



Universidad Nacional Autónoma de México

FACULTAD DE CIENCIAS



BIBLIOTECA  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA  
UNAM

"EL PRESUPUESTO ENERGETICO Y SUS  
CONSECUENCIAS DEMOGRAFICAS EN UNA  
PALMA TROPICAL"

T E S I S

Que para obtener el título de:  
MAESTRO EN CIENCIAS  
(BIOLOGIA)

P r e s e n t a :  
DANIEL PIÑERO DALMAU

México, D. F.

Mayo 1978



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

La primera vez no te conocí,  
la segunda, sí.

Federico García-Lorca

## INDICE

Página

### PRESENTACION Y AGRADECIMIENTOS

INTRODUCCION 1

### ANTECEDENTES

1.- Los antecedentes teóricos 14

2.- Los antecedentes empíricos 30

2.1.-Los antecedentes empíricos descriptivos

2.1.1.-Poblaciones de una misma especie creciendo en condiciones ambientales contrastantes 39

2.1.2.-Especies de un mismo género creciendo en condiciones ambientales contrastantes 43

2.2.-Los antecedentes experimentales 48

OBJETIVOS 53

### MATERIALES

1.- Zona de trabajo

2.- Especie de estudio 54

MÉTODOS 56

1.- Estimación de la biomasa foliar 58

2.- Estimación de la biomasa reproductiva 60

### RESULTADOS Y DISCUSION

1.- Biomasa en pie 66

1.1.-En función de la edad

1.2.-Distribución de la biomasa en pie en un individuo promedio 69

2.- Biomasa total y anual producida	
2.1.-En función de la edad	72
2.2.-Distribución de la biomasa producida en un individuo promedio	
2.2.1.-Biomasa en raíz	75
2.2.2.-Biomasa en hojas	80
2.2.3.-Biomasa en estructuras reproductivas	82
3.- Costo reproductivo	86
4.- Esfuerzo reproductivo óptimo	90
5.- Fecundidad efectiva y tasa de reemplazo	92
6.- Variabilidad anual del esfuerzo reproductivo	96
7.- Efecto de la perturbación en la distribución del presupuesto anual	102
CONCLUSIONES	110
BIBLIOGRAFIA	112
APENDICE	120

## PRESENTACION Y AGRADECIMIENTOS

En la búsqueda de patrones generales en Biología, uno debe elegir sistemas que, por sus diferencias, nos enseñen o sugieran sus causas. Estos sistemas pueden ser desde moléculas hasta comunidades o ecosistemas. Si los sistemas son comunidades, se pueden explorar las respuestas de muchas especies y así, sin perder el aspecto general se puede particularizar tanto como el objeto de análisis lo requiera. En el Laboratorio de Ecología del Departamento de Botánica del Instituto de Biología, UNAM se está trabajando desde 1973 en diferentes comunidades con el objeto de obtener patrones generales tanto a nivel autoecológico como a un nivel más general, sinecológico (Sarukhán, 1978). Este trabajo forma parte del proyecto mencionado y abarca parte de la autoecología de una palma del estrato inferior de una Selva Alta Perennifolia.

Todas las personas que han intervenido en el presente estudio lo han hecho guiados por un interés en el conocimiento de los mecanismos de la Evolución y en nombre de ella quiero agradecerles su valiosa colaboración.

El Dr. José Sarukhán es, además del inspirador de éste trabajo, el director del proyecto, el amigo y el formador infatigable del grupo de ecología del Departamento de Botánica, Instituto de Biología, UNAM.

El trabajo de campo involucrado en este estudio es, además de extensivo porque cubre tres años de observaciones, intensivo ya que se estudiaron alrededor de un millar de individuos de la palma Astrocaryum mexicanum repartidos en un área total de alrededor de media hectárea. Esto significa que fueron muchas las personas que al colaborar en el trabajo de campo, me brindaron su amistad y compartieron conmigo la comida, los chistes, la lluvia y desde luego disminuyeron la probabilidad de que un ácaro me eligiera como su recurso alimenticio. Entre ellos quiero agradecer muy especialmente a Pilar Alberdi, Enrique González-Soriano, Rodolfo Dirzo-Minjarez, Miguel Martínez-Ramos y Ana Mendoza. También quiero agradecer la desinteresada colaboración de Alfonso Delgado, Maru García-Peña, Fernando Cervantes-Reza, Pilar Fernández y León Alberdi.

Sin quererlo este trabajo resultó un poco más largo de lo que yo hubiera deseado, es por ello que agradezco la paciente revisión del jurado designado para tal fin y que estuvo integrado por los Drs. José Negrete y José Sarukhán y los M. en C. L. Alfredo Pérez-Jiménez, Gustavo Casas, Víctor M. Toledo, William López-Forment y Sergio Guevara. Fernando Vite y Enrique Portilla accedieron también a revisar el manuscrito original por lo que les estoy muy agradecido.

Ana Mendoza elaboró el manuscrito final, a ella le agradezco su paciente y cuidadoso trabajo.

Los integrantes de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" brindaron todo el apoyo necesario para la realización de este trabajo.

El Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología ha contribuido al desarrollo de este estudio por medio del subsidio económico No.931 del Programa Nacional Indicativo de Ecología, otorgado al Dr. José Sarukhán.

## INTRODUCCION

La teoría darwiniana de la selección natural (Darwin y Wallace, 1858; Darwin, 1859), que propone la forma en que las poblaciones han evolucionado, está encontrando en la biología de poblaciones, una de las herramientas más importantes para explicar patrones de evolución, tanto en plantas como en animales. Esta teoría se basa en el hecho de que en general, las poblaciones tienen una considerable variabilidad genética, cuyas causas son básicamente la mutación y la recombinación. Esta variación, inherente a las especies, puede estar sujeta a distintas condiciones ambientales que determinan o seleccionan a aquellos genotipos más adaptados. Esta adaptación fue formalmente expresada por Fisher (1930) y rebautizada con el término "fitness" o adecuación. Según Fisher, la adecuación puede ser expresada como la sobrevivencia diferencial o la reproducción diferencial de distintos genotipos en un ambiente determinado; ambas posibilidades, la sobrevivencia diferencial y la reproducción diferencial, resultan en una proporción diferente de genotipos de una generación a otra. La acumulación de los cambios en las proporciones de diferentes genotipos es, a la larga, el mecanismo evolutivo propuesto por Darwin. Podemos entonces sintetizar la teoría de Darwin en dos fases: en la primera de ellas podemos agru-

par a todos los fenómenos que dan como resultado una variabilidad genética definida (aspectos estudiados por la genética de poblaciones) y en la segunda, a todos aquellos procesos que en una forma u otra afectan la sobrevivencia y la reproducción de la población (objeto de la ecología de poblaciones).

Dada la naturaleza cuantitativa de la teoría mencionada, el tipo de estudios que responderán las preguntas expuestas originalmente por Darwin, deben contener una buena parte de aspectos cuantitativos de las poblaciones. Esta afirmación no implica, como pudiera pensarse, que las evidencias paleontológicas, embriológicas, anatómico-comparativas, etc., no sean válidas. Creo que es al revés, las evidencias mencionadas han dado un apoyo tan grande a la teoría, que en la actualidad son pocos los biólogos que no la aceptan como un principio básico de la biología, y que no la usen como un marco dentro del cual se analizan los problemas evolutivos en forma cada vez mas detallada.

Hasta recientemente, se han establecido patrones evolutivos a nivel morfológico, pero en pocos casos ese tipo de estudios han demostrado o descrito en condiciones naturales el que, como resultado de una presión selectiva definida, un genotipo modifique su "concentración" dentro del acervo

genético de una población, de una generación a otra, es decir, a corto plazo. Para probar el hecho anterior, podemos imaginar el proceso que debería seguirse. En principio habría que definir una población. Desde el punto de vista ecológico esto es relativamente sencillo, ya que podemos caracterizar un área distinta de otra por una o una combinación de condiciones ambientales. Desde un punto de vista genético, el definir una población reviste un mayor grado de dificultad, ya que implica el definir las relaciones genéticas que existen dentro de una especie, de tal manera que podamos acercarnos lo mas posible a la definición que da la genética de poblaciones y que dice: "puede definirse a una población como aquel grupo de individuos que tienen una alta probabilidad de cruzarse entre sí, si la comparamos con la probabilidad que tienen de cruzarse con individuos de otra población" (Fianka, 1974). En general, en estudios de genética de poblaciones, se elige a un grupo de individuos y posteriormente se determina si pertenecen o no a una misma población.

Una vez delimitado un grupo de individuos procederíamos, para contestar la pregunta central, a elegir un gene o grupo de genes que en el ambiente elegido pudieran tener importancia adaptativa. En este punto existe, como es posible imaginar, un gran vacío informativo. Se pueden es-

timar características de una población que tienen una importancia adaptativa obvia, como pueden ser proporciones sexuales, tasas de crecimiento, longevidad, fecundidad, etc. Se puede por otro lado, caracterizar grupos de individuos (biotipos), que tienen características genéticas particulares, con el uso de isoenzimas, anticuerpos o incluso, con el uso de la hibridización ADN-ADN, pero en muy pocos casos, se ha establecido una relación en condiciones naturales entre una característica ecológicamente importante y un genotipo determinado. Algunos ejemplos son los trabajos de Gadgil y Solbrig (1972) en Taraxacum officinale; Cahn y Harper (1976) en Trifolium repens; Ganders, Carey y Griffiths (1973) en Plectritis congesta, para plantas y el de Sluss, Rockwood-Sluss y Werner (1977), para la mosca Chamaemyia herbarum.

En todos los trabajos mencionados, se establece una relación entre características genéticas de las poblaciones (básicamente con el uso de isoenzimas), y características ecológicas, que van desde la forma del fruto (Ganders, Carey y Griffiths, 1977), hasta la habilidad competitiva (Gadgil y Solbrig, 1972). Una vez que uno tiene caracterizados los aspectos genéticos y ecológicos que serán usados, uno puede seguir dos caminos: el primero, descriptivo, consistiría en estudiar dos poblaciones viviendo en ambientes contrastantes ecológicamente y analizar si ese contraste tam-

bién se presenta en las características genéticas de las poblaciones.

Así por ejemplo, podemos predecir que en un medio ambiente seco, las hojas de una determinada planta estarán más reducidas que si la humedad del ambiente es mayor. Para apoyarlo, usaríamos poblaciones que vivan en ambientes contrastantes en cuanto a la humedad y analizaríamos el área foliar en cada una. Por último, deberemos demostrar que las diferencias encontradas en el tamaño de la hoja tienen una base genética. El segundo camino, experimental, consistiría en partir de una población con una variabilidad definida en el tamaño de la hoja y analizar la proporción de los genotipos de hoja pequeña y hoja grande bajo distintas condiciones experimentales de humedad. Si, de hecho, los genotipos de hoja pequeña son más adecuados en un ambiente de baja humedad, la proporción de ellos debe aumentar al establecer a la población en un ambiente menos húmedo. Como se habrá podido apreciar hasta ahora, la respuesta acerca de los mecanismos de evolución a corto plazo está en la conjunción de los campos de la ecología de poblaciones y de la genética de poblaciones.

Antes de entrar a expresar específicamente el objetivo que persigue este trabajo, haré un breve resumen de algu

nos de los atributos de la población que se consideran sujetos a la selección natural y por lo tanto, relevantes para la evolución. El primer atributo de la población considerado por los ecólogos de poblaciones es la densidad. Este parámetro se considera clave en la dinámica de la población y por lo tanto per se, puede estar expresando las condiciones ambientales (presiones selectivas) que pueden estar operando en la población. Así, en un medio ambiente definido y no sujeto a fluctuaciones, se considera que una población tiene una densidad máxima que en el modelo logístico de Verlhust-Pearl se denomina como K o capacidad de carga del sistema ecológico en el que se desarrolla la población. Esto significaría que por el hecho de tener una población de alta densidad, los individuos probablemente tendrían serias restricciones para obtener los recursos necesarios, y la competencia debería jugar un papel muy importante en la selección de las características mas adecuadas.

Otra variable de la población que debe estar sujeta a selección natural es la tasa de natalidad, definida como el número de individuos que un individuo produce en un tiempo determinado. La afirmación: "esta especie es muy prolífica para contrarrestar la altísima mortalidad que sufren los individuos antes de llegar a reproducirse" es muy conocida por todo biólogo. Esta frase expresada como "en un me

dio ambiente en el que hay una alta mortalidad prerreproductiva, se verán beneficiados aquellos genotipos que tengan una fecundidad tal que les permita dejar descendencia", resume la importancia adaptativa de la tasa de natalidad y por lo tanto, su sujeción a las leyes de la selección natural. De la manera expresada, se puede encontrar la relevancia de otros atributos de la población, en el proceso de la selección natural. Entre esos atributos podemos mencionar: la proporción sexual, el sistema de cruzamiento, la tasa intrínseca de crecimiento, la distribución espacial de los individuos que integran la población, el sistema social, etc.

Es obvio mencionar que es el individuo la unidad sobre la que opera la selección natural, siendo los parámetros de vida de un individuo los sujetos a dicha selección. Estos parámetros están relacionados a las cuatro fases básicas de la vida de un individuo: nacimiento, crecimiento, reproducción y muerte. Dentro de los sistemas biológicos, existen diferentes combinaciones en las duraciones relativas de estas cuatro fases. En algunos casos todo el proceso se lleva a cabo en un período muy corto de tiempo de horas, días o semanas, mientras que en otros, el período de vida de los individuos puede durar varias decenas de años y en algunos casos, varios cientos de años. Los individuos pueden, además, empezar a reproducirse inmediatamente después de nacer

o pueden esperar una fracción considerable de su vida antes de hacerlo. Estas diferentes opciones conforman diversas maneras como la selección natural ha definido los parámetros del ciclo de vida de las especies.

Williams (1966), ha expresado este concepto de "opción", refiriéndose al momento de decidir reproducirse en una forma muy clara al comentar (pag. 161) "Solo si no hay posibilidad de sobrevivir hasta mañana, sería ventajoso gastar todos los recursos (reproducirse) hoy". MacArthur y Wilson (1967), expresaron muy bien el mismo concepto, pero en un marco un poco diferente. Ellos analizaron en una forma teórica las características del ciclo de vida que se sugieren como mas adecuadas en el proceso de colonización, en especial de islas. Al respecto ellos comentan que las especies que colonizan una isla deberán contener características que les permitan colonizar rápidamente la isla, como son, una alta dispersabilidad y una alta tasa intrínseca de crecimiento (selección r).

Por otro lado, predicen en su teoría que cuando la isla está ya ocupada, los genotipos mejor adecuados serán aquellos que tengan una alta habilidad para mantener el territorio ya colonizado, es decir, una elevada habilidad competitiva (selección K). Cody (1966), ha comentado también el

concepto de "elección" que el ambiente "impone" a las especies. Refiriéndose a los datos obtenidos básicamente por Lack (1966), Cody propone que un individuo tiene una cantidad limitada de recursos para llevar a cabo actividades como reproducción, escape a la depredación y competencia. Dado que los recursos son limitados, en un ambiente con una alta presión de depredación, los individuos dedicarán una mayor proporción de sus recursos (a costa de otras actividades como competencia o reproducción), para evitar ser depredados y por lo tanto, aquellos genotipos que lo hagan serán seleccionados, permaneciendo en el medio, a diferencia de aquellos que no lo hagan. Cody espera que en una zona tropical, donde las presiones de depredación son altas, un individuo dedicará una menor proporción de los recursos a la reproducción, lo cual se ve apoyado por el hecho de que para una misma familia de aves, los tamaños de nidada son menores en zonas tropicales que en zonas templadas.

En poblaciones de plantas, Harper (1977), ha resumido en una forma muy clara, las diferentes alternativas que tiene un individuo con el objeto de distribuir sus recursos en diversas actividades. Tal es el caso de el tamaño y el número de semillas. En una forma antropocéntrica, esto puede ser expresado como: "si tengo 100 unidades disponibles para reproducirme, ¿voy a usarlas todas en la producción de

un hijo muy grande o es mejor producir 100 hijos de una undad cada uno?" En este sentido, Williams (1966) comenta que si partimos de una pareja de adultos que pesan 100 g. cada uno, se reproducen y mueren al año de vida, los hijos que produzcan deben crecer en un año hasta 200 g., repartidos en dos individuos adultos. Williams concluye: "no importa que tengan 10 hijos o 10000, es el resultado final lo único importante".

Grime (1977) comenta que en poblaciones de plantas, pueden reconocerse dos parámetros del ambiente que limitan los recursos que un individuo puede obtener para llevar a cabo funciones como crecimiento, mantenimiento y reproducción. Estas son: condiciones que reducen la producción y relacionadas con la limitación de los recursos como luz, nutrientes, agua o temperatura y aquellos que Grime agrupa dentro de lo que llama perturbación y que son fenómenos que de una forma u otra destruyen parcialmente la biomasa de la planta, como pueden hacerlo patógenos, herbívoros, sequías, heladas, etc. Una planta puede estar expuesta a estas dos variables en cuatro formas. Puede estar expuesta a una alta limitación de la producción ("stress", según Grime) y a una alta perturbación; en este caso comenta que no existe una estrategia viable, ya que en un medio donde continuamente hay destrucción de partes vegetales, la limitación de

recursos impide el que la planta se recupere. El eliminar esta combinación, deja tres combinaciones posibles; a) poca limitación de recursos y alta perturbación, que resultaría en lo que Grime llama estrategia ruderal; b) poca limitación de recursos y baja perturbación, que resultaría, dado que la densidad de la población sería alta, en una estrategia competitiva. Por último, podríamos concebir que hubiera, c) severa limitación de recursos y baja perturbación, que resulta en lo que Grime llama estrategia tolerante a se vera limitación de recursos. Finalmente, Grime relaciona las estrategias por él sugeridas, con los conceptos de estrategias r y K, propuestas por MacArthur y Wilson (1967), estableciendo que un estratega r correspondería a un estratega ruderal y un K sería correspondiente a una tolerante a la limitación de recursos, mientras que una competitiva que daría en un punto intermedio entre el extremo r y el K.

Es interesante el hecho de que Grime, así como antes lo hicieron MacArthur y Wilson (1967), Williams (1966) y Cody (1966), insiste en el hecho de que un organismo tiene necesidades energéticas opuestas. En el marco teórico propuesto por Grime, estas necesidades son, por un lado, las impuestas por la limitación de recursos y, por otro, las impuestas por la perturbación. La adecuación de un organismo dependerá, entonces, de la cantidad de energía utilizada en

enfrentar cada una de las limitaciones del ambiente.\*

Todos aquellos que han escrito sobre el tema, extienden el principio de distribución de recursos, comentando que todos los parámetros del ciclo de vida definen la forma en que una especie explota su medio ambiente y por ello no puede tomarse un parámetro per se y tratar luego de explicar su función o ventaja adaptativa. Son todas las características del ciclo de vida las que nos pueden hablar de la evolución de la población en un área dada. (Para una revisión teórica a este respecto consultar a Stearns, 1976). Es lógico, por otro lado, que sea muy difícil tener la información acerca del ciclo de vida de varias poblaciones en una forma cuantitativa, por lo que una alternativa es estudiar los parámetros del ciclo de vida que uno piensa son los modificados en diferentes ambientes para poblaciones de una misma especie o para especies de un mismo género en las que

\*La economía es definida como "la asignación de recursos eg casos entre fines alternativos" (Bilas, 1974, pag. 18), y es por esa razón que existe una similitud muy grande entre los problemas con los que se enfrenta un comerciante y aquellos que trata de resolver un estudioso de la economía de la naturaleza. Este tipo de relaciones entre ambas ciencias han sido revisados por Rapport y Turner (1977).

se supone que no hay variación en otros parámetros del ciclo. La otra alternativa implica tener información de muchas especies de diferentes grupos taxonómicos para, a mas largo plazo, tener la capacidad de hacer generalizaciones.

El tipo de antecedentes que sugieren patrones evolutivos de las características del ciclo de vida, se pueden dividir en dos. El primer grupo de antecedentes se refieren a trabajos teóricos que siguieron a los ya mencionados de Williams (1966), Cody (1966) y MacArthur y Wilson (1967), que a su vez tienen sus raíces en el trabajo pionero de Cole (1954). El segundo grupo de antecedentes son empíricos y como ya mencioné, descansan básicamente en trabajos que estudian las características del ciclo de vida de poblaciones relacionadas taxonómicamente en medios ambientes contrastantes. Para darle claridad a la exposición de esta evidencia, voy a presentarla por separado en su mayor parte, de tal forma que primero analizare los antecedentes teóricos y posteriormente haré lo mismo con los antecedentes empíricos.

