UU.  
Premio al Desarrollo de la Carrera de los Institutos Nacionales de Salud.
- 1967 Miembro de la American Association for the Advancement of Science.  
Miembro de Sigma Xi, la Sociedad Científica de Investigación.

---

## LIBROS PUBLICADOS

### Francisco J. Ayala

- [55] 2015 **Ayala, F. J.** *¿De dónde vengo? ¿Quién soy? ¿A dónde voy? Ensayos sobre la naturaleza humana, la ética y la religión.* Madrid: Alianza. 392 p. ISBN 9788420699059.
- [54] 2014 **Ayala, F. J.** *Evolución para David.* Pamplona: Laetoli. 231 p. ISBN: 978-84-92422-79-1.
- [53] 2014 Avise, J. C.; **Ayala, F. J.**; Skyrms, B., eds. *In the light of evolution. Vol. viii: Darwinian thinking in the social sciences.* Washington, DC: National Academy of Sciences. vi + 126 p. ISBN 10:0-309-31405-4.
- [52] 2014 Cela-Conde, C. J.; Gutiérrez Lombardo, R.; Avise, J. C.; **Ayala, F. J.** eds. *In the light of evolution. Vol. vii: The human mental machinery.* Washington, DC: National Academies Press. xvi + 378 p. ISBN-13: 978-0-309-29640-3.
- [51] 2014 **Ayala, F. J.**; Avise, J. C., eds. *Essential Readings in Evolutionary Biology.* Baltimore: Johns Hopkins University Press. xiii + 547 p. ISBN-13:978-1-4214-1305-1.
- [50] 2013 Avise, J. C.; **Ayala, F. J.**; Cela Conde, C. J.; Gutiérrez Lombardo, R.; Zambrana, F., eds. *A la luz de la evolución. Vol. vii: La maquinaria mental humana. Ludus Vitalis .Vol. XXI, núm. 40, 434 p. ISSN: 1133-5165.*
- [49] 2013 Cela Conde, C. J.; **Ayala, F. J.** *Evolución humana. El camino de nuestra especie.* Madrid: Alianza. 802 p. ISBN: 978-84-206-6943-4.
- [48] 2013 **Ayala, F. J.** *Evolución, ética y religión.* Bilbao: Deusto Forum, Universidad de Deusto. 108 p.

- 
- [47] 2013 Striedter, G. F.; Avise, J. C.; **Ayala, F. J.**, eds. *In the light of evolution. Vol. vi: Brain and behavior*. Washington, DC: National Academies Press: xvii + 412 p.
- [46] 2012 **Ayala, F. J.** *The big questions. Evolution*. Londres: Quercus Publishing. 208 p.
- 2012 **Ayala, F. J.** *Grandes cuestiones. Evolución*. Traducción al español. Barcelona: Ariel. 200 p.
- 2012 **Ayala, F. J.** *Big Questions: L'évolution*. Traducción al francés. París: SW Télémaque. 207 p.
- 2012 **Ayala, F. J.** *Le grandi domande: Evoluzione*. Traducción al italiano. Bari: Dedalo. 96 p.
- 2013 **Ayala, F. J.** *De Grote Vragen. Evolutie*. Traducción al neerlandés Amsterdam: Veen Magazines. 208 p. ISBN: 9789085713395.
- 2013 **Ayala, F. J.** *Die Großen Fragen. Evolution*. Traducción al alemán. Berlín: Springer Spektrum. 208 p. ISBN-10: 3642330053; ISBN-13: 978-3642330056.
- 2014 **Ayala, F. J.** *The big questions. Evolution*. Traducción al coreano. Seúl: Humanist Publishing Group Inc.
- [45] 2012 **Ayala, F. J.** *Tres preguntas clave sobre la evolución del hombre. Una conversación pública con Francisco J. Ayala*. Madrid: Fundación Lilly – Fundación Rafael del Pino – Unión Editorial. 64 p.
- [44] 2011 Strassmann, J. E.; Queller, D. C.; Avise, J. C.; **Ayala, F. J.** eds. *In the light of evolution. Vol. v: Cooperation and Conflict*. Washington, DC.: National Academies Press. xvi + 449 p.
- [43] 2010 Avise, J. C.; **Ayala, F. J.**, eds. *In the light of evolution. Vol. iv: The human condition*. Washington, DC: National Academies Press. xvi + 411 p.
- [42] 2010 **Ayala, F. J.** *Am I a monkey? Six big questions about evolution*. Baltimore: Johns Hopkins University Press. xiii + 83 p.

- 
- 2011 **Ayala, F. J.** *¿Soy un mono? Una obra que se lee en un día y da respuestas para toda una vida.* Traducción al español. Barcelona: Ariel. 108 p. ISBN 978-84-344-6962-4.
- 2011 **Ayala, F. J.** *We are apes?* Traducción al griego. Atenas: Odysseia. 136 p.
- 2012 **Ayala, F. J.** *Am I a monkey? Six big questions about evolution.* Traducción al coreano. Gyeonggi-do, Korea: Anima Publishing Co. 120 p.
- 2012 **Ayala, F. J.** *Am I a monkey? Six big questions about evolution.* Traducción al bengalí del cap. 1 <[http://mukto-mona.com/bangla\\_blog/?p=22910](http://mukto-mona.com/bangla_blog/?p=22910)>
- 2013 **Ayala, F. J.** *Ben Maymun muyum? Evrim Hakkında Altı Büyük Soru* Traducción al turco. Estambul: Boğaziçi Üniversitesi Yayinevi. 67 p. ISBN 978-605-4787-32-6.
- 2014 **Ayala, F. J.** *Am I a monkey? Six big questions about evolution.* Traducción al bengalí por Ananta Bijoy Dash y Siddharta Dhar. Dacca, Bangladesh: Chaitanya Prokashon. ISBN 978-984-90509-6-4.
- [41] 2010 **Ayala, F. J.;** Arp, R., eds. *Contemporary debates in philosophy of biology.* Malden, MA: Wiley-Blackwell: xii + 426 p.
- [40] 2009 Avise, J. C.; **Ayala, F. J.**, eds. *In the light of evolution. Vol. III: Two centuries of Darwin.* Washington, DC: National Academies Press. xvi + 414 p.
- [39] 2009 **Ayala, F. J.** *L'evoluzione. Lo sguardo della biologia.* Milán: Jaca Book. 200 p.
- [38] 2009 Barahona, A.; **Ayala, F. J.** *El siglo de los genes. Patrones de explicación en genética.* Madrid: Alianza: 225 p.
- [37] 2009 **Ayala, F. J.** *On being a scientist. A guide to responsible conduct in research.* 3a ed. Committee on Science, Engineering, and Public Policy. Washington, DC: National Academy Press. xviii + 63 p.



- 
- [36] 2008 Avise, J. C.; Hubbell, S. P.; **Ayala, F. J.**, eds. *In the light of evolution. Vol. II: Biodiversity and extinction*. Washington, DC: National Academies Press: xvii + 414 p.
- [35] 2008 **Ayala, F. J.** *Science, evolution and creationism*. Washington, DC: National Academies Press. 70 p.
- 2010 **Ayala, F. J.** *Science, evolution and creationism*. Traducción al ruso. Russia: Corpus Press. 95 p.
- [34] 2007 Avise, J. C.; **Ayala, F. J.**, eds. *In the light of evolution. Vol. I: Adaptation and Complex Design*. Washington, DC: National Academies Press. xviii + 360 p.
- [33] 2007 Cela-Conde, C. J.; **Ayala, F. J.** *Human evolution. Trails from the past*. Oxford: Oxford University Press. vii + 437 p.
- 2008 Cela-Conde, C. J.; **Ayala, F. J.** *Human evolution. Trails from the past*. Oxford: Oxford University Press. vii + 437 p. 2<sup>a</sup> ed.
- [32] 2007 **Ayala, F. J.** *Darwin y el diseño inteligente. Creacionismo, cristianismo y evolución*. Madrid: Alianza. 231 p.
- 2008 **Ayala, F. J.** *Darwin y el diseño inteligente. Creacionismo, cristianismo y Evolución*. Madrid: Alianza. 231 p. 2<sup>a</sup> ed.
- 2009 **Ayala, F. J.** *Darwin y el diseño inteligente. Creacionismo, cristianismo y Evolución*. Madrid: Alianza. 231 p. 3<sup>a</sup> ed.
- 2010 **Ayala, F. J.** *Darwin y el diseño inteligente. Creacionismo, cristianismo y Evolución*. Madrid: Alianza. 231 p. 4<sup>a</sup> ed.
- 2010 **Ayala, F. J.** *Darwin eta Diseinu Inteligentea. Krezionismoa, Kristautasuna eta Eboluzioa*. Traducción al vasco. San Sebastián: Gaiak Argitaldaria. 244 p.
- 2011 **Ayala, F. J.** *Darwin y el diseño inteligente. Creacionismo, cristianismo y evolución*. Madrid: Alianza. 231 p. 5<sup>a</sup> ed.
- [31] 2007 **Ayala, F. J.** *Darwin's gift to science and religion*. Washington, DC: Joseph Henry Press: xi + 237 p.

