

## ECOLOGÍA Y EVOLUCIÓN DE LA ENDOZOOCORIA

Tomás A. Revilla<sup>1\*</sup> y Francisco Encinas-Viso<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Biology Center. Czech Academy of Sciences  
370 05 České Budějovice, República Checa. <sup>2</sup>CSIRO Plant Industry  
Canberra, ACT 2601, Australia. \*tomrevilla@gmail.com.

### RESUMEN

La dispersión de semillas por animales juega un papel muy importante en el mantenimiento de la viabilidad de las poblaciones de plantas. Una de sus formas más conspicuas es la endozoocoria, es decir la dispersión de semillas por frugívoros. En este trabajo construimos un modelo dinámico que considera varios aspectos esenciales de la endozoocoria, tales como el ciclo de vida de las plantas, y las características de consumo de los frugívoros. Con este modelo, encontramos que la supervivencia de las semillas a la frugivoría tiene una influencia desproporcionadamente grande sobre la abundancia vegetal. También encontramos que factores de regulación denso-dependientes hacen que los beneficios de la endozoocoria sean limitados. Tomando en consideración que las adaptaciones para la endozoocoria involucran costos para la planta, usamos nuestro modelo para estudiar la evolución de rasgos destinados a atraer animales. En condiciones de selección denso-independiente, la endozoocoria tiende a ser desfavorable si los costos involucrados son altos. En condiciones de selección denso-dependiente, la endozoocoria es favorable incluso cuando los costos son altos. Escenarios especiales de mortalidad denso-independientes y denso-dependientes, y de fisiología sensorial de los animales, contribuyen a la diversificación evolutiva de la endozoocoria.

**Palabras clave:** frugivoría, endozoocoria, denso-(in)dependencia, fitness set, dinámica adaptativa.

## Ecology and evolution of endozoochory

### Abstract

Animal seed dispersal plays a very important role for the maintenance of plant population viability. One of its most conspicuous forms is endozoochory, that is the dispersal of seeds by frugivores. In this work we constructed a dynamical model that considers several essential aspects of endozoochory, such as plant life-history and frugivore consumption characteristics. With this model, we found that the survival of seeds to frugivory has a disproportionate effect of plant abundance. We also conclude that density-dependent factors make the benefits of endozoochory somewhat limited. Taking into consideration that the adaptations for endozoochory involve costs for the plant, we used our model to study the evolution of traits meant to induce animals to disperse seeds. Under density-independent conditions we found that endozoochory can be unfavorable if the costs involved are high, whereas under density-dependence endozoochory is favorable even if the costs are high. Special scenarios of density-dependent and density-independent mortality factors, and sensory physiology of the animals, contribute to the diversification of endozoochory.

**Keywords:** frugivory, endozoochory, density-(in)dependence, fitness set, adaptive dynamics.

Recibido: agosto 2015

Aceptado: diciembre 2015

Número Especial - *Modelos en Ecología y Evolución*

## INTRODUCCIÓN

*“Apples did indeed drop. A stochastic model showed that the probability of apple drop increases through the summer and increases with the glucose concentrations”* (Nabi, 1981).

Miles de especies de árboles poseen frutos que son consumidos por animales frugívoros. Los frugívoros son un gremio animal muy amplio taxonómicamente que incluye distintas especies de aves, mamíferos, reptiles, peces y algunos insectos (Levey *y col.*, 2002). Lo primero que habría que preguntarse es ¿por qué es ventajoso, por parte de las plantas, el que sus frutos sean consumidos? Existen tres hipótesis principales para explicar las ventajas de la dispersión de semillas por parte de frugívoros (Howe *y col.*, 1982): (a) disminución de los elevados niveles de mortalidad experimentados por semillas y plantulas cerca del árbol parental (“hipótesis de escape” o de “Janzen-Connell”; Janzen, 1970; Connell, 1971); (b) aprovechamiento de hábitats menos competitivos que surgen al azar (“hipótesis de colonización”); y (c) germinación en lugares particularmente adecuados para el desarrollo (“hipótesis de dispersión dirigida”). El proceso de dispersión o transporte de semillas o esporas vegetales por agentes animales es conocido como zoocoria. Existen dos grandes tipos de zoocoria: la epizoocoria, donde las semillas son transportadas por adhesión a la superficie de los animales; y la endozoocoria, que involucra la dispersión de semillas a través del consumo de frutos por parte de los animales. Tanto en la epizoocoria como en la endozoocoria las plantas reciben el servicio de la dispersión, pero en el caso de la endozoocoria es también patente que los animales reciben un beneficio energético, es decir los frutos. En este trabajo, nos enfocamos en la ecología y evolución de la endozoocoria por la interesante interacción mutualista que ocurre entre las plantas y los animales dispersores de semillas.

En interacciones mutualistas, generalmente se espera que la coevolución - definida como cambio evolutivo recíproco entre especies que están interactuando (Thompson, 1989) - tome un rol en la evolución de coadaptaciones, término que uso Darwin en su libro *El Origen de las Especies*. En interacciones planta-animal, tales como, interacciones planta-polinizador, planta-herbívoros y planta-dispersor de semillas, se ha propuesto que su coevolución es difusa (traducido de *diffuse coevolution*) (Janzen, 1970), es decir, que existe coevolución entre gremios (*guild coevolution* Thompson, 1989) porque los cambios evolutivos recíprocos ocurren entre grupos de especies (e.g. plantas-polinizadores, énfasis en lo plural) y no entre relaciones estrechas especie-especie (Herrera, 1985;

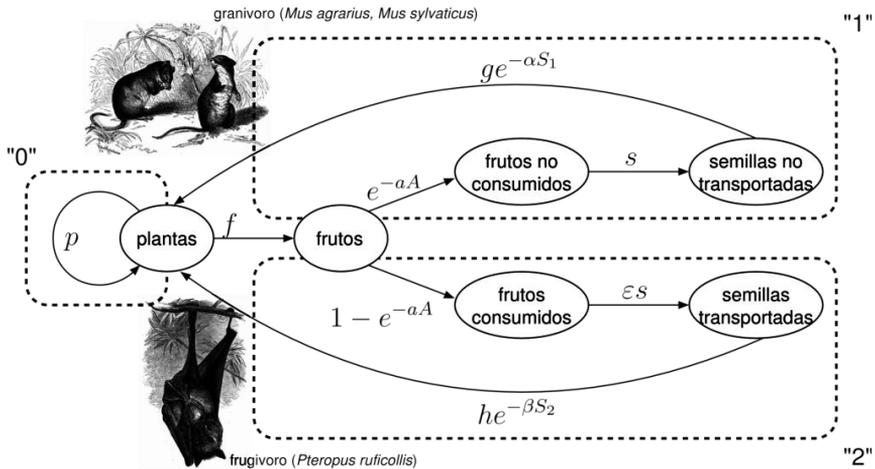
Jordano, 1987; Thompson, 1989; Bascombe *y col.*, 2007). Por lo tanto, la mayoría de los cambios evolutivos en rasgos relacionados con la interacción que ocurren en una especie de planta, son el producto de la interacción con muchas especies de frugívoros. Parte de las razones propuestas para que la coevolución sea “difusa” entre plantas y dispersores de semillas o frugívoros son las diferencias de movilidad, impredecibilidad espacial y temporal para la germinación de semillas, y diferencias en sus tasas evolutivas (Herrera, 1985). Para estudiar la evolución de adaptaciones relacionadas con la endozoocoria, podríamos comenzar con el caso más sencillo, es decir, estudiar la evolución - y no la coevolución - de rasgos en las plantas o en los animales. Sin embargo, existe una razón para estudiar este proceso principalmente en las plantas y no en los animales. A pesar de que aparentemente se trata de una interacción muy beneficiosa para ambos agentes, la viabilidad poblacional de las plantas depende críticamente del servicio ecológico brindado por los frugívoros. En cambio, los frugívoros poseen usualmente una gran diversidad de recursos disponibles para su consumo, lo cual no limita su supervivencia y reproducción tan drásticamente como en las plantas. Como vemos, existe cierta asimetría en términos de beneficio y costo entre plantas y animales que hace que las plantas sean más dependientes en esta interacción mutualista (Bond *y col.*, 1984; Traveset, 1998; Asquith *y col.*, 1999; Boyd, 2001; Galetti *y col.*, 2008; Guimarães, Jr. *y col.*, 2008).

En este trabajo estudiaremos la endozoocoria desde la perspectiva de la planta, analizando su importancia ecológica y las fuerzas que la hacen evolucionar. Para este propósito, primero vamos a formular un modelo de la dinámica poblacional que incorpore aspectos fundamentales de la biohistoria vegetal, como pueden ser la producción de frutos, la tasa de frugivoría, y la sobrevivencia de las semillas. Esto permitirá determinar los efectos de los distintos parámetros del ciclo de vida en la viabilidad poblacional, así como también discernir bajo cuáles condiciones la frugivoría resulta ventajosa para las plantas. Posteriormente estudiaremos la evolución de adaptaciones para (sin *telos*, del griego *τελος*: propósito, finalidad, meta) la endozoocoria, es decir rasgos que pueden resultar en el incremento de la frugivoría. Por simplicidad, el rasgo a considerar será el tamaño del fruto; sin embargo, estos pueden ser tan variados como el contenido de azúcares en la pulpa, la longitud de los pedúnculos que sostienen los frutos, el contenido de pigmentos, sustancias atrayentes, etc. (Howe *y col.*, 1982; Gautier-Hion *y col.*, 1985; Willson *y col.*, 1990; Kalko *y col.*, 1998). Por un lado, la inversión en tales

rasgos puede tener costos significativos y conllevar a trueques (Eriksson *y col.*, 1999; Alcántara *y col.*, 2003; Pakeman *y col.*, 2009); mientras que por otro lado, la fisiología sensorial de los animales puede determinar si tales inversiones contribuyen al fitness (Kalko *y col.*, 1998; Russo *y col.*, 2006). El estudio del cambio en estos rasgos servirá también para introducir al lector dos metodologías de análisis evolutivo: optimización estática clásica (fitness set Levins, 1962; Levins, 1968) y dinámica adaptativa (adaptive dynamics Geritz *y col.*, 1998; Diekmann, 2004).

