

# Aproximación a la Relación del Comportamiento y la Evolución como una Perspectiva hacia el Futuro.

Claudia Brieva Rico

E-mail cibrievar@unal.edu.co

Recibido el 20 de Octubre de 2018 Aprobado el 18 de Noviembre de 2018

## Introducción

En el presente artículo quisiera exponer algunos aspectos teóricos que vinculan al comportamiento con la evolución, para analizar finalmente su relación con el campo de acción de la Medicina Veterinaria, en un intento por explicar la importancia que tiene el estudio del comportamiento en las decisiones y acciones de los médicos veterinarios en el mundo actual. Discutiré algunos aspectos relevantes sobre el papel del comportamiento en la evolución, analizando las distintas teorías y algunos estudios que han profundizado en el tema, para proponer finalmente algunas alternativas de abordajes investigativos.

De todos es conocido que la teoría de la selección natural de Charles Darwin revolucionó el ámbito científico a mediados del siglo XIX, pues logró explicar muchas incógnitas que existían alrededor del concepto de la evolución. La selección natural dilucida cómo los caracteres que promueven la adaptación de una especie a su entorno, y por ende su supervivencia, son los que logran transmitirse a las futuras generaciones,

constituyéndose en rasgos adaptativos (Depew & Weber, 1996). Los rasgos de comportamiento también se ven favorecidos cuando benefician la eficacia biológica de los individuos de una especie determinada. Los cambios en determinados rasgos pueden ser adaptativos hasta cierto punto, luego del cual se pueden convertir en desadaptativos, lo que lleva a que la tendencia evolutiva encuentre límites óptimos para favorecer la supervivencia. Esta aproximación al límite se denomina especialización, y en ese punto es difícil que surjan nuevas tendencias evolutivas (Núñez-Farfán, Careaga, Forroni, Ruiz-Montoya & Valverde, 2003). De acuerdo a lo anterior, también se entiende como eficacia biológica la capacidad de un individuo de transmitir sus genes a las generaciones futuras, ya que no sólo es importante la capacidad de supervivencia, sino igualmente lo es la capacidad de reproducirse exitosamente. Según esto, los animales no sólo heredan características fisiológicas y anatómicas, sino que también heredan rasgos comportamentales que a su vez han favorecido la supervivencia y la reproducción, y se han seleccionado naturalmente sobre otros rasgos que compitieron con ellos (Sandín, 2005).

\* Medica Veterinaria Docente Facultad de Medicina Veterinaria y de Zootecnia, Universidad Nacional de Colombia Estudiante Doctorado en Psicología, Departamento de Psicología, Facultad de Ciencias Humanas, Universidad Nacional de Colombia

La eficacia biológica puede ser directa (transmitir los genes a los hijos para garantizar una descendencia capaz de sobrevivir y reproducirse) o indirecta (obtener beneficios del éxito reproductivo de parientes cercanos que comparten los mismos genes). La unión de estas dos eficiencias fue denominada por William Hamilton (1964) como eficacia biológica inclusiva, considerada por este autor como la principal impulsora de la selección natural. Esta teoría explicó la importancia del parentesco en la evolución de la conducta social (Teoría de la selección de parentesco) (Maier, 2001). De allí surgen algunas controversias científicas sobre si es más adaptativo el egoísmo (individuos que sólo buscan su propio bienestar y se reproducen en abundancia sin importarles sus congéneres), que el altruismo (preocuparse por los congéneres además de pensar en uno mismo). Autores como George Williams han defendido la idea de que el egoísmo es adaptativo, mientras que otros como Hamilton, defienden la idea de que el altruismo es adaptativo, en el sentido de ayudar a la especie a perpetuarse (Williams, 1992). Dawkins (1993) argumentó que los genes necesariamente son egoístas porque buscan transmitirse a la siguiente generación, pero esto no implica que los individuos también sean egoístas. En su libro "El gen egoísta" (1993) postula que los genes tienen el objetivo de reproducirse a sí mismos a costa de lo que sea, menos a costa del mismo gen (segmentos idéntico de ADN), y también menciona que dichos genes están en envoltorios, que son los seres vivos. Dawkins habla de genes egoístas pero no de envoltorios egoístas, y su concepto de egoísmo dista mucho del que se entiende coloquialmente. La teoría de Dawkins expone cómo este egoísmo de los genes podría explicar la cooperación y el altruismo de los organismos como mecanismos de supervivencia que permiten su perpetuación (De la Herrán, 2002). El comportamiento altruista, de acuerdo con esta explicación, podría tener una base genética

