

EVOLUCIÓN CONJUNTA DE COMPONENTES DE LAS BIOHISTORIAS

Jesús Alberto León¹, José Renato De Nóbrega^{2*} y
Daniela Torres-Alruiz³

¹Laboratorio de Biología Teórica. Centro de Ecología y Evolución. Instituto de Zoología y Ecología Tropical (IZET). Universidad Central de Venezuela (UCV). ²Laboratorio de Ecología Humana. Centro de Ecología Aplicada. IZET-UCV. ³Área de Energía y Ambiente. Fundación Instituto de Estudios Avanzados (IDEA), Venezuela.

*renato.nobrega@ciens.ucv.ve.

RESUMEN

Uno de los méritos que tuvo la propuesta de 'selección r ' y 'selección k ' fue la de evidenciar que para comprender la evolución conjunta de esas constelaciones de rasgos que son las biohistorias, hay que atender a dimensiones del ambiente capaces de influir como presiones selectivas sobre dichos rasgos. Ha sido característico de la tradición teórica el ir contemplando uno a uno, por separado, los componentes de las biohistorias. En este artículo presentamos, en cambio, la optimización conjunta de dos variables energéticas: el esfuerzo reproductivo (ε) y el tamaño energético (e) asignado a cada descendiente (huevo, semilla, cría), que han sido tradicionalmente optimizadas de forma independiente. Para tratar ambas variables de manera simultánea empleamos dos métodos. En el primero se optimiza introduciendo una importante no-linealidad, descuidada hasta ahora, en forma de costo reproductivo. Posteriormente, se perturban los parámetros para observar sus efectos sobre tal óptimo conjunto. En el segundo método se acoplan las dos optimizaciones introduciendo denso-dependencia en la supervivencia del juvenil, como una función del tamaño e . Al considerar riesgos de mortalidad denso-dependiente evitables e inevitables, la optimización requiere buscar una estrategia estable en un juego evolutivo. Este trabajo es una síntesis modificada de resultados publicados en artículos previos y otros no publicados, y se añaden aspectos no considerados anteriormente.

Palabras clave: Historias de vida, Esfuerzo reproductivo, Tamaño de cría, Optimización conjunta, Estrategias evolutivamente estables.

Joint evolution of life history components

Abstract

One of the merits of the r - and k -selection proposal was to make evident that in order to understand the joint evolution of the those constellations of traits that constitute life-histories, it is mandatory to attend the environmental dimensions capable to act as selective pressures on the referred traits. The theoretical tradition has considered separately the components of life histories. We tackle here, instead, the joint optimization of two energetic variable: reproductive effort (ε) and the energetic size (e) assigned to each offspring, traditionally optimized separately. We use two methods to consider simultaneously both variables. First, we optimize after introducing an important non-linearity, neglected so far, under the form of reproductive cost. Thereafter, the parameters are perturbed to observe their effects on the optimal pattern. Second, we couple the two optimizations by introducing density-dependence of juvenile survival, as a function of the offspring size. When considering density-dependent mortality risks, both avoidable and unavoidable, optimization requires searching a stable strategy in an evolutionary game. This work is a modified synthesis of previously published results and other unpublished, as well as of some aspects not included before.

Keywords: Life history, Reproductive effort, Offspring size, Joint optimization, Evolutionary stable strategies.

Recibido: agosto 2015

Aceptado: diciembre 2015

Número Especial - Modelos en Ecología y Evolución

INTRODUCCIÓN

“The only check for a continued augmentation of fertility in each organism seems to be either the expenditure of more power and the greater risks run by the parents that produce a more numerous progeny, or the contingency of very numerous eggs and young being produced of smaller size, or less vigorous...” Charles Darwin (1871).

“El único impedimento a un aumento continuo de la fertilidad en cada organismo parece ser, o bien el mayor gasto de energía y mayores riesgos experimentados por aquellos padres que producen progenie más numerosa, o bien los peligros padecidos por huevos y jóvenes muy numerosos pero de menor tamaño, y así menos vigorosos...” Charles Darwin (1871).

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

Luego Erik Pianka (1970; 1976), alumno de MacArthur, intentó convertir la propuesta de su mentor en una teoría de historias de vida. Lo que hizo fue reunir todas las características que podrían aumentar la tasa intrínseca r en la ecuación demográfica de Lotka y presentarlas como típicas de las ‘*estrategias r*’, es decir, las biohistorias preferidas por la selección r . Así, en poblaciones en régimen de permanente expansión (frecuentemente interrumpida por eventos exógenos y pronto retomada), los individuos tendrían muchos hijos pequeños, rápido desarrollo y vidas cortas. ¿Y en poblaciones estacionarias, cuáles rasgos favorecería la ‘*selección k*’?. Pianka propone los caracteres contrarios a aquellos de los ‘*estrategas r*’ como típicos de los ‘*estrategas k*’. La inferencia, más que simple, es simplona. Pero ha tenido exitoso acceso a los textos de ecología y frecuentemente se la usa como guía de la investigación de campo. Y aunque son muchas las críticas que se le pueden enrostrar, tiene una virtud: pone de relieve que para comprender la evolución conjunta de esas constelaciones de rasgos que son las biohistorias hay que atender a dimensiones del ambiente capaces de influir como presiones selectivas sobre esos diferentes rasgos. Otras dimensiones ambientales –aparte de los niveles de densidad considerados en selección r vs k - han sido la incertidumbre y el stress.

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

Ahora bien, ha sido característico de esta tradición teórica el ir contemplando uno a uno por separado, los componentes de las biohistorias. Pueden verse al respecto los libros existentes (Roff, 1992; Stearns, 1992; Charlesworth, 1994), estructurados de esa manera. Al hacerlo así, hacen caso omiso de la otra tradición, con sus enfoques abarcales (‘teorías frazadas’ las llamó Charlesworth (1994), p. 226).

