

EFFECTOS DEL COSTO EN SUPERVIVENCIA DE LA REPRODUCCIÓN SOBRE EL TAMAÑO ADAPTATIVO DE LAS SEMILLAS.

EFFECTS OF THE SURVIVAL COST OF REPRODUCTION ON THE ADAPTIVE SEED SIZE

José Renato De Nóbrega¹ y Jesús Alberto León²

*¹Laboratorio de Socioecología, Sección de Ecología de Comunidades y Sistemas,
² Laboratorio de Biología Teórica, Sección de Biología de Poblaciones,
Instituto de Zoología Tropical. Facultad de Ciencias. Universidad Central de Venezuela.
Apartado Postal 47058. Caracas 1041-A. Venezuela. Telefax:(0212) 6052204.
¹ E-mail: rdenobre@strix.ciens.ucv.ve ² E-mail: jaleón@strix.ciens.ucv.ve*

RESUMEN

Un modelo integrado de esfuerzo reproductivo e inversión por semilla (tamaño de semilla), considerando dependencia mutua y el costo en supervivencia de la reproducción, indica que factores de mortalidad inevitables ejercen efectos indirectos sobre el tamaño óptimo de la semilla. De acuerdo a esto, las correlaciones empíricas positivas entre el tamaño y la cantidad de semillas entre poblaciones de una misma especie podrían ser el resultado de cambios directos en el esfuerzo reproductivo e indirectos en el tamaño de la semilla, ambos provocados exclusivamente por diferencias interpopulacionales en la magnitud de estas fuentes de mortalidad. Diferencias entre poblaciones en cuanto a la cantidad de recursos disponibles a los progenitores no son requeridas. El mecanismo depende de la manifestación del mencionado costo en supervivencia de la reproducción, fenómeno muy probable en plantas.

Palabras clave: tamaño de semilla, esfuerzo reproductivo, costo reproductivo, historia de vida.

ABSTRACT

An integrated life history model of reproductive effort and per seed investment (seed size), assuming mutual dependence and the survival costs of reproduction, shows that unavoidable mortality factors have indirect effects on the optimal seed size. According to this, the empirical positive seed number- seed size correlations among plants populations could be the result of direct changes in reproductive effort and indirect changes in seed size, both provoked ones exclusively for interpopulations differences in the intensity of unavoidable mortality sources. Interpopulations differences in the quantity of available resources to the progenitors are not necessary. The mechanism depend on the existence of survival cost of reproduction, a very probable fact in plants.

Keywords: seed size, reproductive effort, reproductive cost, life history.

INTRODUCCIÓN

El tamaño de la semilla es un importante rasgo de la historia de vida de una planta, del cual puede depender en parte su éxito en la fase de plántula. Evidencias empíricas revelan un importante grado de variación intraespecífica en el valor promedio

de este rasgo, cuando se comparan poblaciones entre sí; este cambio en el tamaño suele estar asociado positivamente con cambios en el número de semillas (Venable 1992). Se pueden elaborar varias hipótesis que expliquen este patrón a partir de los modelos de historia de vida que analizan el reparto óptimo de la inversión reproductiva entre

la cantidad y el tamaño de los descendientes. Así, según el primer modelo de este tipo, desarrollado por Smith y Fretweel (1975), el tamaño adaptativo de la semilla estaría directa y exclusivamente afectado por los parámetros que determinan la forma de la función que relaciona la supervivencia de la semilla con su tamaño, siendo insensible a incrementos en la magnitud de la inversión absoluta en reproducción. De acuerdo a este modelo, diferencias en el tamaño promedio de las semillas entre poblaciones reflejarían diferencias en el patrón de supervivencia dependiente del tamaño que experimentan las semillas en cada población, producto de cambios en la intensidad o tipo de fuente de mortalidad que incide sobre ellas. El cambio correlativo positivo en la cantidad total de semillas producidas por planta podría atribuirse a diferencias en la magnitud de la inversión reproductiva del adulto en cada caso. Sin embargo, versiones posteriores de este modelo básico señalan que el tamaño puede ser sensible al nivel de inversión reproductiva de la planta adulta si se considera que el costo energético por semilla y/o su supervivencia dependen de la cantidad total a producir, condiciones éstas biológicamente plausibles (Parker y Begon 1986, Venable 1992, Sakai y Sakai 1995). De acuerdo a esto, la variación interpoblacional tanto del tamaño promedio como de la cantidad total de semillas podrían atribuirse exclusivamente a diferencias en la inversión absoluta en reproducción. Cabe preguntarse entonces por las causas que generan tales variaciones en la inversión, de forma de completar las hipótesis descritas acerca del patrón cantidad-tamaño de semillas.