## ANTECEDENTES

### 1.- Los antecedentes teóricos.

Murphy (1968) supone a una especie con una alta mortalidad prerreproductiva y obtiene que el variante iteropáaro (con reproducciones repetidas), tiene ventaja sobre el semélpáaro (con una sola reproducción), en la lucha por la existencia. Si consideramos que existe una estrecha relación entre dedicar una mayor proporción de los recursos a la reproducción y tener una alta probabilidad de morir en los años que siguen al evento reproductivo, podemos concluir que la iteroparidad vendrá acompañada de un bajo esfuerzo reproductivo (definido como la proporción de los recursos dedicados a la reproducción) en cada evento de reproducción. Murphy apoya su modelo usando como argumento el hecho de que si comparamos los organismos que se desarrollan en ambientes tropicales (más estables), con aquellos que viven en ambientes templados, en general los tropicales viven más y tienen menores tasas de natalidad.

Gadgil y Bossert (1970), definen tres variables que tienen demandas energéticas dentro de la economía individual. En primer lugar, el grado de disponibilidad de recursos (degree of satisfaction) y que es la cantidad de recursos que están disponibles para un organismo en un momento de-

terminado. Esta variable depende, por un lado, de la cantidad de recursos per se y por el otro, de la cantidad de individuos que potencialmente utilizarán esos recursos y por lo tanto, competirán por ellos, de tal forma que esta variable incluye la habilidad competitiva de los diferentes genotipos. La segunda variable es la probabilidad de que un individuo de una determinada edad escape a la depredación. En esta variable está incluido lo que Cody denomino ambiente de depredación. Por último, considera el esfuerzo reproductivo de un individuo y a una edad determinada, el cual se define como la proporción de los recursos de tiempo y energía que un individuo de cierta edad dedica a actividades reproductivas. Estas tres variables, incorporadas a un modelo de crecimiento de poblaciones como es el de Euler, en el cual se incluyen las tres variables demográficas básicas, que son, edad, sobrevivencia y fecundidad, producen las siguientes predicciones:

a) El valor del esfuerzo reproductivo aumenta con la edad en el caso de las especies que se reproducen varias veces (iteróparos o policárpicos), hecho ya sugerido por Williams (1966).

b) Si en todos los estadios del ciclo de vida disminuye la sobrevivencia, después de cierta edad, la edad de la primera reproducción va a disminuir en el caso de espe-

cies que se reproducen una vez y el esfuerzo reproductivo aumentará en el caso en el que la especie se reproduzca repetidamente en las edades previas a la edad mencionada.

c) Si tenemos una probabilidad constante de muerte a lo largo de todas las edades, no se modificará la edad de la primera reproducción en el caso de los organismos semélparos (que se reproducen una sola vez en su vida), ni en la distribución del esfuerzo reproductivo en aquellas especies con reproducciones repetidas.

d) En el caso en el que un individuo viva en un ambiente con una alta disponibilidad de los recursos, se beneficiarán aquellos genotipos que adelanten la edad de la reproducción en especies semélparas y aquellos que aumenten su esfuerzo reproductivo en todas las edades, en especies iteróparas.

Pienso que es importante mencionar que el modelo usado por Gadgil y Bossert, considera las variables ambientales responsables del escenario en el que una especie se desarrolla, y por otro lado las variables básicas en el entendimiento demográfico de la población, por lo que debe ser considerado como muy realista y por ello con una alta capacidad predictiva.

Pianka (1970 y 1972), comenta dos aspectos teóricos

que me parece han sido de gran utilidad en la conceptualización de las selecciones  $r$  y  $K$ . La primera de ellas es la idea de que no se puede conceptualizar a  $r$  y  $K$  adecuadamente, si no es dentro de un continuo relativo. El que sea un continuo significa que uno no puede afirmar que una especie es  $K$  si no considera el hecho de que puede haber diferentes grados de  $K$ . Es un concepto relativo, ya que tampoco se puede decir que una especie es  $K$  si no se compara con otra especie que sea menos  $K$  o mas  $r$ . El segundo aspecto comentado por Pianka y que tiene relevancia teórica, es el hecho de considerar que el grado de disponibilidad de recursos (así llamado por Cadgil y Bossert), y que él llama la relación oferta-demanda (de recursos), modifica la proporción del tiempo, la energía y la materia que se destina a actividades reproductivas. Por lo anterior, si tenemos una baja relación oferta/demanda (es decir, se demanda mas de lo que se ofrece), el ambiente se considera saturado, los individuos dispondrán de menos recursos totales y aquellos genotipos que dediquen una menor proporción de sus recursos a actividades reproductivas, serán beneficiados. Si, por otro lado, la relación oferta/demanda es alta, los genotipos beneficiados dedicarán una mayor proporción de sus recursos a actividades reproductivas.

Charnov y Schaffer (1973) y Schaffer (1974a, 1974b) se preguntan, como lo hizo Cole (1954) en su trabajo pionero, la ventaja que significaría una diferente distribución de los eventos reproductivos, ya sea en una sola ocasión (monocarpismo), o en ocasiones repetidas (policarpismo). En los genotipos monocárpico\* simplemente como el producto del número de semillas producidas en una temporada reproductiva y la probabilidad de que una semilla se reproduzca. Para los genotipos policárpico, la tasa anual de crecimiento sería el producto de la producción de semillas y la probabilidad de éstas de reproducirse, sumado a la probabilidad de que un individuo adulto sobreviva de un año al siguiente, de tal forma que:

$$\lambda_1 = cB_1, \text{ para un monocárpico, y}$$

$$\lambda_2 = cB_2, \text{ para un policárpico}$$

Para que la tasa de crecimiento de un genotipo anual sea mayor que aquella de una perenne, se debe cumplir que:

$$B_1 > B_2 + \frac{p}{c}$$

Donde  $\lambda_1$  y  $\lambda_2$ , son las tasas de crecimiento de los genotipos anuales y perennes, respectivamente.  $B_1$  y  $B_2$ , son la cantidad de semillas.  $c$  y  $p$  se refieren, respectivamente, a la sobrevivencia de las semillas a la edad reproductiva y a la probabilidad de un adulto de sobrevivir de un año al siguiente.

\*la tasa de crecimiento se calcularía

Hay que notar el hecho que Charnov y Schaffer utilizan la tasa de crecimiento anual como una buena medida de la adecuación, concepto propuesto originalmente por Fisher (1930). Esto ha sido comentado por otros autores (Lewontin, 1965, Slobodkin, 1964), en el sentido que probablemente se debe considerar a la probabilidad de extinción de un cierto genotipo, comparado con el otro y en un tiempo determinado. Este concepto no ha sido formalizado y parece difícil de medir en condiciones naturales, por lo que de un modo práctico deberemos considerar o asumir que el éxito a corto plazo (tasa de crecimiento anual), debe estar reflejando en una forma adecuada el futuro éxito del genotipo que nos interese. Williams (1966), fue el primero en llamar la atención sobre el hecho que lo que en realidad se tiende a optimizar es la suma de la fecundidad efectiva\* de un genotipo en un período reproductivo y la esperanza de prole de ese genotipo en los años que le restan de vida. La primera variable es fácil de concebir, y la segunda fue definida por Fisher (1930) y bautizada como valor reproductivo. Entonces, podemos decir que la característica que tiende a ser optimizada en todas las edades de una pobla-

\* Se le llama fecundidad efectiva al producto del número de semillas producidas y la probabilidad de que lleguen a reproducirse.

cion puede ser expresada como:

$$B + pV \quad (\text{Schaffer, 1974a})$$

Donde  $V$  es el valor reproductivo. Como se puede observar, Schaffer incluye en el modelo a  $p$  que es la probabilidad de sobrevivencia. Posteriormente, en su trabajo Schaffer propone que la relación entre el esfuerzo reproductivo y  $B$ , debe ser una función que se incrementa continuamente, de tal forma que, a mayor esfuerzo reproductivo, la fecundidad efectiva debe igualmente aumentar. Por otro lado, Schaffer espera que la relación entre el esfuerzo reproductivo y el producto  $pV$ , debe ser una función inversa, de tal manera que a un mayor esfuerzo reproductivo, la probabilidad de sobrevivir en los años venideros es menor y además, el valor reproductivo, debe también disminuir. La forma de las funciones entre  $B$  y  $pV$  con el esfuerzo reproductivo puede, como es lógico suponer, tomar diferentes formas.

La figura 1 resume las tres posibilidades presentadas por Schaffer y Gadgil (1975), para poblaciones sin estructura de edades. En la figura 1a, la forma de las dos funciones es cóncava, existen dos puntos donde se optimiza la sumatoria de  $B$  y  $pV$ , cuando el esfuerzo reproductivo es 0% y cuando vale 100%, por lo que en este caso se favorece un tipo de reproducción iterópara. En un artículo anterior,

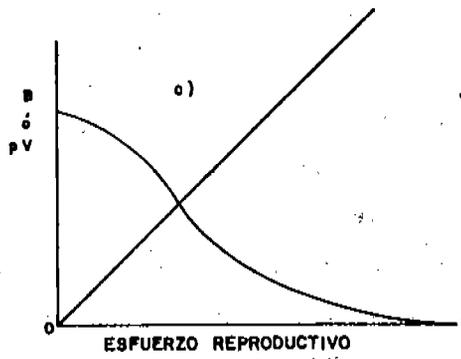
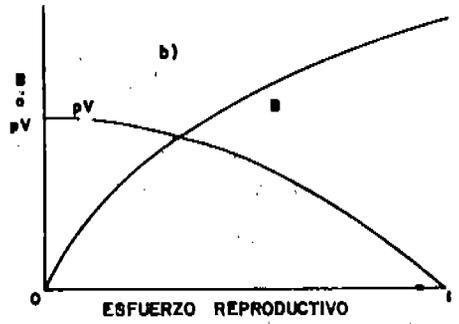
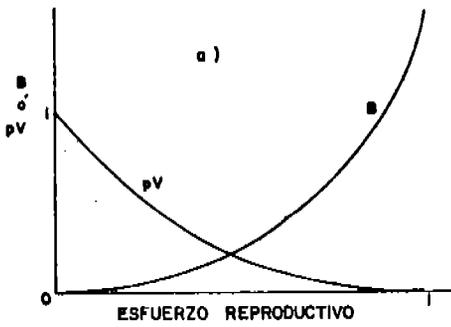


Figura 1.- Relaciones propuestas por Schaffer (1974a) entre el esfuerzo reproductivo, la fecundidad efectiva y la tasa de reemplazo.

Schaffer (1974a), considera un modelo similar, pero en el que existe una cierta estructura de edades. El primer resultado que obtiene Schaffer es que si graficamos, en relación a la edad, la tasa de crecimiento de cada edad, en una especie iterópara, la forma de la función debe ser como la presentada en la figura 2. Schaffer define a la tasa de crecimiento en cada edad como:

$$\lambda = B_i + p_i (V_{i+1}/V_0) , \text{ siendo } i \text{ la edad}$$

El segundo resultado obtenido por Schaffer, es que en el caso en el que exista una cierta estructura de edades, el genotipo iterópara tendrá una tasa de crecimiento mayor, cuando la forma de las funciones de  $B$  y de  $pV$ , en función del esfuerzo reproductivo son convexas. Schaffer considera además de la forma de las funciones mencionadas, la relación que existe entre el esfuerzo reproductivo de un periodo de reproducción y el esfuerzo del periodo subsecuente. Así, cuando las funciones de  $B$  y  $pV$  son convexas, podemos tener semelparidad e iteroparidad, pero es la relación entre los esfuerzos reproductivos lo que define un tipo de reproducción u otro.

Schaffer comenta además el resultado obtenido por Gadgil y Bossert (1970) y Williams (1966), en el sentido de que en una especie iterópara, se espera que el esfuerzo re-

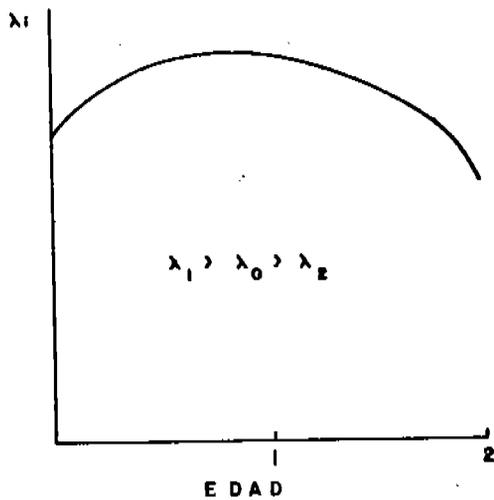


Figura 2.-Relación entre la tasa de crecimiento y la edad para la que sería más adecuado un genotipo iteróparo (Schaffer, 1974b).

productivo aumenta con la edad. Schaffer considera que este hecho se cumple si un individuo adquiere su máximo tamaño en una edad muy avanzada.

Schaffer (1974b), en un artículo posterior, analiza el resultado obtenido, pero en el caso de que existan variaciones en las condiciones del ambiente y concluye, entre otras cosas, que si aumenta la variación ambiental, o la relación  $P/B$ , donde  $P$  es la sobrevivencia de una temporada reproductiva a otra y  $B$  es el tamaño de nidada que alcanza la reproducción, la porción de individuos que se reproduce anualmente disminuye.

Hirshfield y Tinkle (1975), comentan que la relación entre el esfuerzo reproductivo y la edad, no necesariamente debe ser una relación positiva como Gadgil y Bossert y Williams argumentan. Hirshfield y Tinkle comentan que la forma de la función debe estar seleccionada por dos parámetros básicamente. El primero de ellos es el comentado originalmente por Williams (1966), en el sentido de que se puede esperar en especies iteróparas que el costo de reproducirse disminuya con la edad, si los costos de reproducción disminuyen la sobrevivencia de los individuos. La segunda forma en que debemos esperar selección por diferentes esfuerzos reproductivos es que no exista una dependencia en-

tre la edad y la sobrevivencia muy alta. En este caso, esperaríamos como sugieren Hirshfield y Tinkle (1975), que el esfuerzo reproductivo no se modifique con la edad del individuo. Apoyando esta idea, Goodman (1974) se refiere al hecho de que en las especies de aves oceánicas, en donde no hay una alta dependencia de la edad con la sobrevivencia, se encuentran esfuerzos reproductivos iguales en diferentes edades (el esfuerzo reproductivo es estimado en este caso usando el tamaño de nidada). Hirshfield y Tinkle (1975) definen lo que ellos llaman mortalidad extrínseca en individuos adultos debida a causas diferentes de aquella que produciría la reproducción. Aún cuando el concepto es un poco confuso, ellos comentan: "... esta mortalidad esperaríamos nosotros que fuera alta aún cuando los individuos no se reprodujeran..." Ellos esperan que en medios en los que la mortalidad extrínseca de los adultos sea grande, se favorecerán aquellos genotipos que dediquen una mayor proporción de sus recursos a la reproducción. Esta conclusión es similar a la propuesta por MacArthur y Wilson (1967), que ellos describen como "... en un ambiente en donde haya una alta mortalidad independiente de la densidad, se verán favorecidos aquellos genotipos que dediquen una mayor proporción de sus recursos en actividades reproductivas...", idea formalizada y probada posteriormente por Gadgil y Solbrig (1972), usando el mo

delo logístico de crecimiento. El concepto de mortalidad independiente de la densidad de MacArthur y Wilson es similar a una alta mortalidad extrínseca en los adultos de Hirshfield y Tinkle, aún cuando estos últimos se refieren nada mas a la mortalidad en los individuos adultos.

Otro factor que Hirshfield y Tinkle consideran que determina una ventaja de los genotipos semélparos, es considerar un medio constante en el que aquellos genotipos que incorporen una mayor cantidad de su genotipo en el acervo genético de la población serán aquellos que se reproduzcan mas tempranamente. Por último, Hirshfield y Tinkle analizan los genotipos beneficiados en función de su capacidad de predecir el éxito de sus hijos. En este sentido el concepto de predicción del éxito de sus hijos se refiere a la capacidad de predecir la variabilidad en el clima, lo cual se refleja en la posibilidad de producir progenes con una alta variabilidad genética, por lo que no es un término antropocéntrico. Ellos agrupan a todas las especies dentro de un continuo en el que por un lado, estarían aquellas incapaces de predecir las condiciones de vida de sus hijos. En este caso ellos esperan un bajo esfuerzo reproductivo a lo largo de toda la vida, que además, debe ser variable. En el otro extremo del espectro tendríamos especies en ambientes variables pero que pueden predecir esa variabilidad. En ese ca-

so esperan también un esfuerzo reproductivo variable pero alto, que puede llegar a tal nivel que signifique en un año particularmente bueno, un esfuerzo reproductivo suicida, como es el caso del género Agave.

En un artículo que ya se ha convertido en una lectura clásica de ecología vegetal, Harper (1967) encuadra la importancia que tiene el conocer los patrones de distribución de recursos, especialmente aquella fracción dedicada a la reproducción, dentro de las siguientes preguntas:

a) ¿Es la proporción de los recursos dedicados a actividades reproductivas mayor en especies colonizadoras?

b) El esfuerzo reproductivo dentro de una especie, ¿está genéticamente fijado o es plástico? ¿Es modificado por competencia inter- o intraespecífica?

c) ¿Difiere la proporción de recursos dedicados a la reproducción entre especies que viven en ambientes estables como selvas tropicales y especies que habitan en zonas menos estables?

d) ¿Que relación existe entre el esfuerzo reproductivo sexual, el crecimiento clonal y los riesgos relativos de establecimiento de propágulos sexuales y vegetativos? ¿Tienen además, relación con la capacidad de dispersión en forma local y a grandes distancias?

e) ¿Cuál es la proporción de los recursos que se dedica a estructuras anexas en el mecanismo reproductivo tales como, estructuras de dispersión, o protección? ¿Existe alguna relación entre la proporción dedicada a estos recursos y la ventaja adaptativa de la presencia de ellas?

Por último, quiero presentar el modelo de Harper, Lovell y Moore (1970), en el que se propone como se espera que cambie el esfuerzo reproductivo, usando como variables la forma de vida (hierba, arbusto y árbol), y el número de eventos reproductivos en la vida de un individuo. La figura 3 presenta el esquema propuesto por Harper, Lovell y Moore, basado en los resultados que para no más de 10 especies se tenían en 1970. Como se puede ver, ellos proponen que las plantas anuales, básicamente hierbas, tendrán un esfuerzo reproductivo entre 15 y 30%. En plantas anuales cultivadas en las que se supone que el esfuerzo reproductivo ha estado sujeto a una fuerte presión selectiva por el manejo del hombre, se esperan esfuerzos reproductivos entre 25 y 40%. En especies monocarpicas, tanto anuales como perennes, esperan entre 20 y 40% de esfuerzo reproductivo.

Hasta aquí, entonces, tenemos un panorama de la evidencia teórica que sugiere que los parámetros del ciclo de vida y en especial el esfuerzo reproductivo, están sujetos a selección natural y además la forma en que el esfuerzo

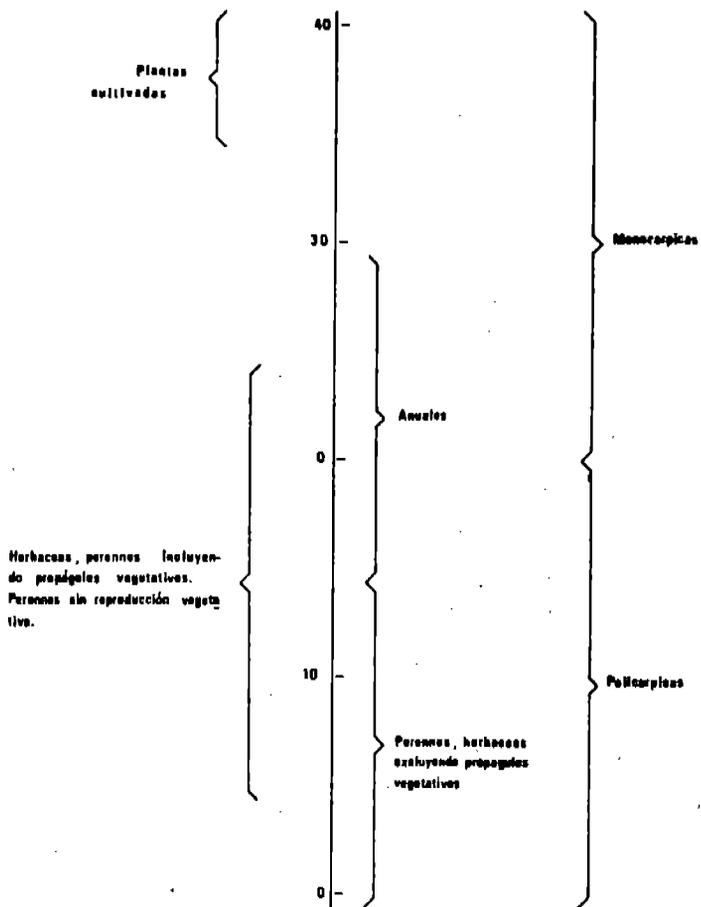


Figura 3.-Esfuerzo reproductivo propuesto por Harper, Lovell y Moore (1970) para diferentes formas de vida en poblaciones de plantas.

reproductivo está relacionado, en la teoría, con otros parametros del ciclo de vida y que significan demandas energéticas contrarias en la economía individual.

