

## LA EVOLUCION CONJUNTA DEL ESFUERZO REPRODUCTIVO Y EL TAMAÑO DEL PROPAGULO

### JOINT EVOLUTION OF REPRODUCTIVE EFFORT AND PROPAGULE SIZE

*José Renato De Nóbrega*

Instituto de Zoología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Apartado  
47058, Caracas 1041-A, Venezuela. E-mail: [rdenobre@strix.ciens.ucv.ve](mailto:rdenobre@strix.ciens.ucv.ve)

#### RESUMEN

Se destaca la importancia de un enfoque integrado en el estudio de la evolución del esfuerzo reproductivo y la inversión por propágulo (tamaño del propágulo). Un modelo integrado simple revela efectos directos e indirectos sobre estas variables evolutivas, inducidos por los factores selectivos siguientes: a) fuentes de mortalidad, clasificadas según la fase que afectan (propágulo o adulto) y su naturaleza (evitable o inevitable), y b) la energía disponible al individuo adulto. Los efectos indirectos emergen cuando la relación entre la fecundidad efectiva y la inversión reproductiva es no lineal. Tal condición es posible postulando que el costo por propágulo y/o su supervivencia dependen del número de propágulos producidos. Los efectos indirectos amplían la gama de factores que afectan el tamaño del propágulo, y no podrían ser detectados mediante el enfoque parcial tradicional.

#### ABSTRACT

The importance of an integrative approach to study the evolution of reproductive effort and per propagule investment (propagule size) is emphasized. A simple integrative model reveals both direct and indirect effects on this evolutionary variables induced by the following selective factors: a) mortality sources, classified according to affected stage (propagule or adult) and to its nature (avoidable or unavoidable), and b) energy availability for the adult individual. Indirect effects emerge when the relationship between effective fecundity and reproductive investment is not linear. Such a condition is possible assuming that per propagule cost and/or its survival depend on propagule number. Indirect effects enlarge the spectrum of factors that affect propagule size, and they could not be detected by the traditional partial approach.

**Palabras Clave:** teoría de historias de vida, esfuerzo reproductivo, tamaño de propágulo, costo reproductivo, mortalidad inevitable, mortalidad evitable

**Keywords:** life history theory, reproductive effort, propagule size, reproductive cost, unavoidable mortality, avoidable mortality

#### INTRODUCCION

Una historia de vida es una representación cuantitativa de los aspectos relevantes del ciclo de vida de un organismo, los cuales se traducen en los rasgos demográficos básicos de una tabla de vida típica. La búsqueda y formalización de patrones fundamentales de historia de vida, y la formulación de explicaciones adaptativas de estos patrones, representan el objetivo fundamental de la Teoría de Historias de Vida ("Life History Theory"). El marco conceptual para el abordaje del análisis de la evolución de historias de vida se elabora a partir de una premisa fundamental: la

existencia de compromisos o trueques entre estos rasgos demográficos, compromisos cuya expresión tiene una base genética (Law, 1979). Dicha premisa representa la base de modelos matemáticos de análisis estratégico, mediante los cuales se exploran aquellas combinaciones de rasgos de la historia de vida selectivamente favorables bajo determinadas condiciones ambientales.

Las restricciones entre rasgos demográficos expresan costos ineludibles asociados al desarrollo mismo de las actividades vitales. Tal es el caso del costo reproductivo, el cual describe el sacrificio en supervivencia y/o en fecundidad futura que

experimenta un organismo adulto, concomitante con el desarrollo de sus actividades reproductivas inmediatas (Bell, 1980). Este costo puede ser producto del conflicto de asignar recursos limitados en diversas actividades que demandan energía, interpretación que manejó Williams (1966) mediante el término esfuerzo reproductivo: la fracción de los recursos totales disponibles a un adulto la cual dedica a la reproducción. Si los adultos reproductores disponen de una cantidad fija de energía para el desarrollo de sus actividades vitales, bien por limitaciones del ambiente o de su capacidad fisiológica en procesar recursos, un incremento del esfuerzo reproductivo sólo puede ocurrir a expensa de la inversión en otras actividades como crecimiento, mantenimiento y reparación de tejido somático. Esto implicaría una disminución en las magnitudes de la probabilidad de supervivencia y tasa de crecimiento del adulto, y posiblemente en su fecundidad potencial futura.

Otra importante restricción se plantea entre la cantidad de descendientes que puede producir un adulto - número de crías, semillas o en general propágulos - y la dotación energética que asigna a cada uno (tamaño energético del propágulo). Dada una cantidad fija de recursos a invertir en reproducción, un incremento en la inversión dirigida a cada propágulo sólo puede ocurrir a expensas de la cantidad a producir de éstos y viceversa. Un inevitable trueque cantidad-tamaño de propágulos se presenta.