La magnitud de la inversión reproductiva de una planta adulta depende en principio de dos variables: la cantidad total de energía que dispone para el desarrollo de sus actividades vitales y la fracción de este total la cual asigna a la reproducción (esfuerzo reproductivo). El estudio de esta última posibilidad de cambio requiere un modelo que incorpore el esfuerzo reproductivo como una segunda variable evolutiva, adicional a la inversión en el tamaño de la semilla, y explore los factores que determinan su evolución conjunta. Dicho modelo integrado debe considerar que bajo condiciones de limitación en la energía disponible a la planta, cualquier incremento en esfuerzo reproductivo ocurrirá a expensas de la inversión en otras actividades vitales,

pudiendo afectarse así la supervivencia del adulto. Lo referido es una interpretación fisiológica del denominado costo en supervivencia de la reproducción (Bell 1980). Un modelo integrado de este tipo de desarrollará a continuación, y se expondrán parte de sus implicaciones en la explicación del patrón cantidad-tamaño de semillas descrito.

EL MODELO

Consideremos una población de plantas adultas las cuales se reproducen en forma sincronizada, en episodios discretos igualmente espaciados en el tiempo. En cada episodio todo adulto dispone de una cantidad fija de energía E , de la cual dedica una fracción ε a la reproducción (esfuerzo reproductivo), y la fracción restante σ a su propio mantenimiento (esfuerzo de supervivencia). El adulto produce B semillas equivalentes en cuanto a su dotación energética o tamaño, el cual denotaremos e . La producción de semillas se rige según la restricción presupuestaria dada por: $E\varepsilon = B \cdot e + C(B)$. La cantidad absoluta de energía invertida en reproducción, $E\varepsilon$, se desglosa en dos componentes: el gasto total asociado a la determinación del tamaño de las semillas, $B \cdot e$, y la inversión previa en la determinación de la cantidad de semillas, $C(B)$. Un ejemplo de este último componente del gasto es la inversión en mecanismos de captura de polen, los cuales permiten la fertilización de los óvulos (Sakai y Sakai 1995). Las semillas, una vez producidas, se desarrollan inmediatamente y alcanzan la madurez en el episodio siguiente con probabilidad S . El adulto, cumplida la reproducción, sobrevive hasta dicho episodio con probabilidad P . Ambas fases del ciclo, semilla y planta adulta, están sometidas a fuentes de mortalidad cuyo efecto puede depender o no del fenotipo. Así, la supervivencia de la semilla se expresa como el producto $S = s(e) \cdot \phi$, donde $s(e)$ representa el componente de supervivencia dependiente del tamaño e , en tanto que ϕ representa la supervivencia ante factores que afectan por igual a las semillas independientemente de su tamaño; $s(e)$ es una función que crece con el tamaño con rendimiento decreciente (Figura 1a), mientras que ϕ es una constante. Un razonamiento similar permite expresar la supervivencia del adulto como $P = p \cdot p(e, E)$ donde $p(e, E)$ representa el componente atribuible a fuentes de mortalidad con

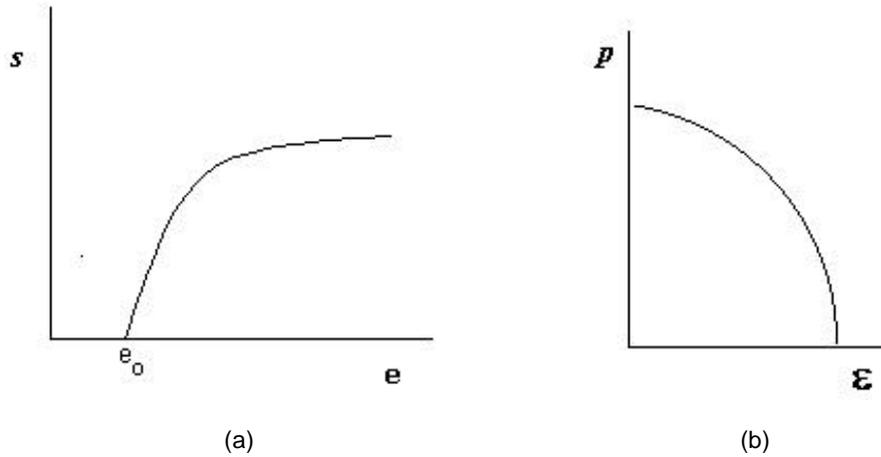


Figura 1. (a) Representación de $s(e)$, el componente de supervivencia s de la semilla dependiente de su tamaño e ; notemos que s crece con el tamaño e con rendimiento decreciente. e_0 es el tamaño mínimo para sobrevivir. (b) Representación de $p(e;E)$, el componente de supervivencia p de la planta adulta dependiente del esfuerzo reproductivo ϵ ; notemos que p decrece con e con rendimiento creciente, reflejando el costo de supervivencia de la reproducción.