egoísta (Mackie, 1981). La teoría de la selección de parentesco refuerza la idea de la importancia de facilitar la supervivencia y reproducción de los parientes próximos como una forma de altruismo, en pro de la perpetuación de los propios genes (Marechal, 2009).

La teoría de la optimización de MacArthur & Pianka (1966), por su parte, menciona que prácticamente cada comportamiento existente en una especie determinada ha sido producto de la selección natural, buscando un equilibrio que permita satisfacer todas las necesidades básicas: alimentarse, reproducirse, huir de los depredadores, refugiarse, etc. (Levins & Culver, 1971). El esfuerzo parental, por ejemplo, tiene beneficios como el aumento de la supervivencia de la descendencia, pero también tiene costos importantes como la reducción de las oportunidades para buscar nuevos apareamientos o parasitar a los vecinos, y una posible reducción de la supervivencia, por lo tanto estos costos y beneficios deben equilibrarse de manera tal que se favorezca la supervivencia y reproducción de la especie (Westneat & Sherman, 2000). La teoría de la inversión parental postulada por Trivers (1972), explica cómo los animales alcanzan un equilibrio que los lleva a maximizar su eficacia reproductiva, llevando a que cada especie produzca la cantidad óptima de hijos en el momento indicado de su ciclo vital. El éxito reproductivo dependerá entonces de la sincronización precisa de las actividades de un organismo en relación con su medio externo. Como respuesta a la presión de selección para maximizar el éxito reproductivo, se han desarrollado estrategias reproductivas y otros diversos mecanismos que difieren incluso entre individuos de la misma especie. Durante la evolución, cualquier estímulo, ya sea del medio externo o del interno, puede ser interpretado por el cerebro como una señal que desencadena un comportamiento reproductivo (Crews & Moore, 1986).

La teoría de los juegos explica cómo el comportamiento de un animal que se alimenta en solitario difiere del de un animal que debe competir con sus coespecíficos para alimentarse, ya que estos pasan a ser sus competidores, obligándolo a diseñar estrategias que le permitan subsistir exitosamente, considerando el “juego” de sus competidores. De acuerdo a esta misma teoría, una estrategia será evolutivamente estable si resulta tan efectiva que la probabilidad de que sea sustituida por otra es mínima a menos que las condiciones del ambiente sufran un cambio importante. La teoría de los juegos también busca explicar la evolución de la relación predador-presa, de forma tal que esta relación permita que algunas veces gane el depredador y otras la presa, creando así un equilibrio que en conjunto beneficie a ambas especies y no lleve a ninguna a la extinción bien sea por depredación o por inanición (Smith, 1974).

Se han discutido numerosos casos de evolución de comportamientos determinados. La evolución de la poliandria en los insectos se ha abordado desde el punto de vista de las ventajas adicionales que recibe la hembra al aparearse con varios machos, además de la sola reproducción. Como valores agregados se citan los regalos nupciales suministrados por los machos, e incluso la producción de eyaculados que son nutritivos para la hembra; esto garantiza una mejor aptitud reproductiva de las hembras hasta un punto óptimo, caracterizado por la producción de una descendencia mejor nutrida y más fuerte (Arnquist & Nilsson, 2000).

La selección de determinados genes ha permitido la expresión de ciertas proteínas que regulan el funcionamiento del sistema nervioso y una gran cantidad de procesos metabólicos corporales que permiten que se desarrollen determinados comportamientos. Para entender cómo muchos comportamientos influyen en la evolución de nuevos genes,

la epigenética explica cómo la interacción entre genes y ambiente favorece la expresión de caracteres, incluyendo determinadas conductas. Un gen puede expresarse solamente en cierta etapa del desarrollo, mientras que otros se expresan continuamente, y algunos necesitan estímulos internos o externos para expresarse. El ambiente no sólo se refiere al medio externo sino también al medio interno; por ello, los estímulos externos, y en general la experiencia, pueden provocar cambios en el medio interno (sistema nervioso), quedando éstos codificados en el sistema nervioso central, y causando a su vez cambios en el medio interno. Esta interacción de varios factores permite una mayor adaptabilidad y variabilidad (Holliday, 2006).

