

Sobre el uso de los conceptos de ciclo de vida e historia de vida en ecología y evolución

On the use of the concepts of life cycle and life history in ecology and evolution

Christian M. Ibáñez

Departamento de Ecología y Biodiversidad, Facultad de Ciencias de la Vida, Universidad Andrés Bello, Avenida República 440, Santiago, Chile.

*E-Mail: ibanez.christian@gmail.com

RESUMEN

Los conceptos de ciclo de vida e historia de vida tienen un amplio uso en ecología y evolución, pero no existe una definición formal de ambos conceptos. En esta revisión se examinan los conceptos utilizados en la literatura en términos jerárquicos. Los principales problemas detectados fueron asociados al objeto de la definición (individuos versus organismos) y a la jerarquía (individuos, poblaciones, especies). Adicionalmente, se detectó problemas en el uso de ambos conceptos asociados a traducciones erróneas desde los textos en inglés al español. Se sugiere utilizar los conceptos de ciclo de vida e historia de vida de Lincoln *et al.* 1998: "Ciclo de vida es la secuencia de eventos desde el origen como cigoto, hasta la muerte de un individuo"; "Características significativas del ciclo de vida a través del cual pasa un organismo, con referencia particular a las estrategias que influyen en la supervivencia y la reproducción". Finalmente, es importante no confundir ambos conceptos, no tratarlos como sinónimos, y su utilización desde una perspectiva jerárquica, por lo tanto, se debe explicitar si se está refiriendo a individuos, poblaciones, especies u otro linaje evolutivo de interés.

Palabras clave: especie, fenotipo, individuo, ontogenia, organismo, reproducción.

ABSTRACT

The concepts of life cycle and life history are widely used in ecology and evolution, but there is no formal definition of both concepts. In this assessment the concepts used in the literature in hierarchical terms are reviewed. The main problems detected were associated with the object of the definition (individuals versus organisms) and the hierarchy (individuals, populations, species). Additionally, problems were detected in the use of both concepts associated with erroneous translations from the texts from English to Spanish. It is suggested the use of the concepts of life cycle and life history of Lincoln *et al.* 1998: "Life cycle is the sequence of events from the origin as a zygote, until the death of an individual"; "Significant characteristics of the life cycle through which an organism passes, with particular reference to the strategies that influence survival and reproduction." Finally, it is important not to confuse both concepts, not treat them as synonyms, and their use from a hierarchical perspective, therefore, must be explicit if referring to individuals, populations, species or other evolutionary lineage of interest.

Keywords: individual, ontogeny, organism, phenotype, reproduction, species.

INTRODUCCIÓN

Los conceptos de ciclo de vida e historia de vida son ampliamente usados en ecología y evolución, pero su distinción es a menudo difusa, y los dos conceptos se usan indistintamente (Calow 1999). Con el interés de evitar estos problemas es necesario clarificar cada uno de los conceptos y tener muy claro cuáles son las diferencias entre ambos. Es así como para entender este problema se debe tener una buena comprensión del conocimiento científico asociado, el cual debe ser claro y preciso, y una de las maneras de depurar el problema es a través de la definición de sus conceptos (Mayr 1982; Bunge 1985). En una buena definición de los conceptos es crucial la utilización de la filosofía (la lógica y la epistemología) y así poder clarificar el conocimiento científico (Bunge 1985). Los grandes avances en biología han sido realizados por el desarrollo de nuevos conceptos y/o por la transformación radical o mejora de los antiguos, que a menudo son más importantes que los hechos y su propio descubrimiento (Mayr 1982). En el caso presentado aquí de confusión entre los conceptos de ciclo de vida e historia de vida se necesita clarificarlos y evidenciar cuales desechan y cuales son útiles o cuales requieren una mejora. Para conocer estos aspectos se aplicó un enfoque empírico mediante una consulta a la comunidad científica a través de una encuesta sencilla.

El ciclo de vida es un elemento fundamental para describir la vida de cualquier unidad biológica (e.g., individuos, especies), y muchas disciplinas biológicas (e.g., ecología, genética, evolución, biología del desarrollo y fisiología) estudian el ciclo de vida ya que es un vínculo importante entre los procesos individuales y poblacionales (Caswell 2001; Pechenik 2001) (Fig. 1, 2). A pesar de su amplio uso en ecología y evolución, el “ciclo de vida” todavía presenta ambigüedades conceptuales en relación con su definición (¿qué es un ciclo de vida?) y su uso (¿qué niveles jerárquicos o taxonómicos deberían usarse?). Muchos artículos y libros científicos consideran al ciclo de vida e historia de vida como sinónimos, debido a traducciones erróneas de los textos (e.g., Smith & Smith 2007), sin mencionar los niveles jerárquicos aplicables.

