

# LA OPORTUNIDAD DE LA SELECCIÓN NATURAL EN POBLACIONES HUMANAS: LA ALPUJARRA (ESPAÑA)

Francisco Luna, Esteban Fernández-Juricic,  
y Pedro Moral\*

*Departamento Biología Animal I (Antropología), Facultad de Biología,  
Universidad Complutense de Madrid, España*

*\* Departamento Biología Animal (Antropología), Facultad de Biología,  
Universidad de Barcelona, España*

## RESUMEN

En este trabajo se estima la oportunidad de la selección natural en una población rural del Mediterráneo español, La Alpujarra. En el análisis se usó el índice de Crow, que tiene en cuenta las medidas de fecundidad y mortalidad, en una muestra compuesta por 476 familias autóctonas. El componente debido a la fertilidad diferencial ha resultado el doble del atribuido a la mortalidad. El análisis comparativo de la variación espacial del índice de Crow en poblaciones con diferencias socioculturales permite observar cambios en el modelo de acción de los factores evolutivos, desde situaciones primitivas, caracterizadas por una alta mortalidad y fertilidad, a otras nuevas, en las que los niveles de mortalidad y fecundidad son muy bajos. En una posición intermedia se encuentran otras poblaciones rurales de occidente, como la aquí estudiada, definidas por un significativo descenso secular de la mortalidad y un mantenimiento de la elevada fecundidad hasta nuestros días. PALABRAS CLAVE: fertilidad, mortalidad, selección natural, índice de Crow, Alpujarra.

## ABSTRACT

The purpose of this paper is to estimate the opportunity of natural selection in a rural population of the Mediterranean basin, La Alpujarra. The analysis was carried out, using the Crow index, which takes into account fecundity and mortality measures in a sample encompassing 476 native families. The fecundity component has been twice as large as that attributed to mortality. The comparative analysis as to how the

spatial variation of the Crow's index varies in different human populations shows the changes due to evolutionary factors from primitive societies, with high mortality and fecundity, to more recent populations, distinguished by far lower mortality and fecundity levels. Occident rural populations, as the ones studied here, can be placed in an intermediate position, depicted by a significant decline in mortality and a steady fecundity until nowadays.

## INTRODUCCIÓN

Desde la época de Darwin y Wallace han surgido muchas preguntas en cuanto al papel que la selección natural ha desempeñado en la evolución del hombre. ¿Cuál es el resultado de miles de años de selección natural en el ser humano?, ¿cómo podemos inferir la existencia de estos procesos evolutivos en nuestros días?, ¿qué función cumple la cultura dentro de la evolución por selección natural en nuestra especie? Podríamos referirnos a la selección natural como un mecanismo de reproducción diferencial de aquellos individuos mejor adaptados. Para que un individuo sea «exitoso» a nivel evolutivo, no sólo tiene que producir una cantidad apreciable de descendencia, sino que también ésta debe alcanzar la madurez sexual y se reproducirse, con el propósito de incorporar la información genética al pool génico de la población (Williams 1966, Ridley 1993). En consecuencia, la selección será genéticamente efectiva cuando los diferentes genotipos realicen contribuciones diferenciales a las generaciones futuras (Crow 1958).

Varios autores han intentado abordar los niveles en los que actúa la selección natural en el hombre. Crow (1958) establece el nivel genético (clásico nivel de funcionamiento de la selección) y el fenotípico (permitiendo a los organismos variar sus fenotipos dentro de los rangos correspondientes al medio ambiente presente); los cuales agrupa en un nivel superior de selección total. Leonovicova (1992) agrega un tercer nivel que denomina comportamental. El mismo comprende un estado avanzado en la evolución, especialmente importante cuando los organismos pueden lograr adaptaciones a menor escala temporal a través del comportamiento. Es el comportamiento el que va a comenzar a modelar (durante la evolución animal) los cambios que conducirán al desarrollo cultural, tan implícito al hablar de la evolución en los seres humanos. Este es un primer acercamiento a la cultura como mitigante de los efectos de la selec-

ción natural. En las poblaciones humanas debemos tener en cuenta el factor cultural, con su carácter flexible y acumulativo a lo largo de las generaciones (Campbell 1985).