Otra mirada a la evolución del comportamiento surge de la biología evolutiva del desarrollo, denominada coloquialmente “Evo Devo” (evolución versus desarrollo), que analiza cómo los procesos de desarrollo pueden revelar relaciones filogenéticas, y cómo se originan los cambios evolutivos en el fenotipo de los individuos. El desarrollo y la evolución de la morfología y del comportamiento animal frecuentemente se analizan de forma independiente, lo cual se ve reflejado en que se consideran objetos de estudio diferentes, aunque sean caracteres que se combinan en el desarrollo y en la evolución para generar un fenotipo funcional único. Para ambos rasgos, el medio ambiente juega un papel determinante en su ontogenia. La Evo Devo integra ambos conceptos para estudiar la base de desarrollo de la diversidad fenotípica (Bertossa, 2011). La Evo Devo también considera aspectos genéticos y moleculares, lo que ha sido criticado pues puede dejar de lado rasgos que no son genéticamente rastreables. La Evo Devo aporta tres aproximaciones a la evolución del comportamiento social: la primera es la organización modular de los planos corporales, que afirma que puede deconstruirse el comportamiento en componentes fenotípicos o “endofenoti-

pos”, lo que facilita el estudio de las bases mecánicas del comportamiento: por ejemplo, la especialización adaptativa de segmentos o apéndices facilita la realización de determinadas conductas que serían imposibles sin el desarrollo de ese rasgo en particular, que está codificado genética y molecularmente. La segunda aproximación menciona que muchos de los nuevos rasgos que aparecen en un individuo no son necesariamente el resultado de cambios en el código genético, sino de cambios en la expresión de uno o varios genes, afectando la localización, sincronización y abundancia del ARNm. Algunos autores mencionan que esta expresión de genes podría explicar las diferentes castas de insectos sociales, como las reinas, zánganos y obreras en las abejas, las que difieren en morfología y comportamiento por la expresión de diferentes genes. Según esto, los cambios en la regulación de la expresión genética pueden tener impacto en la evolución del comportamiento social. La tercera aproximación habla de la “caja de herramientas” del desarrollo que se conserva a nivel molecular, y que consiste en un set de genes con funciones especializadas, relacionadas principalmente con los factores de transcripción. Existen entonces genes específicos y diferentes vías y redes con roles conservados en las diferentes especies, que son importantes en la expresión de los comportamientos (Toth & Robinson, 2007).

Un ejemplo de esta caja de herramientas es un plano que involucra la fisiología reproductiva y el comportamiento de insectos solitarios, que actuó por selección natural para producir las castas de insectos sociales. El resultado es que el comportamiento de aprovisionamiento materno se separó del comportamiento reproductivo. Esta teoría es similar a la que menciona que el comportamiento de cuidado parental en vertebrados fue influido por la evolución para originar otras formas de comportamiento social más complejas. Este concepto predice

cambios en la expresión de genes hasta ahora desconocidos, que influyó en el comportamiento reproductivo y materno. Estos cambios en la regulación génica han ocurrido durante la evolución social (Toth & Robinson, 2007).

La expresión de los genes no es tan simple como pareciera, ya que no siempre un carácter corresponde a un gen específico. La poligenia se presenta cuando varios genes distintos influyen en la expresión de un determinado comportamiento. Lo contrario es la pleiotropía, donde un solo gen influye en la expresión de varios caracteres. En especies como el ratón, un solo gen expresa muchas características tanto fisiológicas como anatómicas, algunas de las cuales carecen de valor biológico y no son adaptativas, pero han persistido porque son expresiones de un gen que regula otros caracteres adaptativos. Como ejemplo de pleiotropía, el albinismo en los animales podría tener un efecto pleiotrópico en algunos de sus comportamientos, pues los haría más reactivos a su entorno (Bertosso, 2011; Moreno-Muñoz, 1995).