- 
- 2008 **Ayala, F. J.** *Darul lui Darwin către știință și religie*. Traducción al rumano. Bucarest: Curtea Veche. 263 p.
- 2009 **Ayala, F. J.** *Il dono di Darwin alla scienza e alla religione*. Traducción al italiano. Milán: San Paolo. 307 p.
- 2009 **Ayala, F. J.** *Dar Karola Darwina dla nauki i religii*. Traducción al polaco. Varsovia: Warsaw University Press. xi + 216 p.
- 2009 **Ayala, F. J.** *The gift of Darwin*. Traducción al griego. Atenas: Odysseia.
- [30] 2006 **Ayala, F. J.** *La evolución de un evolucionista. Escritos seleccionados*. Valencia: Universidad de Valencia. 441 p.
- [29] 2006 **Ayala, F. J.** *Darwin and intelligent design*. Minneapolis, MN: Fortress Press. xi + 116 p.
- 2008 **Ayala, F. J.** *Darwin and intelligent design*. Traducción al japonés. Tokyo: Kyo Bun Kwan.
- 2009 **Ayala, F. J.** *Darwin y el diseño inteligente*. Traducción al español. Bilbao: Mensajero. 112 p.
- [28] 2006 **Ayala, F. J.;** Cela Conde, C. J. *La piedra que se volvió palabra. Las claves evolutivas de la humanidad*. Madrid: Alianza. 184 p.
- [27] 2005 Hey, J.; Fitch, W. M.; **Ayala, F. J.**, eds. *Systematics and the origin of species. On Ernst Mayr's 100<sup>th</sup> Anniversary*. Washington, DC: National Academies Press. xiii + 367 p.
- [26] 2005 Wuketits, F. M.; **Ayala, F. J.**, eds. *Handbook of evolution: The evolution of living systems (including hominids)*. Vol. 2. Weinheim: Wiley-VCH. 292 p.
- 2008 Wuketits, F. M.; **Ayala, F. J.**, eds. *Handbook of evolution: The evolution of living systems (including hominids)*. Vol. 2. Weinheim: Wiley-VCH. 292 p. Publicado en línea: 20 de marzo de 2008, <<http://www3.interscience.wiley.com/cgi-bin/bookhome/117943981?CRETRY=1&SRETRY=0>>
- [25] 2005 **Ayala, F. J.** *Le ragioni dell'evoluzione*. Roma: Di Renzo. 109 p.

- 
- [24] 2004 **Ayala, F. J.**, ed. *Ernst Mayr 1904. Ludus Vitalis*. Vol. XII, 245 p.
- [23] 2003 Barahona, A.; Pinar, S.; **Ayala, F. J.** *La genética en México. Institucionalización de una disciplina*. México: Universidad Nacional Autónoma de México. 241 p.
- [22] 2003 Grisolfá, S.; Puigdomènech, P.; **Ayala, F. J.** *Genética*. Barcelona: Nuevas Ediciones de Bolsillo. 192 p. ISBN 978-84-9759-560-5.
- [21] 2002 Ruiz, R.; **Ayala, F. J.** *De Darwin al DNA y el origen de la humanidad: la evolución y sus polémicas*. México: Universidad Nacional Autónoma de México – Fondo de Cultura Económica. 293 p.
- [20] 2002 Puigdomènech, P.; Grisolfá, S.; **Ayala, F. J.** *Genética*. Barcelona: Círculo de Lectores. 198 p. ISBN 978-84-226-9669-8.
- [19] 2001 Cela Conde, C. J.; **Ayala, F. J.** *Senderos de la evolución humana*. Madrid: Alianza. 631 p.
- 2003 Cela Conde, C. J.; **Ayala, F. J.** *Senderos de la evolución humana*. Alianza Editorial: Madrid, Spain. 631 p. 2<sup>a</sup> ed.
- 2005 Cela Conde, C. J.; **Ayala, F. J.** *Senderos de la evolución humana*. Alianza Editorial: Madrid, Spain. 631 p. 3<sup>a</sup> ed.
- 2006 Cela Conde, C. J.; **Ayala, F. J.** *Senderos de la evolución humana*. Alianza Editorial: Madrid, Spain. 631 p. 4<sup>a</sup> ed.
- 2008 Cela Conde, C. J.; **Ayala, F. J.** *Senderos de la evolución humana*. Alianza Editorial: Madrid, Spain. 631 p. 5<sup>a</sup> ed.
- 2011 Cela Conde, C. J.; **Ayala, F. J.** *Senderos de la evolución humana*. Alianza Editorial: Madrid, Spain. 631 p. 6<sup>a</sup> ed.
- [18] 2000 **Ayala, F. J.**; Fitch, W. M.; Clegg, M. T., eds. *Variation and evolution in plants and microorganisms. Toward a new synthesis 50 years after Stebbins*. Washington, DC: National Academy Press. xi + 340 p.

- 
- [17] 2000 **Ayala, F.J.** *Del A.D.N. a la Humanidad. Homenaje a Francisco José Ayala*. L. Burges, ed. Palma de Mallorca: Universitat de les Illes Balears; México: Centro de Estudios Filosóficos, Políticos y Sociales Vicente Lombardo Toledano. ix + 253 p.
- [16] 1998 Russell, R. J.; Stoeger, W.R.; **Ayala, F. J.** eds. *Evolutionary and molecular biology: Scientific perspectives on divine action*. Ciudad del Vaticano y Berkeley: Vatican Observatory – Center for Theology and the Natural Sciences. 592 p.
- [15] 1998 Ruiz, R.; **Ayala, F. J.** *El método en las ciencias: Epistemología y darwinismo*. México: Fondo de Cultura Económica. 216 p.
- [14] 1997 **Ayala, F.J.**; W. M. Fitch, eds. *Genetics and the origin of species: From Darwin to molecular biology 60 years after Dobzhansky*. Washington, DC: National Academy Press: ii + 115 p.
- [13] 1995 Fitch, W. M.; **Ayala, F. J.**, eds. *Tempo and mode in evolution*. Washington, DC: National Academy Press. viii + 235 p.
- [12] 1994 **Ayala, F. J.** *La teoría de la evolución. De Darwin a los últimos avances de la genética*. Madrid: Temas de Hoy. 237 p.  
2001 **Ayala, F. J.** *La teoría de la evolución*. 3ª ed. Madrid: Temas de Hoy. 216 p.  
1999 **Ayala, F. J.** *La teoría de la evolución. De Darwin a los últimos avances de la genética*. Madrid: Temas de Hoy. Col. Tanto por Saber. 215 p.  
1997 **Ayala, F. J.** *La teoría de la evolución. De Darwin a los últimos avances de la genética*. Madrid: Temas de Hoy. Col. Bolsitemas. 237 p.
- [11] 1994 **Ayala, F. J.** *La naturaleza inacabada. Ensayos en torno a la evolución*. 2ª ed. Barcelona: Salvat. xiv + 270 p.  
1998 **Ayala, F. J.** *A natureza inacabada. Ensaio acerca da evolução*. Traducción al portugués. Lisboa: Dinalivro. 303 p.

- 
- 1987 **Ayala, F. J.** *La naturaleza inacabada. Ensayos en torno a la evolución.* Barcelona: Salvat. *xiii* + 270 p.
- [10] 1986 Gustafson, J. P.; Stebbins, G. L.; **Ayala, F. J.**, eds. *Genetics, development, and evolution.* 17th Stadler Symposium. Nueva York: Plenum Press. *xii* + 361 p.
- [9] 1984 **Ayala, F. J.**; Kiger, J. A. *Modern genetics.* 2ª ed. Menlo Park y Londres: Benjamin Cummings. *xviii* + 1.012 p.
- 1988 **Ayala, F. J.**; Kiger, J. A. *Modern genetics.* 2ª ed. Traducción al ruso. Moscú: Mir. 335 p.
- 1987 **Ayala, F. J.**; Kiger, J. A. *Genetica moderna.* Traducción al italiano. Bolonia: Nicola Zanichelli. *xiii* + 712 p.
- 1987 **Ayala, F. J.**; Kiger, J. A. *Modern genetics.* 2ª ed. Traducción al búlgaro. Sofía: Zemizdat. 1.031 p.
- 1987 **Ayala, F. J.**; Kiger, J. A. *Modern genetics,* 2ª ed. Traducción al chino. Hunan: Hunan Science and Technology Publishers. 10 + 890 p.
- 1984 **Ayala, F. J.**; Kiger, J. A. *Genética moderna.* Traducción al español. Barcelona: Omega. *xvii* + 836 p.
- 1980 **Ayala, F. J.**; Kiger, J. A. *Modern genetics.* 1ª ed. Menlo Park: Benjamin Cummings: *xvii* + 844 p.
- [8] 1982 **Ayala, F. J.** *Population and evolutionary genetics. A primer.* Menlo Park: Benjamin Cummings. *xiii* + 268 p.
- 1984 **Ayala, F. J.** *Principles of population and evolutionary genetics.* Traducción al ruso. Moscú: Mir. 230 p.
- [7] 1982 **Ayala, F. J.** *Biologie moléculaire et evolution.* París: Masson. *viii* + 136 p.
- [6] 1980 **Ayala, F. J.** *Origen y evolución del hombre.* Madrid: Alianza. 238 p.
- 1991 *Origen y evolución del hombre.* Madrid: Alianza. 5ª ed. 238 p.
- 1986 *Origen y evolución del hombre,* 4ª ed. Madrid: Alianza. 238 p.
- 1985 *Origen y evolución del hombre.* 3ª ed. Madrid: Alianza. 238 p.