## DINÁMICA POBLACIONAL

Consideremos una especie de planta, un árbol. La Figura 1 muestra las transiciones que ocurren en su ciclo de vida, existiendo tres rutas que renuevan la población cada año. La ruta "0" corresponde a la supervivencia anual de plantas adultas. La ruta "1" corresponde al reclutamiento partiendo de los frutos no consumidos por frugívoros y la ruta "2" corresponde al reclutamiento a partir de frutos consumidos. En esta sección vamos a desarrollar y analizar un modelo determinístico que describa la dinámica poblacional de las plantas.



**Figura 1.** Ciclo de vida de un árbol. La ruta "0" corresponde a la supervivencia de la planta adulta. La ruta "1" correspondiente al reclutamiento a partir de semillas no transportadas, es muy riesgada ya que las semillas están significativamente expuestas a la depredación, infecciones o competencia, mientras que en la ruta "2" un agente transportador, el frugívoro, dispersa las semillas lejos del árbol parental incrementando la supervivencia.

**(1) Modelo ecológico.** Usaremos la información en la Figura 1 para encontrar una función  $F$

$$P_{t+1} = F(P_t) \quad (1)$$

que nos permita usar la abundancia  $P$  en el año  $t$  para predecir la abundancia en el año  $t + 1$ .

Cada planta adulta tiene una probabilidad  $p$  de sobrevivir de un año hasta el siguiente, así que la contribución de la ruta "0" en la función  $F$  será  $pP$ . Las contribuciones de "1" y "2" dependen de la cantidad de semillas  $S_1$  y  $S_2$  que transitan en cada ruta respectivamente. Para poder calcularlas consideremos lo siguiente. En primer lugar cada planta produce  $f$  frutos con  $s$  semillas, dando  $Pfs$  plantas potenciales. La probabilidad de que un fruto no sea consumido por ninguno de los frugívoros es  $e^{-aA}$  en donde  $a$  es la tasa de consumo y  $A$  es la abundancia de frugívoros, la cual consideraremos constante. El complemento  $1 - e^{-aA}$ , es la probabilidad de que el fruto sea consumido. Entre los frutos consumidos una fracción  $\epsilon$  de las semillas sobrevive los efectos de la frugivoría (e.g. manipulación, masticación, digestión, etc). Entonces, los tamaños de las sub-poblaciones de "semillas no transportadas"  $S_1$  (ruta "1") y "semillas transportadas"  $S_2$  (ruta "2") son

$$\begin{aligned} S_1 &= se^{-aA}fP \\ S_2 &= \epsilon s(1 - e^{-aA})fP \end{aligned} \quad (2)$$

En segundo lugar el desarrollo de las dos sub-poblaciones de semillas es distinto. Por un lado, la acumulación de semillas debajo del árbol parental atrae granívoros (e.j. roedores) y otros enemigos naturales (hipótesis de escape, Janzen, 1970; Connell, 1971). Las semillas dispersadas por animales se espera que eviten tales causas de mortalidad, o incluso que aprovechen circunstancias más favorables para el desarrollo (hipótesis de colonización y dispersión dirigida, Howe *y col.*, 1982). Por otro lado ambas sub-poblaciones experimentarían controles denso-dependientes distintos. Todo esto significa que el número de semillas calculado en (2) tiene que multiplicarse por probabilidades de supervivencia denso-independientes así como denso-dependientes, para obtener el reclutamiento efectivo. Para la ruta "1" la probabilidad de supervivencia a factores denso-independientes es  $g$  mientras que para la ruta "2" es  $h$ . La probabilidad de sobrevivir a factores de mortalidad denso-dependientes, es  $e^{-\alpha S}$  en el caso de la ruta "1" y  $e^{-\beta S}$  para la ruta "2", en donde  $\alpha$  y  $\beta$  pueden interpretarse como coeficientes de competencia tal como sucede en el modelo de Ricker (Case, 2000), o como tasas de ataque por parte de enemigos naturales (e.g. granívoros, parásitos, hongos, etc.).

Integrando las tres rutas podemos construir la función de recurrencia  $F(P)$  indicada en la ecuación 1

$$F(P) = pP + ge^{-\alpha S_1}S_1 + he^{-\beta S_2}S_2 \quad (3)$$

con  $S_1$  y  $S_2$  dadas por la ecuación 2. De esta manera, la ecuación para la dinámica de la abundancia de plantas (ec. 1) se convierte en

$$P_{t+1} = pP_t + ge^{-\alpha se^{-aA}fP_t}se^{-aA}fP_t + he^{-\beta \epsilon s(1-e^{-aA})fP_t}\epsilon s(1-e^{-aA})fP_t$$

$$P_{t+1} = F(P_t) = R(P_t)P_t \quad (4)$$

en donde

$$R(P) = p + fs[ge^{-\alpha se^{-aA}fP_t}e^{-aA}\epsilon he^{-\beta \epsilon s(1-e^{-aA})fP_t}(1e^{-aA})] \quad (5)$$

es la tasa multiplicativa, o simplemente la tasa de crecimiento *per capita*. Si  $R > 1$  la población crece entre  $t$  y  $t + 1$ , si  $R < 1$  la población decrece. Si  $R = 1$  la población esta en equilibrio.

De acuerdo con las ventajas hipotéticas de la dispersión mencionadas en la introducción, es razonable suponer que  $\beta < \alpha$  si los frugívoros en efecto “dispersan” las semillas por el paisaje, disminuyendo así la densidad local. También se esperaría que las semillas transportadas germinen frente a una acumulación importante de nutrientes (e.g. estiércol), haciendo que  $h > g$ . Un caso que merece especial atención es la dispersión por hormigas (mirmecocoria): luego de consumir los elaiosomas (estructuras ricas en proteínas y lípidos adosadas a las semillas de muchas especies) las semillas son desechadas en cámaras especiales junto a cadáveres de insectos, lo cual representa una importante fuente de nutrientes. En todos estos casos, la abundancia de recursos puede mitigar los costos de la competencia y aumentar la supervivencia. Sin embargo, los frugívoros también pueden “concentrar” las semillas en lugar de esparcirlas, aumentando la densidad local y por ende la competencia o el riesgo de atraer granívoros o parásitos; haciendo que  $\beta > \alpha$ . El balance entre todos estos factores es complejo (Howe, 1989; Wang *y col.*, 2002). En adelante y a menos que se indique lo contrario, vamos a suponer que  $h > g$  y  $\beta < \alpha$ , es decir, la ruta “2” es la más favorable para el reclutamiento.

**(2) Equilibrios y estabilidad.** Dado un valor inicial de abundancia, la aplicación repetida de la ecuación 4 predice el tamaño poblacional en cualquier tiempo futuro. Si el tiempo transcurrido es suficientemente

largo, la dinámica poblacional converge hacia un estado de equilibrio, un ciclo limite (oscilaciones regulares), o una dinámica caótica (fluctuaciones violentas e irregulares). Para los propósitos de este trabajo, es importante conocer las condiciones que conducen a estados de equilibrio estable en las poblaciones de plantas.

Un equilibrio cumple con  $P_{t+1} = P_t = P^*$  para todo  $t$ . De acuerdo con la ecuación 4 esto se cumple si  $P^* = 0$ , el estado donde la población esta ausente o extinta. Este equilibrio trivial o de extinción siempre existe. También existen un equilibrio si  $R(P^*) = 1$  donde  $P^* > 0$ . Debido a que la ecuación 4 involucra productos y sumas de exponenciales de  $P$ , no podemos obtener una solución analítica general para este caso. Sin embargo, es mucho mas importante averiguar si esta solución existe y como varía en función de los parámetros.  $R$  es una función monótona decreciente de  $P$ , con un valor máximo igual a

$$R_0 = p + fs[ge^{-aA} + \epsilon h(1 - e^{-aA})] \quad (6)$$

el cual ocurre cuando  $P = 0$ . Cuando  $P \rightarrow \infty$  vamos a tener que  $R \rightarrow p < 1$ . Entonces si  $R_0 > 1$ , existe un único  $P = P^* > 0$  tal que  $R(P^*) = 1$ . Esto significa que existe un equilibrio positivo, y es el único posible. Llamemos a este equilibrio equilibrio de viabilidad. En cambio si  $R_0 < 1$ ,  $R(P)$  esta siempre por debajo de 1: el único equilibrio posible es el equilibrio de extinción antes mencionado.  $R_0$  es la tasa crecimiento máxima, porque ocurre cuando los efectos negativos de la denso-dependencia son mínimos. Esta cantidad juega un papel muy importante en la viabilidad de una población.

La estabilidad de los equilibrios respecto a pequeñas perturbaciones en la abundancia depende de la derivada de la función de recursión  $F(P)$  evaluada en el equilibrio (Case, 2000)

$$\lambda = \left[ \frac{dF(P)}{dP} \right]_{P=P^*} = R(P^*) + P^* \left[ \frac{dR}{dP} \right]_{P=P^*} \quad (7)$$

Un equilibrio es localmente estable si  $|\lambda| < 1$  e inestable si  $|\lambda| > 1$ . Para el caso del equilibrio de extinción  $P^* = 0$  tenemos que

$$\lambda = R_0$$

Entonces, si  $R_0 < 1$  el destino de esta población es extinguirse, puesto que el número de árboles en el año siguiente será menor que en el actual y así sucesivamente. Por el contrario si  $R_0 > 1$  el número de árboles se incrementará año tras año, y el equilibrio de extinción es inestable.

**(3) Determinantes de la abundancia.** Calcular el valor del equilibrio de viabilidad en función de los parámetros del modelo, así como su estabilidad de acuerdo con la ecuación 4, resulta muy complicado. Por esto, vamos comenzar considerando dos escenarios extremos pero simples, los cuales permiten explorar el efecto de los distintos parámetros sobre el equilibrio y su estabilidad, y más adelante abordaremos casos más generales. En el primer escenario, la tasa de consumo es cero, lo cual equivale a bloquear la ruta “2” en la Figura 1. En un segundo escenario la tasa de consumo es tan grande, que casi todas las plantas se reclutan por la vía de los frugívoros, lo cual equivale a bloquear la ruta “1” en la misma Figura. La Tabla 1 indica como quedan las ecuaciones de recurrencia en ambos escenarios, así como también las condiciones de viabilidad, el equilibrio y su estabilidad.

