

2 ej.
160

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ASIGNACION DE ENERGIA EN POBLACIONES NATURALES DEL PASTO RUDERAL

Rhynchelytrum repens (Willd.) HUBBARD

TESIS QUE COMO PARTE DE LOS REQUISITOS PARA OBTENER

EL TITULO DE BILOGO

PRESENTA

ENRIQUE PORTILLA GUTIERREZ

Mexico D. F. 1986



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 está 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.

INDICE

Introducción	1
Materiales y Métodos	19
Resultados y Discusión	34
Conclusiones	32
Bibliografía	33
Tablas y Figuras	40
Apéndice	

INTRODUCCION

La Teoría de la evolución, el marco conceptual más amplio de la Biología moderna, da cuenta de la unidad y de la diversidad del mundo vivo: Unidad, ya que todos los seres vivos provienen de un antepasado común; diversidad, la cual resulta de los dos procesos fundamentales de la evolución, la divergencia y la ramificación de los linajes.

+ bien fundamentales

Entre las contribuciones trascendentales de Darwin a las ciencias biológicas podemos mencionar:

- 1.- Demostrar que la evolución es un hecho y que, por lo tanto, los organismos son diseños naturales y no divinos. Substituyó la causa final aristotélica por una causa eficiente.
- 2.- Proponer un mecanismo para la evolución orgánica basado principalmente en la selección natural para dar cuenta de la adaptación de los organismos al ambiente.
- 3.- Haber introducido en la Biología el pensamiento poblacional, dando fin a la tiranía del pensamiento tipológico que se extendió en Occidente a partir de las filosofías de Platón y aristotélicas (Mayr, 1969).

Darwin le dio a la Biología una teoría científica integradora y a la Biología evolucionista, en particular, un método; en éste Darwin basó su éxito.

La teoría de Darwin, debido a muy serios defectos, entró en crisis a principios de siglo. En un aspecto, estaba justificada, debido a que su teoría no explicaba la mecánica de la herencia, pero en otro no, pues con los primeros mendelianos renació el espectro del tipologismo, por ejemplo, en Hugo de Vries y su teoría de la mutación que presentó como alternativa a la teoría de la selección natural. Poco después, cuando investigadores como Fisher, Haldane y Sewall Wright fundieron la genética mendeliana con la teoría de la selección natural, vuelve a resurgir el pensamiento poblacional en la genética de las poblaciones.

Así, aun cuando la teoría darwinista de la selección natural fue planteada dentro de un contexto de ecología de poblaciones, durante la formación de la Síntesis Moderna, la genética de poblaciones pasó a formar el núcleo central de la misma. La ecología de poblaciones desempeñó un papel secundario en la

No está claro

formación de la teoría, principalmente en lo que se refiere a el análisis del mecanismo evolutivo. Esta área de la Ecología no siempre se guiaba por un enfoque evolucionista. Explicaremos esto a continuación.

CAUSAS PROXIMAS Y CAUSAS ULTIMAS

Al tratar de encontrar explicaciones de los fenómenos biológicos, los biólogos pueden buscar dos tipos de causas: las causas próximas o las causas últimas. Señala Mayr (1982) que no es claro quién empezó a utilizar esta terminología pero que recientemente parece haber sido Bakker (1935, citado en la obra de Mayr (1982)). Lo importante es que resultan dos maneras de hacer biología. Cuando se trabaja en la Biología evolucionista se buscan causas últimas; por otra parte, otro tipo de biología busca causas próximas o inmediatas. Por ejemplo, un evolucionista se pregunta como fue que surgió tal estructura y por qué la Biología proximalista busca explicar el funcionamiento de la misma. Los métodos de estudio en ambos entornos son diferentes. Es propio de la Biología evolucionista el método comparativo; para la Biología funcionalista, el método experimental.

El ecólogo de poblaciones puede trabajar con un enfoque proximalista. Por ejemplo, un demógrafo puede obtener una tabla de vida en una población y analizar su comportamiento (funcionamiento) sin verse obligado a tratar de responder problemas evolutivos. Los datos de la tabla de vida, tales como la sobrevivencia, la fecundidad o la tasa de crecimiento de la población pueden estar reflejando para él el estado de la población en respuesta a las condiciones prevalentes, mientras que, para el evolucionista, como han señalado Schaffer & Godgil (1975), sugieren procesos de adaptación.

La ecología de poblaciones con enfoque evolucionista busca explicaciones en términos de causas últimas y para explicar el estado actual de una población recurre de manera importante al método comparativo, sin quedar soslayado el experimental, pero es importante hacer énfasis que persigue inferir la historia de una población (la evolución vertical).

En la Ecología de poblaciones el enfoque evolucionista es introducido explícitamente a partir del trabajo de Cole (1954), ya que originó una línea de investigación que se ocupa del estudio las historias de vida (life history). La cuestión central de esta línea es poner en evidencia los patrones de ciclo de vida y los procesos que los producen. Así, por ejemplo, Cole se preguntaba qué circunstancias ecológicas determinan que en

no se cae
en el
mismo
contexto?

organismo sea semelparo, (es decir, que se reproduce solamente una vez, como ocurre en los salmones) y que circunstancias determinan que otros organismos sean iteroparos (es decir, que se reproduzcan varias veces en su vida, como los pinos, los gatos, etc.)

El estudio de la problemática de la historia de vida asume que las condiciones ambientales generan presiones selectivas que determinan el patrón del ciclo de vida.

Una historia de vida no incluye todas las características del ciclo de vida, sino solamente aquellas características demográficas que resumen los programas de sobrevivencia y fecundidad: edad a la primera reproducción, sobrevivencia a la edad $x(x)$, fecundidad a la edad $x(x)$, tamaño de camada (número y tamaño de la prole). Stearns (1980), propuso que en los estudios de historia de vida deben de considerarse más características del ciclo de vida, tales como morfológicas, fisiológicas y etológicas.

La mayoría de los investigadores en esta área ven en el patrón de historia de vida de los organismos una **ESTRATEGIA DE ADAPTACION**. El término de estrategia se empezó a utilizar sobre todo a partir del trabajo de MacArthur & Wilson (1967). *donde* ~~Los autores~~ propusieron la Teoría de las estrategias r y K. Para algunos autores, como Grime (1989), el concepto de estrategia ~~es~~ valioso como un enfoque unificador en la Ecología siempre y cuando pueda ser aplicado a la generalidad de los organismos.

Este término procede del intento de aplicar la Teoría de Juegos a la Biología. Esta teoría matemática, formalizada por Von Neumann & Morgenstern en 1953, tenía la finalidad de comprender mejor procesos sociales como las guerras, la política y la economía, aunque según Maynard Smith (1982), tiene más aplicaciones en la Biología. Sin embargo, la realidad es que con la Teoría de Juegos ha pasado algo similar que con otros intentos de aplicar otras teorías de otras áreas a la Biología, como la Teoría general de sistemas, Teoría de catástrofes y la Teoría del control óptimo (Schaffer, 1983): Solamente se aplica una terminología nueva para plantear elegantemente los problemas, pero no se resuelve nada. *El planteo de un problema es esencialmente un resultado práctico*

La Teoría de los juegos se ocupa del estudio de procesos que se presentan cuando dos o mas entidades (individuos, grupos de individuos, especies, etc), llamadas jugadores, entran en conflicto debido a intereses opuestos, tratando de encontrar la estrategia óptima y ganadora para una de las partes.

En un artículo cuyo título es EVOLUCION Y TEORIA DE JUEGOS,

Lewontin (1961), considera a la especie como a un jugador que está en conflicto con la naturaleza. Un conjunto de adaptaciones definen las estrategias posibles para la especie, mientras que las estrategias de la naturaleza son los diferentes ambientes en los que ha de adaptarse la especie. En pocas palabras, la idea anterior muestra el modo de enfocar el estudio de las estrategias adaptativas (por ejemplo, en la Teoría de las estrategias r y K y en la Teoría de estrategias de Grime, de las que se tratará más adelante).

La evolución es considerada como un juego, en el cual el ambiente plantea numerosos problemas a los organismos. Las adaptaciones, promovidas por la selección natural, representan las "decisiones" de los organismos. Por ejemplo, en un ambiente determinado puede ser más adecuado reproducirse varias veces durante la vida (iteroparidad), mientras que en otros el hacerlo solamente una vez (semelparidad). De la "decisión" adoptada, dependerá el éxito en la sobrevivencia y la reproducción (es decir, la educación darwiniana) del organismo. La derrota en el juego evolutivo conduce a la extinción, mientras que el premio para el vencedor es solamente el derecho a continuar en el juego (Slobodkin, 1964; Ghiselin, 1974).

Se han dado varias definiciones estrategia (por ejemplo, Harper & Ogden, 1970; Kawano, 1975; Southwood, 1974; Werner, 1976; Grime, 1977; Silvertown, 1982). El autor que más a reflexionado sobre el tema de las historias de vida ha sido Stearns (1976, 1977, 1980), por lo cual preferimos citar su concepto (1976):

"The goal of all organisms is to insure the representation of their genes in future generations. The organism's strategy is to achieve this goal. All adaptations of biological characteristics directed toward this goal are tactics. These tactics depend critically on three things: The information available to the organism, its resources of materials and energy, and the environment in which it is operating." (p.3-4)

De manera análoga a los modelos de la topografía de Sewall-Wright o al hipervolumen del nicho ecológico de Hutchinson, podemos concebir un hiperespacio de características de historia de vida. Los picos en esta topografía representan las estrategias adaptativas más exitosas. El tránsito de un pico a otro estaría guiado por la selección natural y sería un cambio irreversible en el ciclo de vida al que le han dado el nombre de **MESOEVOLUTIVO** (propuesto por Dobzhansky) para distinguirlo del cambio más sencillo, el **MICROEVOLUTIVO** cambio en la frecuencia de pocos genes y que sería reversible.

TEORIAS SOBRE ESTRATEGIAS ADAPTATIVAS

➔
Pasó a la siguiente página

El problema teórico general consiste en predecir que combinaciones de características de historia de vida (en general, del ciclo de vida) evolucionaran en ambientes específicos, caracterizados por un particular régimen de presiones de selección natural. Se asume que esta, moldeará un ciclo de vida óptimo para cada ambiente (principio de optimización).

Los modelos matemáticos que se han elaborado han sido de dos tipos (Stearns, 1977): (1) Determinísticos, como la Teoría de las estrategias r y K ; La teoría de Grime; y (2) estocásticos, como Murphy (1958). Aquí solamente trataremos de los del primer tipo.

Varios modelos han tomado como base la llamada Ecuación demográfica fundamental o de Euler-Lotka (Stearns, 1977). Esta ecuación, relaciona los programas de sobrevivencia (l_x) y de fecundidad (m_x) de la población con su tasa intrínseca de crecimiento o parámetro malthusiano (r):

Ahora, dado un cierto régimen de presiones selectivas, ¿cuál es la historia de vida óptima? Por ejemplo, podemos mencionar autores que han procedido de esta forma a Schaffer (1974), Gadgil y Bossert (1970); Law (1979).

Tenemos que considerar con prudencia esos modelos, ya que, como lo ha señalado Stearns (1980), la ecuación de Euler-Lotka asume que las variables m , l y r coevolucionan libremente entre sí con independencia de otras características del organismo, lo cual solamente es una suposición. Restricciones de diseño del desarrollo pueden impedir su libre interacción. Lo anterior significa que en la topografía adaptativa existirían muchos picos vacíos; historias de vida imposibles. Así, en las ballenas y en los elefantes, motivos de diseño pueden estar impidiendo que estos organismos aumenten el tamaño de sus camadas o que disminuyan la longitud de periodo de la gestación, pese a que la ecuación mencionada no lo prohíbe.

Para Cole (1954), el número teórico de historias de vida es infinito. Esta afirmación es exagerada; es más acertado afirmar que el número de historias de vida que teóricamente podrían existir sería enorme, considerando la combinación de todos los valores posibles para todas las características de historia de vida. Con base en el argumento del párrafo anterior, dice Stearns (1977) que el número de historias de vida debe de ser finito. Las especies, en su evolución solo pueden tomar un número no muy grande - que desconocemos - de trayectorias en la topografía adaptativa, determinado, entre otros factores de importancia (por ejemplo, la variabilidad genética) por las leyes desconocidas del desarrollo.

Son dos las Teorías principales sobre estrategias adaptativas que han sido formuladas: La Teoría de las estrategias r y K de MacArthur & Wilson, y la Teoría de estrategias de Grime (1977).

La Teoría de MacArthur & Wilson, tuvo mucha influencia en la Ecología de poblaciones en la década de los setentas. MacArthur & Wilson, plantearon la existencia de dos tipos de ciclo de vida o estrategias adaptativas, que evolucionan y son adecuados cada uno en dos circunstancias ecológicas opuestas (Figura 1). Por una parte, en ambientes biológicamente agorranizados, ¿por ejemplo cuando se inicia la colonización en una isla, la selección natural (selección de tipo r) favorecerá a los genotipos cuyos atributos contribuyan a maximizar el valor de r, la tasa intrínseca de crecimiento. Por lo tanto, en la circunstancia anterior es favorecida una estrategia reproductora a la que se le ha dado el nombre de ESTRATEGIA-r. Por otra parte, en la situación ecológica opuesta, es decir, en la etapa avanzada de la sucesión ecológica, cuando la densidad y la diversidad de organismos son elevadas, la selección natural (selección de tipo K) favorecerá a genotipos con atributos que contribuyan a la sobrevivencia de los organismos, realizando su competitividad y capacidad defensiva en contra de depredadores y parásitos. En este caso, entonces, resulta favorecida una estrategia de sobrevivencia, a la que se le ha denominado ESTRATEGIA-K, en la cual se maximiza el número máximo de individuos que pueden ser sostenidos por el ambiente (parámetro K de la ecuación logística).

La Teoría fue ampliada por otros autores (principalmente por Pianka, 1970, 1972; Southwood, 1974; y por Gadgil & Solbrig, 1972), quienes detallaron las condiciones ambientales bajo las cuales evolucionan las estrategias y las características biológicas de los organismos adoptando alguna de ellas. Así Pianka (1970, 1978), elaboró una tabla en la que definió el tipo de ambientes en los que resultarían favorecidos las estrategias y las características de su ciclo de vida. Gadgil & Solbrig (1972), por su parte, indicaron que es el régimen de regulación poblacional el que determina el tipo de estrategia que ha de evolucionar: La estrategia-r es favorecida cuando la mortalidad poblacional es independiente de la densidad (la mayoría de los individuos mueren a causa de la intervención de factores del componente abiótico del medio, tales como heladas, derrumbes, inundaciones, etc); la estrategia-K lo es en ambientes donde la mortalidad poblacional depende del tamaño de la población (o sea, la mayor parte de los individuos perecen a causa de factores bióticos, tales como la depredación, el parasitismo, la competencia ^{etc} Adams, un aspecto muy importante señalado por Gadgil & Solbrig, es que la variable biológica fundamental que define a los estrategas de uno y otro tipo, es el **ESFUERZO REPRODUCTIVO** o la proporción de recursos (energía, materia y tiempo) invertidos por el organismo en las

actividades reproductivas. Así, el estratega-r, realiza un esfuerzo reproductivo mayor con relación al estratega-K.

La teoría estimuló un gran número de estudios teóricos, empíricos y experimentales. En lo que respecta a los dos últimos, se llevaron a cabo investigaciones con organismos de diferente posición taxonómica y nivel de organización, por ejemplo: En protozoarios (Luckinbill, 1979), corales (Loya, 1976), equinodermos (Menge, 1974; Moore, 1978), moluscos (Branch, 1976; Calow, 1978), crustáceos (Clarke, 1979), insectos (Pianka, 1970; Barbosa, 1977; Stubbs, 1977), reptiles (Hirshfield & Tinkle, 1975), mamíferos (Pianka, 1970; Richardson, 1975; Stubbs, 1977; Tamarin, 1978), y por supuesto, también en plantas, de los que hablaremos más adelante.