- 
- 1983 *Origen y evolución del hombre*. 2ª ed. Madrid: Alianza. 238 p.
- [5] 1979 **Ayala, F. J.**; Valentine, J. W. *Evolving. The theory and processes of organic evolution*. Menlo Park: Benjamin Cummings. xii + 452 p.
- 1983 Ayala, F. J.; Valentine, J. W. *La evolución en acción*. Traducción al español. Madrid: Alhambra. x + 412 p.
- [4] 1977 Dobzhansky, T.; **Ayala, F. J.**; Stebbins, G. L.; Valentine, J. W. *Evolution*. San Francisco: Freeman. 572 p.
- 1991 Dobzhansky, T.; **Ayala, F. J.**; Stebbins, G. L.; Valentine, J. W. *Evolución*. Traducción al español. Barcelona: Omega. xvi + 558 p.
- 1980 Dobzhansky, T.; **Ayala, F. J.**; Stebbins, G. L.; Valentine, J. W. *Evolución* Traducción al español. Barcelona: Omega. xvi + 558 p.
- [3] 1976 **Ayala, F. J.**, ed. *Molecular evolution*. Sunderland: Sinauer. x + 277 p.
- 1980 **Ayala, F. J.**, ed. *La evolución molecular*. Traducción al español. Barcelona: Omega. x + 285 p.
- [2] 1974 **Ayala, F. J.**; Dobzhansky, T., eds. *Studies in the philosophy of biology*. Introducción de **F. J. Ayala**. Londres y Berkeley: Macmillan – University of California.
- 1983 **Ayala, F. J.**; Dobzhansky, T. eds. *Estudios sobre la filosofía de la biología*. Traducción al español. Barcelona: Ariel. 487 p.
- [1] 1960 Tomás de Aquino. *Tratado del Verbo Encarnado*. **Ayala, F. J.**; Cuervo, M., eds. Traducción al español y comentarios. Edición bilingüe de *Summa Theologiae*. Vol. XIV. Madrid: BAC. xx + 963 p.

---

## LISTA PARCIAL DE PUBLICACIONES

### Francisco J. Ayala

1151. **Ayala, F. J.** 2015. «Science, evolution and natural selection: in praise of Darwin at the Stazione Zoologica Anton Dohrn of Naples». *History and Philosophy of the Life Sciences* 36 (3): 444-55. DOI 10.1007/s40656-014-0031-0.
1141. — 2014. «What light does biology shed on the social sciences and the humanities?». En: Höslé, V., ed., *Forms of truth and the unity of knowledge*. Notre Dame, IN: University of Notre Dame Press. P. 140-58.
1137. Liao, J.-Y., Guo, Y.-H.; Zheng, L.-L.; Li, Y.; Xu, W.-L.; Zhang, Y.-C.; Zhou, H.; Lun, Z.-R.; **Ayala, F. J.**; Qu L.-H. 2014. «Both endo-siRNAs and tRNA-derived small RNAs are involved in the differentiation of primitive eukaryote *Giardia lamblia*». *PNAS* 111 (39): 14.159-64.
1123. Balakirev, E. S.; Chechetkin, V. R.; Lobzin, V. V.; **Ayala, F. J.** 2014. «Computational methods of identification of pseudogenes based on functionality. Entropy and GC content». In: Polisneo, L., ed., *Pseudogenes. Functions and protocols, methods in molecular biology*. Vol. 1167. Nueva York: Springer Science+Business Media. P. 41-62. DOI 10.1007/978-1-4939-0835-6-4.
1122. Machin, A.; Telleria, J.; Brizard, J.-P.; Demettré, E.; Séveno, M.; **Ayala, F. J.**; Tibayrenc, M. 2014. «*Trypanosoma cruzi*: gene expression surveyed by proteomic analysis reveals interaction between different genotypes in mixed in vitro cultures». *PLoS ONE* 9 (4): e95442. DOI 10.1371/journal.pone.0095442.
1120. Tibayrenc, M.; **Ayala, F. J.** 2014. «*Cryptosporidium*, *Giardia*, *Cryptococcus*, *Pneumocystis* genetic variabi-

- 
- lity: cryptic biological species or clonal near-clades?». *PLOS Pathogens* 10 (4): e1003908. DOI 10.1371/journal.ppat.1003908.
1117. — 2014. «New insights into clonality and *Panmixia* in *Plasmodium* and *Toxoplasma*». En: Rollinson, D., ed., *Advances in parasitology*. Vol. 84 (Elsevier Ltd.). P. 253-68.
1106. Balakirev, E. S.; Romanov, N. S.; Mikheev, P. B.; **Ayala, F. J.** 2013. «Mitochondrial DNA Variation and Introgression in Siberian Taimen *Hucho taimen*». *PLOS ONE* 8 (8): e71147.
1103. Tibayrenc, M.; **Ayala, F. J.** 2013. «How clonal are *Trypanosoma* and *Leishmania*?». *Trends in Parasitology* 29: 264-9.
1101. Prugnolle, F.; Rougeron, V.; Becquart, P.; Berry, A.; Makanga, B.; Rahola, N.; Arnathau, C.; Ngoubangoye, B.; Menard, S.; Willaume, E.; **Ayala, F. J.**; Fontenille, D.; Ollomo, B.; Durand, P.; Paupy, C.; Renaud, F. 2013. «Diversity, host switching and evolution of *Plasmodium vivax* infecting African great apes». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 110: 8.123-8.
1095. **Ayala, F. J.** 2012. «Evolution and design: teleological explanations in biology». *Revista Portuguesa de Filosofia* 68 (1-2): 33-50.
1093. Prugnolle, F.; **Ayala, F. J.**; Ollomo, B.; Arnathau, C.; Durand, P.; Renaud, F. 2011. «*Plasmodium falciparum* is not as lonely as previously considered». *Virulence* 2 (1): 71-76.
1081. Escalante, A. A.; **Ayala, F. J.** 2012. «Malaria: host range, diversity, and speciation». En: L. D. Sibley, B. J. Howlett y J. Heitman, eds., *Evolution of virulence in eukaryotic microbes*. Hoboken, NJ: John Wiley & Sons. P. 93-110.



- 
1080. Tibayrenc, M.; **Ayala, F. J.** 2012. «Reproductive clonality of pathogens: A perspective on pathogenic viruses, bacteria, fungi, and parasitic protozoa». *PNAS* 109 (48): E3305-E3313. Author Summary, *PNAS* 109 (48): 19523-19524, *PNAS* 10.1073/pnas.1212452109.
1079. Balakirev, E. S.; Krupnova, T. N.; **Ayala, F. J.** 2012. «DNA variation in the phenotypically-diverse brown alga *Saccharina japonica*». *BMC Plant Biology* 12: 108. DOI 10.1186/1471-2229-12-108.
1077. **Ayala, F. J.** 2012. «Darwin and intelligent design». En: Stump, J. B. y A. G. Padgett, eds., *The Blackwell Companion to Science and Christianity*. Malden, MA: Wiley-Blackwell. P. 283-94.
1072. Zhi Li, Z.; Zhao, Z.-J.; Zhu, X.-Q.; Ren, Q.-S.; Nie, F.-F.; Gao, J.-M.; Gao, X.-J.; Yang, T.-B.; Zhou, W.-L.; Shen, J.-L.; Wang, Y.; Lu, F.-L.; Chen, X.-G.; Hide, G.; **Ayala, F. J.**; Lun, Z.-R. 2012. «Differences in iNOS and arginase expression and activity in the macrophages of rats are responsible for the resistance against *T. gondii* infection». *PLoS ONE* 7: e35834.
1071. **Ayala, F. J.** 2012. «The design of organisms. From Paley to Darwin». En: K. R. Monroe, ed., *Science, ethics, and politics. Conversations and investigations*. Boulder y Londres: Paradigm. P. 14-36.
1068. Kořený, L.; Sobotka, R.; Kovářová, J.; Gnipová, A.; Flegontov, P.; Horváth, A.; Oborník, M.; **Ayala, F. J.**; Lukeš, J. 2012. «The aerobic kinetoplastid flagellate *Phytomonas* does not require heme for viability». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 109: 3.808-13.
1064. Wen, Y.-Z.; Zheng, L.-L.; Qu, L.-H.; **Ayala, F. J.**; Lun, Z.-R. 2012. «Pseudogenes are not pseudo any more». *RNA Biology* 9: 1-6.