Por otro lado, el concepto de historia de vida es confundido con los rasgos de historia de vida o las estrategias de historia de vida (Calow 1999). Las historias de vida están constituidas por rasgos asociados a la fecundidad, supervivencia y algunos aspectos de su reproducción, como la edad y el tamaño de madurez, la inversión reproductiva, periodo reproductivo y el envejecimiento (Stearns 1992; Moreno-Klemming 2002; Stearns & Hoekstra 2005). Estas características se llaman “estrategias de historia de vida” y no deben confundirse con

la historia de vida por sí misma. De hecho, la teoría de historia de vida predice que las estrategias de historia de vida han sido seleccionadas para maximizar la adecuación biológica de los organismos (Stearns 1992; Moreno-Klemming 2002; Roff 2002). Esta predicción se basa en que la duración de las diferentes etapas de la vida de un individuo (e.g., crecimiento, madurez, senescencia) en términos de éxito reproductivo tienen implicaciones evolutivas (Stearns 1992; Moreno-Klemming 2002). Por esta razón se debe tener en cuenta que existe una parte intrínseca – genética, compromisos, efectos filogenéticos – y la parte extrínseca – selección expresada como efectos en edad y tamaño específico en la mortalidad y tasas de fecundidad (Stearns 2000; Stearns & Hoekstra 2005).

En este estudio se revisan los conceptos de ciclo de vida e historia de vida en base a su nivel jerárquico de aplicación. Adicionalmente se consultó mediante una encuesta a la comunidad científica hispanohablante sobre los problemas de ambos conceptos y se presentaron los más frecuentes en la literatura para una selección del más adecuado.

EL CONCEPTO DE CICLO DE VIDA BIOLÓGICO

DEFINICIONES

El ciclo de vida, aunque es uno de los conceptos más utilizados en ecología y biología evolutiva, no se ha definido formalmente. Los diccionarios tradicionales (e.g., RAE) describen un ciclo como “una serie de etapas a través de las cuales pasa un fenómeno periódico”; “Una serie de eventos o transiciones que se repiten de manera ordenada” o “una serie de cambios que vuelven al punto inicial y que se pueden repetir”. Estas definiciones se ajustan a las interpretaciones clásicas de los ciclos bioquímicos o biogeoquímicos, ya que comienzan y terminan en el mismo estado (e.g., Smith & Smith 2007). Sin embargo, el ciclo de vida biológico comienza con el nacimiento, concluye en la muerte y no termina en el mismo estado ya que el individuo al morir no se transforma en cigoto. Por lo tanto, es más probable decir que este proceso es un continuo y no un ciclo. No obstante, West-Eberhard (2003) propone que el ciclo de vida es solo un eslabón en una línea continua de ontogenias conectadas por puentes gaméticos entre generaciones, denominada “continuidad del fenotipo” (Fig. 3). De hecho, las células gaméticas son el vínculo crucial entre un ciclo de vida y el siguiente (Bonner 1974) y mantiene la continuidad entre generaciones a través de la herencia genética, lo que podría explicar la continuidad del fenotipo (West-Eberhard 2003).

Lincoln *et al.* (1998) define el ciclo de vida como “la secuencia de eventos desde el origen como cigoto, hasta la muerte de un individuo” o “aquellas etapas a través de las

cuales un organismo pasa entre la producción de gametos en una generación y la producción de gametos de la próxima”. Ambas definiciones son diferentes porque la primera se propone a nivel individual, mientras que la segunda se refiere a un organismo, además de vincular una generación con la siguiente. De todas formas, la primera proposición denota un proceso continuo y la segunda un proceso cíclico parecido a la continuidad del fenotipo.

USO DEL CONCEPTO

El concepto de ciclo de vida se utiliza correctamente en los libros de parásitos (e.g., Olsen 1974) y en capítulos de libros de zoología y/o botánica donde se describe el ciclo de vida de cierto organismo (e.g., Barnes 1989; Hurd *et al.* 2014). Sin embargo, muchas publicaciones utilizan el concepto de ciclo de vida cuando realmente se refieren a la biología reproductiva de una especie.

REPRESENTACIÓN

En muchos casos, el ciclo de vida se representa a través de un diagrama general de la ontogenia cíclica de una especie, que muestra diferentes etapas, como el nacimiento, el período pre-reproductivo, el período reproductivo, el período post-reproductivo y la muerte (Caswell 2001; Begon *et al.* 2006) (Fig. 1a). Alternativamente el ciclo de vida se representa

