

## 3 **Evolución Conjunta de Componentes** 4 **de las Biohistorias**

5 *Jesús Alberto León, José Renato De Nóbrega*  
6 *y María D. Torres-Alruiz*

7 *El único impedimento a un aumento continuo de la fertilidad en cada organismo parece ser; o bien el mayor gasto de energía y mayores riesgos experimentados por aquellos padres que producen progenie más numerosa, o bien los peligros padecidos por huevos y jóvenes muy numerosos pero de menor tamaño, y así menos vigorosos ...*

*Charles Darwin (1871)*

## 8 **Introducción**

9 Robert MacArthur (1962), en una nota breve, señaló la posibilidad de que la  
10 selección natural (SN), al actuar en el seno de las poblaciones en expansión  
11 favoreciera capacidades individuales diferentes a las promovidas en pobla-  
12 ciones estacionarias. La productividad versus la eficiencia, respectivamente,  
13 fueron sugeridas por él como tales caracteres. Pero después, al publicar junto  
14 con Edward Wilson su libro sobre Biogeografía de Islas en 1967, volvió sobre  
15 el tema, esta vez bajo la designación de selección  $r$  vs selección  $k$ , aludiendo  
16 a los parámetros del clásico modelo logístico de cambio poblacional.

17 Luego Erik Pianka (1970, 1976), alumno de MacArthur, intentó convertir  
18 la propuesta de su mentor en una teoría de historias de vida. Lo que hizo fue  
19 reunir todas las características que podrían aumentar la tasa intrínseca  $r$  en la  
20 ecuación demográfica de Lotka y presentarlas como típicas de las “estrategias  
21  $r$ ”, es decir, las biohistorias preferidas por la selección  $r$ . Así, en poblacio-  
22 nes en régimen de permanente expansión (frecuentemente interrumpida por  
23 eventos exógenos y pronto retomada), los individuos tendrían muchos hijos  
24 pequeños, rápido desarrollo y vidas cortas. ¿Y en poblaciones estacionarias,  
25 cuáles rasgos favorecería la “selección  $k$ ”? Pianka propone los caracteres con-  
26 trarios a aquellos de los “estrategas  $r$ ”, como típicos de los “estrategas  $k$ ”.  
27 La inferencia, más que simple, es simplona. Pero ha tenido exitoso acceso a

28 los textos de ecología y frecuentemente se la usa como guía de la investiga-  
29 ción de campo. Y aunque son muchas las críticas que se le pueden enrostrar,  
30 tiene una virtud: pone de relieve que para comprender la evolución conjunta  
31 de esas constelaciones de rasgos que son las biohistorias hay que atender a  
32 dimensiones del ambiente capaces de influir como presiones selectivas sobre  
33 esos diferentes rasgos. Otras dimensiones ambientales - aparte de los niveles  
34 de densidad considerados en selección  $r$  vs  $k$ - han sido la incertidumbre y el  
35 stress.

36 Al mismo tiempo venía desarrollándose otro enfoque, heredero del trabajo  
37 de Lamont Cole (1954) y dominado por una idea básica, proveniente de Fisher  
38 (1930) y George Williams (1966): todo organismo confronta (por unidad de  
39 tiempo) un horizonte limitado de recursos y energía. Esto obliga a repartir ese  
40 monto limitado entre los diversos componentes significativos de la biohisto-  
41 ria. A esa noción central se le añade otra, adquirida directamente de Levins  
42 (1968) pero constituyente de toda la tradición darwiniana. Entender el forma-  
43 to adaptativo de cualquier biohistoria requiere establecer las conexiones entre  
44 sus componentes y la aptitud (traducción de *fitness* que más usamos, aunque  
45 sabemos que son frecuentes: adecuación, idoneidad, y eficacia darwiniana).  
46 Para ello, se optimiza (maximiza) la aptitud en el marco de las limitaciones  
47 antedichas, caracterizando las peculiaridades del ambiente selectivo mediante  
48 los parámetros incorporados en la función fitness. Así, se construyeron mo-  
49 delos discretos (Gadgil y Bossert 1970, Schaffer 1974, Charlesworth y León  
50 1976) y continuos (León 1976) de biohistorias óptimas.

51 Ha sido característico de esta tradición teórica el ir contemplando uno a  
52 uno, por separado, los componentes de las biohistorias. Pueden verse al res-  
53 pecto libros existentes (Roff 1992, Stearns 1992, Charlesworth 1994), estruc-  
54 turados de esa manera. Al hacerlo así, hacen caso omiso de la otra tradición,  
55 con sus enfoques abarcantes (“teorías frazadas” las llamó Brian Charlesworth  
56 en 1994, p. 226).

57 En este artículo presentamos, en cambio, la optimización conjunta de dos  
58 variables energéticas: el esfuerzo reproductivo  $\varepsilon$  y el tamaño energético  $e$  asig-  
59 nado a cada descendiente (huevo, semilla, cría) que han sido tradicionalmente  
60 optimizadas por separado. Para tratar ambas variables de manera conjun-  
61 ta, empleamos dos métodos. En el primero (León y De Nóbrega 2000, De  
62 Nóbrega y León 2000), se optimiza simultáneamente  $\varepsilon$  y  $e$ , introduciendo una  
63 importante no-linealidad descuidada hasta ahora, en forma de costo reproduc-  
64 tivo. Posteriormente, para examinar cuál dirección de cambio inducen en los

65 óptimos, se perturban los parámetros que definen factores ambientales. En el  
66 segundo método (Torres-Alruiz 2002, no publicado), se acoplan las dos opti-  
67 mizaciones sin el costo reproductivo no-lineal considerado en la primera vía.  
68 En su lugar, se introduce denso-dependencia (DD) en la supervivencia del ju-  
69 venil, como una función del tamaño  $e$  y se explora la modificación que esto  
70 genera en el tamaño óptimo del juvenil ( $e_{opt}$ ) en comparación con su ausen-  
71 cia. Se consideran riesgos de mortalidad DD evitables e inevitables (*sensu*  
72 León 1983, 1988) y se encuentra que cuando la mortalidad DD es inevitable,  
73 no hay cambios en  $e_{opt}$ , pero si los factores de mortalidad DD son evitables,  
74 la selección DD ya no es mera selección  $k$ , se convierte en dependiente de  
75 las frecuencias y la optimización requiere buscar una estrategia estable (*sensu*  
76 Maynard Smith 1982) en un juego evolutivo. Aquí sí difiere  $\hat{e}_{op}$  del obtenido  
77 sin DD, y además será función del esfuerzo reproductivo. Este trabajo es una  
78 síntesis modificada de resultados publicados en artículos previos (León y De  
79 Nóbrega 2000, De Nóbrega y León 2000) y otros no publicados (De Nóbrega  
80 1983, De Nóbrega 1999, Torres-Alruiz 2002). Se añaden aspectos no conside-  
81 rados anteriormente.

82 Aunque la preocupación central de este capítulo es la reconciliación teórica  
83 (conceptos, modelos, enfoques) de las tradiciones antes mencionadas, a través  
84 de un tratamiento deliberadamente simple, no somos ajenos a la validación  
85 mediante ejemplos posibles, algunos de los cuales se irán presentando cuando  
86 parezca pertinente. Esto permitirá, además, volcar lo abstracto hacia los seres  
87 vivos y resaltar la importancia de la teoría.

88 Así mismo, conviene recordar aquí que los problemas de la teoría de bio-  
89 historias no se agotan en ella misma (que es de por sí uno de los núcleos bási-  
90 cos de la ecología evolutiva). Ilustramos esto con dos ejemplos que involucran  
91 precisamente los aspectos en que se centra este capítulo:

92 a) El clásico modelo Smith-Fretwell (1974) - que examinamos más adelan-  
93 te - predice un mismo tamaño óptimo de semilla para aquellas especies que  
94 coexistan en un mismo hábitat formando una comunidad. Pero al añadir com-  
95 petencia asimétrica entre las semillas (o plántulas) y aplicar la teoría de jue-  
96 gos evolutivos (como haremos en la segunda parte de este trabajo), Rees y  
97 Westoby (1997) predijeron variación de óptimos para este caso, abriendo el  
98 camino para comprender la estructura comunitaria desde la teoría de biohisto-  
99 rias. Leishman (2001) ha ahondado en esta temática para evaluar mecanismos  
100 que tiendan ese puente biohistorias-comunidades estudiando muy diversas co-  
101 munitades vegetales. Dos asuntos, el trueque número-tamaño de semillas, y

102 la competencia entre semillas, parecen ser de general importancia.  
103 b2) La explicación de la sostenida variación latitudinal del número y tamaño  
104 de los huevos ha intrigado siempre a ecólogos y biogeógrafos. Es un tema en  
105 la frontera de ambas disciplinas. Ya Lack (1954) advirtió el aumento en número  
106 de huevos (tamaño de la puesta) con la latitud, en pájaros. La búsqueda del  
107 porqué ha continuado (p.e. Jarvinen 1986, Lima 1987). También en anfibios,  
108 mamíferos y peces se presenta el fenómeno, según han hecho notar Fleming  
109 y Gross (1990). éstos, tras aludir - dando referencias - a otros organismos, se  
110 centran en el paradigmático caso del salmón del Pacífico. Al analizar 17 pobla-  
111 ciones distribuidas en un gradiente latitudinal en Norte América, encuentran  
112 lo siguiente: un aumento con la latitud del número de huevos (en cada desove),  
113 acompañado por la disminución del tamaño de cada huevo. Pero la biomasa  
114 total de huevos producida declina también. Así pues, la tendencia positiva de  
115 la camada no puede explicarse por un aumento de la inversión total en huevos.  
116 Fleming y Gross recurren entonces a la teoría de biohistorias. Usan el modelo  
117 Smith - Fretwell sin competencia asimétrica, ya que los juveniles se disper-  
118 san muy temprano. En el modelo tradicional sólo la curva  $S(e)$  determina el  
119 tamaño óptimo de huevo. Así, el tamaño de huevo esperado es relativamen-  
120 te fijo en un dado ambiente, mientras que el número variará según la energía  
121 disponible. Pero al pasar de una a otra población, es la disminución de ese ta-  
122 maño fijo lo que ocurre con el aumento de la latitud. Fleming y Gross sugieren  
123 el cambio latitudinal de la temperatura como factor determinante. La conver-  
124 sión del vitelo en tejido es poco eficiente a temperaturas altas (quizá por los  
125 costos de mantenimiento). Así, a estas temperaturas se requieren huevos más  
126 grandes, mientras que pueden ser más pequeños al bajar la temperatura (subir  
127 la latitud).

128 **Modelo básico denso-independiente.** Definiremos nuestra función aptitud  
129 ( $R$ ) como si se tratara de selección de organismos asexuales. Este supuesto ha  
130 prevalecido al usar optimización restringida por la simplicidad matemática y  
131 la facilidad interpretativa que permite. Sus resultados suelen ser cercanos a  
132 los casos sexuales. Y hay además una amplia gama de justificaciones de este  
133 proceder. Pueden verse al respecto el artículo de León y De Nóbrega (2000) y  
134 el libro de Charlesworth (1994), junto a las referencias allí señaladas.