- 
1059. **Ayala, F. J.** 2011. «Philosophical issues in biology: reduction and emergence; adaptation and teleology; contingency and determinism. An Introduction». En: B. Brożek, J. Mączka y W. P. Grygiel, eds. *Philosophy in science. Methods and applications*. Cracovia: Copernicus Center Press. P. 137-61.
1056. Prugnolle, F.; Durand, P.; Ollomo, B.; **Ayala, F. J.**; Renaud, F. 2011. «Reply to Sharp *et al.*: Host species sampling bias and *P. falciparum* origin paradigm shifts». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 108: E873.
1054. Koffi, M.; De Meeüs, T.; Bucheton, B.; Solano, P.; Camara, M.; Kaba, D.; Cuny, G.; **Ayala, F. J.**; Jamonneau, V. 2011. «Population genetics of *Trypanosoma brucei gambiense*: A clone in the dark». *Proceedings 30th Biennial Conference of the International Scientific Council for Trypanosomiasis Research and Control (ISCTRC). Kampala, Uganda, 2009*. Vol. **125**. Nairobi: AU-IBAR. P. 137-58.
1052. Tarrío, R.; **Ayala, F. J.**; Rodríguez-Trelles, F. 2011. «The Vein Patterning 1 (VEP1) Gene Family Laterally Spread through an Ecological Network». *PLoS ONE* 6 (7): e22279. DOI 10.1371/journal.pone.0022279.
1051. Balakirev, E. S.; Anisimova, M.; **Ayala, F. J.** 2011. «Complex interplay of evolutionary forces in the ladybird homeobox genes of *Drosophila melanogaster*». *PLoS ONE* 6 (7): e22613. DOI:10.1371/journal.pone.0022613.
1049. Prugnolle, F.; Ollomo, B.; Durand, P.; Yalcindag, E.; Arnathau, C.; Elguero, E.; Berry, A.; Pourrut, X.; Gonzalez, J.-P.; Nkoghe, D.; Akiana, J.; Verrier, D.; Leroy, E.; **Ayala, F. J.**; Renaud, F. 2011. «African monkeys are infected by *Plasmodium falciparum* non-human primate-specific strains». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 108: 11.948-11.953.

- 
1043. Wen, Y.-Z.; Zheng, L.-L.; Liao, J.-Y.; Wang, M.-H.; Wei, Y.; Guo, X.-M.; Qu, L.-H.; **Ayala, F. J.**; Lun, Z.-R. 2011. «Pseudogene-derived small interference RNAs regulate gene expression in African *Trypanosoma brucei*». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 108: 8.345-8.350.
1042. **Ayala, F. J.** 2011. «Darwin's revolution». En: G. Auletta, M. Leclerc y R. A. Martínez, eds. *Biological evolution: facts and theories. A critical appraisal 150 years after The origin of species*. Roma: Gregorian & Biblical Press. P. 25-47.
1038. Tazi, L.; **Ayala, F. J.** 2011. «Unresolved direction of host transfer of *Plasmodium vivax* v. *P. simium* and *P. malariae* v. *P. brasilianum*». *Infection, Genetics and Evolution* 11: 209-21.
1037. **Ayala, F. J.** 2011. «Elixir of life: *In vino veritas*». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 108: 3.457-8.
1032. Lun, Z.-R.; Lai, D.-H.; Li, F.-J.; Lukeš, J.; **Ayala, F. J.** 2010. «*Trypanosoma brucei*: two steps to spread out from Africa». *Trends in Parasitology* 26: 424-7.
1030. Avise, J. C.; **Ayala, F. J.** 2010. *In the light of evolution*. Vol. iv. *The human condition*. Washington, DC: National Academies Press. xvi + 411 p.
1029. Telleria, J.; Biron, D. G.; Brizard, J.-P.; Demetree, E.; Séveno, M.; Barnabé, C.; **Ayala, F. J.**; Tibayrenc, M. 2010. «Phylogenetic character mapping of proteomic diversity shows high correlation with subspecific phylogenetic diversity in *Trypanosoma cruzi*». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 107: 20.411-6.
1028. Tibayrenc, M.; **Ayala, F. J.** 2010. «The right meaning of "clonality" and its epidemiological implications». *PLoS Pathogens*. Publicado en línea el 14 de octubre de 2010.

---

<<http://www.plospathogens.org/annotation/listThread.action?inReplyTo=info%3Adoi%2F10.1371%2Fannotation%2F3ac51a5-2091-43c6-8545-fb3c57e8dcbb&root=info%3Adoi%2F10.1371%2Fannotation%2F3ac51a5-2091-43c6-8545-fb3c57e8dcbb>>

1024. Duval, L.; Fourment, M.; Nerrienet, E.; Rousset, D.; Sadeuh Mba, S. A.; Goodman, S. M.; Andriaholinirina, N. V.; Randraharivelosia, M.; Paul, R. E.; Robert, V.; **Ayala, F. J.**; Arie, F. 2010. «African apes as reservoirs of *Plasmodium falciparum* and the origin and diversification of the *Laverania* subgenus». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 107: 10.561-6.
1023. **Ayala, F. J.** 2010. «Darwin's explanation of design: From natural theology to natural selection». *Infection, Genetics and Evolution* 10: 840-3.
1020. — 2010. «Darwin and intelligent design». En: Stewart, M. Y., ed., *Science and religion in dialogue*. Vol. 2. Malden, MA: Wiley-Blackwell. P. 751-66.
1017. — 2010. «The difference of being human: Morality». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 107, suppl. 2: 9.015-22.
1012. Nam, D. H.; Oh, J. S.; Nam, M. H.; Park, H. C.; Lim, C. S.; Lee, W. J.; Sattabongkot, J.; Klein, T. A.; **Ayala, F. J.** 2010. «Short report: Emergence of new alleles of the MSP-3a gene in *Plasmodium vivax* isolated from Korea». *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, 82: 522–4.
1008. Prugnolle, F.; Durand, P.; Neel, C.; Ollomo, B.; **Ayala, F. J.**; Arnathau, C.; Etienne, L.; Mpoudi-Ngole, E.; Nkoghe, D.; Leroy, E.; Delaporte, E.; Peeters, M.; Renaud, F. 2010. «African great apes are natural hosts of multiple related malaria species, including *Plasmodium falciparum*». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 107: 1.458-63.
1007. — 2010. «There is no place for intelligent design in the philosophy of biology: Intelligent design is not science». En:

- 
- Ayala, F. J.;** Arp, R., eds. *Contemporary debates in philosophy of biology*. Malden, MA: Wiley-Blackwell. P. 364-90.
1006. — 2010. «What the biological sciences can and cannot contribute to ethics». En: **Ayala, F. J.;** Arp, R. eds. *Contemporary debates in philosophy of biology*. Malden, MA: Wiley-Blackwell. P. 316-36.
1004. — 2010. «Evolution in the 21<sup>st</sup> Century». En: Kleinman, D. L.; Delborne, J. A.; Cloud-Hansen, K. A.; Handelsman, J., eds. *Controversies in Science & Technology*. Vol. 3. New Rochelle, NY: Mary Ann Liebert, Inc. P. 79-90.
1002. — 2009. «Human nature: one evolutionist's view». En: Pennock, R. T.; Ruse, M., eds. *But is it science? The philosophical question in the creation/evolution controversy*. Amherst, NY: Prometheus Books. P. 136-57.
994. — 2009. «Evolution beyond biology: comments and responses». *Theology and Science* 7: 379-90.
993. — 2009. «Evolution by natural selection: Darwin's gift to science and religion». *Theology and Science* 7: 323-35.
991. Rich, S. M.; Leendertz, F. H.; Xu, G.; LeBreton, M.; Djoko, C. F.; Aminake, M. N.; Takang, E. E. J.; Diffo, L. D.; Pike, B. L.; Rosenthal, B. M.; Formenty, P.; Boesch, C.; **Ayala, F. J.;** Wolf, N. D. 2009. «The origin of malignant malaria». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106: 14.902-7.
985. Rougeron, V.; De Meeûs, T.; Hide, M.; Waleckx, E.; Bermúdez, Arevalo, H. J.; Llanos-Cuentas, A.; Dujardin, J.-C.; De Doncker, S.; Le Ray, D.; **Ayala F. J.;** Bañuls, A.-L. 2009. «Extreme inbreeding in *Leishmania braziliensis*». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106: 10.224-9.
984. **Ayala, F. J.** 2009. «Darwin and the scientific method». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106, suppl. 1: 10.033-9.