como una serie lineal de etapas a través de las cuales el individuo pasa durante su ontogenia (Stearns 1992; Freeman & Herron 2002) (Fig. 2a). A pesar de estas generalizaciones, muchos organismos tienen “ciclos de vida complejos” (Istock 1976) que incluyen al menos dos etapas morfológica y ecológicamente diferentes (e.g., crustáceos, moluscos, insectos, equinodermos, peces y anfibios) y algunas especies tienen una etapa adicional de metamorfosis (Pechenik 2001) (Fig. 1b). En las plantas vasculares y las algas, estas diferencias son más complejas que en los animales ya que algunos grupos tienen fases haploides, diploides, aloploiploides o haplodiploides (Hurd *et al.* 2014). Algunas especies de algas tienen un ciclo de vida trifásico, constituido por gametofitos de vida libre (fase haploide) y tetraesporofitos (fase diploide) y la etapa de carposporofito (fase diploide, formada en el gametofito femenino después de la fecundación), que son morfológicamente (a menudo) indiferentes (Hurd *et al.* 2014). Desde la perspectiva de la continuidad del fenotipo, el ciclo de vida no sería un ciclo estricto, sino más bien una cadena de eventos que unen a las generaciones mediante eventos reproductivos. Sin embargo, los individuos cambian continuamente durante la ontogenia y, por lo tanto, el ciclo de vida debe representarse como un evento continuo desde el nacimiento hasta la muerte (Fig. 2b).

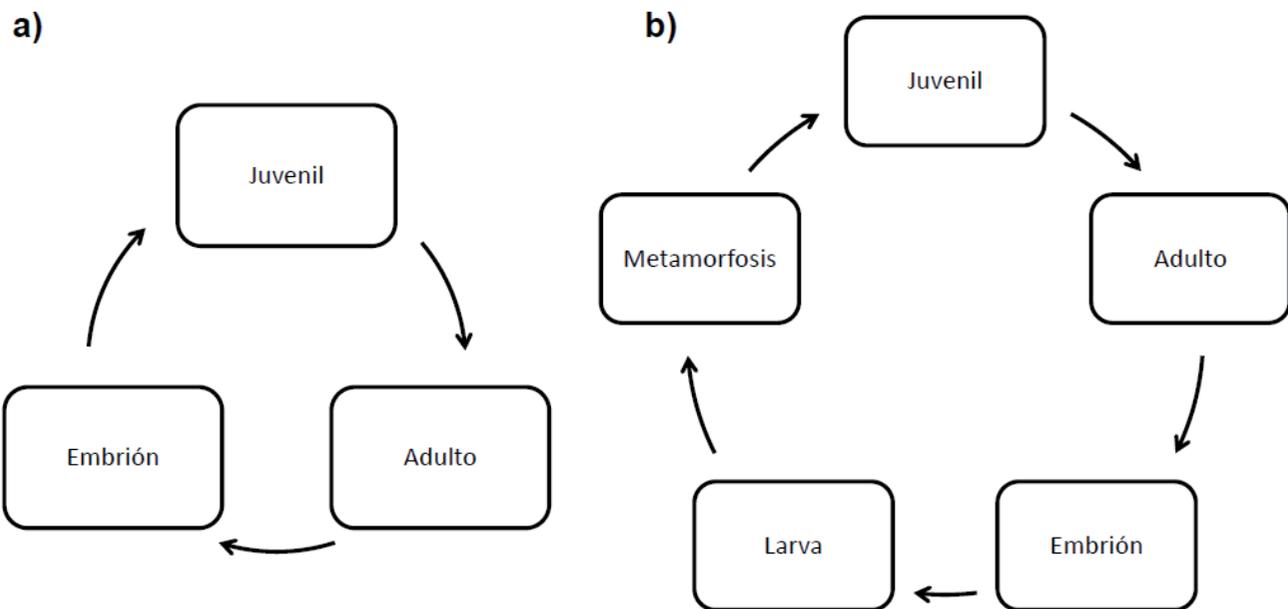


FIGURA 1. Diagrama de ciclos de vida. a) ciclo de vida simple, b) ciclo de vida complejo. / Diagram of life cycles. a) simplex life cycle, b) complex life cycle.

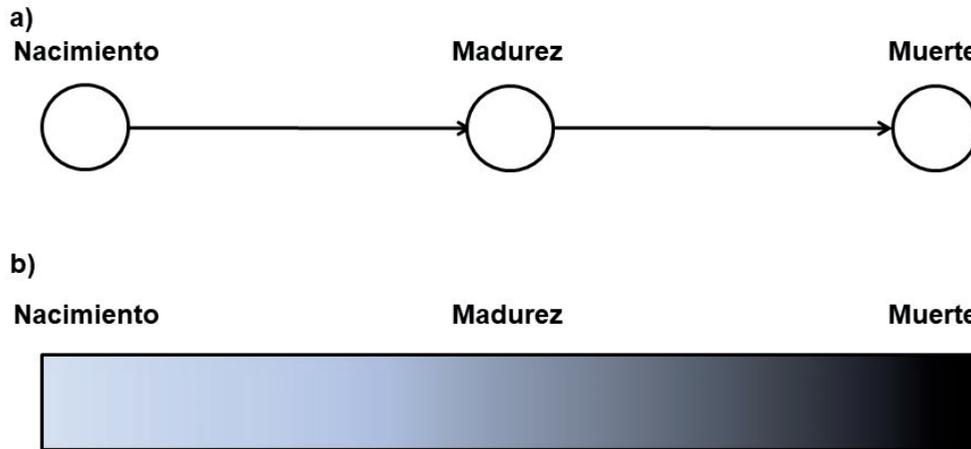


FIGURA 2. Ciclos de vida lineales. a) modelo de estados, b) modelo continuo. / Linear life cycles. a) states model, b) continuous model.