Sin embargo, las investigaciones que se han efectuado para contrastar las predicciones de la Teoría de las estrategias r y K son difíciles de evaluar, debido a la ambigüedad que se produce a causa de que no todos los autores han concebido la teoría de la misma manera. Por ejemplo, para autores como Pianka, todas las especies pueden situarse dentro de un espectro r y K, en función de atributos intrínsecos a las mismas (ver Figura 2). Así, para este autor, como también para Southwood (1974), las bacterias, los moluscos, los insectos son estrategas-r, con respecto a organismos como los vertebrados que son estrategas-K. También, para ellos, las hierbas son estrategas r, con respecto a los árboles que son K. Esta manera de concebir la Teoría de las estrategias r y K es errónea. Dado que Pianka y Southwood se han basado en dos correlaciones para elaborar su interpretación: 1) La correlación positiva entre el tamaño de los organismos y su tiempo de generación; es decir, a mayor tamaño del organismo mayor será la duración de su ciclo de vida; 2) La correlación negativa entre la tasa intrínseca de crecimiento (r) y el tiempo medio de generación. De tal manera que, según Pianka y Southwood, basta con determinar el tamaño del organismo para asociarle un valor de r, pudiendo ser este bajo para el estratega r con respecto al estratega K que lo tendría alto. Entonces, basta con lo anterior para que podamos saber que tipo de estrategia adaptativa presenta el organismo en cuestión y que características conforman su ciclo vital.

Partiendo de esa falsa concepción, varios investigadores procedieron a asignar estrategias a las poblaciones o especies de sus investigaciones (por ejemplo, Clarke (1979), Loya (1976), Moore (1978), Tamarin (1978)). Como Gadgil & Solbrig (1972) indicaron, los conceptos de estrategias r y K solamente tienen validez en sentido correlativo, es decir, no existe algún criterio absoluto que nos permita decidir a priori cuando un organismo debe clasificarse como un estratega r o como un estratega K. Los miembros de una población o de una especie

serían estrategias r o K con respecto a otra población o especie. También, podríamos agregar, las poblaciones deben de pertenecer a la misma especie o a especies estrechamente relacionadas en la filogenia para que la comparación tenga sentido.

La Teoría de las estrategias r y K ha estado sujeta a críticas muy fuertes, estimuladas por la evidencia empírica y por el análisis teórico. Whittaker & Goodman (1978) consideran que la idea de un continuo r-K representa una sobresimplificación teórica excesiva. Para Janzen (1979), la terminología de estrategias r y K es engañosa y contribuye poco a lo que ya sabemos.

La mayor parte de la crítica se ha dirigido no tanto a la teoría misma (Rappoport & Drausal, 1979) sino al síndrome de características que Pianka asignó a las dos estrategias y al enfoque que tal autor le dió. Puede conducirnos a un error definir la estrategia de un organismo a partir de una sola de sus características, como su tamaño o su fecundidad. Las características que, según Pianka, definen a los estrategas r y K, no siempre son mutuamente excluyentes ni aditivas (Rappoport & Drausal, 1979).

También, se ha hecho la objeción de que los parámetros r y K, no son comparables en sentido estricto, pues mientras r está en función de las características de historia de vida, la K, además de las características anteriores, depende también de factores del ambiente. En la Teoría de MacArthur & Wilson, se asume que la K solamente está en función de las características del ciclo de vida (Stearns, 1977).

LA TEORIA DE GRIME

Otra teoría importante sobre estrategias adaptativas fue planteada por Grime (1977). Este autor la planteó para las plantas, pero indica que pueda extenderse a todos los organismos.

Parte Grime señalando que las presiones de selección pueden no ser las mismas en las distintas etapas del ciclo de vida, por lo que cree conveniente dividir a este en dos fases: (1) FASE DE ESTABLECIMIENTO y (2) FASE DE REGENERACION. En cada una de ellas, según Grime, han evolucionado varias estrategias adaptativas. Aquí solamente mencionaremos las estrategias que propone para la fase de establecimiento, ya que son las que podemos correlacionar con las propuestas en la teoría anteriormente tratada.

Según Grime, la cubierta vegetal, en cualquier parte, es regulada por dos factores: La perturbación (caída de árboles, pisoteo, inundaciones, derrumbes, depredación, parasitismo,

incendios, actividad humana) y las restricciones (la disponibilidad de recursos, tales como espacio, agua, nutrientes, luz). En general, cada uno de estos factores puede tener dos niveles de intensidad, alto y bajo, cuya combinación produce cuatro tipos fundamentales de ambientes (Fig 3). Sin embargo, solamente en tres de ellos pueden evolucionar estrategias adaptativas. El ambiente con alta perturbación y altas restricciones corresponde al desierto, literalmente hablando.

Grime (1979), cita a otros autores que parecen coincidir con él en el reconocimiento de tres estrategias primarias en la fase de establecimiento del ciclo de vida, como Wilbur & al (1974), Whittaker (1975), Nicols & al (1976) y Southwood (1977). Whittaker & Goodman (1979), considerando que la Teoría de las estrategias r y K es una simplificación teórica exagerada, proponen tres estrategias demográficas. Aunque su punto de partida es muy distinto al de Grime, ya que lo hacen introduciendo modificaciones a la ecuación logística del crecimiento poblacional, relacionan su Teoría con la de Grime, encontrando la equivalencia de sus estrategias con las de ésta.

El mismo Grime relaciona sus estrategias con las estrategias r y K . La estrategia RUDERAL, corresponde a la r , mientras que la TOLERANTE A LAS RESTRICCIONES a la K .

Hasta cierto punto, la teoría de Grime es menos reduccionista que la teoría de las estrategias r y K , ya que toma en cuenta más características para definir las estrategias; además de las "clásicas" características de historia de vida, incluye morfológicas y fisiológicas.

Sin embargo, se le pueden hacer varias objeciones a la teoría de Grime. Se le ha cuestionado que al ocuparse de asignar estrategias a las especies soslaya la variación intraespecífica (McNeilly, 1981, citado por Grime, 1982). Grime, dice que se tiene que considerar que su enfoque se ocupa de patrones a gran escala y que aquellos cuya aproximación es con patrones a fina escala, deben de reconocer y aceptar el otro. También, dice Grime, que no ha ignorado la variación intraespecífica. Para objeciones que se le han hecho, consúltese Grime (1982).

Es muy importante señalar que la teoría de Grime está planteada en un contexto interespecífico: la unidad de estudio sería la especie y cada especie presentaría una estrategia determinada, la cual, se ha de inferir del análisis de de varias poblaciones.

DE LA ASIGNACION DE RECURSOS

Un enfoque a la problemática del fenómeno de la historia de vida o de las estrategias adaptativas ha sido el análisis de la asignación de recursos. En este enfoque ha desempeñado el papel central la característica **ESFUERZO REPRODUCTIVO**, la cantidad de recursos (tiempo, materia y energía) que un organismo invierte en las actividades reproductivas.

El estudio de las historias de vida se ocupa de investigar cómo el proceso de evolución por selección natural esculpe el ciclo de vida de los organismos en función de la situación ambiental. Ahora bien, nosotros sabemos que los organismos son sistemas termodinámicos abiertos que mantienen su estructura intercambiando materia y energía con el medio externo. Entonces, nosotros podemos concebir el ciclo de vida como la trayectoria en el tiempo de un sistema abierto que contará con un presupuesto energético finito para llevar a cabo sus funciones. De esta manera, para autores como Abrahamson (1979), una historia de vida es en gran parte un reparto óptimo de los recursos entre las distintas actividades. Según Harper & Ogden (1970):

...**"Life cycle strategy' is used to express the whole complex time and space pattern of energy - allocation by the organism;..."**

La adaptación no es un proceso aleatorio, de tal modo que los diseños naturales de los organismos (digamos en su morfología, historia de vida), por diversos que nos parezcan, solamente son una pequeña fracción de los diseños que podrían existir; sin embargo, una gran cantidad de estos serían imposibles en la naturaleza. No puede existir un organismo que pueda vivir en todos los ambientes, sin límites para su reproducción y su dispersión, un **DEMONIO DE DARWIN**, como lo llama Law (1979), debido a la existencia de las **RESTRICCIONES DE DISEÑO**. Los organismos tienen varias necesidades, funciones y actividades: crecimiento, reproducción, búsqueda de alimento, defensa contra depredadores, etc. Todas estas actividades requieren cierta cantidad de recursos, pero el presupuesto de los mismos con los que contará el organismo es limitado o su capacidad para conseguirlos.

Cody (1966), tratando de encontrar una explicación última o evolutiva al tamaño de camada en las aves (o sea, número de huevos dejados en el nido en cada puesta), debido a que las explicaciones proximales, ecológicas y fisiológicas no eran suficientes, propuso un **PRINCIPIO DE ASIGNACION OPTIMO DE**

RECURSOS. el cual, en una forma generalizada, señala que la selección natural en función de las exigencias del ambiente en particular producirá un patrón óptimo de asignación de recursos.

Así, según el principio propuesto por Cody, la historia de vida (life history) de los organismos consiste en un reparto óptimo de los recursos. Como se mencionó líneas atrás las restricciones de diseño conducen a que las distintas actividades del organismo entren en conflicto al demandar recursos del presupuesto único, pero, el principio de asignación indica que la selección natural establece un compromiso ("trade off") entre las actividades, produciendo un patrón óptimo de reparto de los recursos. Por ejemplo, en un estudio con la planta *Poa annua*, se encontró que las plantas que presentaron tasas altas de reproducción en las primeras etapas del ciclo de vida, crecieron menos y sus tasas de reproducción fueron más bajas en el siguiente ciclo anual; las plantas de menor tamaño presentaron más mortalidad (Law, et al. 1979). Queda claro en este ejemplo cómo se establecen compromisos entre la reproducción, el crecimiento y la reproducción.

Entonces, en el enfoque de la asignación de recursos en las estrategias adaptativas, se postula que las historias de vida son diseños óptimos. Dice Rosen (citado en Rabinovich, 1979) que la idea de que la naturaleza persigue una economía en todas sus obras es uno de los principios más antiguos de las ciencias físicas. Sin embargo, nunca hay que olvidar que ese principio es en realidad una hipótesis de trabajo. Como dice Futuyma (1979), los organismos no viven en el mejor de los mundos posibles y pueden estar adaptados subóptimamente por múltiples razones; debido a su herencia filogenética pueden presentar características que fueron útiles para sus antepasados, pero que ahora no lo son e inclusive pueden perjudicarles, no pudiendo eliminarlas de inmediato la selección, ya que la evolución no es un proceso instantáneo.

EL ESFUERZO REPRODUCTIVO

En el estudio de las estrategias de adaptación desde el punto de vista de la asignación de recursos, interesa, principalmente, conocer el balance o el compromiso que se establece entre dos categorías de actividades: Las no reproductivas y las reproductivas. Ya Fisher (1930) había señalado la importancia de esto en el estudio de las historias de vida.

El sentido común nos podría engañar si supusiésemos que siempre la selección natural favorecerá una elevada asignación de recursos en las actividades reproductivas que siempre serían las

prioritarias, pues son las que están directamente implicadas en la transmisión de las características hereditarias a las generaciones futuras. Sin embargo, lo anterior es falso. El éxito en la reproducción es solamente uno de los componentes de la adecuación de los organismos. El otro, es éxito en la sobrevivencia. Así, en ciertas circunstancias ecológicas la selección natural puede favorecer una mayor asignación de recursos a las actividades no reproductivas a expensas de lo asignado a la reproducción.

Los primeros intentos de estudiar el balance mencionado en las poblaciones naturales se hicieron en las aves. Se tomó el tamaño de camada como un indicador del gasto de recursos en la reproducción o **ESFUERZO REPRODUCTIVO**. Se encontró un patrón ecogeográfico para el tamaño de camada en las aves: El tamaño de camada se incrementaba del ecuador hacia latitudes más altas. Se explicó esto de acuerdo con el principio de asignación de Cody: En latitudes relativamente más elevadas es mayor la mortalidad independiente de la densidad, por lo que resulta una respuesta adaptativa ventajosa poner mayor número de huevos en el nido para contrarrestar la elevada mortalidad. En cambio, en los trópicos, la mortalidad es dependiente de la densidad y ahí la selección natural favorece una mayor asignación de recursos en actividades que aumenten la probabilidad de sobrevivencia de los individuos, pero a expensas de reducir el número de huevos dejados en el nido. Por supuesto, el patrón encontrado en las aves es una evidencia favorable para la Teoría de las estrategias r y K.

Para estudiar el balance entre las actividades reproductivas y las no reproductivas, el tamaño de camada no es una medida adecuada, pues es claro que el mismo no representa la inversión completa que se hace en la reproducción; a lo sumo, es solo una aproximación. No considera en este caso, por ejemplo, los recursos que las aves invierten en el cortejo y en la construcción de sus nidos.

En los estudios de asignación se ha usado una variable con la que se pretende medir el gasto que se hace en las actividades reproductivas, a la que Williams (1966) denominó **ESFUERZO REPRODUCTIVO**. Esta variable ha recibido una atención considerable en los estudios de los ciclos de vida. La hipótesis de trabajo con respecto a ella, es que se trata de una característica moldeable por la selección natural en función del ambiente y que es un componente importante de la estrategia adaptativa de los organismos. Anteriormente, se mencionó que para Gadgil & Solbrig (1972) es el esfuerzo reproductivo lo que define a los estrategas r y K.

El enfoque de analizar la estrategia del ciclo de vida considerando ese gasto de recursos en la reproducción, ha sido

llamado por Schaffer (1983) EL MODELO DEL ESFUERZO REPRODUCTIVO. Este autor, escribió algunos artículos en los que analizó como se podría comportar el esfuerzo reproductivo en función de la edad de los organismos (Schaffer, 1974a), el esfuerzo reproductivo óptimo (Schaffer, 1974b). Sin embargo, posteriormente, ha criticado este enfoque y al lado de otros autores ha planteado el problema de la asignación de recursos desde la perspectiva de la Teoría del control óptimo, la cual la han tomado de la economía (Schaffer, 1983).

Es fácil entender, teóricamente, que es el esfuerzo reproductivo, mas la dificultad con la que se han enfrentado los investigadores es su cuantificación en la práctica.

Las plantas, gracias a su menor complejidad estructural y a su modo de vida sedentario, se han prestado con mayor facilidad que los animales como material de estudio de la asignación de recursos. A continuación, nos ocuparemos de algunos estudios sobre la asignación de recursos en plantas, dentro del contexto del problema de las estrategias adaptativas. Para algunos ejemplos con animales, puede consultarse Calow (1978 b y las citas mencionadas anteriormente para animales).

ESTUDIOS DE ASIGNACION DE RECURSOS EN PLANTAS

CUANTIFICACION DEL ESFUERZO REPRODUCTIVO

Una de las primeras tentativas de estudio de la asignación reproductiva en vegetales fue el trabajo de Jhonson & Cook (1968), en poblaciones de la compuesta *Ranunculus flammula*. En este trabajo, se investigó como se comportaba el número de carpelos por rama - característica que definieron como el equivalente al "tamaño de camada" en las aves - a lo largo de un gradiente altitudinal. Sin embargo, como se dijo anteriormente, también en este caso no se mide realmente el gasto que las plantas hacen en la reproducción. Aunque otros autores también usaron ese tipo de medida (por ejemplo, Levin & Turner, 1977), los estudios del esfuerzo reproductivo siguieron otro camino.

En un trabajo de asignación de energía con la compuesta *Senecio vulgaris*, Harper & Ogden (1970) analizaron la noción del esfuerzo reproductivo y la manera de cuantificarlo. Propusieron lo que denominaron el **ESFUERZO REPRODUCTIVO NETO**, el cual consistía en calcular el cociente del peso de la biomasa seca de la producción total de semillas entre el peso seco de la biomasa total de la planta al final de su ciclo de vida. De esta suerte, el esfuerzo reproductivo se puede expresar como fracción o como

porcentaje. \nearrow

En varios trabajos se utilizó ² ~~esta~~ medida ~~mencionada~~ (por ejemplo: Ogden 1974).