- 
979. Di Fiore, A.; Disotell, T.; Gagneux, P.; **Ayala, F. J.** 2009. «Primate malarias: evolution, adaptation, and species jumping». En: Huffman, M. A.; Chapman, C. A., eds. *Primate parasite ecology. The dynamics and study of host-parasite relationships*. Cambridge: Cambridge University Press. P. 141-82.
978. **Ayala, F. J.** 2009. «Molecular evolution vis-à-vis paleontology». En: Sepkoski, D.; Ruse, M., eds. *The paleobiological revolution. Essays on the growth of modern paleontology*. Chicago: University of Chicago Press. P. 176-98.
977. — 2009. «Charles Darwin: friend or foe?». *Word & World* 29: 19-29.
974. Haag, K. L.; Gottstein, B.; **Ayala, F. J.** 2009. «The EG95 Antigen of *Echinococcus spp.* contains positively selected amino acids, which may influence host specificity and vaccine efficacy. *PLoS ONE* 4 (4): e5362. DOI: 10.1371/journal.pone.0005362.
971. Cela-Conde, C. J.; **Ayala, F. J.**; Munar, E.; Maestú, F.; Nadal, M.; Capó, M. A.; Del Río, D.; López-Ibor, J. J.; Ortiz, T.; Mirasso, C.; Marty, G. 2009. «Sex-related similarities and differences in the neural correlates of beauty». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106: 3.847-52.
968. **Ayala, F. J.** 2009. «Causality and design: Teleological explanations in the living world». En: González, J. L., ed. *Philosophical essays in physics and biology*. Hildesheim: Georg Olms. P. 15-42.
963. Koffia, M.; De Meeüs, T.; Bucheton, P.; Solano, B.; Cámara, M.; Kaba, D.; Cuny, G.; **Ayala, F. J.**; Jamonneau, V. 2009. «Population genetics of *Trypanosoma brucei gambiense*, the agent of sleeping sickness in Western Africa». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106: 209-14.

- 
960. Cachón, V.; Barahona, A.; **Ayala, F. J.** 2008. «The rhetorical construction of Eldredge and Gould's Article on the theory of punctuated equilibria in 1972». *Hist. Phil. Life Sci.* 30: 317-38.
951. Balakirev, E. S.; Pavlyuchkov, V. A.; **Ayala, F. J.** 2008. «DNA variation and endosymbiotic associations in phenotypically-diverse sea urchin *Strongylocentrotus intermedius*». *Natl. Acad. Sci. USA* 105: 16.218-23.
950. Long, S.; Jirků, M.; **Ayala, F. J.**; Lukeš, J. 2008. «Mitochondrial localization of human frataxin is necessary but processing is not for rescuing frataxin deficiency in *Trypanosoma brucei*». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 105: 13.468-73.
949. **Ayala, F. J.** 2008. «Malaria's history: a phylogenetic investigation». En: *Accademia Nazionale Dei Lincei. Giornata Lincea in Ricordo di Giorgio Cavallo*. Roma: Bardi. P. 41-62.
948. Lai, D.-H.; Hashimi, H.; Lun, Z.-R.; **Ayala, F. J.**; Lukes, J. 2008. «Adaptations of *Trypanosoma brucei* to gradual loss of kinetoplast DNA: *Trypanosoma equiperdum* and *Trypanosoma evansi* are petite mutants of *T. brucei*». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 105: 1.999-2004.
944. Rich, S. M.; Ferreira, M. U.; **Ayala, F. J.** 2000. «The origin of antigenic diversity in *Plasmodium falciparum*». *Parasitology Today* 16: 390-6.
942. Haag, K. L.; Gottstein, B.; **Ayala, F. J.** 2008. «Taeniid history, natural selection and antigenic diversity: evolutionary theory meets helminthology». *Trends in Parasitology* 24: 96-102.
941. Tarrío, R.; **Ayala, F. J.**; Rodríguez-Trelles, F. 2008. «Alternative splicing: A missing piece in the puzzle of intron gain». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 105: 7.223-8.

- 
940. **Ayala, F. J.** 2008. «Darwin's gift to science and religion: commentaries and responses». *Theology and Science* 6: 179-96.
938. — 2008. «Punctuated equilibrium and species selection». En: Cobb, J. B. Jr., ed. *Back to Darwin. A richer account of evolution*. Grand Rapids, MI y Cambridge: William B. Erdmans Publishing Company. P. 185-92.
937. — 2008. «Egg-to-adult, brain-to-mind, and ape-to-human transformations». En: Cobb, J. B. Jr., ed. *Back to Darwin. A richer account of evolution*. Grand Rapids, MI y Cambridge: William B. Erdmans Publishing Company. P. 88-98.
936. — 2008. «Reduction, emergence, naturalism, dualism, teleology: A précis». En: Cobb, J. B. Jr., ed. *Back to Darwin. A richer account of evolution*. Grand Rapids, MI y Cambridge: William B. Erdmans Publishing Company. P. 76-87.
935. — 2008. «From Paley to Darwin: Design to natural selection». En: Cobb, J. B. Jr., ed. *Back to Darwin. A richer account of evolution*. Grand Rapids, MI y Cambridge: William B. Erdmans Publishing Company. P. 50-75.
921. — 2007. «Human evolution. The three grand challenges of human biology». En: Hull, D. L.; Ruse, M., eds. *The Cambridge companion to the philosophy of biology*. Nueva York: Cambridge University Press. P. 233-54.
920. — 2007. «The evolution of life: an overview». En: Cunningham, M. K., ed. *God and evolution. A reader*. Londres y Nueva York: Routledge. P. 58-67.
918. Tatarenkov, A.; **Ayala, F. J.** 2007. «Nucleotide variation at the dopa decarboxylase (*Ddc*) gene in natural populations of *Drosophila melanogaster*». *Journal of Genetics* 86: 125-37.



- 
916. **Ayala, F. J.** 2007. «Evolutionary history of the malaria parasites». En: Tibaryenc, M., ed. *Encyclopedia of infectious diseases. Modern methodologies*. Hoboken, NJ: John Wiley & Sons, Inc. P. 175-87.
914. **Ayala, F. J.**; Ángel Capó, M.; Cela-Conde, C. J.; Nadal, M. 2007. «Genetics and the human lineage». En: Fagot-Largeault, A.; Rahman, S.; Torres, J. M., eds. *The influence of genetics on contemporary thinking*. Dordrecht: Springer. P. 3-23.
911. Lukes, J.; Mauricio, I. L.; Schönian, J.; Dujardin, G.-C.; Soteriadou, K.; Dedet, J.-P.; Kuhls, K.; Quispe Tintaya, K. W.; Jirku, M.; Chocholová, E.; Haralambous, C.; Pratlong, F.; Oborník, M.; Horák, A.; **Ayala, F. J.**; Miles, M. A. 2007. «Evolutionary and geographical history of the *Leishmania donovani* complex with a revision of current taxonomy». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104: 9.375-80.
910. Graichen, D.A.S.; Gottstein, B.; Matsumoto, J.; Müller, N.; Zanotto, P.M.A.; **Ayala, F.J.**; Haag, K. L. 2007. «Expression and diversity of *Echinococcus multilocularis* AgB genes in secondarily infected mice: evaluating the influence of T-cell immune selection on antigenic variation». *Gene* 392: 98-105.
909. **Ayala, F. J.** 2007. «Darwin's greatest discovery: Design without designer». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104: 8.567-73.
907. Annan, Z.; Durand, P.; **Ayala, F. J.**; Arnathau, C.; Awno-Ambene, P.; Simard, F.; Razakandrainibe, F. G.; Koella, J. C.; Fontenille, D.; Renaud, F. 2007. «Population genetic structure of *Plasmodium falciparum* in the two main African vectors, *Anopheles gambiae* and *Anopheles funestus*». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104: 7.987-92.
899. Rodríguez-Trelles, F.; Tarrío, R.; **Ayala, F.J.** 2006. «Origins and evolution of spliceosomal introns». *Annu. Rev. Genet.* 40: 47-76.