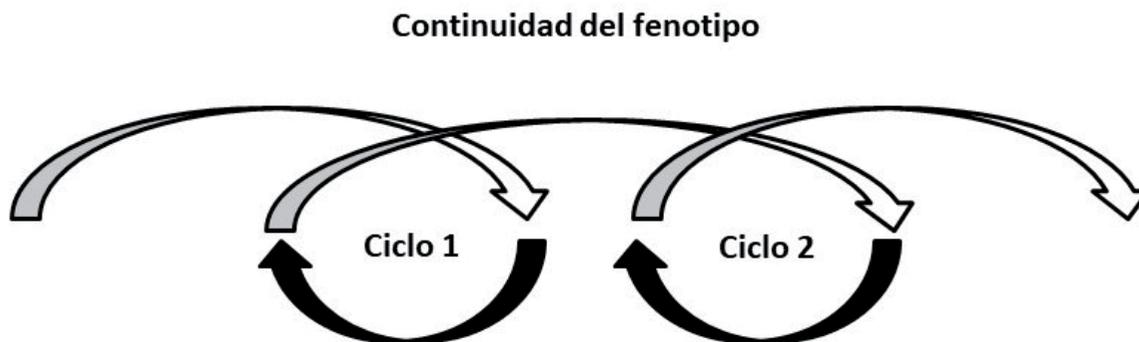


FIGURA 3. Ciclo de vida propuesto por West-Eberhard (2003). Los bucles representan el ciclo de vida de un individuo (ciclo 1) y su conexión gamética con su descendencia (ciclo 2) que representa la continuidad del fenotipo. / Life cycle proposed by West-Eberhard (2003). The loops represent the life cycle of an individual (cycle 1) and its gametic connection with its offspring (cycle 2) which represents the continuity of the phenotype.

EL CONCEPTO DE HISTORIA DE VIDA

DEFINICIONES

Freeman & Herron (2002) proporcionan una definición fisiológico-energética, afirmando que “una historia de vida puede definirse como el patrón de asignación de tiempo y energía que un individuo realiza a lo largo de su vida en varias tareas claves”. Ridley (2004) menciona que “la historia de vida de un individuo, en términos de sobrevivencia y reproducción desde el nacimiento hasta la muerte, es un compromiso entre reproducirse temprano o tarde”. Lincoln *et al.* (1998) definen historia de vida como “las características significativas del ciclo de vida a través del cual pasa un organismo, con referencia particular a las estrategias que influyen en la supervivencia y la reproducción”. Begon *et al.* (2006) mencionan que “... las historias de vida de un grupo de individuos pueden verse como variaciones anidadas dentro

del modelo del ciclo de vida simple ...”. La definición más sencilla de historia de vida, pero muy parecida a ciclo de vida, es sugerida por Smith & Smith (2012): “La historia de vida de un organismo se define como el patrón durante su vida de crecimiento, desarrollo y reproducción”. Molles (2008) propone una definición ecológica-evolutiva: “La historia de vida consiste en las adaptaciones de un organismo que influyen aspectos de su biología tales como el número de descendientes que produce, su sobrevivencia, y el tamaño y edad de madurez reproductiva”.

USO DEL CONCEPTO

Hay una gran cantidad de artículos sobre estrategias de historia de vida y la evolución de estas, pero la historia de vida a menudo no está definida formalmente. En este contexto, el crecimiento y la reproducción, atributos relacionados

principalmente con la adecuación biológica, están asociados con la historia de la vida. La historia de vida es comúnmente confundida con las estrategias evolutivas, incluyendo adaptaciones conductuales, fisiológicas y anatómicas, que influyen la sobrevivencia y éxito reproductivo (e.g., Lardies 2002). Estas definiciones reflejan otro problema en la terminología, con algunos autores aplicando "organismo" en su definición mientras que otros usan "individuo", pero ¿qué es un organismo / individuo? Definir esto ha sido un problema complicado para los biólogos durante años (Pepper & Herron 2008; West & Kiers 2009). De hecho, el concepto de "individuo" se confunde con el concepto de "organismo" y a menudo se utilizan como sinónimos (Santelices 1999; Pepper & Herron 2008). Claramente, estos conceptos son más ambiguos de aplicar en los animales coloniales, las plantas, las algas coalescentes o las bacterias, cuando es difícil distinguir el nivel individual. Independiente del conflicto individuo / organismo, al hablar de los niveles jerárquicos en las descripciones de la historia de la vida y el ciclo de vida en este estudio, se usarán los términos individuo y linaje (relación ancestro-descendiente). De todas formas, la historia de vida se refiere a solo un periodo del ciclo de vida, el que está relacionado con la maduración y reproducción, etapas que son de vital importancia para que el individuo persista genéticamente en el tiempo.