Con base en estas dos restricciones descritas, podemos concebir una estrategia reproductiva como un conflicto de inversión de recursos limitados al menos en dos niveles de decisión, con costos inherentes a cada nivel. Un primer nivel referente al problema de cuánto invertir en la reproducción, es decir, establecer el nivel de esfuerzo reproductivo óptimo, considerando el costo en supervivencia adulta y/o fecundidad futura que conlleva tal decisión. Un segundo nivel concerniente al problema de cuanto asignar a cada propágulo - cuál es la dotación o tamaño energético óptimo del propágulo - considerando el trueque inherente entre cantidad y dotación. El tratamiento que prevaleció por mucho tiempo en la Teoría de Historias de Vida fue el abordar por separado la problemática asociada a estos dos

niveles. Por un lado tenemos los clásicos "modelos de esfuerzo reproductivo", dedicados al análisis de las condiciones que caracterizan el esfuerzo reproductivo óptimo bajo el supuesto simplificador, implícito o explícito, de un esfuerzo por propágulo constante (Gadgil y Bossert, 1970; Shaffer, 1974a, 1974b; Charlesworth y León, 1976; León, 1976). Por otro lado, tenemos los modelos abocados exclusivamente al análisis de la solución óptima del conflicto cantidad-tamaño de propágulos, los cuales suponen un esfuerzo reproductivo fijo (Smith y Fretwell, 1974) o a lo sumo variable pero sin costos inherentes en los rasgos vitales del adulto reproductor (Parker y Begon, 1986).

La necesidad de modelos que permitiesen una visión integral de los dos niveles de decisión mencionados fue resaltada por León (1984, 1990), quien señaló que dicho enfoque permitiría explorar la manifestación de *efectos indirectos* de los factores selectivos sobre las variables energéticas, esfuerzo reproductivo y esfuerzo por propágulo, como resultado de la posible interdependencia entre sus procesos de optimización.

Sin embargo, tanto el primer modelo integrado (desarrollado por Winkler y Wallin, 1987) así como intentos posteriores (debidos a Zhang, 1998 y Zhang y Jiang, 1998) señalaron que la dependencia entre estas variables no era recíproca. Dichos modelos concluían que si bien la optimización del esfuerzo reproductivo estaba acoplada a la del tamaño del propágulo, la optimización de esta última variable no dependía de la primera. Tal resultado respaldaba el modelo pionero del conflicto número-tamaño de propágulos (obra de Smith y Fretwell, 1974) en cuanto a buscar la dotación óptima por propágulo independientemente del nivel de esfuerzo reproductivo, y justificaba plenamente el enfoque tradicional de abordar por separado la evolución de estas variables (Zhang, 1998).

No obstante, modelos parciales número-tamaño posteriores al tratamiento integrado de Winckler y Wallin - y curiosamente no considerados por Zhiang y compañía - revelaron que la dotación de los propágulos podía ser sensible a incrementos en la magnitud de la inversión reproductiva bajo condiciones biológicamente plausibles (Parker y Begon, 1986; Venable, 1989; Sakai, 1995; Sakai y

Sakai, 1995). De acuerdo a esto, era necesario reintentar un nuevo abordaje integrado que incorporase estas condiciones y explorar así sus consecuencias en cuanto a la posible emergencia de efectos indirectos en la evolución conjunta del esfuerzo reproductivo y el tamaño del propágulo. Se intenta exponer aquí una síntesis de los aspectos más relevantes de tal abordaje, desarrollados en forma plena en León y De Nóbrega (2000), y De Nóbrega y León (2000).

Se iniciará esta exposición con una descripción detallada de la historia de vida básica a considerar y de los supuestos que regirán el análisis estratégico. Se expondrán posteriormente las condiciones que permiten el aspecto clave del análisis: la dependencia o acoplamiento de la evolución del tamaño con la evolución del esfuerzo reproductivo. Culminaremos con la presentación de los resultados más importantes de un enfoque integrado que incorpora estas condiciones, comentando sus implicaciones en la reinterpretación adaptativa de estudios comparados de patrones reproductivos. Los resultados obtenidos, como veremos, respaldan plenamente el enfoque integrado, al permitir observar un fenómeno que no podría detectarse con el enfoque parcial tradicional.