En este artículo presentamos, en cambio, la optimización conjunta de dos variables energéticas: el esfuerzo reproductivo ε y el tamaño energético e asignado a cada descendiente (huevo, semilla, cría) que han sido tradicionalmente optimizadas por separado. Para tratar ambas variables de manera conjunta, empleamos dos métodos. En el primero (León y De Nóbrega, 2000; De Nóbrega y León, 2000), se optimiza simultáneamente ε y e , introduciendo una importante no-linealidad descuidada hasta ahora, en forma de costo reproductivo. Posteriormente, para examinar cuál dirección de cambio inducen en los óptimos, se perturban los parámetros que definen factores ambientales. En el segundo método (Torres-Alruiz 2002, no publicado), se acoplan las dos optimizaciones sin el costo reproductivo no-lineal considerado en la primera vía. En su lugar, se introduce denso-dependencia (DD) en la supervivencia del juvenil, como una función del tamaño e y se explora la modificación que esto genera en el tamaño óptimo del juvenil (e_{opt}) en comparación con su ausencia. Se consideran riesgos de mortalidad DD evitables e inevitables, (*sensu* León

1983; 1988) y se encuentra que cuando la mortalidad DD es inevitable, no hay cambios en e_{opt} , pero si los factores de mortalidad DD son evitables, la selección DD ya no es mera selección k , se convierte en dependiente de las frecuencias y la optimización requiere buscar una estrategia estable (*sensu* Maynard Smith, 1982) en un juego evolutivo. Aquí sí difiere e_{opt} del obtenido sin DD, y además será función del esfuerzo reproductivo. Este trabajo es una síntesis modificada de resultados publicados en artículos previos (León y De Nóbrega, 2000; De Nóbrega y León, 2000) y otros no publicados (De Nóbrega, 1983; De Nóbrega, 1999; Torres-Alruiz 2002). Se añaden aspectos no considerados antes.

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

Así mismo, conviene recordar aquí que los problemas de la teoría de biohistorias no se agotan en ella misma (que es de por sí uno de los núcleos básicos de la ecología evolutiva). Ilustramos esto con dos ejemplos que involucran precisamente los aspectos en que se centra este artículo:

El clásico modelo Smith-Fretwell (1974) – que examinamos más adelante – predice un mismo tamaño óptimo de semilla para aquellas especies que coexistan en un mismo hábitat formando una comunidad. Pero al añadir competencia asimétrica entre semillas (o plántulas) y aplicar la teoría de juegos evolutivos (como haremos en la segunda parte de este trabajo), Rees y Westoby (1997) predijeron variación de óptimos para este caso, abriendo el camino para comprender la estructura comunitaria desde la teoría de biohistorias. Leishman (2001) ha ahondado en esta temática para evaluar mecanismos que tiendan ese puente biohistorias-comunidades estudiando muy diversas comunidades vegetales. Dos asuntos, el trueque número-tamaño de semillas, y la competencia entre semillas, parecen ser de general importancia.

La explicación de la sostenida variación latitudinal del número y tamaño de los huevos ha intrigado siempre a ecólogos y biogeógrafos. Es un tema en la frontera de ambas disciplinas. Ya Lack (1954) advirtió el aumento en número de huevos (tamaño de la puesta) con la latitud, en

pájaros. La búsqueda del porqué ha continuado (p.e. Jarvinen, 1986; Lima, 1987). También en anfibios, mamíferos y peces se presenta el fenómeno, según han hecho notar Fleming y Gross (1990). Éstos, tras aludir – dando referencias – a otros organismos, se centran en el paradigmático caso del salmón del Pacífico. Al analizar 17 poblaciones distribuidas en un gradiente latitudinal en Norte América, encuentran lo siguiente: un aumento con la latitud del número de huevos (en cada desove), acompañado por la disminución del tamaño de cada huevo. Pero la biomasa total de huevos producida declina también. Así pues, la tendencia positiva de la camada no puede explicarse por un aumento de la inversión total en huevos. Fleming y Gross recurren entonces a la teoría de biohistorias. Usan el modelo Smith – Fretwell sin competencia asimétrica, ya que los juveniles se dispersan muy temprano. En el modelo tradicional el tamaño óptimo de huevo queda determinado sólo por la curva que expresa su supervivencia como función de su tamaño. Así, el tamaño de huevo esperado es relativamente fijo en un dado ambiente, mientras que el número variará según la energía disponible. Pero al pasar de una a otra población, es la disminución de ese tamaño fijo lo que ocurre con el aumento de la latitud. Fleming y Gross sugieren el cambio latitudinal de la temperatura como factor determinante. La conversión del vitelo en tejido es poco eficiente a temperaturas altas (quizá por los costos de mantenimiento). Así, a estas temperaturas se requieren huevos más grandes, mientras que pueden ser más pequeños al bajar la temperatura (subir la latitud).

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

Sea entonces un clon cuya biohistoria es bifásica: juveniles y adultos. La reproducción es discreta. En cada episodio reproductivo el adulto produce B hijos y es capaz de seguir vivo hasta el próximo episodio, con probabilidad P . Cada recién nacido tendrá posibilidad S de convertirse en adulto en un lapso equivalente al que media entre reproducciones del adulto. Así pues, el cambio en número de adultos (N) es gobernado por

$N(t+1) = R N(t)$, siendo R el coeficiente de cambio (Charnov y Schaffer, 1973). Esta R mide la aptitud (fitness) del clon:

$$R = BS + P \tag{1}$$

En un ambiente denso-independiente y constante (que suponemos por ahora), la biohistoria favorecida por la selección natural será aquella cuya combinación de componentes (definidos por la ec. 1) la dota de máximo R .

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

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

Las probabilidades de supervivencia del adulto (P), y de su prole (S), se desglosan en dos factores cada una, según los riesgos de mortalidad sean evitables o inevitables. Esta distinción, debida a León (1983; 1988), permite escribir cualquier supervivencia a riesgos evitables como función de la intensidad de éstos (m_o para juveniles, m_a para adultos) y de la respectiva energía invertida en defensa (σ para el adulto, e para el juvenil). Por el contrario, los agentes de mortalidad inevitables no pueden ser combatidos, no cabe inversión en defensa, y sólo cuentan las intensidades μ_o para juveniles y μ_a para el adulto. Así pues, tendremos: $S = s(e; m_o)\phi(\mu_o)$ para los juveniles y $P = p(\sigma; m_a, E)\pi(\mu_a)$ para los adultos, siendo las derivadas (recuérdese $\varepsilon + \sigma = 1$):

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

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

y

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

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

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

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

Las condiciones de segundo orden requeridas para el máximo son:

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

DOS MÉTODOS

(1) Optimización conjunta y costo no-lineal de la reproducción. La tradición en teoría de biohistorias ha optimizado las dos variables evolutivas ε y e como si fueran independientes (ver Roff, 1992; Stearns 1992). Pero basta ver las condiciones de primer orden recién presentadas (ecs. 2 y 3) para negar la validez de esto. Cada ecuación de estas define el óptimo de una variable como función de la otra, $\hat{\varepsilon}(e)$ y $\hat{e}(\varepsilon)$. Tendremos así dos curvas en el plano e - ε , correspondientes a dos pliegues alzados de la función R , que se cruzarán en el máximo común $R(e, \varepsilon)$ (si sólo uno existe). Se obtienen las derivadas de esas dos curvas mediante derivación implícita de (2) y (3), resultando:

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

Las dos derivadas segundas que están en los denominadores son, por suposición adoptada antes, negativas. Así, los signos de ambas derivadas dependerán de la derivada mixta del numerador evaluada a lo largo de $\hat{\varepsilon}(e)$ o de $\hat{e}(\varepsilon)$ respectivamente.