Las fertilidades y mortalidades diferenciales toman un tono relativo en la especie humana, justamente por la presencia de la cultura (Roberts 1975, Campbell 1985). Las diferencias entre sociedades «primitivas» y «evolucionadas» sirven para analizar este punto. En pueblos «primitivos», el número de hijos se ajusta en cierta medida a la disponibilidad de recursos; así, las mortalidades juveniles son altas, al igual que la varianza en las fertilidades. Sin embargo, en los pueblos más «avanzados» estas características pueden estar más o menos modificadas en relación con los factores culturales. Las mejoras sanitarias han logrado disminuir las altas mortalidades infantiles, y los condicionantes occidentales han moderado la varianza debida a la fertilidad. De esta forma, podríamos sostener que el grado de fertilidades diferenciales favoreció en tiempos pasados la evolución humana, y el incremento reciente facilitó los rápidos ajustes a condiciones cambiantes (Crognier 1994). Al considerar las diferencias sociales dentro de una misma población, a medida que aumentan los niveles de educación tiende a disminuir la edad de los matrimonios y el número de hijos por pareja; lo cual sin duda produce cambios aparejados en las frecuencias génicas, no expresamente debidos a la acción directa de la selección natural. De esta forma, análisis tajantes entre diferencias genéticas y culturales en las poblaciones humanas deben tomarse con precaución, especialmente cuando se valoran cambios en las frecuencias génicas, debidos especialmente a la selección natural.

El aislamiento geográfico de grupos humanos es un aspecto interesante por estudiar en relación con el efecto de la selección natural en grupos con altos niveles de *inbreeding*, baja migración y alto efecto de la fertilidad diferencial (Piontek 1981). Un buen ejemplo lo constituye La Alpujarra, una región de unos 2 000 km<sup>2</sup>, que se encuentra situada en la vertiente mediterránea de la Sierra Nevada, en el sureste de la Península Ibérica, frente a la costa norteafricana (figura 1). Dentro de ella destaca por su mayor aislamiento geográfico y cultural La Alta Alpujarra Oriental, en la que se centra este trabajo. Dedicada fundamentalmente a la agricultura, sus núcleos de población se ubican sobre los 1 000 m de altitud, en pequeños valles y con gran dificultad de acceso, al menos hasta que las carreteras interiores fueron construidas tras la Guerra Civil Española.



Figura 1. Localización geográfica de La Alpujarra

A pesar de su prolongado contacto con el mundo árabe, durante el cual las puertas de España estuvieron abiertas por más de ocho siglos a numerosas inmigraciones de pueblos procedentes del norte de África y el Cercano Oriente, su influencia demográfica y genética fue escasa (Fernández-Santander 1997). El respeto intrasigente a religión, lengua y cultura (presente en las Capitulaciones) provocó insurrecciones musulmanas que culminaron en los llamados *Levantamientos de Las Alpujarras*, después de su represión se decretó la expulsión de los moriscos, término con que se designó a los musulmanes conversos al cristianismo.

La persistencia de esa débil influencia genética árabe ha sido posible gracias a la peculiar biodinámica de la población alpujarreña, caracterizada por un fuerte aislamiento reproductor y una alta tasa de endogamia (92.54%). El análisis de la mortalidad y fertilidad diferencial reveló un substancial descenso de las defunciones (Luna y Moral 1990) y la persistencia de un modelo reproductor basado en una alta natalidad (Luna y Fuster 1990).