### El Modelo de Historia de Vida Básico

Los modelos de historia de vida contienen tres ingredientes fundamentales: un postulado acerca de la forma funcional que caracteriza la restricción entre los rasgos en estudio, un postulado acerca del tipo de herencia involucrada y un criterio de optimización (Maynard Smith, 1978). La restricción expresa la variabilidad fenotípica posible y heredable, sobre la cual opera la selección natural, mientras que el criterio de optimización se fundamenta en un índice de aptitud darwiniana (expresado como función de los rasgos demográficos) el cual se maximiza sujeto a la restricción postulada. La solución óptima indica aquella combinación de rasgos demográficos, dentro de la restricción postulada, que presenta mayor aptitud darwiniana: la estrategia favorecida por selección natural. Estos modelos pretenden, más que predicciones precisas (que requerirían información genética no disponible) predicciones cualitativas generales acerca de los posibles

cambios en la estrategia selectivamente favorable cuando se modifican parámetros de la función aptitud. Hecha esta aclaratoria describamos el modelo que nos concierne, elaborado a partir de una historia de vida simple descrita originalmente en Charnov y Schaffer (1973).

Consideremos un organismo asexual con un ciclo de vida bifásico: una fase no reproductora (propágulo) y una fase reproductora (adulto). La reproducción de los adultos ocurre en forma sincronizada en episodios discretos igualmente espaciados en el tiempo, en un ambiente físicamente estable y homogéneo. En cada episodio reproductivo todo adulto dispone de una cantidad  $E$  de energía, parte de la cual utiliza en la reproducción y el resto a su propio mantenimiento y supervivencia. El adulto produce  $B$  propágulos, los cuales comienzan a desarrollarse inmediatamente hasta alcanzar la madurez en el episodio siguiente. Los períodos entre reproducciones coinciden así con la duración del período de desarrollo. Los propágulos alcanzan la madurez con probabilidad  $S$ . Así, de los  $B$  propágulos producidos una cantidad  $F=B.S$  representarán nuevos adultos en el episodio siguiente.  $F$  representa la fecundidad efectiva. Cumplido el acto reproductivo, el adulto sobrevive hasta el episodio siguiente con probabilidad  $P$ .

Los rasgos de la historia de vida descrita ( $B$ ,  $S$  y  $P$ ), si bien independientes de la edad del adulto, se consideran funciones al menos de las dos variables evolutivas comentadas:

$\varepsilon$ : el esfuerzo reproductivo, entendido como la fracción de  $E$  que el adulto invierte en actividades reproductivas ( $0 \leq \varepsilon \leq 1$ ).

$e$ : dotación energética absoluta adjudicada a cada propágulo (tamaño del propágulo).

Dichas funciones expresan restricciones entre los rasgos demográficos, y pueden interpretarse como la representación del espectro de fenotipos posibles sobre los cuales opera la selección natural, o bien como el conjunto de estrategias que puede adoptar un genotipo flexible. Veamos los supuestos que regirán estas funciones en el análisis:

1.- La supervivencia del adulto  $P$ : se concibe como el producto de una probabilidad de supervivencia fija  $\pi$ , independiente del esfuerzo reproductivo, y una probabilidad de supervivencia  $p(\varepsilon; E)$  entendida como función decreciente del esfuerzo reproductivo para un valor fijo de recursos disponibles. Esto es:  $P = \pi p(\varepsilon; E)$ .

2.- Supervivencia del propágulo  $S$ : se expresará igualmente como el producto de una probabilidad de supervivencia fija  $\phi$ , independiente de la dotación de propágulo, y una probabilidad de supervivencia  $s(e)$ , función creciente de la dotación energética que recibe de su progenitor. Supondremos que  $s(e)$  manifiesta rendimientos decrecientes: a partir de cierto valor incrementos posteriores en dotación no generan mejoras sustanciales en supervivencia. De acuerdo a esto:  $S = \phi s(e)$ .

Los componentes de supervivencia fijos,  $\phi$  y  $\pi$ , traducen la acción de fuentes de mortalidad de carácter inevitable, esto es, padecidas con igual riesgo por cada fenotipo. Los componentes de supervivencia,  $p(\varepsilon; E)$  y  $s(e)$ , expresan la acción de fuentes de mortalidad de carácter evitable, aquellas cuyo efecto depende del fenotipo sobre el cual inciden: de cuanto asigne a la reproducción, en el caso del adulto, o de la magnitud de la dotación que recibe, en el caso del propágulo. Mayores detalles sobre esta discriminación de las fuentes de mortalidad en inevitables o evitables pueden verse en León (1983, 1988).

3.- La cantidad de propágulos  $B$ . En cada episodio reproductivo el adulto invierte una fracción de la cantidad  $E$  de recursos disponibles en la producción de los  $B$  propágulos, cada uno con el mismo tamaño energético  $e$ . Para un nivel fijo de recursos  $E$ , el total de propágulos  $B$  dependerá positivamente del esfuerzo reproductivo y negativamente de la dotación asignada a cada uno. Esta relación podemos expresarla mediante la siguiente restricción presupuestaria general  $E\varepsilon = G(B, e)$ , donde  $G(B, e)$  denota la función de costo energético de producción de  $B$  propágulos de tamaño equivalente ( $e$ ). La restricción presupuestaria describe a  $B$  como función implícita general de  $\varepsilon$  y  $e$  para un valor fijo de  $E$ .