REPRESENTACIÓN

Generalmente la historia de vida se representa gráficamente a través de la correlación entre rasgos o los compromisos evolutivos entre ellos (Fig. 4) (Stearns 1992; 2000). También se suele representar la variación de un rasgo de interés o la adecuación biológica con respecto a la edad o tamaño corporal de los individuos estudiados (Fig. 5).

EL PROBLEMA JERÁRQUICO

Debe quedar claro que cuando hablamos de historia de vida, nos referimos al nivel individual, mientras que el concepto del ciclo de vida se refiere a niveles jerárquicos más altos (e.g., especie, género, familia). Generalmente se utiliza a diferentes escalas como por ejemplo el ciclo de vida de la especie *Salmo salar*, o el ciclo de vida de los salmones. Esta distinción se realiza sobre la base de que algunas historias de vida tienen importantes componentes filogenéticos que se han perpetuado en grandes linajes (Stearns 1992). Esto ocurre porque hay rasgos de historia de vida que no varían dentro de un linaje completo. Por ejemplo, todas las especies de aves del Orden Procellariiformes solo ponen un huevo; las seis especies de salmones del Pacífico son semélparas (Stearns 1992), o todos los pulpos Antárticos no tienen fase

larval (Ibáñez *et al.* 2014; 2018). Otros rasgos varían entre especies y no se pueden generalizar, debido a que han evolucionado paralelamente o de forma convergente como una respuesta adaptativa a la variación ambiental (Ibáñez & Méndez 2014; Ibáñez *et al.* 2014; 2018). Una forma de estimar a qué nivel se fija un rasgo de historia de vida es midiendo la señal filogenética (Pagel 1999). Cuando un rasgo se distribuye al azar en una filogenia se sugiere que el carácter no tiene señal filogenética (Fig. 6a), mientras que si este se empareja con los linajes filogenéticos se tiene una alta señal filogenética (Fig. 6b). Por lo tanto, se puede sugerir que el rasgo se ha fijado ancestralmente en el taxa de interés cuando existe señal filogenética. De esta forma podemos determinar el nivel jerárquico tanto del ciclo de vida como de la historia de vida de un linaje rastreando en la filogenia donde aparece o cambia el carácter.

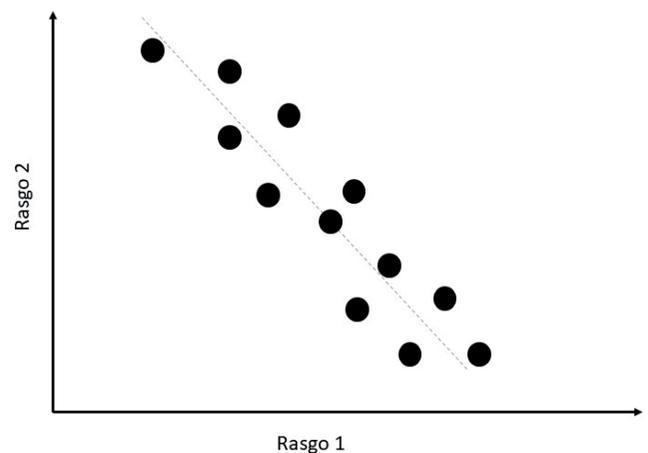


FIGURA 4. Compromiso evolutivo entre dos rasgos de historia de vida. / Evolutionary trade-off between two life history traits.

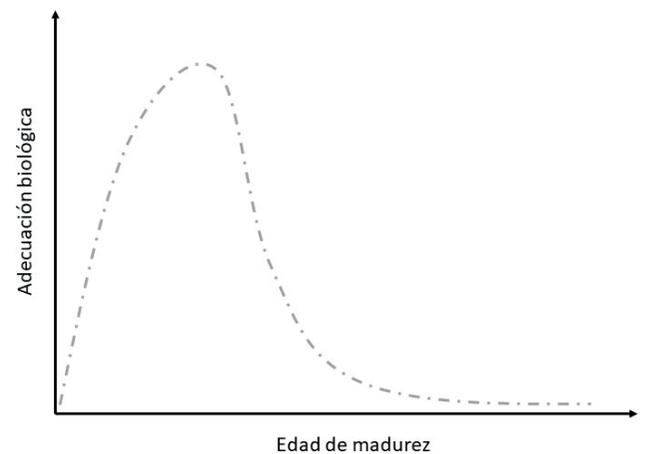


FIGURA 5. Relación entre la adecuación biológica y la edad de madurez sexual. / Relationship between fitness and age at maturity.