## MATERIALES Y MÉTODOS

Los datos utilizados proceden de una muestra de 476 madres de La Alta Alpujarra Oriental, correspondientes a familias completas, es decir, que habían agotado su periodo reproductor. Las incompletas no se incluyeron porque las esposas, al no haber alcanzado aún la menopausia, podrían haber sido fecundadas posteriormente a la recolección de los datos. Por consiguiente, sólo se ha incluido a las mujeres mayores de 45 años y al menos fecundadas una vez. Esta selección fue hecha de una encuesta sobre 911 familias entrevistadas, que representó el 43% de la población residente. Se recabó información acerca del número de embarazos, abortos, partos y defunciones antes de la edad reproductiva, que hemos fijado en el 20 aniversario, por la edad marital media y la insignificante fertilidad extramarital (cuadro 1). Los nacidos muertos se han considerado como abortos (siete-, ocho- y nueve-mesinos), ante la incertidumbre de las madres a discernir, en la mayoría de los casos, entre una y otra defunción. Se obtuvieron las historias reproductivas de las unidades familiares mediante encuestas personales llevadas a cabo en los ocho pueblos que conforman La Alta Alpujarra Oriental. No se aplicó ningún criterio previo de selección de la muestra, por lo que su tamaño dependió únicamente de la voluntad de colaboración de los encuestados. También se tuvo en cuenta que en ocasiones los datos podían corresponder a segundos matrimonios y a mujeres solteras. Aunque por lo general las preguntas fueron contestadas por las esposas, a veces se conseguía la confirmación por otros miembros de la familia y, en cualquier caso, fue solicitado el Libro de Familia, un documento oficial español, de modo que estas tres fuentes de información avalan la fidelidad de la información obtenida.

Un acercamiento interesante a la posibilidad de medir los efectos de la selección natural en las poblaciones humanas lo desarrolló Crow en un artículo publicado en 1958 y revisado en 1989. Según Crow, la selección total (la cual incluye el nivel genético y fenotípico) estaría dada por el cociente entre la varianza del número de descendientes y el cuadrado del número promedio de progenie:

$$I = V / w^2$$

donde  $I$  es el índice de selección total,  $V$  la varianza en el *fitness*, y  $w$  la media de descendientes. Este índice tiene por objeto responder a

*Cuadro 1*  
 Datos obtenidos en la población La Alpujarra

---

Número de:	
Mujeres entrevistadas	476
Embarazos declarados	2274
Nacimientos	1955
Abortos declarados	319
Supervivientes hasta los 20 años	1734
Muertes desde el nacimiento hasta el primer año de vida	140
Por fecundación, proporción de:	
Supervivientes hasta el nacimiento	0.860
Abortos	0.140
Supervivientes hasta la edad reproductiva	0.763
Muertes, desde el embarazo hasta la edad reproductiva	0.237
Muertes, desde el nacimiento hasta la edad reproductiva	0.097
Muertes, desde el nacimiento hasta el primer año de vida	0.062
Muertes, desde el primer año de vida a la edad reproductiva	0.035

---

la siguiente pregunta: ¿en qué fracción se incrementaría el *fitness* medio de una población si la heredabilidad fuese perfecta? Un rasgo, gen o conjunto de genes que esté correlacionado con el *fitness*, se incrementaría en una tasa  $I$ . En consecuencia, este índice brinda un límite superior a la tasa de cambio por selección natural.

Para medir las posibilidades de acción de la selección natural, Crow (1958) propone tener en cuenta dos componentes demográficos: la fertilidad y la mortalidad. De esta forma calcula:

- el índice de selección potencial debido a la mortalidad diferencial ( $I_m$ ):

$$I_m = P_d / P_s$$

siendo  $P_d$  la probabilidad de muerte y  $P_s$  la probabilidad de supervivencia desde el nacimiento hasta la edad reproductiva.

- el índice de selección potencial debido a la fertilidad diferencial ( $I_f$ ):

$$I_f = V_f / X_{\leq}$$

siendo  $V_f$  la varianza en el número de descendientes de los sobrevivientes y  $X^2$  el cuadrado de la media del número de descendientes. Finalmente, el índice de selección total queda establecido por:

$$I = I_m + (1 / P_s) I_f$$

En ocasiones es importante analizar no sólo la mortalidad posnatal sino también la fetal, dada su importancia sobre la eficacia biológica, con lo que define:

- el índice de selección potencial debido a la mortalidad embrionaria diferencial ( $I_{me}$ ):

$$I_{me} = (1 - P_b) / P_b$$

donde  $P_b$  es la proporción de embriones que sobreviven hasta el nacimiento. El elemento posnatal queda establecido como anteriormente se explicó ( $I_{mc} = I_m = P_d / P_s$ ). El índice de selección potencial corregido, teniendo en cuenta la mortalidad embrionaria, se plantea de la siguiente forma:

$$I' = I_{me} + (1 / P_b) I_{mc} + (1 / P_b P_s) I_f$$

donde el producto  $P_b P_s$  la probabilidad de supervivencia desde los estadios embrionarios hasta la edad reproductiva.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En términos generales, la población de la Alpujarra muestra un «*fitness*» relativamente bajo (aproximadamente 25% de los embriones mueren antes de la edad reproductiva), una característica de muchos grupos socio-culturales españoles (Bernis 1974). Se calcularon los índices de selección total y el corregido, así como los parámetros parciales (cuadro 2), para determinar la importancia de los componentes prenatal y posnatal. Los resultados obtenidos, cuando únicamente se atiende a la mortalidad posparto, indican un índice de oportunidad de la selección natural de 0.47, el cual casi se duplica cuando se tiene en cuenta, además, la abortividad.

En ausencia de abortos, la efectividad de la selección potencial puede atribuirse en gran medida a la fertilidad diferencial (gráfica 1), ya que el efecto parcial de mortalidad resulta una cuarta parte del índice total. Por el contrario, cuando se considera también los abortos, se observa una mayor importancia significativa del componente mortalidad. Esta diferencia alerta sobre la necesidad de incluir

el componente embrionario de la mortalidad para afinar los niveles de comparación y de obtención de conclusiones.

El cuadro 3 muestra los índices de selección total y parciales en diversas poblaciones con distinto desarrollo social, económico y sanitario, lo que ha permitido establecer tres tipos de comunidad cuando se atiende a sus modelos de fertilidad y mortalidad:

- a. *Poblaciones «primitivas»*, como poblaciones indígenas de Perú, Brasil, México o Chile.
- b. *Poblaciones tecnológicamente desarrolladas*, como Francia, Australia, USA, Inglaterra y Gales.
- c. *Poblaciones rurales de países tecnológicamente desarrollados*, en las que están incluidas algunas comarcas españolas, entre ellas, La Alpujarra.

El análisis comparativo de los índices en esas poblaciones parece inferir tres modelos distintos de microevolución por selección natural en la especie humana (gráfica 2). En las poblaciones indígenas, que pueden representar muy bien a las poblaciones humanas del pasado, tanto la mortalidad como la natalidad es muy elevada. La dificultad de transmisión genética, que supone la baja probabilidad de que los descendientes alcancen la edad reproductora, determina una alta oportunidad de actuación