Sin embargo, el esfuerzo reproductivo neto no es una medición del todo correcta, puesto que las semillas no son las únicas estructuras implicadas en la reproducción, pues al lado de ellas hay otras estructuras que también intervienen como los pedúnculos de las flores y las inflorescencias, los pétalos en las flores, las estructuras de los frutos, estructuras implicadas en la dispersión de las semillas, el néctar, etc. En algunas plantas, el peso de las semillas solamente es una minúscula fracción del peso de la biomasa total, por ejemplo, como sucede en la especie de *Abies* estudiada por Kohyama (1982), en donde la asignación neta a semillas no es más del 0.93 % de la biomasa.

En la mayoría de los estudios, se ha empleado como medida del esfuerzo reproductivo la siguiente:

$$ER = \frac{\text{Peso seco total de la biomasa rep.}}{\text{Peso seco total de la biomasa}}$$

Varios estudios lo hicieron analizando como la planta va asignado su biomasa a lo largo del tiempo. En cosechas sucesivas, se determinan los esfuerzos reproductivos parciales. Al término del ciclo de vida, se puede obtener el esfuerzo reproductivo total (Ogden, 1974; Kawano & Nagai, 1975; Sarukhán, 1976).

Ahora, hay algunos inconvenientes con esta medida del esfuerzo reproductivo. Primero, el criterio para decidir cuáles son estructuras reproductivas y cuáles no, varía según el investigador. Así, por ejemplo, Hawthorn & Cavers (citados en Thompson & Steward, 1981), en un estudio de asignación con plantas del género *Plantago*, incluyeron ramas en la medición del esfuerzo reproductivo. Desde luego que el problema no es grave cuando se compara el esfuerzo reproductivo de individuos de la misma especie, mientras se aplique el mismo criterio, pero no pasa lo mismo cuando se comparan plantas de especies distintas, pues podríamos comparar estructuras que no son homólogas o que no sean equivalentes.

También, hay otro problema que puede oscurecer el significado del esfuerzo reproductivo como ha sido definido. Con el esfuerzo

reproductivo queremos cuantificar el gasto en recursos que hacen las plantas para producir sus estructuras de reproducción sexual. Sin embargo, hay plantas cuyas estructuras reproductivas pueden pagar su propio costo o al menos parte de él, gracias a la presencia de tejidos fotosintéticos, siendo capaces de producir los fotosintetatos que requieren para su producción y manutención. Inclusive, las mismas semillas pueden contener clorofila (Yaklovey & Zhukova, 1980; citado en Silvertown, 1982).

Por supuesto, aunque las estructuras reproductivas en ciertas plantas posean la capacidad de fotosintetizar, no pueden ser absolutamente autosuficientes y costearse a sí mismas, pues requieren de otros recursos como son los nutrientes y el agua que son asimilados por la raíz. Además, hay costos que por necesidad siempre estarán a cargo de la planta, como ^{P. X.} el soporte que la misma brinda, o la producción de sustancias químicas o estructuras de defensa en contra de herbívoros y patógenos que, aunque no estén presentes en las estructuras reproductivas, de todas maneras pueden ~~resultar~~ ^{evitar} protegerlas.

Por último, otra dificultad con el concepto de esfuerzo reproductivo es el que concierne a la reproducción asexual. En muchas plantas, esta presenta la reproducción vegetativa; esta es difícil de evaluar, pues no es fácil decidir como debe de ser incluida en el esfuerzo reproductivo o si debe de considerarse como un aspecto del crecimiento. Es obvio que carece de sentido sumar el esfuerzo reproductivo sexual con el esfuerzo de reproducción asexual, pues esas dos cantidades no tienen el mismo significado biológico. En un estudio hecho en la frasa silvestre, Holler & Abrahamson (1977), midieron por separado ambos esfuerzos, en plantas que crecieron en sitios de alta densidad y en sitios de baja densidad, encontrando que el sexual no cambiaba en ambas situaciones, mientras que el asexual era mayor en los sitios de baja densidad. De esta manera, pudieron darse cuenta de que la propagación vegetativa puede funcionar como una táctica para la colonización de un ambiente local emparejado? y disponible.

En los estudios de asignación de recursos en las plantas, se ha utilizado el reparto del peso seco de la biomasa a las distintas estructuras como el estimador de la asignación total de los recursos (energía, materia y tiempo) que hace la planta a sus distintas funciones. La gran mayoría de los estudios han utilizado este procedimiento, ya que es el más sencillo.

Algunos investigadores, tratando de aproximarse lo más posible a lo que llamaríamos la asignación de energía, han cuantificado el contenido calórico de las estructuras vegetales por medio de bombas calorimétricas. En algunos estudios, se ha

analizado tanto el reparto de peso seco de la biomasa como el de calorías (por ejemplo, Harper & Ogden, 1970; Ogden, 1974; Abrahamson & Gadgil, 1978).

Según Harper & Ogden (1970), las cuantificaciones de la asignación con peso de la biomasa seca no son muy distintas de las que se hacen con reparto de calorías, pues el peso es proporcional al contenido calórico. Ahora, en algunos casos, como sucede con las semillas de las compuestas, en las cuales los aceites representan una proporción considerable del peso, el esfuerzo reproductivo estimado con el peso de la biomasa seca, será más bajo que el estimado con el contenido calórico. Naturalmente, lo anterior se hará más notorio si se cuantifica el esfuerzo reproductivo tomando en consideración solamente a las semillas.

En un estudio de asignación con plantas del género *Solidago* (Compositae), Abrahamson & Gadgil (1978), utilizaron el peso y el contenido calórico; los patrones de asignación, en ambos casos, fueron prácticamente iguales.

Sin embargo, Lovett Doust (1978, 1980 a, 1980 b), ha puesto en tela de juicio el valor de los estudios de asignación que utilizan el reparto de peso de la biomasa seca o de calorías, pues, según el autor citado, lo único que nos dicen es como se reparte el carbono; entonces, si este elemento no es un factor limitante en el ambiente, lo que parece no ser el caso, carece de interés teórico conocer como es repartido. Lo que verdaderamente importa, señala Lovett Doust, es analizar la asignación en las plantas de algún recurso limitante para ellas en el medio en que habitan, por ejemplo, algún nutriente como el nitrógeno y el fósforo. Lovett Doust, estudió la asignación de fósforo en plantas de la especie *Smyrniun olusatrum*.

Sin embargo, se le pueda objetar a Lovett Doust, que no es la asignación de carbono lo que se analiza en las investigaciones que utilizan el peso seco de la biomasa o el contenido calórico. En el fondo, estos estudios buscan determinar como se refleja en el reparto de la biomasa o de las calorías - considerando a estos como indicadores del reparto de la totalidad de los recursos - las condiciones, limitantes o no del medio en el que han evolucionando las plantas. Si algún recurso del ambiente es limitante, como el espacio, la luz o algún nutriente, esto repercutirá en la asignación de biomasa.

No se debe de olvidar que en los estudios de asignación de biomasa se explora la estrategia del ciclo de vida de las plantas, principalmente en lo que respecta al comportamiento del esfuerzo reproductivo, el cual se ha definido como la inversión de recursos que se hacen en la reproducción, no a un nutriente en

particular.

EVIDENCIA SOBRE ASIGNACION DE RECURSOS

En las plantas, los estudios de asignación de recursos se empezaron a realizar estimulados por un trabajo de Harper (1967), donde planteó cierto número de interrogantes con relación a la asignación de recursos en general y con el esfuerzo reproductivo en particular. En pocas palabras, Harper pregunta, ¿cuál es la importancia evolutiva del patrón de asignación de recursos? ¿Es una respuesta plástica o tiene una base genética? ¿Qué relación hay entre el patrón de asignación de recursos y el ambiente?

Por supuesto, las interrogantes de Harper tienen raíces en las predicciones de Cody (1966) y de la teoría de MacArthur & Wilson (1967). Como se vió, según Cody, el patrón de asignación de recursos es óptimo y está en función del ambiente, o sea, es un producto de la selección natural. Para la Teoría de las estrategias r y K , en función del ambiente en el que evolucionan los organismos, se establece un balance óptimo entre las actividades reproductivas y no reproductivas, de tal modo que el esfuerzo reproductivo definirá la estrategia adaptativa del organismo.

En general, los estudios de asignación de recursos en las plantas han mostrado que la misma es muy variable. La asignación es muy sensible a los factores del medio ambiente, tales como a la variación anual en la precipitación (Abrahamson, 1975 a), la luz (Abrahamson & Gadgil, 1973), el contenido de nutrientes del suelo (Van Andel & Vera, 1977), la densidad de plantas (Kawano & Hayashi, 1977).

Aunque la evidencia acumulada tal vez no nos permita extraer conclusiones definitivas, podríamos decir que el esfuerzo reproductivo no muestra patrones tan sencillos como las predicciones teóricas esperaban.

Antes de comentar algunos trabajos importantes de asignación, es importante señalar que de antemano nos topamos con una dificultad para hacer comparaciones de los estudios, ya que los mismos no siguieron estrictamente la misma metodología. Por ejemplo, no todos usaron el mismo criterio para medir el esfuerzo reproductivo; en algunos estudios no fueron consideradas las raíces (como en Abrahamson & Gadgil, 1973; Gaines et al 1974); algunos estudios se basaron en una sola cosecha de plantas (Gaines et al, 1974) mientras que otros hicieron varias cosechas para seguir la asignación de biomasa en el tiempo

(Abrahamson, 1975 a, 1975 b). Así, no es posible hacer una síntesis haciendo comparaciones.

Debido a lo anterior, no se puede intentar hallar patrones de comportamiento del esfuerzo reproductivo en función de la forma de crecimiento, hábito de crecimiento, de región geográfica o posición taxonómica.

Así, Harper, Lovell & Moore (1970), con la evidencia disponible para aquel entonces, ^{suplen} proponen que el esfuerzo reproductivo sexual disminuirá al aumentar la longitud del ciclo de vida, es decir, de anuales a perennes. Esta teoría no pudo sostenerse por mucho tiempo al acumularse cierta evidencia.

En la palma *Astrocaryum mexicanum* se encontró un esfuerzo reproductivo de alrededor del 40 % (Piñero, 1978), valor que se aleja bastante para una planta perenne y que forma parte de la selva perennifolia madura. Se prediceía un valor menor del 10 %.

Kawano & Nagai (1980), en una población natural de *Heliconopsis orientalis* a 2500 m de altitud encontraron que la asignación reproductiva anual estuvo entre 18 y 34 %, rango que se sale de lo esperado por el esquema de Harper, Lovell & Moore.

Lo mismo se puede decir para la predicción de que el esfuerzo reproductivo disminuirá de las hierbas a los árboles pasando por los arbustos (por ejemplo, como se propone en la teoría de Pianka que ilustramos en la figura 2). La mayor parte de los estudios de asignación han sido hechos en hierbas y hay muy pocos estudios de asignación en especies arbóreas. Además, la poca evidencia que hay en especies arbóreas se ha basado cosechando la biomasa en pie en un momento dado. Algo que debemos tener presente es que los términos de hierbas, arbustos y árboles son en realidad descriptivos y no son unidades naturales.

Otros estudios han sido hechos para analizar los patrones de asignación de recursos en función de gradientes ambientales, tales como el estadio de la planta en la fase de la sucesión secundaria (Gaines et al. 1974), altitudinales (Kawano & Masuda, 1980) y latitudinales (McNaughton, 1975). En estas investigaciones se han tratado de verificar las predicciones de la teoría de las estrategias r y K.

En los gradientes sucesionales, es decir, que van de etapas inmaduras a maduras, así como aquellos gradiente que van de comunidades de alta perturbación a baja perturbación (Gadgil & Solbrig, 1972); se ha supuesto razonablemente que corre a su vez un gradiente en el que va aumentando la mortalidad densodependiente (y, por lo tanto, disminuyendo la mortalidad densodependiente), se encontraron experimentos naturales

Robinson

propicios para verificar las predicciones de la teoría. En comunidades muy perturbadas y/o inmaduras es favorecida la estrategia r, bajo condiciones de mortalidad independiente de la densidad; se esperan un esfuerzo reproductivo elevado. En cambio, en el otro extremo, en comunidades maduras y/o poco perturbadas, donde predomina la mortalidad dependiente de la densidad, es favorecida la estrategia K, con menor esfuerzo reproductivo. Como ejemplos de estos estudios podemos citar a Abrahamson (1975 a y b, 1979), Abrahamson & Gadgil (1973), Abrahamson & Hershey (1977), Baesleigh & Yarranton (1974), Gadgil & Solbrig (1972), Hickman (1975, 1977).

De las publicaciones citadas, es muy importante detenerse en tres, pues nos ofrecen una idea bastante clara de la situación del enfoque de los estudios de asignación de recursos.

En el estudio de Abrahamson & Gadgil (1973) con especies del género *Solidago*, pudieron verificar que el esfuerzo reproductivo decreció al aumentar el grado de madurez de la comunidad, pero lo más notable del estudio fue que pudieron demostrar que los patrones de asignación están controlados genéticamente, pues crecieron plantas en el invernadero que se comportaron como en el campo.

En segundo lugar, el trabajo de Gadgil & Solbrig (1972), se descubrió que plantas de *Taraxacum officinale* (el diente de león) medrando en sitios perturbados hicieron mayor esfuerzo reproductivo que plantas de la misma especie que crecieron en sitios menos alterados. Gracias a la técnica bioquímica de electroforesis en gel, pudieron demostrar que el esfuerzo reproductivo está bajo control genético.

En tercer lugar, están los estudios de Hickman, con especies del género *Polygonum* que ofrecen un panorama por completo distinto y que representan la evidencia empírica más fuerte en contra de las predicciones teóricas. Así, en poblaciones naturales de *P. canadense* encontró que el esfuerzo reproductivo se comportó según lo previsto por la teoría de las estrategias r y K; sin embargo, en las poblaciones que creció en el invernadero no mostraron diferencias entre sí, quedando probado que en esta especie los patrones de asignación encontrados en el campo fueron una respuesta plástica. Además, en poblaciones de otras especies del género situadas en el mismo gradiente ambiental r-K no se encontró lo mismo que en *P. canadense* como cabría esperar.

MATERIALES Y METODO

¿Cuál es la justificación de su estudio?

OBJETIVOS

En este estudio fue elegida la especie *Rhynchelytrum repens* (Willd.) Hubb., planta perteneciente a la familia de las gramíneas que crece a la orilla de los caminos. *R. repens* es un pasto colonizador nativo del continente africano que fue introducido a América en donde en muy pocos años se ha extendido ampliamente.

Los objetivos de la investigación fueron los siguientes:

- 1.- Estudiar el patrón de asignación de biomasa en individuos de la gramínea pertenecientes a poblaciones ubicadas en ambientes contrastantes.
- 2.- Investigar qué características del patrón de asignación de biomasa son relevantes en la estrategia adaptativa de una planta colonizadora como *R. repens*.
- 3.- Tratar de medir la predecibilidad de algunas variables meteorológicas para las localidades de las poblaciones de estudio.
- 4.- Determinar si hay una relación entre el ESFUERZO REPRODUCTIVO y la medida de predecibilidad de las variables meteorológicas.

La HIPOTESIS DE TRABAJO fue la siguiente: Se espera que, con base en la teoría de las estrategias r y K , el esfuerzo reproductivo será mayor en ambientes con menor predecibilidad y será menor en ambientes relativamente más predecibles.

¿Por qué con base en $r-K$ y no en r y K ?

LA PLANTA ESTUDIADA

Rhynchelytrum repens (Willd.) Hubbard es una gramínea que crece en ambientes ruderales, tales como la orilla de los caminos, que caracterizan por su intensa perturbación.

Esta especie es nativa del continente africano, perteneciendo a un género que posee cuarenta especies, algunas de las cuales se encuentran también en regiones tropicales de Asia.

En la figura 4 se ilustran las características morfológicas macroscópicas más notables de la especie. Los individuos tienen una forma amacollada; en las etapas de maduras, pueden alcanzar una altura de un metro o un poco más.