## 2.- Los antecedentes empíricos.

La evidencia empírica que apoya el hecho de que en un individuo existen demandas conflictivas de los recursos, es de dos tipos, en primer término existe evidencia basada en la distribución de los recursos en poblaciones naturales, y en segundo lugar, existe evidencia experimental en condiciones ambientales controladas. Ambas evidencias deben tomarse en cuenta ya que, si por un lado la evidencia descriptiva no es definitiva, porque en el sistema en estudio no se conoce la influencia relativa de otras variables ambientales no consideradas en la observación, por otro lado, la evidencia experimental puede estar considerando variables que en condiciones naturales pueden no estar jugando un papel determinante. Dentro de la evidencia descriptiva existen dos niveles de estudio: el primero de ellos se refiere a la descripción del esfuerzo reproductivo (y en algunos casos a la distribuyción de todos los recursos) en poblaciones de una sola especie sujetas a condiciones ambientales contrastantes, mientras que el segundo grupo de evidencias se refiere a la distribu-

ción de los recursos individuales en poblaciones (que coexisten o no), y que pertenecen a diferentes especies de un mismo género.

A lo largo de esta sección revisaré en general, el tipo de especies con las que se ha trabajado, el tipo de ambientes considerados y los métodos empleados. Para finalizar, resumiré los aspectos sugeridos por la teoría que tienen apoyo empírico.

La tabla 1 resume los datos básicos (longevidad, familia taxonómica, % de esfuerzo reproductivo sexual, % de esfuerzo reproductivo vegetativo, esfuerzo reproductivo total), de las especies de las que se conoce su esfuerzo reproductivo. El esfuerzo reproductivo se estima como la proporción del peso seco total que un individuo dedica a actividades reproductivas (tanto sexuales como vegetativas). A estos datos se añadió si el trabajo es descriptivo para una especie (D1), para especies de un mismo género (D2), o experimental (E). En total se han estudiado 57 especies en función de la proporción de sus recursos que dedican a actividades reproductivas. Estas 57 especies pertenecen a 15 familias de angiospermas y una especie de la familia Equisetaceae.

La familia que tiene mas especies cuyo esfuerzo re-

Tabla 1.--Resumen de los datos de longevidad, esfuerzo reproductivo sexual(E.R.S.), es-  
fuerzo reproductivo vegetativo(E.R.V.) y esfuerzo reproductivo total(E.R.T.)  
para todas las especies en las que se conocen estos datos.

Especie	Longevidad	Familia	%E.R.S.	%E.R.V.	%E.R.T.	Cita
<u>Senecio vulgaris</u>	anual	Compositae	6-18.7	-	6-18.7	Harper y Ogden(1970)
<u>Chrysanthemum segetum</u>	"	"	27	-	27	" (E)
<u>Solidago nemoralis</u>	perenne	Compositae	28-52	-	28-52	Gadgil y Solbrig(1972)
<u>speciosa</u>	"	"	7-30	-	7-30	" (D2)
<u>canadensis</u>	"	"	16-35	-	16-35	"
<u>rugosa</u>	"	"	4-18	-	4-18	"
<u>Tridentalis borealis</u>	perenne	Primulaceae	2	64.8	66.8	Anderson y Loucks(1973)(D1)
<u>Helianthus annuus</u>	anual	Compositae	25.8 <sup>±</sup> 5.9	-	25.8 <sup>±</sup> 5.9	Gaines et.al.(1974)
<u>laetiflorus</u>	perenne	"	15.1 <sup>±</sup> 6.1	-	15.1 <sup>±</sup> 6.1	" (D2)
<u>grosseserratus</u>	"	"	5.9 <sup>±</sup> 3.1	-	5.9 <sup>±</sup> 3.1	"
<u>hirsutus</u>	"	"	2.6 <sup>±</sup> 1.4	-	2.6 <sup>±</sup> 1.4	"
<u>Equisetum sylvaticum</u>	"	Equisetaceae	30	-	30	Beasleigh y Yarranton (1974) (D1)
<u>Uvularia perfoliata</u>	"	Liliaceae	?	25-40	?	Whigham(1974) (D1)
<u>Fussilago farfara</u>	"	Compositae	5.4-7.1	8.5-20.5	13.9-27.6	Ogden(1974) (E)
<u>Polygonum cascadenense</u>	anual	Polygonaceae	38-59	-	38-59	Hickman(1975)(D1+E)
<u>Rubus hispidus</u>	perenne	Rosaceae	5-15	3-4	8-19	Abrahamson(1975) (D1+E)
<u>Rubus trivialis</u>	"	"	1.9-14.2	1.2-3.7	3.1-17.5	"
<u>Allium victorialis</u>	"	Liliaceae	17.1-19.2	-	17.1-19.2	Kawano y Nagai(1975)
<u>ssp.platyphyllum</u>	"	"	3	60-80	63-83	" (D2)
<u>monanthum</u>	"	"	3.9 <sup>±</sup> 5.7	-	3.9 <sup>±</sup> 5.7	"
<u>Grayi</u>	"	"				

Tabla 1.--(Cont.)

Especie	Longevidad	Familia	%R.R.S.	%R.R.V.	%R.R.T.	Cita
<u>Juncus effusus</u> var. <u>deciplens</u>	perenne	Juncaceae	3.7-37	-	3.7-37	Kawano(1975) (DZ)
<u>Juncus gracillimus</u>	"	"	5-28.6	-	5-28.6	"
<u>Rumex japonicus</u>	"	Polygonaceae	8.8-22	-	8.8-22	"
<u>Rumex acetosa</u>	"	"	2.5-12.2	-	2.5-12.2	"
<u>Phytolacca americana</u>	"	Phytolaccaceae	20.6-25.3	-	20.6-25.3	"
<u>Plantago major</u>	"	Plantaginaceae	10.6-27.7	-	10.6-27.7	"
<u>Achyranthes japonica</u>	"	Amaranthaceae	29.3	-	29.3	"
<u>Amaranthus retroflexus</u>	anual	"	27.1	-	27.1	"
<u>Astragalus sinicus</u>	"	Leguminosae	31.9-40.4	-	31.9-40.4	"
<u>Ranunculus quelpaertensis</u>	"	Ranunculaceae	9.3-27.9	-	9.3-27.9	"
<u>Bidens frondosa</u>	"	Compositae	17.8-31.2	-	17.8-31.2	"
<u>Xanthium strumarium</u>	"	"	47.9	-	47.9	"
<u>Hypericum erectum</u>	"	Guttiferae	22.9	-	22.9	"
<u>Erythronium japonicum</u>	perenne	Liliaceae	7.5-30.5	-	7.5-30.5	"
<u>Streptopus streptopoides</u> ssp. <u>japonicus</u>	"	"	3.6 <sup>±</sup> 1.7	-	3.6 <sup>±</sup> 1.7	"
<u>Clintonia udensis</u>	"	"	7.5 <sup>±</sup> 4.4	-	7.5 <sup>±</sup> 4.4	"
<u>Smilacina robusta</u>	"	"	14.1 <sup>±</sup> 8.5	-	14.1 <sup>±</sup> 8.5	"
<u>Smilacina japonica</u>	"	"	6.7 <sup>±</sup> 4.5	-	6.7 <sup>±</sup> 4.5	"
<u>Disporum smilacinum</u>	"	"	5.2 <sup>±</sup> 2.5	4.6 <sup>±</sup> 3.0	9.8 <sup>±</sup> 3.0	"
<u>Fritillaria Koidzumiana</u>	"	"	11.9 <sup>±</sup> 1.6	-	11.9 <sup>±</sup> 1.6	"
<u>Cardiocrinum cordatum</u> var. <u>cordatum</u>	"	"	22.1 <sup>±</sup> 3.6	6.7 <sup>±</sup> 2.9	28.8 <sup>±</sup> 3.6	"
var. <u>Glehnii</u>	"	"	21.4 <sup>±</sup> 2.6	3 <sup>±</sup> 5.6	24.4 <sup>±</sup> 5.6	"
<u>Coix Lacryma-Jobi</u> var. <u>ka-yuen</u>	"	Graminae	6-42.3	-	6-42.3	"

Tabla 1.- (Cont.)

Especie	Longevidad	Familia	%E.R.S.	%E.R.V.	%E.R.T.	Cita
<u>Ranunculus repens</u>	perenne	Ranunculaceae	5	63	68	Sarukhán(1976) (D2)
<u>bulbosus</u>	"	"	42	-	42	"
<u>acris</u>	"	"	46	-	46	"
<u>Polygonum kelloggii</u>	anual	Polygonaceae	50-70	-	50-70	Hickman(1977) (D2)
<u>minimum</u>	"	"	1-20	-	1-20	"
<u>douglasii</u>	"	"	10-50	-	10-50	"
<u>Lupinus nanus</u>	"					
<u>var. laetifolius</u>	"	Leguminosae	29	32	61	Pitelka(1977) (D2)
<u>varicolor</u>	perenne	"	5	13	18	"
<u>arboreus</u>	perenne	"	6	14	20	"
<u>Senecio sylvaticus</u>	anual	Compositae	21-24	-	21-24	Van Andel y Vera(1977)
<u>Chamaenerion angustifolium</u>	perenne	Onagraceae	3.7-11.2	-	3.7-11.2	" (E)
<u>Amphicarpum purshii</u>	anual	Graminae	Chasmo.0-17* Cleisto.10-42*58-76*			McMamara y Quirm(1977)(D1)
<u>Fragaria virginiana</u>	perenne	Rosaceae	20*	80*	-	Holler y Abrahamson(1977)
<u>Impatiens capensis</u>	anual	Balsaminaceae	3-5	-	3-5	Abrahamson y Hershey (1977) (E+D1)

\*Relativo al esfuerzo reproductivo total(E.R.T.)

productivo se conoce, es la Compositae con 14 especies, después tenemos a Liliaceae con 13. En una familia se conoce el esfuerzo reproductivo para 6 especies (Polygonaceae). En Ranunculaceae y Leguminosae, se conoce para 4 especies. En la familia Rosaceae para 3 especies. Para 2 especies en las familias Juncaceae, Amaranthaceae y Gramineae. En las demás familias se conoce el dato solo para una especie. Es importante hacer notar el hecho que casi todas las especies en las que se sabe el esfuerzo reproductivo son templadas, excepto una Euphorbiaceae que crece en Florida, Chamaesyce hirta (Snell y Burch, 1975). Solo existe una especie de la familia Palmae, Corypha elata (Tomlinson y Soderholm, 1975), en la que se conoce el esfuerzo reproductivo de un individuo cultivado en Florida (la especie es originaria de Africa). Aún cuando Tomlinson y Soderholm obtienen para esta planta monocárpica un esfuerzo reproductivo de 15.7%, es importante mencionar que el peso de las hojas que el individuo ya tiró, fue sobrestimado, ya que se usó el peso de las hojas vivas del individuo antes de morir y se multiplicó por el número de cicatrices foliares a lo largo del tronco. Ellos mismos estiman, usando los datos de Bannister (1970), que en Euterpe globosa (Palmae), el esfuerzo reproductivo es alrededor de 4.5%. Ambos datos son, dado que el trabajo no fue diseñado para obtener el esfuerzo reproductivo, esti

maciones muy burdas, por lo que preferí no incluirlos en la tabla. Podemos decir entonces, que aparte de los datos de Tomlinson y Soderholm y Snell y Burch, no existen datos en la literatura que nos ayuden a comparar el esfuerzo reproductivo de especies tropicales con los existentes para especies templadas, por lo que por ahora la pregunta propuesta por Harper (1967) de comparar el esfuerzo reproductivo de especies templadas y tropicales no tiene respuesta.

De todas las especies enlistadas en la tabla, 17 son anuales y las restantes 39 (excluyendo a Equisetum sylvaticum) son perennes. Si comparamos en una forma general los esfuerzos reproductivos de especies perennes y anuales según lo propuesto por Harper, Lovell y Moore (1970), obtenemos los resultados mostrados en la tabla 2, en la que se aprecia que al comparar el esfuerzo reproductivo sexual máximo para unas y otras, las especies anuales tienen en promedio un porcentaje mayor dedicado a la reproducción sexual que las perennes (33 y 23%, respectivamente). Harper, Lovell y Moore (1970) proponen que para estos dos grupos de plantas, los esfuerzos reproductivos son de 22 y 8%, respectivamente, valores que se asemejan mucho a los promedios mínimos de la tabla 2 (22 y 10%). Si consideramos la reproducción vegetativa, la figura se modifica para las perennes, ya que el total máximo dedicado a la reproducción es de 27%

Tabla 2.-Promedios del esfuerzo reproductivo sexual y el esfuerzo reproductivo total para las plantas anuales y perennes presentadas en la tabla 1.

		Media	Desviación Estándar	Número de Especies
<b>Esfuerzo Reproductivo Sexual</b>				
Anuales	MAX.	33.24	16.47	16
	MIN.	22.61	14.81	-
Perennes	MAX.	20.18	13.12	38
	MIN.	10.45	11.34	-
<b>Esfuerzo Reproductivo Total</b>				
Perennes	MAX.	27.25	18.18	38
	MIN.	17.54	18.62	-

y el mínimo 18%, valores que se parecen mucho a aquellos obtenidos para las plantas anuales.

Los rangos de variación propuestos por Harper, Lovell y Moore, son entre 25 y 30%, valores que se aproximan mucho a los valores de dos desviaciones estándar presentados en la tabla 2. Un dato interesante que se desprende de los datos de la tabla 2, es que la variación intraespecífica para especies anuales es muy similar a la obtenida para plantas perennes (15%, N=11 y 12%, N=29, respectivamente, donde N es el número de especies consideradas).

Otros trabajos no citados en la tabla 1, pero que pueden ayudar a entender los patrones reproductivos en plantas, se refieren a la caracterización de poblaciones de una misma especie creciendo en condiciones ambientales contrastantes en relación al número de semillas, tamaño de las semillas, edad de la primera reproducción, etc. Así, tenemos los trabajos de Quinn et. al. (1972) en Danthonia sericea (Gramineae); Werner y Platt (1976) en seis especies del género Solidago (Compositae); Wilbur (1977) en siete especies del género Asclepias (Asclepiadaceae) y Law, Bradshaw y Putwain (1977) en diferentes poblaciones de Poa annua (Gramineae).

La teoría de distribución de recursos está planteada bajo la concepción de que los recursos de un organismo pueden ser divididos en los procesos de reproducción, de escape a la depredación y de competencia. Gadgil y Solbrig (1972) formalizan esta idea y partiendo del modelo logístico, proponen que en ambientes con una alta mortalidad independiente de la densidad, los genotipos que dediquen una mayor proporción de sus recursos a la reproducción, serán los más adecuados. En el ambiente mencionado, se espera que la presión competitiva sea baja y por lo tanto, no haya limitación de recursos. A continuación, presentaré los trabajos que aportan evidencia, ya sea en contra o en favor de la teoría. Empezaré analizando los trabajos descriptivos en los que se analicen los parámetros reproductivos de diferentes poblaciones pertenecientes a una misma especie, a continuación presentaré la información descriptiva en diferentes especies de un mismo género y por último, presentaré la evidencia experimental.

## 2.1.- Los antecedentes empíricos descriptivos.

### 2.1.1.- Poblaciones de una misma especie creciendo en condiciones ambientales contrastantes.

Quinn et. al. (1972) estudian la variabilidad en los parámetros reproductivos en poblaciones de Danthonia sericea

creciendo en condiciones contrastantes de humedad y en diferentes latitudes. Ellos encuentran que en las poblaciones creciendo en ambientes secos (donde se presume que haya una limitación en el recurso agua), existe una mayor fecundidad individual, expresada como el número de espiguillas por panícula. Este hecho parece no estar de acuerdo con lo que se esperaría desde un punto de vista teórico, pero por otro lado, encuentran que el tamaño de la semilla también es mayor en ambientes secos, lo que apoya lo que la teoría predice.

Beasleigh y Yarranton (1974), analizan el esfuerzo reproductivo en Equisetum sylvaticum en diferentes estadios sucesionales después de una perturbación por fuego. Encuentran que en un estadio sucesional avanzado, los individuos dedican una menor proporción de sus recursos a la reproducción, apoyando lo que la teoría propone.

Whigham (1974) adopta un enfoque similar al anterior y analiza la proporción de los recursos que se dedica a reproducción vegetativa en poblaciones de Uvularia perfoliata creciendo en ambientes de diferente estadio sucesional. Whigham encuentra que en la población que él llama "Field" y que representa un estadio sucesional menos avanzado, el esfuerzo reproductivo vegetativo es menor que en las pobla-

ciones de ambientes maduros. Este resultado se contrapone con lo propuesto por Williams (1975), en el sentido que en una población sujeta a una baja competencia por recursos, los individuos tenderán a aumentar su reproducción vegetativa, mientras que en ambientes con una alta presión de competencia, los individuos aumentarán proporcionalmente su reproducción sexual.

Abrahamson (1975) analiza también el esfuerzo reproductivo (en este caso de Rubus hispidus) en diferentes estadios de una sucesión. En lo que se refiere al esfuerzo reproductivo sexual, Abrahamson encuentra que para fases seriales avanzadas es menor que para estadios primarios en la sucesión, lo cual concuerda con la teoría. El esfuerzo reproductivo vegetativo, por otro lado, no parece modificarse cuando comparamos diferentes estadios dentro del proceso sucesional. Es importante mencionar que en su trabajo, Abrahamson no consideró la parte radicular de sus plantas, lo cual puede modificar el resultado obtenido por él.

McNamara y Quinn (1977) analizan el esfuerzo reproductivo en poblaciones de Amphicarpum purshii en diferentes ambientes sucesionales. Esta especie tiene reproducción proveniente de flores de polinización cruzada (aéreas) y de flores con autopolinización (subterráneas). Los resul-

tados que obtienen se refieren a que el esfuerzo reproductivo es mayor en las zonas menos perturbadas, lo que parecería ser opuesto a lo propuesto por la teoría. Si se analizan los datos de McNamara y Quinn, se puede apreciar que el aumento en el esfuerzo reproductivo se debe básicamente a un aumento en la reproducción proveniente de flores cleistógamas (provenientes de autopolinización), lo cual sugeriría que en un ambiente saturado, un genotipo dedicará una mayor proporción de sus recursos a actividades no reproductivas sexualmente, asegurando así su permanencia en el ambiente. En este sentido, pienso entonces que existen diferentes formas de aumentar la capacidad competitiva de un individuo, una de ellas es aumentar su biomasa vegetativa ocupando un área mayor (por ejemplo un árbol), pero otra que no parece muy ortodoxa es reproducir el genoma en vez de con divisiones mitóticas con autopolinización. Existen obviamente muchas dudas respecto de las ventajas relativas que provee la reproducción vegetativa en relación a la autopolinización, por lo que la hipótesis presentada podría ser falsa. Si comparamos la reproducción cleistógama en un ambiente saturado, la fecundidad individual aumenta como predice la teoría, además que el esfuerzo reproductivo cleistógamo aumenta también.

2.1.2.- Especies de un mismo género creciendo en condiciones ambientales contrastantes.

Gaines et. al. (1974) analizaron el esfuerzo reproductivo en cuatro especies de Helianthus, que habitan ambientes sucesionales de distinto grado de madurez. Sus resultados estan de acuerdo con lo esperado por la teoría, de tal manera que la especie que habita ambientes mas inmaduros, Helianthus annuus ejerce un mayor esfuerzo reproductivo que aquella que vive en el ambiente mas maduro, H. hirsutus. Gaines et. al., comparan el esfuerzo reproductivo de una especie anual y tres perennes cosechando a los individuos al mismo tiempo, sin considerar variaciones en la edad para las especies perennes. Este hecho hace que los datos que presentan deban tomarse con reservas.

McNaughton (1975) analiza los parámetros reproductivos (no el esfuerzo reproductivo) de tres especies del género Typha, sujetas a diferentes condiciones ambientales. La comparación la hace entre poblaciones de una misma especie, por un lado, y entre las tres especies, por el otro. Los resultados de McNaughton se pueden resumir como sigue: La población que presumiblemente es mas p (porque vive en un ambiente impredecible), produce mas frutos, de menor tamaño y mas biomasa total, si comparamos poblaciones de diferentes especies. Esta tendencia no se observa al hacer

la comparación entre diferentes poblaciones de una misma especie. Es importante mencionar que McNaughton es el único (de los trabajos revisados hasta aquí), que intenta caracterizar el ambiente donde viven las poblaciones bajo estudio, ya que todos los autores anteriores presentan estimaciones de variables que no se conoce de cierto que sean diferentes entre las zonas, así nos encontramos con caracterizaciones como sitio "seco" vs. sitio "húmedo", que dan una idea de las condiciones, pero que no las describen con precisión. Es por ello que McNaughton puede decir que la población es más r en cuanto a la temperatura, ya que presenta datos de predecibilidad de la variable temperatura.