Por otra parte, las diferencias de personalidad entre los individuos de una misma especie constituyen un fenómeno extendido en el reino animal, y últimamente se está dando importancia a la influencia de estas diferencias intraespecíficas en la ecología y la evolución, ya que pueden haber favorecido procesos de crecimiento poblacional. La principal implicación se relaciona con la historia de vida y la demografía, ya que las diferencias comportamentales también marcan diferencias en la historia de vida (mortalidad y fecundidad), pues rasgos como la audacia, la agresividad y la tendencia a la dispersión, están directamente relacionados con mayores riesgos de mortalidad. Por otra parte, diferentes hábitats (disponibilidad de alimento, clima, presencia de depredadores), favorecerán diferentes tipos de comportamientos (Wolf & Weissing, 2012).

Los patrones de comportamiento promueven diferencias en los patrones de actividad, el uso del hábitat, las preferencias de dieta, la búsqueda de alimento y la captura de las presas, lo que optimiza la capacidad de carga y la productividad de la población. Las diferentes personalidades reducen la competencia entre individuos de la misma especie, y permiten la división de labores que favorezcan a toda la comunidad. También aumentan la resiliencia, estabilidad y persistencia de la población, permiten que se afronten mejor los brotes de enfermedades infecciosas por diferencias de exposición entre individuos tímidos y audaces, favorecen la especiación, y permiten que se den diferentes interacciones con otras especies (Wolf & Weissing, 2012).

El caso contrario tiene que ver con la existencia de comportamientos estereotipados entre especies emparentadas filogenéticamente que se han mantenido evolutivamente, como es el caso de la postura arqueada que indica juego en los cánidos. No obstante, investigaciones más profundas revelan que si bien hay similitud en la conducta de invitación al juego, a medida que se desarrolla la acción se presentan diferencias entre especies en la actitud de juego y su desenvolvimiento (Bekoff, 1977). Esto muestra cómo un comportamiento puede ser común a todos los miembros de una familia taxonómica que están emparentados entre sí por tener un ancestro común, pero a medida que se desarrolla la especiación, se van presentando diferencias que a veces son poco conspicuas. Bekoff (1974) estudió el comportamiento del juego en tres especies de cánidos, coyotes, perros beagles y lobos, encontrando que aunque la conducta parezca similar, existen diferencias importantes ya que el coyote es el menos exitoso en abordar el juego y obtener reciprocidad, lo que puede explicarse porque sus cachorros son más agresivos que los de las otras dos especies, y las interacciones de juego fácilmente terminan en enfrentamien-

tos. Los perros juegan mucho más que el lobo y el coyote, pero también existen diferencias entre razas.

Muchos comportamientos varían de acuerdo al ambiente biótico y abiótico y por ello representan una forma interesante de plasticidad fenotípica. La plasticidad comportamental, al igual que otros caracteres plásticos, puede evolucionar a través de asimilación genética (proceso por el cual los rasgos morfológicos, adquiridos como respuesta a cambios en el medio ambiente externo, se convierten por selección en rasgos heredados, lo cual en términos comportamentales puede interpretarse como la integración de información nueva que puede adquirirse por la experiencia, creando una nueva estructura de comportamiento) o acomodación (modificación de esa estructura para adaptarse a nuevas formas de conducta, alterando los esquemas preexistentes para afrontar una situación desconocida). No obstante, se conoce poco sobre los cambios en la plasticidad de la expresión génica que acompaña a los cambios evolutivos en la plasticidad fenotípica. Varias investigaciones han documentado cuáles genes muestran variación en su nivel de expresión, con relación a los cambios plásticos del comportamiento, abordando este estudio desde la genómica (Renn & Schumer, 2013). La expresión original de un nuevo rasgo y su subsecuente conversión a un rasgo heredado no depende de nuevas mutaciones, sino de la variación genética ya presente en una población (Tierney, 1986).