Gould (1945), reporta un número cromosómico de $2n = 36$ para esta especie, número que coincidió en tres localidades diferentes: En Córdoba, Veracruz; al sur de Jiquilpan y Ciudad Guzmán, en Jalisco. Este autor menciona que sus conteos también coincidieron con los hechos por de Wet (1954) con especímenes del sur de África, continente del que proviene el pasto.

Rhynchelytrum repens es una planta perenne de corta vida (Itie, 1945). Las cariopsis (^{frutos o dispersos} ~~espigas~~ de las gramíneas) germinan cuando se inicia la temporada de lluvias; asimismo, también el crecimiento de nuevas vástegas en los individuos que al menos ya han tenido un ciclo de crecimiento anual. Hasta la mitad del año, alrededor de los meses de Junio y Julio aparecen las estructuras reproductivas, las paniculas, cuyas espiguillas presentan una coloración rojiza característica de esta especie de pasto. Posteriormente, cuando las espiguillas han madurado, adquieren un color blanco con reflejos plateados y van ~~caducando~~, cayendo de la panícula tras el más leve movimiento, ya sea este provocado por el viento, el agua de la lluvia, animales o gente. Sin embargo, todavía en el mes de Diciembre es posible ver individuos con paniculas inmaduras.

Hace ya más de un siglo que este pasto fue introducido en América del Sur como planta forrajera. Poco tiempo después se empezó a propagar con notable rapidez en el continente, a lo largo de caminos, carreteras, vías de ferrocarril y en general por medio de cualquier tipo de ambiente perturbado que favorece a plantas fugitivas o colonizadoras como *R. repens*. Cifer

Ridley (1930), menciona que el pasto fue introducido en los Jardines de Batu Tiga, en ~~Selangor~~ Selangor, como pasto forrajero y pudo constatar que se propagó ampliamente.

↓
Asia?

En su continente natal, *R. repens*, es una planta pionera en la sucesión secundaria. Según Jackson (citado en McIlroy, 1976): "...los suelos de baja fertilidad sufren primeramente la colonización de *Rhynchelytrum repens* un pasto anual y rastrero, con espiguillas sedosas y vellosas que el viento dispersa..."; y, más adelante: "...Lo interesante es que, en suelos más fértiles, es posible que no se encuentre la etapa de *Rhynchelytrum*, siendo *Pennisetum* el primer invasor importante...".

La entrada de este auténtico zacate caminante a nuestro país pasó inadvertida y no podemos determinar con exactitud la fecha de su llegada, aunque, cierta evidencia disponible, nos permite tener una idea aproximada.

Hacia el año de 1913, *R. repens*, no existe oficialmente para la botánica hecha en México, ya que tal especie no es mencionada en las obras de importantes botánicos de aquel entonces, como Gramíneas mexicanas en el herbario de Estados Unidos de Hitchcock, la Flora taxonómica de C. Conzatti (ver Itie, 1945). El primer registro de un ejemplar de esta especie en el Herbario Nacional corresponde al número de colecta 840 de la colección particular del ingeniero Jesús González Ortega, con fecha de Enero de 1932, colectado en Mazatlán. Fue determinado como *Tricholaena rosea*. Los lugareños le llamaban "zacate acutunilla". Entonces, este pasto entró a nuestro país antes de 1932; según Itie (1945), lo hizo entre 1910 y 1915.

En menos de un siglo, *R. repens*, ha alcanzado una amplia distribución en nuestro país (ver Fig 5). Altitudinalmente, se le encuentra desde el nivel del mar hasta aproximadamente los 2500 metros.

LOCALIDADES DE COLECTA

El trabajo de campo se hizo en el transcurso de los meses de Julio y Agosto de 1978. Se escogieron cinco poblaciones ubicadas en distintos puntos geográficos (Figura 6):

1.- Población Ciudad Universitaria (PCU). Estuvo situada en un punto al este de la Ciudad Universitaria, aproximadamente a un kilómetro de la Facultad de Ciencias. Formaba parte de un matorral xerófilo perturbado. Una característica notable en esta población, fue que los individuos crecían en los intersticios de las rocas volcánicas presentes en el lugar.

2.- Población Hidalgo (PH). Estuvo ubicada a la orilla de la

Autan
Hidalgo
PCU
Agosto
PCU
Hidalgo

*¿alta tipo de
clima, altitud
para el localidada*

carretera México- Querétaro, aproximadamente en el kilómetro 83.

3.- Población Yautepec (FY). En la carretera México-Cuautla, entre los kilómetros 19 y 20.

4.- Población Fortín de las Flores (PFF). En el kilómetro 164 de la carretera que va de Puebla a Córdoba.

5.- Población Chamela (PCH). En la carretera que va de Melaque a Barra de Navidad, aproximadamente a un kilómetro de la Estación de Biología de Chamela de la UNAM.

Todas ellas eran ambientes ruderales sujetos a perturbación. Sin embargo, la localidad con el ambiente relativamente más contrastante fue la de Chamela, ya que la vegetación era más densa.

En la figura 7 aparecen los climogramas para las cinco localidades, elaborados con los datos registrados en las estaciones meteorológicas más próximas, para todos los años que han estado en servicio.

METODO DE COLECTA

En cada una de las localidades se colectaron al azar 40 individuos. La colecta se hizo utilizando un transecto longitudinal de diez metros. Esta longitud fue elegida con la finalidad de abarcar la mayor parte del manchón de plantas que se iba a muestrear.

Los individuos extraídos fueron aquellos que estuvieron más cerca de los puntos obtenidos a partir de parejas de números al azar. Uno de los números indicaba una distancia a lo largo del transecto y el otro una distancia transversal al mismo. Con este procedimiento se pretendió obtener una muestra representativa de los manchones en cuanto a la distribución de individuos de distintas edades o estados fisiológicos.

Simultáneamente a la cosecha de las plantas, se midió la altura de cada una. Se hizo lo posible por extraer la mayor parte del sistema radicular de cada planta. Finalmente, cada planta fue introducida en una bolsa de papel para ser llevadas al laboratorio.

METODO EN EL LABORATORIO

El material fué llevado al laboratorio de ecología del Instituto de Biología de la UNAM. Ahí, cada planta fué fraccionada en el mayor número de estructuras reconocibles:

- 1.- Raíces
- 2.- Culmos (tallos)
- 3.- Hojas (vainas y láminas)
- 4.- Estructuras reproductivas:
 - a.- Esqueleto de la panícula (incluye un largo pedúnculo y un eje ramificado sobre el que se insertan las espiguillas)
 - b.- Espiguillas

El material correspondiente a cada una de las estructuras mencionadas fué medido en bolsas de papel y estas se introdujeron en un horno, con una temperatura de 90°C, durante un tiempo no menor a 72 horas. ~~Esto se hace para~~ deshidratar los tejidos. Posteriormente, el material fué pesado en una balanza analítica.

En este trabajo la asignación de recursos a cada una de las estructuras se estima con el porcentaje de peso de la biomasa seca total. Por ejemplo, el ESFUERZO REPRODUCTIVO de cada planta fue definido y medido de la siguiente manera:

$$ER = \frac{\text{peso seco de las estructuras reproductivas}}{\text{PESO SECO TOTAL DE LA PLANTA}}$$

Este es el procedimiento que más se ha usado en los estudios de asignación de recursos.

ESTIMACION DE LA PREDECIBILIDAD DE LAS VARIABLES METEOROLOGICAS

Como la hipótesis central de esta investigación es la de que el ESFUERZO REPRODUCTIVO será mayor conforme mayor sea la impredecibilidad de las variables meteorológicas, se mencionará

como se trató de medir la predecibilidad.

Para cada localidad se buscó cual era la estación meteorológica más cercana y se obtuvieron los registros de las temperaturas medias mensuales y la precipitación mensual total para todos los años en que han estado en servicio.

Para prestar ayuda en los estudios de Ecología evolutiva, Colwell (1974), propuso unas medidas útiles para la descripción de fenómenos periódicos o cíclicos de interés biológico general. Estas medidas se refieren a la predictibilidad y la estabilidad en la caracterización de los ambientes en los estudios de las estrategias adaptativas.

Las medidas propuestas por Colwell, basadas en la Teoría de la información, son las siguientes: La PREDECIBILIDAD (P), la cual se descompone en dos medidas, la CONSTANCIA Y la CONTINGENCIA, de tal modo que:

$$P = C + M$$

La PREDECIBILIDAD (P) es una medida de la variación entre los períodos sucesivos en el patrón de un fenómeno cíclico. Es la probabilidad de que en los ciclos sucesivos el sistema se encuentre en los mismos estados. La CONSTANCIA (C), varía inversamente con la amplitud de la variación; mide que tanto persiste el fenómeno en un mismo estado. La CONTINGENCIA (M), señala Colwell, tal vez pueda describirse mejor como lo inverso a la persistencia, midiéndonos cambios repentinos de estado del fenómeno.

¿No estabilidad?

El cálculo de las medidas de Colwell para las temperaturas y precipitaciones de cada una de las estaciones requiere que previamente se haga una transformación de los datos crudos.

Para cada variable meteorológica fueron definidos un cierto número de estados en los que pueden estar los valores en particular. Estos estados, son rangos de temperatura y de precipitación. Hecho esto, se procede a continuación a elaborar una matriz de estados, para cada uno de los años con datos disponibles, los estados que se dieron de temperatura y de precipitación, en cada uno de los meses. En el apéndice se explica como se calculan las medidas de Colwell.

RESULTADOS Y DISCUSION

ESTATURA ALTURA

En la tabla 1 aparecen los promedios de altura de los individuos de cada una de las cinco poblaciones. Como se puede ver los individuos de la población Chamela fueron en promedio los más altos; en esta población se registró el individuo con mayor altura (1.48 m). Se hizo un análisis de varianza y se detectaron diferencias significativas. Con la prueba de comparación múltiple, Student Newman-Keuls (Zar, 1974), fue posible diferenciar dos grupos: Chamela y Yautepec, por un lado y, en el otro, las restantes poblaciones.

ESTRUCTURA DE LAS POBLACIONES

Se hicieron histogramas de distribución de frecuencias de individuos para distintas categorías de biomasa de cada población (Figura 8). El intervalo de las categorías fue de cinco gramos.

Las distribuciones anteriores se compararon estadísticamente por medio de la prueba de Kolmogorov-Smirnov (Zar, 1974). Se halló un patrón similar al de las alturas: quedan definidos dos grupos; por un lado, las poblaciones Chamela y Yautepec y en el otro las poblaciones restantes.

Se asume que la biomasa es un indicador aproximado de la edad relativa de los individuos. De esta manera, podemos interpretar los resultados: Se puede observar que hay un denominador común en todas las poblaciones una mayor proporción de individuos poco masivos y pocos en las categorías más masivas. Esto es un resultado esperado para poblaciones en ambientes ruderales de intensa perturbación, pues conforme pasa el tiempo es menor la probabilidad de que los individuos permanezcan en el habitat.

Z

Por otra parte, las distribuciones de biomasa, también nos ofrecen una imagen general de la dinámica de poblaciones de plantas que, como *R. repens*, viven en ambientes ruderales. Estos habitats son de breve persistencia y su disponibilidad es impredecible en el tiempo y en el espacio. Aparecen en ciertas partes y en otros desaparecen, ya sea esto último debido a causa de la sucesión secundaria en la que van siendo excluidas las plantas pioneras o fugitivas o a la perturbación la cual puede destruir total o parcialmente a la vegetación. Estos eventos conducen a que se tengan sitios con poblaciones en etapas distintas de colonización.

Con base a lo dicho, las poblaciones Yautepec y Chamela, que

basando
 en que?
 y plantas
 jóvenes y
 grandes
 por que se
 han disminuido
 en ambientes
 ruderales

presentaron los individuos con mayor biomasa o más viejos, probablemente estaban en una etapa más avanzada de la colonización, con respecto a las otras poblaciones. De ser esto verdadero, significa que la estructura de edades y la dinámica de poblaciones de las plantas ruderales son controlados por el tiempo en el que el habitat está disponible, o sea, por factores independientes de la densidad.

Las poblaciones de plantas en los ambientes ruderales pueden estar compuestas por un mosaico de individuos pertenecientes a distintos eventos de invasión o de reclutamiento. Lo anterior lo sugieren las gráficas de la figura 9, en donde para cada población se relacionó la altura de los individuos con el logaritmo de la biomasa total de los mismos. En el caso de la población Yautepec se puede observar un cúmulo de puntos en la región superior derecha de la gráfica, lo que probablemente nos indica que se trata de individuos de un mismo evento de colonización o de reclutamiento, el cual, claramente, no tiene continuidad con el cúmulo de puntos de la región inferior a la izquierda de la gráfica, mismo que representa un evento de colonización más reciente. En el caso de la población CU, el cúmulo de puntos es extenso y homogéneo. Así, de esta manera, se pueden analizar las gráficas para las poblaciones restantes. En una sexta gráfica, se han superpuesto los cúmulos de todas las poblaciones y se puede ver una franja homogénea que puede estar ofreciéndonos una imagen de la trayectoria de las plantas cuando colonizan un ambiente ruderal, o lo que se podría encontrar en una población en un ambiente que no haya sido alterado por una perturbación reciente. Las perturbaciones ocasionan lagunas en esa franja de puntos.

LA ASIGNACION DE BIOMASA

En esta sección que es la más importante en el estudio que se hizo con *R. repens*, trataremos de formarnos alguna idea de la estrategia adaptativa de esta especie ruderal.

PATRON GENERAL DE ASIGNACION DE BIOMASA

Podemos empezar diciendo como es, a grandes rasgos, el patrón promedio de asignación de biomasa para *R. repens*. En la figura 10 se muestra un diagrama que se elaboró a partir de los datos de asignación de biomasa de los individuos de las cinco poblaciones, con el que tratamos de estimar el patrón de asignación de biomasa en el transcurso del ciclo de vida de un individuo "ideal" o

"promedio" de *R. repens*. De manera análoga, en la parte superior de la figura 12, se muestra el reparto de biomasa para un individuo reproductivo "promedio" a la mitad del año y ahí se estima un valor promedio del esfuerzo reproductivo del 19%. Como se podrá ver más adelante, este valor promedio es intermedio del rango tomando en cuenta los valores particulares del esfuerzo reproductivo para cada una de las poblaciones.

Con respecto a las estructuras vegetativas, el patrón promedio de asignación señala la pauta que en general se encuentra dentro de cada población: Las hojas y los culmos tienen los porcentajes de biomasa asignada más elevados, no difiriendo mucho el valor particular para estas estructuras entre sí, mientras que las raíces presentan el porcentaje menor.

En cuanto a cómo es repartida la biomasa reproductiva en sus distintos componentes (Figura 10), puede notarse que el mayor porcentaje de biomasa está presente en las espiguillas; en el interior de éstas están las cariopsis, los frutos, cuya biomasa la consideramos despreciable con relación no solo de la biomasa de la planta sino también con relación a la biomasa reproductiva. La espiguilla es la unidad de dispersión de *R. repens* y la elevada asignación que presenta en estructuras accesorias, puede indicar, una adaptación conveniente en una planta colonizadora, pues puede eso indicar que la planta invierte parte importante de sus recursos en el evento de la dispersión, mayor que la hecha en las mismas cariopsis. Entonces, al parecer, en la estrategia reproductiva de *R. repens*, se le da prioridad a la probabilidad de dispersión del propágulo, escapando en el tiempo y en el espacio, sobre la probabilidad de éxito del propágulo en la fase posterior a la dispersión. Este comportamiento cae dentro de lo que esperaríamos en una planta fugitiva o colonizadora aunque no sería exclusiva de ellas, pues, por ejemplo, en *Abies veitchii*, se encuentra un comportamiento similar (Kohyama, 1982).