Werner y Platt (1976) comparan las características de los propágulos sexuales de seis especies de Solidago que cohabitan en ambientes con diferente grado de madurez. Ellos encuentran que los propágulos del sitio que llaman pradera ("prairie"), son mayores que los del sitio maduro y además, tienen menos capacidad de dispersión, que es una consecuencia de su mayor peso. Estos datos sí están de acuerdo con lo propuesto por Williams (1975) en el sentido de que en ambientes de baja competencia, los individuos tienen una menor capacidad dispersora, pero no concuerda con lo propuesto por Levin (1974), quien espera un mayor tamaño de los propágulos en un genotipo sujeto a una selección K; Gaines

et. al., encuentran que para la especie de Helianthus en la que se esperaría una selección  $r$  (H. annuus), el tamaño de las semillas es el mayor de las cuatro especies analizadas.

Wilbur (1977) compara las características reproductivas con las características ambientales de siete especies del género Asclepias. El ambiente es dividido por Wilbur en tres variables; la primera de ellas es la predecibilidad del ambiente, que Wilbur estima usando la mortalidad individual de un año al siguiente. La segunda de ellas es el ambiente competitivo de las distintas especies que es estimado usando la proporción de individuos que se reproducen (aquí Wilbur está suponiendo que si hay mayor grado de competencia, los individuos se reproducirán menos, ya que dedicarán una mayor proporción de sus recursos a enfrentar a sus competidores). La tercera variable que se considera en este trabajo es el grado de herbivorismo sufrido por cada especie, que se estima como la proporción de individuos dañados por depredadores. Por otro lado, Wilbur caracteriza la reproducción de las especies, usando variables como número de semillas por individuo, tamaño de las semillas, etc., además de considerar algunas características demográficas como son, por ejemplo, la germinación y sobrevivencia de plántulas. Usando entonces distintas variables reproduc

tivas, Wilbur caracteriza la afinidad de las especies usando un análisis estadístico multivariado, de tal forma que conoce con precisión la distancia en este "espacio reproductivo", de  $n$  dimensiones entre cada especie y por lo tanto, su afinidad en este sentido. Wilbur lleva a cabo el mismo análisis para las variables ambientales, de tal forma que cada especie tiene, entonces, una determinada posición en el espacio ambiental y en el espacio reproductivo. El análisis que hace a continuación es obvio, se pregunta si dos especies que están cercanas en el espacio reproductivo, lo están también en el espacio ambiental. Los resultados obtenidos son los siguientes:

a) Se pueden agrupar las seis especies (ya que una de ellas se descartó porque constaba de 40 individuos, que es una muestra muy pequeña) en 4 grupos:

b) El primer grupo lo forman A. verticillata y A. incarnata, que comparten las siguientes características:

- i) Bajo herbivorismo
- ii) Alta competencia
- iii) Alta impredecibilidad del ambiente
- iv) Alto número de umbelas por rama

c) El segundo grupo lo forma nada más A. tuberosa, cuyas características son:

- i) Alta predecibilidad del ambiente
- ii) Bajo número de semillas por vaina

d) El tercer grupo lo forman A. exaltata y A. viridiflora que presentan:

- i) Alto herbivorismo
- ii) Baja competencia
- iii) Pocas vainas por umbela
- iv) Pocas semillas por vaina
- v) Alta predecibilidad
- vi) Presencia de estructuras secundarias de reserva

e) El último grupo está formado solo por A. syriaca que presenta:

- i) Alta capacidad colonizadora
- ii) Alta producción de semillas

Resumiendo, podemos decir que la teoría de limitación de los recursos parece aquí cumplirse en parte. Cuando hay alta predecibilidad del ambiente, la reproducción es menor y viceversa, mientras que cuando tenemos diferencias en la competencia, la reproducción se comporta no solo contra la teoría, sino siguiendo un patrón de comportamiento variable. En el caso del grupo uno, por ejemplo, tenemos que el ambiente es menos predecible y más competitivo y en el grupo tres,

por otro lado, tenemos un ambiente mas predecible y menos competitivo. Desde mi punto de vista, esta discrepancia con la conceptualización teórica se debe principalmente a la forma de estimación de las variables ambientales. Por ejemplo, la competencia se evalúa obteniendo la proporción de individuos reproductivos. Este parámetro puede, en algunos casos, estimar la competencia, pero es claro que en otros puede deberse a, ya sea una severa defoliación por herbívoros, o simplemente a una restricción de recursos debida a impredecibilidad del ambiente.

## 2.2.- Los antecedentes experimentales.

Harper y Ogden (1970) analizan la dependencia del esfuerzo reproductivo en relación a la densidad\* Aparentemente, aún cuando ellos comentan lo contrario, sí existe una dependencia del esfuerzo reproductivo respecto de la densidad, de tal manera que a mayor densidad, la proporción de los recursos dedicados a la reproducción es menor, hecho que predice la teoría.

Gadgil y Solbrig (1972) aportaron probablemente las primeras evidencias claras que apoyan la teoría de distribución de recursos. Usando diferentes biotipos de Taraxacum \*Ellos en realidad modifican la cantidad de suelo/individuo y no la densidad.

officinale (caracterizados con el uso de isoenzimas), provenientes de ambientes con distintos grados de perturbación, probaron que aquellos biotipos que provienen de áreas perturbadas tienen menor capacidad competitiva y un mayor número de cabezuelas por individuo, que aquellas que provienen de ambientes menos perturbados en condiciones experimentales.

Ogden (1974) trabajó en condiciones experimentales con Tussilago farfara y encontró que si modificaba la densidad, se modificaba la proporción de los recursos dedicados a la reproducción vegetativa, mientras que la proporción dedicada a la reproducción sexual se mantenía invariable. Si se aumenta la densidad, se disminuye el esfuerzo reproductivo vegetativo, lo cual concuerda con la hipótesis de Williams (1975) que dice que en un ambiente con una baja presión competitiva, se dedicará, si se puede elegir, una mayor proporción a actividades reproductivas vegetativas.

Kawano (1975) reporta el efecto de diferentes condiciones de densidad y cantidades de nitrógeno en el esfuerzo reproductivo de Coix Lacryma-Jobi v. Ma-yuen (Liliaceae), encontrando que existe una gran plasticidad en este parámetro. Aumentando la densidad 20 veces, Kawano encuentra que el esfuerzo reproductivo cambia de 20 a 40%, mien-

tras que al aumentar la cantidad de nitrógeno 10 veces, el esfuerzo reproductivo va de 6 a 26%. Los datos anteriores concuerdan con la hipótesis que en densidades mayores o con cantidades menores de recursos, el esfuerzo reproductivo disminuye. Junto con el cambio en esfuerzo reproductivo, Kawano encuentra que el número de semillas se modifica hasta 30 y 70 veces con los cambios mencionados. Un hecho pocas veces observado y que Kawano encuentra para Coix, es que el tamaño de la semilla se modifica en un 30% cuando la fertilidad del suelo se aumenta en 10 veces, mientras que al cambiar la densidad en 20 veces, el tamaño de la semilla apenas se modifica en un 4%. Este hecho ya había sido comentado por Harper, Lovell y Moore (1970), en el sentido que, de los parámetros reproductivos, el tamaño de la semilla es el menos plástico. Creo que aunque los datos de Kawano están de acuerdo con lo propuesto, el grado de plasticidad (30%), es particularmente alto.

Hickman (1977) analiza el esfuerzo reproductivo de cinco poblaciones de Polygonum cascadense creciendo en ambientes con diferente "stress" de densidad. Hickman obtiene que el esfuerzo reproductivo es mayor en la población sujeta a una competencia menor, lo cual apoya la teoría. En condiciones experimentales, Hickman prueba que las diferencias encontradas en condiciones naturales desaparecen. Es-

te hecho sugiere que muy probablemente las diferencias en el esfuerzo reproductivo de poblaciones de una misma especie no son mas que diferencias en la plasticidad de la población y no tienen un basamento genético.

Holler y Abrahamson (1977) y Abrahamson y Hershey (1977), utilizan un enfoque similar al de Hickman y obtienen resultados similares en Fragaria virginiana e Impatiens capensis respectivamente, de tal forma que encuentran que las poblaciones tienen esfuerzos similares al ser crecidas en condiciones de invernadero. Holler y Abrahamson, además, probaron que el esfuerzo reproductivo total es mayor cuando la densidad es menor y esto se debe a que el esfuerzo reproductivo vegetativo es el que aumenta, manteniéndose el sexual sin cambios en distintas densidades. Este hecho es el mismo observado por Ogden (1974) para Tussilago farfara.

Van Andel y Vera (1977) analizan el esfuerzo reproductivo en función de la cantidad de nutrientes en dos especies, Senecio sylvaticus y Chamaenerion angustifolium. En Senecio, la concentración de nutrientes no influye en el esfuerzo reproductivo total, pero sí modifica el esfuerzo dedicado a las semillas, siendo mayor al aumentar los nutrientes. En Chamaenerion ocurre algo similar, de tal forma que al haber mas nutrientes, el esfuerzo reproductivo total aumenta. El

esfuerzo reproductivo dedicado a semillas aumenta en tres veces, mientras que el dedicado a los anexos reproductivos aumenta media vez solamente.

Por último, Law, Bradshaw y Putwain (1977) analizan en condiciones experimentales, los parametros del ciclo de vida de poblaciones de Poa annua que provienen de zonas donde se asume que existen condiciones de selección r y K. Ellos prueban que los estrategas supuestamente r tienen una mayor tasa intrínseca de crecimiento, una longevidad menor, una fase prerreproductiva menor y un mayor número de semillas, que ellos equiparan con esfuerzo reproductivo. Creo que el enfoque usado por estos autores, unido con observaciones de campo para una especie, responderá en forma adecuada las preguntas que han surgido durante esta introducción.

## OBJETIVOS

- 1.- Establecer la dinámica de la distribución de materia seca en individuos de Astrocaryum mexicanum.
- 2.- Apoyar o descartar la idea, generalizada en la literatura, de que la reproducción disminuye la sobrevivencia de los individuos de la palma.
- 3.- Reforzar la hipótesis de Schaffer (1974b), de que en una especie iterópara se espera que la sumatoria de la tasa de reemplazo y la fecundidad efectiva tiene un óptimo en edades intermedias.
- 4.- Comparar el esfuerzo reproductivo de individuos de "chocho" en ausencia y presencia de perturbación causada por la caída de un árbol del estrato superior.

## MATERIALES

### 1.- Zona de trabajo.

La zona donde se desarrolla este estudio es una comunidad de Selva Alta Perennifolia (Miranda y Hernández, 1963), situada en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", de la Universidad Nacional Autónoma de México. La Estación está localizada en el sureste del Estado de Veracruz. El clima en el área es de los mas húmedos, del tipo A de Köppen, con una temperatura promedio anual de 23.4° C y una precipitación total estimada de 4500 mm. Los suelos de la zona son de origen volcánico, con un pH entre 4.5 y 5 (Flores, 1971) y muy buen drenaje. Una descripción mas completa de la zona ha sido publicada (Piñero, Sarukhán y González, 1977).

### 2.- Especie de estudio.

Astrocaryum mexicanum Liebm., objeto de este estudio, es una palma del estrato inferior de la selva (0-10 m.). Los individuos pueden tener hasta siete metros de altura, con un promedio para los individuos adultos de 2.5 m. Estructuralmente, es la especie con un mayor índice de domi-

nancia (Sarukhán, 1968), llegando a tener densidades de hasta 1,500 individuos por Ha. (Piñero et. al., 1977).

La época de floración de esta palma se inicia a fines de marzo, prolongándose hasta mediados de mayo. Las flores se producen en una inflorescencia que puede tener en tre 30 y 90 raquillas que contienen alrededor de 100 flores masculinas cada una. Dos terceras partes de las raquillas tienen en su base una flor femenina. La inflorescencia es receptiva durante aproximadamente 24 horas, en las que es visitada por una gran cantidad de insectos. Una vez fertilizada, la flor femenina se desarrolla hasta convertirse en un fruto maduro que contiene un solo embrión viable. Este proceso se lleva a cabo entre los meses de mayo y septiembre. A fines de este último mes, los frutos caen al suelo, germinando entre los meses de marzo y junio del siguiente año, permaneciendo en el suelo latentes entre 6 y 8 meses. Un individuo se empieza a reproducir entre los 40 y los 50 años de vida, pasando por varios periodos morfológicamente diferentes.

## MÉTODOS

La información que presentaré proviene metodológicamente de dos fuentes. Una de ellas es la fuente demográfica que ha contribuido a conocer las edades de los individuos, así como su programa reproductivo y la otra, es la metodología de cosecha, llevada a cabo con el objeto de conocer la distribución de la biomasa en A. mexicanum.

La información demográfica ha sido recopilada de la observación y descripción estructural de 6 sitios permanentes de observación que tienen densidades de la palma entre 60 y 170 ind./600 m<sup>2</sup>, datos que en su mayoría ya han sido publicados (Piñero et. al., 1977).

Los datos sobre el peso seco de los individuos proviene de la cosecha de individuos que no pertenecen a las poblaciones en permanente observación. Así, se han cosechado, tratando de cubrir todo el intervalo de variación de la especie dentro de la zona de trabajo, 30 inflorescencias, 73 infrutescencias, 600 frutos, 29 individuos entre 1 y 8 años de edad, 12 individuos entre 9 y 15 años, y 12 individuos entre 16 y 100 años de vida. Todos los individuos mencionados fueron cosechados con sistema radiocular, exceptuando 6 de los individuos entre 16 y 100 años. Una vez cose-

chados, los individuos se separaron en las siguientes partes: tronco, lámina foliar, pecíolos, tocón (parte del tronco de donde crecen las raíces adventicias, localizado en la parte basal del mismo), raíces, anexos reproductivos (espata, eje de la inflorescencia, ejes de las raquillas y flores masculinas) y por último, frutos. Las hojas se midieron en su longitud y amplitud; se cortaron tramos de tronco de 10 cm. de longitud, anotándose su posición relativa en el tronco para buscar relaciones entre su peso y su posición. Se midió la longitud de la espata de cada infrutescencia, el número de frutos viables, de flores femeninas no desarrolladas y de cicatrices en el eje de la inflorescencia, con el objeto de discriminar entre el número posible y real de frutos viables. Cada parte separada se secó entre 4 y 5 días a 80° C, hasta obtener el peso constante.

Astrocaryum mexicanum, como cualquier otra especie perenne, tiene partes caducas: las hojas y las estructuras reproductivas después de producirse, se caen. Si queremos entonces obtener una estimación mas precisa de la inversión de energía, expresada como peso seco, en diferentes estructuras de un individuo, deberemos entrar a estimar el tamaño y peso de las estructuras que, aunque ya no están en el individuo, sí han formado parte de él y por ello representan un cierto gasto de recursos. A continuación, describiré el

método seguido para estimar el peso de las partes caducas en un individuo promedio de A. mexicanum.

1.- Estimación de la biomasa foliar.

Dado que existe una estrecha relación entre la altura de un individuo y el número de cicatrices foliares existentes en el tronco (Sarukhán, 1978), podemos asignarle a cada hoja una posición en el tronco y por ello, una altura definida dentro de él. La figura 4 muestra la relación que existe entre la posición que ocupa una hoja y su peso seco para los individuos de la palma cosechados fuera de los sitios permanentes de observación. Como se puede observar, aunque existe cierta variación, se puede correlacionar en una forma confiable la posición de una hoja en el tronco y su peso seco, a un nivel de significancia de 0.1%. Ya que la variabilidad es mayor en alturas mayores, la estimación por encima de la posición 150 es un poco peligrosa, ya que no se puede asegurar si la relación lineal se mantendrá para hojas que pertenecen a individuos de 75 años (150 cicatrices) y mayores. Un individuo de Astrocaryum mexicanum puede llegar a alcanzar los 125 años, por lo que la relación de la figura 4 no funciona para aproximadamente los últimos 50 años de vida. Es por lo anterior que para estimar el peso seco total de una hoja a partir de la posición

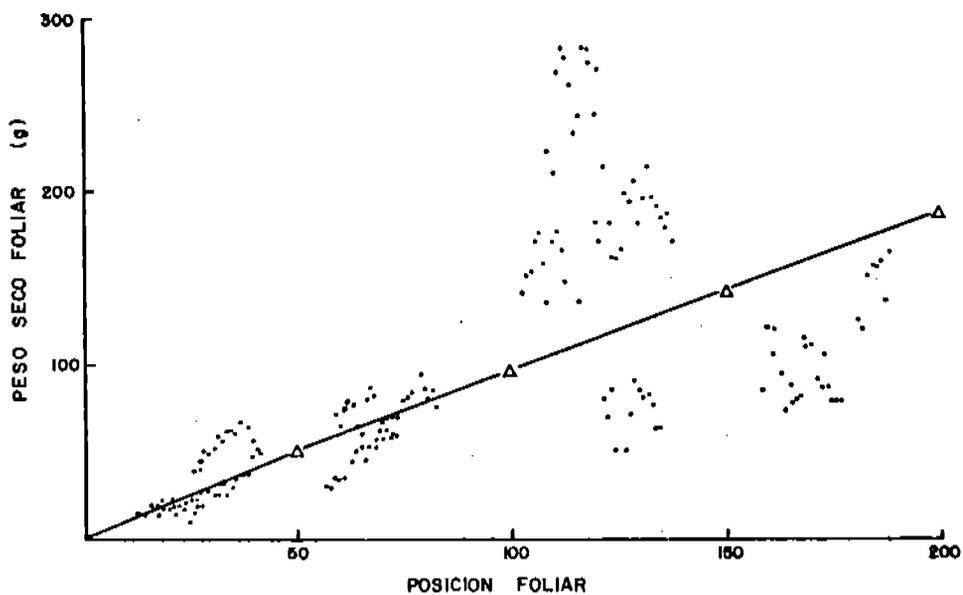


Figura 4.-Peso seco de una hoja en función de la posición que ocupa en el tronco para los individuos cosechados de Astrocaryum mexicanum. Los parámetros de la regresión y la correlación son  $r=0.84409$ ,  $y=1.21 x^{0.95}$ ,  $p < 0.1\%$ .

151, se usó un método indirecto. Por un lado, se puede correlacionar la altura a la que se encuentra una hoja y la longitud de la lámina foliar para 112 individuos elegidos al azar en los sitios permanentes de observación (figura 5) y por otro, encontramos una estrecha relación entre la longitud de la lámina foliar y el peso seco total con una función parabólica, para 183 hojas muestreadas fuera de los sitios de observación; de esta forma podemos, a partir de la posición de una hoja, conocer su peso total esperado utilizando ambas relaciones. De esta manera se estimó el peso seco foliar para cada hoja caída entre las posiciones 151 y 254 (esta última de un individuo de 125 años) y se puede también obtener el peso seco total foliar, sumando los pesos individuales a lo largo de toda la vida de un individuo promedio de la palma.