Ahora bien, la evaluación de estas derivadas requiere definir cuál restricción limita el reparto de la energía total E entre los diversos componentes de la aptitud R . Sin esta restricción, la selección natural favorecerá siempre a la biohistoria que alcance una R inmensa, ya que aumentar cualquier componente no exigiría ceder en el monto de los otros. Pero las limitaciones que se han usado distribuyen E entre $F (=BS)$ y $P (\varepsilon + \sigma = 1)$ sin fijarse en el reparto interno entre B y S , o bien dan por constante ε y distribuyen la energía reproductiva $E\varepsilon$ entre los B hijos, $B = (E\varepsilon/e)$, aceptándose que la supervivencia de cada hijo será función creciente de su tamaño energético e (Smith y Fretwell 1974). Aquí se pueden optimizar independientemente las dos variables energéticas ε y e .

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

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

Ahora bien, la determinación de los números B no es simplemente lineal. Hay procesos no-lineales involucrados en esto, costos requeridos antes de que la producción de los hijos y su aprovisionamiento ocurran. He aquí unos ejemplos. Sakai y Sakai (1995) señalaron que la

construcción de flores se requiere para atraer polinizadores, pero esta inversión genera rendimientos decrecientes. Ya Reekie y Bazzaz (1987) habían insistido en que la reproducción en plantas necesita, además de flores y frutos, estructuras ancilares y de soporte. El campo todo de la selección sexual (Ryan, 1997) ilustra la inversión energética en reproducción previa a ésta pero no asignada a cada hijo. Y más allá de estructuras y conductas sexuales, hay (aún en asexuales) requerimientos previos y/o concomitantes a la producción misma de progenie pero no involucrados en la dotación de cada descendiente (Calow, 1979).

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

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

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

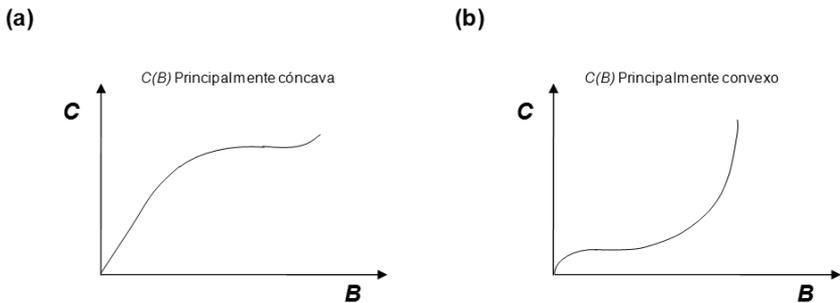


Figura 1. Dos ejemplos de funciones sigmoideas $C(B)$.

La adopción de esta forma para la función requisito $C(B)$ es sugerida por la microeconomía. Las primeras unidades producidas suelen requerir

costos especiales, capitalizados luego al añadir más fácilmente otras unidades. Eventualmente, sobrevienen otra vez dificultades marginales crecientes. Estas razones condujeron a Taylor *y col.* (1974), León (1976) y Schaffer y Rozenzweig (1977) a considerar curvas sigmoides (convexas-cóncavas) para representar la fecundidad efectiva (nuestra $B.S$) como función del esfuerzo reproductivo. Sikes (1998) ha medido los costos de lactancia en ratones en función del tamaño de camada, encontrando una sigmoide reversa.

Es ya tiempo de ver cuáles novedades introduce una restricción de costos energéticos en la optimización conjunta. Nótese ante todo que en las condiciones de primer orden para el máximo de R , ecuaciones 2 y 3, se modifican sólo las derivadas parciales de B , que se obtienen al derivar ambos lados de (6) respecto a ε ó e :

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

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

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

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

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

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

indica ya una clara diferencia introducida por el costo $C(B)$.

Vemos que la condición clásica exige la igualdad de la derivada de la curva $S(e)$ con la pendiente (S/e) de una recta que salga del origen de coordenadas y toque tangencialmente a la curva $S(e)$: ($\partial S / \partial e = S/e$) (ver Figura 4). En cambio, al incluir $C(B)$ la condición queda así: ($\partial S / \partial e = S / (e + \partial C / \partial B)$). La pendiente será ahora más pequeña (pues tiene en el denominador e

más otro término) y como $S(e)$ sube con derivada (rendimiento) decreciente ($\partial^2 S/\partial e^2 < 0$), esa menor pendiente se alcanzará más lejos, a un tamaño e_{opt} mayor que el clásico.

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

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

la cual se transforma en,

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

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

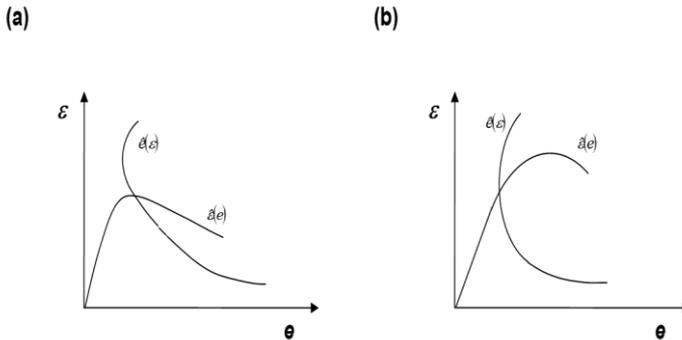


Figura 2. Dos pares de curvas $\hat{\varepsilon}(e)$ y $\hat{e}(\varepsilon)$ de valores óptimos condicionales de una de las variables energéticas como función de la otra, para las dos funciones $C(B)$ no-lineales mostradas en la Figura 1.