ASIGNACION DENTRO DE LAS POBLACIONES

Para analizar la asignación de biomasa en cada una de las poblaciones se definieron cuatro de categorías de biomasa y una adicional en la que se reunieron solo los individuos reproductivos; estas categorías no deben de confundirse con las que se usaron para elaborar los histogramas de figura 8. Estas cuatro categorías fueron definidas arbitrariamente, pero con la finalidad de que en cada una de ellas pudiésemos tener un mayor número de individuos que en las categorías de cinco grados de los histogramas. Con cada una de estas categorías se hicieron comparaciones entre todas las poblaciones para las cuatro estructuras consideradas. Las comparaciones se hicieron

Arco nuevo ?

estadísticamente haciendo análisis de varianza seguidos de la prueba de comparación múltiple de Student Newman Keuls (Zar, 1974). Los datos en porcentaje fueron previamente sometidos a una transformación Arpén que se recomienda para satisfacer las hipótesis del análisis de varianza cuando se trabaja con datos porcentuales (Sokal & Rohlf, 1969). Las categorías fueron las siguientes:

- 1.- De 0.1 a 3.0 grs
- 2.- De 3.1 a 10.0 grs
- 3.- De 10.1 a 40.0 grs
- 4.- De 40.1 grs en adelante

En la figura 11 aparecen, para cada una de las poblaciones, y para cada una de las categorías de biomasa, unos diagramas que muestran la asignación de biomasa para las cuatro estructuras.

ASIGNACION A RAICES

La raíz es la estructura que recibe la menor parte del presupuesto de biomasa, excepto en los individuos de la categoría 1 de biomasa, los cuales pertenecen a la fase temprana del ciclo de vida; su valor decrece en etapas posteriores.

En la población CU se encontró el valor más elevado para la asignación de raíces. Los datos no nos permiten dar una explicación. Descartando la posibilidad de que en tal resultado se este reflejando un problema metodológico (en la extracción), otra podría ser que fuese debido a una respuesta de plasticidad de las plantas al substrato en el que crecían. A diferencia de las otras poblaciones que se encontraron a la orilla de la carretera, la PCU se localizó a unos veinte metros del camino; las plantas emergían de intersticios que dejan las rocas volcánicas presentes en el lugar, teniendo facilidad para desplegar mejor su sistema radicular, no sucediendo lo mismo con las plantas de las otras poblaciones, pues estas crecían en suelo duro compuesto por tierra, piedras, chapopote y restos de asfalto.

ASIGNACION A TALLOS (CULMOS)

En el ciclo de vida de R.repens los tallos (culmos) son las estructuras que aparecen en tercer lugar. En la categoría 1, los tallos presentan el menor valor de asignación; la mayoría de las plantas, en esta categoría, consisten solamente de raíces y hojas. Posteriormente, aumenta la asignación a esta última estructura. En la la PCU, se registraron los porcentajes más elevados de

Esos tallos se descomponen en la descomposición de las poblaciones

(biomasa en tallos. Se dijo en la sección de materiales y métodos que los individuos de esta población estuvieron en la localidad donde la vegetación fue más densa; ahí, *R. repens*, es un pionero en la sucesión de la selva baja caducifolia, dentro de una comunidad en la cual, casi sin temor a equivocarnos, la competencia por los recursos es más intensa (el espacio, el agua, la luz). Además, pudimos comparar, basándonos en la apariencia del sitio y en su ubicación en un lugar menos transitado, que era el menos perturbado. Por lo tanto, nos parece lógico esperar que en tal lugar se presente una mayor biomasa asignada a los tallos, ya sea que se deba a una respuesta plástica o a una respuesta adaptativa determinada genéticamente.

ASIGNACION A LAS HOJAS

En los individuos de esta especie se puede apreciar fácilmente que tienden a asignar la mayor parte de su biomasa en hojas. Lo anterior se nota desde las primeras etapas de su ciclo de vida, en las cuales la parte aérea de los individuos está formada solo por hojas.

ESFUERZO REPRODUCTIVO

Las partes reproductivas son las últimas en aparecer, pero no lo hacen demasiado tarde, como lo indica el hecho de individuos poco masivos que ya son reproductivos en todas las poblaciones.

En las poblaciones FF, H y CU, se registraron individuos reproductivos en la categoría más joven. En la población PH se obtuvo el registro del individuo menos masivo (0.6 grs) con un esfuerzo reproductivo de 20%.

Los datos anteriores indican que las plantas de *R. repens* no tienen que llevar una a cabo una inversión energética inicial muy elevada para llegar al estado reproductivo. Según la teoría, la reproducción precoz es una respuesta favorecida por la selección natural en ambientes perturbados e impredecibles en cuanto a su disponibilidad en el tiempo y en el espacio.

En la figuras 11 y 12 y en la tabla 2, se puede ver que el ER mayor se obtuvo en la PY, mientras que el ER menor se registró en la PCH.

En la categoría de individuos reproductivos, el análisis de varianza y una prueba de comparación múltiple entre las cinco poblaciones, permitió que se pudieran reconocer tres grupos, en

cuanto al ER, entre los cuales existen diferencias significativas (ver figura 12).

En la tabla 3, aparecen unos datos que nos sirven para entender mejor el comportamiento reproductivo de las poblaciones estudiadas.

En la PY, en donde el esfuerzo reproductivo fue más alto, los individuos presentaron un elevado porcentaje de vástagos reproductivos y el número de panículas por individuo fue el mayor. Puede verse que en la categoría III el número de panículas por individuo es de 29. Además, el número promedio de panículas por vástago reproductivo fue casi de dos (1.7); en general, puede verse en la tabla, los individuos tuvieron en promedio una panícula por vástago.

En el otro extremo, en la PCH, donde el ER fue menor, se registró un porcentaje menor de vástagos reproductivos, los individuos presentaron en promedio una panícula por vástago reproductivo y menos de una panícula por vástago totales.

LA VARIACION EN LAS ASIGNACIONES

La asignación de biomasa en *R.repens* es muy plástica. En la figura 13 se presenta el rango de valores de asignación de biomasa en porcentaje (esfuerzos) de las estructuras consideradas para todos los individuos en las cinco poblaciones.

En cada una de las gráficas se muestra la asignación en cada estructura o "esfuerzo" en la ordenada y el logaritmo natural del peso seco total de cada individuo en la abscisa. En las mismas deberían verse constelaciones de puntos para cada población, pero para facilitar el análisis, se representa a cada población con un rectángulo, cuyo centro nos da el "esfuerzo" medio y el logaritmo natural medio, mientras que los lados representan las desviaciones estándar de las dos variables.

Puede notarse que todos los rectángulos son diferentes y en todos los casos se traslapan no quedando ninguno aislado.

En la asignación a la raíz, es notable la variación en la PCH; a culmos en la PCH; y el esfuerzo reproductivo en las poblaciones Y y CH.

RELACION DEL ESFUERZO REPRODUCTIVO CON LOS INDICES DE PREDECIBILIDAD DE LAS

de 1965
 biomasa en la raíz
 culmos
 la biomasa

VARIABLES METEOROLÓGICAS

Los datos encontrados se ajustan a lo esperado según la teoría de las estrategias r y K?

Si los valores de esfuerzo reproductivo bastaran para situar a las poblaciones en el continuo r-K, entonces los individuos de la PY serían estrategias r, los de la PCH los estrategias K, mientras los de las poblaciones CU, H y FF ocupan la posición intermedia; sin embargo, esto sería simplificar demasiado el problema.

Los datos nos ofrecen un panorama que no es fácil de interpretar a la luz de la teoría. Así, los individuos más masivos se encontraron en las poblaciones Y y CH, precisamente en las cuales se registran los esfuerzos reproductivos más altos y bajos respectivamente. Como interpretar esto? Si, de acuerdo a la teoría la mayor altura y peso se pueden considerar como características asociadas al estatega K no habría problema en el caso de la PCH, pero si en el de la PY, pues su esfuerzo reproductivo la situaría como r.

Por otra parte, supongamos que la presencia de individuos muy masivos en las poblaciones Y y CH no tiene que ver con cambio evolutivo para incrementar la competitividad, sino simplemente refleja una perturbación menor en el ambiente que permite una mayor expectativa de vida para las plantas; la situación es la misma que en el caso anterior, pues tendríamos que en las localidades menos perturbadas se registrarían los esfuerzos reproductivos más bajos y altos.

Con las medidas de Colwell para las variables meteorológicas se trata de medir con mayor objetividad la predecibilidad de los ambientes.

En la tabla 4 aparecen para cada población el esfuerzo reproductivo promedio para los individuos reproductivos y las medidas de Colwell para la temperatura media mensual y la precipitación mensual total.

¿Por qué análisis

Se puede observar que no existe correlación entre la predecibilidad (P) de las variables usadas y el Esfuerzo reproductivo. Esperábamos al menos que se hubiese dado una correlación positiva con una de las dos variables meteorológicas.

Los valores de P para las dos variables presentan un valor bajo, o sea, es poco predecible el comportamiento; solamente se

obtuvieron tres valores de 0.6. Los valores bajo de P se explican debido a la baja constancia (C) de las variables.

*Pon el
mismo* { Solo por rigor se hizo un análisis de correlación por rangos de Spearman entre el ER y la predecibilidad, pero no se encontró una tendencia significativa.

En general, las localidades ruderales de nuestras poblaciones, impredecibles en cuanto a disponibilidad en el espacio y en el tiempo también lo son en cuanto las variables meteorológicas usadas.

No se pudo determinar el grado de perturbación de las localidades.

Sin embargo, de todas las poblaciones parece ser que la PCH se comporta más de acuerdo con lo esperado por la teoría para un estratema K, por lo siguiente: Estuvo en el sitio más competitivo, a juzgar por la densidad de plantas de otras especies, notoriamente mayor al de los otros sitios, además de estar a la orilla de una carretera menos transitada; ahí se cosecharon los individuos más altos y la asignación a culmos fue la mayor relativamente; se registró el menor ER; y por último la mayor predecibilidad de las variables meteorológicas analizadas. Curiosamente, la constancia de estas variables es baja, pero la contingencia es bastante predecible.

¿Y qué piensa el Sr. Portilla de la teoría $r-k$ a la luz de su experiencia?

CONCLUSIONES

El patrón de asignación de energía y más cuando se ha obtenido de una manera bastante gruesa (o sea, usando el peso seco de la biomasa y una sola colecta por población) no puede revelar completamente la estrategia adaptativa de una población o grupo de poblaciones. La estrategia adaptativa es algo más complejo en la que intervienen un gran número de características biológicas.

Sin embargo, una estrategia de adaptación puede ser hasta cierto punto una estrategia de reparto de recursos.

En el estudio de *R. repens*, faltan muchos datos que no nos permiten conocer su estrategia de adaptación. Sin embargo, los datos de asignación de biomasa nos permiten formarnos una idea aproximada de *R. repens* como representativa de una planta perenne y colonizadora de ambientes perturbados.

1- La distribución de individuos en distintas categorías de

¿No podría ser que haya poblaciones viciadas en algunas lugares y en otros no, lo que podría explicar diferentes estructuras de edades?

Biomasa indica que las poblaciones de las plantas ruderales se encuentran en distintas etapas de colonización, en varios puntos de su distribución.

2.- La asignación de biomasa en las distintas estructuras es muy variable, tanto intra como interpoblacionalmente. Esto nos lleva a pensar que en *R. repens* no existe un programa rígido fijado genéticamente para la asignación de la biomasa y que su modificación se debe solamente a plasticidad como respuesta a las condiciones ambientales prevalentes. Para una planta colonizadora resulta conveniente poseer tal plasticidad.

3.- En *R. repens*, la mayor parte de la biomasa asignada a las estructuras reproductivas está presente en estructuras accesorias, lo que puede indicar que se invierte bastante energía para asegurar la dispersión.

4.- No se obtuvo una correlación entre la medida de predecibilidad (P) de Colwell de las variables meteorológicas consideradas (precipitación mensual total y temperatura media mensual) y el Esfuerzo reproductivo.

y?

BIBLIOGRAFIA

ABRAHAMSON, W.G. 1975a. Reproduction of *Rubus hispidus* L. in different habitats. The American Midland Naturalist, 93:471-478.

-----, 1975b. Reproductive strategies in dewberries. Ecology, 56:721-726.

-----, 1979. Patterns of resource allocation in wildflower populations of fields and woods. American Journal of Botany, 66:71-79.

ABRAHAMSON, W.G. & M. GADGIL. 1973. Growth form and reproductive effort in Goldenrods (*Solidago*, Compositae). The American Naturalist, 107:651-661.

ABRAHAMSON, W.G. & B.J. HERSHEY. 1977. Resource allocation and growth of *Impatiens capensis* (Balsaminaceae) in two habitats. Bulletin of the Torrey Botanical Club, 104:160-164.

BAESLEIGH, W. G. & A. G. YARRANTON. 1974. Ecological strategy and tactics of *Equisetum sylvaticum*. Canadian Journal of Botany 52: 2279-2318.

- BAREOSA, P. 1977. r and K Strategies in some Larval, and pupal parasitoids of the gypsy moth. *Oecologia*, 29:311-327.
- BEGON, M. & M. MORTIMER. 1981. Population ecology. London: Blackwell Scientific Publications.
- BRANCH, G. M. 1976 Iterespecific competition experienced by South African *Patella* species. *Journal of Animal Ecology*, 45: 507-509.
- CALOW, P. 1978a. The evolution of life - cycle strategies in freshwater gastropods. *Malacologia*, 17:351-364.
- CALOW, P. 1978b. *Life Cycles. An Evolutionary Approach to the Physiology of Reproduction, Development and Ageing*. 1 Ed. Chapman and Hall, London.
- CLARKE, A. 1979. On living in cold water: K-strategies in antarctic benthos. *Marine Biology*, 55:111-119.
- 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. *The Quarterly Review of Biology*, 29:103-137.
- COLWELL, R. K. 1974. Predictability, constancy, and contingency of periodic phenomena. *Ecology*, 55:1140-1153.
- FISHER, R. A. 1958. *The genetical theory of natural selection*. Segunda edición revisada. New York: Dover Publications, Inc.
- FUTUYMA, D. 1979. *Evolutionary biology*. Sinauer associates, Massachusetts.
- GADGIL, M. & W. H. BOSSERT. 1970. Life historical consequences of natural selection. *The American Naturalist*, 104:1-24.
- GADGIL, M. & O. T. SOLBRIG. 1972. The concept of r- and k-selection: evidence from wild flowers and some theoretical considerations. *The American Naturalist*, 106:14-31.
- GAINES, M. S., VOGT, K. J., HARRICK, J. L. & J. CALDWELL. 1974. Reproductive strategies and growth patterns in sunflowers (*Helianthus*). *The American Naturalist*, 108:889-894.
- GHISELIN, M. T. 1974. *The economy of nature and the evolution of sex*. University of California Press, London.
- GOULD, W. F. 1965. Chromosomes numbers in some mexicans grasses.

Boletín de la Sociedad Botánica de México. 29:49-62.

GRIME, J. P. 1977. Evidence for existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. The Am. Nat. No. 982.

GRIME, J. P. 1979. Plant strategies and vegetational processes. John Wiley & Sons. London.

GRIME, J. P. 1982. The concept of strategies: use and abuse. Journal of Ecology. 70: 843-865.

HARPER, J. L. 1967. A darwinian approach to plant ecology. The Journal of Ecology, 55:247-270.

HARPER, J. L., LOVELL, P.H. & K. G. MOORE. 1970. The shapes and sizes of seeds. Annual Review of Ecology and Systematics, 1:327-356.

HARPER, J. L. & J. OGDEN. 1970. The reproductive strategy of higher plants. I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. The Journal of Ecology, 58:681-698.

HICKMAN, J. C. 1975. Environmental unpredictability and plastic energy allocation strategies in the annual Polygonum cascadenae (Polygonaceae). The Journal of Ecology, 63:689-701.

-----, 1977. Energy allocation and niche differentiation in four co-existing annual species of Polygonum in western north America. The Journal of Ecology, 65:317-326.

HIRSHFIELD, M. F. y D. W. Tinkle. 1975. Natural selection and the evolution of reproductive effort. Proc. Nat. Acad. Sci. 72: 2327-2331.

HOLLER, L. C. & W. G. Abrahamsen. 1977. Seed and vegetative reproduction in relation to density in Fragaria virginiana (Rosaceae). Amer. J. Bot. 64:1003-1007.

ITIE, G. 1945. Tricholagena rosea: zacate emigrante. Boletín de la Sociedad Botánica de México. 2:19-20.