## 2.- Estimación de la biomasa reproductiva.

Para estimar que cantidad de biomasa seca reproductiva es producida en la vida de un individuo promedio de A. mexicanum, se agruparon a los individuos de los sitios permanentes de observación en categorías de edad de 10 años cada una. Por otro lado, se obtuvo el total de frutos producidos por cada individuo de los sitios permanentes de obser

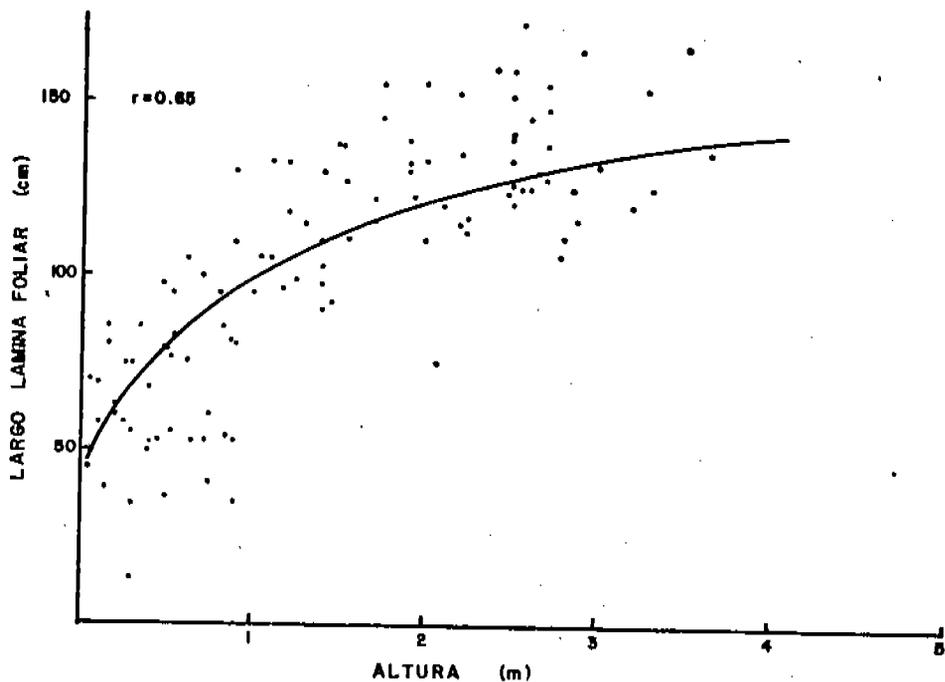


Figura 5.- Longitud de la lamina foliar promedio de las hojas de los individuos de seis sitios permanentes de observación, en función de la altura (Piñero, Sarukhán y González, 1977). Los parámetros de la correlación y la regresión son:  $r = 0.65$ ;  $y = 26.56 x^{0.28}$ ;  $p < 0.1\%$ . De esta correlación y la obtenida entre la longitud foliar y el peso seco (en g.), se obtiene para la relación entre la altura y el peso seco foliar,  $y = 76.48 x^{0.107}$ , donde  $y$  es el peso promedio de una hoja en g. y  $x$  expresa la altura en cm.

vación para el año de 1976. Este valor se transformó a peso seco total reproductivo usando una correlación lineal (nivel de confianza de 0.01%), entre número de frutos y peso seco total de la infrutescencia, obtenida de datos para 33 infrutescencias maduras cosechadas fuera de los sitios permanentes de observación. Así, se puede calcular el peso seco total reproductivo que se espera produjo cada individuo en 1976. Para cada categoría de edad, se obtuvo el promedio de peso seco total reproductivo, el cual se multiplicó por 10 años para obtener el total producido por un individuo promedio en cada categoría de edad de 10 años. Existe un hecho importante y es que en la etapa reproductiva, un individuo no se reproduce cada año, por lo que existe cierta probabilidad de que un individuo de una categoría de edad determinada, produzca flores y frutos. Esta probabilidad (número de individuos reproductivos en una categoría/número total de individuos de la categoría considerada), se muestra en la figura 6 como una función de la edad para el año 1976. Es por esta razón que el valor del peso seco total reproductivo en cada categoría, se multiplicó por la probabilidad que tiene un individuo de reproducirse, para obtener un estimado más realista del total de biomasa invertida en funciones reproductivas. Los valores para cada categoría nos ayudarán, entonces, a obtener la biomasa total reproductiva que dedica un individuo promedio de la palma hasta cualquier edad.

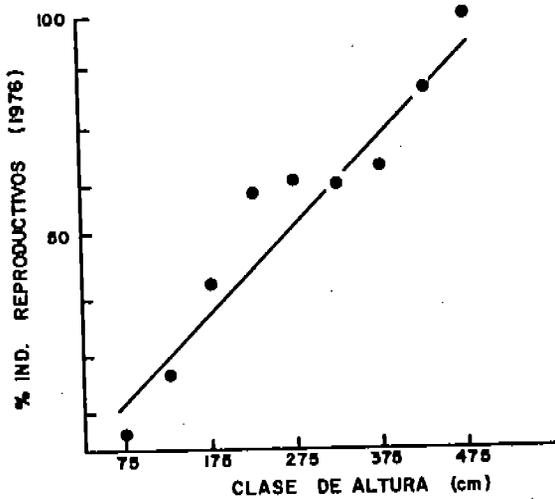


Figura 6.-Probabilidad de reproducción para el año de 1976 de los individuos de los sitios permanentes de observación, en función de la altura.

El tronco y el tocón son estructuras cuya biomasa se va acumulando a lo largo de la vida de los individuos y es por ello que se puede calcular el peso seco total de ellos estableciendo una correlación entre la biomasa en pie y la edad. Los datos presentados en la figura 7 son los obtenidos para el tronco y se obtuvieron de los individuos cosechados fuera de los sitios permanentes de observación. Las tres correlaciones para tronco, tocón y raíz son lineales y confiables a un nivel de significancia de 0.01%. De la forma mencionada, se puede obtener el peso seco total dedicado a cada una de estas tres estructuras de la palma y por lo tanto, estimar el porcentaje del total que representa cada una. Es importante hacer notar que en el caso de la raíz, no tenemos una idea clara acerca de la velocidad de recambio que tiene y en la estimación que presentamos, estamos asumiendo que la raíz ya producida no se desprende, sino que se acumula a lo largo de la vida de un individuo.

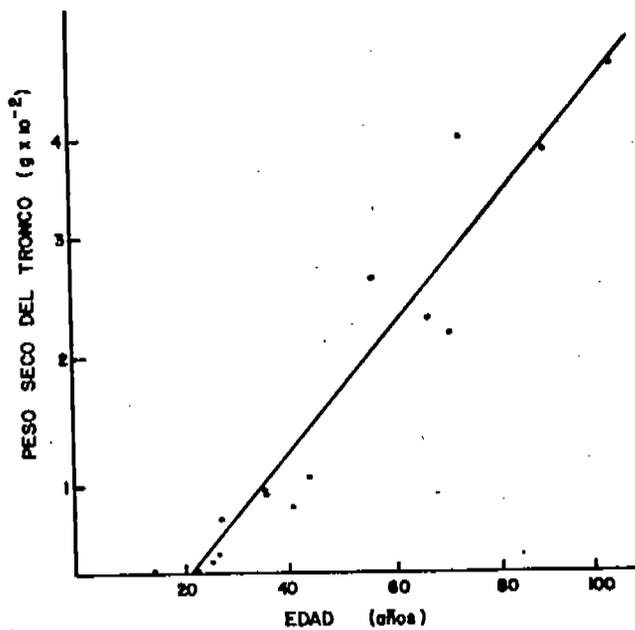


Figura 7.-Relación entre la biomasa del tronco y la edad de los individuos cosechados de Astrocarpum mexicanum. Los parámetros de la regresión y la correlación son:  $r=0.95877$ ,  $y=61.85x - 1383$ ,  $p < 0.1\%$ .

## RESULTADOS Y DISCUSION

### 1.- Biomasa en pie.

#### 1.1.- En función de la edad.

La figura 8 presenta la relación encontrada entre la biomasa total en pie, en la época de producción de frutos, y la edad de los individuos cosechados de A. mexicanum. Puede observarse que existe una relación log-log entre las dos variables, con un coeficiente de correlación de 0.97766, significativo a un nivel de 0.1%. Esta misma relación ha sido descrita ya para algunas especies, pero en general, la relación observada en ellas es una curva sigmoide. Tal es el caso de Helianthus annuus (Evans, 1972), Senecio vulgaris, (Harper y Ogden, 1970), Tussilago farfara (Ogden, 1974), Allium Victorialis ssp. platyphyllum (Kawano y Nagai, 1975), Ranunculus repens, R. acris y R. bulbosus (Sarukhán, 1976) y de Fragaria virginiana (Holler y Abrahamson, 1977). Por otro lado, Bannister (1970), describió una relación como la observada en la figura (log-log), para otra palma tropical, Euterpe globosa y Kawano y Nagai (1975), encontraron lo mismo para Allium moranthurum. La diferencia encontrada entre las palmas y las otras especies mencionadas puede deberse a dos causas principalmente. La primera de ellas es que la

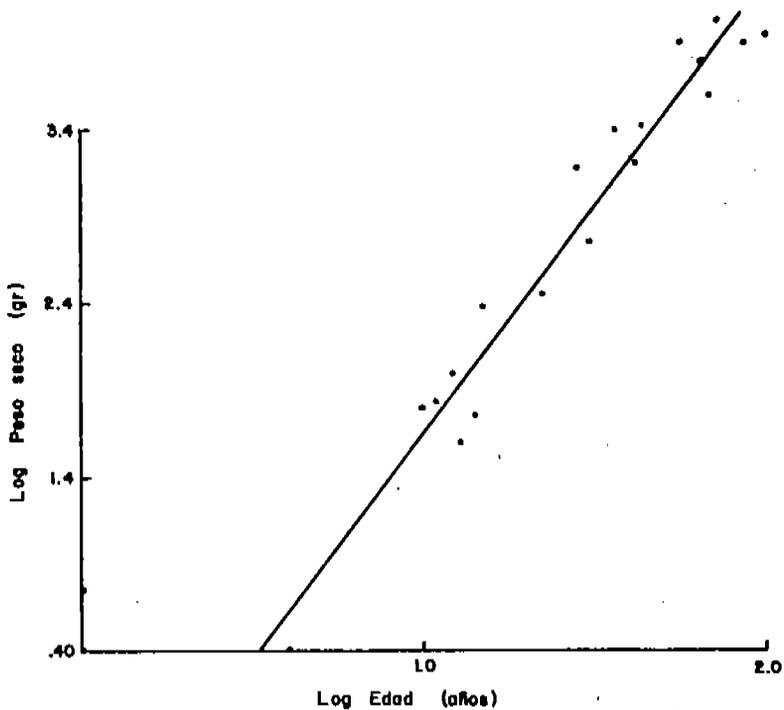


Figura 8.- Relación entre la edad y el peso seco total en pie para los individuos cosechados de *A. mexicanum*. Los parámetros de la correlación y la regresión son:  $r = 0.97766$ ,  $\log y = 2.63 \log x - 0.98$ ,  $p < 0.1\%$ .

forma de crecimiento de unas y otras es diferente, de tal manera que las palmas y A. monanthum tienen un crecimiento monopódico sin la presencia de ramas secundarias, por lo que todas las estructuras de conducción de las hojas se conservan en el tallo durante toda la vida del individuo. Para todas las demás especies mencionadas, exceptuando Allium Victorialis ssp. platyphyllum, el crecimiento es simpódico, de tal forma que las estructuras de conducción de las hojas son caducas.

La segunda causa por la cual se tienen diferencias en la relación biomasa en pie - edad, se puede deber a que en las palmas no tenemos una fase en la que el crecimiento se detiene al final de la vida de los individuos, lo cual provoca finalmente una muerte por senilidad. En el caso de Astrocaryum en particular, sabemos que una alta mortalidad en los adultos se debe a caída de ramas o árboles completos. (hemos visto morir a 4 individuos adultos de "chocho" entre 1975 y 1978, de los que 3 murieron por caídas de ramas o árboles y 1 por ataque de hongos). Este hecho puede entonces provocar que en un ambiente como el de "Los Tuxtlas", la caída de arboles y ramas "impide" el que un individuo de "chocho" muera por senilidad. Yo predeciría entonces que en un ambiente con menor frecuencia de caída de ramas y árboles, los individuos de Astrocaryum mexicanum, deben alcan

zar alturas mayores y presentarán una relación edad - biomasa en pie con una forma sigmoide.

1.2.- Distribución de la biomasa en pie en un individuo promedio.

La figura 9 muestra la forma como se distribuye la biomasa en pie entre distintas estructuras de un individuo medio de "chocho" durante el período reproductivo (entre 3 y 4 meses del año; en ella se observa que, a medida que un individuo tiene una mayor edad, la proporción de su biomasa en pie contenida en el tronco, empieza siendo cero en los primeros años de la vida, pero en el año 100 es ya un 50% de la biomasa total en pie. Una tendencia similar de acumulación de materia seca, se obtiene para la raíz, que en las primeras etapas de la vida es alrededor de 20%, disminuyendo posteriormente (hasta el año 10 aproximadamente) hasta un 10% y luego volviendo a aumentar, pero lentamente, hasta un 20%, otra vez en el año 100.

Las hojas presentes en un individuo siguen un patrón diferente, iniciando la vida con una muy alta proporción de la biomasa en pie (alrededor de 80%), disminuyendo constantemente hasta alcanzar en el año 100 un valor de 20%. Considero de importancia que se analice esta distribución de la

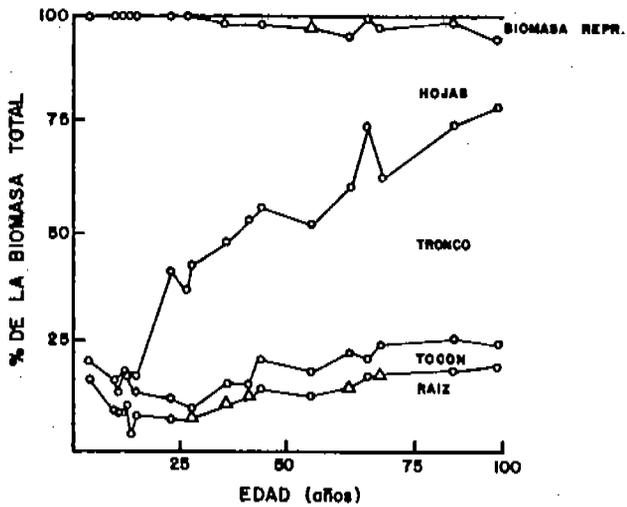


Figura 9.- Distribución de la biomasa seca en pie de los individuos cosechados de Astrocaryum mexicanum, en función de su edad.

biomasa en pie como una función del conocimiento de la proporción de tronco, que de hecho está vivo, o conocer la proporción del presupuesto anual que es dedicado a tronco. Es por lo anterior que conocer la distribución de biomasa en pie de una especie no tiene mucho significado biológico, ya que para diferentes especies debemos esperar distinta duración de diferentes estructuras y, por otro lado, dentro de una especie existen diferentes esperanzas de vida de estructuras como troncos, ramas, flores, hojas y frutos. Si, entonces, queremos probar la validez de la teoría de selección  $r$  y  $K$  en especies perennes, no es válido el uso de la distribución de la biomasa en pie, y desde luego, siempre "comprobaremos" la teoría, dado que los árboles tienen, en pie, una mayor proporción de su biomasa como estructuras vegetativas que una hierba anual. Es la proporción de la energía dedicada en un mismo intervalo de tiempo el parámetro que ha sido propuesto como sujeto a selección y no la proporción de la biomasa en pie. Algunos de los primeros trabajos publicados sobre este tema (Abrahamson y Gadgil, 1973; Gaines, et. al., 1974), contienen este error de método, por lo que se deben de tomar los resultados obtenidos con cierta reserva.

## 2.- Biomasa total y anual producida

### 2.1.- En función de la edad.

La figura 10 muestra la dinámica de acumulación de toda la biomasa producida en la vida de un individuo de "chocho", de tal forma que se está expresando la biomasa invertida en cada estructura, aún cuando el individuo se haya deshecho ya de ella. Analizando los datos de esta manera, estoy evitando el problema mencionado en el párrafo anterior, en el sentido de considerar la biomasa en pie como el parámetro sujeto de selección natural. Se aprecia en la figura 10 que la dinámica de acumulación de materia orgánica producida describe una función no lineal, en la que la pendiente va aumentando a medida que el individuo tiene una mayor edad. Este hecho concuerda con lo obtenido en la figura 11, en la que se relaciona la producción neta anual a lo largo de la vida de un "chocho", ya que se observa como la producción neta crece primero rápidamente y al final tiende a mantenerse alrededor de 600 g de peso seco por año, lo cual sugiere que en su parte final, la curva ilustrada en la figura 10 tiene una pendiente de 600 g/año. Un hecho importante es que como puede observarse, la biomasa de A. mexicanum en pie, aumenta continuamente con la edad (fig. 9), así como también aumenta la produc

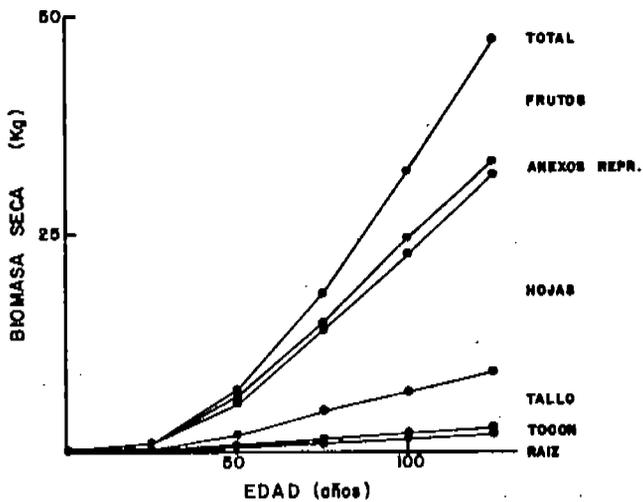


Figura 10.- Dinámica de la acumulación de la biomasa seca total a lo largo de la vida de un individuo promedio de Astrocaryum mexicanum. El área entre las curvas representa la cantidad de biomasa acumulada en cada una de las partes de la palma.

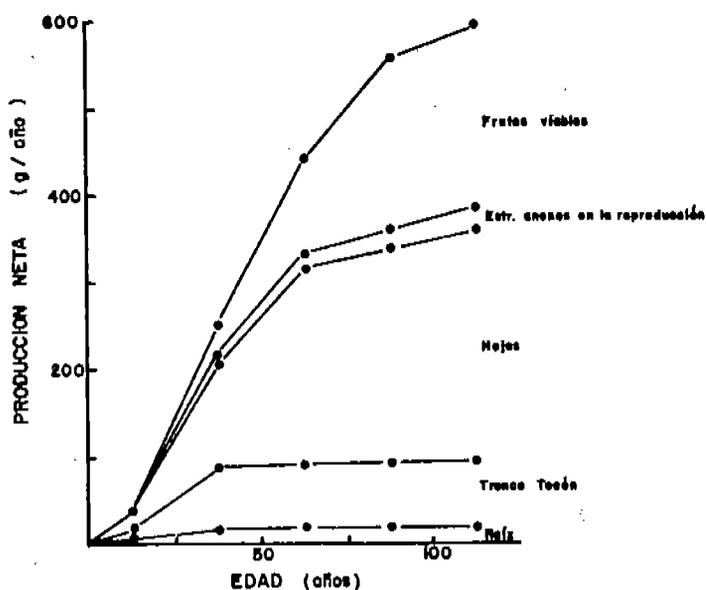


Figura 11.- Relación entre la edad y la producción neta de un individuo promedio de Avrocaryum mexicanum. La producción neta - representa la cantidad de biomasa seca fijada durante un año como cada una de las estructuras de la palma.

ción anual (al menos hasta los 125 años). Es por las anteriores razones que, siguiendo el razonamiento de Schaffer, (1974b), en A. mexicanum, esperamos un continuo aumento del esfuerzo reproductivo con la edad, dado que el tamaño y la producción anual del individuo, aumentan con ella, como está mostrado en las figuras 9 y 11.

## 2.2.- Distribución de la biomasa producida en un individuo promedio.

Con el objeto de conocer el presupuesto energético en un individuo promedio de A. mexicanum, se construyeron las figuras 12 y 13, en las que se aprecia la proporción de los recursos (de toda la vida, fig. 12 y anual, fig. 13) de un individuo.

### 2.2.1.- Biomasa en raíz.

Como se puede apreciar en las figuras 12 y 13, la proporción de la biomasa dedicada a la raíz, disminuye a medida que el individuo es mayor. Esto puede significar que a medida que el individuo crece, requiere menos del establecimiento de un "territorio" que lo haga competitivamente adecuado.

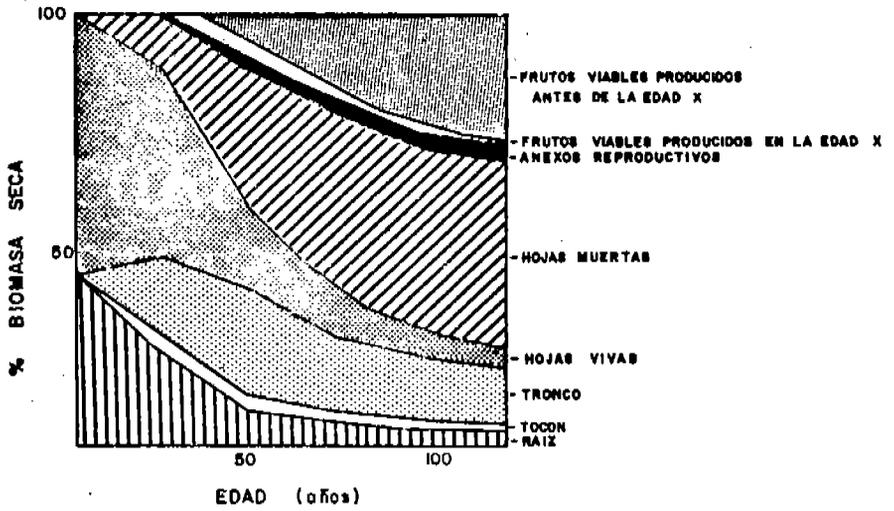


Figura 12.-Distribución de la biomasa seca total producida durante toda la vida de un individuo promedio de Atractocaryum mexicanum.