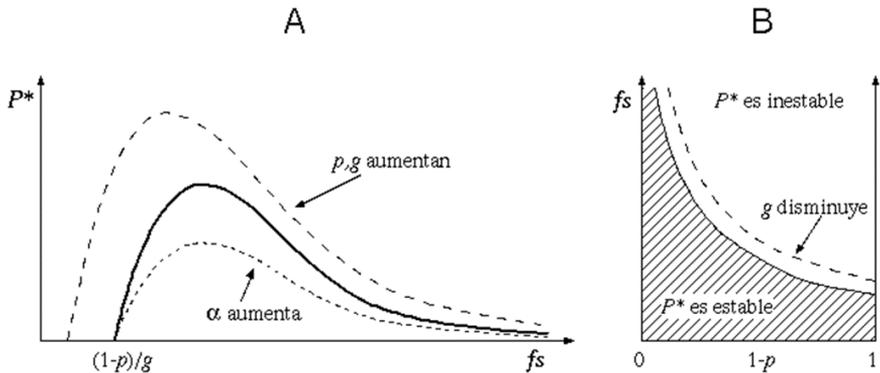
**Tabla 1.** Soluciones del modelo dinámico (ec. 4) para condiciones de frugivoría nula ( $a = 0$ ) o extrema ( $a \rightarrow \infty$ ).

	$a = 0$	$a \rightarrow \infty$
Recurrencia: $P_{t+1}$	$P_t\{p + fsg e^{-\alpha f s P_t}\}$	$P_t\{p + f s e h e^{-\beta \epsilon f s P_t}\}$
Viabilidad: $R_0$	$p + f s g > 1$	$p + f s e h > 1$
Equilibrio: $P^*$	$\frac{1}{\alpha f s} \ln\left(\frac{f s g}{1 - p}\right)$	$\frac{1}{\beta \epsilon f s} \ln\left(\frac{f s e h}{1 - p}\right)$
Estabilidad:	$f s < \frac{1 - p}{g} \exp\left(\frac{2}{1 - p}\right)$	$f s < \frac{1 - p}{\epsilon h} \exp\left(\frac{2}{1 - p}\right)$

Para los escenarios donde la frugivoría es nula ( $a = 0$ ) o muy grande ( $a \rightarrow \infty$ ), la Tabla 1 nos indica que el equilibrio de viabilidad  $P^*$  pueden graficarse en función de la producción de semillas  $f s$ , tal como en la Figura 2A. Podemos ver que la relación presenta un máximo, así como también valor umbral para  $f s$ , debajo del cual  $P^* = 0$ . La dependencia de  $P^*$  con respecto a

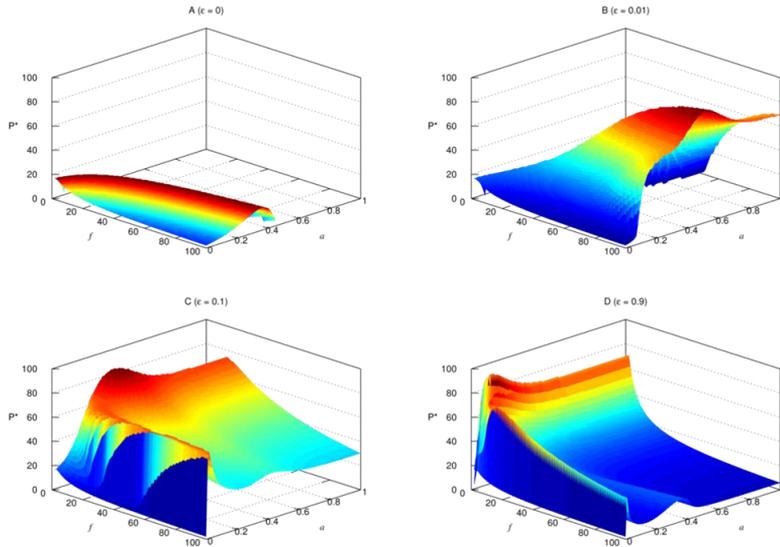
la sobrevivencia a la frugivoría es cualitativamente similar, existiendo un valor mínimo de  $\epsilon$  para la viabilidad. De acuerdo con la Tabla 1, la región de viabilidad ( $R_0 > 1$ ) a la derecha del umbral aumentaría con  $g$  y con  $eh$ .

La existencia de un máximo de abundancia es característica en el modelo Ricker (Case, 2000), el cual hemos usado para modelar los efectos de la denso-dependencia. Lo que sucede es que a mayor producción de semillas, menor será la cantidad de recursos disponibles por semilla, de manera que muy pocas logran alcanzar la etapa adulta. Este fenómeno se llama “sobrecompensación” o competencia de tipo “scramble”. Si la denso-dependencia es intensa ( $\alpha, \beta$  elevados) se espera que  $P^*$  decrezca, sin cambio en el valor umbral de  $fs$ , ni del máximo de abundancia. El aumento en las probabilidades de supervivencia  $p, g$  y  $h$ , hacen que el umbral para  $fs$  disminuya, y que  $P^*$  aumente. En la Figura 2B representamos gráficamente la condición de estabilidad para el equilibrio de viabilidad de acuerdo con la Tabla 1. El equilibrio será estable para valores bajos de producción de semillas ( $fs$ ) y valores altos de sobrevivencia adulta ( $p$ ). La zona de estabilidad tiende a aumentar con el aumento en las probabilidades de mortalidad frente a factores denso-independientes ( $g$  o  $h$  bajo).



**Figura 2.** (A) Abundancias en el equilibrio en función de la producción de frutos ( $f$ ) y semillas ( $s$ ) cuando la tasa de frugivoría  $a$  es cero. Se muestra también el efecto de los otros parámetros (líneas de trazos). La gráfica es similar a cuando  $a \rightarrow \infty$ , sólo hay que cambiar  $g$  por  $h$  y  $\alpha$  por  $\beta$ . (B) Regiones de estabilidad (relleno diagonal) e inestabilidad para el equilibrio en función de  $f, s$  y  $p$  (sobrevivencia adulta). El tamaño de la región estable crece al disminuir la probabilidad de sobrevivencia a factores de mortalidad denso-independientes ( $g$ ).

Para tratar escenarios más generales y realistas que los anteriormente descritos, tenemos que usar métodos numéricos para determinar  $P^*$  (método de bisección). En la Figura 3 mostramos las soluciones para el equilibrio de viabilidad en función del número de frutos ( $f$ ), la tasa de consumo de frutos ( $a$ ) y la supervivencia de las semillas a la frugivoría ( $\epsilon$ ). Hemos supuesto que el número de semillas por fruto es  $s = 1$ , y que la supervivencia adulta  $p$  es bastante alta, lo cual se corresponde con la gran mayoría de especies de árboles. Esto último hace que los equilibrios sean estables (Fig. 2B) para todas las combinaciones de parámetros usadas en este trabajo. Aunque las superficies de la Figura 3 lucen muy complicadas, a largo del eje  $f$  éstas son como en la Fig. 2A:  $P^*$  crece con valores bajos de  $f$ , y decrece para valores altos (esto se ve mejor en las Figuras 3C,D). El valor mínimo de  $f$  requerido para mantener la viabilidad poblacional cambia con el valor de  $a$ , pero la forma precisa depende del valor  $\epsilon$  como vamos a ver.



**Figura 3.** Abundancias en el equilibrio de viabilidad  $P^*$  en función del número de frutos por planta  $f$  y la tasa de consumo  $a$ , para cuatro valores de la tasa de supervivencia a la frugivoría. (A)  $\epsilon = 0$ ; (B)  $\epsilon = 0,01$ ; (C)  $\epsilon = 0,1$  y (D)  $\epsilon = 0,9$ . Los demás parámetros son  $p = 0,9$ ;  $s = 1$ ;  $g = 0,1$ ;  $h = 0,2$ ;  $\alpha = 0,02$ ;  $\beta = 0,01$  y  $A = 10$ .

Cuando  $\epsilon = 0$  (Figura 3A) los frugívoros son explotadores puros, y en consecuencia, si la tasa de frugivoría aumenta la producción de frutos también tiene que aumentar para que la población sea viable ( $P^* > 0$ ). Sin

embargo, también podemos ver que en la región donde la población es viable las abundancias de equilibrio tienden a aumentar con la tasa de frugivoría, para luego caer rápidamente causando la extinción. La explicación para este patrón es muy sencilla: a menos que la depredación sea excesiva, la reducción en el número que semillas que germinan hace que la intensidad de la competencia disminuya, y así un mayor número de plántulas llegan a la fase adulta; como resultado existe un nivel intermedio de consumo de semillas que maximiza la abundancia. Abrams *y col.* (2005) han dado a este fenómeno el nombre de “Efecto Hidra” - por el mito de la Hidra de Lerna, a la que le crecían dos cabezas cada vez que Hércules le cortaba una.

En realidad, una fracción no nula de semillas siempre sobrevivirá a la frugivoría, y esto tiene consecuencias importantes porque la relación entre la abundancia y  $\epsilon$  no es simple. Por ejemplo, si apenas el 1% de las semillas sobrevive los efectos de la frugivoría, la región del plano  $f$  vs  $a$  en donde la población es viable crece considerablemente, y las abundancias son bastante altas (Figura 3B). Aquí también podemos notar el efecto hidra antes mencionado. Subsecuentes incrementos de  $\epsilon$  harán crecer la zona de viabilidad poblacional hasta cubrirse la mayor parte del plano  $f$  vs  $a$ , pero las abundancias en la mayor parte del plano decrecerán (Figuras 3C y D).

A partir de la Tabla 1 y de la Figura 2A, concluiríamos que si la supervivencia de semillas transportadas es mayor que para las no transportadas ( $h > g, \alpha > \beta$ ), deberíamos esperar un efecto positivo de la frugivoría en el equilibrio poblacional. Esto se puede ver en las Figuras 3C y D, en donde la curva  $P^*$  vs  $f$  es mas alta para  $a = 1$  en comparación con  $a = 0$  (téngase en cuenta que  $a = 1$  es tan alto, que  $A = 10$  animales bastan para que  $100 \times e^{-1 \times 10} \approx 99,99\%$  de las frutas sean consumidas). Sin embargo, las mayores abundancias ocurren para valores intermedios de la tasa de frugivoría. La sinergia entre la relación modal  $P$  versus  $f$  (Figura 2A) y el efecto hidra puede explicar el pico de abundancia cercano al origen y las dos “cordilleras” que corren paralelas a los ejes  $f$  y  $a$ . La posición de la pequeña cresta de densidad de la Figura 3D (y también en la parte C, aunque insignificante), coincide casi a la perfección con la cresta de la Figura 3A, i.e. los máximos de densidad causados por el efecto hidra. Todo esto parece indicar que el efecto hidra es ecológicamente muy importante.

