

ENSAYO

LA TEORÍA EVOLUTIVA DE LA COEXISTENCIA PACÍFICA

Gustavo Bardier

Laboratorio Ecología del Comportamiento, Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable. Av. Italia 3318, 11200, Montevideo, Uruguay. gustavobardier@hotmail.com.

Son varias las teorías científicas sobre evolución de los seres vivos propuestas por diferentes autores, destacando, por su fundamentación y respaldo académico, las teorías neodarwiniana, neutralista, neolamarckiana, epigenética y sistémica. Entre todas, la propuesta neodarwiniana es la más hegemónica y dogmática, pero a pesar de su hegemonía, viene siendo muy criticada desde la propia biología evolutiva y se cuestionan la mayoría de sus argumentos centrales. Varios autores hacen referencia a este cuestionamiento de la teoría de la selección natural. A modo de ejemplo, Rosen & Buth (1980) afirman: “... **nosotros renunciamos al uso de la metáfora “selección natural” porque esta metáfora está siendo usada en muchos sentidos y contextos que parecen enteramente divorciados del mundo empírico**”. De forma similar, Futuyma (1992) dice: “**Tanto en la literatura popular como en la profesional ... la teoría neodarwiniana que surgió de la Síntesis Moderna ha sido muy criticada como incompleta, inadecuada como una explicación de la evolución o simplemente equivocada**”. Más recientemente, Doménech (2000) argumenta: “**A pesar del éxito abrumador de la teoría de la selección natural, nunca ha logrado imponerse por completo y de una forma clara. Crecen los partidarios de la idea de que la Teoría Sintética de la Evolución está incompleta y que sólo constituye una parte de la historia evolutiva**”. Algunos autores llegan a proponer la necesidad de una explicación alternativa para los procesos evolutivos. Así, Rosen & Buth (1980) escriben: “... **el esfuerzo dispensado en aplicaciones de la selección natural sería mejor gastado en cualquier otra investigación o en la tentativa de formular una teoría más factible para sustituir la especulación de Darwin**”. Blanc (1982) dice: “**Muchos evolucionistas están dispuestos a abandonar las filas neodarwinistas y no pocos se preguntan si no se está en vía de emerger una nueva teoría de la evolución**”. Dos años atrás, Nogueira (2009) afirmó: “**Observaciones hechas en nuevas áreas de la investigación, como la genómica y la epigenética, no encuentran paralelo en el pensamiento de Darwin. Y hay quien propone que tal vez sea necesaria una nueva revolución conceptual en biología**”.

En respuesta a estas críticas y a la demanda de una nueva explicación de los procesos evolutivos, en este ensayo se presenta a la comunidad científica una nueva teoría, denominada “Teoría Evolutiva de la Coexistencia Pacífica”. La misma consiste en una reinterpretación conceptual del conocimiento biológico actual para explicar como ocurre el proceso de adaptación biológica por medio de un sistema evolutivo diferente al mecanismo de la selección natural y a los otros conocidos. No es un “invento” del autor, sino que se trata de un sistema evolutivo identificado en las poblaciones silvestres y no descrito hasta el momento, reconocido a través de la observación directa del comportamiento animal, de investigaciones preliminares (Bardier, 2001; Bardier & Santee, 1999) y fundamentado en diversos datos científicos obtenidos en la bibliografía especializada.

A partir de esta original explicación de la evolución natural, se puede comprender como se sucedieron los diferentes cambios micro y macroevolutivos, o sea, como evolucionó la grandiosa diversidad de variedades y especies, extintas y vivas, a partir de un ancestro común, de relativa simplicidad organizacional, que fue cambiando y diversificándose a lo largo del tiempo geológico. Entre los puntos principales defendidos en esta propuesta, destacan: la visión sistémica abordada para explicar la evolución de la vida; la descripción de un nuevo sistema evolutivo, llamado “amplitud de neoaptitud”; y la concepción de un mundo natural evolucionando en coexistencia pacífica y cooperativa. Entre los principales antecedentes teóricos, pueden citarse “Ayuda Mutua” de Peter Kropotkin (1902) y “Coexistencia Pacífica” de Paul Colinvaux (1985).

Una “versión preliminar” de esta propuesta teórica fue presentada como Anexo a la Disertación de Maestría en Desarrollo Regional y Medio Ambiente, Universidad Estadual de Santa Cruz, Bahía, Brasil (Bardier, 2001), en un texto con 533 páginas y aproximadamente 150 referencias bibliográficas, disponible en la biblioteca de dicha Universidad.

El sistema evolutivo propuesto en esta teoría, identificable en las poblaciones naturales, es descrito en **cinco enunciados**: 1º estado neoapto o neoaptitud; 2º pruebas de neoaptitud; 3º amplitud de neoaptitud; 4º éxito de la amplitud de neoaptitud; 5º renovación de la especie.

Primer Enunciado - ESTADO NEOAPTO O NEOAPTITUD: Individuos neoaptos son aquellos que presentan dos condiciones biológicas: maduración reproductiva (sexual o asexual) y salud física-comportamental. Se trata de los organismos “adultos saludables”. Siendo así, crías, jóvenes, viejos y enfermos o accidentados no son neoaptos.

Explicación: No hay mayores problemas para determinar la edad de la mayoría de los organismos. Los biólogos de campo trabajan habitualmente con este parámetro, existiendo una variedad de técnicas aplicables a una rica diversidad de especies. El estado de salud, sin embargo, es más difícil de determinar, especialmente la salud comportamental. En esta propuesta, la salud es definida en relación directa con la adaptación del organismo a su nicho ecológico y social, o sea, son saludables aquellas características que no perjudican el proceso adaptativo. Individuos que no son saludables, no están adaptados. Esto se debe a que las características biológicas que no se ajustan al ambiente terminan afectando negativamente el estado neoapto. Se destaca de este enunciado que, desde el punto de vista reproductivo, todos los individuos neoaptos son potencialmente exitosos; la reproducción diferencial obedece a una multiplicidad de factores intrínsecos y extrínsecos a los individuos y a la población (y no sólo a caracteres genéticos evolucionados por selección natural). El estado de neoaptitud es independiente del “coeficiente de selección”: no hay individuos más y menos neoaptos; o se es neoapto o no se es. Todos los individuos que no están en edad reproductiva (muy jóvenes o muy viejos) o sufren de una enfermedad o accidente, no poseen el estado neoapto necesario para reproducirse.

Segundo Enunciado - PRUEBA DE NEOAPTITUD: Existen mecanismos comportamentales que permiten a los individuos de la misma especie diferenciar a los organismos neoaptos de los que no lo son. Apenas los individuos neoaptos superan estas pruebas y pueden acceder al contexto de la reproducción.

Explicación: Los neoaptos son reconocidos socialmente en los contextos sexual y agonístico, a través de un comportamiento denominado “pruebas de neoaptitud”. En estas pruebas, los individuos se someten a demostraciones de salud y maduración sexual. Lo hacen durante el cortejo a través de pruebas “físicas”, como la cola de los faisanes; de pruebas de “resistencia”,

como en el vuelo nupcial de las abejas; o pruebas de “fuerza”, cuando dos alces machos traban sus cuernos y se empujan. Es necesario superar estas pruebas para acceder a la reproducción y únicamente organismos adultos y saludables son capaces de hacerlo; individuos muy jóvenes, viejos o enfermos no consiguen superarlas, pues no tienen el aspecto, la fuerza o la resistencia exigida. El cortejo es la principal prueba de neoaptitud en el contexto reproductivo. La complejidad comportamental, el costo energético o la inversión de material biológico necesaria para cortejar, son garantías para demostrar quien es neoapto y quien no. Las especies que no poseen cortejo presentan otros mecanismos de comunicación del estado neoapto (p.ej. físicos o químicos). La resolución de los conflictos sociales a través del comportamiento agonístico implica también una demostración de neoaptitud. Tal resolución va a depender de si el recurso disputado es ocupado por un individuo neoapto o no. Aquellos ocupados por individuos que demuestren ser neoaptos son respetados naturalmente, continuando con el recurso disputado después del conflicto (ver subtítulo “Coexistencia pacífica” más adelante). Si no superan estas pruebas, serán identificados como individuos no neoaptos, y consecuentemente, no serán aceptados en el contexto reproductivo, sea porque es negada la cópula en el contexto sexual o porque no tienen acceso a los recursos necesarios para reproducirse (p.ej., alimento o territorio) en el contexto agonístico. Obsérvese que no se trata de la relación más adaptado / más se reproduce / más apto, argumento central de la teoría de la selección natural; basta demostrar que es adulto saludable en las pruebas de neoaptitud para tener acceso a la reproducción. Las pruebas de neoaptitud en vegetales son más difíciles de identificar, aunque agrónomos y agricultores consiguen detectar cuando una planta está saludable o enferma con relativa facilidad. Por otro lado, vegetales no neoaptos no producen estructuras reproductivas. Un importante punto a destacar del segundo enunciado son las consecuencias genéticas-fenotípicas sobre la frecuencia de los diferentes caracteres en la población. Como basta superar las pruebas de neoaptitud para acceder a la reproducción, todos los caracteres fenotípicos que no perjudiquen el estado neoapto, sean genéticos, aprendidos, estocásticos, neutros, menos o más adaptados, se fijan en la población. Al mismo tiempo, como los individuos que no superan las pruebas de neoaptitud no acceden a la reproducción, todos los caracteres fenotípicos que perjudican el estado neoapto (no adaptativos) se eliminan de la población. De esta manera, una consecuencia directa de las pruebas de neoaptitud sobre la población es la conformación de una miscelánea de caracteres de alta biodiversidad y biocomplejidad adaptada al nicho ecológico de la especie.

Tercer Enunciado - AMPLITUD DE NEOAPTITUD: Se trata del conjunto de organismos neoaptos de una población, o sea, el conjunto de individuos que son capaces de superar las pruebas de neoaptitud, incluyendo sus relaciones sociales y ecológicas.