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

(1.1) Estática comparativa (perturbación de parámetros). Este método, extraído de la microeconomía (Henderson y Quandt, 1971), fue incorporado a la teoría de biohistorias por Michod en 1979. Ha sido usado repetidamente por León (1988), Hernández y León (1995, 2000) y León y De Nóbrega (2000). Consiste en perturbar las constantes que caracterizan el ambiente para el cual se calculó un óptimo, e indagar así como se mueve ese óptimo, es decir, cómo reacciona ante modificaciones ambientales.

En nuestro caso los parámetros son la energía E disponible por adulto y las mortalidades evitables (m) o inevitables (μ) que inciden sobre adultos (m_a y μ_a) o juveniles (m_o y μ_o). Sea q uno cualquiera de estos parámetros. Entonces, por derivación implícita de las condiciones (2) y (3), que dan el máximo de R , obtenemos los efectos sobre $\hat{\varepsilon}$ y \hat{e} de cambios infinitesimales en ese parámetro q :

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

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

donde,

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

La derivación de estas ecuaciones puede verse en detalle en León y De Nóbrega (2000). Δ_1 y Δ_2 son ambas negativas. Las dos están relacionadas a la condición de segundo grado para máximo (ecuación 4). Al ser negativas, hacen que los signos de las derivadas en (10) dependan de los numeradores respectivos.

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

(a) Efectos de aumentar cualquier mortalidad inevitable o la evitable que daña al adulto:

Al perturbar q : μ_o , μ_a ó m_a tendremos que ($\partial^2 R / \partial e \partial q = 0$). Así, según (11), el efecto indirecto ($d\hat{\rho}/dq$) $_\varepsilon$ en (10a) se anula y sólo quedan efectos directos sobre $\hat{\varepsilon}$. En cambio, por la misma razón, sobre $\hat{\rho}$ hay nada más efectos indirectos vía cambios en ε . Tendremos que si son inevitables, el aumento de μ_o favorece una reducción de $\hat{\varepsilon}$, pero el aumento de μ_a , un aumento concomitante de $\hat{\varepsilon}$:

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

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

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

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

Ya dijimos que los efectos de μ_o , μ_a o m_a sobre \hat{e} sólo pueden ser indirectos, a través del cambio en $\hat{\mathcal{E}}$ ya discutido. En los modelos sin $C(B)$ o con $C(B)$ lineal, la incidencia de ese cambio en $\hat{\mathcal{E}}$ sobre \hat{e} no existe, porque el vínculo $(\partial^2 R/\partial \varepsilon \partial q)=0$. Si esa derivada es negativa (porque $C(B)$ es principalmente cóncava) entonces \hat{e} óptima cambia opuesta a $\hat{\mathcal{E}}$ óptima. Al hacerlo así, refuerza un incremento de B óptima (recordar que la camada B aumenta con ε pero disminuye con e). Por supuesto, si $C(B)$ es principalmente convexa, o sea si $(\partial^2 R/\partial \varepsilon \partial e)>0$, entonces $\hat{\mathcal{E}}$ y \hat{e} coinciden en dirección, y sus efectos sobre la fecundidad B_{op} se amortiguarán recíprocamente.

(b) Efectos de aumentar la mortalidad evitable del descendiente (m_o):

Al incrementar m_o , ambos efectos directos (sobre ε y e) existen. Y también son posibles los indirectos, siempre y cuando el vínculo $(\partial^2 R/\partial \varepsilon \partial e)$ sea distinto de cero. Si fuera nulo, al ser $C(B)$ nula o lineal, quedan solo los efectos directos en los numeradores de (10), dando:

$$\left(\frac{\partial^2 R}{\partial \varepsilon \partial m_o} < 0 \right) \rightarrow \left(\frac{d\hat{\mathcal{E}}}{dm_o} < 0 \right) \quad \text{y} \quad \left(\frac{\partial^2 R}{\partial e \partial m_o} > 0 \right) \rightarrow \left(\frac{d\hat{e}}{dm_o} > 0 \right)$$

El aumento de mortalidad ‘infantil’ evitable (m_o) milita en pro de reducir la inversión en reproducción ε (dedicar más a la defensa adulta σ) pero a la vez aumentar la defensa de cada descendiente, vía su dotación energética e . Menor número de hijos pero mayor calidad de cada uno.

Si $C(B)$ fuera principalmente cóncava, la mixta $(\partial^2 R/\partial \varepsilon \partial e)$ sería negativa, provocando así efectos indirectos del mismo signo que los directos y reforzando éstos. Si $C(B)$ fuera convexa, los efectos directos serían mitigados.

(c) Aumentos de la energía total (E) disponible al adulto:

Empezamos con el caso simple $B=E\varepsilon/e$ y el costo $C(B)$ nulo. Las dos derivadas mixtas $(\partial^2 R/\partial \varepsilon \partial e)$ y $(\partial^2 R/\partial E \partial e)$ son nulas en el óptimo. Entonces los dos términos de la ecuación (10b) valdrán cero para que $q=E$. Perturbar E no hace cambiar \hat{e} : $(d\hat{e}/dE)=0$. En cambio $(d\hat{\mathcal{E}}/dE)$ sí tiene efecto directo (aunque no indirecto), el cual será:

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

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

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

El efecto indirecto sobre $\hat{\varepsilon}$ (ahora posible) es positivo, cualquiera que sea el signo de su interacción con e .

Siempre que expandir E favorezca directamente aumentar ε (es decir, $\partial^2 R/\partial E \partial \varepsilon > 0$), esto será acompañado por una indirecta reducción o aumento de e , según $C(B)$ sea principalmente cóncava o convexa. En este caso, los cambios indirectos refuerzan los efectos directos inducidos por E sobre ε y e .

Siempre que ampliar E favorezca reducir ε , los efectos directo e indirecto sobre $\hat{\varepsilon}$ se oponen el uno al otro. Por ejemplo, supongamos $C(B)$ principalmente convexa. Entonces e será afectado directa y positivamente por E , pero indirecta y negativamente por una reducción de ε .

(1.2) Ejemplos. Los efectos sinérgicos considerados aquí permiten explorar expectativas teóricas simultáneas sobre varios componentes de las biohistorias, sin acogerse a las visiones abarcales pero simplistas del tipo estrategias r vs estrategias k . Conviene entonces usar las previsiones antes presentadas para intentar explicaciones de cambios simultáneos

observados en algunos sistemas. Ofrecemos sólo dos ejemplos, y remitimos a León y De Nóbrega (2000) para considerar otros casos.