No puede abordarse la evolución del comportamiento si no se analiza conjuntamente con la evolución del fenotipo y de la expresión genética, factores que interactúan entre sí y constituyen la materia prima de la selección natural a partir de la variabilidad en una población, como adaptación a las exigencias del medio ambiente externo, que están a su vez interrelacionadas con el medio interno (Vasallo, 1995).

La cuestión de la influencia del comportamiento en la evolución puede analizarse, entonces, desde diferentes perspectivas, siendo las más estudiadas aquellas relacionadas con los insectos sociales y los vertebrados sociales, principalmente aves y mamíferos. Un abordaje interesante se podría dar desde el punto de vista de la epigenética, pero la principal limitante de esta aproximación puede ser el desconocimiento del genoma de muchas especies, y la necesidad de iniciar estudios de base para poder relacionar la expresión de genes específicos con determinados comportamientos (Champagne, 2013). La Evo Devo brinda posibilidades de analizar el desarrollo temprano y de allí hacer inferencias sobre el desarrollo evolutivo de las especies, lo que podría brindar un enfoque novedoso al estudio del comportamiento animal (Hoekstra & Coyne, 2007). La investigación podría centrarse en diferentes especies de grupos taxonómicos afines, buscando relacionar la evolución de nuevos comportamientos con formas más desarrolladas de expresión fenotípica, como respuesta de la especialización ante las exigencias ambientales (Wyles, Kunkel & Wilson, 1983).

El mundo en la actualidad enfrenta retos importantes derivados del impacto del ser humano sobre el planeta, y éstos se relacionan con los grandes cambios que se están presentando como resultado de la contaminación ambiental, el calentamiento global y la sobrepoblación humana, lo que con seguridad llevará a extinciones masivas de especies de fauna y flora, y al desarrollo de nuevas adaptaciones para facilitar la supervivencia de las especies ante el nuevo ambiente que deberán enfrentar (Vitousek, 1994). Esta situación plantea también desafíos importantes para los investigadores, que deben comenzar a diseñar nuevas formas de aproximarse a estos cambios, ya que el ambiente se modificará en tal medida que los paradigmas conocidos hasta el momento también deberán ser reevaluados (Moss *et al*, 2010). La tem-

peratura global ha tenido un vertiginoso incremento de 0,6°C, lo que enfrenta a la vida silvestre y a sus ecosistemas a una rápida tasa de cambio que ya es discernible en muchas especies animales y vegetales (Root *et al*, 2003).

La propuesta es, entonces, estudiar la influencia de los cambios ambientales que se están sucediendo con gran rapidez, sobre las especies de fauna que están mostrando adaptaciones para mejorar su eficacia biológica en el nuevo entorno. Un enfoque interesante es el de la aparición de individuos resistentes a determinados patógenos dentro de una población, como una respuesta al surgimiento de enfermedades emergentes en diferentes especies de fauna (tumor facial en el demonio de Tasmania – *Sarcophilus harrisii* –, fibropapilomas en tortugas marinas, distemper de la foca del Mar Caspio – *Phoca caspica* –, quitridiomycosis de las ranas) (Phillott, Grogan, Cashins, McDonald, Berger & Skerratt, 2013; McCallum *et al*, 2009; Harkonen *et al*, 2006; Lackovich *et al*, 1999). Estas adaptaciones en muchos casos deberán incluir la aparición de nuevas conductas como la disminución de la agresividad en el demonio de Tasmania, o la evitación del contacto con especies potencialmente transmisoras de patógenos, pues dicho contacto ha sido causante de transmisión de patógenos que han mutado (distemper canino y distemper de la foca) (Hamede, McCaullam & Jones 2012; Kennedy *et al*, 2000).

Según Root y colaboradores (2003), el sinergismo del rápido aumento de la temperatura y otras tensiones, especialmente la destrucción del hábitat, podría conducir a la reformulación de las comunidades de especies y a la extinción de muchas de ellas. Las especies silvestres, entonces, deben adaptarse no sólo al cambio climático *per se*, sino también a sus efectos colaterales, enfrentando nuevas exigencias que plantean cambios de comportamiento para poder competir con otros individuos y subsistir exito-

samente. Por otra parte, la adaptación evolutiva podría ser rápida y ayudar a ciertas especies a contrarrestar los estresores ambientales y a aprovechar las oportunidades ecológicas derivadas del cambio climático; el reto entonces será comprender cuándo ocurrirá la evolución y quiénes serán ganadores o perdedores (Hoffman & Sgro, 2011).