Explicación: La amplitud de neoaptitud como un todo, conforma un sistema biológico complejo y diverso, una red de organismos adultos saludables adaptados al nicho específico. Este conjunto de los individuos neoaptos de una población es directamente afectado por la genética, anatomía, fisiología y comportamiento de los individuos, así como por las relaciones sociales y ecológicas que caracterizan el nicho de la especie. Forman parte de este sistema todas las características que no perjudican el estado neoapto, independientemente del grado de adaptación (neutras, poco o muy adaptativas), de su génesis (genética, aprendida o por azar) y de la forma de evolución (neodarwiniana, neolamarckiana, epigenética, neutralista o sistémica). La composición genética-fenotípica de la amplitud de neoaptitud conforma, de este modo, una miscelánea poblacional de caracteres altamente diversa y muy compleja, como lo demuestran las poblacio-

nes silvestres. Las frecuencias relativas de cada carácter genético, anatómico, fisiológico y comportamental, dentro de esa miscelánea poblacional, varían de una generación para la otra no por selección natural, sino siguiendo los rumbos aleatorios de la deriva genética en el sistema epigenético y los rumbos del aprendizaje y de la cultura en el sistema social. No se trata de pocas características seleccionadas, sino de una gran diversidad de caracteres fijados en la población siempre y cuando ninguno afecte negativamente el estado neoapto. El tamaño de la amplitud de neoaptitud varía de una generación a la otra dependiendo de las entradas y salidas de individuos. Entran en la amplitud de neoaptitud los individuos saludables que adquieren la edad adulta, los adultos enfermos que recuperan la salud y los neoaptos inmigrantes. Salen de la amplitud de neoaptitud los individuos que superan la edad reproductiva, los que se enferman o accidentan, los que mueren y los neoaptos emigrantes. Al tratarse de un sistema abierto, su tamaño demográfico depende del balance entre las entradas y salidas. Ecológicamente, el tamaño de la amplitud está limitado por la cantidad de espacios/nicho que soporta el ambiente. Como no todos los individuos que tienen el potencial de superar las pruebas de neoaptitud acceden necesariamente a la reproducción, están aquellos que se reproducen, conformando una amplitud efectiva, y aquellos que no se reproducen, que conforman una amplitud de reserva. Cuando un individuo sale de la amplitud efectiva, un neoapto de la amplitud de reserva toma su lugar. Los individuos de la amplitud de reserva pueden cooperar con la reproducción de los efectivos (grupos de familia extendida, grupos sociales) o esperar por una oportunidad para procrear (territorios individuales, leks). Este sistema evolutivo permite y hasta favorece la evolución integrada de todos los mecanismos evolutivos conocidos. Mientras que la teoría de la selección natural se contrapone en varios aspectos epistemológicos a las teorías neutralista, neolamarckiana, epigenética y sistémica, la teoría de la coexistencia pacífica las integra sistémicamente, surgiendo como una teoría "unificadora" dentro de la biología evolutiva. Dependiendo de cual es el carácter considerado, puede estar actuando una teoría diferente; la única condición biológica general es que dicha característica no perjudique el estado neoapto de los individuos de la amplitud efectiva. Aunque lo haga excepcionalmente, cuando la selección natural consigue actuar vía reproducción diferencial, ella "acelera" el proceso de fijación de caracteres muy adaptativos (con ventajas reproductivas) dentro de la amplitud de neoaptitud. O sea, todas las teorías evolutivas pueden estar actuando juntas e integradas dentro de la misma amplitud de neoaptitud. Un aspecto relevante a destacar del tercer enunciado es el funcionamiento sistémico de la amplitud de neoaptitud. En ella actúan de forma integral y multifactorial una enorme variedad de factores genéticos, organísmicos, sociales y ecológicos, todos influenciando la reproducción diferencial. Entre ellos, pueden citarse, a modo de ejemplos, la aleatoriedad; los caracteres no heredados genéticamente; los caracteres neutros; los caracteres de evolución lamarckiana; los caracteres que no afectan el éxito reproductivo; la relación genotipo-fenotipo; la miscelánea de caracteres; la variabilidad del comportamiento; las conductas afectivas; la tasa reproductiva; el propio estado neoapto; la sobrevivencia y reproducción de los descendientes; la disponibilidad de recursos; el flujo genético; el tiempo generacional; el tamaño de la amplitud de neoaptitud; la coexistencia pacífica; la cooperación; la competición; la agresión; las estrategias de vida; la variación demográfica; las interacciones interespecíficas simbióticas; la depredación; las circunstancias ambientales; los factores históricos; la subdivisión del nicho ecológico; la especie como nicho disponible a otras especies; la diversidad de nichos disponibles; la productividad primaria; las propiedades emergentes de los ecosistemas; y la selección natural. El funcionamiento de la amplitud de neoaptitud es afectado en forma sistémica por todos estos factores, de cuyo resultado depende el camino evolutivo de cada especie, y por lo tanto, su historia natural. Los

individuos no neoaptos forman también una amplitud, pero ésta es excluida del contexto reproductivo. Aunque no sean neoaptos, ellos pueden cooperar con la reproducción de los individuos de la amplitud efectiva (p.ej., experiencia de los viejos; alerta de peligro por los jóvenes).

Cuarto Enunciado - ÉXITO DE LA AMPLITUD DE NEOAPTITUD: *La sobrevivencia de la población en el tiempo evolutivo depende de una organización social y ecológica que asegure la renovación de la amplitud de neoaptitud en las sucesivas generaciones. Este éxito de renovación es directamente proporcional a la continuidad evolutiva de la población e inversamente a la probabilidad de extinción.*

Explicación: Toda la biología de la especie está adaptada para que la amplitud de neoaptitud de cada población se renueve de generación en generación. Cuanto mayor su tamaño en una generación, mayores las posibilidades de renovarse en la siguiente generación. La organización de las relaciones intraespecíficas se basa en la reproducción exclusiva de individuos neoaptos, de tal forma que, en toda generación, exista un grupo de ellos reproduciéndose. Cuanto más grande es este grupo, mayor el éxito de la amplitud de neoaptitud y, por lo tanto, mayores las probabilidades de sobrevivencia y evolución de la población. Cuanto menor el conjunto de individuos neoaptos, mayores las probabilidades de extinción biológica de la población. Si esta renovación no ocurre, la población desaparece. Más que la reproducción diferencial entre individuos, importa que un mayor número de unidades reproductivas compongan la amplitud efectiva, asegurando la permanencia de la amplitud de neoaptitud en la próxima generación. Es aquí donde entra en acción el principal papel biológico de la reproducción: renovar la amplitud de neoaptitud. No se trata de la reproducción de únicamente individuos "más aptos" en perjuicio de los "menos aptos" (visión darwinista), sino de asegurar la reproducción del mayor número posible de individuos neoaptos, limitado apenas por el número de espacios/nicho que el ambiente soporta. Tanto los que más se reproducen como los que menos lo hacen, cooperan en el éxito de renovación de la amplitud de neoaptitud. La variación genética-fenotípica en sí es adaptativa, porque favorece el éxito de la amplitud en situaciones de estrés social o ambiental. Variantes neutras o con baja eficiencia biológica, pueden ser muy adaptativas en ambientes nuevos e inestables. La organización social está adaptada para el éxito colectivo del conjunto de individuos neoaptos de la población, o sea, la autopoyesis de la red social (del "todo") es más importante que el éxito individual (de la "parte"). El sistema evolutivo propuesto funciona, por lo tanto, en pró del bienestar social. Siendo así, los comportamientos adaptativos son la coexistencia pacífica, la cooperación, evitar la competencia y evitar la agresión, pues favorecen el estado neoapto y benefician el éxito de la amplitud de neoaptitud; mientras que los comportamientos no adaptativos son la competencia y la agresión, pues estos los perjudican.

Quinto Enunciado - RENOVACIÓN DE LA ESPECIE: *La continuidad evolutiva de una especie en el tiempo y en el espacio depende del éxito de las amplitudes de neoaptitud de las poblaciones que la componen.*

Explicación: En principio, basta que una población renueve su amplitud de neoaptitud para que la especie continúe su camino evolutivo. Pero, cuanto mayor el número de poblaciones que renueven sus amplitudes, mayores las probabilidades de sobrevivencia y conservación de la especie y menores las posibilidades de extinción. Los cambios ecológicos provocan alteraciones poblacionales en la capacidad de las especies en renovar sus respectivas amplitudes de neoaptitud. Para que los ecosistemas se mantengan estables, todas las especies que lo

componen deben renovarse a lo largo del tiempo geológico, manteniendo de esta forma la composición y diversidad ecológica. La renovación de las especies a través de este sistema evolutivo permite el mantenimiento de las relaciones tróficas, de las propiedades ecosistémicas y de los procesos de macroevolución.

CONCEPTUALIZACIÓN Y APLICACIÓN EN BIOLOGÍA

Los cinco enunciados que definen el sistema evolutivo de la amplitud de neoptitud, descritos en base a hechos naturales observables y cuantificables, se constituye en una útil herramienta conceptual que le permite al biólogo reinterpretar el conocimiento neodarwinista a partir de un punto de vista alternativo y original.

Este nuevo concepto es aplicable a todas las áreas biológicas, desde la genómica a la ecología ecosistémica. Pero, este ejercicio doble de reinterpretación y aplicación exige previamente del científico, la disposición para aceptar, aunque con escepticismo, la posibilidad de nuevas explicaciones para los objetos de estudio que hacen el día-a-día de las ciencias biológicas.