JANZEN, D. 1979. Puede usarse la expresión "selección r y K" en la ecología de los insectos? En RABINOVICH, J. & G. HALFFTER. (Eds) Tópicos de ecología contemporánea. FCE. México.

JOHNSON, M. P., Y S.A. Cook. 1968. Clutch size in Buttercups. The American Naturalist, 102: 405-411.

- KAWANO, S. 1975. The reproductive and reproductive biology of flowering plants. II. The concept of life history strategy in plants. *Journal of the College of Liberal Arts, Toyama University* 8, (Natural Science):51-86.
- KAWANO, S. & S. HAYASHI. 1977. Plasticity in growth and reproductive energy allocation of *Cook's* *Daylily* *Roman*. Cultivated at varying densities and nitrogen levels. *Journal of the College of Liberal Arts, Toyama University* 10 (Natural Science),:61-92.
- KAWANO, S. & Y. NAGAI. 1975. The productive and reproductive biology of flowering plants. I. Life history strategies of three Allium species in Japan. *Botanic Magazine, Tokyo*, 88:231-248.
- KAWANO, S. & J. Masuda. 1980. The productive and reproductive biology of flowering plants. VII.- Resource allocation and reproductive capacity in wild populations of *Heloniopsis orientalis* (Thunb) C. Tanaka (Liliaceae). *Oecologia* 45:307-317.
- KOHYANA, T. 1982. Studies on the Abies population of Mt. Shimogara. II Reproductive and life history traits. *Bot. Mag. Tokyo* 95:137-181.
- LAW, R., BRADSHAW, A. D. & P. D. PUTWAIN. 1977. Life-history variation in Eoa annua. *Evolution*, 31:233-246.
- LAW, R. 1977. Ecological determinants in the evolution of life histories. In: R.M. Anderson, E.D. Turner & L.R. Taylor (Eds) Ensi population dynamics. proc 20 chryme. B.E.-S. Blackwell scientific publication, Oxford. P:81-103.
- LEVIN, D. A. & B. L. Turner 1977. Clutch Size in the Compositae. In: Stonehouse, B. and Ch. Perrins. 1977. Evolutionary Ecology. 1 Ed. The Macmillan Press, LTD. p:215-222.
- LEWONTIN, R. C. 1961. Evolution and the theory of games. *Journal of Theoretical Biology* 1. :382-403.
- LOVETT DOUST, J. 1978. Strategies of resource allocation and sexuality in Umbelliferae with special reference to *Smyrniolum olusatrum* L. Tesis Doctoral, School of plant Biology, University College of North Wales, Bangor, Gwynedd.
- LOVETT DOUST, J. 1980a. A comparative study of pattern of resource allocation in selected Umbelliferae. *Biological Journal of the Linnean Society*, 13:139-154.
- LOVETT DOUST, J. 1980b. Experimental manipulation of pattern of resource allocation in the growth cycle and reproduction of

Smyrnum glaucinum. Biological Journal of Linnean Society, 13:155-168.

LOYA, Y. 1976. The red sea coral Stylophora pistillata is an r strategist. Nature, 259:478-480.

LUCKINBILL, L.S. 1979. Selection and the r-k continuum in experimental populations of protozoa. American naturalist, 113:427-437.

McARTHUR R. H. & E. O. WILSON. 1967. The theory of island biogeography. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.

MAYNARD SMITH, J. 1982. Evolution and the theory of games. Cambridge University press.

McILROY, J. R. 1976. Introducción al cultivo de los pastos tropicales. Limusa. México.

McNAUGHTON, S. J. 1975. r- and k-selection in Typha. The American Naturalist, 109:251-261.

MENGE, B. A. 1974. Effect of wave action and competition on brooding and reproductive effort in the sea star Lepidasterias hexactis. Ecology 55:84-93.

MOORE, R. J. 1979. Is Acanthaster planci an r - strategist ? Nature 271:56-57.

MURPHY, G. I. 1968. Pattern in life history and the environment. The American Naturalist, 102:390-404.

OGDEN, J. 1974. The reproductive strategy of higher plants. II. The reproductive strategy of Tussilago farfara L. The Journal of Ecology, 62:291-324.

PIANKA, E. 1970. On r and k selection, The American Naturalist, 104:592-597.

PIANKA, R.C. 1978. Evolutionary Ecology. 2 ed. Harper & Row, Publishers.

PINERO, D. 1979. El presupuesto energético y sus consecuencias demográficas en una palma tropical. Tesis de maestría en ciencias. Facultad de ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

RABINOVICH, J. 1979. Optimización y ecología. En RABINOVICH, J. & G. HALFFTER. Tópicos de ecología contemporánea. FCE. México.

Maestría
1983

Maestría
1982

Maestría
1972
pag 16

Recherches 1975
 RAPPOPORT, H.E. & B. DRAUSAL. 1979. Tácticos y estrategias r. K y "SOS", en RABINOVICH, J. & G. HALFFTER. Tópicos en ecología contemporánea. FCE. México.

RIDLEY, H. N. 1930. The Dispersal of Plants Throughout the World. L. Reeve & Co., LTD. Cap. 3. Fruits and seeds dispersed by wind by special adaptations.

SARUKHAN, J. 1974. On the selective pressures and energy allocation in populations of Ranunculus repens L., Ranunculus bulbosus L., and Ranunculus acris L., Annals of the Missouri Botanical Garden, 63:290-308.

SCHAFFER, W. M. 1974 a. Optimal reproductive effort in fluctuating environments. The American Naturalist, 108:783-790.

SCHAFFER, W. M. 1974 b. Selection for optimal life histories: The effects of age structure. Ecology 55: 291-303.

-----, 1983. The application of optimal control theory to the general life history problem. The American Naturalist, 121:418-431.

SCHAFFER, W. M. & 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.

SILVERTOWN, J. W. 1982. Introduction to Plant Population Ecology. 1 Ed. Longman. London and New York.

SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF. 1969. Biometry. San Francisco. W. H. Freeman and company.

SOUTHWOOD, T. R. 1974. Ecological strategies and population parameters. Am. Nat., 108:79-804.

SLOBODKIN, L. B. 1964. The strategy of evolution. American Scientist, 52:342-357.

STEARNS, S. C. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. The Quarterly Review of Biology, 51:3-47.

-----, 1977. The evolution of life history traits: A critique of the theory and a review of the data. Annual Review of Ecology and Systematics, 8:145-171.

-----, 1980. A new view of life-history evolution. Oikos, 35:266-

281.

STUBBS, M. 1978. Density dependence in the life cycle of animals and its importance in K- and r- strategies. *J. Anim. Ecol.* 48: 677-688.

TAMARIN, R. H. 1978. Dispersal population regulation and K selection in field mice. *The American Naturalist* 112:545-555.

THOMPSON, K. & A. J. A. STEWARD. 1981. The measurement and measuring of reproductive effort in plants. *The American Naturalist*, 117:205-211.

VAN ANDEL, J. & F. Vera. 1977. Reproductive allocation in *Senecio sylvaticus* and *Chamaenerion angustifolium* in relation to mineral nutrition. *Journal. Ecol.* 65:747-758.

WERNER, P. A. 1976. Ecology of plant populations in successional environments. *Syst. Bot.* 1:246-248.

Whittaker, H. R. & D. Goodman. 1979. Classifying species according to their demographic strategy. 1. Population fluctuations and environmental heterogeneity. *The American Naturalist*. 113 (2):185-200.

WILLIAMS, G. C. 1966. *Adaptation and natural selection: a critique of some current evolutionary thought.* Princeton University Press.

ZAR, J. H. 1974. *Biostatistical analysis.* Englewood Cliffs, New Jersey. Prentice-Hall, Inc.

Jan
30th
1953

11/16/74
1974
p. 9

TABLA . ANALISIS DE LOS DATOS METEOROLOGICOS. OBTENCION DE LAS MEDIDAS DE COLWELL. MATRICES.

POBLACION CIUDAD UNIVERSITARIA

Temperatura media mensual (16 años)

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Y1
1	12	5	0	0	0	0	0	0	0	0	3	13	33
2	4	11	6	2	0	0	9	4	6	12	13	3	70
3	0	0	10	12	16	15	7	12	10	4	0	0	66
4	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	3	3
Xj	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	

Z = 192

P = 0.625 ; C = 0.209 ; M = 0.416

Temperatura (°C) : (10 - 12) = 1; (13 - 15) = 2; (16 - 18) = 3;
(19 -) = 4.

Precipitación mensual anual

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Y1
1	9	8	5	0	0	0	0	0	0	1	6	7	36
2	3	8	5	5	0	0	0	0	0	1	7	7	36
3	4	0	5	11	12	1	0	5	0	12	3	2	56
4	0	0	0	0	4	15	16	11	16	2	0	0	64
Xj	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	

Z = 192

P = 0.232 ; C = 0.024 ; M = 0.208

Precipitación (en log.) : (0 - Inap) = 1; (1 - 2) = 2; (3 - 4) = 3;
(5 - 6) = 4.

POBLACION HIDALGO

Temperatura media mensual (6 años)

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Yi
1	6	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	13
2	0	3	2	1	0	0	0	1	1	4	5	3	20
3	0	0	4	5	5	6	6	5	5	2	0	0	38
4	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Xj	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	

$P = 0.707$; $C = 0.234$; $M = 0.473$ $Z = 72$

Temperaturas (oC) : (11 - 13) = 1; (14 - 16) = 2; (17 - 19) = 3
(20 -) = 4.

Precipitacion total mensual

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Yi
1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	5
2	4	2	3	2	0	0	0	0	0	1	2	3	17
3	1	3	2	4	5	2	0	1	2	2	2	2	26
4	0	0	0	0	1	4	6	5	4	3	1	0	24
Xj	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	

$P = 0.543$; $C = 0.091$; $M = 0.452$ $Z = 72$

Precipitación (en log.) : (0 - Inap) = 1; (1 - 2) = 2; (3 - 4) = 3
(5 - 6) = 4.

POBLACION YAUTEPEC

Temperatura media anual

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Yi
1	10	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	11	27
2	10	16	1	0	1	3	6	8	9	11	16	9	90
3	0	1	19	10	9	15	14	12	11	9	1	0	101
4	0	0	0	10	10	2	0	0	0	0	0	0	32
Xj	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	
	P = 0.531 ; C = 0.134 ; M = 0.397											Z = 240	

Temperaturas (°C) : (15 - 17) = 1 ; (18 - 20) = 2 ; (21 - 22) = 3
(24 - 26) = 4.

Precipitación total mensual

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Yi
1	10	17	7	8	1	0	0	0	0	1	4	8	56
2	4	1	9	5	1	0	0	0	0	0	7	9	36
3	4	0	2	5	11	0	1	3	1	12	7	1	47
4	0	0	0	0	5	18	17	15	17	5	0	0	77
Xj	18	18	18	18	18	18	18	18	18	18	18	18	
	P = 0.380 ; C = 0.027 ; M = 0.354											Z = 216	

Precipitación (en log.) : (0 - 1nap) = 1 ; (1 - 2) = 2 ; (3 - 4) = 3
(5 - 6) = 4.

POBLACION FORTIN DE LAS FLORES

Temperatura media anual (17 años)

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Yi
1	7	4	0	0	0	0	0	0	0	0	2	4	17
2	8	10	4	1	0	0	2	0	0	4	9	10	48
3	2	3	10	9	5	9	13	11	12	11	6	3	94
4	0	0	3	7	12	3	2	6	5	2	0	0	45
Xj	17	17	17	17	17	17	17	17	17	17	17	17	

$P = 0.411$; $C = 0.108$; $M = 0.203$

$Z = 204$

Temperatura (°C) : (17 - 19) = 1; (20 - 22) = 2; (23 - 25) = 3;
(26 - 28) = 4

Precipitación total mensual

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Yi
1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	3
2	1	1	4	2	0	0	0	0	0	0	0	2	10
3	15	14	11	10	4	0	1	1	0	1	7	11	75
4	1	2	1	4	13	17	16	16	17	16	9	4	114
Xj	17	17	17	17	17	17	17	17	17	17	17	17	

$P = 0.640$; $C = 0.351$; $M = 0.289$

$Z = 204$

Precipitación (en log.) : (0 - Insp) = 1; (1 - 2) = 2; (3 - 4) = 3;
(5 - 6) = 4

POBLACION DE CHAMELA

Temperatura media mensual (18 años)

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Yi
1	13	15	17	8	1	0	0	0	0	0	0	0	54
2	5	3	1	10	14	5	4	2	1	3	12	17	77
3	0	0	0	0	3	13	10	14	17	15	6	1	79
4	0	0	0	0	0	0	4	2	0	0	0	0	6
XJ	18	18	18	18	18	18	18	18	18	18	18	18	
	P = 0.618 ; C = 0.146 ; M = 0.472												Z = 216

Temperatura (°C) : (20 - 22) = 1 ; (23 - 25) = 2 ; (26 - 28) = 3 ;
(29 -) = 4

Precipitacion mensual

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Yi
1	10	14	16	18	17	2	0	0	0	1	11	9	98
2	4	2	0	0	0	2	0	0	0	5	3	1	17
3	4	2	1	0	1	9	11	6	5	7	2	6	54
4	0	0	1	0	0	5	7	12	13	5	2	2	47
XJ	18	18	18	18	18	18	18	18	18	18	18	18	
	P = 0.470 ; C = -0.107 ; M = 0.363												Z = 216

Precipitación (en log.) : (0 - inap) = 1 ; (1 - 2) = 2 ; (3 - 4) = 3 ;
(5 - 6) = 4

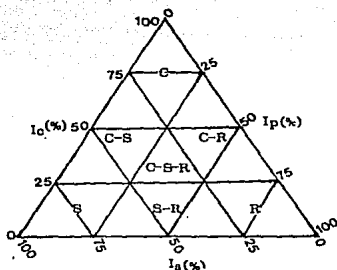
NICHOS TRÓFICOS

	Productores primarios	Herbívoros	Carnívoros
CONTINUO DE SELECCIÓN r-k ↑ r ↓ k	Plantas anuales	Oruga Aflido Abeja Mosca Mariposa adulta	Mantido Caballito del diablo
	Arbustos	Conejo de Noruega Ardilla Murciélago frugívoro	Comadreja Papamoscas Murciélago insectívoro
	Plantas perennes (especialmente árboles)	Ciervo Antilopa Bisonte	Puma Lobo Halcón Águila

FIGURA 2 . LA TEORÍA DE LAS ESTRATEGIAS r Y K SEGUN PIANKA. Una interpretación de la Teoría de las estrategias r y K debida a Pianka, no muy acertada, se puede resumir en esta figura elaborada por él mismo, la cual, según este, prefigura lo que en una Ecología futura, más madura, sería una "Tabla periódica de los Nichos". En cada uno de los Nichos Tróficos existe un gradiente de selección r - K, a lo largo del cual se pueden situar a las especies de organismos. Así, por ejemplo, dentro de los productores primarios, las especies de plantas anuales son estrategias-r, mientras que los árboles son estrategias-K; y algo similar ocurre con los otros Nichos Tróficos. Una característica intrínseca a los organismos bastaría para localizarlos dentro del continuo: Su tamaño corporal. El punto de vista de Pianka se basa en unas correlaciones (ver Pianka, 1974) obtenidas con varias especies entre el Tamaño corporal con la tasa intrínseca de crecimiento (r) y con el Tiempo medio de generación. Estas correlaciones indican que a menor tamaño del organismo menor es la longitud de su vida y mayor su tasa intrínseca de crecimiento, con respecto a organismos más grandes, los cuáles serían más longevos, pero con valores más bajos de su tasa intrínseca de crecimiento.