## EVOLUCIÓN DE LA ENDOZOOCORIA

La tasa de frugivoría depende tanto de las plantas como de los frugívoros. Supongamos que no existen presiones selectivas sobre los frugívoros, es decir, que no están forzados a coevolucionar con las plantas (c.f. Introducción, Herrera, 1985). En este caso, los frugívoros se convierten en una condición ambiental constante para las plantas, las cuales experimentan presiones selectivas que resultarán en el aumento o la disminución de la tasa de frugivoría  $a$ . Entonces, en escenarios donde la dispersión por parte de los frugívoros es ventajosa para las plantas deberíamos esperar la evolución de la endozoocoria, es decir, de adaptaciones por parte de la planta que hagan a los frutos más atractivos o detectables para los frugívoros, aumentando  $a$ . Esto puede lograrse si las plantas aumentan la cantidad de algún rasgo cuantitativo  $z$ , tal como, el tamaño de fruto (Wheelwright, 1993), elaiosomas (Mark *y col.*, 1996), la cantidad de pigmento (Willson *y col.*, 1990), estructuras de soporte de los frutos (Kalko *y col.*, 1998), etc. Dicho aumento tiene un costo, es decir, se desvían recursos que pueden usarse para hacer más frutos o semillas (Mark *y col.*, 1996; Eriksson *y col.*, 1999), o estructuras fotosintéticas o estructurales (Kalko *y col.*, 1998).

Tomando en cuenta los costos involucrados, cabría preguntarse ¿en que dirección evolucionará la endozoocoria? y ¿cuanto? En esta sección abordaremos dicho problema. Para ello comenzaremos formulando el trueque entre el número de frutos  $f$  y el rasgo a evolucionar  $z$  (e.g. cantidad de mesocarpio, pigmento, etc). Consideraremos también la forma de la relación entre la tasa de frugivoría  $a$  y el rasgo  $z$ . Finalmente, siendo la tasa de crecimiento  $R$  la medida cuantificadora del fitness, usaremos dos criterios distintos de optimización, *fitness set* (Levins, 1962) y *adaptive dynamics* (Geritz *y col.*, 1998) para estudiar la trayectoria evolutiva de la endozoocoria.

**(1) Trueques.** Ciertas adaptaciones son más costosas que otras. Por ejemplo, supóngase que existe una cantidad fija de recursos por planta destinada a la producción de mesocarpio y  $z$  es la cantidad de mesocarpio por fruto (e.g. gramos). Los frutos con mucho mesocarpio serán los más atractivos para los animales. Si los frutos son esferas de densidad uniforme y sus tamaños varían isométricamente, puede demostrarse que el número máximo de frutos que se pueden producir decrece con  $z$  de acuerdo a  $f \propto z^{-1}$  (e.g.  $f \times z \propto b$ ;  $b$ : cantidad de recursos destinada para la producción de frutos). Así, con valores bajos de  $z$ , su aumento produce

una caída rápida en  $f$  y concluimos que el tamaño del fruto sería un rasgo relativamente costoso. Ahora en cambio, supongamos que zes más bien la cantidad de un pigmento que induce o facilita la frugivoría. Podemos imaginar que dicho pigmento es un producto secundario cuyo aumento esta ligado a la producción de compuestos que benefician a la planta (e.g. pigmentos fotosintéticos, o toxinas defensivas, Cipollini *y col.*, 1997). En estos casos el incremento en  $z$  sería inicialmente muy poco (o nada) costoso, es decir  $f$  experimentaría una caída muy lenta para valores bajos de  $z$  y solo cuando  $z$  sea muy grande la producción de frutos caería precipitadamente.

La relación o trueque entre el número máximo de frutos y el rasgo que promueve la frugivoría se puede modelar usando la siguiente relación

$$\left(\frac{f}{\phi}\right)^{\theta} + \left(\frac{z}{z_0}\right)^{\theta} = 1 \quad (8)$$

mostrada en la Figura 4, en donde  $\phi$  es la producción máxima de frutos, cuando  $z = 0$  y  $z_0$  es el valor del rasgo para el cual la producción cae hasta cero.  $\theta$  es un parámetro que determina cuán costoso resulta el aumento de  $z$ . Cuando  $\theta < 1$  el número de frutos cae aceleradamente, lo que se corresponde con costos altos. Cuando  $\theta > 1$  el número de frutos cae mas lentamente, lo que se corresponde con costos bajos. Sin pérdida de generalidad, vamos a suponer que  $z_0 = 1$  de forma que  $0 \leq z \leq 1$  y

$$f(z) = \phi(1 - z^{\theta})^{\frac{1}{\theta}} \quad (9)$$

**(2) Tasa de frugivoría.** Siempre que el tamaño no sea un estorbo (Wheelwright, 1985), muchos frugívoros prefieren los frutos grandes (Wheelwright, 1993; Julliot, 1996). El contraste de los frutos con respecto al follaje también influencia su detectabilidad (Cazetta *y col.*, 2009). Supondremos entonces que la tasa de frugivoría  $a$  depende positivamente del rasgo  $z$ . La forma de esta relación dependerá de las características sensoriales y conductuales de los frugívoros, puesto que estos deciden si consumir los frutos o no. Como ilustración imaginemos dos tipos hipotéticos de frugívoros: uno con altísima perceptibilidad o poco exigente y otro con bajísima perceptibilidad o muy exigente. Para un frugívoro del primer tipo, la tasa de frugivoría aumenta proporcionalmente con  $z$ , es decir si  $z$  se duplica  $a$  se duplica. En cambio, para un frugívoro del segundo tipo, la respuesta tiene la forma de un escalón: por debajo de cierto umbral  $z = \zeta$  la tasa de frugivoría es cero y por encima del umbral

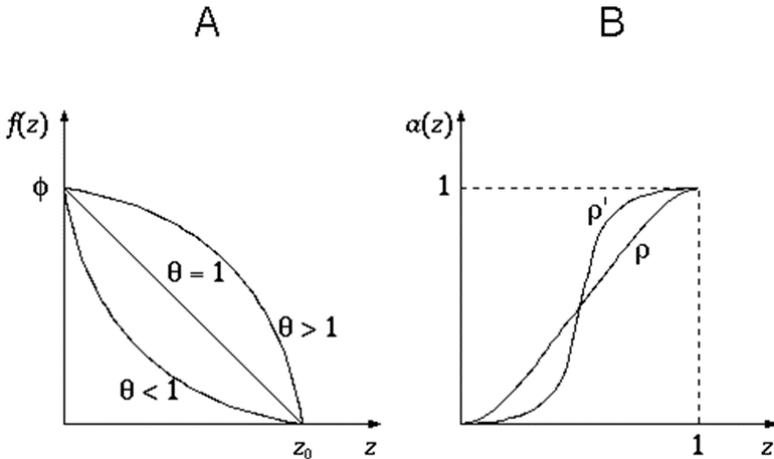
la tasa es máxima, digamos que  $a = 1$ . En realidad, sería más razonable y general suponer que  $a(z)$  es una curva sigmoidea (con forma de “s”). Esto significa que  $a$  aumenta aceleradamente para valores bajos de  $z$  y con rendimientos decrecientes para valores altos de  $z$ . Semejante relación se puede modelar usando la función

$$a(z) = \frac{1}{1 + \exp(-\rho(z - \zeta))} \tag{10}$$

en donde  $\rho$  es un parámetro inversamente relacionado con la perceptibilidad de los frugívoros, o alternativamente, directamente relacionado con su exigencia. A medida que  $\rho$  crece,  $a(z)$  se parece cada vez más a la función de tipo escalón antes descrita, con un umbral de “percepción” o “escogencia” en torno a  $z = \zeta$ . El rango de variación de  $a$  cambia con  $\rho$ , pero la siguiente transformación

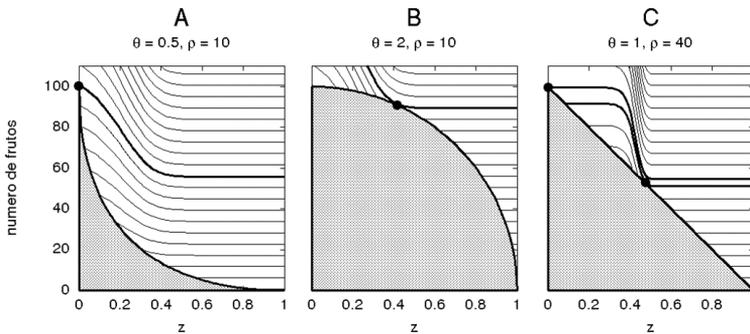
$$a(z) = \frac{a(z) - a(0)}{a(1) - a(0)} \tag{11}$$

hace que se mantenga entre  $a = 0$  (sin frugivoría) y  $a = 1$  (frugivoría extrema, ver sección 2.3). La forma de  $a(z)$  puede verse en la Figura 4. A menos que se indique lo contrario, asumiremos que el umbral del frugívoro es  $\zeta = 1/2$ , justo en el centro del rango de variación permitido para  $z$  de acuerdo con la función de trueque (ec. 9).



**Figura 4.** (A) Trueque entre el número de frutos  $f$ , y el rasgo que promueve la frugivoría  $z$ . El parámetro  $\theta$  está inversamente relacionado con el costo del rasgo. (B) Dependencia entre la tasa de frugivoría  $a$  y el rasgo  $z$ . Valores altos del parámetro  $\rho$  indican menor perceptibilidad por parte de los frugívoros.