A continuación, se realizan esfuerzos para aplicar los cinco enunciados en la reinterpretación de los fenómenos naturales micro y macroevolutivos. Esto implica, necesariamente, trabajar con nuevos abordajes, como lo son la coexistencia pacífica intra e interespecífica; una nueva concepción del comportamiento cooperativo; la comprensión de la sustentabilidad de las relaciones tróficas a partir del funcionamiento de la amplitud de neoptitud; el entendimiento de los procesos de especiación en un contexto pacífico; y la visualización de los ecosistemas como un sistema socioeconómico de coexistencia pacífica. Se inicia este esfuerzo con una crítica a los conceptos de competencia y agresión usados en biología, crítica ésta necesaria para una mejor comprensión del concepto de coexistencia pacífica.

COMPETENCIA Y AGRESIÓN EN BIOLOGÍA DARWINIANA

Tres conceptos son esenciales a la visión de mundo natural que deriva de los argumentos centrales de las teorías de la selección natural darwiniana y neodarwiniana: egoísmo reproductivo, competencia y agresión. Los tres conceptos han sido criticados desde la propia biología, a partir del momento en que resultados de la ecología, y principalmente de la etología, comenzaron a mostrarse inconsistentes con ellos. La observación objetiva y detallada del comportamiento de los animales silvestres ha llevado a algunos etólogos y ecólogos a posicionarse con cierto escepticismo en relación a esos tres conceptos. Por ejemplo, Pianka (1982: 229) afirma: **“...la competencia es el armazón conceptual de gran parte del pensamiento ecológico moderno. No obstante, la competencia es imposible de tratar en estudios de campo y por tanto todavía se comprende insuficientemente”**. A inicios del Siglo XX, Kropotkin (1902: 67) se cuestionaba: **“Por lo tanto nos preguntamos nuevamente, ¿qué tan extensa es la competencia que realmente existe entre cada especie animal?, ¿sobre qué supuesto está basada?”**. El naturalista ruso hacía sus observaciones en la región inhóspita de Siberia, donde se esperarían una fuerte competencia, y lo que observó fue que las especies superaban los inviernos helados del norte evitando competir y ayudándose mutuamente.

Egoísmo reproductivo - El uso más radical de este concepto fue el de “gen egoista”,

propuesto por Richard Dawkins y referencia clásica del neodarwinismo. Los individuos maximizan su éxito reproductivo, y en este contexto, las conductas egoístas son adaptativas y seleccionadas. Crítica: El problema es que la idea de “egoísmo” no pasa de un supuesto teórico. No hay como identificar la motivación egoísta en un animal o vegetal, mucho menos en genes; el egoísmo, un concepto ambiguo y no bien delimitado, no es un objeto de estudio cuantificable ni observable para experimentación científica en biología.

Competencia y agresión - Se entiende por competencia o comportamiento competitivo, en el pensamiento darwinista, una acción antagónica entre diversos organismos por la pose y consumo de los recursos limitados. Krebs & Davies (1993: 102) afirman: **“Cuando muchos individuos explotan el mismo recurso limitado, ellos son competidores, y la decisión tomada por un competidor puede estar influenciada por lo que los otros están haciendo”**. Begon et al. (1995: 205) definen competencia como: **“... una interacción entre individuos, provocada por la necesidad común de un recurso limitado, y conducente a la reducción de la supervivencia, el crecimiento y/o la reproducción de los individuos competidores”**. Se diferencian dos tipos de competencia: competencia por explotación y competencia por interferencia o comportamiento agresivo.

1.- *Competencia por explotación*: Cuando un individuo consume un recurso, queda un recurso menos para los demás. Se calcula como un factor negativo en los modelos matemáticos de poblaciones. Crítica: Lo que se observa es el comportamiento de consumo y no un comportamiento competitivo. Los individuos son consumidores y no competidores. Los resultados sobre la población son los efectos del propio consumo y no los efectos de una competencia. No existe competencia por explotación; existe una interpretación errónea de los comportamientos observados (un artefacto epistemológico).

2.- *Competencia por interferencia o agresión*: Cuando un recurso es motivo de un conflicto agresivo, donde un individuo le impide al otro acceder al recurso disputado. Futuyma (1992: 32) la define como: **“La competencia por interferencia ocurre cuando dos individuos interactúan directamente y uno sale derrotado del encuentro. Ellos pueden luchar por alimento o espacio territorial; un individuo puede envenenar otro (el fenómeno de la alelopatía)”**. Crítica: No se observa verdadera agresión: aquella resultante en pérdida de salud o disminución de la expectativa de vida. Los conflictos sociales se resuelven en un contexto de comunicación agonística, a través de conductas ritualizadas y posturas inofensivas. El destacado etólogo Eirl-Eibesfeldt (1978) afirma al respecto: **“... las luchas entre individuos de la misma especie casi nunca terminan con la muerte y raramente tienen como resultado una lesión grave para uno u otro combatiente. De hecho, estas luchas están con frecuencia sumamente ritualizadas y se parecen más a un torneo que a una pugna mortal”**.

En la teoría de la coexistencia pacífica, se diferencia “comportamiento agonístico”, ritualizado e inofensivo, de “agresión verdadera”. Ésta última no es una conducta adaptativa porque perjudica el estado neopto y disminuye el éxito de renovación de la amplitud de neoptitud. Los casos registrados de agresión verdadera en especies silvestres han sido accidentales, o sea, excepcionales y únicos.

COEXISTENCIA PACÍFICA

Para la presente teoría, la evolución biológica del sistema vida se organiza naturalmente

basándose en el éxito social del conjunto de individuos neoaptos de cada población de cada especie. Las conductas que resultan en beneficio colectivo favorecen el eficaz funcionamiento de la amplitud de neoaptitud como sistema evolutivo, al favorecer la reproducción del mayor número posible de cruzamientos neoaptos. Estas conductas son la coexistencia pacífica y la cooperación, ambas pasibles de observación y cuantificación en la naturaleza. Por ser adaptativas y beneficiar el estado neoapto, se fijan rápidamente en la población.

La coexistencia pacífica es definida, objetivamente, como “búsqueda y consumo pacífico por los recursos disponibles y respeto natural por los recursos ocupados”. Consumo pacífico y respeto natural son las reglas sociales y ecológicas que permiten la coexistencia pacífica intraespecífica e interespecífica.

Esta definición permite el uso de este concepto como objeto de estudio, especialmente en etología, pues implica comportamientos observables y cuantificables. Basicamente se reconocen tres comportamientos diferentes en esta definición:

- *Búsqueda pacífica de recursos disponibles*: Incluye comportamientos exploratorios, de traslado, forrajeo, taxis, conductas apetitivas y actividades similares, donde se explotan todos los sentidos para detectar recursos alimenticios, de protección, sexuales, o cualquier otro recurso que se encuentre disponible (sin ser ocupados o consumidos por otro individuo). Tales comportamientos están libres de cualquier interacción negativa (competición o agresión), pero sí pueden estar mediados por conductas cooperativas altruistas o de reciprocidad, como por ejemplo, búsqueda en grupos.
- *Consumo pacífico de los recursos encontrados disponibles*: Incluye conductas como aproximación, captura, manipulación y actividades similares que se corresponden con lo que los etólogos denominan “acto consumatorio” (Vaz-Ferreira, 1984). Se trata del propio acto de comer, nidificar, marcar un territorio, esconderse, cortejar o copular, y al igual que sucede con la búsqueda pacífica, no existen interacciones negativas mientras el recurso se encuentre disponible, pudiendo ser mediado por comportamientos cooperativos, como por ejemplo, compartir el alimento encontrado.
- *Respeto natural por los recursos ocupados*: Cuando un individuo, en su búsqueda pacífica, se interesa por un “ítem” de un recurso limitado que está siendo ocupado o consumido por un congénere, se establece un conflicto social. La existencia de los conflictos es natural y muchas veces inevitable. Para esta teoría, la resolución de los conflictos es pacífica, a través de una prueba de neoaptitud en un contexto de comunicación agonística. El resultado es el respeto natural por los recursos que son ocupados por individuos que demuestran ser neoaptos. Este respeto natural implica en la retirada del individuo intruso, acto mediado generalmente por conductas apaciguadoras (erróneamente interpretadas como “conductas de sumisión” en la terminología neodarwiniana). El apaciguamiento cumple, en este contexto, dos funciones resolutorias. Por un lado, consiste en señales que comunican respeto natural y la motivación de retirarse, y por otro, inhibe que el conflicto se encamine para conductas verdaderamente agresivas. El ocupante del recurso disputado continúa con el mismo mientras demuestre ser neoapto, y el intruso se retira y continúa su búsqueda pacífica por recursos disponibles en otro lugar.

Por su novedad teórica, vale la pena insistir con el concepto de coexistencia pacífica. Aunque una especie consuma el mismo tipo de recurso, los individuos consumen “ítems” diferentes de ese recurso; apenas aquellos que están disponibles. Esta conducta adaptativa garantiza la coexistencia pacífica entre los individuos de la misma población. El comportamien-

to observado es, claramente, la búsqueda, obtención y consumo pacífico de esos ítems disponibles. No existe la competencia por explotación de los modelos neodarwinistas. Si cada vez que un individuo consume un ítem de un recurso, queda un ítem menos para los demás, eso es resultado del "efecto del propio consumo pacífico" (conducta observable), y no de una matemática invisible llamada competencia (existente apenas en los modelos neodarwinianos). Tampoco ocurre competencia por interferencia o comportamiento agresivo; los conflictos intraespecíficos se resuelven en coexistencia pacífica en un contexto agonístico, a través de posturas y movimientos ritualizados que no implican en perjuicios para el estado neoapto de los actores. No hay agresión verdadera, apenas pruebas de neoaptitud. Ningún individuo pierde su salud ni disminuye sus expectativas de vida después de la resolución de los conflictos, porque esta resolución es pacífica.