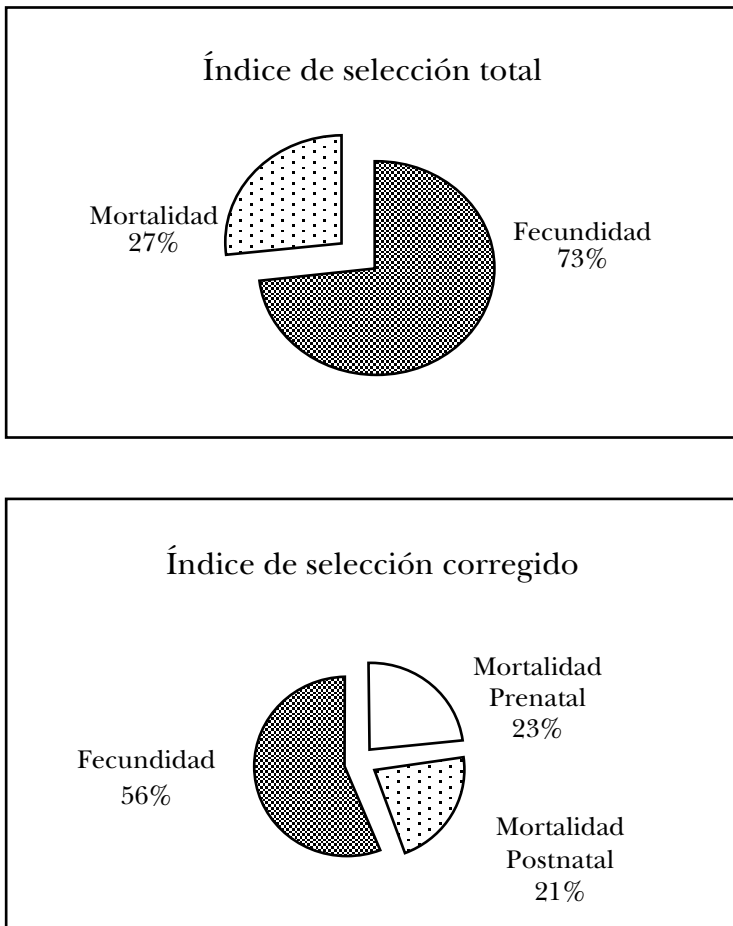
### *Cuadro 2*

#### Parámetros e índices de selección potencial en La Alpujarra

Promedio de nacimientos por madre	=	4.11
Varianza en el número de niños	=	5.14
Por recién nacido:		
Proporción de supervivientes a la edad reproductiva	=	0.887
Proporción de muertes antes de la edad reproductiva	=	0.113
Proporción de embriones supervivientes al nacimiento	=	0.860
Proporción de embriones supervivientes a la edad reproductiva	=	0.763
Índice de selección debido a mortalidad perinatal	=	0.163
Índice de selección debido a mortalidad posnatal	=	0.127
Índice de selección debido a fecundidad	=	0.304
Índice de selección total	=	0.470
Índice de selección total corregido	=	0.709



de la selección natural. En las poblaciones desarrolladas de occidente, el crecimiento socio-sanitario ha reducido notablemente la mortalidad y, a su vez, la natalidad también es muy baja. La oportunidad de la selección natural es aún más alta, si cabe, debido a la difícil transmisión genética que supone la escasa reproducción. Finalmente, las comarcas rurales de países desarrollados muestran una situación intermedia,



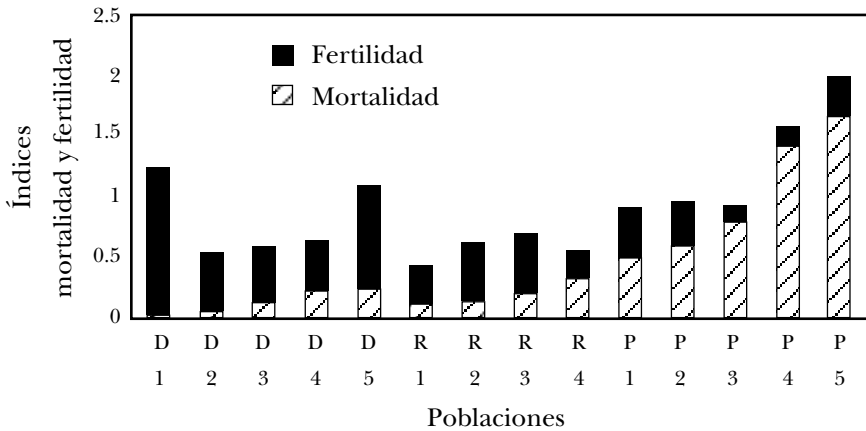
*Gráfica 1.* Aporte de los componentes de mortalidad y fertilidad para el Índice de Selección total (vida postnatal) y el Índice de selección corregido (considerando la vida embrionica) en la población de la Alpujarra, SE de España. Según Luna y Moral (1990).

*Cuadro 3*  
 Índices de selección potencial en diferentes poblaciones

Población	Índice de selección por mortalidad	Índice de selección por fecundidad	Índice de selección total	Fuente
<b>Poblaciones «primitivas»:</b>				
Cashinahua (Perú) (P3)	0.79	0.11	0.98	Johnston y Kensinger 1971
Xavante (Brasil) (P1)	0.49	0.41	0.90	Neel y Cagnon 1968
San Pablo (México) (P5)	1.63	0.31	2.46	Halberstein y Crawford 1972
Nómadas de Chile (P4)	1.38	0.17	1.78	Crow 1966
Tlaxcala (México) (P2)	0.59	0.35	1.14	Halberstein y Crawford 1972
<b>Poblaciones tecnológicamente desarrolladas:</b>				
Francia 1900 (D5)	0.26	0.84	1.32	Jacquard 1974
Australia 1900 (D4)	0.25	0.40	0.75	Cavalli-Sforza y Bodmer 1981
Chile urbano (D3)	0.15	0.45	0.67	Crow 1966
Ute (USA) (D2)	0.07	0.47	0.57	Tyzzler 1974
Inglaterra y Gales (D1)	0.04	1.21	1.29	Sphuler 1963
<b>Poblaciones rurales:</b>				
Maragatería (R3)	0.22	0.47	0.80	Bernis 1974
Los Nogales (R2)	0.14	0.47	0.67	Fuster 1982
Chile rural (R4)	0.33	0.22	0.62	Crow 1966
La Alpujarra (R1)	0.13	0.30	0.47	Presente estudio