**(3) Selección denso-independiente.** Imaginemos que las condiciones de crecimiento son denso-independientes. Esto puede ocurrir durante la invasión de una isla, un nuevo rango geográfico, o después de una catástrofe. En este caso, el *fitness* de la planta viene dado por la tasa de crecimiento máxima  $R_0$ . La evolución del rasgo  $z$  ocurrirá en la dirección que incremente  $R_0$  y se detendrá cuando  $R_0$  sea máximo. El valor óptimo de  $z$  puede determinarse empleando el método del *fitness set* de Levins (1962). Para ello lo primero que debemos hacer es representar el conjunto de todos los fenotipos posibles, es decir todos los pares de valores  $(z, f)$  permitidos por el trueque (ec. 9). Este es el “fitness set”, mostrado en la Figura 5. En la misma figura podemos representar diferentes valores de  $R_0$  como función de  $z$  y  $f$  usando la ecuación 6: lo que veríamos sería una serie de curvas de nivel o isoclinas de una “montaña de fitness”. La selección natural favorece los fenotipos que “asciendan” la montaña. Sin embargo, los costos impiden a los fenotipos ascender más allá de la frontera del fitness set. Entonces, esperaríamos la evolución de fenotipos que primero se acercan hasta la frontera; y luego los únicos cambios favorables serán aquellos donde  $R_0$  aumente a lo largo de la frontera hasta encontrarse con un máximo de fitness, que es el punto de tangencia entre la frontera y una de las isoclinas. La forma del trueque (ec. 9), la forma de la función de frugivoría (ec. 10), y las condiciones iniciales, van a determinar la evolución de la endozoocoria.



**Figura 5.** Determinación del valor óptimo del rasgo  $z$  asociado con la endozoocoria, bajo selección denso-independiente. La región pintada es gris es el conjunto de todos los fenotipos posibles, el *fitness set*. La líneas son isoclinas de la tasa crecimiento máxima  $R_0$ , comenzando por  $R_0 = 1$  y aumentando hacia arriba y a la derecha. **(A)** Cuando el rasgo es muy costoso ( $\theta < 1$ ) el fitness set es cóncavo; el fenotipo óptimo es  $z = 0$  y la endozoocoria es desfavorable. **(B)** Cuando el rasgo es poco costoso ( $\theta > 1$ ) el fitness set es convexo; el fenotipo óptimo es  $z > 0$  y la endozoocoria es favorable. **(C)** Si los animales tienen muy baja perceptibilidad ( $\rho$  alto) puede darse una situación en donde existen dos óptimos locales, uno en donde la endozoocoria es favorable y el otro en donde no lo es. Parámetros:  $\phi = 100$  y los demás son como en la Fig. 3D ( $\epsilon = 0,9$ ).

Cuando  $eh > g$  la montaña de fitness crece hacia arriba y hacia la derecha, tal como esta representado en la Figura 5. En la sección 2 mencionamos que bajo estas condiciones la frugivoría es favorable para las plantas porque las semillas transportadas experimentan una mayor supervivencia que las no transportadas. Imaginemos una situación sencilla en donde costo del rasgo es alto ( $\theta < 1$ ). El fitness set sera cóncavo tal como se muestra en la Figura 5A. En este caso la isocлина mas alta coincide con la curva de trueque en  $z = 0$ , mientras que las demás isoclinas son globalmente inferiores (menor fitness) o inalcanzables. En conclusión, sin importar el punto de partida la selección favorece la disminución del rasgo y la desaparición de la endozoocoria.

Considérese ahora que el costo del rasgo es bajo ( $\theta > 1$ ), lo cual resulta en un fitness set convexo tal como se muestra en la Figura 5B. En este caso la isocлина mas alta es tangente a la frontera de fenotipos para un valor de  $z > 0$ . Todas las demás isoclinas son globalmente inferiores o inalcanzables como en el caso anterior. Aquí concluimos que, sin importar la situación de partida, la selección favorece la evolución de la endozoocoria.

Finalmente véase el caso mostrado en la Figura 5C, en donde el valor de  $\rho$  es bastante alto. Esto significa que se requiere de una gran inversión por parte de la planta para incitar el interés de los frugívoros en sus frutos. Por una parte, cerca de  $z = 0$  tenemos una situación que es cualitativamente idéntica a la presentada en la Figura 5A: la selección no favorece la endozoocoria y esta desaparece. Por otra parte, existe una zona de valores intermedios para  $z$  que es cualitativamente idéntica a la presentada en la 5B: la selección favorece el mantenimiento de la endozoocoria. En consecuencia, dependiendo del punto de partida dentro fitness set, la endozoocoria puede o no evolucionar.

Si  $eh < g$  el patrón de las isoclinas en la Figura 5 se invierte: la montaña de fitness crece hacia arriba y hacia la izquierda (esto no se muestra aquí pero es muy fácil de derivar). Bajo estas condiciones la supervivencia de las semillas es menor cuando estas son transportadas por los frugívoros. Aquí es muy fácil concluir que todas las configuraciones iniciales conducirían a la desaparición de la endozoocoria.

Resumiendo, bajo selección denso-independiente las condiciones que favorecen la evolución de la endozoocoria son: mayor supervivencia para las semillas transportadas ( $eh > g$ ), costos bajos para el rasgo que

promueve la frugivoría ( $\theta > 1$ ) y una respuesta de tipo umbral por parte de los frugívoros ( $\rho$  grande).

**(4) Selección denso-dependiente.** Cuando las dinámicas ecológicas son denso-dependientes, por ejemplo en un bosque saturado de árboles, ya no podemos usar la tasa de crecimiento máxima  $R_0$  como criterio de fitness. De hecho en condiciones de equilibrio, la tasa de crecimiento  $R$  que es dependiente de la abundancia tal y como esta definida en la ecuación 5, tiene un valor constante de 1 para cualquier fenotipo. Por otra parte, las isoclinas de fitness no se pueden definir sin ambigüedad dado que estas dependen de la densidad, que a su vez depende de los parámetros (y de una forma complicada, tal como lo muestra la Figura 3). Por ende, ya no sería adecuado usar el método del fitness set. En contextos denso-dependientes, si queremos determinar en que sentido evoluciona un rasgo deberíamos usar un análisis de invasión evolutivo, mejor conocido como *Dinámica Adaptativa* (*Adaptive Dynamics*, Dieckmann *y col.*, 1996; Geritz *y col.*, 1998). Este análisis consiste en determinar si un mutante surgido de una población en equilibrio es capaz de crecer y sustituir a la población original, haciendo que el valor del rasgo en la nueva población cambie.

*Dinámica adaptativa.* Considérese una población asexual monomórfica para el rasgo bajo selección, es decir  $z = x$  para todos los individuos (e.g. todos los frutos tienen “X centímetros”). Este fenotipo “residente” está en un equilibrio de viabilidad estable de acuerdo con los criterios expuestos en la sección 2 (mantendremos el supuesto de estabilidad todo el tiempo). Supongamos que aparece un fenotipo “mutante” con  $z = y \approx x$  (e.g. sus frutos son apenas un poco mas grandes o mas pequeños), y densidad inicial muy baja (e.g. un individuo). Si la mutación es desventajosa, pues ésta se extingue junto con el mutante y el rasgo en la población residente seguirá siendo  $z = x$ . Si la mutación es ventajosa, el mutante desplazará al residente y el rasgo en la nueva población residente sera  $z = y$ . Como la escala de tiempo ecológica es mucho menor que la escala de tiempo necesaria para la aparición de mutaciones, podremos analizar el éxito o el fracaso de la invasión de un solo fenotipo mutante contra un solo fenotipo residente a la vez (i.e. no pueden ocurrir dos o más mutaciones simultáneamente).

Puesto que el mutante es inicialmente raro, la población residente no será (inicialmente) afectada por la mutación: esta en equilibrio y por lo

tanto su tasa de crecimiento es  $R_{res} = 1$ . Desde la perspectiva del mutante, la situación es claramente distinta: su tasa de crecimiento es función de su rasgo  $z = y$ , y de las condiciones ambientales creadas por el residente con rasgo  $z = x$ , es decir  $R_{mut} = R(y, x)$ . El análisis de invasión evolutivo o *dinámica adaptativa*, consiste en determinar si el *fitness de invasión* del mutante  $R(y, x)$ , es mayor que 1, conduciendo al reemplazo del residente por el mutante; o menor que 1, conduciendo a la extinción del mutante. Según nuestro modelo ecológico  $R(y, x)$  vendría dado por

$$R(y, x) = p + f(y)s[G(x)e^{-a(y)A} + \epsilon H(x)(1 - e^{-a(y)A})] \quad (12)$$

donde

$$G(x) = g \exp[-\alpha f(x) s e^{-a(x)A} P(x)]$$

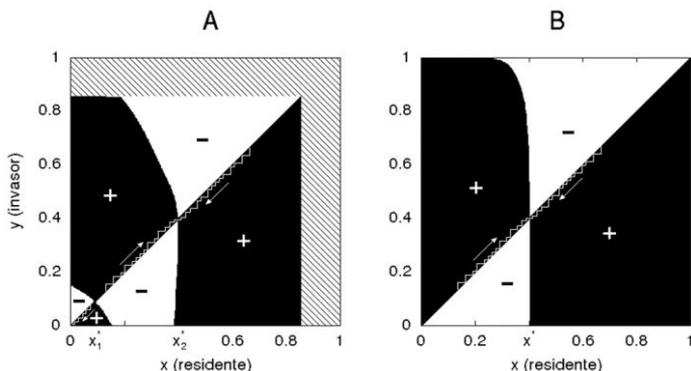
$$H(x) = h \exp[-\beta \epsilon f(x) s (1 - e^{-a(x)A}) P(x)]$$

La derivación de  $R(y, x)$  se explica a continuación. En la ecuación para  $R$  (ec. 4) los parámetros  $f$  y  $a$  dependen del rasgo  $z$  y existen dos valores  $z = x$  para el residente,  $z = y$  para el mutante. Esto hace que para el mutante  $f = f(y)$  y  $a = a(y)$  lo cual es explícito en la ecuación 12. Por otro lado, las cantidades  $G$  y  $H$  son el producto de las probabilidades de supervivencia denso-independientes y denso-dependientes en las rutas “1” y “2” respectivamente, en la Figura 1. Asumiendo que inicialmente los mutantes son raros y los residentes abundantes, los efectos denso-dependientes son solamente función de los residentes y por lo tanto  $G$  y  $H$  son funciones de  $x$  pero no de  $y$ .