135 Sea entonces un clon cuya biohistoria es bifásica: juveniles y adultos. La  
136 reproducción es discreta. En cada episodio reproductivo el adulto produce  $B$   
137 hijos y es capaz de seguir vivo hasta el próximo episodio, con probabilidad  $P$ .

138 Cada recién nacido tendrá posibilidad  $S$  de convertirse en adulto en un lapso  
 139 equivalente al que media entre reproducciones del adulto. Así pues, el cambio  
 140 en número de adultos ( $N$ ) es gobernado por  $N_{t+1} = RN_t$ , siendo  $R$  el coeficiente  
 141 de cambio (Charnov y Schaffer 1973). Esta  $R$  mide la aptitud (*fitness*) del clon:

$$R = BS + P \quad (1)$$

142 En un ambiente denso-independiente y constante (que suponemos por aho-  
 143 ra), la biohistoria favorecida por la selección natural será aquella cuya combi-  
 144 nación de componentes (definidos por la ec. 1) la dota de máximo  $R$ .

145 Hay que definir ahora las variables energéticas. La energía total adquirida  
 146 por el individuo adulto en el período que media entre episodios reproducti-  
 147 vos es  $E$ . La fracción de  $E$  que se asigna a la reproducción, es el esfuerzo  
 148 reproductivo  $\varepsilon$ . La fracción de  $E$  asignada a la supervivencia es el esfuerzo de  
 149 supervivencia  $\sigma$ . Por definición,  $\varepsilon + \sigma = 1$ . La energía asignada a cada hijo es  
 150  $e$ , el tamaño energético de éste.

151 Para un dado nivel de energía por adulto,  $E$ , la fecundidad ( $B$ ) será deter-  
 152 minada por  $\varepsilon$  y  $e$ , siendo  $B = B(\varepsilon, e; E)$ . La fecundidad será función creciente  
 153 de  $\varepsilon$  y decreciente de  $e$ , de modo que  $\partial B / \partial \varepsilon > 0$  y  $\partial B / \partial e < 0$ . El parámetro  
 154 ambiental  $E$ , determina la escala de posibles valores de  $B$ .

155 Las probabilidades de supervivencia del adulto ( $P$ ), y de su prole ( $S$ ), se  
 156 desglosan en dos factores cada una, según los riesgos de mortalidad sean  
 157 evitables o inevitables. Esta distinción, debida a León (1983, 1988), permi-  
 158 te escribir cualquier supervivencia a riesgos evitables como función de la  
 159 intensidad de éstos ( $m_o$  para juveniles,  $m_a$  para adultos) y de la respectiva  
 160 energía invertida en defensa ( $\sigma$  para el adulto,  $e$  para el juvenil). Por el con-  
 161 trario, los agentes de mortalidad inevitables no pueden ser combatidos, no  
 162 cabe inversión en defensa, y sólo cuentan las intensidades  $\mu_o$  para juveniles  
 163 y  $\mu_a$  para el adulto. Así pues, tendremos:  $S = s(e; m_o)\phi(\mu_o)$  para los juveni-  
 164 les y  $P = p(\sigma; m_a, E)\pi(\mu_a)$  para los adultos, siendo las derivadas (recuérdese  
 165  $\varepsilon + \sigma = 1$ ):

$$\left(\frac{\partial s}{\partial m_o}\right) < 0, \quad \left(\frac{\partial s}{\partial e}\right) > 0 \quad y \quad \left(\frac{\partial^2 s}{\partial e \partial m_o}\right) > 0$$

$$\left(\frac{\partial p}{\partial m_a}\right) < 0, \quad \left(\frac{\partial p}{\partial \sigma}\right) > 0 \quad o \quad bien \quad \left(\frac{\partial p}{\partial \varepsilon}\right) < 0$$

167 y

$$\left(\frac{\partial^2 p}{\partial \sigma \partial m_a}\right) > 0 \quad o \quad bien \quad \left(\frac{\partial^2 p}{\partial \varepsilon \partial m_a}\right) < 0$$

168 Las derivadas mixtas positivas indican que la caída de las supervivencias  
 169 ( $s$  ó  $p$ ) debidas a la acentuación de los respectivos agentes de mortalidad ( $m_o$   
 170 ó  $m_a$ ) es débil cuando la correspondiente inversión en defensa ( $e$  ó  $\sigma$ ) es alta  
 171 (defensa efectiva) pero se va hundiendo aprisa al mermar la defensa (Figura 1  
 172 en León y De Nóbrega 2000). Las condiciones de primer orden para obtener  
 173 un máximo de  $R$  serán:

$$\frac{\partial R}{\partial \varepsilon} = \frac{\partial B}{\partial \varepsilon} s(e; m_o) \phi(\mu_o) + \frac{\partial p(\varepsilon; m_a, E)}{\partial \varepsilon} \pi(\mu_a) = 0 \quad (2)$$

$$\frac{\partial R}{\partial e} = \frac{\partial B}{\partial e} s(e; m_o) \phi(\mu_o) + B(\varepsilon; e; E) \frac{\partial s(e; m_o)}{\partial e} \phi(\mu_o) = 0 \quad (3)$$

174 Las condiciones de segundo orden requeridas para el máximo son:

$$\left( \frac{\partial^2 R}{\partial \varepsilon^2} \right) < 0, \quad \left( \frac{\partial^2 R}{\partial e^2} \right) < 0, \quad \left( \frac{\partial^2 R}{\partial \varepsilon^2} \right) \left( \frac{\partial^2 R}{\partial e^2} \right) - \left( \frac{\partial^2 R}{\partial \varepsilon \partial e} \right)^2 > 0 \quad (4)$$

## 175 Dos Métodos

### 176 Optimización conjunta y costo no-lineal de la reproducción

177 La tradición en teoría de biohistorias ha optimizado las dos variables evoluti-  
 178 vas  $\varepsilon$  y  $e$  como si fueran independientes (e.g., Roff 1992, Stearns 1992). Pero  
 179 basta ver las condiciones de primer orden recién presentadas (ecs. 2 y 3) pa-  
 180 ra negar la validez de esto. Cada ecuación de estas define el óptimo de una  
 181 variable como función de la otra,  $\hat{\varepsilon}(e)$  y  $\hat{e}(\varepsilon)$ . Tendremos así dos curvas en  
 182 el plano  $e$ - $\varepsilon$ , correspondientes a dos pliegues alzados de la función  $R$ , que se  
 183 cruzarán en el máximo común  $R(\hat{\varepsilon}, \hat{e})$  (si sólo uno existe). Se obtienen las de-  
 184 rivadas de esas dos curvas mediante derivación implícita de las ecuaciones 2  
 185 y 3, resultando:

$$\left( \frac{d\hat{\varepsilon}}{de} \right) = - \frac{(\partial^2 R / \partial \varepsilon \partial e)}{(\partial^2 R / \partial \varepsilon^2)} \quad \left( \frac{d\hat{e}}{d\varepsilon} \right) = - \frac{(\partial^2 R / \partial \varepsilon \partial e)}{(\partial^2 R / \partial e^2)} \quad (5)$$

186 Las dos derivadas segundas que están en los denominadores son, por su-  
 187 posición adoptada antes, negativas. Así, los signos de ambas derivadas depen-  
 188 derán de la derivada mixta del numerador evaluada a lo largo de  $\hat{\varepsilon}(e)$  o de  $\hat{e}(\varepsilon)$   
 189 respectivamente.

190 La evaluación de estas derivadas requiere definir cuál restricción limita el  
 191 reparto de la energía total  $E$  entre los diversos componentes de la aptitud  $R$ .

192 Sin esta restricción, la selección natural favorecerá siempre a la biohistoria  
 193 que alcance una  $R$  inmensa, ya que aumentar cualquier componente no exi-  
 194 giría ceder en el monto de los otros. Pero las limitaciones que se han usado  
 195 distribuyen  $E$  entre  $F$  ( $=BS$ ) y  $P$  ( $\varepsilon + \sigma = 1$ ) sin fijarse en el reparto interno  
 196 entre  $B$  y  $S$ , o bien dan por constante  $\varepsilon$  y distribuyen la energía reproductiva  
 197  $E\varepsilon$  entre los  $B$  hijos,  $B = (E\varepsilon/e)$ , aceptándose que la supervivencia de cada hi-  
 198 jo será función creciente de su tamaño energético  $e$  (Smith y Fretwell, 1974).  
 199 Aquí se pueden optimizar independientemente las dos variables energéticas  $\varepsilon$   
 200 y  $e$ .

201 Ha habido poquísimos intentos de juntar las dos optimizaciones. La de  
 202 Winkler y Wallin (1987) que retuvieron el supuesto  $B = (E\varepsilon/e)$  llegando así a  
 203 la misma condición de Smith y Fretwell (1974) para  $e$  óptimo:  $(\partial R/\partial e) =$   
 204  $B(-s/e + \partial s/\partial e) = 0$ . ése mismo resultado fue hallado por De Nóbrega (1983).  
 205 Si se obtiene la derivada mixta requerida por las ecuaciones mostradas en 5,  
 206 ésta será también igual a cero al evaluarla a lo largo de la curva  $\hat{e}(\varepsilon)$ , indicando  
 207 que esta curva es una recta vertical de valor  $e$  constante ( $e_{opt}$ ) para cualquier  $\varepsilon$ .  
 208 Pero la derivada mixta evaluada a lo largo de la curva  $\hat{e}(e)$  no es cero y tampo-  
 209 co lo será entonces  $(d\hat{e}/de)$ , de modo que  $\hat{e}(e)$  es curva. Se puede así obtener  
 210 independientemente  $e_{opt} = \hat{e} \text{ const}$ , y luego optimizar  $\varepsilon$  como  $\hat{\varepsilon} = \varepsilon(\hat{e})$ .

211 Los otros que juntaron los dos procedimientos (Zhang 1998, Zhang y Jiang  
 212 1998) advirtieron que no toda la energía dedicada a la reproducción ( $E\varepsilon$ ) es  
 213 dividida entre los hijos del modo ( $E\varepsilon/B$ ). Supusieron entonces que además  
 214 de este reparto, hay una inversión previa que determina los números  $B$ , sim-  
 215 plemente proporcional a éstos, digamos  $kB$ . Pero aun así las optimizaciones  
 216 siguen independientes.

217 La determinación de los números  $B$  no es simplemente lineal. Hay proce-  
 218 sos no-lineales involucrados en esto, costos requeridos antes de que la pro-  
 219 ducción de los hijos y su aprovisionamiento ocurran. He aquí unos ejemplos.  
 220 Sakai y Sakai (1995) señalaron que la construcción de flores se requiere para  
 221 atraer polinizadores, pero esta inversión genera rendimientos decrecientes. Ya  
 222 Reekie y Bazzaz (1987) habían insistido en que la reproducción en plantas  
 223 necesita, además de flores y frutos, estructuras ancilares y de soporte. El cam-  
 224 po todo de la selección sexual (Ryan 1997) ilustra la inversión energética en  
 225 reproducción previa a ésta pero no asignada a cada hijo. Y más allá de estruc-  
 226 turas y conductas sexuales, hay (aún en asexuales) requerimientos previos y/o  
 227 concomitantes a la producción misma de progenie pero no involucrados en la  
 228 dotación de cada descendiente (Calow 1979).