INTENSIDAD DE LA PERTURBACION	INTENSIDAD DE LAS RESTRICCIONES	
	BAJA	ALTA
BAJA	COMPETENTE	TOLERANTE
ALTA	RUDERAL	IMPOSIBLE

(A)



(B)

FIGURA 3 . LA TEORIA DE GRIME. Grime, partiendo del hecho de que las presiones de selección varían en las distintas etapas del ciclo de vida de los organismos, divide el de las plantas en dos partes: Fase de Establecimiento y Fase de Dispersión. Su Teoría propone que han surgido por evolución un cierto número de Estrategias adaptativas en cada una de esas fases. En la de Establecimiento - la cual abarca desde la germinación hasta la formación de los propágulos - han evolucionado tres Estrategias Primarias en respuesta a las presiones selectivas de tres ambientes posibles, definidos en función de la intensidad relativa de la perturbación y de las restricciones (tales como la disponibilidad de agua, luz, etc.); es to último, se ilustra en la parte superior de la figura (A). Así, tenemos una Estrategia Competente (C), otra Tolerante a las restricciones (S) y, por último, una Ruderal (R). Abajo, en la figura (B), se muestran las Estrategias secundarias, - derivadas de aquellas, en un triángulo equilátero, cuyos lados se mide la intensidad de la perturbación (I_p), la intensidad de las restricciones (I_s) y la intensidad de la competencia (I_c).

En el texto (p. 8) dice estrategias de adaptación en la dispersión.

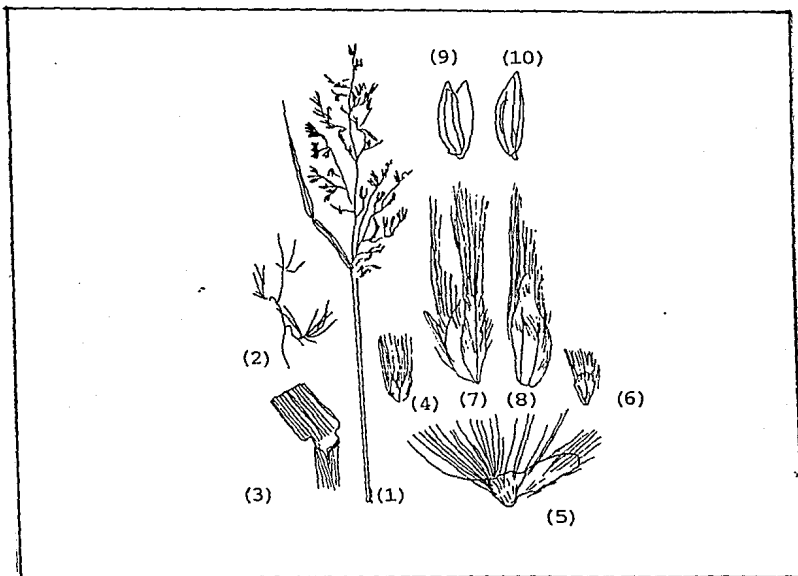


FIGURA 4 . Morfología de la planta estudiada, Rhynchelytrum repens (Willd.) Hubb.

- (1) Caña florífera (vástago reproductivo, con panícula)
- (2) Pedicelos con pelillos (esqueleto de la panícula), rotando el receptáculo de donde se desprendieron las espiguillas.
- (3) Zona ligular de la hoja.
- (4) Espiguilla.
- (5) Base de la espiguilla aumentada.
- (6) Gluma I, vista dorsal.
- (7) Gluma II, vista lateral.
- (8) Lemna estéril glumiforme, vista lateral, abrazando la flor inferior masculina.
- (9) Antecio hermafrodita florífero.
- (10) El mismo fructífero.

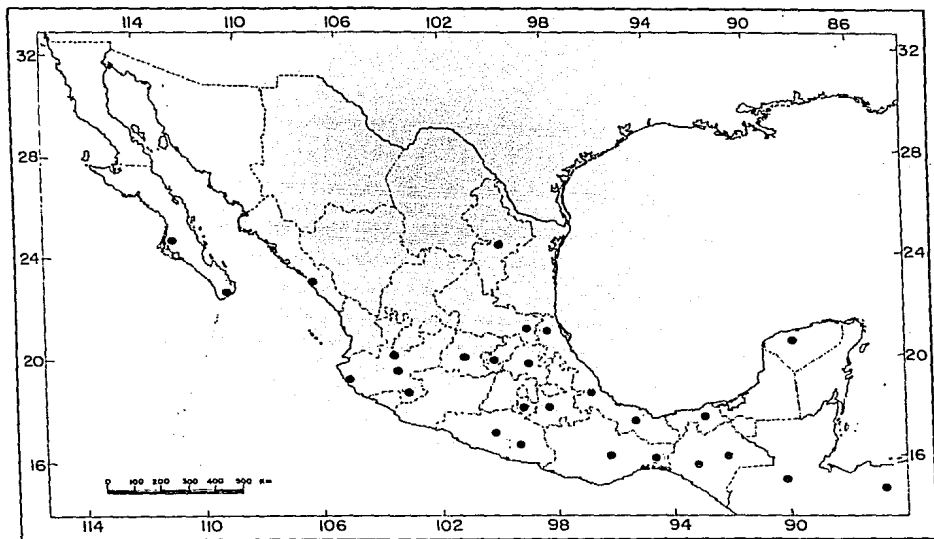


FIGURA 5. Distribución conocida de *Rhynchelytrum repens* (Willd.)
Hubb en la República mexicana, según los ejemplares depositados
en los herbarios del Instituto de Biología de la UNAM y del Insti-
tuto Politécnico Nacional. (ENCB) (MEXU)

de la Escuela Nac. de Cienc. Biológicas
del IPN (ENCB)

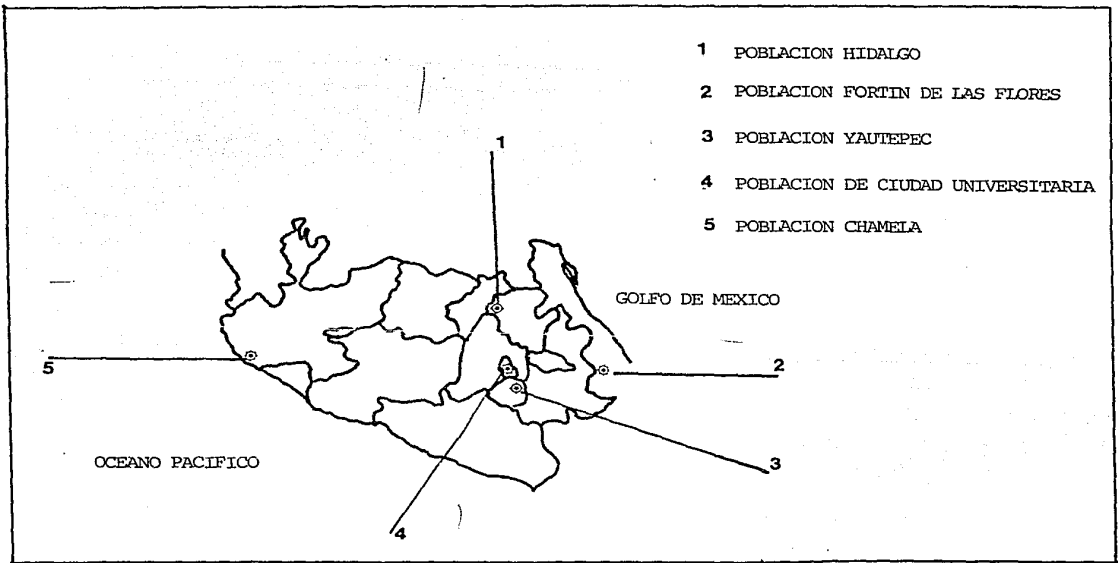


FIGURA 6. Ubicación geográfica de las localidades de las poblaciones estudiadas.

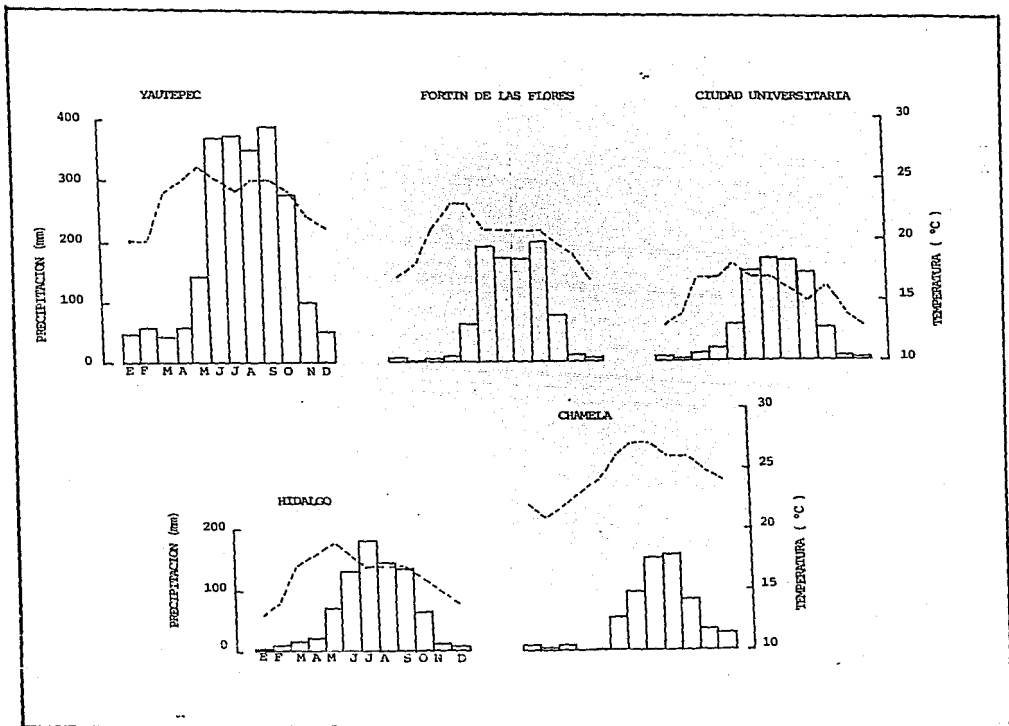


FIGURA 6. Climogramas correspondientes a las localidades de estudio, elaborados con los datos registrados en las estaciones meteorológicas más cercanas. Se hicieron los promedios mensuales con los datos de todos los años en los que han estado en servicio. Las estaciones son las siguientes:

- 1.- Yauatepec, Morelos
- 2.- San Miguelito, Veracruz (Fortín)
- 3.- Estación de la Ciudad Universitaria.
- 4.- Tepeji, Hidalgo
- 5.- Higuera blanca, Jalisco.

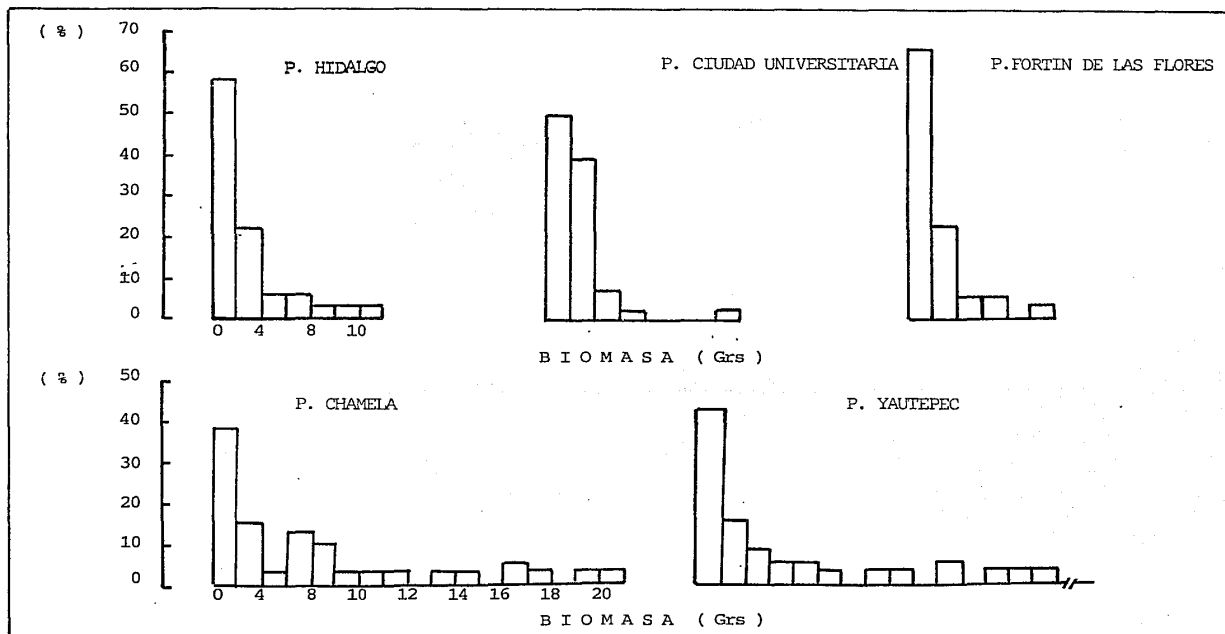


FIGURA 8 . Estructura de las poblaciones con respecto a la distribución de individuos (en porcentaje) en distintas categorías de biomasa. El rango de las clases es de 2 gramos.

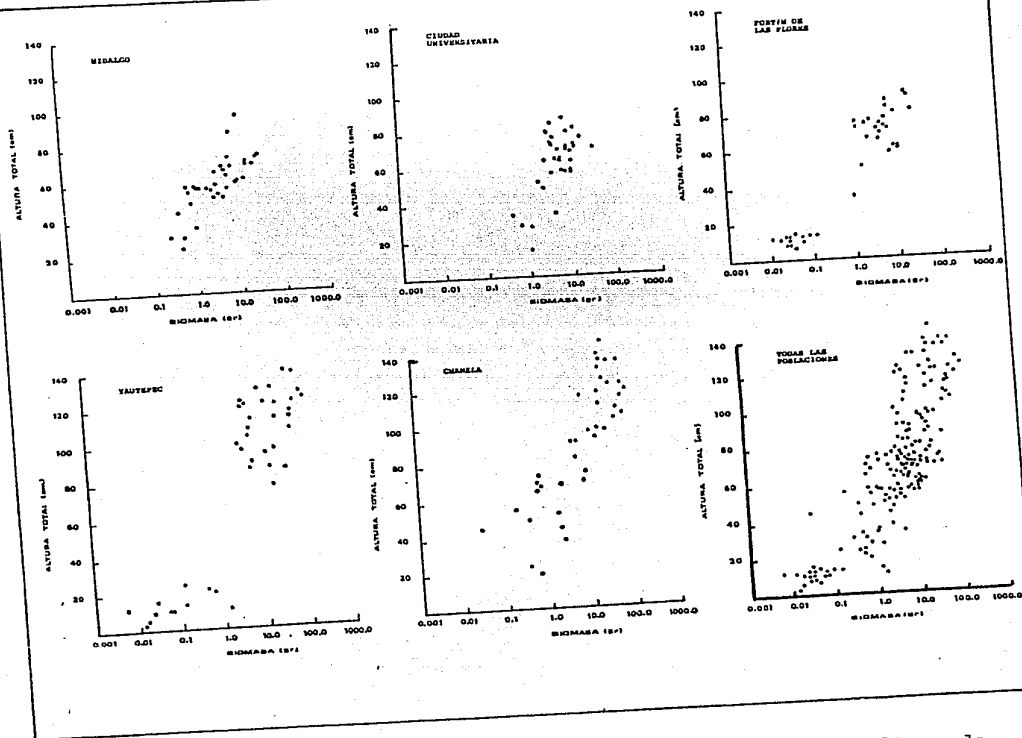


FIGURA 9. En cada una de las poblaciones se relacionó la altura de los individuos con el logaritmo de la biomasa seca para elaborar las gráficas que aparecen en la parte superior. Obsérvese que las correspondientes a las poblaciones Yauztepec y Fortín de las flores se aíslan dos nubes de puntos, mientras que en las restantes los cúmulos son más homogéneos. La sexta gráfica se hizo con todas las poblaciones. La escala de las abcisas es logarítmica.