En este sentido podemos proponer que en las primeras etapas del ciclo de vida es ventajoso que una mayor proporción de los recursos se dedique a estructuras de sostenimiento y/o absorción. A este respecto, se ha comentado (Levin, 1974), que son aquellas semillas con una mayor cantidad de reservas, las que en ambientes competitivos, son más adecuadas y este hecho se relaciona con la capacidad en las semillas mencionadas, de poner a mayor altura sus hojas, por un lado y establecer un buen sistema radicular, por el otro, sin necesidad de obtener recursos del ambiente que se asume muy competitivo. Tal parece ser el caso de Astrocaryum mexicanum, en el que en las primeras etapas del ciclo vital, la proporción de sus recursos dedicados a raíz y hojas es de 40 y 60%, respectivamente.

Analizando la literatura, nos encontramos con que el patrón de distribución de raíces como el observado en el "chocho", se presenta en todas las especies para las que se conoce esta dinámica. Tal es el caso de Impatiens parviflora (Evans y Hughes, 1961), Tussilago farfara (Ogden, 1974), Senecio vulgaris y Chrysanthemum segetum (Harper y Ogden, 1970), Allium monanthum (Kawano y Nagai, 1975) y Ranunculus repens, R. acris y R. bulbosus (Sarukhán, 1976). Esta generalidad en la respuesta de especies tan diferentes y de hábitos tan contrastantes como Senecio vulgaris que es una

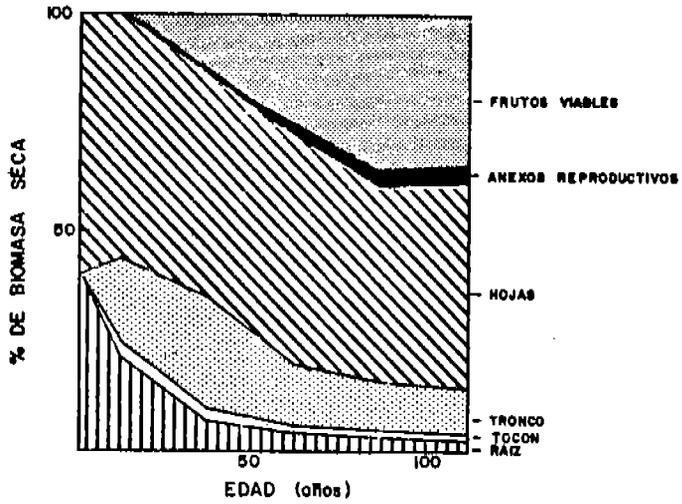


Figura 13.-Distribución de la biomasa seca producida durante un año, para un individuo promedio de A. mexicanum.

maleza y Astrocaryum mexicanum que vive en un ambiente mas predecible, sugiere que no es un parámetro que depende del hábito de la especie estudiada.

Existe evidencia de que en árboles tropicales (Connell, 1970), la lucha por la existencia es mayor en etapas tempranas del ciclo de vida que en las mas tardías, es por ello que la respuesta en la dinámica de la distribución de raíces durante la vida de un individuo, puede estar expresando que el "stress" por los recursos del suelo en el "chocho", es mayor en etapas tempranas del ciclo de vida. Análisis por edades del crecimiento de esta planta (Piñero y Sarukhán, en preparación), apoyan la hipótesis presentada, ya que existe una mayor variabilidad en el crecimiento en etapas tempranas del ciclo de vida. En virtud de que el comportamiento descrito se presenta en todas las especies estudiadas hasta la fecha, podemos entonces generalizar el resultado obtenido por Connell y esperar que en todas las especies las etapas juveniles sufran mas la lucha por la existencia que las etapas adultas. Los razonamientos expresados son aplicables también a la dinámica en la distribución del tronco, si consideramos que confiere ventaja competitiva, dado que coloca al aparato fotosintético a una mayor altura.

### 2.2.2.- Biomasa en hojas.

En la dinámica de la distribución de la biomasa dedicada a estructuras fotosintéticas, no existe un resultado tan generalizado como el obtenido para raíz. En el caso de las hojas, se han obtenido tres resultados generales. El primer comportamiento general se puede describir como "la proporción de la biomasa invertida en hojas, aumenta en las primeras etapas de la vida y posteriormente empieza a disminuir en relación directa al aumento en la proporción de la biomasa dedicada a actividades reproductivas sexuales". Este resultado se ha obtenido para Allium Victorialis ssp. platyphyllum, (Kawano y Nagai, 1975), Ranunculus bulbosus y R. acris (Sarukhán, 1976), Chrysanthemum segetum y Senecio vulgaris (Harper y Ogden, 1970) y para Tussilago farfara (Ogden, 1970), y sugiere que existe un compromiso en la distribución de los recursos, de tal forma que si se necesita para producir flores, se deja de producir o se produce menos de estructuras fotosintéticas.

El segundo comportamiento general en la dinámica de la distribución de biomasa a hojas, se frasearía en la misma forma que se hizo en el primer caso, pero con la diferencia de que la proporción de biomasa dedicada a hojas, disminuye en el momento que empiezan a aumentar o las estructuras

reproductivas, vegetativas o el órgano de perennación como es el estolón en Ranunculus repens, el cormo en R. bulbosus o los bulbillos (estructuras reproductivas producto de auto polinización) en Allium Grayi (Kawano y Nagai, 1975). En este segundo caso, también se sugiere un compromiso entre la biomasa dedicada a la reproducción vegetativa o la perennación y aquella dedicada a estructuras fotosintéticas.

La figura 12, expresa como se modifica el porcentaje de la biomasa dedicada a la hojas durante la vida de un individuo promedio de A. mexicanum, y puede observarse que A. mexicanum no modifica la proporción de la biomasa dedicada a las hojas en el momento de empezar a reproducirse, manteniéndose alrededor de 50-60% durante toda la vida. Este resultado sugiere que en A. mexicanum, no existe ese compromiso tan claro entre reproducción y fotosíntesis y esto puede deberse a que A. mexicanum no tiene un período desfavorable como es el caso de todas las demás especies que son de comunidades templadas. Yo predeciría, entonces, que en especies sin reproducción vegetativa y tropicales, el compromiso energético más importante existe entre raíz - estructuras reproductivas y no entre hojas y estructuras reproductivas.

### 2.2.3.- Biomasa en estructuras reproductivas.

Dentro de este aspecto, es interesante mencionar que aunque la tendencia esperada parece obvia en plantas (... "si un individuo aumenta su tamaño con la edad, se esperaría que su esfuerzo reproductivo aumente también, según lo predijo Williams (1966)", (Schaffer, 1974b). Existe poca evidencia en ese sentido, debido a la falta de un conocimiento rápido y fácil de la edad en poblaciones de plantas, dado que se ha encontrado que la obtención de la edad no se puede hacer en una forma directa como se hace normalmente para poblaciones animales (Harper y White, 1970). Existen seis casos en los que se conoce la relación que existe entre la proporción de los recursos dedicados a la reproducción y la edad de los individuos. En todos los casos analizados, se ha encontrado que, a medida que el individuo es mas viejo, la proporción de los recursos dedicados a la reproducción aumenta. (Harper y Ogden, 1970; Ogden, 1974; Kawano y Nagai, 1975; Sarukhán, 1976; Snell y Burch, 1975 y Holler y Abrahamson, 1977). El argumento que llevo a Williams (1966) a concluir que el esfuerzo reproductivo debe aumentar con la edad, descansa en la idea que, a medida que un individuo es mayor, se espera que en una especie iterópara, el costo asociado a la reproducción sea menor y por ello se seleccionarán aquellos genotipos que dedique una mayor proporción de sus recursos en actividades reproductivas para las edades ma

yores de los individuos. Esto está en relación al hecho que en especies iteróparas, se espera que exista una relación entre el esfuerzo reproductivo de cada edad y la probabilidad de un individuo de sobrevivir a edades mayores. (Williams, 1966; MacArthur y Wilson, 1967; Gadgil y Bossert, 1970; Schaffer, 1974a y Hirshfield y Tinkle, 1975).

Las figuras 12 y 13 muestran la dinámica en la proporción reproductiva a lo largo de la vida de un individuo promedio de A. mexicanum, tanto para su presupuesto total (fig. 12), como para su presupuesto anual (fig. 13). La figura 14 muestra esta dinámica en una forma mas clara y se observa que a medida que un individuo de "chocho" tiene una mayor edad, el esfuerzo reproductivo aumenta también. Este resultado, como ya he comentado, esta de acuerdo con lo que teóricamente se esperaría y se ha obtenido para especies tropicales y templadas, anuales y perennes, de tal manera que parece ser un resultado general para todas las especies.

El punto que me parece interesante en lo que se refiere a los datos obtenidos en A. mexicanum, es que como ya he mencionado en todas las especies reportadas, parece haber compromisos alternativos en la proporción de los recursos dedicados a la reproducción y la proporción de ellos dedicada a estructuras fotosintéticas; sin embargo, no pa-

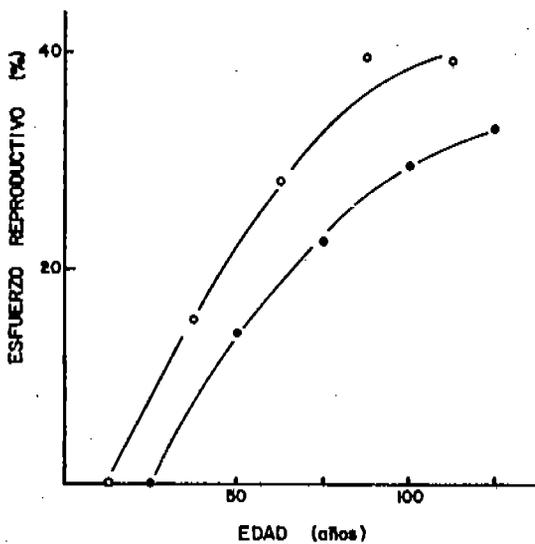


Figura 14.- Relación entre el esfuerzo reproductivo (total o-o y anual e-e) y la edad de un individuo promedio de Astrocarpum mexicanum.

rece ser el caso de A. mexicanum, ya que en las figuras 12 y 13, se muestra que al aumentar el esfuerzo reproductivo, lo que disminuye no es la proporción de hojas, sino aquella dedicada a la raíz. Existe otra especie en la que este hecho se cumple, Chamaesyce hirta (Euphorbiaceae) (Snell y Burch, 1975), única planta reportada que, junto con A. mexicanum es tropical. Esto sugiere que el compromiso alternativo energético en plantas tropicales, es mayor entre estructuras reproductivas y raíz, que entre estructuras reproductivas y hojas. A este respecto, creo que es conveniente comentar que para plantas tropicales, parece haber sido seleccionado el hecho de dedicar una proporción constante a hojas, mientras que para plantas templadas, esa constancia se refiere a la proporción dedicada a raíz.

En general entonces, podremos decir que si comparamos plantas tropicales y templadas, en las primeras, las presiones selectivas serán mayores sobre las estructuras fotosintéticas y en las segundas, sobre estructuras de establecimiento y perennación. Esto sugiere que en comunidades templadas, el ambiente es riguroso en cuanto a sobrevivir el período desfavorable y la proporción dedicada a la raíz no puede ser plástica, ya que las probabilidades de sobrevivencia disminuirían. No así en ambientes tropicales, en los que aparentemente el clima es riguroso con respecto a la

luz (para especies que, como A. mexicanum y C. hirta, viven en el estrato inferior). El hecho mencionado, no debiera entonces cumplirse para especies del estrato superior de zonas tropicales.

Por último, quiero mencionar que cuando las especies tienen reproducción vegetativa, existen alternativas entre la reproducción vegetativa y la reproducción sexual que desde luego, requieren de comprobación en un mayor número de especies (Ogden, 1974, Abrahamson, 1975, Sarukhán, 1976).

### 3.- Costo reproductivo.

Con el objeto de evaluar el costo reproductivo expresado como la disminución de la probabilidad de sobrevivencia a una edad determinada, se obtuvo el valor reproductivo residual ( $V_x^*$ ) propuesto por Pianka y Parker (1975), que expresa el número de frutos que un individuo espera producir en los años que le restan de vida.

Este valor de  $V_x^*$ , se obtuvo usando la fórmula:

$$V_x^* = \frac{e^{rx} l_{x+1}}{e^{r(x+1)} l_x} \cdot V_{x+1}$$

En esta fórmula se asume que  $r = 0$ , por lo que se reduce a:

$$v_x^* = \frac{l_{x+1}}{l_x} \cdot v_{x+1}$$

Como se puede observar, el valor reproductivo residual es entonces, igual al valor reproductivo de la siguiente categoría de edad, multiplicado por la probabilidad de sobrevivir a esa categoría de edad. Si esperamos que existe un conflicto energético entre la sobrevivencia y la reproducción, entonces existirá una relación inversa entre la fecundidad en la edad  $x$  y el valor reproductivo residual de esa misma categoría (Pianka y Parker, 1975).

La figura 15 muestra la relación existente entre el valor reproductivo residual y la fecundidad de una cierta categoría de edad para A. mexicanum. Se puede observar en ella que existe una relación inversa entre estas dos variables, de tal manera que el hecho que un individuo se reproduzca, disminuye su valor reproductivo residual o dicho de otra manera, su reproducción en el futuro.

Este mismo resultado fue encontrado por Snell y King (1977), para poblaciones del rotífero Asplanchna brightwelli y como ellos comentan, dado que el valor reproductivo está formado por componentes tanto reproductivos como de sobrevivencia, en realidad no esta muy claro si el evento repro-

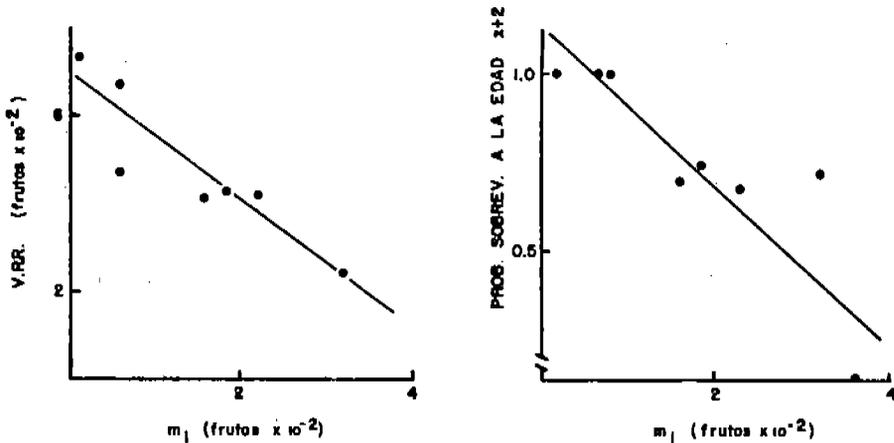


Figura 15.- Relación entre la fecundidad de una cierta categoría de edad, el valor reproductivo residual (Williams, 1966), y la probabilidad de sobrevivir a la siguiente categoría de edad para *A. mexicanum* (fig. 15b). Los parámetros de la correlación y la regresión de la fig. 15a son:  $r = 0.92496$ ,  $y = -1.46x + 698$ ,  $p < 0.1\%$ . Los de la figura 15b:  $r = 0.96172$ ,  $y = -0.00315x + 1.06$ ,  $p < 0.1\%$ .

(Pianka y Parker 1975)

ductivo disminuye la probabilidad de sobrevivir a edades posteriores, o la fecundidad de esas mismas edades. Snell y King, encontraron que en el caso del rotífero mencionado, al aumentar la fecundidad de una edad determinada, se disminuye la probabilidad de sobrevivir a etapas tardías en el ciclo de vida. El mismo caso es el que se describe para A. mexicanum en la figura 15b, en la que se observa una relación inversa entre la fecundidad en un período definido de edad y la probabilidad de sobrevivir a la siguiente categoría de edad. Un hecho interesante es que al igual que reportan Snell y King, la relación mostrada es mayor al considerar la sobrevivencia hasta categorías de edades mayores. Así, por ejemplo, ellos no obtienen una correlación significativa si usan la sobrevivencia a la siguiente categoría de edad, pero esta correlación sí es significativa si consideran la sobrevivencia hasta la categoría  $x+2$ , siendo la categoría  $x$  en la que se lleva a cabo el evento reproductivo. Una cosa similar ocurre en A. mexicanum, donde el coeficiente de correlación al considerar la categoría  $x+1$  es  $r = 0.85050$  ( $p < 2.5\%$ ), mientras que si consideramos la sobrevivencia a la edad  $x+2$ ,  $r = 0.96172$  ( $p < 0.5\%$ ). Snell y King comentan que este hecho puede ser debido a que el costo de la reproducción tarda cierto tiempo en expresarse. Astrocaryum mexicanum parece adecuarse a este hecho, de tal

manera que los datos sugieren que no es sino hasta algunos años después que el costo de la reproducción de un cierto periodo se expresa en una disminución de la sobrevivencia.

#### 4.- Esfuerzo reproductivo óptimo.

Williams (1966), propuso lo que él llamó el esfuerzo reproductivo óptimo, como el parámetro sujeto a selección. La expresión formal del esfuerzo reproductivo óptimo es:

$$E = \frac{F_0}{\sum_{i=1}^{\infty} (F_i S_i)}$$

donde, E es el esfuerzo reproductivo óptimo,  $F_i$  es la fecundidad de la categoría de edad i y  $S_i$  es la probabilidad de sobrevivencia a la categoría i. Williams considera que la categoría de edad 0 es aquella para la que se obtiene el esfuerzo reproductivo óptimo. Se puede observar, entonces, que el parámetro propuesto por Williams, es la proporción de frutos que un individuo produce a partir del día de mañana, que son producidos hoy. Dicho de otra manera, que tanto de la fecundidad total de un individuo, es "usada" hoy.

La figura 16c presenta la relación observada para el "chocho" entre el esfuerzo reproductivo óptimo y la esperan

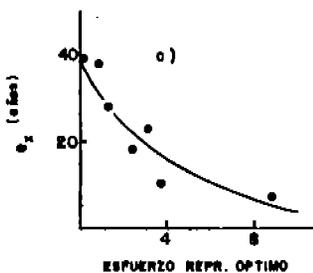
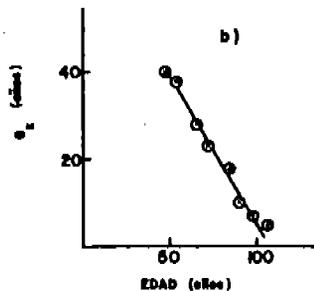
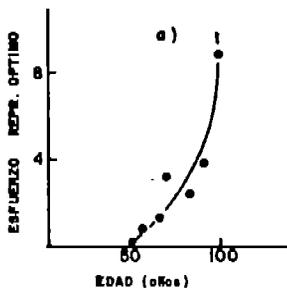


Figura 16.- Relación entre la edad, el esfuerzo reproductivo óptimo (Williams, 1966), y la esperanza de vida para el período reproductivo de *A. mexicanum*. La figura 16a muestra la relación entre el esfuerzo reproductivo óptimo y la esperanza de vida. Los parámetros de la correlación y la regresión son para la figura 16a:  $r = 0.92946$ ,  $y = 0.00151 e^{0.06491x}$ ,  $p < 0.1\%$ , para la figura 16b:  $r = 0.99232$ ,  $y = -0.69x + 74.24$ ,  $p < 0.1\%$  y para la figura 16c:  $r = 0.91265$ ,  $y = 36.65 e^{-2.06x}$ ,  $p < 1\%$ .

za de vida para las categorías de edad, reproductivas. Como propuso Williams, existe una relación inversa entre la proporción de la fecundidad que se dedica en un año determinado, y la esperanza de vida para esa categoría de edad. Este hecho es lógico si analizamos las figuras 16a y 16b, en las que se muestra la relación de ambas variables con la edad. Por un lado, existe una relación lineal negativa entre la esperanza de vida y la edad, y por el otro, existe una correlación directa entre el esfuerzo reproductivo óptimo y la edad, de tal manera que a mayor edad, los individuos dedican una proporción mayor de su fecundidad total en la fecundidad de un año determinado. Este hecho está de acuerdo con el párrafo de Williams citado en la introducción y que se refería a que solo si no hay probabilidad de sobrevivir hasta mañana, convendrá (será mas adecuado) reproducirse hoy. Entonces, Astrocaryum mexicanum aporta evidencia que apoya la teoría propuesta en el sentido de que existe un conflicto energético entre la reproducción y la sobrevivencia.