- 
898. Balakirev, E. S.; Anisimova, M.; **Ayala, F. J.** 2006. «Positive and negative selection in the b-Esterase gene cluster of the *Drosophila melanogaster* subgroup». *J. Mol. Evol.* 62: 496-510.
897. Haag, K. L.; Zanutto, P. M. A.; Alves-Junior, L.; Gasser, R. B.; Zaha, A.; **Ayala, F. J.** 2006. «Searching for antigen B genes and their adaptive sites in distinct strains and species of the helminth *Echinococcus*». *Infection, Genetics and Evolution* 6: 251-61.
895. **Ayala, F. J.** 2006. «Biological evolution and human nature». En: Jeeves, M., ed. *Human Nature*. Edimburgo: The Royal Society of Edinburgh. P. 46-64.
894. — 2006. «Biology to ethics. An evolutionist's view of human nature». En: Boniolo, G.; De Anna, G., eds. *Evolutionary Ethics and Contemporary Biology*. Cambridge: Cambridge University Press. P. 141-58.
893. Rodríguez-Trelles, F.; Tarrío, R.; **Ayala, F. J.** 2006. «Models of spliceosomal intron proliferation in the face of widespread ectopic expression». *Gene* 366: 201-8.
887. Nébavi, F.; **Ayala, F. J.**; Renaud, F.; Bertout, S.; Eholié, S.; Moussa, K.; Mallié, M.; De Meeüs, T. 2006. «Clonal population structure and genetic diversity of *Candida albicans* in AIDS patients from Abidjan (Côte d'Ivoire)». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 103: 3.663-8.
884. Rich, S. M.; **Ayala, F. J.** 2006. «Evolutionary origins of human malaria parasites». En: Dronamraju, K. R.; Arese, P., eds. *Malaria: genetic and evolutionary aspects*. Nueva York: Springer. P. 125-46.
880. Razakandrainibe, F. G.; Durand, J. P.; Koella, C.; De Meeüs, T.; Rousset, F.; **Ayala, F. J.**; Renaud, F. 2005. «Clonal population structure of the malaria agent *Plas-*

- 
- modium falciparum* in high-infection regions». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102: 17.388-93.  
Comentario en este número: «Regional clonal population structure of malaria agent». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102: 17.254.
875. Lim, C. S.; Tazi, L.; **Ayala, F. J.** 2005. «*Plasmodium vivax*: Recent world expansion and genetic identity to *Plasmodium simium*». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102: 15.523-8.
870. Balakirev, E. S.; Chechetkin, V. R.; Lobzin, V. V.; **Ayala, F. J.** 2005. «Entropy and GC Content in the  $\beta$ -esterase Gene Cluster of the *Drosophila melanogaster* Subgroup». *Mol. Biol. Evol.* 22: 2.063-72.
- 869a. **Ayala, F. J.** 2005. «The evolution of organisms: A synopsis». En: Wuketits, F. M.; **Ayala, F. J.**, eds. *Handbook of evolution*. Weinheim: Wiley-VCH. P. 1-26. Publicado en línea: 20 de marzo de 2008, <<http://www3.interscience.wiley.com/cgi-bin/bookhome/117943981?CRETRY=1&SRETRY=0>>
867. Rodríguez-Trelles, F.; Tarrío, R.; **Ayala, F. J.** 2005. «Is ectopic expression caused by deregulatory mutations or due to gene-regulation leaks with evolutionary potential?» *BioEssays* 27: 592-601.
864. **Ayala, F. J.**; Coluzzi, M. 2005. «Chromosome speciation: Humans, *Drosophila*, and mosquitoes». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102: 6.535-42.
848. Haag, K. L.; Alves-Junior, L.; Zaha, A.; **Ayala, F. J.** 2004. «Contingent, non-neutral evolution in a multicellular parasite: natural selection and gene conversion in the *Echinococcus granulosus* antigen B gene family». *Gene* 333: 157-67.
842. **Ayala, F. J.** 2004. «In William Paley's shadow: Darwin's explanation of design». En: Ayala, F. J. ed., *Ernst Mayr 1904. Ludus Vitalis*. Vol. XII: 53-66.

- 
- 839a. **Ayala, F. J.** 2007. «Design without designer. Darwin's greatest discovery». En: Dembski, W.; Ruse, M., eds. *Debating design. From Darwin to DNA*. Cambridge: Cambridge University Press. P. 55-80.
834. Balakirev, E. S.; **Ayala, F. J.** 2004. «Nucleotide variation in the *tinman* and *bagpipe* homeobox genes of *Drosophila melanogaster*». *Genetics* 166: 1.845-56.
824. Sáenz-de-Miera, L. E.; **Ayala, F. J.** 2004. «Complex evolution of orthologous and paralogous decarboxylase genes». *J. Evol. Biol.* 17: 55-66.
817. Balakirev, E. S.; **Ayala, F. J.** 2003. «Nucleotide variation of the *Est-6* gene region in natural populations of *Drosophila melanogaster*». *Genetics* 165: 1.901-14.
816. Rodríguez-Trelles, F.; Tarrío, R.; **Ayala, F. J.** 2003. «Evolution of cis-regulatory regions versus codifying regions». *Int. J. Dev. Biol.* 47: 665-73.
814. Sáez, A. G.; Tatarenkov, A.; Barrio, E.; Becerra, N. H.; **Ayala, F. J.** 2003. «Patterns of DNA sequence polymorphism at *Sod* vicinities in *Drosophila melanogaster*: Unraveling the footprint of a recent selective sweep». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100: 1.793-8.
813. Rodríguez-Trelles, F.; Tarrío, R.; **Ayala, F. J.** 2003. «Convergent neofunctionalization by positive Darwinian selection after ancient recurrent duplications of the *xanthine dehydrogenase* gene». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100: 13.413-7.
807. Balakirev, E. S.; **Ayala, F. J.** 2003. «Molecular population genetics of the b-*Esterase* gene cluster of *Drosophila melanogaster*». *Journal of Genetics* 82: 115-31.
806. Balakirev, E. S.; Chechetkin, V. R.; Lobzin, V. V.; **Ayala, F. J.** 2003. «DNA polymorphism in the b-*esterase* gene cluster of *Drosophila melanogaster*». *Genetics* 164: 533-44.

- 
805. Balakirev, E. S.; **Ayala, F. J.** 2003. «Pseudogenes: are they “junk” or functional DNA?». *Annu. Rev. Genet.* 37: 123-51.
804. Benton, M. J.; **Ayala, F. J.** 2003. «Dating the tree of life». *Science* 300: 1.698-700.
802. Tarrio, R.; Rodríguez-Trelles, F.; **Ayala, F. J.** 2003. «A new *Drosophila* spliceosomal intron position is common in plants». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100: 6.580-3.
792. **Ayala, F. J.**; Balakirev, E. S.; Sáez, A. G. 2002. «Genetic polymorphism at two linked loci, *Sod* and *Est-6*, in *Drosophila melanogaster*». *Gene* 300: 19-29.
791. DeFilippis, V. R.; **Ayala, F. J.**; Villarreal, L. P. 2002. «Evidence of diversifying selection in human papillomavirus type 16 E6 But Not E7 oncogenes». *J. Mol. Evol.* 55: 491-9.
786. Zurovcová, M. and **F.J. Ayala.** 2002. Polymorphism Patterns in Two Tightly Linked Developmental Genes, *Idgf1* and *Idgf3*, of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 162:177-188.
781. Rodríguez-Trelles, F.; Tarrio, R.; **Ayala, F. J.** 2002. «A methodological bias toward overestimation of molecular evolutionary time scales». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99: 8.112-5.
775. Machado, C. A.; **Ayala, F. J.** 2002. «Sequence variation in the dihydrofolate reductase-thymidylate synthase (*DH-FR-TS*) and trypanothione reductase (*TR*) genes of *Trypanosoma cruzi*». *Molecular & Biochemical Parasitology* 121: 33-47.
774. Balakirev, E. S.; Balakirev, E. I.; **Ayala, F. J.** 2002. «Molecular evolution of the *Est-6* gene in *Drosophila melanogaster*: contrasting patterns of DNA variability in adjacent functional regions». *GENE* 288: 167-77.