Hechas estas aclaratorias, pasemos a describir la dinámica demográfica del número de adultos ( $N$ )

de un clon o fenotipo particular (ver Fig. 1). Contabilizando los adultos en cada episodio reproductivo y considerando un periodo entre reproducciones igual a la unidad, dicha dinámica vendrá regida por la ecuación:

$$N(t+1) = (B.S + P). N(t) \quad (1)$$

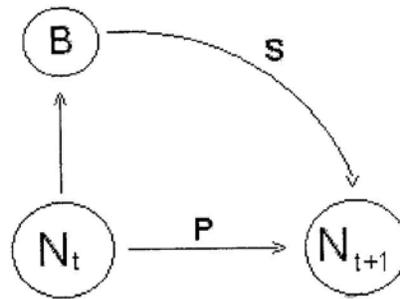
La población crece entonces con un factor de multiplicación interperíodos dado por:

$$\lambda = B.S + P \quad (2)$$

Este factor de multiplicación de la población ( $\lambda$ ), es una función de rasgos demográficos de la historia de vida, y por ende de las variables energéticas evolutivas. Dicho factor puede considerarse como el índice de aptitud o idoneidad darwiniana (fitness). Bajo condiciones de crecimiento poblacional independiente de la densidad, la combinación óptima de valores de esfuerzos energéticos ( $\varepsilon, e$ ) será aquella que expresa rasgos demográficos ( $B, P$  y  $S$ ) tales que otorgan el mayor valor  $\lambda$  a su portador. En términos operacionales esta combinación óptima de esfuerzos energéticos será aquella que satisface los consabidos criterios de primer y segundo orden para un máximo de una función de varias variables.

### Independencia del Tamaño Adaptativo del Propágulo con el Esfuerzo Reproductivo

Para una mejor comprensión de las condiciones que permiten la dependencia del tamaño óptimo del propágulo con el esfuerzo reproductivo, partiremos de una situación o modelo cuyas premisas niegan precisamente esta posibilidad. El análisis se facilita si consideramos una situación simple en la que el tamaño es la única variable evolutiva mientras que el esfuerzo es un parámetro fijo. Dado  $\varepsilon$  fijo, el adulto invierte una cantidad constante de energía  $E\varepsilon$  en la reproducción la cual denotaremos  $ER$ . La constancia de  $\varepsilon$  implica necesariamente que la supervivencia  $P$  del adulto es también constante, y puede ser omitida en la expresión del índice de aptitud. Dicho índice vendrá dado directamente por la fecundidad efectiva, el número de propágulos que alcanza la madurez:  $\lambda = B.S$ .



$$N_t * [B * S + P] = N_{t+1}$$

$N$  es el número de adultos reproductores

**Factor de multiplicación poblacional:**

$$\lambda = B.S + P$$

**Rasgos demográficos:**

**B:** Número de propágulos producidos por adulto

**S:** Supervivencia del propágulo

**P:** Supervivencia del adulto

**Parámetro ambiental:**

**E:** Energía disponible por adulto

**Variables evolutivas:**

$\varepsilon$ : Esfuerzo reproductivo ( $0 < \varepsilon < 1$ )

$e$ : Tamaño de propágulo

**Figura 1.** Esquema del Modelo de Historia de Vida Simple

Veamos el resultado cuando se consideran las dos premisas siguientes:

1.- La supervivencia del propágulo  $S$  depende exclusivamente de la dotación energética ( $e$ ) que recibe del progenitor, y de la intensidad de la mortalidad inevitable:  $S = \phi.s(e)$ .

2.- La dotación de cada propágulo representa el único costo energético de la inversión en reproducción. Dicho de otro modo: no hay costos de inversión adicionales a la dotación. En este caso la restricción presupuestaria adopta la expresión simple:  $ER = B.e$ ; para un valor fijo de inversión reproductiva  $ER$ , la cantidad de

propágulos a producir  $B$  es función explícita de su dotación:  $B = ER / e$ .