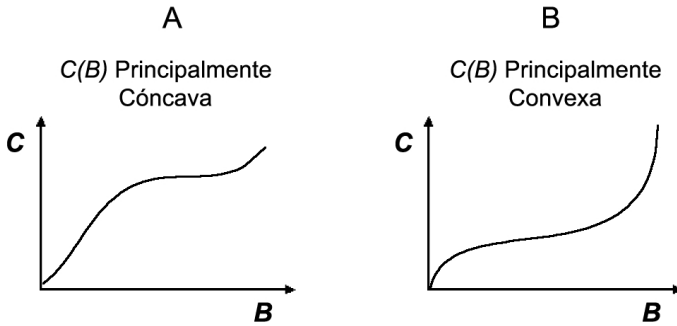


Figura 1: Dos ejemplos de funciones sigmoideas  $C(B)$ .

229 Así, consideramos aquí una restricción de costos -a la manera de la teoría  
 230 microeconómica de la producción (Henderson y Quandt 1971)- que reparte el  
 231 presupuesto reproductivo entre dos términos: un “costo de aprovisionamiento”,  
 232 el tradicional  $eB$  (que asigna el monto  $e$  a cada hijo) y un “costo requisito”  
 233 ”, la función  $C(B)$  no lineal:

$$E\varepsilon = e.B + C(B) \quad (6)$$

234 Postulemos que esta función  $C(B)$  es una sigmoide reversa creciente (cóncava -  
 235 convexa vista desde abajo, en este orden). Es decir, la primera derivada  
 236 es siempre positiva ( $dC/dB > 0$ ) pero la segunda derivada pasa de negativa a  
 237 positiva ( $d^2C/dB^2 < 0 \rightarrow d^2C/dB^2 > 0$ ). Gráficamente podemos imaginar  
 238 que en la sigmoide reversa predomina la sección cóncava (Figura 1a) o que es  
 239 más largo el segmento convexo (Figura 1b). La pura concavidad o convexidad  
 240 son concebibles como casos extremos.

241 La adopción de esta forma para la función requisito  $C(B)$  es sugerida por  
 242 la microeconomía. Las primeras unidades producidas suelen requerir costos  
 243 especiales, capitalizados luego al añadir más fácilmente otras unidades. Eventualmente,  
 244 sobrevienen otra vez dificultades marginales crecientes. Estas razones  
 245 condujeron a Taylor y col. (1974), León (1976) y Schaffer y Rosenzweig  
 246 (1977) a considerar curvas sigmoideas (convexas-cóncavas) para representar  
 247 la fecundidad efectiva (nuestra B.S) como función del esfuerzo reproductivo.  
 248 Sikes (1998) ha medido los costos de lactancia en ratones en función del  
 249 tamaño de camada, encontrando una sigmoide reversa. Es ya tiempo de ver



250 cuáles novedades introduce una restricción de costos energéticos en la optimi-  
 251 zación conjunta. Nótese ante todo que en las condiciones de primer orden para  
 252 el máximo de  $R$ , ecuaciones 2 y 3, se modifican sólo las derivadas parciales  
 253 de  $B$ , que se obtienen al derivar ambos lados de la ecuación 6 respecto a  $\varepsilon$  o  $e$ :

$$\frac{\partial B}{\partial \varepsilon} = \frac{E}{e + (\partial C / \partial B)} \quad (7a)$$

254

$$\frac{\partial B}{\partial e} = -\frac{B}{e + (\partial C / \partial B)} \quad (7b)$$

255 Adviértase así que la condición 3, gracias a 7b, para el tamaño óptimo del  
 256 descendiente ( $\hat{e}$ ) se torna:

$$\frac{\partial R}{\partial e} = B \left\{ -\frac{S}{e + (\partial C / \partial B)} + \frac{\partial S}{\partial e} \right\} = 0 \quad (8)$$

257 la cual, al compararse con la clásica condición de Smith y Fretwell (1974):

$$\frac{\partial R}{\partial e} = B \left\{ -\frac{S}{e} + \frac{\partial S}{\partial e} \right\} = 0$$

258 Indica ya una clara diferencia introducida por el costo  $\mathbf{C}(\mathbf{B})$ .

259 Vemos que la condición clásica exige la igualdad de la derivada de la cur-  
 260 va  $\mathbf{S}(\mathbf{e})$  con la pendiente ( $S/e$ ) de una recta que salga del origen de coor-  
 261 denadas y toque tangencialmente a la curva  $S(e)$ :  $(\partial S / \partial e) = (S/e)$  (Figu-  
 262 ra 4). En cambio, al incluir  $\mathbf{C}(\mathbf{B})$  la condición queda así:  $(\partial S / \partial e) = S / (e +$   
 263  $\partial C / \partial B)$ . La pendiente será ahora más pequeña (pues tiene en el denominador  
 264  $e$  más otro término) y como  $\mathbf{S}(\mathbf{e})$  sube con derivada (rendimiento) decreciente  
 265 ( $\partial^2 S / \partial e^2 < 0$ ), esa menor pendiente se alcanzará más lejos, a un tamaño  $e_{opt}$   
 266 mayor que el clásico.

267 Veamos ahora la optimización conjunta. Se necesita calcular la derivada  
 268 mixta  $\partial^2 R / \partial \varepsilon \partial e$ , que según la ecuación 5 gobierna los numeradores de las  
 269 derivadas de ambas curvas,  $\hat{\varepsilon}(e)$  y  $\hat{e}(\varepsilon)$ . Así obtenemos:

$$\frac{\partial^2 R}{\partial \varepsilon \partial e} = \frac{\partial^2 B}{\partial \varepsilon \partial e} S + \frac{\partial B}{\partial \varepsilon} \frac{\partial S}{\partial e}$$

270 la cual se transforma en,

$$\frac{\partial^2 R}{\partial \varepsilon \partial e} = \frac{1}{B} \frac{\partial B}{\partial \varepsilon} \left\{ \frac{\partial R}{\partial e} + S \left( \frac{\partial B}{\partial e} \right)^2 \left( \frac{\partial^2 C}{\partial B^2} \right) \right\} \quad (9)$$

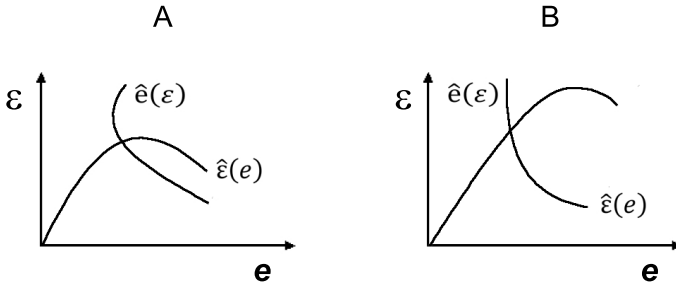


Figura 2: Dos pares de curvas  $\hat{\varepsilon}(e)$  y  $\hat{e}(\varepsilon)$  de valores óptimos condicionales de una de las variables energéticas como función de la otra, para las dos funciones  $C(B)$  no-lineales mostradas en la Figura 1.

271 Hay dos términos entre llaves: el primero, por definición, valdrá cero a lo largo  
 272 de las curvas  $\hat{e}(\varepsilon)$ . El segundo será gobernado por  $(\partial^2 C / \partial B^2)$ . Valdrá también  
 273 cero en cada caso de  $C(B) \equiv 0$ , como en el modelo clásico de Smith y Fretwell,  
 274 o si  $C(B)$  es lineal, como supuso Zhang (1998). Así pues, toda la tradición  
 275 dará cero para la derivada mixta, y por ende  $(d\hat{e}/d\varepsilon = 0)$ , desacoplando así las  
 276 optimizaciones. Esto no ocurre para nuestras curvas  $C(B)$  cóncavas-convexas  
 277 (Figura 1), cuyas consecuencias examinaremos ahora (Figura 2).

278 Las curvas de la Figura 2, que corresponden respectivamente a las curvas  
 279  $C(B)$  de la Figura 1, exhiben un segmento convexo, con  $(\partial^2 B / \partial C^2 > 0)$ , corto  
 280 en 1(a) y largo en 1(b), para valores altos de  $B$ . Como  $B$  es inversa a  $e$ , la curva  
 281  $\hat{\varepsilon}(e)$  empieza con este aporte ( $e$  pequeña,  $B$  grande) por parte del segundo  
 282 término de la ecuación 9, y otro aporte debido a  $dR/de$ , primero positivo,  
 283 luego cero y negativo, al crecer  $e$ . Así, la curva  $\hat{\varepsilon}(e)$  crece brevemente en la  
 284 Figura 2a, y en cambio crece largamente en la Figura 2b. Por otra parte, las  
 285 curvas  $\hat{e}(\varepsilon)$  son sólo determinadas por  $(\partial^2 B / \partial C^2)$ , largamente negativa para la  
 286 curva 1(a) y, por consiguiente para la derivada de 2(a) (recuérdese que  $B$  crece  
 287 al aumentar  $\varepsilon$ ), y brevemente negativa para la 1(b) y la pendiente de 2(b).  
 288 Después ambas crecen. Las dos derivadas  $(d\hat{\varepsilon}/de)$  y  $(d\hat{e}/d\varepsilon)$  son negativas en  
 289 el óptimo (punto en que ambas curvas se cruzan) para la Figura 2a, y positivas  
 290 para la Figura 2b.

291 **Estática comparativa (perturbación de parámetros).** Este método, ex-  
 292 traído de la microeconomía (Henderson y Quandt 1971), fue incorporado a la  
 293 teoría de biohistorias por Michod en 1979. Ha sido usado repetidamente por  
 294 León (1988), Hernández y León (1995, 2000) y León y De Nóbrega (2000).

295 Consiste en perturbar las constantes que caracterizan el ambiente para el cual  
 296 se calculó un óptimo, e indagar así como se mueve ese óptimo, es decir, cómo  
 297 reacciona ante modificaciones ambientales.