Mortalidades inevitables y costo por viviparidad. Reznick y sus colaboradores (ver Reznick, 1992) emprendieron en los años ochenta una serie de estudios de los efectos de la depredación sobre los guppies (*Poecilia*) de Trinidad Tobago y Venezuela. En lo esencial identificaron dos clases de arroyos donde los depredadores incidían, en unos sobre los adultos (*A*) y en otros, sobre los juveniles (*J*). El esfuerzo reproductivo ε resultó mayor en los guppies de tipo *A*, mientras que el tamaño de hijos e fue mayor en los de tipo *J*. Un experimento de campo en que permutaron depredadores, generó en 11 años (30-60 generaciones) modificaciones en ε y e cónsonos con los resultados en las poblaciones naturales (Reznick y col., 1990).

Aunque se consideraron estos resultados como acordes a la teoría, esto no es cierto. Las respectivas mortalidades inevitables sobre adultos o juveniles explicarían las diferencias en esfuerzo reproductivo, pero no los cambios en tamaño de hijo, si se usan los modelos clásicos. Hace falta postular un efecto interactivo debido a un costo $C(B)$ principalmente cóncavo. Esto es plausible, ya que los guppies son vivíparos y entonces, los costos requeridos para producir los primeros miembros de la camada deben ser mayores que los de las adiciones.

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

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

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

Así pues, al aumentar E (bajar la altura) se reduce el esfuerzo $\hat{\varepsilon}$. Como el hábitat cerrado de comunidades clímax deja poca posibilidad de reclutamiento, la mortalidad de semillas y plántulas es inevitable y alta. Esto favorece disminuir $\hat{\varepsilon}$ al crecer E . Por otra parte, lo dicho sobre estructuras reproductivas sugiere un costo requerido $C(B)$ predominantemente cóncavo. Esto indica una interacción negativa entre ε y e , y por consiguiente una compensación de efectos directos e indirectos sobre \hat{e} , que debe dar lugar a pocos cambios selectivos en el tamaño \hat{e} al alterar E . Ya dijimos que eso se observó.

(2) Denso-dependencia (y frec-dependencia) en la supervivencia juvenil. El modelo considerado hasta ahora era básicamente denso-independiente. Pero, ¿cuál puede ser la incidencia sobre nuestros resultados de factores de mortalidad cuya intensidad dependa de la abundancia de individuos presentes y de las frecuencias de los tipos de individuos?

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

Como decíamos, el modelo básico es el mismo de la ecuación (1), con $B = \varepsilon E / e$, pero con la novedad de que la supervivencia “infantil-juvenil” S es como proponen Torres-Altruiz (2002): $S = (e; N_t, n_t)$. Y ésta la separamos de modo multiplicativo: $S = S_{di}(e) S_{dd}(e, N_t, n_t)$, siendo N_t el número de adultos del año t , n_t el número de hijos recién nacidos ese año ($n_t = BN_t$) y las S funciones definidas así: $S_{di}(e)$, función denso-independiente del tamaño (e) del hijo, cóncava creciente a partir del mínimo tamaño θ requerido para sobrevivir; y la denso-dependiente $S_{dd} = S_{dd}^1(N_t) S_{dd}^2(e, n_t)$, donde $S_{dd}^1(N_t)$ decrece con N_t y $S_{dd}^2(e, n_t)$ crece con e y declina con n_t . (Figuras 3 y 4). La función $S_{dd}^1(N_t)$ expresa la competencia que los hijos (semillas, huevos, recién nacidos) padecen proveniente de los adultos, que les impone mortalidad inevitable, por la asimetría de la tensión competitiva. La función $S_{dd}^2(e, n_t)$, en cambio, expresa la competencia entre los vástagos mismos, que genera mortalidad evitable ya que puede ser reducida por la inversión en defensa, en este caso el tamaño e del crío, que determina la habilidad competitiva. Las formas de estas funciones pueden observarse en las Figuras 3a y 3b, que exhiben respectivamente las dependencias de los productos $S_{di}(e) S_{dd}^1(N_t)$ y $S_{di}(e) S_{dd}^2(e, n_t)$ respecto a sus variables (Torres-Altruiz, 2002).

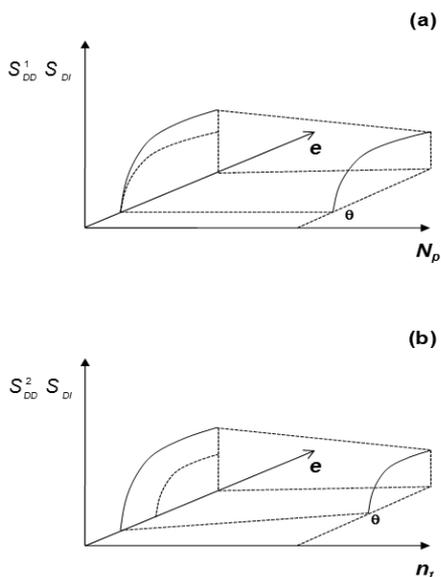


Figura 3. Factores que disminuyen la supervivencia juvenil. (a) El incremento de la mortalidad inevitable debido a la presencia de adultos perennes ocupando sitios potenciales de establecimiento disminuye S_{dd} . (b) El aumento en la competencia debido al incremento del número de crías competidoras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

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

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

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

(2.1) Selección Denso-Independiente (DI). Ya tratamos ese tema, que se reduce al modelo SF (Smith y Fretwell, 1974). Lo reiteramos aquí para poder comparar. Al maximizar, con ε constante, $R_{DI}(e) = \frac{E\varepsilon}{e} S_{DI}(e)$ se obtiene:

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

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

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

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

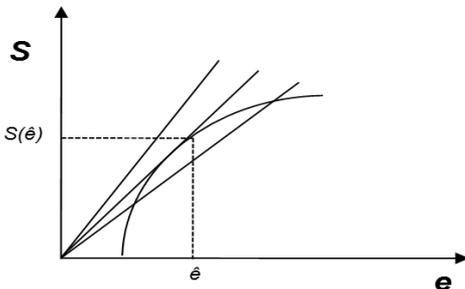


Figura 4. Tamaño óptimo de huevo (o crío) en condiciones denso-independientes.