En términos de costo/beneficio, para el intruso que viene de afuera, es mejor buscar pacíficamente un recurso disponible en otro lugar, a enfrentarse en un conflicto violento en el cual pueda perder su estado de neoaptitud y, con eso, su acceso a la reproducción. Únicamente cuando el recurso, motivo del conflicto, está siendo ocupado por un individuo no neoapto, reconocido en una prueba de neoaptitud en el contexto agonístico, el individuo intruso puede expulsarlo y pasar a ocupar ese recurso; este comportamiento favorece directamente el suceso de la amplitud de neoaptitud, pues quien se queda con el recurso es un individuo neoapto. Mientras se mantenga adulto y saludable, el individuo permanece ocupando el recurso, sea este alimenticio, espacial o sexual, siendo respetado naturalmente por sus congéneres.

Al nivel interespecífico, los procesos macroevolutivos de diferenciación de nichos y de divergencia de caracteres favorecen la coexistencia pacífica entre las especies o variedades divergentes. Especies simpátricas próximas filogenéticamente (del mismo género) consiguen coexistir en el mismo hábitat por que consumen diferentes recursos o el mismo tipo de recursos en tiempo o espacio distintos, evitando con eso la competencia. Por ejemplo, dos especies congéneres de roedores cavadores, *Thomomys bottae* y *T. umbrinus*, solapan su distribución en el sur de Arizona, pero ocupan diferentes tipos de suelos y vegetación; *T. bottae* vive en suelos friables profundos de las praderas del desierto mientras que *T. umbrinus* ocupa suelos más superficiales asociados a zonas forestadas (Orr, 1986: 259). Así, aunque coexistan en la misma área geográfica, ambas especies evitan competir entre ellas. Las gaviotas *Larus argentatus* y *L. fuscus* están separadas por diferencias ecológicas y comportamentales en el área de solapamiento de nichos, disminuyendo las posibilidades de competencia y de hibridación (Orr, 1986: 255). Dos especies de serpientes simpátricas del género *Hemiaspis* son pequeñas y con fenotipos muy similares, pero, una se alimenta de lagartijas y la otra de ranas, siendo que las dos ocupan ambientes levemente diferentes (Shine, 1995: 159). Las especies de pelícanos *Pelecanus onocrotalus* y *P. rufescens* ocurren en los mismos lagos de África, incluso alimentándose de las mismas especies de peces, principalmente *Tilapia* y *Haplochromis*, y se suponía que existía, por lo tanto, fuerte competencia. Sin embargo, la observación detallada del comportamiento alimentario demuestra que *P. onocrotalus* se alimenta en grupos, lejos de la orilla y captura peces grandes, mientras que *P. rufescens* se alimenta en forma solitaria, más cerca de la orilla y captura peces menores que los de la otra especie (Orr, 1986: 258), por lo tanto, las evidencias apuntan a que ellas no compiten por el alimento aunque se alimenten en los mismos lagos y de las mismas especies. Es muy conocida la tesis de Lack (apud. Odum, 1988: 241; Colinvaux, 1985: 115), realizada en las islas británicas, sobre dos especies semejantes de cormoranes, *Phalacrocorax carbo* y *P. aristotelis*. Ambas se alimentan en las mismas aguas y nidifican en los mismos acantilados, supuestamente compitiendo entre

ellas. El estudio de Lack demostró que, en realidad, ellas nidificaban en lugares distintos y que se diferenciaban en la dieta básica, siendo que *P. carbo* se alimenta en aguas profundas, consumiendo peces y animales de fondo como lenguados y camarones, mientras que *P. aristotelis* captura peces y anguilas que habitan las aguas superiores. Odum (1988: 241) afirma sobre este ejemplo: “... **las dos especies estrechamente emparentadas ... pueden haber desarrollado necesidades o preferencias diferentes, que impiden eficazmente la competencia**”.

COMPORTAMIENTO TERRITORIAL

Mientras el individuo territorial se mantenga neoapto, es respetado por los demás individuos coespecíficos. Para esto, los individuos territoriales se someten frecuentemente a pruebas de neoaptitud en el contexto agonístico. Si demuestran ser neoaptos, permanecen ocupando el recurso espacial. El mantenimiento del territorio por un individuo neoapto, inclusive después de un conflicto, es benéfico para la población y para la especie, porque eso asegura que ese individuo disponga de recursos suficientes para reproducirse y, así, favorecer el éxito de renovación de la amplitud de neoaptitud en la siguiente generación. De aquí la importancia biológica del respeto natural por los recursos ocupados por individuos adultos y saludables. Si no supera la prueba, es sustituido por un individuo que pertenecía a la amplitud de reserva, lo que también es adaptativo, visto que siempre terminan quedándose con el territorio individuos neoaptos.

Como quien estaba en el territorio continúa en él si se mantiene neoapto, nadie gana ni pierde territorio después de la resolución del conflicto, por lo tanto, no existe competencia por interferencia. Como las pruebas de neoaptitud se realizan a través de comunicación agonística inofensiva, tampoco existe agresión verdadera.

RESPECTO NATURAL DEL ESTATUS REPRODUCTIVO

En varios grupos sociales polígamos, la función reproductiva es privilegio de un macho o de muy pocos, a los que los neodarwinistas llaman de “individuos dominantes” o “machos alfa”. Esta supuesta “jerarquía social” se estructura a través de la agresión: los machos alfa imponen su estatus sexual “ganando” los conflictos agresivos. En este contexto, a los que “pierden” los conflictos los neodarwinistas los llaman “individuos subordinados”.

Para la teoría de la coexistencia pacífica, no hay jerarquía social, sino pruebas de neoaptitud a través de comunicación agonística (sin competición ni agresión verdadera). Una vez ocupado el recurso sexual, los individuos que cumplen la función reproductiva son sometidos a constantes pruebas de neoaptitud, siendo respetados naturalmente mientras las superen, con lo que mantienen su estatus de reproductores. Cuando pierden neoaptitud son rápidamente identificados en estas pruebas y substituidos por neoaptos de reserva. Por otro lado, los individuos de la amplitud de reserva generalmente cooperan con la reproducción de los efectivos, ayudando con el éxito de la unidad reproductiva como un todo. De esta manera, tanto neoaptos efectivos cuanto de reserva favorecen el éxito de renovación de la amplitud de neoaptitud.

SOBRE LOS PERÍODOS DE ESTRÉS SOCIAL Y AMBIENTAL

Muchas especies de animales habitan ambientes donde se intercalan períodos de escasez con períodos de abundancia, como ocurre, por ejemplo, en regiones templadas. En la región tropical, existen las estaciones climáticas lluviosa y seca, y al ritmo de ellas, el nivel y flujo de las aguas varían de estación en estación. El pasaje de la abundancia para la escasez es sentido por todas las poblaciones naturales y siempre resulta en un aumento de mortalidad. Para los neodarwinistas, este es un terreno propicio para argumentar que es allí, en esos períodos de estrés, que la lucha competitiva y agresiva por la sobrevivencia se encarniza y la selección natural es más rígida y determinante: sólo sobreviven los más aptos. Es por estos embudos genéticos de la población que la selección natural hace sentir sus efectos en la evolución orgánica, un argumento típicamente malthusiano.

El hecho es que la mortalidad realmente aumenta en los períodos de escasez, pero, antes de una síntesis conclusiva, cabe preguntarse: ¿los que sobreviven son realmente los individuos más aptos de la población?. Quién muere, quién sobrevive y por qué, son cuestiones fundamentales para comprender la situación socioambiental de estrés y sus consecuencias evolutivas. Un análisis más profundo nos lleva a responder que no existe necesariamente una relación directa entre aptitud darwiniana y sobrevivencia en los períodos difíciles.

Para la teoría de la coexistencia pacífica, en este contexto estresante los individuos continúan coexistiendo pacíficamente. Los aumentos en la tasa de mortalidad se deben al efecto poblacional del consumo pacífico y no a una competencia agresiva. O sea, los que mueren, no mueren por ser genéticamente menos adaptados, ni por que fueron agredidos mortalmente en una cruel batalla por la sobrevivencia, sino porque, en su búsqueda pacífica por los escasos recursos disponibles, no encontraron la cantidad suficiente para mantenerse neoaptos. De la misma manera, los que sobreviven lo hacen, no porque sean genéticamente mejores, ni porque vencieron a todos sus oponentes en una batalla campal, sino porque, en la búsqueda pacífica de recursos disponibles, encontraron lo suficiente para mantenerse neoaptos. En el contexto de escasez, la búsqueda y consumo pacífico de recursos disponibles y el respeto natural por los recursos ocupados continúa siendo la regla de coexistencia, bastando que el individuo se mantenga saludable para continuar buscando y consumiendo. De hecho, la mortalidad sucede por vejez, enfermedad, predación, inanición, o simplemente, accidente. Los factores de muerte natural no incluyen la competencia ni la agresión verdadera - excepto en la especie humana ("Hipótesis del Error Evolutivo" - Bardier, 2001). Sea en períodos de escasez o de abundancia, la mortalidad siempre sucede dentro de la organización pacífica y cooperativa que rige el sistema vida.

En un momento de estrés social o ecológico, invertir las pocas energías que se tienen para sobrevivir a la escasez, en conductas agresivas "contra todos", no es ventaja adaptativa. Los riesgos y costos de la agresión verdadera en esas circunstancias no compensan los beneficios de la obtención, por interferencia, de los recursos existentes, visto que la situación de estrés continuará después del conflicto. Insistir colectivamente con conductas agresivas, disminuye las chances de que algún individuo de la población sobreviva con salud para poder renovar la amplitud de neaptitud en la próxima estación de abundancia. El hecho de que exista poca disponibilidad de recursos en el ambiente no aumenta los índices de comportamientos verdaderamente agresivos, como defienden darwinistas, a pesar de que aumenten los conflictos y la cantidad de pruebas de neaptitud ritualizadas para resolverlos. La coexistencia pacífica no se transgrede a pesar del estrés social y ecológico.