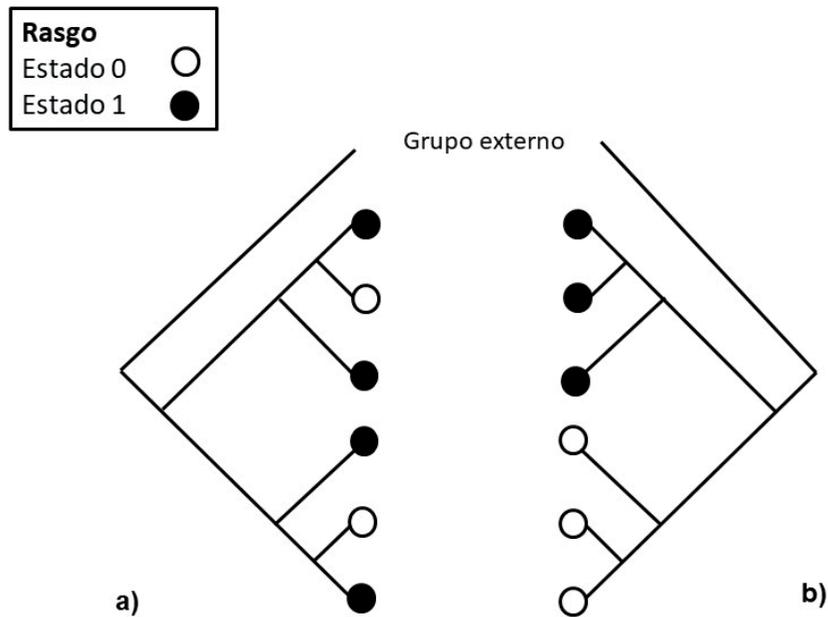


FIGURA 6. Propuesta filogenética para evaluar la adaptación en rasgos de historia de vida. a) Rasgo sin señal filogenética. b) Rasgo con señal filogenética. / Phylogenetic proposal to evaluate adaptation in life history traits. a) Trait without phylogenetic signal. b) Trait with phylogenetic signal.

TABLA 1. Preguntas de la encuesta sobre los conceptos de ciclo de vida e historia de vida. / Survey questions about the concepts of life cycle and life history.

Preguntas	Respuestas			
¿Usted cree que hay confusión en los conceptos de ciclo de vida e historia de vida?	Si	No		
Resultados	62 (74,7%)	21 (25,3%)		
¿Usted cree que ambos conceptos son sinónimos?	Si	No		
Resultados	2 (2,4%)	82 (97,6%)		
¿Cuál definición de ciclo de vida cree que es correcta?	Secuencia de eventos desde el origen como cigoto, hasta la muerte de un individuo.	Es un eslabón en una línea continua de ontogénesis conectadas por puentes gaméticos entre generaciones.	Otra	
Resultados	60 (71,4%)	17 (20,2%)	7 (8,3%)	
¿Cuál definición de historia de vida cree que es correcta?	Patrón de asignación de tiempo y energía que un individuo realiza a lo largo de su vida.	La historia de vida de un individuo, en términos de sobrevivencia y reproducción desde el nacimiento hasta la muerte, es un compromiso entre reproducirse temprano o tarde.	Características significativas del ciclo de vida a través del cual pasa un organismo, con referencia particular a las estrategias que influyen en la supervivencia y la reproducción.	Otra
Resultados	18 (21,4%)	9 (10,7%)	48 (57,1%)	9 (10,7%)

Independientemente de cómo se define el ciclo de vida, este no es cíclico. Por lo tanto, debemos tener en cuenta dicho conflicto cuando usamos el concepto de ciclo de vida para referirnos a algunos linajes ya que tanto las historias de vida individuales como la ontogenia no son conceptos discretos, sino continuos. Finalmente, en aras de ser claros, en el aula tendemos a separar esquemáticamente estos conceptos, pero debemos tener en cuenta que el ciclo de vida de los organismos es un continuo no-cíclico, que representa la vida de un linaje simplificada desde su nacimiento hasta la muerte. En un sistema jerárquico, cada nivel opera a ritmos diferentes, donde los atributos y el comportamiento cambian en magnitud, pero no en forma y calidad (Camus 1992). Por ejemplo, las historias de vida individuales tienen variaciones en la adecuación biológica, pero las etapas no cambian; todos los individuos crecen y maduran a medida que las historias de vida individuales se anidan dentro del ciclo de vida de la especie.