(2.2) Selección dependiente de la densidad y las frecuencias. *Caso Anuales.* Supongamos que, por optimización independiente, la selección ha establecido una biohistoria anual, en la cual el esfuerzo $\hat{\varepsilon} = 1$, es decir, toda la energía se emplea en reproducción y ninguna ($\sigma = 0$) se reserva para mantener vivo al adulto. Entonces los adultos desaparecen después de la reproducción, y sólo quedan “infantes” en cantidad $n_t = N_t B$, que van a competir entre ellos por llegar al próximo episodio reproductivo. Así, estará ausente el factor $S_{DD}^1(N_t)$ y sólo cuenta la supervivencia de los críos $S_{DD}^2(e, n_t)$. La supervivencia adulta P cae a cero, $P(\varepsilon = 1) = 0$ y la función aptitud se reduce a:

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

Preguntamos cuál tamaño e_A es óptimo. La habilidad competitiva depende del tamaño e . La competencia entre infantes requiere que se encuentren, y la probabilidad de encuentro es proporcional a las frecuencias relativas f_e de los tipos de “infante” caracterizados, cada uno por su tamaño. Digamos $f_e = n_e/n$. Entonces, estaremos ante un juego evolutivo con selección dependiente de las frecuencias (frec-dependiente). Como hay un continuum de estrategias cada una con su valor de e , se procede del modo siguiente (Maynard Smith, 1982; Vincent y Brown, 2005). Supongamos establecida ($f_e = 1$) en la población estacionaria ($R = 1$)

una cierta estrategia incógnita cuyos infantes tienen tamaño e^* . Si fuera una estrategia evolutivamente estable (EEE) no podría ser invadida por cualquier mutante que exhiba otra estrategia e . Entonces la biohistoria con e^* ha de tener máxima aptitud $R(e^*) = R^*$, que a la vez será $R^* = 1$. O sea, cualquier mutante tendría $R < 1$.

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

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

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

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

Ahora bien, el paréntesis del primer término contiene la expresión que, igualada a cero, determina el óptimo \hat{e} de una biología denso-independiente. Pero esa expresión, aquí, resulta negativa:

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

De manera que cuando $(\partial R_{DD}^A/\partial e)$ llega a su cero, es decir, cuando se hace horizontal la tangente a R_{DD}^A (porque esta función ha llegado a su máximo en el tamaño e_A^*) ya la derivada $(\partial R_{DI}/\partial e)$ dejó atrás su respectivo cero, para el tamaño \hat{e} y se volvió negativa. Es decir, la tangente a R_{DI} dejó de ser horizontal y se inclinó, se fue de bruces. Obviamente, entonces \hat{e} queda atrás de e^* : $\hat{e} < e_A^*$. El tamaño e_A^* de los críos inducido por la competencia entre ellos (SN denso y frec-dependiente) es mayor que el favorecido por selección denso-independiente (Figura 5).

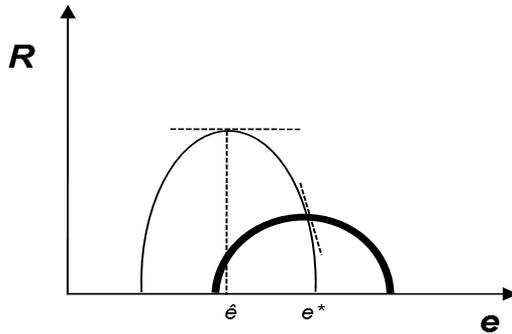


Figura 5. Función fitness. La curva gruesa corresponde al fitness DD y la delgada al fitness DI. El punto donde se alcanza e^* , corresponde también al valor $R^*=1$.

Caso perennes. Si consideramos organismos perennes, los descendientes en cada generación tendrán que competir no sólo entre ellos (usando su tamaño e como defensa ante la mortalidad evitable) sino también contra los adultos que los produjeron y que han sobrevivido con cierta probabilidad P . Contra éstos la competencia es asimétrica, la mortalidad es inevitable. El modelo pertinente es:

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

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

Siguiendo los mismos pasos que dimos para los anuales obtenemos,

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

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

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

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

Un modelo particular de perennes. Conviene adoptar funciones particulares para los componentes de la biohistoria explorada aquí. Usaremos las siguientes funciones (consideradas en Torres-Alruiz, 2002) que poseen las propiedades requeridas:

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

donde,

$$B = \frac{E\varepsilon}{e}$$

$$S_{DI} = 1 - \exp[-c(e-\theta)]$$

$$S_{DD}^1 = \exp(-\beta N_t)$$

$$S_{DD}^2 = \exp[-\alpha(e)(n_t)]$$

siendo $\alpha(e) = a - be$.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

COMENTARIOS FINALES

La motivación principal para el desarrollo de estos modelos en el trabajo de Torres-Alruiz (2002) provino de los amplios y detallados estudios de Richard Primack sobre la biología reproductiva de *Plantago*, hierba abundante y de amplia distribución y riqueza (más de 200 especies), con especies tanto anuales como perennes. Un resultado consistente es que la mayoría de las semillas de anuales son más grandes que las de perennes (Primack, 1978; 1979; Primack y Antonovics, 1982). Pero esto es contrario a lo sostenido por la tradición estrategias r vs k . Razonamos, pues, que la competencia entre semillas podía producir estos resultados. Tal competencia es una fuente de lo que León (1983; 1988) ha llamado mortalidad evitable denso-dependiente. Es evitable en este caso porque un mayor tamaño de las semillas les sirve de defensa. Y en el caso de las plantas anuales esta competencia es más intensa porque los adultos mueren después de reproducirse y dejan a sus semillas enfrentarse solas.

En cambio las plantas adultas perennes permanecen y ocupan sitios que ya no estarán abiertos a las semillas competidoras.

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

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

Tales conceptos y técnicas, al comienzo usados más que todo para entender la evolución del comportamiento animal (ver libro de Houston y McNamara, 1999), se han ido aplicando a diversos asuntos en ecología evolutiva. Y en las últimas décadas, se han generalizado mediante la inclusión de otros conceptos de estabilidad además de la EEE (Apaloo y col., 2009) y la entronización de dos importantes enfoques de la dinámica evolutiva y sus resultados: (1) la llamada dinámica adaptativa (Geritz y col., 1997, y muchos artículos de estos autores; libro: Dercole y Rinaldi, 2008), (2) la introducción por Vincent y Brown (1984) de la función generativa del fitness, G , que admite muchos usos, sistematizados en su reciente libro (2005).