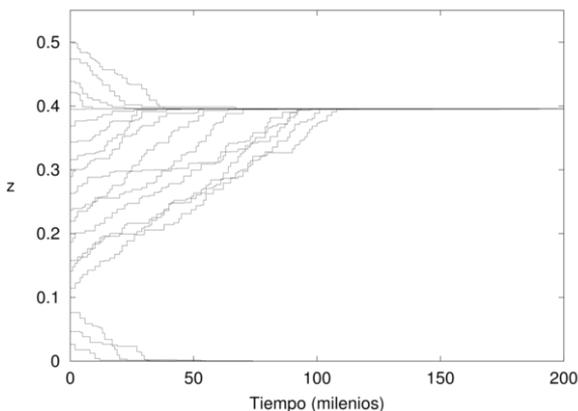
A lo largo de la línea  $y = x$  tenemos que  $R(y, x) = R(x, x) = 1$ . Como  $y \approx x$  los mutantes tendrán valores del rasgo ligeramente por arriba o por debajo de la línea  $y = x$  donde  $R(y, x) \neq 1$ . Si  $R(y, x) > 1$ , el mutante sustituirá al residente y el valor del rasgo cambiara de  $z = x$  (antiguo residente) a  $z = y$  (antiguo mutante, nuevo residente). Si  $R(y, x) < 1$  el mutante se extinguirá y el valor del rasgo en la población se conserva. Los cambios de signo se pueden representar en un *gráfico de invasión pareado* o PIP (*Pairwise Invasibility Plot*), tal y como está representado en la Figura 6. En un PIP, la diagonal  $y = x$  representa una isoclima donde  $R(y, x) = 1$ , y es también el “sendero” alrededor del cual ocurren las mutaciones. Los signos “+” corresponden a elevaciones en la montaña de fitness con respecto al sendero, mientras que los signos “-” corresponden a depresiones. Además de la diagonal, el PIP muestra otras isoclinas donde  $R(y, x) = 1$ , que resultan de la existencia de trueques entre los parámetros. Las intersecciones entre estas isoclinas y la diagonal se denominan puntos o estrategias evolutivas *singulares*.

Las mutaciones, vistas como “saltos pequeños” a lo largo del sendero  $y = x$ , son seleccionadas favorablemente sólo si intentan “ascender” la montaña; es decir, cuando saltan hacia “+”. Usando el PIP concluimos que el valor del rasgo crecerá sí y sólo si el gradiente del fitness de invasión sobre la diagonal  $y = x$  y en la dirección del eje  $y$  es positivo, i.e.  $\partial R(y, x)/\partial y > 0$ . Si por contrario  $\partial R(y, x)/\partial y < 0$ , el rasgo evolucionara hacia valores inferiores. El rasgo puede acercarse o alejarse de determinados puntos singulares, es decir la evolución puede ser convergente o divergente. En un punto singular el gradiente de selección en la dirección  $y$  se hace nulo  $\partial R(y, x)/\partial y = 0$ , es decir  $R(y, x)$  tiene un valor extremo a lo largo del eje  $y$  (i.e. muy cerca del punto singular, una línea vertical atravesará regiones con el mismo signo). Si el punto singular es un máximo, lo llamaremos una *Estrategia Evolutivamente Estable* (EEE), puesto que cualquier mutante cercano, al tener un fitness inferior a 1, no puede invadir. Si el punto es un mínimo de fitness, entonces éste no es una EEE. Hay que tener presente que un punto singular puede ser o no ser una EEE independientemente de ser o no ser convergentemente estable, y viceversa (Geritz *y col.*, 1998).

En la Figura 6 usamos PIPs para mostrar la evolución del rasgo asociado a la endozoocoria cuando la supervivencia de las semillas transportadas es mayor que para las no transportadas ( $\epsilon h > g$ ), y cuando la competencia es mayor para las semillas no transportadas ( $\alpha > \beta$ ). Tanto para costos altos ( $\theta < 1$ ) como para costos bajos ( $\theta > 1$ ) existe un punto singular  $x^*$  que es un atractor evolutivo, y que además no puede ser invadido por ningún mutante. Este punto es una EEE y también es *convergentemente estable* (Geritz *y col.*, 1998). En el caso de la Figura 6A, en donde  $\theta < 1$ , existe un punto singular adicional que es lo opuesto de un atractor evolutivo, un repulsor. Se trata de un mínimo de fitness en torno al cual la selección es disruptiva: si el rasgo en el residente es inferior al punto, la evolución hará que  $z \rightarrow 0$  y la endozoocoria desaparecerá; si el rasgo es superior, éste crecerá hasta alcanzar la EEE antes mencionada. Esto significa que cuando los costos de inversión destinados a aumentar la frugivoría son altos, la evolución de la endozoocoria dependerá de los fenotipos iniciales. En la parte B de la figura, en donde  $\theta > 1$ , dicho repulsor no existe y el atractor evolutivo es globalmente estable. Esto significa que cuando los costos son bajos, la endozoocoria es siempre ventajosa sin importar las condiciones iniciales.



**Figura 6.** Gráficos de invasión pareados o PIPs para el fitness de invasión (ec. 12). El eje horizontal representa el valor del rasgo en la población residente, mientras que el eje vertical representa el rasgo en un mutante. Las zonas “+” y “-” indican, respectivamente, combinaciones de rasgos del residente y del mutante para las cuales el mutante invade o se extingue. Las zonas rayadas indican valores del rasgo para los cuales la población no es viable ( $R_0 < 1$ ). La invasión exitosa del mutante llevara a la extinción del residente con el mutante convirtiéndose en el nuevo residente. La sustitución selectiva ocurre en torno a la diagonal  $y = x$ . (A) Cuando el rasgo es costoso ( $\theta = 1/2$ ) el existen dos puntos singulares, el repulsor evolutivo  $x_1^* = 0,09$  y una estrategia evolutiva y convergentemente estable  $x_2^* = 0,397$ . Dependiendo de las condiciones iniciales la endozoocoria desaparece ( $z \rightarrow 0$ ) o se establece ( $z \rightarrow x_2^*$ ). (B) Si el rasgo es poco costoso ( $\theta = 2$ ) el único punto singular  $x^* = 0,4$  es una estrategia evolutivamente estable y convergentemente estable. Sin importar las condiciones iniciales, la endozoocoria evoluciona ( $z \rightarrow x^*$ ). Los parámetros usados son los mismos que en la Fig. 3D ( $\epsilon = 0,9$ ) con  $\phi = 100; \rho = 20$ .



**Figura 7.** Evolución en el escenario indicado por la Fig. 6A. Se muestran 20 trayectorias evolutivas independientes que difieren en el fenotipo de partida  $x_0$ , el cual esta uniformemente espaciado entre 0 y 0,5. Al inicio y cada 1000 años se genera un mutante con  $y = x + \delta$ , en donde  $\delta$  es una variable aleatoria uniformemente distribuida en  $[-0,01, +0,01]$ . Si el mutante desplaza al residente el valor del rasgo cambia de  $z = x$  a  $z = y$ . Para  $x_0 > 0,1$  el rasgo converge a  $z \approx 0,4$  que es muy cercano a la estrategia convergentemente estable  $x_2^* = 0,397$  en el correspondiente PIP. Por debajo de 0,1 el rasgo  $z \rightarrow 0$ .

La Figura 7 muestra una simulación de la evolución del rasgo para el escenario expuesto en el PIP de la Figura 6A. Cada trayectoria evolutiva consiste de una secuencia de eventos alternados de mutación y competencia entre mutante y residente. El resultado de cada competencia se decide mediante un análisis de invasión mutuo, en donde invasor y residente intercambian roles. De esta manera, cada vez que ocurre una mutación, el valor del rasgo se actualiza de  $z = x$  a  $z = y$  únicamente cuando el mutante es capaz de invadir al residente y el residente (siendo invasor) es incapaz de invadir al mutante (siendo residente). Las ecuaciones de competencia se obtienen a partir de la ecuación de recurrencia (ec. 4); en donde la ecuación del residente es

$$P' = \{p + f(x)s[G_x(x,y)e^{-a(x)A} + \epsilon H_x(x,y)(1 - e^{-a(x)A})]\} \quad (13)$$

donde  $P = P_t$  y  $P' = P_{t+1}$  y

$$G_x(x,y) = \text{gexp}[-\alpha(f(x)se^{-a(x)A}P_x + f(y)se^{-a(y)A}P_y)]$$

$$H_x(x,y) = \text{hexp}[-\beta\epsilon(f(x)s(1 - e^{-a(x)A}P_x) + f(y)s(1 - e^{-a(y)A}P_y))]$$

mientras que la ecuación del mutante es igual pero intercambiando  $x$  con  $y$ . Tal y como esta indicado en el PIP (Figura 6A), la prevalencia de la endozoocoria dependerá de los fenotipos iniciales.

Los patrones de los PIPs (Figuras 6A y B) no son sólo muy sensibles a los costos ( $\theta$ ), sino también a cambios en los demás parámetros. Entre estos parámetros, aquellos relacionados con la interacción planta-frugívoro  $\epsilon, A$  y  $\rho$  se cuentan entre los mas importantes. A continuación vamos a resumir sus efectos en la evolución de la endozoocoria:

*Efecto de la supervivencia a la frugivoría ( $\epsilon$ ).* Las plantas son capaces de desarrollar estrategias tendientes a incrementar las oportunidades de germinación de las semillas consumidas (Murray y col., 1994; Traveset, 1998; Vander Wall, 2010). El aumento en ( $\epsilon$ ) no produce cambios significativos en la posición del atractor evolutivo (puntos  $x_2$  y  $x^*$  en Figuras 6A y B respectivamente), pero si produce un acercamiento considerable hacia el origen en el repulsor evolutivo ( $x_1^*$  en Figura 6A). Así pues, el incremento en la supervivencia a la frugivoría facilita la prevalencia de la endozoocoria.