Dentro de los cambios en el comportamiento de las especies de fauna silvestre, podría considerarse la adaptación a vivir en cercanías a los asentamientos humanos y de convivir con las amenazas antrópicas. Ejemplo de ello es la existencia de la fauna urbana y periurbana que ha logrado desarrollar sus actividades vitales cerca de las ciudades, y que cada día incluye a una mayor diversidad de especies. Las aves urbanas han sido muy estudiadas en Europa y Norte América, mostrando gran adaptación a los cambios antrópicos, mientras que otras especies menos comunes, como las mariposas, son bioindicadores de la urbanización, disminuyendo su diversidad a medida que las construcciones se densifican. Por el contrario, algunos animales aumentan su abundancia en las ciudades y su periferia, como los reptiles caseros, que se ven favorecidos por la protección que encuentran en las edificaciones (Adams, 2005).

Los cambios ambientales también pueden estar influyendo en el comportamiento de las especies domésticas, además de incidir en las adaptaciones que han desarrollado durante cientos de años las razas criollas, cuya mayor virtud es esa resistencia a las condiciones adversas del medio, obtenida mediante selección artificial de los individuos más aptos (Anzola, 2005). Según Hoffmann (2010), además de los efectos fisiológicos en animales individuales, el cambio climático trae un mayor riesgo para las razas o variedades restringidas geográficamente, ya que aumentará la posibili-

dad de transmisión de enfermedades, y será más difícil suministrar alimento de calidad. El aumento de la temperatura ambiental podría hacer necesario el cambio en los modelos de producción existentes, que ya se ha venido dando por la presión del público al exigir condiciones mínimas de bienestar (Zapata, 2000), pero que podría llevar a considerar la pertinencia de la cría extensiva de especies liberadoras de metano, y pensar en alternativas como los sistemas silvopastoriles intensivos (Murgueitio, Chará, Barahona, Cuartas & Naranjo, 2014). Otra alternativa que se deberá considerar en los sistemas productivos es el cambio hacia la cría de mamíferos monogástricos, e incluso la cría y consumo de invertebrados poco utilizados en la actualidad, que son eficientes convertidores de alimento (Hoffmann, 2010; Rumpold, & Schluter, 2013).

Quizás las predicciones del futuro del planeta sean demasiado alarmistas y el ciclo de calentamiento que enfrentamos no traiga consecuencias fatídicas, pero es probable también que los efectos en las diferentes especies animales y vegetales sean notorios y lleven a cambios evolutivos que faciliten la adaptación a las nuevas condiciones, incluyendo, por supuesto, modificaciones en el comportamiento. El abordaje interdisciplinario aportará en gran medida a la comprensión de cómo actúa la selección natural en este tiempo de grandes cambios, ya que ciencias como la biología molecular, ecología, psicología, antropología, genética e incluso la medicina veterinaria y la zootecnia, tienen estrechos vínculos con el estudio del comportamiento animal y sus adaptaciones. No es posible predecir lo que sucederá en el futuro, pero sí podemos prepararnos para investigar y resolver preguntas cruciales al respecto, y el comportamiento animal se presenta como un campo de gran interés para comprender cómo la fauna se adaptará a estas condiciones futuras.