No deja de ser inesperado que en tan copiosa producción sobre estrategias, juegos y dinámicas darwinianas, la atención dada a los tópicos de la teoría de biohistorias es relativamente escasa. Están los trabajos de Geritz en notorio lugar (Geritz, 1995; 1998; Geritz y col., 1999) así como el de Rees y Westoby (1997), ya comentado en la introducción, todos ellos dedicados al asunto del tamaño “evolutivamente estable” (EE) de la semilla, bien sean “intervalos de tamaños EE” (Geritz, 1995), o “tamaño medio EE” en una o varias especies en coevolución competitiva (Rees y Westoby, 1997). Siempre se considera, en estos tratamientos, competencia asimétrica entre semillas (o plántulas), como mecanismo decisivo que

introduce la dependencia de la frecuencia a la aptitud, y así la necesidad del enfoque de juegos evolutivos.

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

Otros casos en que se han usado enfoques de juegos evolutivos para las biohistorias, sin pretender ser exhaustivos, son: (1) el estudio de juegos cíclicos entre morfos de lagartijos (*Uta stansburiana*) debido a Sinervo *y col.* (2000), (2) el desarrollo matemático de versiones frec-dependientes de los fitness-sets de Levins, propuesto por de Mazancourt y Dieckmann (2004), que alude frecuentemente a las biohistorias pero sólo presenta ejemplos de otras estrategias adaptativas, (3) el artículo de Rael *y col.* (2009), en el que se representa la biohistoria del escarabajito de la harina *Tribolium castaneum* con una matriz de Leslie de tres etapas, se usa el enfoque de funciones G , pero se centra la atención en los polimorfismos genéticos de estas poblaciones.

Nuestro tratamiento del tema del tamaño de semilla EE no se reduce a eso. Es parte del asunto de la evolución conjunta con las estrategias de supervivencia del adulto (anual vs perenne). Pero al usar los conceptos de mortalidad DD evitable o inevitable, abrimos la puerta a otras posibilidades de usar la teoría de juegos evolutivos. Aún en el caso de las semillas, no sólo la competencia asimétrica genera frec-dependencia, también el ataque por depredadores o parásitos puede ser sensible al tamaño de la semilla. Y también para huevos y larvas. Así mismo, la mortalidad inevitable denso-dependiente no tiene por qué deberse a la acción de los adultos. Es pertinente en la aplicación recién discutida y quizás en casos de canibalismo intra-específico. Pero podría ser generada

por otros mecanismos (por ejemplo, patógenos o depredadores) que actúen dependiendo de la densidad n_t de los propios críos. Por el contrario, son concebibles casos en que la mortalidad evitable incida sobre los adultos y dependa de la densidad de éstos. Hay entonces una gama de posibles enfoques de problemas en biohistorias en los cuales cabe usar la teoría de juegos y la búsqueda de EEE's. Por otra parte, el método de perturbación de parámetros o estática comparativa que aplicamos en la primera parte de este trabajo podría extenderse a estos modelos de biohistorias con selección frec-dependiente. Ya juntamos todo esto en estudios de biohistorias con denso-dependencia sin estructura etaria (De Nóbrega, 1999), con estructura etaria (Hernández y León, 1995) o estructura de etapas (Hernández y León, 2000) y mortalidad evitable denso-dependiente. Pero no usamos la teoría de juegos evolutivos. Eso está pendiente.

LITERATURA CITADA

- Apaloo, J. Brown J.S. y T.L. Vincent. 2009. Evolutionary game theory: ESS, convergence stability and NIS. *Evol. Ecol. Res.* 11: 489-689.
- Calow, P. 1979. The cost of reproduction – a physiological approach. *Biol. Rev.* 54: 23-40.
- Cole, L. 1954. The population consequences of life history phenomena. *Quart. Rev. Biol.* 29:103-137.
- de Mazancourt, C. y U. Dieckmann. 2004. Trade-off geometries and frequency-dependent selection. *Am. Nat.* 164: 765-778.
- De Nóbrega, R. J. 1983. El tamaño de camada como estrategia adaptativa. Trabajo especial de Grado. Facultad de Ciencias. Universidad Central de Venezuela. 99 pp.
- De Nóbrega, R. J. 1999. Modelos de evolución conjunta del esfuerzo reproductivo total y por propágulos. Trabajo de Ascenso a Profesor Agregado. Facultad de Ciencias. Universidad Central de Venezuela. 80 págs.
- De Nóbrega, R. J. y J.A. León. 2000. Efectos del costo en supervivencia de la reproducción sobre el tamaño adaptativo de la semilla. *Ecotrópicos* 13: 61-66.
- Dercole F. y S. Rinaldi s. 2008. *Analysis of evolutionary processes: the adaptive dynamics approach and its applications*. Princeton University Press, Princeton.
- Charlesworth, B. 1994. *Selection in Age-Structured Population*, 2nd Edition. Cambridge University Press, Cambridge.
- Charlesworth, B. y J.A. León. 1976. The relation of effort reproductive to age. *Am. Nat.* 110: 449-459.
- Charnov, E. L. y W. M. Schaffer. 1973. Life history consequences of natural selection: Cole's result revisited. *Am. Nat.* 107: 781-793.
- Fisher, R.A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press, Oxford.
- Fleming, I. y M. Gross. 1990. Latitudinal clines: a trade-off between egg number and size in Pacific salmon. *Ecology* 71:1-11.
- Gadgil, M. y W.H. Bossert. 1970. Life history consequences of natural selection. *Am. Nat.* 102: 52-64.
- Geritz, S.A.H. 1995. Evolutionary stable seed polymorphism and small-scale spatial variation in seedling density. *Am. Nat.* 146:685-707.