Bajo las premisas consideradas, la dotación óptima de cada propágulo será aquella que cumpla con la condición:

$$\frac{e}{s(e)} \cdot \frac{ds(e)}{de} = 1 \quad (3)$$

En el óptimo el incremento porcentual en supervivencia del propágulo ante un incremento unitario porcentual de su dotación es igual a la unidad. El óptimo corresponde al valor que

maximiza el rendimiento en supervivencia por unidad de dotación invertida (el cociente  $S/e$ ). Lo importante a destacar es que tanto el parámetro  $ER$ , la inversión absoluta en reproducción, como el parámetro  $\phi$ , la supervivencia ante fuentes mortalidad inevitable, no están incluidos en la expresión. El óptimo no es afectado directamente por la magnitud de la mortalidad inevitable. El óptimo es insensible a cambios en la magnitud de la inversión reproductiva absoluta y por ende de sus determinantes: la cantidad absoluta de recursos disponibles al progenitor ( $E$ ), y la fracción de este total dedicada a la reproducción ( $\varepsilon$ ). El modelo predice un tamaño de propágulo único, que depende exclusivamente de los parámetros que determinan la forma de la función de supervivencia dependiente del fenotipo,  $s(e)$ . De acuerdo a esto, cualquier aumento en esfuerzo reproductivo será dirigido al incremento en la cantidad de propágulos, manteniendo imperturbable su dotación. Las premisas y resultados descritos representan en esencia el ya comentado modelo de Smith y Fretwell (1974). Un análisis exhaustivo de este modelo puede verse en Lloyd (1987).

### Condiciones para la Dependencia del Tamaño Adaptativo del Propágulo con el Esfuerzo Reproductivo

#### 1.- Supervivencia Dependiente de la Cantidad de Propágulos Hermanos

Veamos las consecuencias de modificar la primera premisa del modelo descrito, al suponer que la supervivencia de propágulo depende no sólo de su dotación y de la intensidad de la mortalidad inevitable, sino también de la cantidad total  $B$  de propágulos hermanos producidos en un evento reproductivo. Mecanismos de interacción competitiva entre propágulos hermanos podrían generar tal situación. Incorporemos esta posibilidad expresando la supervivencia del propágulo como  $S = \phi \cdot s(e) \cdot h(B)$ , donde  $h(B)$  representará el componente de supervivencia dependiente de la cantidad producida. En este caso, y manteniendo la segunda premisa referente a una restricción presupuestaria simple, la condición para la dotación óptima vendrá dada por:

$$\frac{e}{s(e)} \cdot \frac{ds(e)}{de} = 1 + \frac{B}{h(B)} \cdot \frac{dh(B)}{dB} \quad (4)$$

De nuevo el óptimo no es afectado directamente por la mortalidad inevitable. Pero en este caso, a diferencia del anterior, el cambio porcentual del componente de supervivencia dependiente del tamaño,  $s(e)$ , alcanza un valor distinto de la unidad, ante un incremento unitario porcentual en dotación. Esto implica en primer lugar una dotación óptima distinta a la predicha por Smith y Fretwell. Esta diferencia se debe al cambio porcentual que experimenta el nuevo componente de supervivencia  $h(B)$  ante incrementos porcentuales en  $B$ , expresado en el segundo término a la derecha de la igualdad en la condición (4). Se abre así la posibilidad de que el tamaño óptimo pueda depender, por vía indirecta, de la inversión reproductiva  $ER$ , pues ésta determina en parte la cantidad de propágulos a producir. Sin embargo, la dependencia no se asegura de entrada. Se requiere que el componente de supervivencia dependiente de la cantidad de propágulos,  $h(B)$ , experimente cambios porcentuales no constantes ante incrementos unitarios porcentuales en  $B$ . Funciones con tal comportamiento son denominadas funciones no homogéneas en su argumento. En caso contrario, la dotación óptima seguirá permaneciendo insensible a la inversión en reproducción.

Como principio general podemos establecer que el tamaño óptimo podrá ser sensible a la magnitud del esfuerzo reproductivo, a través de mecanismos que provoquen el crecimiento no homogéneo de la supervivencia del propágulo, y por ende de la fecundidad efectiva, con la cantidad misma de propágulos producidos.

#### 2.- Costos Adicionales a la Dotación del Propágulo

Exploremos ahora las consecuencias de modificar la segunda premisa del modelo de Smith y Fretwell, al permitir la existencia de costos adicionales a la dotación del propágulo. Dichos costos hacen referencia a la inversión energética en comportamientos o estructuras que son requisitos previos o concomitantes con la producción de progenie, pero no relacionados directamente con la determinación de su tamaño energético. Este costo adicional será relevante al fenómeno que estudiamos si su magnitud depende de la cantidad de propágulos producidos. Demos cabida a este costo adicional  $C(B)$  en la ecuación presupuestaria expresándola como:

$$ER = B \cdot e + C(B).$$

Manteniendo la primera premisa de supervivencia dependiente exclusivamente de la dotación y de la mortalidad inevitable, la condición que caracteriza al tamaño óptimo será ahora:

$$\frac{e}{s(e)} \cdot \frac{ds(e)}{de} = \frac{e}{\left( e + \frac{dC(B)}{dB} \right)} \quad (5)$$

El óptimo de nuevo es distinto al obtenido por Smith y Fretwell. Podrá depender directamente de  $B$ , y por ende indirectamente del esfuerzo, si el componente de costo adicional es una función no lineal de  $B$ . El tamaño de propágulo puede hacerse sensible al nivel de esfuerzo a través de mecanismos que provoquen un costo de producción por propágulo variable según la cantidad producida.