##### 5.- Fecundidad efectiva y tasa de reemplazo.

Schaffer (1974), analizó en una forma teórica las ventajas relativas de un genotipo semélparo, al compararlo con

su semejante iteróparo usando, como fue comentado en la introducción, la tasa de crecimiento anual de ambos genotipos. Sus resultados predicen la relativa ventaja de uno u otro genotipo usando las relaciones existentes entre el esfuerzo reproductivo y la fecundidad efectiva por un lado y la tasa de reemplazo por el otro. La tasa de reemplazo es definida como:

$$p.V$$

Donde  $p$  es la probabilidad de sobrevivir a la categoría de edad analizada y  $V$  es el valor reproductivo (Fisher, 1930). Por otro lado, la fecundidad efectiva es calculada como:

$$p.m$$

Donde  $m$  es la fecundidad de una cierta categoría de edad.

Podemos decir, entonces, que la tasa de reemplazo es el número de individuos que alcanzarán una cierta edad de aquellos que un individuo producirá durante todo el período reproductivo y a partir de la edad considerada, mientras que la fecundidad efectiva, es la proporción de los frutos producidos en una estación reproductiva que llegan a reproducirse a la estación considerada. El punto que comenta Schaffer es que, es la sumatoria de estos dos parámetros lo que tiende a ser optimizado y el parámetro que realmente tiene interés de ser analizado.

Las figuras 17a y 17b, muestran las relaciones existentes entre los dos parámetros mencionados y el esfuerzo reproductivo en Astrocaryum mexicanum. Dentro de su trabajo, Schaffer predice que una forma en la que el genotipo iteróparo es mas adecuado que el semélparo, es en aquella condición en la que la tasa de crecimiento específica de cada edad (la sumatoria de la fecundidad efectiva y la tasa de reemplazo), tenga un máximo para edades intermedias del ciclo de vida. En A. mexicanum, la relación entre la tasa de reemplazo y el esfuerzo reproductivo, por un lado, y aquella entre la fecundidad efectiva y el esfuerzo reproductivo, por otro, predican que el máximo de la tasa de crecimiento de cada categoría de edad se encuentra en un punto intermedio entre el nacimiento y la muerte de un individuo. La figura 17c, muestra que tal es el caso para individuos de "chocho", de tal manera que  $\lambda$  máxima se encuentra cuando el esfuerzo reproductivo es de alrededor del 23% (58 años de edad). Entonces, para A. mexicanum, la predicción de Schaffer se cumple. Un punto importante de comentar, es que el máximo obtenido en la figura 17c, es solo un poco mayor que los valores anteriores pero aún así, el resultado es comparable con lo predicho por Schaffer (1974b). Podemos entonces concluir que siendo las funciones entre la fecundidad efectiva, la tasa de reemplazo y el esfuerzo repro

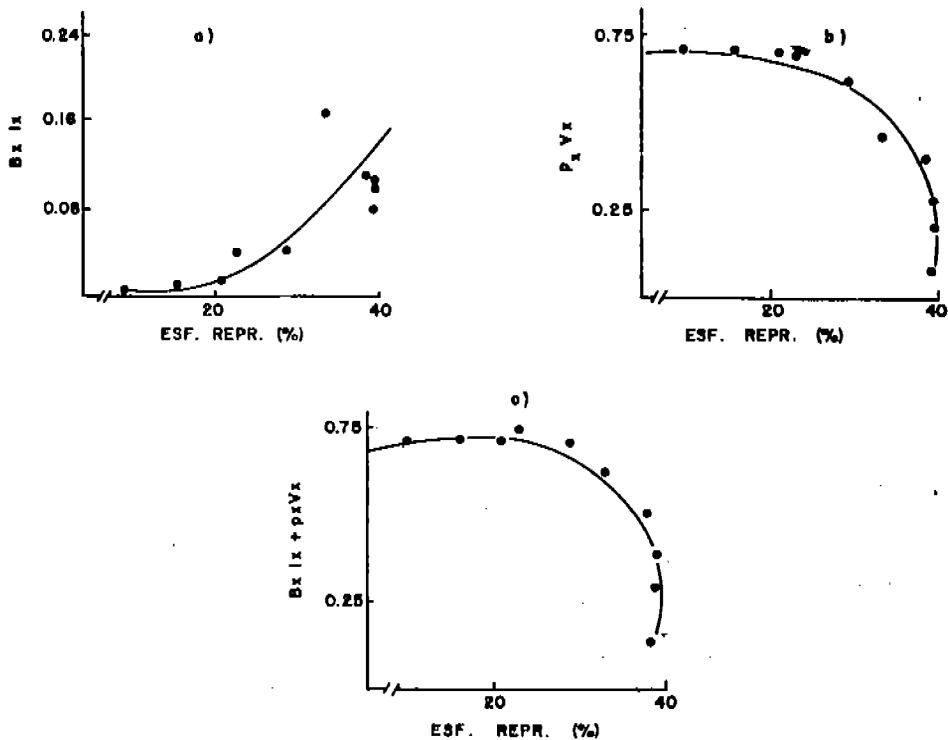


Figura 17.- Relación entre el esfuerzo reproductivo, la fecundidad efectiva, la tasa de reemplazo y la sumatoria de ambas. Las curvas dibujadas no se obtuvieron con una regresión.

ductivo cóncava y convexa, respectivamente, se favorece el que exista iteroparidad, dado que la máxima tasa de crecimiento se presenta en edades intermedias del ciclo de vida.

#### 6.- Variabilidad anual del esfuerzo reproductivo.

Los datos que han sido presentados hasta ahora, corresponden a los calculados para el año de 1976, pero de hecho tenemos datos reproductivos para los años de 1975, 1976, 1977 y 1978, por lo que parece interesante evaluar la variación en el esfuerzo reproductivo para estos cuatro años. En un trabajo anterior (Piñero y Sarukhán, en preparación), demostramos que la producción de hojas no difiere entre los periodos de junio, 1975 - junio, 1976 y junio, 1976 - junio, 1977, de tal forma que estamos asumiendo que al menos en el periodo analizado, no existen diferencias en la producción de hojas. Así, podemos calcular el número de gramos de hojas producidos en cada año. Por otro lado, la producción de hojas esta muy relacionada con el crecimiento en la altura del tronco y entonces podremos, en una forma rápida, calcular o estimar el número de gramos producidos por un individuo en lo que se refiere a tronco. También estamos asumiendo que no existe gran variación en la producción de raíz para los distintos años (este hecho no parece grave,

ya que la raíz representa en promedio, el 18% de la biomasa seca total de un individuo), de tal manera que podemos estimar con bastante certeza, el número de gramos de la producción anual que son dedicados a la raíz. Por último, en la estimación de la producción reproductiva anual promedio, se usan dos parámetros, en primer término el número de frutos producidos (y que podemos fácilmente correlacionar con el número de gramos dedicados a toda la actividad reproductiva) y en segundo lugar, la probabilidad que tiene un individuo de cada categoría de edad, de reproducirse en un determinado año (ya que no todos se reproducen cada año en A. mexicanum). Entonces, estamos suponiendo que la probabilidad de reproducción es un evento que afecta aleatoriamente a todos los individuos de la población, de tal manera que cada uno de ellos tiene, en promedio, la misma probabilidad de reproducirse en cada año. En resumen podemos decir, que la variabilidad en el esfuerzo reproductivo para diferentes años dependerá básicamente de la modificación que sufra la cantidad de gramos dedicados a la reproducción y ésta a su vez, depende de la fecundidad/individuo reproductivo y de la probabilidad de reproducción de cada individuo.

La tabla 3 y la figura 18, muestran los datos obtenidos para los cuatro años de observación mencionados de la probabilidad de reproducción, la fecundidad por individuo

Tabla 3.-Comparación del porcentaje de individuos reproductivos, su fecundidad individual y el esfuerzo reproductivo promedio en función de la edad y el año. Los datos son promedios de 6 sitios permanentes de observación (Piñero, Sarukhán y González, 1977).

Edad (años)	% Individuos reproductivos				Fecundidad Individual/ Individuo Reproductivo				Esfuerzo Reproductivo			
	1975	1976	1977	1978	1975	1976	1977	1978	1975	1976	1977	1978
25	0.6	1.2	0.6	3.0	4	14	15	30	-	-	-	-
45	26.8	26.0	13.4	33.0	29	25	21	33	24	21	9	32
65	46.8	58.7	35.8	55.1	34	29	29	36	26	28	16	33
85	60.7	60.7	48.2	73.2	37	42	33	43	32	36	24	42
112	82.7	75.9	41.3	69.0	40	46	31	39	34	36	14	29

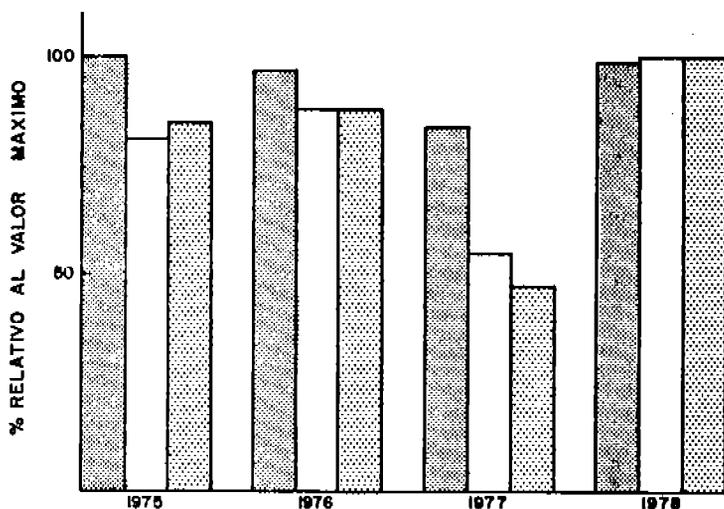


Figura 18.- Proporción del número de frutos producido por individuo reproductivo, el número de individuos reproductivos y el esfuerzo reproductivo para cuatro años de observación. Las barras con puntos representan la fecundidad, las vacías la probabilidad de reproducción y las - barras rayadas, el esfuerzo reproductivo. Los valores máximos son: 36.6 frutos/individuo, 168 individuos reproductivos y 34%, respectivamente.

reproductivo y el esfuerzo reproductivo. Varios hechos se pueden observar en la tabla 3. En primer término, que en relación a la edad, los tres parámetros aumentan, de tal manera que la mayor probabilidad, la máxima fecundidad y el mayor esfuerzo reproductivo, se encuentran en general en la mayor edad. El segundo hecho que llama la atención es que existe una cierta variabilidad entre los cuatro años y para los tres parámetros analizados. Así, por ejemplo, en la categoría de edad de 85 años, la probabilidad de reproducción se modifica de .482 en 1977 a .732 en 1978, la fecundidad individual es de 33 frutos/individuo reproductivo en 1977 y de 43 en 1978, y el esfuerzo reproductivo para los mismos años es de 24% y 42%, respectivamente. Lo anterior se presenta en mayor o menor grado para todas las categorías de edad analizadas.

Por último, existe un punto más que aparece en la tabla 3 y éste es que aparentemente existe una mayor variabilidad entre los años en la probabilidad de reproducción y el esfuerzo reproductivo que en la fecundidad individual. Para tener una mejor imagen de este hecho, se construyó la figura 18, en la que se muestra la proporción del valor máximo observado que es representada por cada año analizado. Así, primero se obtuvo un promedio por año para cada variable analizada, se encontró el año con un valor máximo usándose como 100% y por último, se obtuvo la proporción que ca

da año representa. Usando este método y como puede observarse en la tabla, el año de 1978 tiene el 100% en dos de las tres variables, mientras que 1977 tiene los valores más bajos para esas mismas variables que son, probabilidad de reproducción y esfuerzo reproductivo. Creo que se puede concluir que la disminución en el esfuerzo reproductivo en un año determinado, depende más de la probabilidad de reproducción que de la fecundidad individual, ya que esta última tiene una diferencia entre el valor mayor y el menor de 16%, mientras que la primera de 45%, valor muy cercano al 52% de diferencia entre el valor máximo y el mínimo del esfuerzo reproductivo.

Schaffer (1974b), predijo usando un modelo teórico, que si la variabilidad ambiental o la relación  $P/B$  (donde  $P$  es la probabilidad de morir y  $B$  es la fecundidad efectiva) aumentan, la proporción de individuos reproductivos disminuye. Como ya vimos, en A. mexicanum la proporción de individuos reproductivos cambia en diferentes años, por lo que se sugiere que la variabilidad entre años de algún parámetro o recurso importante para A. mexicanum es grande. Los cuatro recursos que pueden cambiar para los diferentes años son: temperatura, luz, humedad y nutrientes, y debemos esperar que el cambio en la disponibilidad de estos recursos

afecte a toda la comunidad y no solamente a algunos individuos de "chocho", de tal manera que deberemos, entonces, buscar diferencias en el macroclima de estos cuatro parámetros. Pienso que la temperatura y la cantidad de nutrientes no deben cambiar mucho entre los años, de tal manera que de una forma inicial, sugiero que existen cambios notables ya sea en la cantidad de luz o la cantidad de agua. De todas formas, este hecho se queda como una hipótesis, ya que no existen registros climatológicos para los años de 1975 y 1976, por lo que es difícil siquiera sugerir si la hipótesis presentada es válida. En resumen, la predicción hecha por Schaffer (1974b), aparentemente se cumple en la población de A. mexicanum, en el sentido de que cuando existe variabilidad ambiental, la probabilidad de morir de los individuos, aumenta y en una especie iterópara, se espera que la proporción de individuos reproductivos disminuya, de tal manera que la fecundidad individual se mantiene constante, o al menos presenta menos variabilidad que la probabilidad de reproducción.

7.- Efecto de la perturbación en la distribución del presupuesto anual.

Además de los sitios permanentes de observación descritos hasta ahora, hemos estado trabajando en dos sitios

mas de 600 m<sup>2</sup> c/u., pero en zonas en las que existe una perturbación natural producida por la caída de un árbol, por lo que se ha abierto un hueco en el estrato superior de la selva, de tal manera que la cantidad de luz que alcanza los estratos bajos de la comunidad es mucho mayor. Esto, suponemos, viene acompañado de incrementos en la temperatura y la desecación. Básicamente, podemos decir que si la luz es un factor limitante en la selva, esperaríamos que al aumentar este factor, la proporción de materia seca dedicada a la reproducción debe aumentar como predice la teoría de distribución de recursos. Es por esta razón que nos interesa conocer la proporción de los recursos que se dedican a la reproducción en sitios perturbados. Ya que inclusive, para esos sitios tenemos una descripción detallada de la estructura de la población de A. mexicanum y la producción de hojas por categoría de edad, (Martínez, Piñero y Sarukhán, en preparación) y por lo tanto podemos, en una forma relativamente simple, obtener el esfuerzo reproductivo para un individuo promedio de "chocho".

Los datos presentados a continuación, fueron obtenidos para uno de los dos sitios perturbados y debido a que tienen diferente tiempo de haber sido perturbados (por lo que no se puede unir la información) y uno de ellos tiene muy pocos individuos reproductivos (alrededor de 20), por

lo que usaré los datos del sitio D (Martínez, Piñero y Saru khán, en preparación), que tiene alrededor de 8 años de perturbado. Para calcular el esfuerzo reproductivo en el sitio D, se usaron las siguientes presunciones: se asumió que el peso del tronco esta en relación directa con la altura del individuo, pero dado que los troncos del sitio perturbado son en promedio mayores que en los sitios estables, se le sumó el peso que le corresponde a un cierto aumento de volumen, asumiendo que la densidad es la misma para ambas zonas. La tasa de producción de hojas para el sitio D se conoce para el periodo entre junio, 1977 y junio, 1978, extrapolándose la misma producción para el año anterior. Debo hacer notar que esta producción de hojas es mayor que la de los sitios estables en un 53% (4.0 y 2.6 hojas producidas/año para un individuo adulto promedio). Además, la longitud de la hoja en un sitio perturbado es mayor, por lo que se le aumentó la proporción de peso correspondiente, asumiendo que la densidad es aquella de los sitios estables. Por último, se usó una correlación entre el número de frutos y el peso seco total de la infrutescencia para estimar la producción anual reproductiva, en este caso estoy asumiendo que el peso promedio individual es el mismo para los sitios estables y los perturbados.

De la forma mencionada se obtuvieron los datos de la tabla 4 en la que se presenta el esfuerzo reproductivo com-

parado entre los sitios estables y el sitio perturbado D, para los años de 1977 y 1978. Aparentemente los datos para ambos años no son los mismos; por un lado, en 1977 se cumple la predicción de que en un sitio con una mayor disponibilidad de recursos, el esfuerzo reproductivo aumenta, hecho que no sucede para 1978. Por otro lado, la tabla muestra que la variación observada en los sitios estables para el esfuerzo reproductivo no existe en el sitio perturbado. Esto sugiere que la variable macroclimática que se modifica para diferentes años en sitios estables, se mantiene constante en el sitio perturbado y a niveles altos de disponibilidad.

En el argumento de párrafos atrás, comente que desde mi punto de vista, solo dos variables podían ser las responsables del cambio en el esfuerzo reproductivo, la humedad y la luz. En el sitio perturbado es la luz la que está en exceso y no la humedad, por lo que considero que el factor variable entre diferentes años en los sitios estables y que cambia el esfuerzo reproductivo es la luz, además que es el factor que existe en exceso en un sitio perturbado y esto (cuando el año es malo), produce que el esfuerzo reproductivo aumente. Como ya comenté, el factor que produce modificaciones fuertes en el esfuerzo reproductivo, es la probabilidad de reproducción y en menor medida la fecundidad in-

Tabla 4.- Esfuerzo reproductivo de A. mexicanum en el sitio perturbado D (Martinez, Pintero y Sarukhan, en preparación) y los seis sitios permanentes de observación, por categoría de edad y para dos años de observación.

Edad (años)	1977		1978	
	Sitio Perturbado (%)	Sitios Estables (%)	Sitio Perturbado (%)	Sitios Estables (%)
45	30	9	30	32
65	34	16	38	33
85	48	24	40	42

dividual, es por ello que cuando el año es bueno para los individuos de los sitios estables, la probabilidad de reproducción iguala a aquella del sitio perturbado y tenemos entonces el mismo esfuerzo reproductivo. Este hecho sugiere que si existe una baja cantidad del recurso luz, un individuo de A. mexicanum "decide" no reproducirse, en vez de reproducirse en menor proporción, de tal forma que puedo predecir que si obtenemos el esfuerzo reproductivo de los individuos que sí se reproducen, deberemos de obtener un valor mas o menos constante entre los años y entre los sitios (perturbados y estables).

La tabla 5 muestra los resultados obtenidos del esfuerzo reproductivo de los individuos que sí se reproducen por categoría de edad, para cuatro años y para el sitio perturbado y los estables. Se puede observar que como se espera, una vez que un individuo de A. mexicanum "decide" reproducirse, la proporción de sus recursos que dedica a actividades reproductivas, es de alrededor de 48%, tanto para los sitios estables (49%), como para los sitios perturbados (47%), sin importar aparentemente tampoco la edad de los individuos. En cambio y para concluir, hay que recordar que el esfuerzo reproductivo promedio y en el que se toma en cuenta la probabilidad de reproducción, aumenta con la edad y con la disponibilidad de recursos, como se ha predicho

(Gadgil y Solbrig, 1972, Gadgil y Bossert, 1970, Williams, 1966, MacArthur y Wilson, 1967 y Schaffer, 1974b).

Tabla 5.-Esfuerzo reproductivo de los individuos que produjeron frutos, para el sitio perturbado D y los sitios estables, en relación a la edad y para cuatro años de observación.

Edad (años)	1975 1976		1977		1978	
	Sitios Estables		Sitio Perturbado	Sitio Estable	Sitio Perturbado	Sitio Estable
45	62	57	-	47	-	70
65	50	41	50	40	43	51
85	53	52	42	42	47	53
112	38	44	51	30	50	64

## CONCLUSIONES

- 1.- El esfuerzo reproductivo en individuos de A. mexicanum, aumenta con la edad.
- 2.- Cuando se empieza a aumentar el esfuerzo reproductivo, se disminuye la proporción de biomasa dedicada a raíces, sugiriendo ésto que económicamente, las alternativas, soporte - absorción y reproducción, son excluyentes, a diferencia de lo encontrado en la literatura en la que las alternativas excluyentes son fotosíntesis y reproducción.
- 3.- Existe en A. mexicanum una relación inversa entre el esfuerzo reproductivo estimado como costo reproductivo (Pianka y Parker, 1975), o como esfuerzo reproductivo óptimo (Williams, 1966) y la sobrevivencia, sugiriendo que la reproducción disminuye la posterior sobrevivencia de los individuos de la palma.
- 4.- La sumatoria de la fecundidad efectiva y la tasa de reemplazo tiene un óptimo en edades intermedias, apoyando esto la idea de Schaffer (1974b), de que en especies iteróparas, éste sería el caso.

5.- Existe variabilidad anual y espacial en el esfuerzo reproductivo de "chocho", que parece debida a una diferente disponibilidad de luz y que incide en la probabilidad de reproducción mas que en la fecundidad individual, o el esfuerzo reproductivo llevado a cabo por un individuo que se reproduce.