PROPUESTA ANALÍTICA

Se realizó una encuesta compuesta de 4 preguntas (Tabla 1) para conocer si la comunidad científica (141 personas) reconoce que existen problemas con los conceptos y además se preguntó cuál de los más comunes en la literatura prefieren para poder estimar el porcentaje de aceptación de cada concepto. La encuesta realizada por el presente autor fue contestada por 84 científicos (estudiantes de postgrado, postdoctorados, académicos e investigadores) de distintos países (Alemania, Argentina, Australia, Brasil, Chile, Colombia, España, México y Perú). De estos, el 75% contestaron que existe confusión entre los conceptos de ciclo de vida e historia de vida, y además el 98% identificaron que ambos conceptos no son sinónimos. Entre los conceptos preguntados mencionados, el concepto de ciclo de vida de Lincoln *et al.* (1998), es el más aceptado por la comunidad científica encuestada (71% de aprobación). De los conceptos de historia de vida los científicos encuestados aceptaron el propuesto por Lincoln *et al.* (1998) (57% de aceptación) (Tabla 1).

CONCLUSIONES

Los conceptos de ciclo de vida e historia de vida no han sido formalmente descritos en la mayoría de los textos más importantes de ecología y evolución (e.g., Pianka 1982; Stearns 1992; Fox *et al.* 2001; Roff 2002; Begon *et al.* 2006; Molles 2008; Futuyma 2009). Es más, los libros de evolución de las historias de vida (Stearns 1992; Roff 2002) no definen el concepto, pero sí cuales son los rasgos y/o estrategias

de historia de vida. Los autores asumen que el lector lo entiende o que no necesitan definirlo. Por lo tanto, se genera una completa confusión entre historia de vida, estrategias de historia de vida y rasgos de historia de vida.

La confusión entre ciclo de vida e historia de vida podría, en muchos casos, puede deberse a errores en los textos traducidos del inglés al español. Por ejemplo, el libro de ecología original en inglés de Smith & Smith tiene un capítulo titulado "Life History", pero en la versión en español el mismo capítulo se llama "Patrones en los ciclos vitales". Es más, la versión en español parte definiendo los ciclos vitales, mientras que en la versión en inglés los autores habían definido historia de vida. De hecho, en las respuestas de la encuesta realizada a 141 científicos de distintos países, el 75% contestaron que existe confusión entre los conceptos de ciclo de vida e historia de vida, y además el 98% identificaron que ambos conceptos no son sinónimos.

Ya que por definición los ciclos de vida no son cíclicos, se propone cautela en el uso del concepto considerando que es utilizado en diferentes niveles jerárquicos (e.g., especies, familias). Entre todos los mencionados, el concepto de ciclo de vida de Lincoln *et al.* (1998), es el más aceptado por la comunidad científica encuestada (71% de aprobación), por lo tanto, se propone su utilización en ecología y evolución. Este sería: "Ciclo de vida es la secuencia de eventos desde el origen como cigoto, hasta la muerte de un individuo". Este concepto aboga a la simpleza operacional como también lo hace Calow (1999) en su definición de ciclo de vida: "El ciclo de eventos de desarrollo desde el propágulo hasta el siguiente propágulo (e.g., de huevo a huevo)". En el caso de la historia de vida se propone la siguiente definición simplista, también en base a los científicos encuestados (57% de aceptación): "Características significativas del ciclo de vida a través del cual pasa un organismo, con referencia particular a las estrategias que influyen en la supervivencia y la reproducción" (Lincoln *et al.* 1998). Cabe destacar que todas estas definiciones son expuestas en enciclopedias y diccionarios de ecología y evolución, por lo que son simples y certeras. Este punto es muy importante ya que los conceptos en biología deben ser operacionales, por lo tanto, no deben incluir ambigüedades y contradicciones, y deben ser mejorados constantemente en función del nuevo conocimiento científico.

En resumen, es importante no confundir los conceptos de ciclo de vida e historia de vida, y no tratarlos como sinónimos. Otra cosa importante es la utilización de ambos conceptos de una perspectiva jerárquica, por lo tanto, se debe explicitar si se está refiriendo a individuos, poblaciones, especies u otro linaje evolutivo de interés. La diferencia más evidente entre ciclo de vida e historia de vida es que esta última toma en

cuenta los eventos que ocurren de una etapa en el ciclo de vida a otra, por ejemplo, de huevo a adulto, mientras el ciclo de vida va de huevo a huevo (Calow 1999).

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer profundamente a Felipe Torres, Ramiro Bustamante, Marco Méndez, y Claudia Maturana por sus comentarios en versiones previas de este artículo. También quiero agradecer a todas las personas que respondieron la encuesta. Este trabajo fue parcialmente financiado por el proyecto FONDECYT 3110152.