- 
764. Tatarenkov, A.; **Ayala, F. J.** 2001. «Phylogenetic relationships among species groups of the *virilis-repleta* radiation of *Drosophila*». *Molecular Phylogenetics and Evolution* 21: 327-31.
761. Rodríguez-Trelles, F.; Tarrío, R.; **Ayala, F. J.** 2001. «Xanthine dehydrogenase (XDH): Episodic evolution of a “neutral” protein». *J. Mol. Evol.* 53: 485-95.
759. — 2001. «Erratic overdispersion of three molecular clocks: GPDH, SOD, and XDH». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98: 11.405-10.
755. Tatarenkov, A.; Zurovcova, M.; **Ayala, F. J.** 2001. «*Ddc* and *amd* sequences resolve phylogenetic relationships of *Drosophila*». *Molecular Phylogenetics and Evolution* 20: 321-5.
754. Tarrío, R.; Rodríguez-Trelles, F.; **Ayala, F. J.** 2001. «Shared nucleotide composition biases among species and their impact on phylogenetic reconstructions of the *Drosophilidae*». *Mol. Biol. Evol.* 18: 1.464-73.
753. Machado, C. A.; **Ayala, F. J.** 2001. «Nucleotide sequences provide evidence of genetic exchange among distantly related lineages of *Trypanosoma cruzi*». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98: 7.396-401.
740. Rodríguez-Trelles, F.; Tarrío, R.; **Ayala, F. J.** 2000. «Evidence for a high ancestral GC content in *Drosophila*». *Mol. Biol. Evol.* 17: 1.710-7.
738. **Ayala, F. J.**; Rich, S. M. 2000. «Genetic variation and the recent worldwide expansion of *Plasmodium falciparum*». *GENE* 261: 161-70.
727. Tarrío, R.; Rodríguez-Trelles, F.; **Ayala, F. J.** 2000. «Tree rooting with outgroups when they differ in their nucleoti-

- 
- de composition from the ingroup: The *Drosophila saltans* and *willistoni* groups, a case study». *Molecular Phylogenetics and Evolution* 16: 344-9.
719. Rich, S. M.; **Ayala, F. J.** 2000. «Population structure and recent evolution of *Plasmodium falciparum*». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97: 6.994-7.001.
717. Rodríguez-Trelles, F.; Tarrío, R.; **Ayala, F. J.** 2000. «Disparate evolution of paralogous introns in the *Xdh* gene of *Drosophila*». *J. Mol. Evol.* 50: 123-30.
716. Rodríguez-Trelles, F.; Tarrío, R.; **Ayala, F. J.** 2000. «Fluctuating mutation bias and the evolution of base composition in *Drosophila*». *J. Mol. Evol.* 50: 1-10.
709. Tibayrenc, M.; **Ayala, F. J.** 1999. «Evolutionary genetics of *Trypanosoma* and *Leishmania*». *Microbes and Infection* 1: 465-72.
703. Kwiatowski, J.; **Ayala, F. J.** 1999. «Phylogeny of *Drosophila* and related genera: Conflict between molecular and anatomical analyses». *Molecular Phylogenetics and Evolution* 13: 319-28.
702. Balakirev, E. S.; Balakirev, E. I.; Rodríguez-Trelles, F.; **Ayala, F. J.** 1999. «Molecular evolution of two linked genes, *Est-6* and *Sod*, in *Drosophila melanogaster*». *Genetics* 153: 1.357-69.
700. Rodríguez-Trelles, F.; Tarrío, R.; **Ayala, F. J.** 1999. «Molecular evolution and phylogeny of the *Drosophila saltans* species group inferred from the *Xdh* gene». *Molecular Phylogenetics and Evolution* 13: 110-21.
699. — 1999. «Switch in codon bias and increased rates of amino acid substitution in the *Drosophila saltans* species group». *Genetics* 153: 339-50.

- 
693. Tatarenkov, A.; Sáez, A. G.; **Ayala, F. J.** 1999. «A compact gene cluster in *Drosophila*: the unrelated *Cs* gene is compressed between duplicated *amd* and *Ddc*». *Gene* 231: 111-20.
692. Tatarenkov, A.; Kwiatowski, J.; Skarecky, D.; Barrio, E.; **Ayala, F. J.** 1999. «On the evolution of *Dopa decarboxylase (Ddc)* and *Drosophila* systematics». *J. Mol. Evol.* 48: 445-62.
676. Russell, R. J.; Stoeger, W. R.; **Ayala, F. J.**, eds. 1998. *Evolutionary and molecular biology: scientific perspectives on divine action*. Ciudad del Vaticano y Berkeley: Vatican Observatory – Center for Theology and the Natural Sciences. 592 p.
667. Rich, S. M.; **Ayala F. J.** 1998. «The recent origin of allelic variation in antigenic determinants of *Plasmodium falciparum*». *Genetics* 150: 515-7.
664. Escalante, A. A.; Lal, A. A.; **Ayala, F. J.** 1998. «Genetic polymorphism and natural selection in the malaria parasite *Plasmodium falciparum*». *Genetics* 149: 189-202.
660. Rich, S. M.; Licht, M. C.; Hudson, R. R.; **Ayala, F. J.** 1998. «Malaria's Eve: Evidence of a recent population bottleneck throughout the world populations of *Plasmodium falciparum*». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95: 4.425-30.
655. Rzhetsky, A.; **F.J. Ayala.** 1998. «Origin of the metazoan phyla: Molecular clocks confirm paleontological estimates». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95: 606-11.
654. Pascual, M.; Serra, L.; **Ayala, F. J.** 1998. «Interspecific laboratory competition of the recently sympatric species *Drosophila subobscura* and *Drosophila pseudoobscura*». *Evolution* 52: 269-74.



- 
651. Tarrío, R.; Rodríguez-Trelles, F.; **Ayala, F. J.** 1998. «New *Drosophila* introns originate by duplication». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95: 1.658-62.
646. Rich, S. M.; Hudson, R. R.; **Ayala, F. J.** 1997. «*Plasmodium falciparum* antigenic diversity: Evidence of clonal population structure». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94: 13.040-5.
644. **Ayala, F. J.** 1997. «Vagaries of the molecular clock». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94: 7.776-83.
643. Hudson, R. R.; Sáez, A. G.; **Ayala, F. J.** 1997. «DNA variation at the *Sod* locus of *Drosophila melanogaster*: An unfolding story of natural selection». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94: 7.725-9.
638. Barrio, E.; **Ayala F. J.** 1997. «Evolution of the *Drosophila obscura* species group inferred from the *Gpdh* and *Sod* genes». *Molecular Phylogenetics and Evolution* 7: 79-93.
636. Kwiatowski, J.; Krawczyk, M.; Jaworski, M.; Skarecky, D.; **Ayala, F. J.** 1997. «Erratic evolution of glycerol-3-phosphate dehydrogenase in *Drosophila*, *Chymomyza*, and *Ceratitis*». *J. Mol. Evol.* 44: 9-22.
631. Balakirev, E. S.; **Ayala, F. J.** 1996. «Is esterase-P encoded by a cryptic pseudogene in *Drosophila melanogaster*?». *Genetics* 144: 1.511-8.
630. **Ayala, F.J.** 1996. «HLA sequence polymorphism and the origin of humans». *Science* 274: 1.554.
624. **Ayala, F. J.**; Barrio, E.; Kwiatowski, J. 1996. «Molecular clock or erratic evolution? A tale of two genes». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 93: 11.729-34.
619. Wang, D.; Marsh, J. L.; **Ayala, F. J.** 1996. «Evolutionary changes in the expression pattern of a developmentally

- 
- essential gene in three *Drosophila* species». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 93: 7.103-7.
616. **Ayala, F. J.** 1996. «Gene lineages and human evolution». *Science* 272: 1.363-4.
612. **Ayala, F. J.;** Escalante, A. A. 1996. «The evolution of human populations: A molecular perspective». *Molecular Phylogenetics and Evolution* 5: 188-201.
599. Kwiatowski, J.; Krawczyk, M.; Kornacki, M.; Bailey, K.; **Ayala, F. J.** 1995. «Evidence against the exon theory of genes derived from the triose-phosphate isomerase gene». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92: 8.503-6.
595. Escalante, A. A.; Barrio, E.; **Ayala, F. J.** 1995. «Evolutionary origin of human and primate malaras: Evidence from the circumsporozoite protein gene». *Mol. Biol. Evol.* 12: 616-26.
594. Escalante, A. A.; **Ayala, F. J.** 1995. «Evolutionary origin of *Plasmodium* and other Apicomplexa based on rRNA genes». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92: 5.793-7.
576. Kwiatowski, J.; Latorre, A.; Skarecky, D.; **Ayala, F. J.** 1994. «Characterization of a Cu/Zn superoxide dismutase-encoding gene region in *Drosophila willistoni*». *Gene* 147: 295-6.
564. Fitch, W. M.; **Ayala, F. J.** 1994. «The superoxide dismutase molecular clock revisited». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91: 6.802-7.
563. **Ayala, F. J.;** Escalante, A.; O'hUigin, C.; Klein, J. 1994. «Molecular genetics of speciation and human origins». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91: 6.787-94.
554. Hudson, R. R.; Bailey, K.; Skarecky, D.; Kwiatowski, J.; Ayala, F. J. 1994. «Evidence for positive selection in the

- 
- superoxide dismutase (*Sod*) region of *Drosophila melanogaster*». *Genetics* 136: 1.329-40.
547. **Ayala, F. J.** 1993. «*Trypanosoma* and *Leishmania* have clonal population structures of epidemiological significance». *Biological Research* 26: 47-63.
542. Klein, J.; Takahata, N.; **Ayala, F. J.** 1993. «MHC polymorphism and human origins». *Scientific American* 269: 46-51.
527. Barrio, E.; Latorre, A.; Moya, A.; **Ayala, F. J.** 1992. «Phylogenetic reconstruction of the *Drosophila obscura* group, on the basis of the mitochondrial DNA». *Mol. Biol. Evol.* 9: 621-35.
518. Guo, P.; Mueller, L. D.; **Ayala, F. J.** 1991. «Evolution of behavior by density-dependent natural selection». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 88: 10.905-6.
512. Tibayrenc, M.; **Ayala, F. J.** 1991. «Towards a population genetics of microorganisms: the clonal theory of parasitic protozoa». *Parasitology Today* 7: 228-32.
500. Tibayrenc, M.; Kjellberg, F.; **Ayala, F. J.** 1990. «A clonal theory of parasitic protozoa: The population structure of *Entamoeba*, *Giardia*, *Leishmania*, *Naegleria*, *Plasmodium*, *Trichomonas*, and *Trypanosoma*. Medical and taxonomical consequences». *Proc. Nat. Acad. Sci., USA* 87: 2.414-8.
489. Chang, H.-Y.; **Ayala, F. J.** 1989. «On the origin of incipient reproductive isolation: The case of *Drosophila albomicans* and *D. nasuta*». *Evolution* 43: 1.610-24.
473. **Ayala, F. J.**; Serra, L.; Prevosti, A. 1989. «A grand experiment in evolution: The *Drosophila subobscura* colonization of the Americas. Proceedings of XVI International Genetics Congress». *Genome* 31: 246-55.