Culminemos esta sección con un comentario que dé pleno significado a los resultados obtenidos. Las premisas fundamentales del modelo de Smith y Fretwell (costo por propágulo y supervivencia dependientes exclusivamente de la dotación recibida) conducen a una representación lineal de la fecundidad efectiva  $F=B.S$  con el incremento en la inversión reproductiva. ¿Cuán plausible biológicamente es esta representación? León (1976) y Schaffer y Rosenzweig (1977) han argumentado al respecto señalando que la biología hace insostenible los supuestos subyacentes a una fecundidad lineal; curvas con rendimiento no lineal son requeridas para dar cuenta de la gran mayoría de las situaciones biológicas. Schaffer y Rosenzweig (1977) señalan una serie de mecanismos generadores de no linealidades en la fecundidad efectiva, entre los que se encuentran precisamente los ya descritos para explicar la dependencia del tamaño del propágulo con el esfuerzo reproductivo. El resultado de Smith y Fretwell en cuanto a la insensibilidad del tamaño del propágulo con respecto al esfuerzo reproductivo estaría sostenido sobre premisas biológicamente poco probables, o a lo sumo restringido a ocurrir en situaciones muy particulares. El acoplamiento de la evolución del tamaño con la evolución del esfuerzo reproductivo parece ser un fenómeno común.

#### La Emergencia de Efectos Indirectos entre el Tamaño del Propágulo y el Esfuerzo Reproductivo

Consideremos ahora un modelo integrado en el que el esfuerzo reproductivo sea también una

variable sometida a evolución, con efecto sobre la supervivencia adulta y por ende en el índice de aptitud, expandido ahora para dar cuenta de este hecho:  $\lambda=B.S+P$ . Expresando  $S$  y  $P$  en términos de componentes de supervivencia ante factores de mortalidad evitable e inevitable, tal y como fue establecido en el modelo de historia de vida básico, el índice de aptitud vendrá dado por:

$$\lambda = B(\varepsilon, e; E) \cdot \phi \cdot s(e) + \pi \cdot p(\varepsilon; E) \quad (6)$$

Demos cabida al acoplamiento de la evolución del tamaño con el esfuerzo reproductivo, postulando la restricción que incorpora el costo adicional a la dotación de cada propágulo:  $E\varepsilon = B \cdot e + C(B)$ .

Como función de las variables energéticas ( $\varepsilon$  y  $e$ ), el índice  $\lambda$  queda caracterizado por los parámetros  $E$ ,  $\phi$  y  $\pi$ , así como por los parámetros de las funciones  $s(e)$ ,  $p(\varepsilon; E)$ , y  $C(B)$ . Los valores óptimos de esfuerzo y tamaño serán aquellos que cumplan simultáneamente con las dos condiciones de primer orden que caracterizan el máximo de  $\lambda$ , sujeta a la restricción presupuestaria descrita.

La primera condición indica que el valor óptimo de esfuerzo reproductivo, para un tamaño de propágulo dado, es aquel que satisface la igualdad:

$$\frac{E}{e + \left( \frac{dC(B)}{dB} \right)} \cdot \phi \cdot s(e) + \pi \cdot \frac{\hat{c}p(\varepsilon)}{\hat{c}\varepsilon} = 0 \quad (7)$$

Notemos que en la expresión intervienen todos los parámetros de la función aptitud, tanto aquellos que caracterizan al ambiente del adulto como el ambiente del propágulo, así como por la magnitud misma del tamaño del propágulo. El esfuerzo evoluciona acoplado con el tamaño, y es afectado de manera directa por todas las presiones selectivas consideradas.

La segunda condición, que señala el tamaño óptimo para un dado valor de esfuerzo, corresponde a la igualdad (5) ya expuesta. El tamaño depende directamente sólo de los parámetros de las funciones  $s(e)$  y  $C(B)$ . Si  $C$  es no lineal en  $B$ , ocurrirá el acoplamiento de la evolución del tamaño con el esfuerzo. El tamaño no es directamente afectado ni por fuentes de mortalidad inevitable que

aquejen al propágulo, ni por aquellas fuentes de mortalidad que inciden sobre el adulto. De acuerdo a esto, el tamaño de propágulo sería una variable más conservadora que el esfuerzo reproductivo, al quedar sometida al efecto directo de una gama más estrecha de presiones selectivas. Sin embargo, si permitimos el acoplamiento, todos estos factores podrían afectar el tamaño por vía indirecta, a través de su efecto directo sobre el esfuerzo.