REDES DE COOPERACIÓN

Como cooperación se entiende cualquier “interacción social o ecológica donde al menos un individuo resulta beneficiado y ninguno perjudicado”. Se trata de comportamientos relativamente fáciles de observar, identificar, describir y cuantificar en la naturaleza. Son múltiples los ejemplos de cooperación que existen donde la vida favorece la vida. Todos los sistemas naturales se basan en alguna forma de cooperación entre sus partes y, al mismo tiempo, con los sistemas relacionados. Esto es válido desde los sistemas bioquímicos y genéticos hasta los ecosistemas y el Planeta Gaia.

Las conductas positivas se expresan en varios niveles y de formas diversas. En el nivel orgánico y comportamental, la cooperación puede ser social, entre individuos de la misma especie, o ecológica, entre especies diferentes. Toda especie que vive en grupos practica algún tipo de cooperación social. Teniendo en cuenta las relaciones entre ellos, la cooperación puede ser recíproca, a través del intercambio inmediato de favores (reciprocidad y mutualismo); del intercambio mediato (altruismo recíproco); o ser altruista, cuando no hay reciprocidad (favores sin retorno). En las relaciones entre las especies de una biocenosis son muy comunes la protooperación, el mutualismo, el comensalismo, el inquilinismo y el epifitismo.

Para la teoría de la coexistencia pacífica, el comportamiento cooperativo se fija rápidamente en la población porque favorece la manutención del estado neoapto y la renovación de la amplitud de neoaptitud. De aquí que la cooperación sea la interacción más evidente y común de la naturaleza, tanto en el nivel intraespecífico cuanto interespecífico. En corto, medio o largo plazo, la cooperación siempre trae un beneficio social que favorece el éxito de la amplitud de neoaptitud, resultando en mayor adaptación biológica. Por ejemplo, el cuidado parental, una forma de cooperación filial, favorece la adaptación en cuanto asegure que los hijos alcancen el estado neoapto. Cuanto mayor la cooperación entre los individuos, mayores los beneficios colectivos y mayor el éxito de renovación de la especie, lo que explica la elevada frecuencia del comportamiento cooperativo en la naturaleza.

REDES TRÓFICAS

El ciclo trófico se mantiene auto-organizado y auto-regulado mientras las especies consigan renovar las amplitudes de neoaptitud de sus poblaciones. La orina, los restos fecales y los cuerpos en necrosis provenientes de todos los seres vivos van a favorecer el éxito de renovación de las amplitudes de neoaptitud de todos los organismos descomponedores y carroñeros. Estos transforman esos residuos en moléculas orgánicas e inorgánicas asimilables por los organismos autótrofos, que favorecerán sus respectivas amplitudes con eso. El crecimiento vegetal se convierte en masa alimenticia para herbívoros, que a su vez alimentan a los carnívoros. Los parásitos se nutren de todos los niveles tróficos. De esta manera, se forman lazos de retroalimentación y mecanismos de auto-regulación que organizan y estructuran las redes tróficas dentro de los ecosistemas. En este proceso sistémico, todas las especies renuevan las amplitudes de neoaptitud de sus poblaciones, sean presas o depredadores.

LA DEPREDACIÓN COMO ÚNICA INTERACCIÓN NEGATIVA DEL SISTEMA VIDA

No hay competencia por explotación, sino efectos del consumo pacífico; tampoco hay competencia por interferencia, sino comunicación agonística para solucionar conflictos sociales pacíficamente, sin agresión verdadera. La única interacción negativa representativa dentro del sistema vida no se da en el nivel social, sino en el ecológico: la depredación. En esta interacción, biológicamente necesaria, una de las partes sale beneficiada, el depredador, y la otra sale perjudicada, la presa. Pero, depredadores y presas han convivido a lo largo de millones de años, afectándose mutuamente en un proceso de coevolución. A pesar de la fuerte presión predatoria, la especie depredadora no extingue la especie presa.

Para la teoría de la coexistencia pacífica, la coevolución depredador/presa ocurre por que el depredador no afecta la renovación de la amplitud de neoptitud de la población presa. Esto resulta directamente en una relación de sustentabilidad natural que permite la coevolución. En el caso de la dieta carnívora, depredando solamente individuos no neoptos (jóvenes, viejos, enfermos o accidentados), como ocurre con los grandes vertebrados predadores; o depredando sólo una porción sustentable de individuos neoptos, como ocurre en los vertebrados predadores de pequeño y mediano porte. En el caso del herbivorismo, el depredador no consume toda la presa, sino una parte de ella, permitiendo que tenga lugar la regeneración vegetal. En el caso del parasitismo, hay una tendencia a la convivencia entre parásito y hospedero, al menos lo suficiente para que el hospedero se reproduzca (para lo cual precisa mantenerse neopto). Otras veces el parasitismo evolucionó hacia el comensalismo y el mutualismo. En todos estos casos, ocurre la renovación de la amplitud de neoptitud de la población presa.

ESPECIACIÓN EN COEXISTENCIA PACÍFICA

Ningún modelo nuevo de especiación es propuesto en esta teoría, pero, los modelos clásicos son reexplicados en términos de éxito de la amplitud de neoptitud, siendo que todo el proceso de divergencia macroevolutiva ocurre en coexistencia pacífica.

La nueva especie es originada a través del sistema evolutivo de la amplitud de neoptitud. Los fenómenos macroevolutivos solamente son posibles si los cambios fenotípicos ocurridos en el proceso no perjudican el estado neopto de los individuos de la población divergente, permitiendo que se renueve la amplitud de cada generación implicada en tal proceso. Probablemente ocurren cambios epigenéticos afectando de forma integrada los organismos, las poblaciones y su ecología. No es necesaria la acción de la selección natural. Es suficiente que los individuos se mantengan neoptos.

Todos los modelos de especiación propuestos en biología se basan en el mismo hecho: la nueva especie pasa a ocupar un nuevo nicho disponible. Esto significa que la población divergente evita la competencia con la forma parental, visto que se diferencian en la forma de explotar el ambiente. Lo hacen a través de dos fenómenos naturales bien conocidos por los biólogos evolutivos: la divergencia de caracteres y la diferenciación de nichos. Estos procesos favorecen la coexistencia pacífica y evitan la competencia y la agresión, lo que beneficia el éxito de la amplitud de neoptitud a lo largo de las sucesivas generaciones involucradas en la especiación. Se pasa de una coexistencia pacífica intraespecífica a una interespecífica. La coexistencia pacífica existía antes, continúa durante el proceso de formación de variedades, y

se fortalece con el surgimiento de una nueva especie adaptada a un nicho diferente y disponible en el ecosistema.

Resultado de la divergencia orgánica y la diferenciación ecológica, las especies simpátricas y filogenéticamente próximas se diferencian ecológica y comportamentalmente ocupando nichos diferentes, o, cuando están solapados, se diferencian en la forma de explotación, como por ejemplo, cuando se utiliza el mismo tipo de recursos en espacios o tiempos diferentes. Para explicar esto último, los neodarwinistas recurren al “fantasma del pasado competitivo”, donde la coexistencia actual resultó de un proceso de exclusión competitiva que hubo en tiempo pretérito (una suposición sin pruebas fósiles), o sea, hoy las especies simpátricas conviven sin competir por que ya lo hicieron y se excluyeron mientras especiaban. Begon et al. (1995) afirma al respecto: **“Como alternativa de la competencia actual se puede invocar siempre el fantasma del pasado competitivo para explicar los esquemas observados hoy en día. Pero puede ser invocado con tanta facilidad porque resulta imposible observarlo y por consiguiente refutarlo”**. Para la teoría de la coexistencia pacífica, nunca hubo competencia, apenas un proceso de transformación de coexistencia pacífica intraespecífica para una interespecífica. La especiación ocurre generalmente en poblaciones aisladas, sin posibilidades de competir con la población ancestral. Inclusive el propio aislamiento reproductivo ocurre sin necesidad de competencia ni agresión. Durante los fenómenos macroevolutivos los individuos siempre consumen pacíficamente recursos disponibles y respetan naturalmente los recursos ocupados. La coexistencia pacífica ya existía antes del inicio de la especiación y evoluciona con el proceso de diferenciación ecológica.

VIDA FAVORECE MÁS VIDA

Para la presente propuesta, la vida está organizada en una red social y ecológica que evolucionó basada en el beneficio colectivo y no en el éxito individual. La visión de la naturaleza es, por lo tanto, opuesta a la visión darwiniana. En lugar de una lucha por la sobrevivencia entre individuos egoístas, competitivos y agresivos, se defiende que la vida se organiza en sistemas pro-colectivos que favorecen la renovación de rica biodiversidad de especies, y por lo tanto, la evolución de la vida.

La depredación, la coexistencia pacífica y la cooperación son los comportamientos que caracterizan la biocenosis, definiendo la organización socioeconómica de todo el ecosistema. De los tres, la depredación es la única y necesaria interacción ecológica negativa, y lo es apenas para los individuos presa, pero no impide que las poblaciones presa renueven sus amplitudes de neoptitud, evitando la coextinción y permitiendo la coevolución. Además, se trata de una interacción ecológica vital en la organización y estabilidad de los ciclos tróficos y en el mantenimiento de la biodiversidad. Trabajando con la fauna costera rocosa, Paine (en Begon et al., 1995) realizó un clásico experimento de remoción, eliminando un depredador de sus parcelas experimentales, la estrella de mar *Pisaster ochraceus*. Se trata de una especie carnívora generalista, que depredaba activamente sobre especies de moluscos que vivían fijos en las rocas (balanos, mejillones, lapas, quitones, bucinos). Sus resultados demostraron que la ausencia de este depredador altera y disminuye la diversidad de la comunidad local, lo que llamó de “coexistencia mediada por el explotador”, donde el explotador es un carnívoro. Paine encontró que la comunidad de moluscos se simplificó gravemente: pasó de 15 especies totales antes de la remoción, a tener 8 donde la estrella carnívora fue eliminada. La especie de mejillón

Mytilus californicus aumentó su abundancia hasta dominar la comunidad; las otras la disminuyeron (los individuos emigraban) y todas las lapas, menos una, desaparecieron.