## Bibliografía

1. Adams, L. (2005). Urban wildlife ecology and conservation: A brief history of the discipline. *Urban Ecosystems*, 8, 139-156.
2. Anzola, H. (2005). Conservación y utilización de las razas bovinas criollas y colombianas para el desarrollo rural sostenible. *Arch. Zootec.*, 54, 141-144.
3. Arnquist, R. & Nilsson, T. (2000). The evolution of polyandry: multiple mating and female fitness in insects. *Animal Behaviour*. 60. 145–164. doi:10.1006/anbe.2000.1446
4. Asallo, A. (1995). Morfología, comportamiento y macroevolución. *Revista Chilena de Historia Natural*. 68. 43 – 60
5. Bekoff, M. (1974). Social Play and Play-Soliciting by Infant Canids. *Amer. Zool.* 14, 323-340.
6. Bekoff, M. (1977). Social communication in canids: Evidence for the evolution of a stereotyped mammalian display. *Science*. 197(4308).1097-1099
7. Bertossa, R. (2011). Morphology and behaviour: functional links in development and evolution. *Phil. Trans. R. Soc.* 366. 2056–2068 doi:10.1098/rstb.2011.0035
8. Champagne, F.A. (2013). Early Environments, Glucocorticoid Receptors, and Behavioral Epigenetics. *Behavioral Neuroscience American Psychological Association*. 127(5). 628 – 636 doi: 10.1037/a0034186.
9. Crews, D. & Moore, M. (1986). Evolution of mechanisms controlling mating behavior. *Science, New Series*. 231(4734). 121-125.
10. Dawkins, R. (1993). *El gen egoísta*. Barcelona, España: Salvat Ciencia.
11. De la Herrán, M. (2002). Egoísmo, Cooperación y Altruismo. *Boletín CF+S*, 21, 1-16.
12. Depew, D & Weber, B. (1996), Darwinism Evolving: Systems Dynamics and the Genealogy of Natural Selection. *Brit. J. Phil. Sci.* 47. 640-646
13. Hamede, R., McCaullam, H. and Jones, M. (2013). Biting injuries and transmission of Tasmanian devil facial tumour disease. *Journal of Animal Ecology*. 82(1).182–190. doi: 10.1111/j.1365-2656.2012.02025.
14. Härkönen, Dietz, T., Reijnders, P., Teilmann, J., Harding, K., Hall, A., Bresseur, S., Siebert, U., Goodman, S., Jepson, P., Dau Rasmussen, T., Thompson, P. (1988). A review of the 1988 and 2002 phocine distemper virus epidemics in European harbour seals. *Dis Aquat Org.* 68. 115–130.
15. Hoekstra, H., Coyne, J. (1983). The locus of evolution: Evo Devo and the genetics of adaptation. *Evolution*. 61(5). 995–1016. doi: 10.1111/j.1558-5646.2007.00105.
16. Hoffman, A. & Sgro, C. (2011). Climate change and evolutionary adaptation. *Nature*, 470, 479–485.
17. Hoffmann, I. (2010). Climate change and the characterization, breeding and conservation of animal genetic resources. *Animal Genetics*, 41(1), 32-46.
18. Holliday, R. (2006) Epigenetics: A Historical Overview. *Epigenetics*. 1(2) 76-80. doi: 10.4161/epi.1.2.2762
19. Kennedy, S., Kuiken, T., Jepson, P.D., Deaville, R., Forsyth, M., Barrett, T., van de Bildt, M.W., Osterhaus, A.D., Eybatov, T., Duck, C., Kydyrmanov, A., Mitrofanov, I. and Wilson, S. (2000). Mass die-Off of Caspian seals caused by canine distemper virus. *Emerg Infect Dis*. 6(6). 637–639. doi: 10.3201/eid0606.000613
20. Lackovichl, J.K., Brown, D., Homer, B., Garber, R., Mader, D.R., Moretti, R. H., Patterson, A.D., Herbst, L., Oros, J., Jacobson, E., Curry, S., Klein, P.. (1999). Association of herpes virus with fibropapillomatosis of the green turtle *Chelonia mydas* and the loggerhead turtle *Caretta* in Florida. *Dis Aquat Org.* 37. 89-97
21. Levins, R. and Culver, D. (1971). Regional Coexistence of Species and Competition between Rare Species. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 68(6). 1246-1248
22. Mackie, J.L. (1981). Genes and Egoism. *Philosophy* 56(218). 553-555
23. Maier, R. (2001). *Comportamiento animal. Un enfoque evolutivo y ecológico*. Madrid: McGraw Hill.
24. Marechal, P. (2009). Selección de grupo y altruismo: el origen del debate. *Scientiae studia*. 7(3). 447-59