En la Tabla 1 se presentan las modificaciones cualitativas que experimentan el esfuerzo y el tamaño óptimos, ante perturbaciones en diferentes

parámetros del modelo. Se supone que  $C$  crece con  $B$  pero con rendimiento creciente, de modo que el acoplamiento del tamaño con el esfuerzo sea específicamente positivo. Destaquemos de dicha tabla lo siguiente:

a) Las tres primeras perturbaciones, referidas a parámetros que no afectan directamente a la dotación, generan cambios indirectos en ésta. Dichos cambios coinciden cualitativamente con los cambios directos que experimenta el esfuerzo, debido al acoplamiento positivo permitido. De estas perturbaciones, las dos primeras corresponden a incrementos en mortalidad inevitable sobre el

**Tabla 1:** Efectos experimentados por el esfuerzo reproductivo ( $\epsilon$ ) y el tamaño de propágulo ( $e$ ) óptimos, ante perturbaciones en diferentes parámetros del modelo integrado (mortalidad y nivel de energía disponible). El sentido de las flechas indica si la perturbación provoca el aumento ( $\uparrow$ ) o disminución ( $\downarrow$ ) de las variable energéticas. Las letras entre paréntesis señalan si el efecto es directo (d) o indirecto (i). Se supone costo adicional  $C(B)$  con rendimiento creciente.

Parámetro perturbado	Efecto en $\epsilon$	Efecto en $e$
<b>1.- Incrementos en Mortalidad:</b>		
1.1 Inevitable sobre el propágulo	$\epsilon \downarrow$ (d)	$e \downarrow$ (i)
1.2 Inevitable sobre el adulto	$\epsilon \uparrow$ (d)	$e \uparrow$ (i)
1.3 Evitable sobre el adulto	$\epsilon \downarrow$ (d)	$e \downarrow$ (i)
1.4 Evitable sobre el propágulo	$\epsilon \downarrow$ (d) $\epsilon \uparrow$ (i)	$e \uparrow$ (d) $e \downarrow$ (i)
<b>2.- Energía (E)</b>	$\epsilon \uparrow$ (d) $\epsilon \uparrow$ (i)	$e \uparrow$ (d) $e \uparrow$ (i)

propágulo (reducción en  $\phi$ ) y sobre el adulto (reducción en  $\pi$ ). El cambio observado en el esfuerzo reproductivo compensa la acción del agente de mortalidad. El adulto reduce la inversión en el componente de aptitud afectado. Estas respuestas fueron bautizadas por León (1983, 1988) como estrategias compensatorias. La tercera perturbación consiste en modificar la función  $p(\varepsilon; E)$  de modo de simular el incremento en fuentes de mortalidad que afectan con menor intensidad al adulto que dedique menos a la reproducción, y por ende más a su propio mantenimiento y defensa. La fuente de mortalidad perturbada, fácilmente evitable al adulto, favorece la reducción del esfuerzo reproductivo.

b) La cuarta perturbación considerada consiste en modificar  $s(e)$  de modo de simular incrementos en factores de mortalidad que afecten con menor intensidad a propágulos con mayor dotación. La fuente de mortalidad sobre el propágulo es así de fácil evitable. Se favorece un aumento directo de tamaño, acompañado con una reducción directa del esfuerzo. Resalta la emergencia de efectos indirectos de signo contrario sobre ambas variables.

c) El incremento en la energía disponible al adulto produce un efecto directo sobre el esfuerzo cuyo signo

dependerá del grado de adversidad relativa asociado al ambiente del adulto y del propágulo. En este caso se representa un incremento del esfuerzo, posible en situaciones de ambiente benigno al propágulo y muy adverso al adulto. Ante este aumento, la condición de acoplamiento positivo del tamaño óptimo con el esfuerzo permite un efecto directo positivo de  $E$  sobre el tamaño, y la emergencia de efectos indirectos sobre ambas variables que refuerzan los cambios directos señalados.

A manera de epílogo debemos enfatizar que el complejo espectro de efectos indirectos descrito no podría ser detectado mediante tratamientos parciales de la evolución de estas variables. El enfoque integrado queda así plenamente justificado. Lo obtenido plantea la necesaria revisión de las explicaciones adaptativas propuestas en estudios comparados de patrones reproductivos. Ejemplos de reinterpretación de una amplia gama de estudios específicos de esta naturaleza pueden verse en León y De Nóbrega (2000). Un estudio preliminar sobre las consecuencias de añadir fuentes de mortalidad dependientes de la densidad puede verse en De Nóbrega (1999).