298 En nuestro caso los parámetros son la energía  $E$  disponible por adulto y las  
 299 mortalidades evitables ( $m$ ) o inevitables ( $\mu$ ) que inciden sobre adultos ( $\mathbf{m}_a$  y  
 300  $\mu_a$ ) o juveniles ( $\mathbf{m}_o$  y  $\mu_o$ ). Sea  $q$  uno cualquiera de estos parámetros. Entonces,  
 301 por derivación implícita de las condiciones (ec. 2) y (ec. 3), que dan el máximo  
 302 de  $R$ , obtenemos los efectos sobre  $\hat{\varepsilon}$  y  $\hat{e}$  de cambios infinitesimales en ese  
 303 parámetro  $q$ :

$$\frac{d\hat{\varepsilon}}{dq} = -\frac{(\partial^2 R/\partial \varepsilon \partial q) + (\partial^2 R/\partial \varepsilon \partial e)(d\hat{e}/dq)_{\hat{\varepsilon}}}{\Delta_1} \quad (10a)$$

$$\frac{d\hat{e}}{dq} = -\frac{(\partial^2 R/\partial e \partial q) + (\partial^2 R/\partial \varepsilon \partial e)(d\hat{\varepsilon}/dq)_{\hat{e}}}{\Delta_2} \quad (10b)$$

305 donde

$$\left(\frac{d\hat{\varepsilon}}{dq}\right)_{\hat{e}} = -\frac{(\partial^2 R/\partial q \partial \varepsilon)}{(\partial^2 R/\partial \varepsilon^2)} \quad \text{y} \quad \left(\frac{d\hat{e}}{dq}\right)_{\hat{\varepsilon}} = -\frac{(\partial^2 R/\partial q \partial e)}{(\partial^2 R/\partial e^2)} \quad (11)$$

306 La derivación de estas ecuaciones puede verse en detalle en León y De  
 307 Nóbrega (2000).  $\Delta_1$  y  $\Delta_2$  son ambas negativas. Las dos están relacionadas a la  
 308 condición de segundo grado para máximo (ec. 4). Al ser negativas, hacen que  
 309 los signos de las derivadas en las ecuaciones mostradas en 10 dependan de los  
 310 numeradores respectivos.

311 Esos numeradores indican que el cambio del valor óptimo de cualquier va-  
 312 riable ( $\hat{\varepsilon}$  o  $\hat{e}$ ) causada por el aumento de un parámetro  $q$  puede dividirse en dos  
 313 componentes: un efecto directo de  $q$  sobre la variable misma (primer término  
 314 del numerador) y un efecto indirecto producido al modificar la otra variable  
 315 (segundo término). Los efectos indirectos son mediados por la derivada mixta  
 316  $(\partial^2 R/\partial \varepsilon \partial e)$ , la cual puede ser positiva o negativa, como ya sabemos.

317 a) Efectos de aumentar cualquier mortalidad inevitable o la evitable que daña  
 318 al adulto. Al perturbar  $q$ :  $\mu_o$ ,  $\mu_a$  ó  $m_a$  tendremos que  $\partial^2 R/\partial e \partial q = 0$ . Así según  
 319 la ecuación 11, el efecto indirecto  $(d\hat{e}/dq)_{\hat{\varepsilon}}$  en (10a) se anula y sólo quedan  
 320 efectos directos sobre  $\hat{\varepsilon}$ . En cambio, por la misma razón, sobre  $\hat{e}$  hay nada más  
 321 efectos indirectos vía cambios en  $\hat{\varepsilon}$ . Tendremos que si son inevitables, el au-  
 322 mento de  $\mu_o$  favorece una reducción de  $\hat{\varepsilon}$ , pero el aumento de  $\mu_a$ , un aumento  
 323 concomitante de  $\hat{\varepsilon}$ :

$$\left(\frac{\partial^2 R}{\partial \varepsilon \partial \mu_o} < 0\right) \rightarrow \left(\frac{d\hat{\varepsilon}}{d\mu_o} < 0\right) \quad \text{y} \quad \left(\frac{\partial^2 R}{\partial \varepsilon \partial \mu_a} > 0\right) \rightarrow \left(\frac{d\hat{\varepsilon}}{d\mu_a} > 0\right)$$

324 Éstas son estrategias compensatorias (León, 1983): reasignaciones de la  
 325 energía que reducen la inversión en el componente de  $R$  afectado ( $F$  o  $P$ ) para  
 326 aumentar el otro.

327 En cambio, aumentar mortalidad evitable de adultos ( $m_a$ ) favorece incre-  
 328 mentar la defensa ( $P$ ) a expensas de la reproducción ( $F$ ). Una estrategia directa  
 329 que reinvierte más en el componente afectado de  $R$ :

$$\left( \frac{\partial^2 R}{\partial \varepsilon \partial m_a} < 0 \right) \rightarrow \left( \frac{d\hat{\varepsilon}}{dm_a} < 0 \right)$$

330 Ya dijimos que los efectos de  $\mu_o$ ,  $\mu_a$  o  $m_a$  sobre  $\hat{e}$  sólo pueden ser indi-  
 331 rectos, a través del cambio en  $\hat{\varepsilon}$  ya discutido. En los modelos sin  $C(\mathbf{B})$  o con  
 332  $C(\mathbf{B})$  lineal, la incidencia de ese cambio en  $\hat{\varepsilon}$  sobre  $\hat{e}$  no existe, porque el  
 333 vínculo  $(\partial^2 R / \partial \varepsilon \partial e) = \mathbf{0}$ . Si esa derivada es negativa (porque  $C(\mathbf{B})$  es princi-  
 334 palmente cóncava) entonces  $\hat{e}$  óptima cambia opuesta a  $\hat{\varepsilon}$  óptima. Al hacerlo  
 335 así, refuerza un incremento de  $B$  óptima (recordar que la camada  $B$  aumenta  
 336 con  $\varepsilon$  pero disminuye con  $e$ ). Por supuesto, si  $C(\mathbf{B})$  es principalmente con-  
 337 vexa, o sea si  $\partial^2 R / \partial \varepsilon \partial e > 0$ , entonces  $\hat{\varepsilon}$  y  $\hat{e}$  coinciden en dirección, y sus  
 338 efectos sobre la fecundidad  $B_{opt}$  se amortiguarán recíprocamente.

339 b) Efectos de aumentar la mortalidad evitable del descendiente ( $m_o$ ). Al in-  
 340 crementar  $m_o$ , ambos efectos directos (sobre  $\hat{\varepsilon}$  y  $\hat{e}$ ) existen. Y también son  
 341 posibles los indirectos, siempre y cuando el vínculo  
 342  $(\partial^2 R / \partial \varepsilon \partial e)$  sea distinto de cero. Si fuera nulo, al ser  $C(\mathbf{B})$  nula o lineal,  
 343 quedan solo los efectos directos en los numeradores de la ecuación 10, dando:

$$\left( \frac{\partial^2 R}{\partial \varepsilon \partial \mu_o} < 0 \right) \rightarrow \left( \frac{d\hat{\varepsilon}}{d\mu_o} < 0 \right) \quad \text{y} \quad \left( \frac{\partial^2 R}{\partial \varepsilon \partial \mu_o} > 0 \right) \rightarrow \left( \frac{d\hat{\varepsilon}}{d\mu_o} > 0 \right)$$

344 El aumento de mortalidad “infantil” evitable ( $m_o$ ) milita en pro de reducir  
 345 la inversión en reproducción  $\varepsilon$  (dedicar más a la defensa adulta  $\sigma$ ) pero a la  
 346 vez aumentar la defensa de cada descendiente, vía su dotación energética  $e$ .  
 347 Menor número de hijos pero mayor calidad de cada uno.

348 Si  $C(\mathbf{B})$  fuera principalmente cóncava, la mixta  $(\partial^2 R / \partial \varepsilon \partial e)$  sería nega-  
 349 tiva, provocando así efectos indirectos del mismo signo que los directos y  
 350 reforzando éstos. Si  $C(\mathbf{B})$  fuera convexa, los efectos directos serían mitigados.

351 c) Aumentos de la energía total ( $E$ ) disponible al adulto. Empezamos con  
 352 el caso simple ( $B = E\varepsilon / e$ ) y el costo  $C(\mathbf{B})$  nulo. Las dos derivadas mixtas  
 353  $(\partial^2 R / \partial \varepsilon \partial e)$  y  $(\partial^2 R / \partial E \partial e)$  son nulas en el óptimo. Entonces los dos térmi-  
 354 nos de la ecuación 10b valdrán cero para  $q=E$ . Perturbar  $E$  no hace cambiar

355  $\hat{e}$ :  $(d\hat{e}/dE) = 0$ . En cambio  $(d\hat{E}/dE)$  sí tiene efecto directo (aunque no indi-  
 356 recto), el cual será:

$$\frac{\partial^2 R}{\partial E \partial \varepsilon} = -\frac{s(e; m_o)}{e} \phi(\mu_o) + \frac{\partial^2 p(\varepsilon; m_a, E)}{\partial E \partial \varepsilon} \pi(\mu_a) \quad (12)$$

357 El primer término es positivo pero el segundo lo suponemos negativo: es más  
 358 pronunciado el agrandamiento de  $p$  debido al aumento de  $\sigma$  (merma de  $\varepsilon$ ) con  
 359 montos grandes de energía disponible  $E$ . Por consiguiente, el cambio  $(d\hat{E}/dE)$   
 360 será positivo o negativo según predomine el primer término o el segundo. Así,  
 361 se espera que aumente el esfuerzo reproductivo si los recursos se expanden  
 362 en un ambiente benigno para los juveniles, con bajas mortalidades inevitables  
 363 o evitables (alta  $S$ ), adverso para los adultos. Condiciones opuestas harían  
 364 reducir el esfuerzo  $\hat{E}$  al enriquecerse el entorno.

365 Si el costo  $C(\mathbf{B})$  existe y es no lineal, habrá efectos interactivos entre  $\varepsilon$  y  
 366  $e$ . Las derivadas mixtas  $(\partial^2 R / \partial \varepsilon \partial e)$  y  $(\partial^2 R / \partial E \partial e)$  serán no-nulas y puede  
 367 suponérselas de un mismo signo, ya que  $E$  y  $\varepsilon$  tienen efectos positivos seme-  
 368 jantes sobre  $B$ . Se cumple entonces lo siguiente:

- 369 a) El efecto indirecto sobre  $\hat{E}$  (ahora posible) es positivo, cualquiera que sea  
 370 el signo de su interacción con  $e$ .
- 371 b) Siempre que expandir  $E$  favorezca directamente el aumento de  $\hat{E}$  (es decir,  
 372  $\partial^2 R / \partial E \partial \varepsilon > 0$ ), esto será acompañado por una indirecta reducción o aumen-  
 373 to de  $\hat{e}$ , según  $C(\mathbf{B})$  sea principalmente cóncava o convexa. En este caso, los  
 374 cambios indirectos refuerzan los efectos directos inducidos por  $E$  sobre  $\hat{E}$  y  $\hat{e}$ .
- 375 c) Siempre que ampliar  $E$  favorezca reducir  $\hat{E}$  los efectos directo e indirecto  
 376 sobre  $\hat{e}$  se oponen el uno al otro. Por ejemplo, supongamos  $C(\mathbf{B})$  principal-  
 377 mente convexa. Entonces  $\hat{e}$  será afectado directa y positivamente por  $E$ , pero  
 378 indirecta y negativamente por una reducción de  $\hat{E}$ .