Fuera del contexto de la depredación, todo el resto del ecosistema se basa en la cooperación y la coexistencia pacífica intra e interespecífica. Los comportamientos competitivos y agresivos, aunque ocasionales, tienden a ser evitados. Por esta razón, el ecosistema es definido, en esta teoría, como un "sistema socioeconómico de coexistencia pacífica". En él, la regla natural es la "vida favoreciendo más vida", y no la vida agrediendo la vida en una eterna lucha para seleccionar los individuos más aptos. Muchos fenómenos naturales se encuadran dentro de este contexto y ellos pueden esclarecer lo que significa, para esta propuesta, que la vida favorece más vida. De hecho, varias especies de grupos diferentes favorecen el éxito de la amplitud de neoptitud de muchas otras especies, a través de diferentes formas de cooperación interespecífica y coevolución. La riqueza de especies que coexisten en los bosques tropicales y en los corales, *hotspots* de biodiversidad, se puede comprender basándose en esta regla natural. Por ejemplo, en un hectárea de Mata Atlántica del sur de Bahía fueron encontradas 456 especies de árboles (Thomas et al., 2008); súmesele la riqueza faunística, de plantas no-arborescentes, de hongos y microorganismos, y se llegan a millares de especies conviviendo en el mismo espacio y tiempo en apenas 100mx100m de floresta. Un ejemplo más evidente de cómo la vida favorece vida lo constituye la selva amazónica, donde una similar biodiversidad evolucionó sobre suelos pobres en nutrientes (Schubart et al., 1984). La coexistencia de altos índices de biodiversidad no puede ser explicada por los comportamientos agresivos y competitivos, visto que ellos perjudican la convivencia de las especies. La coevolución de tanta riqueza biológica en simpatria sólo puede ser favorecida a través de la coexistencia pacífica y de la cooperación. Mientras que la competencia separa, la cooperación, une.

Otros ejemplos se encuadran a favor de estos argumentos. En las florestas neotropicales es típico observar árboles centenarios, enormes, sustentando en sus ramas una rica biodiversidad de microorganismos, hongos, líquenes, orquídeas, bromelias, enredaderas y otras especies epífitas y comensales. Enorme biodiversidad de invertebrados y vertebrados usan como hábitat las ramas de esos árboles en forma temporal o permanente. En otras palabras, un único individuo de una población de una especie de árbol favorece el éxito de la amplitud de neoptitud de una enorme variedad de especies animales y vegetales que en él se sustentan.

La flora intestinal es otro caso similar. Aquí, el aparato digestivo de un único individuo mantiene un microecosistema de múltiples organismos unicelulares comensales y simbioses. Todas las amplitudes de neoptitud de las poblaciones de este microambiente, de alta biodiversidad, tienen éxito en su renovación, gracias a un único individuo hospedero. A su vez, el estado neoptito de ese hospedero también es beneficiado, por ejemplo, cuando la flora intestinal coopera con la digestión de sustancias indigeribles, como la celulosa en los animales herbívoros y omnívoros. Son muchas las especies que hospedan en sus aparatos digestivos millares de estos micro-organismos, desde termitas y hormigas hasta aves y mamíferos, incluyendo el ser humano.

La gran mayoría de las especies de plantas conocidas se renuevan gracias a un mutualismo practicado con hongos y con bacterias simbioses, que están asociadas a las raíces de la planta, lugar de intercambio de nutrientes vitales para ambas partes. Las micorrizas son asociaciones mutualistas entre un hongo y el tejido radicular de la mayoría de las plantas superiores (Begon et al., 1995). El hongo coopera suministrando nutrientes minerales a la planta, como nitrógeno, y obtiene en cambio, recursos de carbono orgánico sintetizados por el hospedero. Por el lado de las plantas, incluye los helechos, las gimnospermas, las angiospermas,

todos los árboles de un bosque, las gramíneas de los campos. Por el lado de los hongos, la gran diversidad de hongos mutualistas incluye basidiomicetes y ascomicetes en las ectomicorrizas, y el género *Endogone*, endomicorrítico, de mutualismo obligatorio. Otra asociación similar sucede con diversos procariontes fijadores de nitrógeno y raíces vegetales de muchos tipos diferentes de plantas. El ejemplo más conocido es el mutualismo entre bacterias rizobiales, *Rhizobium*, y el grupo de las leguminosas. Los líquenes son otro caso de simbiosis entre algas y hongos, también biodiverso. O sea, la cooperación de hongos y bacterias favorece la renovación de casi toda la vegetación de la mayoría de los ecosistemas terrestres.

Otros claros ejemplos son la polinización de las flores y la dispersión de semillas por especies animales. Especies de plantas floridas favorecen la sobrevivencia y evolución de una biodiversidad enorme de animales polinizadores, como aves, en especial los picaflores, micromamíferos, principalmente murciélagos, y una gran variedad de insectos, destacando las mariposas, abejas y avispas. En la mayoría de los casos, una única especie de planta florida beneficia varias especies polinizadoras, aunque existan casos de máxima especificidad (por ej., orquídeas). Todas las especies que participan de esta interacción se renuevan y coevolucionan cooperando recíprocamente. Lo mismo sucede con los diversos animales que dispersan las semillas de los frutos que comen, siendo que muchas plantas dependen de esta interacción cooperativa no sólo para dispersión, sino también para interrumpir la dormancia de las semillas y poder germinar.

La existencia de disturbios dentro del ecosistema favorece la coexistencia pacífica de un mayor número de especies. Por ejemplo, en los bosques tropicales, cuando los vientos fuertes derrumban un gran árbol, se crea un pequeño claro, formándose un nuevo microambiente que será colonizado por varias especies pioneras, secundarias y descomponedoras de la madera del árbol. Gracias a la existencia de disturbios similares a estos, todas esas especies consiguen renovar sus respectivas amplitudes de neaptitud, cada una a su debido tiempo y lugar, evitando la competencia entre ellas.

Cuanto más diverso y complejo es el ecosistema, mayor es la probabilidad de encontrar un nicho disponible y especiarse pacíficamente, de tal forma que la biodiversidad favorece la evolución de más biodiversidad. La propia extinción de especies favorece la especiación en coexistencia pacífica, al dejar los nichos que ocupaban disponibles para ser conquistados por nuevas especies. Ambos hechos explican los incesantes aumentos en biodiversidad y biocomplejidad después de las extinciones en masa (Primack & Rodrigues, 2001). El ejemplo más divulgado es la extinción de los dinosaurios y la posterior irradiación adaptativa de aves y mamíferos.

Se entiende, entonces, que la vida se organiza a través de un sistema socioeconómico de coexistencia pacífica, el cual se autoregula por medio de interacciones ecológicas y sociales positivas, aquellas que favorecen el éxito colectivo. Se trata, entonces, de un proceso natural de sustentabilidad que permite la renovación de una rica diversidad de especies.

RECAPITULANDO LOS PUNTOS PRINCIPALES

La teoría evolutiva de la coexistencia pacífica se constituye en una nueva explicación sobre la evolución de los seres vivos a través de un original sistema evolutivo, a partir del cual se realiza una reinterpretación del conocimiento biológico actual. Los argumentos propuestos explican todos los fenómenos principales conocidos en biología, desde la genética de poblacio-

nes hasta los procesos macroevolutivos.

El funcionamiento del sistema evolutivo de la amplitud de neoaptitud se expresa en cinco enunciados que describen y explican cinco niveles de análisis biológico: la condición orgánica de los individuos (primer enunciado); sus relaciones sociales (segundo enunciado); la materialización del sistema evolutivo en la población (tercer enunciado); su evolución en el tiempo (cuarto enunciado); la evolución de las especies y la organización del ecosistema (quinto enunciado). Se trata de un sistema natural de la población, concreto, observable, complejo, diverso, dinámico y muy flexible a los cambios evolutivos. Todas las propiedades sistémicas en las cuales se basa la visión holística pueden ser trabajadas en este marco teórico. Por ejemplo, es posible reconocer propiedades emergentes, como los beneficios de la cooperación sobre la amplitud de neoaptitud; procesos de auto-organización, como las pruebas de neoaptitud; mecanismos de retroalimentación, como la reproducción en la renovación de la amplitud; y relaciones de sustentabilidad, como ocurre entre depredadores y presas.

La teoría de la coexistencia pacífica predice la evolución de altos índices de variación intraespecífica y de biocomplejidad. La existencia de gran diversidad biológica se debe a que en el sistema evolutivo de la amplitud de neoaptitud se fijan todos los caracteres genéticos, aprendidos, estocásticos, neutros, poco o muy adaptativos; basta que no perjudiquen el estado neoapto. Como todas estas variaciones se fijan y acumulan en la población, la acción de la amplitud resulta también en un aumento de la biocomplejidad orgánica.

Dentro de la misma amplitud de neoaptitud, distintos caracteres pueden estar evolucionando por diferentes mecanismos evolutivos, como el neutralista, el neolamarckiano, el epigenético, el sistémico o incluso el neodarwiniano; la única condición biológica es que, en su camino evolutivo, no perjudiquen el estado neoapto. Esto le otorga a la teoría de la coexistencia pacífica, un carácter unificador dentro de la biología evolutiva, visto que integra en su esqueleto teórico todas las principales teorías evolutivas propuestas en la academia. En este abordaje sistémico, la selección natural es considerada como una excepción y no como el factor principal de la evolución, y cuando eventualmente ocurre, actúa acelerando el proceso de fijación de nuevas características muy adaptativas dentro de la amplitud de neoaptitud.