- Geritz, S.A.H. 1998. Co-evolution of seed size and seed predation. *Evolutionary Ecology* 12: 891-911.
- Geritz, S.A.H., Metz J.A.J., Kisdi E. y G. Mesz ena. 1997. Dynamics of adaptation and evolutionary branching. *Phys. Rev. Lett.* 78: 2024-2027.
- Geritz, S.A.H., van der Meijden E. y J.A.J. Metz. 1999. Evolutionary dynamics of seed size and seedling competitive ability. *Theor. Pop. Biol.* 55:324-343.
- Henderson, J.M. y R.E. Quandt. 1971. *Microeconomic Theory: a Mathematical Approach*, 2nd edition, McGraw-Hill, New York.
- Hern andez, M.J. y J.A. Le n. 1995. Evolutionary perturbations of optimal life histories. *Evolutionary Ecology* 9:478-494.
- Hern andez, M.J. y J.A. Le n. 2000. Adaptatives strategies in size structured populations: optimal patterns and perturbation analysis. *Evol. Ecol. Res.* 2: 565-582.
- Houston A.I. y J.M. McNamara. 1999. *Models of adaptive behavior. An approach based on state*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jarvinen, A. 1986. Clutch size of passerines in harsh environments. *Oikos* 46: 365-371.
- Kawano, S. y J. Masuda 1980. The productive and reproductive biology of flowering plants. VII. Resource allocation and reproductive capacity in wild populations of *Heloniopsis orientalis*. *Oecologia* (Berl) 45: 307-317.
- Lack, D. 1947. The significance of clutch size I,II. *Ibis* 89:302-352.
- Le n, J.A. 1976. Life histories as adaptative strategies. *J. Theor. Biol.* 107: 169-172.
- Le n, J. A. 1983. Compensatory strategies of energy investment in uncertain environments. En: *Population Biology* (H.I. Freedman, Ed.). Lectures Notes in Biomathematics. Vol. 52. 1985-1990. Springer-Verlag, Berlin.
- Le n, J. A. 1988. Avoidable mortality in life history theory. En: *Mathematical Ecology* (Hallan, T., G. Gross y S. Levin, Eds.) 85-98. Singapore World Scientific.
- Le n, J. A. y J. R. De N brega. 2000. Comparative Statics of Joint Reproductive Allocation. *J. Theor. Biol.* 205: 563-579.
- Leishman, M.R. 2001. Does the seed size/number trade-off model determine plant community structure? An assessment of the model mechanisms and their generality. *Oikos* 93:294-302.
- Levins, R. 1968. *Evolution in Changing Environments*. Princeton University Press, Princeton.
- Lima, S.L. 1987. Clutch size in birds: a predation perspective. *Ecology* 68: 1062-1070.
- MacArthur, R.H. 1962. Some generalized theorems of natural selection. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 48: 1893-1897.
- MacArthur, R. y E.O. Wilson. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press; Princeton.
- Maynard Smith, J. 1982. *Evolution and Theory of Games*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Michod, R.E. 1979. Evolution of life histories in response to age-specific mortality factor. *Am. Nat.* 113: 531-550.
- Pianka, E.R. 1970. On *r*- and *k*-selection. *Am. Nat.* 104: 592-597.
- Pianka, E.R. 1976. Natural selection of optimal reproductive tactics. *Am. Zool.* 16: 775-784.
- Primack, R. 1978. Regulation of seed yield in *Plantago*. *J. Ecol.* 66: 835-847.
- Primack, R. 1979. Reproductive effort in annual and perennial species of *Plantago* (Plantaginaceae). *Am. Nat.* 114: 51-62.
- Primack, R. y J. Antonovics. 1982. Experimental ecological genetics in *Plantago*. VII. Reproductive effort in populations of *P. lanceolata* L. *Evolution* 36: 742-752.
- Rael, R.C., R.F. Costantino, J.M. Cushing y T.L. Vincent. 2009. Using stage-structured evolutionary game theory to model the experimentally observed evolution of age-genetic polymorphism. *Evol. Ecol. Res.* 11: 141-151.

- Reekie, E.G. y F.A. Bazzaz. 1987. Reproductive effort in plants I. Carbon allocation to reproduction. *Am. Nat.* 129: 876-896.
- Rees, M. y M. Westoby. 1997. Game-theoretical evolution of seed mass in multi-species ecological models. *Oikos* 78:116-126.
- Reznick, D. 1992. Measuring costs of reproduction. *Trends. Ecol. Evol.* 7: 42-45.
- Reznick, D., H. Bryga y J.A. Endler. 1990. Experimentally induced life-history evolution in a natural population. *Nature* 346: 357-359.
- Roff, D.A. 1992. *The Evolution of Life Histories: Theory and Analysis*. Chapman & Hall, Londres.
- Ryan, M.J. 1997. Sexual selection and mate choice. En: *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach* (Krebs, J. R. y N.B. Davies, Eds.) 179-202. Blackwell Scientific Publishers, Oxford.
- Sakai, S. y A. Sakai. 1995. Flower size-dependent variation in seed size: theory and a test. *Am. Nat.* 145: 918-934.
- Schaffer, W.M. 1974. Selection for optimal life histories: the effects of age structure. *Ecology* 55:291-301.
- Schaffer, W.M. y M.L. Rosenzweig. 1977. Selection for optimal life histories. II. Multiple equilibrium and the evolution of alternative reproductive strategies. *Ecology* 58:60-72.
- Sikes, R.S. 1998. Unit pricing: economics and the evolution of litter size. *Evol. Ecol.* 12: 179-190.
- Smith, C.C. y S.D. Fretwell. 1974. The optimal balance between size and number of offspring. *Am. Nat.* 108: 499-506.
- Sinervo, B., E. Svensson y T. Comendant. 2000. Density cycles and an offspring quantity and quality game driven by natural selection. *Nature* 406: 985-988.
- Stearns, S. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford.
- Taylor, H.M., Gourley, R.S., Lawrence, C.E, y R.S. Kaplan. 1974. Natural selection of life history attributes: an analytical approach. *Theor. Pop. Biol.* 5:104-122.
- Torres-Altruiz, M.D. 2002. Evolución conjunta del tamaño de crío y los hábitos anual o perenne. Trabajo especial de Grado. Facultad de Ciencias. Universidad Central de Venezuela. 50 págs.
- Vincent, T.L. y J.S. Brown. 1984. Stability in an evolutionary game. *Theor. Pop. Biol.* 26:408-427.
- Vincent, T.L. y J.S. Brown. 2005. *Evolutionary Game Theory, Natural Selection and Darwinian Dynamics*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Williams, G.C. 1966. *Adaptation and Natural Selection*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Winkler, D. W. y K. Wallin. 1987. Offspring size and number: a life history model linking effort per offspring and total effort. *Am. Nat.* 129: 708-720.
- Zhang, D.Y. 1988. Evolutionary stable reproductive strategies in sexual: IV. Parent-offspring conflict and selection of seed size in perennial plants. *J. Theor. Biol.* 192: 143-153.
- Zhang, D. Y. y X.H. Jiang. 1998. Evolutionary stable reproductive strategies in sexual organisms: II. Dioecy and optimal resource allocation. *Am. Nat.* 147: 1115-1123.