379 **Ejemplos.** Los efectos sinérgicos considerados aquí permiten explorar  
 380 expectativas teóricas simultáneas sobre varios componentes de las biohisto-  
 381 rias, sin acogerse a las visiones abarcales pero simplistas del tipo estrategias  $r$   
 382 vs estrategias  $k$ . Conviene entonces usar las previsiones antes presentadas para  
 383 intentar explicaciones de cambios simultáneos observados en algunos siste-  
 384 mas. Ofrecemos sólo dos ejemplos, y remitimos a León y De Nóbrega (2000)  
 385 para considerar otros casos.

386 *Mortalidades inevitables y costo por viviparidad:* Reznick y sus colaborado-  
 387 res ( ver libro de Reznick 1992) emprendieron en los años ochenta una serie

388 de estudios de los efectos de la depredación sobre los guppies (*Poecilia*) de  
389 Trinidad Tobago y Venezuela. En lo esencial identificaron dos clases de arroyos  
390 donde los depredadores incidían, en unos sobre los adultos (*A*) y en otros,  
391 sobre los juveniles (*J*). El esfuerzo reproductivo  $\epsilon$  resultó mayor en los guppies  
392 de tipo *A*, mientras que el tamaño de hijos  $e$  fue mayor en los de tipo  
393 *J*. Un experimento de campo en que permutaron depredadores, generó en 11  
394 años (30-60 generaciones) modificaciones en  $\epsilon$  y  $e$  acordes con los resultados  
395 en las poblaciones naturales (Reznick et al. 1990). Aunque se consideraron  
396 estos resultados como acordes a la teoría, esto no es cierto. Las respectivas  
397 mortalidades inevitables sobre adultos o juveniles explicarían las diferencias  
398 en esfuerzo reproductivo, pero no los cambios en tamaño de hijo, si se usan  
399 los modelos clásicos. Hace falta postular un efecto interactivo debido a un  
400 costo  $C(B)$  principalmente cóncavo. Esto es plausible, ya que los guppies son  
401 vivíparos y entonces, los costos requeridos para producir los primeros miembros  
402 de la camada deben ser mayores que los de las adiciones.

403 Nótese que los cambios en tamaño de los hijos predichos en estos casos por  
404 nuestro modelo no son directamente adaptativos. No hay beneficio en reducir  
405  $\hat{e}$  cuando los depredadores atacan a los adultos, o en aumentar  $\hat{e}$  cuando el  
406 ataque a juveniles es indiferente al tamaño de éstos. Pero la reducción permite  
407 incrementar el número  $B$  de hijos, ayudando a compensar por la mortalidad  
408 acentuada de adultos, y el aumento de  $e$  ayuda a disminuir el número  $B$  de  
409 candidatos a ser victimizados por enemigos que comen juveniles. A esta clase  
410 de respuestas las llamamos “estrategias compensatorias indirectas”.

411 *Cambios en la energía disponible (E)*: Kawano y Masuda (1980) estudiaron el  
412 reparto energético en la liliácea perenne siempre-verde *Helonopsis orientalis*,  
413 a lo largo de un gradiente altitudinal en Japón, en cinco sitios desde 100 m  
414 hasta 2600 sobre el nivel mar. La estación de crecimiento se acorta con la  
415 altura, y así merma la energía disponible por planta ( $E$ ).

416 De esa energía, una fracción cada vez mayor se asigna a estructuras reproductivas  
417 (como brácteas, periantos, cápsulas) al incrementar la elevación, pero  
418 en cambio baja el número de semillas. Éstas son diminutas, dispersadas por el  
419 viento, y su tamaño no cambia al subir o bajar.

420 Así pues, al aumentar  $E$  (bajar la altura) se reduce el esfuerzo  $\hat{e}$ . Como el  
421 hábitat cerrado de comunidades clímax deja poca posibilidad de reclutamiento,  
422 la mortalidad de semillas y plántulas es inevitable y alta. Esto favorece  
423 disminuir  $\hat{e}$  al crecer  $E$ . Por otra parte, lo dicho sobre estructuras reproductivas  
424 sugiere un costo requerido  $C(B)$  predominantemente cóncavo. Esto indica

425 una interacción negativa entre  $\varepsilon$  y  $e$ , y por consiguiente una compensación  
 426 de efectos directos e indirectos sobre  $\hat{e}$ , que debe dar lugar a pocos cambios  
 427 selectivos en el tamaño  $\hat{e}$  al alterar  $E$ . Ya dijimos que eso se observó.

## 428 Denso- y frec-dependencia en la supervivencia juvenil

429 El modelo considerado hasta ahora era básicamente denso-independiente. Pe-  
 430 ro, ¿cuál puede ser la incidencia sobre nuestros resultados de factores de mor-  
 431 talidad cuya intensidad dependa de la abundancia de individuos presentes y  
 432 de las frecuencias de los tipos de individuos?

433 Volvamos al clásico reparto exhaustivo y equitativo de la energía repro-  
 434 ductiva entre los hijos para dar  $e$  a cada uno, y así determinar su número  $B$ .  
 435 Es el modelo Smith-Fretwell (1974) que da  $B = \varepsilon E / e$ . En cambio haremos a  
 436 la función de supervivencia de cada hijo dependiente de la densidad de adul-  
 437 tos y juveniles presentes, del modo que pronto explicaremos. Esto permite  
 438 combinar el nivel de esfuerzo reproductivo  $\varepsilon$  (el grado de perennidad) con la  
 439 optimización del tamaño  $e$ , dando resultados opuestos o concordantes con los  
 440 del dogma “estrategas  $r$  vs  $k$ ”, según la mortalidad denso-independiente sea  
 441 evitable o inevitable (*sensu* León 1983, 1988). De este modo, al hacer posible  
 442 emparejamientos como hijos grandes, hábito anual ( $\varepsilon = 1$ )” o bien hijos pe-  
 443 queños, hábito perenne ( $\varepsilon < 1$ ), este enfoque genera otro tipo de optimización  
 444 conjunta.

445 Como decíamos, el modelo básico es el mismo de la ecuación 1, con  
 446  $B = \varepsilon E / e$ , pero con la novedad de que la supervivencia “infantil-juvenil”  $S$  es  
 447 como propone Torres-Alruiz (2002)  $S = (e; N_t, n_t)$ . Y ésta la separamos de mo-  
 448 do multiplicativo:  $S = S_{DI}(e)S_{DD}(e, N_t, n_t)$ , siendo  $N_t$  el número de adultos del  
 449 año  $t$ ,  $n_t$  el número de hijos recién nacidos ese año ( $n_t = BN_t$ ) y las  $S$  funcio-  
 450 nes definidas así:  $S_{DI}(e)$ , función denso-independiente del tamaño ( $e$ ) del hijo,  
 451 cóncava creciente a partir del mínimo tamaño  $\theta$  requerido para sobrevivir; y la  
 452 denso-dependiente  $S_{DD} = S_{DD}^1(N_t)S_{DD}^2(e, n_t)$ , donde  $S_{DD}^1(N_t)$  decrece con  $N_t$   
 453 y  $S_{DD}^2(e, n_t)$  crece con  $e$  y declina con  $n_t$  (Figuras 3 y 4). La función  $S_{DD}^1(N_t)$   
 454 expresa la competencia que los hijos (semillas, huevos, recién nacidos) pade-  
 455 cen proveniente de los adultos, que les impone mortalidad inevitable, por la  
 456 asimetría de la tensión competitiva. La función  $S_{DD}^2(e, n_t)$ , en cambio, expresa  
 457 la competencia entre los vástagos mismos, que genera mortalidad evitable ya  
 458 que puede ser reducida por la inversión en defensa, en este caso el tamaño  $e$   
 459 del crío, que determina la habilidad competitiva. Las formas de estas funcio-  
 460 nes pueden observarse en las Figuras 3a y 3b, que exhiben respectivamente

461 las dependencias de los productos  $S_{DI}(e)S_{DD}^1(N_t)$  y  $S_{DI}(e)S_{DD}^2(e, n_t)$  respecto  
 462 a sus variables (Torres-Alruiz, 2002).

463

464 Ya definidas las componentes de la aptitud  $R$  de una biohistoria, podemos  
 465 reunir las:

$$R = \frac{E\varepsilon}{e} S_{DI}(e) S_{DD}^1(N_t) S_{DD}^2(e, n_t) + P(\varepsilon; E) \quad (13)$$

466 a la que deberá imponérsele la restricción  $R(\hat{N}) = 1$  que garantiza la población  
 467 en equilibrio dinámico, y que la selección natural actúe en esas condiciones.

468 **Selección denso-independiente.** Ya tratamos ese tema, que se reduce al  
 469 modelo SF (Smith y Fretwell 1974). Lo reiteramos aquí para poder compara-  
 470 rar. Al maximizar, con  $\varepsilon$  constante,  $R_{DI}(e) = \frac{E\varepsilon}{e} S_{DI}(e)$  se obtiene:

$$\frac{\partial R_{DI}}{\partial e} = \frac{E\varepsilon}{e} \left[ \frac{\partial S_{DI}}{\partial e} - \frac{S_{DI}}{e} \right]$$

471 y al igualar esto a cero para obtener el tamaño óptimo del hijo  $\hat{e}$ , se llega a la  
 472 condición definitoria:

$$\left( \frac{\partial S_{DI}}{\partial e} - \frac{S_{DI}}{e} \right)_{\hat{e}} = 0$$

473 cuya interpretación gráfica es la igualdad de la derivada  $\frac{\partial S_{DI}}{\partial e}$  con la pendiente  
 474 de una de las rectas que llamamos “isoaptas”, porque todos los puntos de cada  
 475 una poseen una misma aptitud  $R$  (Figura 4). Estas rectas salen del origen de  
 476 coordenadas (abscisas  $e$ , ordenada  $S$ ) y cada una tiene fórmula  $S = (R/E\varepsilon)e$ .  
 477 El haz se genera dando a cada recta un valor  $R$  constante, y así una pendiente  
 478  $(R/E\varepsilon)$ . Se va aumentando  $R$  hasta encontrar la recta que toca tangencialmente  
 479 a la restricción cóncava creciente  $S(e)$ .