Mientras que, para las teorías darwiniana y neodarwiniana, los comportamientos egoístas, competitivos y agresivos son adaptativos, no lo son para la teoría de la coexistencia pacífica, pues se trata de conductas que perjudican tanto el mantenimiento del estado neoapto como el éxito de renovación de la amplitud de neoaptitud. Los comportamientos adaptativos que favorecen tal mantenimiento y renovación, son la propia coexistencia pacífica, la cooperación, evitar la competencia y evitar la agresión verdadera. La única interacción negativa es la depredación, biológicamente necesaria; y lo es apenas en el nivel individual de la presa, siendo naturalmente sustentable en el nivel poblacional, pues el depredador no impide que la población presa renueve su amplitud.

El proceso macroevolutivo de formación de nuevas especies ocurre en coexistencia pacífica, a través de la ocupación de nuevos nichos ecológicos disponibles, evitándose la competencia (por explotación o por interferencia) con la especie parental. La diferenciación de nichos y la divergencia de caracteres permiten que la coexistencia pacífica que existía antes, continúe durante y después del proceso de divergencia evolutiva. La organización de los flujos energéticos y materiales en los ecosistemas naturales se define como un sistema socioeconómico de coexistencia pacífica, el cual permite la renovación de innumerables especies en el mismo ambiente, coevolucionando de manera sustentable. Redes complejas de cooperación directa o indirecta, recíproca o altruista, intra o interespecífica caracterizan el sistema vida. Millares de

especies viven favoreciendo el éxito de la amplitud de neoptitud de otros tantos millares de especies. Es la vida favoreciendo más vida.

Desde el punto de vista epistemológico, se trata de un sistema poblacional factible de experimentación científica. Todo el sistema evolutivo descrito aquí está basado sobre el concepto de neoptitud, el cual define una condición biológica, la de “adultos saludables”, un hecho natural que puede ser observado, descrito y cuantificado en las poblaciones naturales. Los biólogos de campo y de la conservación trabajan habitualmente tanto con madurez sexual, como con las condiciones sanitarias de la vida silvestre.

Las nuevas ideas presentadas aquí permiten hacer una síntesis del mundo natural y su dinámica espacio-temporal con una visión distinta a la propuesta darwiniana. En lugar de un mundo de egoístas en lucha y competencia agresiva, se describe un mundo cooperativo de individuos coexistiendo pacíficamente. Este punto de vista, de fuerte base kropotkiniana, es también una visión perfeccionada de la forma rousseauiana de visualizar el mundo vivo y su evolución.

PRINCIPALES DIFERENCIAS CON LA TEORÍA DE LA SELECCIÓN NATURAL

Para visualizar de forma esclarecedora las diferencias entre ambas teorías, fue usado el formato de una tabla comparativa, donde los distintos argumentos son colocados lado a lado. Esto le permite al lector tener una visión más clara, amplia y objetiva, con la intención de que elabore una síntesis sacando sus propias conclusiones.

TEORÍA DE LA SELECCIÓN NATURAL

Adaptación Biológica: Para la biología en general, independiente de que teoría evolutiva, son adaptativas aquellas características biológicas que benefician la sobrevivencia, el desarrollo y la reproducción. Pero para darwinistas y neodarwinistas, el grado de adaptación debe estar directamente relacionado al éxito reproductivo, sino, no hay selección natural. Relacionada al concepto de aptitud darwiniana, cuanto más adaptado el individuo, más se reproduce, más apto es. Los individuos que poseen las formas menos adaptadas, se reproducen menos y son menos aptos. Para los neodarwinistas, la adaptación es determinada por las variantes genéticas seleccionadas (visión reduccionista).

Aptitud Darwiniana: Se parte del supuesto de que hay una relación directa entre el éxito reproductivo y el grado de adaptación, y se llama a dicha relación de aptitud darwiniana. Esto explica la reproducción diferencial. Los individuos que se reproducen más en la población son los mejor adaptados, y por lo tanto, los

TEORÍA DE LA COEXISTENCIA PACÍFICA

Adaptación Biológica: Relacionada al concepto de neoptitud. Individuos saludables son individuos adaptados. La falta de adaptación provoca la pérdida de salud. Caracteres genéticos/fenotípicos adaptados son aquellos que favorecen, mantienen o al menos no perjudican el estado neoapto. La adaptación está directamente relacionada con la salud de los organismos.

Estado Neoapto o Neoaptitud: Relativo a dos condiciones biológicas – salud y edad reproductiva. Todos los individuos adultos y saludables (adaptados) pueden potencialmente reproducirse con éxito; la reproducción diferencial depende de muchos factores orgánicos, individuales, sociales y ecológicos. No se trata

“más aptos”; los que se reproducen con menor éxito están poco adaptados, siendo los “menos aptos”; mientras que aquellos que no se reproducen no están adaptados y son “no aptos”.

Mecanismo de la Selección Natural: En una población donde hay variabilidad fenotípica, la naturaleza selecciona los individuos más aptos, o sea, aquellos que presentan las características mejor adaptadas y que, debido a eso, se reproducen más (éxito individual). Para los neodarwinianos, las mutaciones al azar son una fuente de novedades evolutivas que serán filtradas por la selección natural, fijando en la población sólo los caracteres más aptos. Para ellos, lo que importa es dejar mayor número de genes en la siguiente generación. Cuanto mayor el éxito reproductivo de los individuos que poseen los genes mejor adaptados, más rápido aumenta su frecuencia en la población, sustituyendo así las formas menos aptas de esos caracteres (pues los individuos que los poseen se reproducen menos). Esta capacidad de sustitución fue matemáticamente descrita como “eficacia darwiniana”, estando directamente relacionada a la reproducción diferencial. Si tal mecanismo se repite a lo largo de las generaciones para los mismos caracteres, se espera que toda la población termine poseyendo solamente las características seleccionadas. Si esa acción se repite en todas las poblaciones, se espera que la especie posea solamente los caracteres más aptos.

Papel Evolutivo de la Reproducción: La selección natural es inherente a la reproducción diferencial; ella actúa seleccionando las características mejor adaptadas a través de los que más reproducen. Para el neodarwinismo, más apto es aquel individuo que transmite mayor número de genes a la generación siguiente (visión reduccionista).

Selección Sexual: En muchas especies, los caracteres sexuales secundarios evolucionaron específicamente para atraer el sexo opuesto. Los individuos que poseen

de individuos más o menos neoaptos; o se es neoapto o no se es. Eso es definido socialmente en los contextos sexuales y agonísticos, a través de las pruebas de neoaptitud.

Sistema de la Amplitud de Neoaptitud: No se trata de un “mecanismo”, sino de un proceso evolutivo de características sistémicas que actúa en las poblaciones naturales. En este sistema, lo que importa es el éxito del conjunto de individuos neoaptos de la población en renovar la amplitud de neoaptitud (éxito social). Cuanto más individuos neoaptos existan reproduciéndose en una generación, mayor el potencial de renovación de la amplitud de neoaptitud en la siguiente generación, aumentando las posibilidades de sobrevivencia de la población. A través de la reproducción exclusiva de individuos adultos y saludables, se fijan en la población todas las variantes que permiten al menos el “mantenimiento del estado neoapto”; y esto incluye características muy adaptativas, poco adaptativas o neutras, sean genéticas, aprendidas o resultado del azar. Cuantas más poblaciones renueven su amplitud, mayor el potencial evolutivo de la especie a lo largo del tiempo geológico.

Papel Evolutivo de la Reproducción: La principal función biológica de la reproducción es renovar la amplitud de neoaptitud en la siguiente generación. Cuanto más “unidades reproductivas” consigan procrear, mayor el éxito de la amplitud de neoaptitud, y por lo tanto, mayores las probabilidades de renovación de la especie. En el caso de la reproducción sexual, una segunda función adaptativa-evolutiva relevante es la producción de altos grados de variabilidad genética-fenotípica, lo que favorece el éxito de la amplitud de neoaptitud frente a los cambios ambientales en el tiempo y en el espacio.

Prueba de Neoaptitud: Para acceder a la reproducción, los individuos tienen que demostrar sólo que son neoaptos. Para esto, se someten a pruebas de fuerza,

los caracteres sexuales más llamativos copulan más, reproduciéndose más que los demás, siendo así seleccionados naturalmente. El interés egoísta por las hembras crea un conflicto entre los machos, que compiten entre sí. Los conflictos en el contexto sexual son solucionados a través del comportamiento agresivo – competencia por interferencia – donde los machos que ganan más conflictos acceden a mayor número de hembras, siendo entonces los más aptos.

de resistencia o de demostraciones físicas de salud y de madurez reproductiva. Estas pruebas de neoptitud se dan tanto en el contexto sexual, a través del cortejo y conductas similares, como en el contexto agonístico, decidiendo de forma pacífica la solución de los conflictos sociales. Los individuos que cumplen la función reproductiva dentro del grupo social son permanentemente sometidos a éstas pruebas de neoptitud, siendo respetados naturalmente mientras se mantengan neoptos, pero serán rápidamente sustituidos por neoptos de reserva si dejan de serlo.

Éxito Individual sobre Éxito Social: Como lo que importa es el éxito reproductivo, y quien se reproduce son los individuos, toda la teoría de la selección natural está basada en el éxito individual: los más aptos son los que tuvieron mayor éxito en reproducirse. La sociedad es una consecuencia del éxito individual, resultado de las relaciones competitivas, agresivas y del intercambio de favores entre individuos egoístas.

Éxito Social sobre Éxito Individual: Como lo que importa es el suceso de renovación de la amplitud de neoptitud a través del éxito del mayor número de unidades reproductivas por generación, el éxito colectivo es, biológicamente, mucho más importante que el egoísmo reproductivo darwiniano. Las sociedades naturales se organizan social y ecológicamente en función del bien colectivo, de manera sustentable, a través del sistema socioeconómico de coexistencia pacífica, donde la vida coevoluciona favoreciendo más vida.