## BIBLIOGRAFIA

- Abrahamson, W.G. 1975. Reproductive strategies in dewberries. Ecology 56: 721-726.
- Abrahamson, W.G. y M. Gadgil. 1973. Growth form and reproductive effort in goldenrods (Solidago, Compositae). Amer. Natur. 107: 651-661.
- Abrahamson, W.G., y B. Hershey. 1977. Resource allocation and growth of Impatiens capensis (Balsaminaceae) in two habitats. Bull. Torrey Bot. Club 104: 160-164.
- Anderson, R.C. y O.L. Loucks. 1973. Aspects of the biology of Trientalis borealis Raf. Ecology 54: 798-808.
- Bannister, B.A. 1970. Ecological life cycle of Euterpe globosa Gaertn. In: H.T. Odum and R.F. Pigeon eds. A Tropical Rain Forest. b-299 - b-314.
- Beasleigh, W.G. y G.A. Yarranton. 1974. Ecological strategy and tactics of Equisetum sylvaticum during a post-fire succession. Can. J. Bot. 52: 2299-2318.
- Bilas, R.A. 1974. Teoria microeconomica. Alianza Universidad. Madrid.
- Cahn, M.A. y J.L. Harper. 1976. The biology of the leaf mark polymorphism in Trifolium repens L. II. Evidence for the selection of leaf marks by rumen fistulated sheep. Heredity 37: 327-333.
- Cody, M.L. 1966. A general theory of clutch size. Evolution 20: 174-184.

- Cole, L.C. 1954. The population consequences of life history phenomena. Q. Rev. Biol. 29: 103-137.
- Connell, J.H. 1970. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: P.J. den Boer y G.R. Gradwell eds. Dynamics of Populations. Proc. Adv. Study Inst. Dynamics of Numbers in Populations. Oosterbeek, the Netherlands, 7-18 Sept. 1970. Centre for Agr. Publ. & Doc. Wageningen.
- Charnov, E.L. y W.M. Schaffer. 1973. The life historical consequences of natural selection: Coles' result revisited. Am. Nat. 107:791-793.
- Darwin, C. 1859. The origin of Species. Harvard Facsimile. 1st. ed. 1964.
- Darwin, C. y A.R. Wallace. 1858. On the tendency of species to form varieties; and on the perpetuation of varieties and species by natural selection. J. Linn. Soc. (Zool.) 3: 45.
- Evans, G.C. 1972. The Quantitative Analysis of Plant Growth. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Evans, G.C. y A.P. Hughes. 1961. Plant growth and the aerial environment. III. On the computation of unit leaf rate. New Phytol. 61: 322-327.
- Fisher, R.A. 1930. The Genetical Theory of Natural Selection (revised edition, 1958). Dover Press, New York.

- Flores, J.S. 1971. Estudio de la vegetacion del cerro El Vigia de la Estacion de Biologia Tropical, Los Tuxtlas, Ver. Tesis profesional, Facultad de Ciencias, UNAM, Mexico.
- Gadgil, M. y W.H. Bossert. 1970. The life historical consequences of natural selection. Am. Nat. 104: 1-24.
- Gadgil, M.D. y O.T. Solbrig. 1972. The concept of r- and K- selection: evidence from wild flowers and some theoretical considerations. Am. Nat. 106: 14-31.
- Gaines, M.S., K.J. Vogt, J.L. Hamrick y J. Caldwell. 1974. Reproductive strategies and growth patterns in sunflowers (Helianthus). Am. Nat. 108: 889-894.
- Ganders, F.R., K. Carey y A.J.F. Griffiths. 1977. Natural Selection for a fruit dimorphism in Plectritis congesta (Valerianaceae). Evolution 31: 873-881.
- Garcia Pena, L. 1975. Acidos grasos contenidos en Astrocaryum mexicanum (Palmae). Tesis profesional, Facultad de Quimica, UNAM, Mexico.
- Grime, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. Am. Natur. 111: 1169-1194.
- Harper, J.L. 1967. A Darwinian approach to plant ecology. J. Ecol. 55: 247-270.
- Harper, J.L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press. London.

- Harper, J.L., P.H. Lovell y K.G. Moore. 1970. The shapes and sizes of seeds. Ann. Rev. Ecol. Syst. 1: 327-356.
- Harper, J.L. y J. Ogden. 1970. The reproductive strategy of higher plants. I. The concept of strategy with special reference to Senecio vulgaris L. J. Ecol. 58: 681-698.
- Harper, J.L. y J. White. 1974. The demography of plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 5: 419-463.
- Hickman, J.C. 1977. Energy allocation and niche differentiation in four co-existing annual species of Polygonum in Western North America. J. Ecol. 65: 317-326.
- Hickman, J.C. y L.F. Pitelka. 1975. Dry weight indicates energy allocation in ecological strategy analysis of plants. Oecologia 21: 117-21.
- Hirshfield, M.F. y D.W. Tinkle. 1975. Natural Selection and the evolution of reproductive effort. Proc. Nat. Acad. Sci. 72: 2227-2231.
- Holler, L.C. y W.G. Abrahamson. 1977. Seed and vegetative reproduction in relation to density in Fragaria virginiana (Rosaceae). Amer. J. Bot. 64: 1003-1007.
- Kawano, S. 1975. The productive and reproductive biology of flowering plants. II. The concept of life history strategy in plants. J. of the Coll. of Lib. Arts., Toyama University, Japan 8: 51-86.
- Kawano, S. y Y Nagai. 1975. The productive and reproductive biology of flowering plants. I. Life history strategies of three Allium species in Japan. Bot. Mag. Tokyo 88: 281-318.

- Lack, D. 1966. Population studies of birds. Clarendon Press. Oxford.
- Law, R., A.D. Bradshaw y P.D. Putwain. 1977. Life history variation in Poa annua. Evolution 31: 233-246.
- Levin, D.A. 1974. The oil content of seeds: an ecological perspective. Am. Natur. 108: 193-206.
- Lewontin, R.C. 1965. Selection for colonizing ability. In: H.G. Baker and G.L. Stebbins, eds. The Genetics of Colonizing Species. Academic Press, New York.
- MacArthur, R.H. y E.O. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press. Princeton, N.J.
- McNamara, J. y J.A. Quinn. 1977. Resource allocation and reproduction in populations of Amphicarpum purshii (Gramineae). Amer. J. Bot. 64: 17-23.
- McNaughton, S.J. 1975. r- and K-selection in Typha. Am. Natur. 109: 251-261.
- Miranda, F. y E. Hernandez X. 1963. Los tipos de vegetacion de Mexico y su clasificacion. Bol. Soc. Bot. Mexico 28: 29-179.
- Murphy, G.I. 1968. Pattern in life history and the environment. Am. Natur. 102: 390-404.
- Ogden, J. 1974. The reproductive strategy of higher plants. II. J. Ecol. 62: 291-324.

- Pianka, E.R. 1970. On r and K selection. Am. Natur. 104: 592-597.
- Pianka, E.R. 1972. r and K selection or b and d selection? Am. Natur. 106: 581-588.
- Pianka, E.R. 1974. Evolutionary ecology. Harper and Row, New York.
- Pianka, E.R. 1976. Natural Selection of optimal reproductive tactics. Am. Zool. 16: 775-784.
- Pianka, E.R. y W.S. Parker. 1975. Age-specific reproductive tactics. Am. Natur. 109: 453-464.
- Pinero, D., J. Sarukhan y E. Gonzalez. 1977. Estudios demograficos en plantas. Astrocaryum mexicanum Liebm. 1. Estructura de las poblaciones. Bol. Soc. Bot. Mex. 37: 69-118.
- Pitelka, L.F. 1977. Energy allocation in annual and perennial lupines (Lupinus: Leguminosae). Ecology 58: 1055-1065.
- Quinn, J.A., J. Rotsettis y D.E. Fairbrothers. 1972. Inflorescence characters and reproductive proficiency in Danthonia sericea populations. Amer. J. Bot. 59: 627-631.
- Rapport, D.J. y J.E. Turner. 1977. Economic models in ecology. Science 195: 365-373.
- Sarukhan, J. 1968. Analisis sinecologico de las Selvas de Terminalia amazonia. Tesis, M. en C., Colegio de Postgraduados, ENA. Chapingo, Mexico.

- Sarukhan, J. 1976. On selective pressures and energy allocation in populations of Ranunculus repens L., R. bulbosus L. and R. acris L. Ann. Missouri Bot. Gard. 63: 290-308.
- Sarukhan, J. 1978. Studies on the Demography of Tropical Trees. In: P.B. Tomlinson & M.H. Zimmerman, eds. Tropical Trees as living systems. Cambridge University Press.
- Schaffer, W.M. 1974a. Selection for optimal life histories: the effects of age structure. Ecology 55: 291-303.
- Schaffer, W.M. 1974b. Optimal reproductive effort in fluctuating environments. Am. Natur. 108: 783-790.
- Schaffer, W.M. y M.D. Gadgil. 1975. Selection for optimal life histories in plants. In: M. Cody and J. Diamond, eds. The ecology and evolution of communities. Harvard University Press. Cambridge, Mass.
- Slobodkin, L.B. 1964. The strategy of evolution. Am. Sci. 52: 342-357.
- Sluss, T.P., E.S. Rockwood-Sluss y F.G. Werner. 1977. Enzyme variation in semi-isolated populations of the mountain fly Chamaemyia herbarum. Evolution 31: 302-312.
- Snell, T.W. y D.G. Burch. 1975. The effects of density on resource partitioning in Chamaesyce hirta (Euphorbiaceae). Ecology 56: 742-746.

- Snell, T.W. y Ch. E. King. 1977. Lifespan and Fecundity patterns in rotifers: the cost of reproduction. Evolution 31: 882-890.
- Stearns, S.C. 1976. Life history tactics: a review of the ideas. Quart. Rev. Biol. 51: 3-65.
- Tomlinson, P.B. y P.K. Soderholm. 1975. The flowering and fruiting of Corypha elata in South Florida. Principes 19: 83-99.
- Van Andel, J. y F. Vera. 1977. Reproductive allocation in Senecio sylvaticus and Chamaenerion angustifolium in relation to mineral nutrition. J. Ecol. 65: 747-758.
- Werner, P.A. y W.J. Platt. 1976. Ecological relationships of co-occurring goldenrods (Solidago: Compositae). Am. Natur. 110: 959-971.
- Whigham, D. 1974. Ecological life history study of Uvularia perfoliata L. The Am. Midl. Nat. 91: 343-359.
- Wilbur, H.M. 1977. Life history evolution in seven milkweeds of the genus Asclepias. J. Ecol. 64: 223-240.
- Williams, G.C. 1966. Adaptation and natural selection. Princeton University Press. Princeton, N.J.
- Williams, G.C. 1975. Sex and evolution. Princeton University Press. Princeton, N.J.

## APENDICE

### SOBRE EL SIGNIFICADO BIOLÓGICO DE LA ESTIMACION DEL ESFUERZO REPRODUCTIVO

El postulado inicial dentro de la teoría de la evolución de la distribución de recursos en un individuo, puede ser resumido de la siguiente manera:

En un medio con limitación de recursos y alta competencia serán más adecuados aquellos genotipos que dediquen una mayor proporción de recursos en enfrentar competidores.

Podemos dividir lo expresado en el párrafo anterior en dos aspectos; el primero de ellos es la condición de que es la limitación de recursos la que actúa como presión selectiva o condicionante del comportamiento mencionado posteriormente y que es la proporción de los recursos limitantes que son dedicados en enfrentar competidores. Es por lo anterior, que voy a dividir esta discusión en dos partes; la primera abarcando la condición de limitación de recursos y la segunda considerando el resultado (la distribución de los recursos en un individuo).

#### 1.- Recursos limitantes

Los recursos que pueden limitar la producción en un autótrofo son tres: la producción puede estar limitada por

la cantidad de energía disponible al organismo. En individuos autótrofos, esta limitación está expresada por la cantidad de luz que incide sobre la superficie fotosintética.

La producción puede ser limitada también por la cantidad de materia que puede ser obtenida por el organismo. Es importante considerar que en el caso de organismos heterótrofos, no existe, en general, la disyuntiva de que la producción puede estar limitada por la energía y la materia, ya que la mayoría de la energía que un heterótrofo obtiene es en forma de energía química y por ello de materia. Este no es el caso de un autótrofo, ya que por un lado debe ser obtenida la energía (luz) y por el otro la materia (bióxido de carbono, agua y nutrientes del suelo).

Por último, la producción puede ser limitada por el tiempo; en animales este concepto es muy claro ya que en ellos se puede medir la cantidad de tiempo que un individuo dedica a cada una de las funciones que desarrolla (vigilancia, descanso, juegos, sexualidad, alimentación, etc.) y conociendo la cantidad de energía invertida en cada una de las actividades que desarrolla, podemos tener una estimación cercana a la distribución individual de la energía. En plantas no podemos extrapolar el concepto de la misma manera ya que no tienen movilidad y por ello es difícil saber a que están dedicando su tiempo. El problema puede ser enfocado desde un punto de vista demográfico y así, conociendo la fenología de

la especie medir la cantidad de tiempo que se dedica a actividades reproductivas y a actividades vegetativas (crecimiento y mantenimiento). Este atributo presenta una gran diversidad en especies vegetales. Así, por ejemplo, aún cuando el agave y el bambú son dos especies semelparas, el período reproductivo de la primera ocupa una séptima parte del ciclo de vida y en la segunda ocupa un centésimo de la longitud total de la vida de un individuo.

En este sentido Astrocaryum mexicanum dedica alrededor de la mitad del año en producir flores y frutos en aquellos años en los que se reproduce, que son entre 25 y 50 años, en un individuo que vive 100 años. Esto significa que un individuo dedica a actividades reproductivas entre 12 y 25 años de su vida, lo cual es entre un décimo y un cuarto del total de su longevidad. En Lupinus montanus aún cuando es una estimación un poco burda, si decimos que un individuo vive 15 años y se reproduce los últimos 10 y que en cada año dedica la mitad en actividades reproductivas, entonces llegamos a que es una tercera parte de su vida la dedicada a actividades reproductivas.

No solo se debe considerar el aspecto de tiempo (puramente demográfico), también se debe considerar la tasa de producción de estructuras reproductivas y vegetativas. Con lo anterior quiero decir, entonces, que en plantas el concepto de recurso temporal tiene dos aspectos, el primero es demo-

gráfico y el segundo es fisiológico.

2.- ¿Cuándo los recursos son limitantes?.

De los comentarios anteriores podemos intuir que a priori se sugiere que existen algunos ambientes en los que hay una limitación obvia de alguno de los factores mencionados. Así, por ejemplo, en una selva alta uno esperaría que los árboles del estrato inferior estuvieran bajo una limitación de luz (energía), mayor que aquellos del estrato superior. Este punto lo mencioné durante la discusión de este trabajo en donde, haciendo un análisis lógico (ya que no hemos medido ninguno de los posibles factores limitantes) llegué a la conclusión de que posiblemente en la palma objeto del presente trabajo el factor limitante primordial es la luz. Por otro lado en árboles del estrato superior ocurriría algo un tanto diferente ya que están expuestos a una alta iluminación.

En ambientes acuáticos, por otro lado, se han hecho algunas generalizaciones respecto de los factores que limitan la productividad primaria (ver por ejemplo, Krebs, Ch. J. (1972) "Ecology", Harper y Row Publ.). Así, por ejemplo, se dice que en ambientes marinos los limitantes de la productividad primaria son básicamente los minerales que se encuentran en bajas concentraciones en la superficie del océano y se acumulan en las zonas profundas de los mismos.

Aún cuando mucho menos conocido, se puede también su-

gerir que en ambientes en los que la temporada de crecimiento es muy corta es el tiempo precisamente, el factor que, en mayor medida limita la producción de los autótrofos.

Por último y aunque también se desconoce, podríamos pensar que en ambientes desérticos es el agua el factor limitante. Aún así, en el caso del agua, parece difícil hacer generalizaciones ya que en una selva, por ejemplo, en el estrato superior y dada la alta desecación, el agua podría jugar un papel preponderante. En un ambiente muy frío, por otro lado, y en el que la mayoría del agua potencialmente disponible está en forma no aprovechable por las plantas, también parecería que el agua podría jugar un papel central en el control de la productividad.

Podríamos entonces resumir las teorías expuestas diciendo que aun cuando en algunos casos se pueden hacer generalizaciones respecto de los factores que limitan la productividad primaria, considero de importancia el entender que factores limitan la productividad en los sistemas biológicos en los que queramos entrar a entender los patrones de distribución de recursos.

### 3.- Distribución de recursos, pero ¿Qué medir?.

Una vez que se tenga una idea acerca de qué recurso, de los posibles, limita en una mayor medida la productividad primaria, entonces podremos entrar a preguntarnos: Si el factor limitante es A, ¿qué distribución y de qué sustancia se-

rá la mas adecuada en ese ambiente?.

A continuación, entonces, voy a analizar las diferentes posibilidades de limitación de recursos y sus posibles "mejores" estrategias de distribución.

Tomemos por ejemplo el caso en el que la limitación sea por un mineral, por ejemplo fósforo. Si comparamos a dos genotipos, uno de ellos en un ambiente con serias restricciones de fósforo y el otro en un ambiente en el que el fósforo es abundante, entonces, será el cambio en la distribución de fósforo lo que tendrá un significado evolutivo, de tal manera que aquellos genotipos que dediquen una mayor proporción de su recurso fósforo en actividades con las que se obtenga una suficiente cantidad de fósforo serán mas adecuados en aquel ambiente con el fósforo en cantidades limitadas. Esto significa que los genotipos mas adecuados dedicarán una menor proporción del recurso fósforo en actividades reproductivas. En este análisis estoy asumiendo que la distribución de fósforo es un reflejo del esfuerzo que está haciendo el individuo para obtenerlo, de tal manera que otra forma de enfrentar el problema sería analizando la energía metabólica requerida para obtener una cantidad definida de fósforo.

Otra posibilidad es que el factor limitante sea la energía obtenida (la energía luminosa en el caso de los autótrofos). En este caso se beneficiarán aquellos genotipos que dediquen una mayor proporción de sus recursos energéticos en

obtener una mayor cantidad de luz, por lo que el esfuerzo reproductivo se verá disminuido. En este caso en particular deberemos evaluar la energía usada en el proceso de obtención de luz. Aquí también asumiré que la energía requerida es proporcional a los productos de la actividad fotosintética, por lo que será más adecuado evaluar la proporción de los productos de la fotosíntesis en dos condiciones; una sin limitación de energía y la otra con poca cantidad de luz. Los productos de la fotosíntesis son básicamente compuestos de carbono por lo que podríamos evaluar la distribución de los carbohidratos en las dos diferentes condiciones.

Otra posibilidad es que el factor limitante sea el agua o el bióxido de carbono. En ambos casos se puede evaluar la capacidad de obtención o el esfuerzo en la obtención de ellos evaluando la cantidad de carbohidratos sintetizados y su distribución en el individuo.

Si el factor limitante es el tiempo, entonces, se esperaríamos que el esfuerzo en "obtener tiempo" se puede estimar midiendo la aceleración del metabolismo en la planta, de tal manera que si existe una muy poca cantidad de tiempo para llevar a cabo actividades de crecimiento y reproducción esperaríamos que el metabolismo se acelere y que la proporción de tiempo dedicado a la reproducción aumente.

4.- Costo metabólico asociado a la obtención del factor limitante.

El esfuerzo requerido en la obtención del factor li-

mitante no solo está expresado por la cantidad que, de hecho, se obtiene, sino también por el esfuerzo metabólico asociado al mecanismo de obtención. Este esfuerzo metabólico puede ser estimado a dos niveles; el primero de ellos se refiere a la cantidad de energía requerida en el proceso de obtención del recurso limitante ( que puede ser medido en moléculas de ATP) y el segundo se refiere a la diversidad de moléculas involucradas en la obtención del recurso. Es claro que si estamos comparando el esfuerzo reproductivo de individuos de la misma especie, lo más probable es que el esfuerzo de obtención del recurso sea el mismo, hecho que no ocurre si estamos comparando el esfuerzo reproductivo de dos especies, géneros o familias diferentes.

#### 5.- Costo evolutivo asociado a la obtención del recurso limitante.

En el proceso de selección de aquellos genotipos que no obtienen una cantidad suficiente del recurso limitante existe un costo que se puede estimar como la cantidad de individuos "perdidos" en el proceso selectivo y como la cantidad de genotipos (diversidad genética) eliminados con esos individuos. Aún cuando este costo parece muy difícil de evaluar, pienso que en la medida en que pensemos en él, la dificultad en evaluarlo se hará menor. En este sentido podríamos preguntarnos: ¿ Existe un costo evolutivo menor en la selección de moléculas más ampliamente representadas en el Reino Vegetal que aquel asociado a la selección de moléculas menos frecuentes dentro de las especies de plantas? .