#### 480 **Selección dependiente de la densidad y las frecuencias.**

481 *Caso anuales:* Supongamos que, por optimización independiente, la selección  
 482 ha establecido una biohistoria anual, en la cual el esfuerzo  $\hat{e} = 1$ , es decir,  
 483 toda la energía se emplea en reproducción y ninguna ( $\sigma = 0$ ) se reserva para  
 484 mantener vivo al adulto. Entonces los adultos desaparecen después de la re-  
 485 producción, y sólo quedan infantes en cantidad  $n_t = N_t B$ , que van a competir  
 486 entre ellos por llegar al próximo episodio reproductivo. Así, estará ausente el



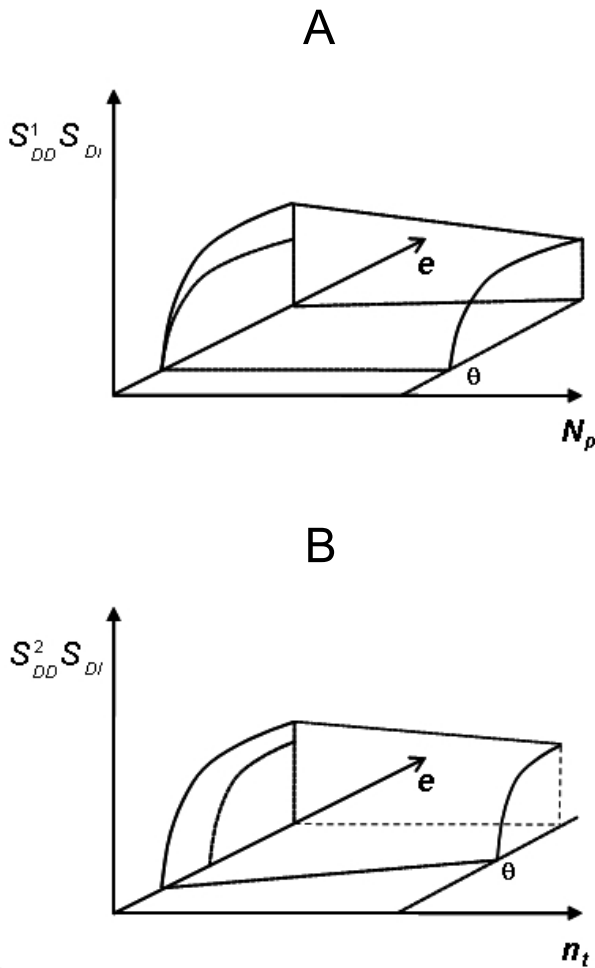


Figura 3: Factores que disminuyen la supervivencia juvenil. (A) El incremento de la mortalidad inevitable debido a la presencia de adultos perennes ocupando sitios potenciales de establecimiento disminuye  $S_{DD}$ . (B) El aumento en la competencia debido al incremento del número de crías competidoras genera mortalidad del tipo evitable. Si el adulto invierte energía en desarrollar un tamaño de huevo o semilla mayor aumentan las posibilidades de supervivencia de los hijos. Nótese que el tamaño mínimo de huevo requerido  $\theta$  no varía con respecto a  $N_p$  como lo hace con respecto a  $n_t$ .

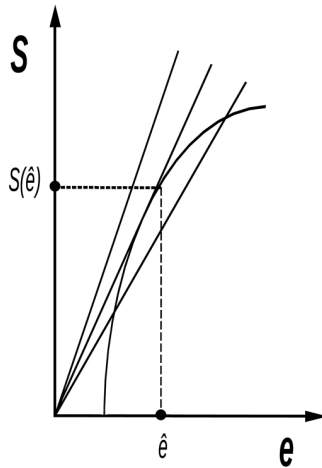


Figura 4: Tamaño óptimo de huevo (o crío) en condiciones denso-independientes.

487 factor  $S_{DD}^1(N_t)$  y sólo cuenta la supervivencia de los críos  $S_{DD}^2(e, n_t)$ . La su-  
 488 pervivencia adulta  $P$  cae a cero,  $P(\varepsilon = 1) = 0$  y la función aptitud se reduce  
 489 a:

$$R_{DD}^A = \frac{E}{e} S_{DI}(e) S_{DD}^2(e, n_t)$$

490 Preguntamos cuál tamaño  $e_A$  es óptimo. La habilidad competitiva depende  
 491 del tamaño  $e$ . La competencia entre infantes requiere que se encuentren, y la  
 492 probabilidad de encuentro es proporcional a las frecuencias relativas  $f_e$  de los  
 493 tipos de infante caracterizados, cada uno por su tamaño. Digamos  $f_e = n_e/n$ .  
 494 Entonces, estaremos ante un juego evolutivo con selección dependiente de las  
 495 frecuencias (frec-dependiente). Como hay un continuum de estrategias cada  
 496 una con su valor de  $e$ , se procede del modo siguiente (Maynard Smith, 1982;  
 497 Vincent y Brown, 2005). Supongamos establecida ( $f_e = 1$ ) en la población es-  
 498 tacionaria ( $R = 1$ ) una cierta estrategia incógnita cuyos infantes tienen tamaño  
 499  $e^*$ . Si fuera una estrategia evolutivamente estable (EEE) no podría ser invadi-  
 500 da por cualquier mutante que exhiba otra estrategia  $e$ . Entonces la biohistoria  
 501 con  $e^*$  ha de tener máxima aptitud  $R(e^*) = R^*$ , que a la vez será  $R^* = 1$ . O  
 502 sea, cualquier mutante tendría  $R < 1$ .

503 Ahora bien,  $R^* = 1$  requiere que  $B^* = \frac{E}{e_A^*}$  sea:

$$S_{DI}^* = \frac{1}{B(e_A^*) S_{DD}^2(e_A^*, n_{eq}^*)}$$

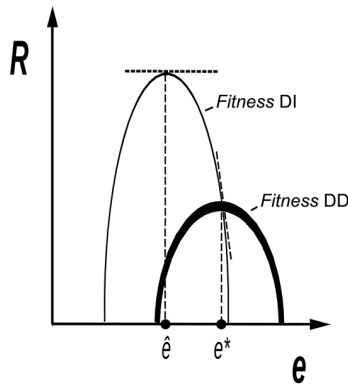


Figura 5: Función fitness. La curva gruesa corresponde al fitness DD y la delgada al fitness DI. El punto donde se alcanza  $e^*$ , corresponde también al valor  $R^* = 1$ .

504 Consideremos un mutante “infantil” de tamaño  $e$  al momento de nacer.  
 505 Su aptitud será  $R(e) = B(e)S_{DI}(e)S_{DD}^2(e, n_t)$ . Al maximizar  $R$ , la condición  
 506  $[\partial R_{DD}/\partial e]_{e^*}^{DD} = 0$  da:

$$S_{DD}^2(e_A^*) \left( \frac{\partial S_{DI}}{\partial e} - \frac{S_{DI}}{e_A^*} \right)_{e_A^*} + \left( \frac{\partial S_{DD}^2}{\partial e} S_{DI} \right)_{e_A^*} = 0$$

507 El paréntesis del primer término contiene la expresión que, igualada a ce-  
 508 ro, determina el óptimo  $\hat{e}$  de una biohistoria denso-independiente. Pero esa  
 509 expresión, aquí, resulta negativa:

$$\left( \frac{\partial S_{DI}}{\partial e} - \frac{S_{DI}}{e_A^*} \right)_{e_A^*} = - \left( \frac{S_{DI}}{S_{DD}^2} \right)_{e_A^*} \left( \frac{\partial S_{DD}^2}{\partial e} \right)_{e_A^*}$$

510 De manera que cuando  $(\partial R_{DD}^A/\partial e)$  llega a su cero, es decir, cuando se hace  
 511 horizontal la tangente a  $R_{DD}^A$  (porque esta función ha llegado a su máximo en  
 512 el tamaño  $e_A^*$ ) ya la derivada  $(\partial R_{DI}^A/\partial e)$  dejó atrás su respectivo cero, para el  
 513 tamaño  $\hat{e}$  y se volvió negativa. Es decir, la tangente a  $R_{DI}$  dejó de ser horizontal  
 514 y se inclinó, se fue de bruces, y ahora  $\hat{e}$  queda atrás de  $e^*$ :  $\hat{e} < e_A^*$ . El tamaño  
 515  $e_A^*$  de los críos inducido por la competencia entre ellos (SN denso y frec-  
 516 dependiente) es mayor que el favorecido por selección denso-independiente.

517 *Caso perennes:* Si consideramos organismos perennes, los descendientes en  
 518 cada generación tendrán que competir no sólo entre ellos (usando su tamaño  $e$

519 como defensa ante la mortalidad evitable) sino también contra los adultos que  
 520 los produjeron y que han sobrevivido con cierta probabilidad  $P$ . Contra éstos  
 521 la competencia es asimétrica, la mortalidad es inevitable. El modelo pertinente  
 522 es:

$$R_{DD}^P = B(\varepsilon, e)S_{DI}(e)S_{DD}(e, N_t, n_t) + P(\varepsilon)$$

523 donde  $B = E\varepsilon/e$  y  $S_{DD} = S_{DD}^1(N_t)S_{DD}^2(e, n_t)$ .

524

525 Siguiendo los mismos pasos que dimos para los anuales obtenemos,

$$\left( \frac{\partial S_{DI}}{\partial e} - \frac{S_{DI}}{e} \right)_{e_p^*} = - \left( \frac{S_{DI}}{S_{DD}} \frac{\partial S_{DD}}{\partial e} \right)_{e_p^*}$$

526 Pero ahora, al imponer la condición  $R_{DD}^{*P} = 1$  resulta  $S_{DI}^* = (1 - P)/B^*S_{DD}^*$   
 527 . Al sustituir y comparar con la ecuación para los anuales, vemos que la  $S_{DI}^*$   
 528 de los perennes incluye el factor  $(1 - P)$ , el cual (menor que 1) disminuye  
 529 el monto de la inclinación negativa de la pendiente  $(\partial R_{DI}/\partial e)$  en  $e_p^*$ . Así  $e_p^*$   
 530 viene a ser mayor que  $\hat{e}$  pero menor que  $e_A^*$ :

$$\hat{e} < e_p^* < e_A^* .$$

531 La magnitud de  $P$  depende de  $\sigma$ , la fracción energética dedicada por el  
 532 adulto a su defensa, y entonces depende del esfuerzo  $\varepsilon$ , ya que  $\sigma = 1 - \varepsilon$  .  
 533 Así, el tamaño óptimo  $e_p^*$  depende del grado de perennidad  $P(\varepsilon)$  . Esto asocia  
 534 la optimización de  $e$  con la de  $\varepsilon$ , que aquí se supuso dada.

535 *Un modelo particular de perennes:* Conviene adoptar funciones particulares  
 536 para los componentes de la biohistoria explorada aquí. Usaremos las siguien-  
 537 tes funciones (Torres-Alruiz, 2002) que poseen las propiedades requeridas:

$$R = B(E, \varepsilon, e)S_{DI}(e)S_{DD}^1(N_t)S_{DD}^2(e, n_t) + P(E, \varepsilon)$$

538 Los parámetros de esta ecuación son:

$$\begin{aligned} B &= \frac{E\varepsilon}{e} \\ S_{DI} &= 1 - \exp[-c(e - \theta)] \\ S_{DD}^1 &= \exp(-\beta N_r) \\ S_{DD}^2 &= \exp[-\alpha(e)(n_t)] \end{aligned}$$

539 donde  $\alpha(e) = a - be$ .

540 Vemos que  $S_{DI}$  es una función cóncava creciente (a partir del mínimo  $\theta$ )  
 541 de  $e$ . La constante  $c$  indica cuán adverso es el ambiente denso-independiente.  
 542 La  $S_{DD}^1$  expresa la incidencia del número de adultos  $N_t$  sobre la supervivencia  
 543 del infante, siendo  $\beta$  un indicador de cuán rápido cae esta exponencial. La  
 544  $S_{DD}^2$  es el efecto de la densidad de infantes sobre su propia supervivencia.  
 545 Su coeficiente  $\alpha(e)$  declina linealmente,  $\alpha(e) = a - be$ . Esto implica que al  
 546 aumentar el tamaño  $e$  menos vulnerable se hace el infante a las amenazas  
 547 denso-independientes, o más resistente o más tolerante. El parámetro  $b$  mide  
 548 cuánta caída en vulnerabilidad acompaña a la unidad de incremento de  $e$ .