Competencia y Agresión: El mecanismo de la selección natural se da en un contexto de “lucha” constante de todos contra todos por los recursos limitados, donde los comportamientos competitivos y agresivos son adaptativos: aquellos individuos que “ganan” los eventos competitivos o agresivos se quedan con el recurso disputado, aumentando su aptitud darwiniana.

Cooperación y Coexistencia Pacífica: Los comportamientos que favorecen el estado neopto y el éxito de renovación de la amplitud de neoptitud son la coexistencia pacífica, la cooperación, evitar la competencia y evitar la agresión. Por ser adaptativos, se fijan rápidamente en la amplitud de la población, lo que explica su alta frecuencia en la naturaleza.

Jerarquía Social: La descripción de la organización social de muchas especies está basada en la idea de una estructura jerárquica, donde se define como “individuo dominante” aquel que “gana más luchas” en la competencia intraespecífica por los recursos, en especial, por los recursos sexuales. Por medio de la agresión, el individuo dominante se impone autoritariamente a los “individuos subordinados”, y exige privilegios caros, como la reproducción exclusiva y el acceso prioritario a los mejores ítems alimentarios. Así, por selección natural, los individuos que están en la cima de la jerarquía son los más aptos.

Respeto Natural por el Estatus Reproductivo: Muchas especies que viven en grupos sociales se organizan de tal forma que pocos individuos se reproducen y el resto del grupo coopera. Esa organización social garantiza el éxito de las unidades reproductivas en las condiciones particulares del nicho ecológico específico. Los conflictos por el recurso sexual se resuelven en el contexto agonístico, pacíficamente, a través de pruebas de neoptitud, donde los que cumplen la función reproductiva tienen necesariamente que demostrar que son neoptos. Se trata de unidades reproductivas cooperativas, donde, de manera natural, se estableció un “acuerdo social” por medio del cual se decidió quien del grupo va a cumplir el papel reproductor y componer la amplitud efectiva, y quien va a cumplir el papel de

ayudante, componiendo la amplitud de reserva. Mientras demuestren que continúan siendo neoaptos, serán respetados naturalmente y mantendrán su estatus reproductivo. Ellos también tienen la responsabilidad de liderar, proteger y orientar al grupo, a veces mediando los conflictos sociales. El liderazgo de los reproductores y la cooperación de los ayudantes garantizan que la unidad reproductiva como un todo tenga éxito, favoreciendo el éxito de renovación de la amplitud de neoaptitud.

Diversidad Biológica: Dificultad para explicar la gran variabilidad de formas existentes en las poblaciones naturales, visto que se espera que, por efecto de la selección natural, se encuentren sólo las variaciones más aptas. Las misceláneas individuales y poblacionales de caracteres, de alta biodiversidad y biocomplejidad, son un problema práctico, vivencial, que perjudican la acción de la selección natural en las poblaciones naturales. Cuanto más diverso y complejo el universo intraespecífico, mayor la dificultad para que el mecanismo selectivo de caracteres particulares actúe a lo largo de muchas generaciones.

Diversidad Biológica: Esta teoría predice que se esperan altos índices de variación biológica en las poblaciones naturales, así como una tendencia natural a los aumentos de biodiversidad y biocomplejidad. Las diversas y complejas misceláneas individuales y poblacionales de caracteres son fácilmente explicables en el contexto del sistema evolutivo de la amplitud de neoaptitud, visto que en este sistema se fijan todas las variedades que no perjudican el estado neoapto, sean ellas neutras, poco o muy adaptativas, genéticas, aprendidas o resultado del azar.

Macroevolución por Exclusión Competitiva: Al igual que en el nivel intraespecífico, la competencia por explotación y por interferencia ocurren también en el nivel interespecífico. La separación de nichos entre especies filogenéticamente próximas y que coexisten en el mismo ambiente ocurrió por que, en el pasado evolutivo, las especies compitieron y se excluyeron mutuamente. Consecuencia de este supuesto "pasado competitivo", las especies diferenciaron sus nichos y "hoy" coexisten en simpatria. El proceso de especiación sucede, entonces, en un contexto de competencia.

Macroevolución en Coexistencia Pacífica: No se propone ningún nuevo mecanismo de especiación, pero se argumenta que el proceso macroevolutivo ocurre en coexistencia pacífica y no en un contexto competitivo. El comportamiento pacífico existe desde antes, continúa durante y se perfecciona con el surgimiento de nuevas especies. La coexistencia pacífica no se pierde en el proceso, pero se transforma de una interacción intraespecífica a una interespecífica, pasando a ocupar nichos diferentes a través de los procesos de diferenciación de nichos y divergencia de caracteres.

Reduccionismo Mecanicista y Atomista: Especialmente el neodarwinismo reduce todo el proceso evolutivo a las partes más elementales del ser vivo: los genes y su herencia. Darwin había considerado al individuo como la unidad de selección. Diversas propuestas neodarwinistas defienden la acción mecánica de la selección natural en los niveles parentales, grupales y macroevolutivos, siempre descritas matemáticamente en términos de genética de poblaciones y eficacia darwiniana.

Visión Holística/Sistémica: La amplitud de neoaptitud es un sistema organizado en una red de relaciones intraespecíficas, sobre la cual se organizan las poblaciones naturales, y en una red de relaciones interespecíficas, sobre la cual se organizan los ecosistemas (sistema socioeconómico de coexistencia pacífica). Todas las propiedades sistémicas de los seres vivos se aplican al funcionamiento y estructura de la amplitud de neoaptitud.

Se Opone a las Teorías Evolutivas Alternativas: Los argumentos centrales de la teoría de la selección natural son antagónicos con los argumentos de las principales teorías evolutivas alternativas: neutralismo, neolamarckismo, epigénesis y teoría sistémica. La selección natural no es una teoría unificadora en el marco de la biología evolutiva, aunque sea una teoría dogmática y hegemónica en los medios académicos de todas las ciencias.

Integra Todas las Teorías Evolutivas: La teoría de la coexistencia pacífica se presenta como “teoría unificadora” en el marco de la biología evolutiva, pues integra las principales teorías evolutivas aceptadas en la academia, incluyendo el darwinismo y el neodarwinismo. En la amplitud de neoptitud se fijan todos los caracteres que no perjudiquen el estado neoptito, independientemente del mecanismo por el cual momentáneamente esté evolucionando cada uno. La selección natural es excepcional en la naturaleza, un evento raro que, cuando ocurre, lo hace “acelerando” el proceso de fijación de nuevas características genéticas muy adaptativas en la amplitud de neoptitud.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco la atención dispensada y las críticas constructivas de los profesores Paulo Terra, Max de Menezes (†), Binael Soarez (†), Rosane Magalhaes, Gustavo Bressan, Raúl Maneyro, Fernando Costa, Carmen Viera, Carlos Altuna, Luis Acerenza, Graciela Izquierdo, Gabriel Francescoli, Miguel Simó y Fernando Pérez-Miles. Agradezco también el apoyo constante de familiares y amigos.

BIBLIOGRAFÍA

- Bardier G. 2001. Argumentos da Teoria Evolutiva da Coexistência Pacífica de interesse para educação ambiental: a procura da “Paz Solidária” - Anexo: Teoria Evolutiva da Coexistência Pacífica. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, BA.
- Bardier G. & Santee D. 1999. *Callithrix jacchus* (L.1758): ¿competencia o coexistencia pacífica?. Libro de Resúmenes IX Congreso Brasileiro de Primatología, Santa Teresa-Espírito Santo, Brasil, p. 33.
- Begon M., Harper J. L. & Townsend C. R. 1995. Ecología: individuos, poblaciones y comunidades. Ediciones Omega, Barcelona, España, 876 pp.
- Blanc M. 1982. Las teorías de la evolución hoy. Mundo Científico, 2(12): 288-303.
- Colinvaux P. 1985. ¿Por qué son escasas las fieras? Biblioteca de Divulgación Científica Muy Interesante, Ediciones Orbis, Madrid, España, 190 pp.
- Doménech J. L. 2000. Evolución regresiva del *Homo sapiens*: una nueva hipótesis evolutiva. Gijón, Asturias: Ed. J. L. Doménech. 231p.
- Eirl-Eibesfeldt I. 1978. El comportamiento agresivo de los animales. Selecciones Scientific American, “Comportamiento animal”, Blume, Madrid, España, p. 333-341.
- Futuyma D. J. 1992. Biología evolutiva. Sociedade Brasileira Genética, CNPq. 646 pp.
- Krebs J. R. & Davies N. B. 1993. An introduction to behavioural ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 432 pp.

- Kropotkin P. 1902. Mutual Aid: a factor of evolution. www.pitzer.edu/~dward/Anarchist.
- Nogueira P. 2009. O que nem Darwin imaginava. *Unespciência*. 3: 18-25.
- Odum E. 1988. *Ecologia*. Guanabara Koogan, RJ, Brasil. 434 pp.
- Orr R. T. 1986. *Biologia dos vertebrados*. Ed. Roca, SP, Brasil. 508 pp.
- Pianka E. R. 1982. *Ecología evolutiva*. Ediciones Omega, Barcelona, España. 376 pp.
- Rosen D. E. & Buth D. G. 1980. Empirical evolutionary research versus neo-darwinian speculation. *Systematic Zoology*. 29: 300-308.
- Schubart H. O., Franken W. & Luizão F. J. 1984. Uma floresta sobre solos pobres. *Rev. Ciência Hoje*, 2(1): 26-32.
- Thomas W., Carvalho A. M., Amorin A. M., Garrison J. & Santos T. S. 2008. Diversity of woody plants in the Atlantic Coastal Forest of southern Bahia, Brazil. In: W. Thomas (ed.), *The Atlantic Coastal Forest of Northeastern Brazil*. *Memories of the New York Botanical Garden*. 100: 21-66.
- Vaz-Ferreira R. 1984. *Etología: el estudio biológico del comportamiento animal*. Secretaria General de la Organización de los Estados Americanos, Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Washington, D.C., Serie de Biología, monografía nº 29, 150 pp.