- 
459. Lenski, R. E.; Slatkin, M.; **Ayala, F. J.** 1989. «Another alternative to directed mutation». *Nature* 337: 123-4.
445. Latorre, A.; Barrio, E.; Moya, A.; **Ayala, F. J.** 1988. «Mitochondrial DNA evolution in the *Drosophila obscura* group». *Mol. Biol. Evol.* 5 (6): 717-28.
396. Latorre, A.; Moya, A.; **Ayala, F. J.** 1986. «Evolution of mitochondrial DNA in *Drosophila subobscura*». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 83: 8.649-53.
390. **Ayala, F. J.** 1986. «On the virtues and pitfalls of the molecular evolutionary clock». *J. Heredity* 77: 226-35.
377. Tibayrenc, M.; Ward, P.; Moya, A.; **Ayala, F. J.** 1986. «Natural populations of *Trypanosoma cruzi*, the agent of Chagas' disease, have a complex multiclonal structure». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 83: 115-9.
364. Mueller, L. D.; Barr, L. G.; **Ayala, F. J.** 1985. «Natural selection vs. random drift: evidence from temporal variation in allele frequencies in nature». *Genetics* 111: 517-54.
342. **Ayala, F. J.** 1984. «Molecular polymorphism: How much is there and why is there so much?». *Developmental Genetics* 4: 379-91.
328. — 1983. «Genetic polymorphism: from electrophoresis to DNA sequences». *Experientia* 39: 813-23.
308. Mueller, L. D.; **Ayala, F. J.** 1982. «Estimation and interpretation of genetic distance in empirical studies». *Genetical Research, Cambridge* 40: 127-37.
294. **Ayala, F. J.** 1982. «Genetic variation in natural populations: Problem of electrophoretically cryptic alleles». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 79: 550-4.

- 
280. Mueller, L. D.; **Ayala, F. J.** 1981. «Dynamics of single-species population growth: experimental and statistical analysis». *Theoretical Population Biology* 20: 101-17.
279. Stebbins, G. L.; **Ayala, F. J.** 1981. «Is a new evolutionary synthesis necessary?». *Science* 213: 967-71.
257. **Ayala, F. J.**; McDonald, J. F. 1980. «Continuous variation: Possible role of regulatory genes». *Genetica* 52/53: 1-15.
222. Bruce, E. J.; **F. J. Ayala.** 1978. «Humans and apes are genetically very similar». *Nature* 276: 264-5.
213. McDonald, J.F.; **Ayala, F. J.** 1978. «Genetic and biochemical basis of enzyme activity variation in natural populations. I. Alcohol dehydrogenase in *Drosophila melanogaster*». *Genetics* 89: 371-88.
177. **Ayala, F. J.** 1976. «Protein evolution in related species: Adaptive foci». *Johns Hopkins Med. J.* 138: 262-78.
163. — 1975. «Genetic differentiation during the speciation process». *Evolutionary Biology* 8: 1-78.
160. Avise, J.C.; **Ayala, F. J.** 1975. «Genetic change and rates of cladogenesis». *Genetics* 81: 757-73.
150. Gilpin, M.E.; **Ayala, F. J.** 1975. «Adaptive foci in protein evolution». *Nature* 253: 725-6.
142. **Ayala, F. J.**; Gilpin, M. E. 1974. «Gene frequency comparisons between taxa: support for the natural selection of protein polymorphisms». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 71: 4.847-9.
139. **Ayala, F. J.**; Campbell, C. A. 1974. «Frequency dependent selection». *Ann. Rev. Ecology & Systematics* 5: 115-38.

- 
136. **Ayala, F. J.**; Dobzhansky, T., eds. 1974. *Studies in the Philosophy of Biology*. Londres y Berkeley: Macmillan – University of California.
133. McDonald, J. F.; **Ayala, F. J.** 1974. «Genetic response to environmental heterogeneity». *Nature* 250: 572-4.
129. **Ayala, F. J.**; Tracey, M. L. 1974. «Genetic differentiation within and between species of the *Drosophila willistoni* group». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 71: 999-1.003.
117. **Ayala, F. J.**; Gilpin, M. E.; Ehrenfeld, J. 1973. «Competition between species: theoretical models and experimental tests». *J. Theor. Pop. Biol.* 4: 331-56.
110. Dobzhansky, T.; **Ayala, F. J.** 1973. «Temporal frequency changes of enzyme and chromosomal polymorphisms in natural populations of *Drosophila*». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 70: 680-3 (también aparece en *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 70: 2.176).
97. **Ayala, F. J.**; Powell, J. R. 1972. «Enzyme variability in the *Drosophila willistoni* group. VI. Levels of polymorphism and the physiological function of enzymes». *Biochem. Genetics* 7: 331-45.
90. **Ayala, F. J.**; Powell, J. R.; Dobzhansky, T. 1971. «Polymorphisms in continental and island populations of *Drosophila willistoni*». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 68: 2.480-3.
83. **Ayala, F. J.** 1971. «Environmental fluctuations and population size». *Nature* 231: 112-4.
78. — 1971. «A biologist's view of nature». En: Stone, G. C., ed. *A new ethic for a new earth*. Nueva York: Friendship Press. P. 24-39.
77. — 1971. «Competition between species: frequency dependence». *Science* 171: 820-4.

- 
70. — 1970. «Population fitness of geographic strains of *Drosophila serrata* as measured by interspecies competition». *Evolution* 24: 483-94.
65. — 1970. «Teleological explanations in evolutionary biology». *Philosophy of Science* 37: 1-15.
59. — 1969. «Experimental invalidation of the principle of competitive exclusion». *Nature* 224: 1.076-9.
55. — 1969. «An evolutionary dilemma: fitness of genotypes versus fitness of populations». *Canad. J. Genetics and Cytology*. 11: 439-56.
54. — 1969. «Evolution of fitness. IV. Genetic evolution of interspecific competitive ability in *Drosophila*». *Genetics* 61: 737-47.
46. — 1968. «Genotype, environment, and population numbers». *Science* 162: 1.453-9.
43. — 1968. «Biology as an autonomous science». *Amer. Scientist* 56 (3): 207-21.
20. — 1965. «Evolution of fitness in experimental populations of *Drosophila serrate*». *Science* 150: 903-5.

---

## **Acord 30/2015, de 19 de març, del Consell de Govern**

Vist l'acord de la Junta de la Facultat de Biociències de data 5 de març de 2015 pel qual se sol·licita al Consell de Govern el nomenament del doctor Francisco José Ayala, com a doctor honoris causa de la UAB.

Atès que la Normativa que regula el procediment per a l'atorgament del títol de doctor Honoris Causa aprovada pel Consell de Govern en data 26 de maig de 2004 en el seu article 5.2 estableix que el Consell de Govern podrà atorgar un nomenament cada dos anys a la Facultat de Ciències, la Facultat de Filosofia i Lletres i a la Facultat de Medicina, i un nomenament cada quatre anys a cadascun dels centres restants.

Atès que el Consell de Govern va atorgar un doctor honoris causa de la UAB a Facultat de Biociències en data 1 de febrer de 2007 i, per tant, compleix els requisits temporals exigits a la normativa abans esmentada.

Vista la conformitat del Gabinet Jurídic.

Per tot això, a la vista de les consideracions anteriors, a proposta de la Facultat de Biociències, el Consell de Govern ha adoptat els següents

### **ACORDS**

Primer.- Nomenar el doctor Francisco José Ayala, doctor honoris causa de la UAB.

Segon.- Encarregar a la secretària general i al vicerector de Relacions Institucionals i de Campus l'execució i el seguiment d'aquest acord.

Tercer.- Comunicar el present acord a la Facultat de Biociències.