---

#### LITERATURA CITADA

---

- BELL, G.  
1980. The costs of reproduction and their consequences. *The American Naturalist*, 116: 45-76.
- CHARLESWORTH, B. Y J.A. LEÓN  
1976. The relation of reproductive effort to age. *The American Naturalist*, 110:449-459.
- CHARNOV, E.L. Y W.M. SCHAFFER  
1973. Life history consequences of natural selection: Cole's result revisited. *The American Naturalist*, 107: 781-793.
- DE NOBREGA, J.R. Y J.A. LEÓN  
2000. Efectos del costo en supervivencia de la reproducción sobre el tamaño adaptativo de las semillas. *Ecotrópicos*, 13: 61-66.
- DE NOBREGA, J.R.  
1999. Modelos de Evolución Conjunta del Esfuerzo Reproductivo Total y por Propágulo. Trabajo de Ascenso a la Categoría de Profesor Agregado. Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Caracas. 80 pp.
- GADGIL, M. Y W.H. BOSSERT  
1970. Life history consequences of natural selection. *The American Naturalist*, 102:52-64.
- LAW, R.  
1979. Ecological determinants in the evolution of life histories. En: R.M. Anderson & D.B. Turner (Eds.) *Population Dynamics. Twentieth Symposium of British Ecological Society*. Oxford, Blackwell Scientific Publishers, pp. 81-103.
- LEÓN, J. A.  
1976. Life histories as adaptive strategies. *The Journal of Theoretical Biology*, 107: 169-172.  
1983. Compensatory strategies of energy investment in uncertain environments. En: H.I. Freedman (Ed.) *Population Biology. Lectures Notes in Biomathematics Nr. 52*. Berlin, Springer Verlag, pp.85-90.  
1984. El dilema uniparidad vs multiparidad. *Acta Científica Venezolana*, 35: 109.  
1988. Avoidable mortality in life history theory. En T. Hallam, L. Gross & S. Levin (Eds.) *Mathematical Ecology*. Singapore, World Scientific, pp. 85-98.

## LEON, J. A.

1990. Bases para la Teoría de Biohistorias. Trabajo de Ascenso a la Categoría de Profesor Titular. Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Caracas.

## LEON, J.A. Y J.R. DE NOBREGA.

2000. Comparative statics of joint reproductive allocation. *The Journal of Theoretical Biology*, 205:563-579.

## LLOYD, D. G.

1987. Selection of offspring size at independence and other size - versus - number strategies. *The American Naturalist*, 129: 800-817.

## MAYNARD SMITH, J.

1978. Optimization theory in evolution. *The Annual Review of Ecology and Systematic*, 9: 31-56.

## PARKER, G. A., Y M. BEGON

1986. Optimal egg size and clutch size: effects of environment and maternal phenotype. *The American Naturalist*, 128: 573-592.

## SAKAI, S.

1995. A model for seed size variation among plants. *Evolutionary Ecology*, 9: 495- 507.

## SAKAI, S. Y A. SAKAI

1995. Flower size-dependent variation in seed size theory and a test. *The American Naturalist*, 145: 918-934.

## SCHAFFER, W. M.

1974a. Selection for optimal life histories: the effects of age structure. *Ecology*, 55, 291-301.

1974b. Optimal reproductive effort in fluctuating environments. *The American Naturalist*, 108: 783-790.

## SCHAFFER, W. M. Y M.D. GADGIL

1975. Selection for optimal life histories in plants. En: M. Cody & J. Diamond (Eds.) *The Ecology and Evolution of Communities*. Cambridge, Massachusetts, Belknap Press, pp. 142-157.

## 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

## SMITH, C. C. Y S.D. FRETWELL

1974. The optimal balance between size and number of offspring. *The American Naturalist*, 108: 499-506.

## VENABLE, D. L.

1988. Size-numbers trade-offs and the variation of seed size with plant resource status. *The American Naturalist*, 140: 287-304.

## WILLIAMS, G.C.

1966. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *The American Naturalist*, 100: 687-690.

## WINKLER, D. W. Y K. WALLIN

1987. Offspring size and number: a life history model linking per offspring effort and total effort. *The American Naturalist*, 129: 708-720.

## ZHANG, D. Y.

1998. Evolutionarily stable reproductive strategies in sexual: IV. Parent- offspring conflict and selection of seed size in perennial plants. *Journal of Theoretical Biology*, 192: 143-153.

## ZHANG, D. Y. Y X.-H. JIANG

1998. Evolutionarily stable reproductive strategies in sexual organisms. Part V: Joint effects of parent-offspring conflict and sibling conflict in perennial plants. *Journal of Theoretical Biology*, 192: 275-281.