efecto dependiente del esfuerzo de supervivencia del adulto σ , y por ende del esfuerzo reproductivo ϵ , mientras que π es una constante que expresa los riesgos inevitables que afronta el adulto, independientemente del nivel de esfuerzo que desarrolla; para un valor dado del parámetro E , la función $p(e;E)$ decrece con el esfuerzo con una tasa cada vez mayor (Figura 1b). Dicha función expresa así el comentado costo en supervivencia de la reproducción.

Establecidas las condiciones básicas, consideremos que el índice de aptitud darwiniana de un progenitor viene dado por $I = B \cdot S + P$. Dicho índice es una función de los rasgos demográficos fundamentales de la historia de vida descrita, los cuales a su vez son funciones de las dos variables evolutivas de interés: el esfuerzo reproductivo y el tamaño de semilla. La combinación óptima de estas variables, favorecida por selección natural, será aquella que maximiza el índice de aptitud darwiniana sujeta a la restricción presupuestaria descrita. Se procederá a continuación a caracterizar los óptimos de e y ϵ , aplicando los métodos convencionales de optimización con restricción. Un excelente tratamiento de estos métodos puede verse en Chiang (1977).

RESULTADOS

El esfuerzo reproductivo óptimo $\hat{\epsilon}$, para un valor dado de tamaño de semilla e , es aquel en el

cual se cumple la igualdad siguiente:

$$\frac{\partial B(\hat{e}, e, E)}{\partial E} \cdot f \cdot s(\hat{e}) = -p \cdot \frac{\partial p(\hat{e}, E)}{\partial \epsilon} \tag{1}$$

De acuerdo a esta ecuación todos los parámetros del modelo, incluyendo el total de energía disponible E , intervienen en la determinación del valor óptimo de ϵ . El esfuerzo reproductivo está afectado directamente por todas las fuentes de mortalidad, independientemente de la fase del ciclo de vida sobre la cual inciden y de si su efecto es independiente o no del fenotipo.

Por su parte, el tamaño óptimo de semilla \hat{e} , para un dado valor de esfuerzo ϵ , vendrá caracterizado por la siguiente igualdad:

$$\frac{1}{B(\hat{e}, e, E)} \cdot \frac{\partial B(\hat{e}, e, E)}{\partial e} = - \frac{1}{s(\hat{e})} \cdot \frac{\partial s(\hat{e})}{\partial e} \tag{2}$$

La expresión no contiene los términos π y $p(e;E)$, ni tampoco el término ϕ . Se desprende de aquí que el tamaño óptimo de semilla no está directamente afectado por fuentes de mortalidad que inciden sobre el adulto, ni por factores que afectan a la semilla de manera inevitable. El término