549 Podemos usar este modelo para particularizar las condiciones y resultados  
 550 obtenidos. Para eso seguimos los mismos procedimientos. Entonces:

551

552 a) Caso denso-independiente. Retenemos sólo la función  $S_{DI}(e)$  y nos queda:

$$\frac{\partial R}{\partial e} = \frac{E\varepsilon}{e^2} \{1 - \exp[-c(e - \theta)]\} + \frac{E\varepsilon}{e} \{c \exp[-c(e - \theta)]\}$$

553 que al ser igualada a cero para obtener el máximo de  $R$  lleva a,

$$\frac{\partial R_{DI}}{\partial e} = -\frac{E\varepsilon}{\hat{e}} \left\{ \left( \frac{\partial S_{DI}}{\partial e} \right)_{\hat{e}} - \frac{S_{DI}(\hat{e})}{\hat{e}} \right\} = 0$$

554 b) Caso anual denso-dependiente. Ampliamos  $S$  para incluir  $S_{DI}(e)S_{DD}^2(e, n_t)$ ,  
 555 y al derivar la ecuación, igualarla a cero, e incluir  $S_{DI}(e^*) = 1/B^*S_{DD}^2(e^*)$   
 556 para que  $R_{DD}^A(e^*) = 1$  tendremos:

$$\left( \frac{\partial S_{DI}}{\partial e} - \frac{S_{DI}}{e} \right)_{e^*} = -\frac{bN^*}{S_{DD}^2(e^*)}$$

557 Se repite el resultado de ser  $\hat{e} < e_A^*$ .

558 c) Caso perenne denso-dependiente. Cuando los críos compiten entre sí y con  
 559 los adultos, hay que incluir  $S_{DD}(e) = S_{DD}^1 S_{DD}^2$  y usar el modelo completo para  
 560  $R_{DD}^P$  con el cual iniciamos esta sección. Al calcular  $\partial R_{DD}^P / \partial e$  e igualar a cero  
 561 para maximizar, añadiendo la restricción  $R_{DD}^P(e^*) = 1$ , obtenemos:

$$\left( \frac{\partial S_{DI}}{\partial e} - \frac{S_{DI}}{e} \right)_{e_p^*} = -\left[ \frac{(1-P)bN^*}{S_{DD}(e^*)} \right]$$

562 Resulta pues, debido al factor  $(1-P)$ ,  $e_p^*$  intermedio  $\hat{e} < e_p^* < e_A^*$ .

563 **Comentarios finales**

564 La motivación principal para el desarrollo de estos modelos en el trabajo  
565 de Torres-Alruiz (2002) provino de los amplios y detallados estudios de Ri-  
566 chard Primack sobre la biología reproductiva de *Plantago*, hierba abundante  
567 y de amplia distribución y riqueza (más de 200 especies), con especies tanto  
568 anuales como perennes. Un resultado consistente es que la mayoría de las se-  
569 millas de anuales son más grandes que las de perennes (Primack 1978, 1979,  
570 Primack y Antonovics 1982). Pero esto es contrario a lo sostenido por la tra-  
571 dición estrategias  $r$  vs  $k$ . Razonamos, pues, que la competencia entre semillas  
572 podía producir estos resultados. Tal competencia es una fuente de lo que León  
573 (1983, 1988) ha llamado mortalidad evitable denso-dependiente. Es evitable  
574 en este caso porque un mayor tamaño de las semillas les sirve de defensa. Y  
575 en el caso de las plantas anuales esta competencia es más intensa porque los  
576 adultos mueren después de reproducirse y dejan a sus semillas enfrentarse so-  
577 las. En cambio las plantas adultas perennes permanecen y ocupan sitios que  
578 ya no estarán abiertos a las semillas competidoras.

579 Los adultos, por otra parte, le imponen a las semillas mortalidad denso-  
580 dependiente inevitable. De allí el desglosamiento de la supervivencia DD  
581 ( $S_{DD}$ ) en dos factores: uno dependiente de la densidad de adultos,  $S_{DD}^1(N_t)$ ,  
582 y otro de la densidad de semillas y el tamaño de éstas,  $S_{DD}^2(n_t, e)$ . El modelo  
583 construido así da cuenta, según vimos, de los resultados de Primack. Y hurga  
584 de otra manera en la evolución conjunta de aspectos de las biohistorias.

585 Pero hay más en esta elaboración. La mortalidad evitable denso-dependiente  
586 es, en este caso, dependiente de las frecuencias. Y la manera de optimizar  
587 cuando hay selección frec-dependiente es usar la teoría de juegos evolutivos  
588 (Maynard Smith 1982) y buscar estrategias evolutivamente estables (EEE).

589 Tales conceptos y técnicas, al comienzo usados más que todo para entender  
590 la evolución del comportamiento animal (ver libro de Houston y McNamara  
591 1999), se han ido aplicando a diversos asuntos en ecología evolutiva. Y en las  
592 últimas décadas, se han generalizado mediante la inclusión de otros concep-  
593 tos de estabilidad además de la EEE (Apaloo et al. 2009) y la entronización  
594 de dos importantes enfoques de la dinámica evolutiva y sus resultados: (a)  
595 la llamada dinámica adaptativa (Geritz et al. 1997, y muchos artículos de es-  
596 tos autores; libro: Dercole y Rinaldi 2008), (b) la introducción por Vincent  
597 y Brown (1984) de la función generativa del fitness,  $G$ , que admite muchos  
598 usos, sistematizados en su reciente libro (2005).

599 No deja de ser inesperado que en tan copiosa producción sobre estrategias,

600 juegos y dinámicas darwinianas, la atención dada a los tópicos de la teoría de  
601 biohistorias es relativamente escasa. Están los trabajos de Geritz en notorio  
602 lugar (Geritz 1995, 1998, Geritz et al. 1999) así como el de Rees y Westoby  
603 (1997), ya comentado en la introducción, todos ellos dedicados al asunto del  
604 tamaño evolutivamente estable (EE) de la semilla, bien sean “intervalos de  
605 tamaños EE” (Geritz, 1995), o “tamaño medio EE” en una o varias especies  
606 en coevolución competitiva (Rees y Westoby 1997). Siempre se considera, en  
607 estos tratamientos, competencia asimétrica entre semillas (o plántulas), como  
608 mecanismo decisivo que introduce la dependencia de la frecuencia a la aptitud,  
609 y así la necesidad del enfoque de juegos evolutivos.

610 En estas investigaciones la variedad resultante de tamaños de semillas pue-  
611 de ser una varianza dada, supuesta como un parámetro del sistema, típico del  
612 uso de ecuaciones dinámicas con gradientes de la función generativa  $G$  (Vin-  
613 cent y Brown 2005). Tal es el caso de Rees y Westoby (1997). O bien puede  
614 buscarse un intervalo adaptativo de tamaños de semillas, que sea EE (Geritz  
615 1995), o bien pueden determinarse puntos de bifurcación o ramificación que  
616 vayan generando nuevas líneas, cada una con su propio tamaño de semilla,  
617 hasta desembocar en un polimorfismo EE (Geritz et al. 1999). Nuestro propio  
618 tratamiento del asunto se desentiende del problema de la variedad de tamaños  
619 de semillas coexistentes, ya que hemos trabajado con estrategias asexuales,  
620 como es usual en la teoría de biohistorias. Siempre puede interpretarse la es-  
621 trategia evolutivamente estable como una media “óptima”, suponiendo que  
622 hay siempre variación en torno.

623 Otros casos en que se han usado enfoques de juegos evolutivos para las bio-  
624 historias, sin pretender ser exhaustivos, son: (a) el estudio de juegos cíclicos  
625 entre morfos de lagartijos (*Uta stansburiana*) debido a Sinervo y col. (2000),  
626 (b) el desarrollo matemático de versiones frec-dependientes de los fitness-sets  
627 de Levins, propuesto por de Mazancourt y Dieckmann (2004), que alude fre-  
628 cuentemente a las biohistorias pero sólo presenta ejemplos de otras estrategias  
629 adaptativas, (c) el recentísimo artículo de Rael y col. (2009), en el que se re-  
630 presenta la biohistoria del escarabajito de la harina *Tribolium castaneum* con  
631 una matriz de Leslie de tres etapas, se usa el enfoque de funciones  $G$ , pero se  
632 centra la atención en los polimorfismos genéticos de estas poblaciones.

633 Nuestro tratamiento del tema del tamaño de semilla EE no se reduce a eso.  
634 Es parte del asunto de la evolución conjunta con las estrategias de superviven-  
635 cia del adulto (anual vs perenne). Pero al usar los conceptos de mortalidad DD  
636 evitable o inevitable, abrimos la puerta a otras posibilidades de usar la teoría

637 de juegos evolutivos. Aún en el caso de las semillas, no sólo la competen-  
638 cia asimétrica genera frec-dependencia, también el ataque por depredadores o  
639 parásitos puede ser sensible al tamaño de la semilla. Y también para huevos  
640 y larvas. Así mismo, la mortalidad inevitable denso-dependiente no tiene por  
641 qué deberse a la acción de los adultos. Es pertinente en la aplicación recién  
642 discutida y quizás en casos de canibalismo intra-específico. Pero podría ser  
643 generada por otros mecanismos (por ejemplo, patógenos o depredadores) que  
644 actúen dependiendo de la densidad  $n_t$  de los propios críos. Por el contrario,  
645 son concebibles casos en que la mortalidad evitable incida sobre los adultos y  
646 dependa de la densidad de éstos. Hay entonces una gama de posibles enfoques  
647 de problemas en biohistorias en los cuales cabe usar la teoría de juegos y la  
648 búsqueda de EEE's. Por otra parte, el método de perturbación de parámetros o  
649 estática comparativa que aplicamos en la primera parte de este trabajo podría  
650 extenderse a estos modelos de biohistorias con selección frec-dependiente. Ya  
651 juntamos todo esto en estudios de biohistorias con denso-dependencia sin es-  
652 tructura etaria (De Nóbrega 1999), con estructura etaria (Hernández y León  
653 1995) o estructura de etapas (Hernández y León 2000) y mortalidad evita-  
654 ble denso-dependiente. Pero no usamos la teoría de juegos evolutivos. Eso  
655 está pendiente.