de transición del primer al segundo modelo evolutivo. En éstas, incluida La Alpujarra, la mortalidad ha descendido sensiblemente en comparación con los pueblos «primitivos», aunque no tanto como en los desarrollados, debido al alcance de la política sanitaria nacional. Por el contrario, persisten las pautas culturales de alta fecundidad, si bien no tan importantes como en los grupos «primitivos», dado que el control de natalidad era todavía incipiente. En situaciones como ésta, la posibilidad de acción de la selección natural es apreciablemente menor porque se facilita la transmisión genética a las siguientes generaciones, tanto por el elevado número de descendientes por pareja, como por la alta probabilidad de que éstos alcancen la edad reproductora.

Sin embargo, estas conclusiones deberían tomarse con prudencia, por la gran cantidad de factores que podrían actuar en los valores finales del índice de selección total, como el azar, la estructura demográfica, los cambios generacionales y cuantos determinantes



*Gráfica 2.* Recopilación de los Índices de mortalidad y natalidad diferenciales para poblaciones con distintos factores socio-culturales, clasificadas en primitivas (P), rurales (R) y tecnológicamente desarrolladas (D). Modificado de Luna y Moral (1990). P1, Xavante (Brasil); P2, Tlaxcala (México); P3, Cashinahua (Perú); P4, Nómades de Chile; P5, San Pablo (México); R1, Alpujarra (España); R2, Nogales (España); R3, Magaratería (España); R4, Rural (Chile); D1, Inglaterra y Gales; D2, Ute (USA); D3, Urbano Chile; D4, Australia (1900); D5, Francia (1900). Para consulta de referencias, ver cuadro 3.

biológicos, demográficos y sociales regulan la eficacia biológica diferencial en las poblaciones humanas. Este índice, basado fundamentalmente en las medidas del *fitness* definido por Fisher (1930), mide la contribución de un tipo de genotipo a la siguiente generación, como el número de descendencia fértil. A lo largo del tiempo esta medida ha sufrido modificaciones para su cálculo en poblaciones humanas. Así, por ejemplo, en ocasiones se mide el número de hijos que llegan a la edad reproductiva (15 años por convención) y no el número que concluye su periodo reproductivo (Gomila 1975). En otros trabajos (Pennington y Harpending 1988) las medidas del *fitness* se simplifican como la cantidad de descendientes criados hasta la madurez, sin tener en cuenta la transmisión genética. Otro factor que contribuye a la dificultad de establecer esta medida en humanos es que el tamaño de la progenie exitosa no está fundamentalmente controlado por la acción conjunta de la capacidad de carga y la predación (Crow 1958). En consecuencia, los diferentes supuestos para desarrollar los cálculos pueden influir en los resultados finales en relación con el *fitness* como un indicador de variaciones en los niveles de selección natural.

Crognier (1994) explora algunas de estas variaciones en tres grupos poblacionales en Marruecos. No sólo tiene en cuenta el *fitness* absoluto (número de descendencia madura), sino también el *fitness* relativo (el cociente entre la progenie que llega a la madurez y la total). Esta diferenciación se basa en que, en relación con el contexto ambiental, para una sociedad podría ser efectivo aumentar la inversión parental en un número pequeño de descendientes, o bien esta inversión podría estar dispersada en una gran cantidad de descendencia. Comparando interpoblacionalmente las fertilidades se llega a la conclusión de que la reproducción está limitada más por factores culturales que por condicionantes biológicos. En cualquier caso, para analizar datos dentro y entre poblaciones, y para indagar en nuevos problemas, se deberían incorporar varias formas de medir el *fitness*, incluido el *fitness* inclusivo de Hamilton (1964).

## REFERENCIAS

BERNIS, C.

- 1974 Estudio biodemográfico de la población maragata, tesis doctoral, Universidad Complutense de Madrid.

CAMPBELL, B.