REFERENCIAS

- Barnes, R.D. 1989. Zoología de los invertebrados. Interamericana McGraw-Hill, México. 957 pp.
- Begon, M., Townsend, C.R., Harper, J.L. 2006. Ecology: from individuals to ecosystems. Fourth Edition. Blackwell Publishing, Liverpool, UK. 738 pp.
- Bonner, J.T. 1974. On Development: The Biology of Form. Harvard University Press, Massachusetts, USA. 282 pp.
- Bunge, M. 1985. La investigación científica. Editorial Ariel S.A., Barcelona, España. 955 pp.
- Camus, P.A. 1992. El análisis jerárquico y su uso conceptual en Ecología. Revista Chilena de Historia Natural 65: 287-296.
- Calow, P. 1999. Blackwell's concise encyclopedia of ecology. Blackwell Science Ltd., London, UK. 152 pp.
- Caswell, H. 2001. Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts, USA. 722 pp.
- Fox, C.W., Roff, D.A., Fairbairn, D.J. 2001. Evolutionary ecology: concepts and case studies. Oxford University Press, New York, USA. 424 pp.
- Freeman, S., Herron, J.C. 2002. Análisis Evolutivo. Prentice Hall, Madrid, España.
- Futuyma, D.J. 2009. Evolution. Second Edition, Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts, USA. 864 pp.
- Hurd, C.L., Harrison, P.J., Bischof, K., Lobban, C.S. 2014. Seaweed ecology and physiology. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 551 pp.
- Ibáñez, C.M., Méndez, M.A. 2014. Filogenia y método comparado: el estudio de la evolución de los rasgos. En: Méndez, M.A., Navarro, J. (Eds.) Introducción a la biología evolutiva: 165-174. Eseb-Socevol, Santiago, Chile.
- Ibáñez, C.M., Peña, F., Pardo-Gandarillas, M.C., Méndez, M.A., Hernández, C.E., Poulin E. 2014. Evolution of development type in benthic octopuses: holobenthic or pelago-benthic ancestor? Hydrobiologia 725: 205-214.
- Ibáñez, C.M., Rezende, E., Sepúlveda, R.D., Avaria-Llautureo, J., Hernández, C.E., Sellanes, J., Poulin, E., Pardo-Gandarillas, M.C. 2018. Thorson's rule, life history evolution and diversification of benthic octopuses (Cephalopoda: Octopodoidea). Evolution (72)9: 1829-1839.
- Istock, C.A. 1976. The evolution of complex life cycle phenomena: An ecological perspective. Evolution 21: 592-605.
- Lardies, M.A. 2002. Integrando la fisiología con la variación geográfica en historia de vida. En: Bozinovic, F. (Ed.) Fisiología Ecológica & Evolutiva: 483-502. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.
- Lincoln, R., Boxshall, G., Clark, P. 1998. A dictionary of ecology, evolution and systematics. 2nd Edition. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 361 pp.
- Mayr, E. 1982. The growth of biological thought: Diversity, evolution, and inheritance. Harvard University Press, Massachusetts, USA. 974 pp.
- Molles, M.C. 2008. Ecology: Concepts and Applications. Fourth Edition. Mc Graw-Hill, New York, USA. 553 pp.
- Moreno-Klemming, J. 2002. La evolución de las estrategias vitales. En: Soler, M. (Ed.) Evolución, la base de la vida: 159-176. Proyecto Sur Ediciones S.L., Madrid, España.
- Olsen, O.W. 1974. Animal parasites, their life cycles and ecology. Dover Publications Inc., New York. 562 pp.
- Pagel, M. 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. Nature 401(6756): 877-884.
- Pechenik, J.A. 2001. Life cycles. En: Fox, C.W., Roff, D.A., Fairbairn, D.J. (Eds.) Evolutionary ecology: concepts and case studies: 142-153. Oxford University Press, New York, USA.
- Pepper, J.W., Herron, M.D. 2008. Does Biology Need an Organism Concept? Biological Reviews 83: 621-627.
- Pianka, E.R. 1982. Ecología Evolutiva. Ediciones Omega, S.A., Barcelona, España. 365 pp.
- Ridley, M. 2004. Evolution. Third Edition, Blackwell Publishing, Massachusetts, USA. 751 pp.
- Roff, D.A. 2002. Life history evolution. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts, USA. 517 pp.
- Santelices, B. 1999. How many kinds of individual are there? Trends in Ecology and Evolution 14: 152-155.
- Smith, T.M., Smith, R.L. 2007. Ecología. Sexta Edición, Pearson Educación, S.A., Madrid, España. 682 pp.
- Smith, T.M., Smith, R.L. 2012. Elements of Ecology. Eighth Edition, Pearson Education, Inc., Glenview, IL, USA. 612 pp.
- Stearns, S.C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, New York, USA. 249 pp.
- Stearns, S.C. 2000. Life history evolution: successes, limitations, and prospects. Naturwissenschaften 87(11): 476-486.
- Stearns, S.C., Hoekstra, R.F. 2005. Evolution, an introduction. 2nd Edition. Oxford University Press, New York, USA. 575 pp.
- West-Eberhard, M.J. 2003. Developmental plasticity and evolution. Oxford University Press, UK. 816 pp.
- West, S.A., Kiers, E.T. 2009. Evolution: what is an organism? Current Biology 19(23): R1080-R1082.

Received: 22.11.2019

Accepted: 20.05.2020