## 656 Referencias

- 657 Apaloo, J., Brown, J. S. y Vincent, T. L., 2009, Evolutionary game theory: ESS, convergence  
658 stability, and NIS, *Evolutionary Ecology Research* **11**(4), 489–515.
- 659 Calow, P., 1979, Cost of reproduction - physiological approach, *Biological Reviews of the Cam-*  
660 *bridge Philosophical Society* **54**(1), 23–40.
- 661 Charlesworth, B., 1994, *Selection in Age-Structured Population*, 2nd ed., Cambridge University  
662 Press, Cambridge.
- 663 Charlesworth, B. y León, J. A., 1976, Relation of reproductive effort to age, *The American*  
664 *Naturalist* **110**(973), 449–459.
- 665 Charnov, E. L. y Schaffer, W. M., 1973, Life-history consequences of natural-selection - Cole's  
666 result revisited, *The American Naturalist* **107**(958), 791–793.
- 667 Cole, L. C., 1954, The population consequences of life history phenomena, *Quarterly Review*  
668 *of Biology* **29**(2), 103–137.
- 669 De Mazancourt, C. y Dieckmann, U., 2004, Trade-off geometries and frequency-dependent  
670 selection, *The American Naturalist* **164**(6), 765–778.
- 671 De Nóbrega, R. J., 1983, *El tamaño de camada como estrategia adaptativa*, Tesis de Maestría,  
672 Facultad de Ciencias. Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela.



- 673 De Nóbrega, R. J., 1999, Modelos de evolución conjunta del esfuerzo reproductivo total y  
674 por propágulos, *Technical report*, Facultad de Ciencias. Universidad Central de Venezuela.,  
675 Caracas, Venezuela.
- 676 De Nóbrega, R. J. y León, J. A., 2000, Efectos del costo en supervivencia de la reproducción  
677 sobre el tamaño adaptativo de la semilla, *Ecotrópicos* **13**(2), 61–66.
- 678 Dercole, F. y Rinaldi, S., 2008, *Analysis of evolutionary processes: the adaptive dynamics*  
679 *approach and its applications*, Princeton University Press, Princeton.
- 680 Fisher, R. A., 1930, *The Genetical Theory of Natural Selection*, Clarendon Press, Oxford.
- 681 Fleming, I. A. y Gross, M. R., 1990, Latitudinal clines - a trade-off between egg number and  
682 size in pacific salmon, *Ecology* **71**(1), 1–11.
- 683 Gadgil, M. y Bossert, W. M., 1970, Life history consequences of natural selection, *The American*  
684 *Naturalist* **104**(935), 1–24.
- 685 Geritz, S. A. H., 1995, Evolutionarily stable seed polymorphism and small-scale spatial varia-  
686 tion in seedling density, *The American Naturalist* **146**(5), 685–707.
- 687 Geritz, S. A. H., 1998, Co-evolution of seed size and seed predation, *Evolutionary Ecology*  
688 **12**(8), 891–911.
- 689 Geritz, S. A. H., Metz, J. A. J., Kisdi, E. y Meszner, G., 1997, Dynamics of adaptation and  
690 evolutionary branching, *Physical Review Letters* **78**(10), 2024–2027.
- 691 Geritz, S. A. H., van der Meijden, E. y Metz, J. A. J., 1999, Evolutionary dynamics of seed size  
692 and seedling competitive ability, *Theoretical Population Biology* **55**(3), 324–343.
- 693 Henderson, J. M. y Quandt, R. E., 1971, *Microeconomic Theory: a Mathematical Approach*,  
694 2nd edition ed , McGraw-Hill, New York.
- 695 Hernández, M. J. y León, J. A., 1995, Evolutionary perturbations of optimal life-histories,  
696 *Evolutionary Ecology* **9**(5), 478–494.
- 697 Houston, A. I. y McNamara, J. A., 1999, *Models of adaptive behavior. An approach based on*  
698 *state*, Cambridge University Press, Cambridge.
- 699 Jarvinen, A., 1986, Clutch size of passerines in harsh environments, *Oikos* **46**(3), 365–371.
- 700 Kawano, S. y Masuda, J., 1980, The productive and reproductive-biology of flowering plants. 7.  
701 resource-allocation and reproductive capacity in wild populations of *Heloniopsis orientalis*  
702 (thumb) *C. tanaka* (liliaceae), *Oecologia* **45**(3), 307–317.
- 703 Lack, D., 1947a, The significance of clutch-size, *Ibis* **89**(4), 668.
- 704 Lack, D., 1947b, The significance of clutch-size, *Ibis* **89**(2), 302–352.
- 705 Leishman, M. R., 2001, Does the seed size/number trade-off model determine plant community  
706 structure? An assessment of the model mechanisms and their generality, *Oikos* **93**(2), 294–  
707 302.
- 708 León, J. A., 1976, Life histories as adaptive strategies, *Journal of Theoretical Biology*  
709 **60**(2), 301–335.

- 710 León, J. A., 1983, Compensatory strategies of energy investment in uncertain environments,  
711 in H. I. Freedman (ed.), *Population Biology*, Vol. 52 de *Lectures Notes in Biomathematics*,  
712 Springer-Verlag, Berlin, pp. 1985–1990.
- 713 León, J. A., 1988, Avoidable mortality in life history theory, in T. Hallan, G. Gross y S. Levin  
714 (eds), *Mathematical Ecology*, World Scientific, Singapore, pp. 85–98.
- 715 León, J. A. y De Nóbrega, R. J., 2000, Comparative statics of joint reproductive allocation,  
716 *Journal of Theoretical Biology* **205**(4), 563–579.
- 717 Levins, R., 1968, *Evolution in Changing Environments*, Princeton University Press, Princeton.
- 718 Lima, S. L., 1987, Clutch size in birds - a predation perspective, *Ecology* **68**(4), 1062–1070.
- 719 MacArthur, R. H., 1962, Some generalized theorems of natural selection, *Proceedings of the*  
720 *National Academy of Sciences of the United States of America* **48**(11), 1893–1897.
- 721 MacArthur, R. H. y Wilson, E. O., 1967, *The Theory of Island Biogeography*, Princeton Uni-  
722 versity Press, Princeton.
- 723 Maynard Smith, J., 1982, *Evolution and Theory of Games*, Cambridge University Press, Cam-  
724 bridge.
- 725 Michod, R. E., 1979, Evolution of life histories in response to age-specific mortality factors,  
726 *The American Naturalist* **113**(4), 531–550.
- 727 Pianka, E. R., 1970, On R-selection and K-selection, *The American Naturalist* **104**(940), 592–  
728 597.
- 729 Pianka, E. R., 1976, Natural-selection of optimal reproductive tactics, *The American Zoologist*  
730 **16**(4), 775–784.
- 731 Primack, R. B., 1978, Regulation of seed yield in *Plantago*, *Journal of Ecology* **66**(3), 835–847.
- 732 Primack, R. B., 1979, Reproductive effort in annual and perennial species of *Plantago* (PLAN-  
733 TAGINACEAE), *The American Naturalist* **114**(1), 51–62.
- 734 Primack, R. B. y Antonovics, J., 1982, Experimental ecological genetics in plantago.7. repro-  
735 ductive effort in populations of *Plantago lanceolata*L., *Evolution* **36**(4), 742–752.
- 736 Rael, R. C., Costantino, R. F., Cushing, J. M. y Vincent, T. L., 2009, Using stage-structured  
737 evolutionary game theory to model the experimentally observed evolution of a genetic poly-  
738 morphism, *Evolutionary Ecology Research* **11**(2), 141–151.
- 739 Reekie, E. G. y Bazzaz, F. A., 1987, Reproductive effort in plants. 1. carbon allocation to  
740 reproduction, *The American Naturalist* **129**(6), 876–896.
- 741 Rees, M. y Westoby, M., 1997, Game-theoretical evolution of seed mass in multi-species eco-  
742 logical models, *Oikos* **78**(1), 116–126.
- 743 Reznick, D. A., 1992, Measuring the costs of reproduction, *Trends in Ecology and Evolution*  
744 **7**(2), 42–45.
- 745 Reznick, D. A., Bryga, H. y Endler, J. A., 1990, Experimentally induced life-history evolution  
746 in a natural-population, *Nature* **346**(6282), 357–359.

- 747 Roff, D. A., 1992, *The Evolution of Life Histories: Theory and Analysis*, Chapman & Hall,  
748 Londres.
- 749 Ryan, M. J., 1997, Sexual selection and mate choice., in J. R. Krebs y N. B. Davies (eds),  
750 *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*, Blackwell Scientific Publishers, Oxford,  
751 pp. 179–202.
- 752 Sakai, S. y Sakai, A., 1995, Flower size-dependent variation in seed size - theory and a test,  
753 *The American Naturalist* **145**(6), 918–934.
- 754 Schaffer, W. M., 1974, Selection for optimal life histories - effects of age structure, *Ecology*  
755 **55**(2), 291–303.
- 756 Schaffer, W. M. y Rosenzweig, M. L., 1977, Selection for optimal life histories. 2. multiple  
757 equilibria and evolution of alternative reproductive strategies, *Ecology* **58**(1), 60–72.
- 758 Sikes, R. S., 1998, Unit pricing: Economics and the evolution of litter size, *Evolutionary Eco-*  
759 *logy* **12**(2), 179–190.
- 760 Sinervo, B., Svensson, E. y Comendant, T., 2000, Density cycles and an offspring quantity and  
761 quality game driven by natural selection, *Nature* **406**(6799), 985–988.
- 762 Smith, C. C. y Fretwell, S. D., 1974, Optimal balance between size and number of offspring,  
763 *The American Naturalist* **108**(962), 499–506.
- 764 Stearns, S., 1992, *The Evolution of Life Histories*, Oxford University Press, Oxford.
- 765 Taylor, H. M., Gourley, R S and Lawrence, C. E. y Kaplan, R. S., 1974, Natural-selection of  
766 life-history attributes - analytical approach, *Theoretical Population Biology* **5**(1), 104–122.
- 767 Torres-Alruiz, M. D., 2002, *Evolución conjunta del tamaño de crío y los hábitos anual o pe-*  
768 *renne.*, Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias. Universidad Central de Venezuela, Caracas,  
769 Venezuela.
- 770 Vincent, T. L. y Brown, J. S., 1984, Stability in an evolutionary game, *Theoretical Population*  
771 *Biology* **26**(3), 408–427.
- 772 Vincent, T. L. y Brown, J. S., 2005, *Evolutionary Game Theory, Natural Selection and Darwi-*  
773 *nian Dynamics.*, Cambridge University Press., Cambridge.
- 774 Williams, G. C., 1966, *Adaptation and Natural Selection.*, Princeton University Press, Prince-  
775 ton.
- 776 Winkler, D. W. y Wallin, K., 1987, Offspring size and number - a life-history model linking  
777 effort per offspring and total effort, *The American Naturalist* **129**(5), 708–720.
- 778 Zhang, D. Y., 1998, Evolutionarily stable reproductive strategies in sexual organisms: Iv.  
779 parent-offspring conflict and selection of seed size in perennial plants, *Journal of Theo-*  
780 *retical Biology* **192**(2), 143–153.
- 781 Zhang, D. Y., Jiang, X. H. y Zhao, S., 1996, Evolutionarily stable reproductive strategies  
782 in sexual organisms. 2. Dioecy and optimal resource allocation, *The American Naturalist*  
783 **147**(6), 1115–1123.