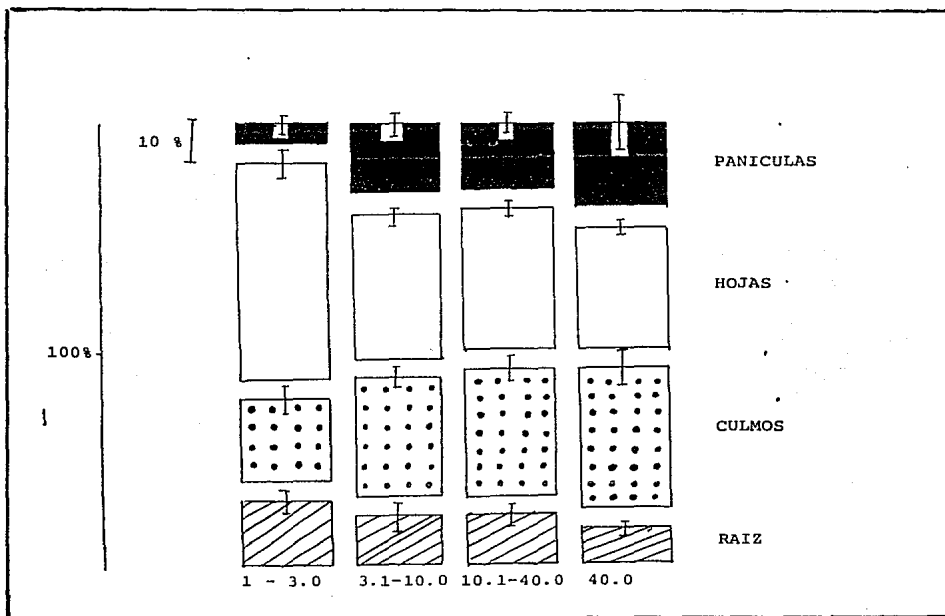


FIGURA 10 . Patrón de asignación de biomasa seca a diferentes órganos a través del ciclo de vida de un individuo ideal de Rhynchelytrum repens en el eje neovolcánico de México.



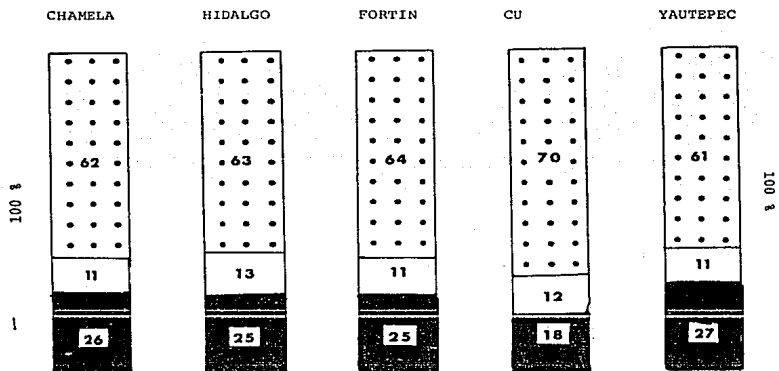
ESPIGUILLAS



EJE DE LA PANICULA



PEDUNCULOS



	N	PEDUNCULOS		EJE		ESPIGUILLAS	
		X	S	X	S	X	S
1.- CHAMELA	24	26	6	11	1	62	5
2.- HIDALGO	31	25	8	13	4	63	9
3.- FORTIN	23	25	6	11	1	64	6
4.- CU	33	18	7	12	1	70	6
5.- YAUTEPEC	27	27	3	11	1	61	3

(N = Número de individuos)

FIG 10 - B

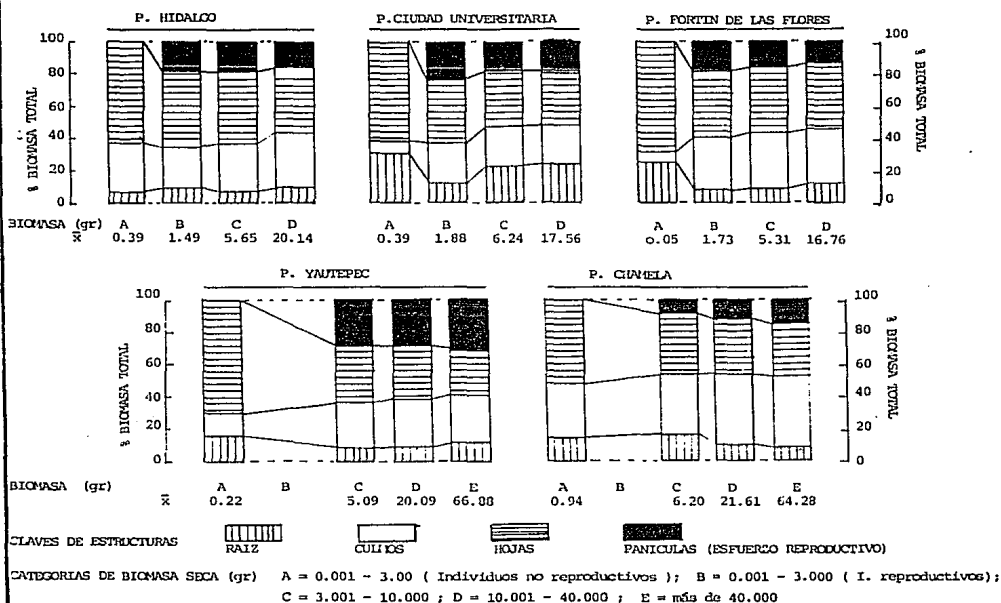


FIGURA 11. Asignación de biomasa seca en las cuatro categorías de biomasa en cada una de las poblaciones. Los números que aparecen abajo de las categorías de biomasa, indicadas aquí por letras mayúsculas, es el peso promedio de los individuos que quedaron dentro de la categoría. La secuencia de las barras nos da una idea aproximada de como los individuos en esta especie van haciendo el reparto de sus recursos en el transcurso de su ciclo de vida. En este estudio, se hizo un estudio de la asignación de tipo horizontal (esto es, basado en una sola cosecha) y no de tipo vertical (haciendo varias cosechas sucesivas en el tiempo).

		I				II				III				IV			
RAIZ		\bar{X}	\pm s	e.s	CV	\bar{X}	\pm s	e.s	CV	\bar{X}	\pm s	e.s	CV	\bar{X}	\pm s	e.s	CV
CHIAMELA	11	15.20	\pm 5.30	1.45	35	16.28	\pm 4.94	2.02	30	9.31	\pm 3.22	0.89	35	7.90	\pm 2.61	0.99	33
HIDALGO		8.83	4.53	1.17	51	7.57	3.45	0.92	46	9.82	7.24	2.74	74				
FORTIN		19.22	11.13	2.49	58	9.13	1.93	0.56	21	11.88	2.10	0.94	18				
CU		23.16	12.04	3.48	52	23.46	11.32	2.31	48	24.34	7.10	3.18	29				
YAUTEPEC		15.61	12.15	3.51	78	8.43	5.37	1.62	64	8.76	3.62	1.21	41	11.09	6.06	2.14	55
$\bar{X} \pm s, es, CV$		16.40	5.32	2.38	32	12.97	6.31	3.05	52	12.82	6.55	2.93	51	9.50	2.26	1.60	24
CULMOS																	
CHIAMELA		33.50	11.70	3.24	35	37.76	4.61	1.88	12	43.52	4.65	1.29	11	43.69	2.26	0.85	5
HIDALGO		25.48	8.73	2.25	34	29.74	6.09	1.62	21	34.04	10.02	3.79	29				
FORTIN		14.24	16.62	3.72	117	35.48	6.29	1.82	18	33.83	7.74	3.46	23				
CU		14.54	12.01	3.47	83	23.54	7.55	1.54	32	23.81	6.29	2.61	26				
YAUTEPEC		17.51	27.09	7.82	155	28.62	9.32	2.81	33	29.42	5.24	1.75	18	29.91	2.46	0.87	8
$\bar{X} \pm s, es, CV$		21.05	8.31	3.72	39	31.03	5.67	2.54	18	32.92	7.24	3.24	22	36.75	9.82	4.39	27
HOJAS																	
CHIAMELA		52.0	8.30	2.30	16	38.11	3.55	1.45	9	34.72	3.42	0.95	10	33.98	2.76	1.04	8
HIDALGO		52.82	13.29	3.43	25	44.78	7.90	2.11	18	40.62	7.01	2.65	17				
FORTIN		60.49	16.28	3.64	27	40.20	7.03	2.03	18	41.18	4.66	2.08	11				
CU		52.62	16.79	4.85	32	35.18	6.60	1.91	19	33.41	6.02	2.69	18				
YAUTEPEC		70.87	26.98	7.79	33	34.78	7.09	10.45	20	33.92	6.83	2.28	20	29.29	3.71	1.31	13
$\bar{X} \pm s, es, CV$		57.76	8.11	3.63	14	36.61	4.10	1.83	11	36.77	3.80	1.70	10	31.64	3.32	1.48	11
PANICULAS (ER)																	
CHIAMELA		0.0	0.0	0.0	0	7.35	3.15	1.29	40	12.45	2.60	0.72	21	14.43	2.71	1.02	19
HIDALGO		13.11	9.65	2.49	74	18.02	9.27	2.48	51	15.52	8.86	3.35	57				
FORTIN		5.24	9.06	2.03	173	16.19	6.36	1.84	39	13.11	4.45	2.00	34				
CU		9.67	13.45	3.88	139	18.41	7.76	1.58	42	18.43	5.62	2.51	31				
YAUTEPEC		0.0	0.0	0.0	0	27.29	4.75	8.23	17	27.37	5.65	1.08	21	20.15	2.43	0.88	8
$\bar{X} \pm s, es, CV$		5.6	5.83	2.61	104	17.55	6.92	3.10	39	17.38	6.06	2.71	35	22.29	11.12	7.36	8

TABLA . Valores de asignación de biomasa seca, en tanto por ciento de la biomasa total. En las columnas, con números romanos, se señalan las categorías de biomasa (se describen en el texto). Los símbolos \bar{X} , S, es y CV representan, respectivamente, la media aritmética, la desviación media, el error estandar y el coeficiente de variación. Los valores que aparecen subrayados son estadísticos globales para cada estructura, en las cuatro categorías, considerando a todas las poblaciones y fueron los que se usaron para elaborar la figura

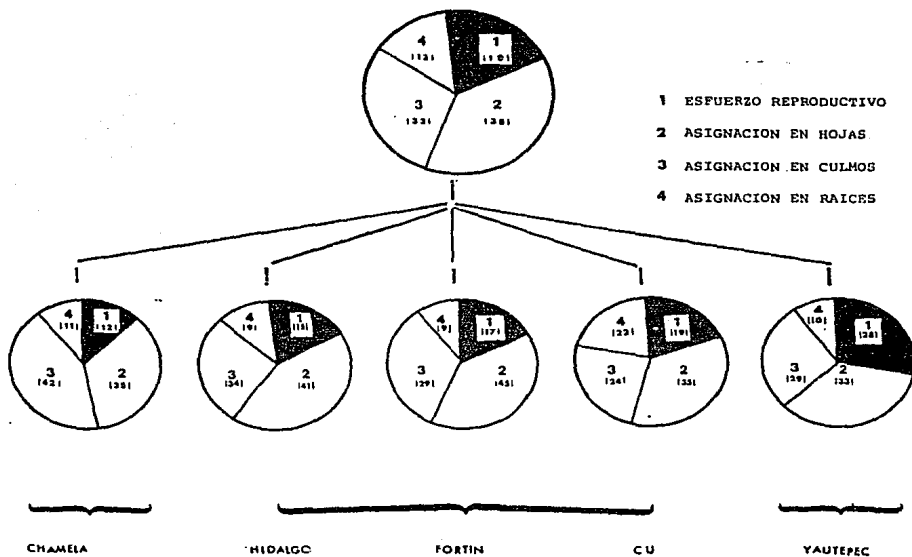


FIGURA 12. La asignación de biomasa seca en los individuos reproductivos de *R. repens* en las cinco poblaciones. Los números que aparecen entre paréntesis dan el porcentaje asignado. Las corcheas separan a tres grupos de poblaciones que difirieron en su esfuerzo reproductivo según la prueba de comparación múltiple de Student - Newman Keuls. En el círculo superior, se presenta el patrón de asignación de un individuo "ideal" o "promedio" en estado reproductivo.

POBLACION	CATEGORIA DE BIOMASA	NUMERO DE INDIVIDUOS	NUMERO DE VASTAGOS			NUMERO DE VASTAGOS REPRODUCTIVOS			NUMERO DE PANICULAS		
			X	S	CV	X	S	CV	X	S	CV
CHAMELA	II	6	10.7	5.3	49	4.5	2.1	49	1	3	40
	III	15	36.8	13.5	59	14.7	8.5	51	19.5	11.6	39
	IV	7	59.7	16.5	31	35.9	6.8	19	46.3	11.1	24
HIDALGO	I	11	6	2.5	42	2.6	1.3	30	2.1	2	64
	II	13	17.1	20	58	8.1	3.6	44	10.1	4.8	47
	III	7	41.8	8.2	25	19.2	9.3	48	35.8	28.8	80
FORTIN	I	4	3.5	1.2	27	2.7	1.7	62	3.2	2.1	66
	II	12	11.9	15.1	32	7.7	2	26	6.2	2.4	29
	III	5	44.8	9.1	21	16.6	6.5	39	19	11.1	58
CU	I	5	12.4	4.2	34	4.4	2.9	66	5.2	1.8	73
	II	24	23.7	9.4	46	10	4.2	82	11.5	5.2	45
	III	5	53.4	19	36	38.8	17.2	36	34.5	24.6	71
YAUTEPEC	II	11	16.1	14.4	83	5.4	1.9	35	7.4	2.6	35
	III	9	20.2	20.5	68	17.1	7.8	46	28.5	14.1	49
	IV	8	70.4	23.4	23	57.5	19.3	34	85.7	29.1	34

POBLACION	CATEGORIA DE BIOMASA	NUMERO DE INDIVIDUOS	PORCENTAJE DE VASTAGOS REPRODUCTIVOS			PANICULAS POR VASTAGO REPRODUCTIVO			PANICULAS POR VASTAGO		
			X	S	CV	X	S	CV	X	S	CV
CHAMELA	II	6	51	23	57	1.1	0.2	18	0.6	0.3	50
	III	15	40	12	20	1.1	0.2	18	0.7	0.3	43
	IV	7	60	18	30	1.3	0.3	23	0.8	0.3	37
HIDALGO	I	11	46	22	48	1.1	0.3	27	0.5	0.3	60
	II	13	53	17	32	1.4	0.5	45	0.7	0.3	47
	III	7	48	24	50	1.3	0.4	36	0.7	0.3	71
FORTIN	I	4	77	32	41	1.2	0.2	25	0.9	0.4	44
	II	12	50	17	24	1.1	0.2	18	0.5	0.2	20
	III	5	36	10	28	1.1	0.2	18	0.4	0.2	30
CU	I	5	35	24	69	1.2	0.2	17	0.4	0.3	75
	II	24	46	18	39	1.2	0.3	25	0.5	0.2	40
	III	5	53	19	36	1.1	0.2	27	0.6	0.3	50
YAUTEPEC	II	11	56	35	60	1.4	0.3	21	0.8	0.6	76
	III	9	63	13	21	1.7	0.4	23	1.0	0.3	30
	IV	8	82	6	7	1.5	0.2	13	1.2	0.2	17

POBLACION	ESFUERZO REPRODUCTIVO (%)	PREDECIBILIDAD		CONSTANCIA		CONTINGENCIA	
		P		C		M	
		(T)	(Pr)	(T)	(Pr)	(T)	(Pr)
CHAMELA	12	0.62	0.47	0.15	0.11	0.47	0.36
FORTIN	15	0.41	0.64	0.11	0.35	0.30	0.29
HIDALGO	17	-	-	-	-	-	-
CU	19	0.63	0.23	0.21	0.02	0.42	0.21
YAUTEPEC	28	0.53	0.38	0.13	0.03	0.40	0.35

TABLA . Valores medios del Esfuerzo reproductivo para la categoría de individuos reproductivos y valores de la PREDECIBILIDAD, CONSTANCIA y CONTINGENCIA de la Temperatura media mensual y de la precipitación total mensual.