- 1985 *Ecología humana*, Biblioteca Científica Salvat.

CAVALLI-SFORZA, L. L. Y W. F. BODMER

- 1971 *The Genetics of Human Populations*, W. H. Freeman and Company, San Francisco.

CROGNIER, E.

- 1994 Darwinian Fitness and Reproductive Strategies in Human Populations. The Case of Berber Groups of Morocco, *Journal of Human Ecology*, 4(1): 77-88.

CROW, J. F.

- 1958 Some Possibilities for Measuring Selection Intensities in Man, *Human Biology*, 30: 1-13.
- 1966 The Quality of People: Human Evolutionary Changes, *Bioscience*, 16: 863-867.
- 1989 Update to «Some Possibilities for Measuring Selection Intensities in Man», *Human Biology*, 61: 776-780.

FERNÁNDEZ-SANTANDER, A.

- 1997 Caracterización genética de la población de La Alpujarra (SE, España): Análisis de 73 polimorfismos nucleares de restricción, tesis doctoral, Universidad Complutense de Madrid, España.

FISHER, R. A.

- 1930 *The Genetical Theory of Natural Selection*, New York, Dover.

FUSTER, V.

- 1982 Estructura antropogenética de la población de nueve parroquias del municipio de los Nogales, Lugo (1871-1977), tesis doctoral, Universidad Complutense de Madrid.

GOMILA, J.

- 1975 Fertility Differentials and their Significance for Human Evolu-

tion, en F. M. Salzano (ed.), *The Role of Natural Selection in Human Evolution*, North Holland Publishing Company: 155-186.

HALBERSTEIN, R. A. Y M. H. CRAWFORD

1972 Human Biology in Tlaxcala, Mexico: Demography, *American Journal of Physical Anthropology*, 36: 199-212.

HAMILTON, W. D.

1964 The Genetical Evolution of Social Behaviour I, *Journal of Theoretical Biology*, 7: 1-16.

JACQUARD, A.

1974 *Génétique des populations humaines*, Presses Universitaires de France.

JOHNSTON, F. E. Y K. M. KENSINGER

1971 Fertility and Mortality Differentials and their Implications for Microevolutionary Change among Cashinahua, *Human Biology*, 43: 356-364.

LEONOVICOVA, V.

1992 The Sociobiological Perspectives in the Study of Human Evolution, *Human Evolution*, 7(4): 334-343.

LUNA, F. Y V. FUSTER

1990 Reproductive Pattern in a Rural Mediterranean Population (La Alpujarra, Spain), *Journal of Biosocial Sciences*, 22: 501-506.

LUNA, F. Y P. MORAL

1990 Incidence of Ecological Factors on the Evolution of Infant Mortality in a Mediterranean Population (La Alpujarra, SE Spain), *International Journal of Anthropology*, 5: 63-69.

NEEL, J. V. Y N. A. CHAGNON

1968

1969 The Demography of Two Tribes of Primitive Relatively Unaculturated American Indians, *Proceeding of the National Academy of Sciences* 59: 680-689.

PENNINGTON, R. Y H. HARPENDING, H.

1988 Fitness and Fertility among Kalahari Kung, *American Journal of Physical Anthropology*, 77: 303-319.

PIONTEK, J.

- 1981 Microevolution of European Human Populations, *Journal of Human Evolution*, 10: 647-652.

RIDLEY, M.

- 1993 *Evolution*, Blackwell Scientific Publications, Inc.

ROBERTS, D. F.

- 1975 Fertility, Mortality and Culture: the Changing Pattern of Natural Selection, en F. M. Salzano (ed), *The Role of Natural Selection in Human Evolution*, North Holland Publishing Company: 369-394.

SPUHLER, J. N.

- 1963 The Scope of Natural Selection in Man, en W. J. Schull, *Genetic Selection in Man*, University of Michigan Press, Ann Harbor: 1-111.

TYZZER, R. N.

- 1974 An Investigation of the Demographic and Genetic Structure of a South-Western American Indian Population, the Southern Ute tribe of Colorado, tesis doctoral, University of Colorado.

WILLIAMS, G. C.

- 1966 *Adaptation and Natural Selection: A Critique of Some Current Evolutionary Thought*, Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