EFFECTOS DEL COSTO DE SUPERVIVENCIA DE LA REPRODUCCIÓN

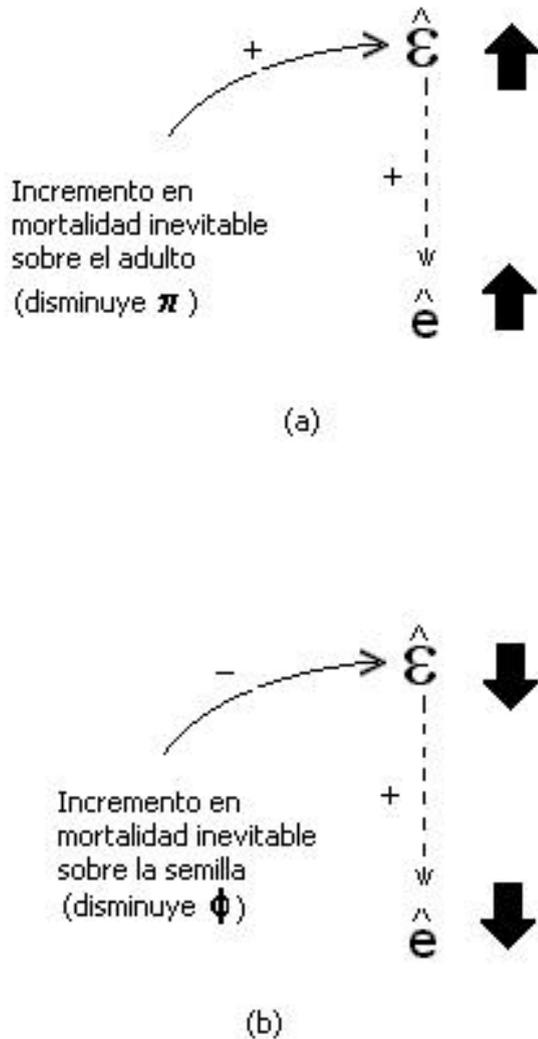


Figura 2. Esquema del efecto de factores de mortalidad inevitables sobre el esfuerzo reproductivo y el tamaño de la semilla. Se supone acoplamiento positivo entre e y e , representado por la flecha punteada con signo positivo en ambos casos. Los signos sobre las flechas delgadas continuas señalan el efecto directo del factor sobre las variables evolutivas; el sentido de las flechas gruesas al lado de cada variable evolutiva señala su cambio neto: hacia arriba indica crecimiento y hacia abajo indica decrecimiento. El incremento en mortalidad inevitable sobre el adulto (a) o sobre la semilla (b) tiene efecto directo sólo sobre el esfuerzo, favoreciéndolo en el primer caso y disminuyéndolo en el segundo. El cambio en el tamaño, en la misma dirección del esfuerzo, se debe a su acoplamiento positivo con esta variable.

a la derecha de la igualdad nos señala que el tamaño adaptativo depende directamente de los parámetros que caracterizan la función $s(e)$ es decir, de aquellas fuentes de mortalidad que afectan a la semilla diferencialmente según su tamaño. Por otra parte, el término a la izquierda del signo de igualdad, el cual expresa el sacrificio porcentual en cantidad de semillas requerido para incrementar su tamaño, señala en principio que el tamaño óptimo podría depender también de los factores determinantes de la inversión absoluta en reproducción: la energía disponible E y el esfuerzo reproductivo ϵ . Esto será así sólo si tal sacrificio porcentual es en si mismo una función del número de semillas. Para ello es necesario que la derivada de dicho término con respecto a B sea no nula. Considerando la ecuación de restricción, la cual expresa B como función implícita del tamaño de semilla (e) y del esfuerzo reproductivo (ϵ) para una cantidad constante de energía (E), la derivada referida viene dada por:

$$\frac{\partial}{\partial B} \left(\frac{1}{B} \cdot \frac{\partial B(e, e, E)}{\partial e} \right) = \frac{1}{B} \cdot \left(\frac{\partial B}{\partial e} \right)^2 \cdot \frac{\partial^2 C(B)}{\partial B^2} \quad (3)$$

Notemos que el signo de la ecuación 3 dependerá exclusivamente del signo de la derivada segunda del costo variable $C(B)$ previo a la inversión en tamaño. Si $C(B)$ crece en forma lineal con B , el costo adicional por semilla no cambiará con la cantidad de semillas producidas. En tal caso la derivada segunda, y por ende (3), se anulan: el tamaño óptimo de semilla no dependerá del esfuerzo en reproducción. Si el costo adicional por semilla crece con el número producido con rendimiento creciente, la derivada segunda y por ende (3) serán positivas: el tamaño óptimo quedará acoplado positivamente con el nivel de esfuerzo reproductivo. Dicha condición favorece dirigir todo incremento en el esfuerzo reproductivo al aumento tanto de la cantidad como del tamaño de las semillas. Un efecto similar surge si la supervivencia de la semilla depende no sólo de su tamaño sino también de la cantidad de semillas producidas por su progenitor. Un posible mecanismo responsable de tal condición sería la competencia entre plántulas hermanas (Venable 1992)

El resultado resaltante es que aquellos

factores de mortalidad que no intervienen directamente en la determinación del tamaño pueden afectarlo por vía indirecta a través de su efecto sobre el esfuerzo reproductivo, siempre que existan las condiciones para la dependencia del tamaño con el esfuerzo reproductivo. Consideremos los riesgos inevitables, expresados en las probabilidades π y ϕ ausentes en la ecuación 2 que caracteriza el tamaño óptimo, y supongamos dependencia positiva entre el tamaño y el esfuerzo. A través de un modelo exclusivo de esfuerzo reproductivo, León (1988) señala que el aumento en intensidad de dichas fuentes de mortalidad favorece estrategias compensatorias en el adulto: reasignar la energía disponible favoreciendo al componente de aptitud no afectado por la fuente. De acuerdo a esto, un aumento en la mortalidad inevitable que afronta el adulto (disminución de π) favorecería aumentar el esfuerzo reproductivo, cambio que se acompañaría con el aumento en el tamaño de la semilla. Por otra parte, un aumento en los riesgos inevitables que afectan a la semilla o plántula (disminución de ϕ) favorecería reducir la inversión en reproducción, junto con la dotación asignada a cada semilla (Figura 2).

CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos señalan nuevas posibilidades acerca del mecanismo subyacente al patrón de variación interpoblacional del tamaño y número de semillas. Cambios en el tamaño promedio de las semillas no ocurren necesariamente por vía directa a través de diferencias en la intensidad de los riesgos de mortalidad específicos del tamaño de la semilla. Tal variación puede surgir por vía indirecta producto de cambios adaptativos en el esfuerzo reproductivo, siempre que existan condiciones que permitan el acoplamiento entre el tamaño y el esfuerzo. De acuerdo al análisis, el cambio en el tamaño puede surgir por diferencias en la intensidad de los riesgos experimentados por la planta adulta, es decir, sin que cambien las intensidades de las fuentes de mortalidad que amenazan a la semilla o plántula. El cambio puede ser provocado también por diferencias en la intensidad de las fuentes de mortalidad que afectan a la semilla de manera inevitable, riesgos cuyo impacto no puede ser atenuado por la dotación en recursos que recibe de su progenitor. La posibilidad de que esta

hipótesis de cambio indirecto en el tamaño de las semillas pueda explicar en parte el patrón interpoblacional descrito dependerá de cuán intenso sea el costo de supervivencia de la reproducción en plantas. En este sentido, dicho costo parece manifestarse con mayor facilidad precisamente en este tipo de organismos (Begon *et al.* 1996). Estudios de campo revelan correlaciones fenotípicas negativas entre el esfuerzo reproductivo y la supervivencia adulta en poblaciones no manipuladas de varias especies de plantas (Sohn y Policansky 1977, Law 1979, Piñero *et al.* 1982, Smith y Young 1982). El costo de supervivencia parece manifestarse con mayor intensidad en situaciones de escasez de recursos (Bell 1986), aspecto a considerar en el diseño de experimentos de laboratorio que intenten demostrar su existencia (Roff 1992) y, en el caso que nos atañe, observar la manifestación del patrón tamaño-cantidad de semillas según el mecanismo descrito.

LITERATURA CITADA

- BEGON, M., J. L. HARPER y C.R. TOWNSEND. 1996. Ecology: Individuals, Populations and Communities. Third Edition. Blackwell, Cambridge.
- BELL, G. 1980. The costs of reproduction and their consequences. *American Naturalist* 116:46-77.
- BELL, G. 1986. Reply to Reznick *et al.* *Evolution* 40:1344-1346.
- CHIANG, A. C. 1977. Métodos Fundamentales de Economía Matemática. Amorrortu Editores, Buenos Aires.
- LAW, R. 1979. The cost of reproduction in annual meadow grass. *American Naturalist* 113:3-16.
- LEÓN J. A. 1988. Avoidable mortality in life-history theory. Pp.105-21, in T.Hallam, L. Gross and C.W. Clark (eds): *Mathematical Ecology*. 2nd research seminar. Springer-Verlag, Berlin.
- PARKER, G. A. y M. BEGON. 1986. Optimal egg size and clutch size: effects of environment and maternal phenotype. *American Naturalist* 128:573-59.
- PIÑERO, D., J. SARUKHAN y P. ALBERDI. 1982. The costs of reproduction in a tropical palm *Astrocaryum mexicanum*. *Journal of Ecology* 70:473-481.
- ROFF, D. A. 1992. The evolution of life histories. Chapman & Hall, New York.
- SAKAI, S. y A. SAKAI. 1995. Flower size-dependent variation in seed size: theory and a test. *American Naturalist* 145:918-934.
- SMITH, C. C. y S. D. FRETWELL. 1975. The optimal balance between size and number of offspring. *American Naturalist* 108:499-506.
- SMITH, A.P. y T.P. YOUNG. 1982. The cost of reproduction in *Senecio keniodedron*, a giant rosette species of Mt

EFECTOS DEL COSTO DE SUPERVIVENCIA DE LA REPRODUCCIÓN

- Kenya. *Oecología* 55:243-247.
- SOHN, J.J. y D. POLICANSKY. 1977. The costs of reproduction in the mayapple *Podophyllum peltatum* (Berberidaceae). *Ecology* 58:742-746.
- VENABLE, D. L. 1992. Size-number trade-offs and the variation of seed size with plant resource status. *American Naturalist* 140:287-304.

Recibido 03 de noviembre de 1999; revisado 08 de febrero de 2001; aceptado 09 de febrero de 2001