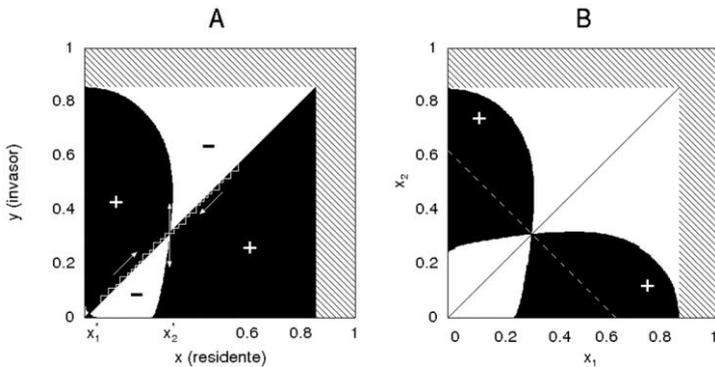
*Efecto de la abundancia animal ( $A$ ).* En contextos ecológicos realistas la abundancia de los frugívoros es una variable dinámica acoplada con la

dinámica vegetal. Los frugívoros también son afectados por la competencia, depredación, caza y destrucción de su hábitat (Wright, 2003). El aumento de  $A$  mueve todos los puntos singulares hacia el origen. Esto contribuye a la desaparición del repulsor evolutivo y a que la endozoocoria sea globalmente favorable, pero también limita el aumento del rasgo asociado con la endozoocoria. Esto último es muy lógico desde una perspectiva puramente explotativa: si el número de frugívoros disponibles (un “recurso” para la planta) es suficientemente alto, la probabilidad de que una fruta sea consumida y sus semillas transportadas a sitios favorables es muy alta; esto hace que las presiones selectivas para que las frutas sean más atractivas o detectables para los frugívoros, sean bajas.

*Efecto de la perceptibilidad o exigencia ( $\rho$ ).* Aumentar  $\rho$  produce el alejamiento de todos los puntos singulares respecto al origen, pero el repulsor se aleja más rápido. De hecho el aumento de  $\rho$  puede crear un repulsor evolutivo incluso cuando rasgo es poco costoso ( $\theta > 1$ ). En general, el aumento en  $\rho$  induce aumentos progresivamente menores en el rasgo asociado con la endozoocoria, así como también una reducción en el rango de fenotipos que evolucionen hacia ésta. Una baja perceptibilidad por parte de los frugívoros o una alta exigencia ( $\rho$  alto), hace que los costos necesarios para incitar una respuesta en éstos por parte de las plantas no se compensen con los beneficios de dispersión recibidos.

*Ramificación evolutiva.* Hasta este momento hemos supuesto todo el tiempo que el efecto negativo de la denso-dependencia para las plantas que germinan de frutos consumidos es menos intenso que para aquellas que germinan de frutos no consumidos, es decir  $\beta < \alpha$  en la Figura 1. Esto es razonable en muchas interacciones planta-animal y es quizá una de los incentivos más importantes detrás de la evolución de la endozoocoria. Sin embargo, esto no se cumple siempre. Algunos animales actúan como concentradores de semillas por varias razones (Howe, 1989), pudiendo ocasionar que los efectos negativos de la denso-dependencia sean intensos en el caso de las semillas “dispersadas”, es decir  $\beta < \alpha$ . Esto no es debido solamente a la competencia, sino también por otras causas: la acumulación de semillas también atrae granívoros, o puede facilitar la transmisión de infecciones. Entonces, existiendo condiciones que faciliten la evolución de la endozoocoria ( $h > g$ ,  $\epsilon$  grande,  $A$  bajo), la selección natural empujaría a las poblaciones hacia situaciones ecológicas que son adversas para el reclutamiento. En estos escenarios la evolución se torna muy interesante, como vamos a ver.

En el PIP de la Figura 8A presentamos un ejemplo del escenario arriba propuesto. En el principio tenemos la evolución hacia un punto singular que es convergentemente estable, tal como en los PIPs de la Figura 6. Una vez sobre el punto singular, el fenotipo residente ocupará un mínimo de fitness si se compara con mutantes con valores del rasgo por encima y por debajo del punto singular, y por lo tanto no es una EEE. Por un lado, los mutantes con rasgos por encima del punto singular tienen, con respecto al residente, la ventaja de tener mayores probabilidades de sobrevivir a causas de mortalidad denso-independientes (alta relación  $h:g$ ). Por otro lado, los mutantes con rasgos por debajo del punto singular tienen, con respecto al residente, la ventaja de tener mayores probabilidades de sobrevivir a causas de mortalidad denso-dependientes (baja relación  $\alpha:\beta$ ). En consecuencia, el fenotipo singular no es una estrategia evolutivamente estable, la selección es disruptiva, y de aquí en adelante la población pasara a ser polimórfica. A puntos singulares como el mostrado en la Figura 8A se les llama *puntos de ramificación* (*branching points*). En general, las condiciones para que un punto singular sea un punto de ramificación son las siguientes (Dieckmann, 1996): (a) el fenotipo singular es convergentemente estable, (b) el fenotipo singular es invadible por fenotipos cercanos, (c) el fenotipo singular puede invadir a todos los fenotipos cercanos, y (d) dos fenotipos cercanos a ambos lados del fenotipo singular pueden invadirse mutuamente.



**Figura 8.** (A) PIP para un escenario en donde la estrategia convergentemente estable no es evolutivamente estable. Tenemos un punto singular en  $x_1^* = 0,012$  que es un repulsor evolutivo, y un punto singular  $x_2^* = 0,306$  que es convergentemente estable. En relación con el eje  $y$ ,  $x_2^*$  se sitúa sobre un mínimo de fitness. Por lo tanto  $x_2^*$  es invadible por mutantes con valores del rasgo superiores ( $y > x_2^*$ ) e inferiores ( $y < x_2^*$ ). (B) Reflexión del PIP respecto a la diagonal mostrando las zonas de solapamiento de las regiones “+”. La intersección de la línea anti-diagonal (trazos) con regiones “+” indica la existencia de pares de fenotipos que pueden invadirse mutuamente, dando lugar a un polimorfismo. Parámetros:  $\phi = 100$ ;  $\theta = 1 / 2$ ;  $\rho = 10$ ;  $\alpha = 0,01$ ;  $\beta = 0,05$  y el resto tal y como en la Fig. 3D ( $\epsilon = 0,9$ ). El punto de inflexión para  $a(z)$  se encuentra situado en  $\zeta = 3 / 4$ .

Las tres primeras condiciones se verifican por inspección de la Figura 8A, en donde el punto singular se alcanza por medio de pequeños saltos mutacionales, tanto por arriba como por debajo. La segunda se verifica pasando una línea vertical sobre  $x^*$ : dicha línea cruza zonas “+” arriba y debajo de  $x^*$ , es decir que  $x^*$  es un mínimo de fitness y por lo tanto invadible. La tercera condición se verifica pasando una línea horizontal a la altura de  $x^*$ : dicha línea cruza zonas “+” a la izquierda y a la derecha de  $x^*$ , por lo tanto el fenotipo singular puede invadir a fenotipos muy parecidos. Para verificar la cuarta condición, hacemos una reflexión del PIP con respecto a la diagonal y dibujamos las zonas en donde las regiones “+” se solapan, como en la Figura 8B. Luego pasamos una línea anti-diagonal sobre el punto singular  $x^*$ . Si la anti-diagonal cae en zonas “+” a ambos lados de  $x^*$  entonces existen pares de fenotipos, uno a cada lado de  $x^*$ , que pueden invadirse mutuamente.

## **DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES**

Los efectos de la frugivoría sobre la dinámica de las poblaciones de plantas distan de ser simples. La variación en parámetros tales como la producción de semillas, la tasa de consumo de frutos, y la probabilidad de supervivencia de las semillas a la manipulación y tratamiento por parte de los frugívoros, tiene efectos tanto positivos como negativos en la abundancia de las plantas. Esto es causado por la sobrecompensación competitiva y el efecto hidra (Abrams *y col.*, 2005), en donde la producción de menos semillas o incluso la depredación de una fracción de éstas, hacen que la competencia en las fases tempranas de la vida sea menos intensa, resultando en un mayor reclutamiento. Estos efectos no-lineales son poco importantes en contextos de selección denso-independiente, pero seguramente son muy importantes en contextos denso-dependientes, en donde el éxito o el fracaso en el establecimiento de nuevos fenotipos dependen de sus habilidades para competir contra poblaciones residentes que suelen ser muy abundantes.

Bajo condiciones de selección denso-independiente, la evolución de la endozoocoria requiere que las oportunidades de supervivencia previas a la germinación sean superiores para semillas dispersadas respecto a las no dispersadas. Esta supervivencia incluye como componente crítico a la probabilidad de supervivencia a la frugivoría ( $\epsilon$ ), es decir al tratamiento por parte de los frugívoros (manipulación, masticación, digestión, etc). De

ser significativa esta supervivencia, el grado de evolución en rasgos destinados a estimular la interacción planta-animal dependerá de los costos de dichos rasgos y de las características de los animales. Bajos costos y una baja exigencia o alta perceptibilidad por parte de los animales, harán que la inversión por parte de la planta resulte en el aumento de la tasa reproductiva, lo cual es ventajoso en escenarios de invasión o recolonización (Galindo-González, 1998). Si los costos son altos, existen situaciones bajo las cuales la endozoocoria todavía puede evolucionar, pero esto requerirá de animales que muestren respuestas de tipo umbral dentro del rango de variación en rasgos permitido por los costos, y aun así dicha evolución va a depender de la historia evolutiva previa (i.e., condiciones iniciales).

En escenarios de selección denso-dependientes, la evolución de rasgos asociados con la endozoocoria también está grandemente afectada por los costos. Cuando los costos son bajos, la endozoocoria es con frecuencia una estrategia evolutivamente estable (EEE) y convergentemente estable (o continuamente estable) a nivel global, es decir no importando la historia evolutiva previa. Pero si los costos son altos, la existencia de repulsores evolutivos reduce el rango de fenotipos para los cuales la endozoocoria es selectivamente favorable. En estos contextos, tal y como sucede en selección denso-independiente, características dependientes de los animales tales como la resistencia a la frugivoría, perceptibilidad o exigencia, modificaran el paisaje adaptativo. Como regla general, una alta supervivencia a la frugivoría y alta perceptibilidad o baja exigencia hacen de la endozoocoria una estrategia favorable.

Llevando nuestro modelo a determinadas situaciones extremas pero plausibles (e.g. mayor competencia entre semillas dispersadas), encontramos el fenómeno de ramificación evolutiva (evolutionary branching), el cual tiene consecuencias muy interesantes. Si relajamos la suposición de reproducción asexual, la ramificación de un fenotipo en dos fenotipos que compiten, podría conducir al aislamiento reproductivo y a la emergencia de dos especies por especiación simpátrica (Dieckmann *y col.*, 1999), con diferencias bastante grandes en rasgos asociados con la endozoocoria. Desafortunadamente, esta posterior evolución sólo puede seguirse mediante simulaciones basadas en individuos, algo que está fuera del alcance de este trabajo.