25. McCallum, H., Jones, M., Hawkins, C., Hamede, R., Lachish, S., Sinn, D., Beeton, N and Lazenby, B. (2009). Transmission dynamics of Tasmanian devil facial tumor disease may lead to disease-induced extinction. *Ecology*. (90)12. 3379–3392. doi: 10.1890/08-1763.1
26. Moreno-Muñoz, M. (1995). The genetic determination of human behavior: A critical revision from the philosophy and genetics of behavior. *Gazeta de Antropología*. 11(06). 1-18
27. Moss, R., Edmonds, J., Hibbard, K., Manning M., Rose S., Van Vuuren D., Carter T., Emori S., Kainuma M., Kram T., Meehl G., Mitchell J.F.B., Nakicenovic N., Riahi K., Smith S., Stouffer, R.J., Thomson A., Weyant, J. & Wilbanks, T. (2010). The next generation of scenarios for climate change research and assessment. *Nature*. 463. 747-756. doi:10.1038/nature08823.
28. Murgueitio, E., Chará, J., Barahona, R., Cuartas, C. & Naranjo, J. (2014) Los Sistemas Silvopastoriles Intensivos (SSPI), herramienta de mitigación y adaptación al cambio climático. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 17, 501 – 507.
29. Núñez – Farfán, J., Careaga, S., Fornoni, J., Ruiz – Montoya, L., Valverde, P. (2003). La evolución de la plasticidad fenotípica. *Revista especializada en ciencias químico biológicas* 6(1): 16-24
30. Phillott, A., Grogan, L., Cashins, S., McDonald, K., Berger, L., and Skerratt, L. (2013). Chytridiomycosis and Seasonal Mortality of Tropical Stream-Associated Frogs 15 Years after Introduction of *Batrachochytrium dendrobatidis*. *Conservation Biology*. 27(5). 1058-1068. doi: 10.1111/cobi.12073
31. Reen, S.C. & Schumer, M.E. (2013). Genetic accommodation and behavioural evolution: insights from genomic studies. *Animal Behaviour*. 85. 1012-1022.
32. Root, T., Price, J., Hall, K., Schneider, S, Rosen Zweig, C. & Pounds, A. (2003). Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421, 57–60.
33. Rumpold, B. & Schluter, O. (2013). Potential and challenges of insects as an innovative source for food and feed production. *Innovative Food Science & Emerging Technologies*, 17, 1-11.
34. Sandín, M. (2005). La transformación de la evolución *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural. Sección Biológica*. 100(1-4). 139-167.
35. Smith, J.M. (1976). Evolution and the Theory of Games: In situations characterized by conflict of interest, the best strategy to adopt depends on what others are doing. *American Scientist*. (64)1. 41-45
36. Tierney, A. (1986). The evolution of learned and innate behavior: Contributions from genetics and neurobiology to a theory of behavioral evolution. *Animal Learning & Behavior*. 14 (4). 339-348
37. Toth, A. and Robinson, G. (2007). Evo-devo and the evolution of social behavior. *Trends in Genetics*. 23(7). 334-341
38. Trivers, R. L. (1972). Parental investment and sexual selection. En B. Campbell (Ed.) *Sexual selection and the descent of man*, 1871-1971 (pp. 136-179). Chicago: Aldine.
39. Vitousek, P. (1994). Beyond Global Warming: Ecology and Global Change. *Ecology*. 75(7). 1861-1876. doi: 10.2307/1941591
40. Westneat, D. & Sherman, P. (1993). Parentage and the evolution of parental behavior. *Behavioral Ecology* 4(1). 66-77
41. Williams, G. (1992). *Natural Selection: Domains, Levels, and Challenges*. New York: Oxford University Press
42. Wolf, M. and Weissing, F. (2012). Animal personalities: consequences for
43. ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*. 27(8). 452-461
44. Wyles, J., Kunkel, J and Wilson, A. (1983). Birds, behavior, and anatomical evolution (rates of evolution/nongenetic propagation of new habits/brain size). *Evolution*. 80. 4394-4397.
45. Zapata, S. (2000). Bienestar y producción animal: la experiencia europea y la situación chilena. *Tecnovet*, 3-8.