Terminamos mencionando algunas limitaciones de nuestro modelo y los métodos empleados para su análisis. Un problema importante es la ausencia de dinámica poblacional y evolutiva en los frugívoros. Las estrategias óptimas de las planta son afectadas por la abundancia animal (parámetro  $A$ ), y sería muy interesante investigar que pasa con la evolución si las dinámicas poblaciones de los animales y las plantas se acoplan de acuerdo con un modelo modelo recurso-consumidor. Tenemos razones para creer que esto podría dar lugar a anacronismos ecológicos (Guimarães, Jr. *y col.*, 2008) y trampas evolutivas. Las trampas evolutivas explicarían la situación actual para muchas plantas que son prácticamente mutualistas obligados, y donde los cambios en la composición (e incluso de la extinción) de frugívoros acarrearían resultados catastróficos (Carney *y col.*, 2003; Wright, 2003). Hemos supuesto también que los frugívoros responden a un solo rasgo tal como el tamaño del fruto o su color, mientras que las investigaciones más recientes demuestran que estos responden a muchos rasgos simultáneamente (Valido *y col.*, 2011). Así pues, el efecto combinado de múltiples rasgos frutales sobre la fecundidad y la tasa de frugivoría es un tópico que requiere atención. Pasando a los análisis evolutivos, el método del fitness set por ejemplo, solamente indica la existencia y localización de los rasgos que son óptimos. Sin embargo, el derrotero de la evolución dependerá de los detalles del sistema genético (e.g. heredabilidad, ligamiento, dominancia, epistasia, etc), así como de la dinámica ecológica, los cuales fueron totalmente ignorados. La dinámica adaptativa hace explícita la dinámica ecológica, pero introduce suposiciones que son problemáticas, entre las cuales la ausencia de sexo es quizá la más obvia pero no la más importante. Una de estas suposiciones es la ausencia de estocasticidad demográfica, que podría hacer desaparecer a un mutante raro en muy pocas generaciones. Otra suposición problemática es el tamaño infinitesimalmente pequeño requerido para las mutaciones, lo cual asegura la continuidad de los fitnesses de invasión. Si en el mundo real la evolución dependiera de mutaciones tan pequeñas, esta se detendría muy lejos de los valores óptimos (Waxman *y col.*, 2005; Geritz *y col.*, 2005). Estos problemas típicamente se abordan mediante el uso de simulaciones basadas en individuos, como mencionábamos en el párrafo anterior, haciendo que la producción de frutos o semillas, y el tamaño de las mutaciones, sean variables aleatorias.

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se ha beneficiado enormemente de las discusiones sobre mutualismo y evolución con Jofre Carnicer Cols y Franz J. Weissing (Franjo). La crítica de dos revisores anónimos contribuyó mucho en mejorar la calidad y legibilidad del manuscrito. Ambos autores fueron parcialmente apoyados por la Organización Holandesa para la Investigación Científica (NWO). Las imágenes de la Figura 1 fueron tomadas de: A. E. Brehm (1920) *Het Leven der Dieren Hoofdstuk 7: De Knaagdieren* (roedores) y de Adam White (1870) *Heads and Tales: or, Anecdotes and Stories of Quadrupeds and Other Beasts, Chiefly Connected with Incidents in the Histories of Less Distinguished Men* (murciélago).

## LITERATURA CITADA

- Abrams, P. A. y Matsuda, H. 2005, The effect of adaptive change in the prey on the dynamics of an exploited predator population. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62:758-766.
- Alcántara, J. M. y Rey, P. J. 2003, Conflicting selection pressures on seed size: evolutionary ecology of fruit size in a bird-dispersed tree, *Olea europaea*. *Journal of Evolutionary Biology* 16:1168-1176.
- Asquith, N. M., Terborgh, J., Arnold, A. E. y Riveros, C. M. 1999, The fruits the agouti ate: *Hymenaea courbaril* seed fate when its disperser is absent. *Journal of Tropical Ecology* 15:229-235.
- Bascompte, J. y Jordano, P. 2007, Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 38:567-593.
- Bond, W. y Slingsby, P. 1984, Collapse of an ant-plant mutualism: The Argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) and myrmecochorous proteaceae. *Ecology* 65:1031-1037.
- Boyd, R. S. 2001, Ecological benefits of myrmecochory for the endangered chaparral shrub *Fremontodendron decumbens* (Sterculiaceae). *American Journal of Botany* 88:234-241.
- Carney, S. E., Byerley, M. B. y Holway, D. A. 2003, Invasive Argentine ants (*Linepithema humile*) do not replace native ants as seed dispersers of *Dendromecon rigida*. *Oecologia* 135:576-582.
- Case, T. 2000. *An Illustrated Guide to Theoretical Ecology*. Oxford University Press.
- Cazetta, E., Schaefer, H. M. y Galetti, M. 2009, Why are fruits colorful? The relative importance of achromatic and chromatic contrasts for detection by birds. *Evolutionary Ecology* 23:233-244.
- Cipollini, M. L. y Levey, D. J. 1997, Secondary metabolites of fleshy vertebrate-dispersed fruits: adaptive hypotheses and implications for seed dispersal. *American Naturalist* 150:346-372.
- Connell J. H. 1971, On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. En: *Dynamics of Populations* (P. J. den Boer y G. Gradwell, Eds.) Pudoc, Wageningen. pp: 298-312.
- Dieckmann, U. 1996, Can adaptive dynamics invade? *Trends in Ecology and Evolution*. 12:128-131.

- Dieckmann, U. y Law, R. 1996, The dynamical theory of coevolution: a derivation from stochastic ecological processes. *Journal of Mathematical Biology* 34:579-612.
- Dieckmann, U. y Doebeli, M. 1999, On the origin of species by sympatric speciation. *Nature* 400:354-357.
- Dieckmann, O. 2005, A beginner's guide to adaptive dynamics. *Mathematical Modelling of Population Dynamics* 63:47-86.
- Eriksson, O. y Jakobsson, A. 1999, Recruitment trade-offs and the evolution of dispersal mechanisms in plants. *Evolutionary Ecology* 13:411-423.
- Galetti, M., Donatti, C. I., Pizo, M. A. y Giacomini, H. C. 2008, Big fish are the best: seed dispersal of *Bactris glaucescens* by the pacu fish (*Piaractus mesopotamicus*) in the Pantanal, Brazil. *Biotropica* 40:386-389.
- Galindo-González, J. 1998, Dispersión de semillas por murciélagos: su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical. *Acta Zoologica Mexicana* (nueva serie) 73:57-74.
- Gautier-Hion, A. y col. 1985, Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia* 65:324-337.
- Geritz, S. A. H., Kisdi, E., Meszner, G. y Metz, J. A. J. 1998, Evolutionarily singular strategies and the adaptive growth and branching of the evolutionary tree. *Evolutionary Ecology* 12:35--57.
- Geritz, S. A. H. y Gyllenberg, M. 2005, Seven answers from adaptive dynamics. *Journal of Evolutionary Biology* 18:1174-1177.
- Guimarães, Jr., Paulo R., Galetti, Mauro y Jordano, P. 2008, Seed dispersal anachronisms: rethinking the fruits extinct megafauna ate. *PLoS ONE*. 3:e1745.
- Herrera, C. M. 1985, Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. *Oikos* 44:132-141.
- Howe, H. F. 1989, Scatter-and clump-dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. *Oecologia* 79:417-426.
- Howe, H. F. y Smallwood, J. 1982, Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:201-228.
- Janzen, Daniel H. 1970, Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*. 104:501-528.
- Jordano, P. 1987, Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: Connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *American Naturalist* 129:657-677.
- Julliot, C. 1996, Fruit choice by red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in a tropical rain forest. *American Journal of Primatology* 40:261-282.
- Kalko, E. K. V. y Condon, M. A. 1998, Echolocation, olfaction and fruit display: how bats find fruit of flagelliferous cucurbits. *Functional Ecology* 12:364-372.
- D. J. Levey, W. R. Silva y M. Galetti, ed. 2002, *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution, and Conservation*. CAB International. 511 pp.
- Levins, R. 1962, Theory of fitness in a heterogeneous environment. I. The fitness set and adaptive function. *American Naturalist* 96:361-373.
- Levins, R. 1968, *Evolution in Changing Environments: Some Theoretical Explorations*. Princeton University Press. 132 pp.
- Mark, S. y Olesen, J. M. 1996, Importance of elaiosome size to removal of ant-dispersed seeds. *Oecologia* 107:95-101.
- Murray, K.G. y col. 1994, Fruit laxatives and seed passage rates in frugivores: consequences for plant reproductive success. *Ecology* 75:989-994.
- Nabi, I. 1981, On the Tendencies of Motion. *Science and Nature* 4:62-66.
- Pakeman, R. J. y Small, J. L. 2009, Potential and realised contribution of endozoochory to seedling establishment. *Basic and Applied Ecology* 10:656-661.
- Russo, S. E., Portnoy, S. y Augspurger, C. K. 2006, Incorporating animal behavior into seed dispersal models: implications for seed shadows. *Ecology* 87:3160-3174.

- Thompson, J.N. 1989, Concepts of coevolution. *Trends in Ecology and Evolution* 4:179-183.
- Traveset, A. 1998, Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1/2:151-190.
- Valido, A., Schaefer, H. M. y Jordano, P. 2011, Colour, design and reward: phenotypic integration of fleshy fruit displays. *Journal of Evolutionary Biology* 24:751-760.
- Vander Wall, S. B. 2010, How plants manipulate the scatter-hoarding behaviour of seed-dispersing animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 365:989-997.
- Wang, B. C. and Smith, T. B. 2002, Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution* 17:379-386.
- Waxman, D. and Gavrillets, S. 2005, 20 questions on adaptive dynamics. *Journal of Evolutionary Biology* 18:1139-1154.
- Wheelwright, N. T. 1985, Fruit-size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology* 66:808-818.
- Wheelwright, N. T. 1993, Fruit size in a tropical tree species: variation, preference by birds, and heritability. *Vegetatio* 107/108:163-174.
- Willson, M. F. and Whelan, C. J. 1990, The evolution of fruit color in fleshy-fruited plants. *American Naturalist* 136:790-809.
- Wright, S. J. 2003, The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6:73-86.