

Estrategias de ciclo de vida

EDUARDO MORALES G.*



Bianca Lavies

INTRODUCCION

El estudio de las estrategias de adaptación tiene como objetivo investigar cómo las fuerzas evolutivas "diseñan" el ciclo de vida de los organismos. Cada ambiente plantea diversos problemas a los organismos, siendo "la solución" a los mismos una estrategia adaptativa, es decir, un conjunto de adaptaciones en el ciclo de vida que llevan al máximo la probabilidad de que los organismos sobrevivan y dejen descendientes.

Lo que se desea investigar para cada ambiente es la combinación de características de ciclo de vida que son favorecidas por la selección natural, partiendo de que los ambientes difieren en la intensidad de la competencia, depredación, predicibilidad, etc.

Asimismo debemos responder a las causas que determinan la longitud del ciclo de vida de los organismos, la edad a la primera reproducción, el número de descendientes por evento reproductivo y el tamaño que deben tener éstos, el número de eventos reproductivos y la cantidad de energía que se invierte en los mismos. Los estadios anteriores llevarían a realizar mediciones de la selección natural *sensu* Mayo (1983), para quien selección natural significa viabilidad y fertilidad diferencial de los miembros de una población, como resultado de los diferentes grados de adaptación al ambiente.

Un sinónimo de estrategias de ciclo de vida que comúnmente se encuentra en la literatura es el término **HISTORIAS DE VIDA**, que en realidad no es sino el mismo enfoque teórico-práctico para conocer las condiciones ambientales bajo las cuales un organismo maximiza su adecuación; ya sea ésta vista

* Centro de Ecología, UNAM

como tasas de fecundidad y sobrevivencia diferenciales o como las proporciones de los genotipos presentes en una población que pasan a la siguiente generación respecto a los presentes en la generación anterior. Si nos referimos al hecho de que un organismo presenta una cierta historia de vida debemos también hacer mención que éstas tienen ciertas características de ciclo de vida (life history traits), que son principalmente aquellos aspectos numéricos y cuantitativos que pueden presentar variación no sólo intraespecífica, sino también inter e intra poblacional. Dichas características incluyen los atributos individuales que tienen su expresión sintética en los parámetros demográficos clásicos.

En la teoría ecológica se maneja la adecuación como el producto de sobrevivencia y fecundidad, esto es, una medida del éxito reproductivo individual o el éxito en pasar sus genes a futuras generaciones. En este sentido analizaremos las historias de vida o estrategias de ciclo de vida, mostrando la teoría y las evidencias empíricas a través de las cuales se observa que se maximiza la adecuación. Además, las historias de vida pueden proporcionar evidencia del proceso evolutivo.

En primer término, son importantes para el darwinismo, ya que la adecuación es una consecuencia de los registros de natalidad y mortalidad, sujetos principales de evolución en las historias de vida. En segundo, porque las estadísticas de la tabla de vida han mostrado variación casi-continua en ambientes variables. La teoría de tácticas de las historias de vida, se puede dividir en tres partes: (i) definir características biológicas importantes, (ii) representarlas en forma matemática para su manipulación formal y (iii) deducir predicciones de los modelos matemáticos definidos por la teoría (Stearns 1976).

Begon, Harper y Townsend (1986) mencionan que las historias de vida están reflejando el genotipo, el ambiente y la interacción entre ambos. Lo relevante para los autores es que con las historias de vida se está tratando con los productos del proceso evolutivo y la forma en que éstos interactúan con el ambiente que los rodea. Asimismo, señalan la importancia que tiene el que el estudio de historias de vida trate principalmente con comparaciones y no con absolutos. Finalmente mencionaremos que para Begon *et.al.*, los componentes principales de una historia de vida son: TAMAÑO, TASAS DE CRECIMIENTO Y DESARROLLO Y REPRODUCCION.

LA TEORIA

El primer estudio acerca de las consecuencias del fenómeno de historias de vida derivadas de los eventos reproductivos, fue elaborado por Cole en 1954. En dicho estudio se presenta la siguiente dicotomía: reproducción solamente una vez durante el ciclo de vida o reproducción de manera repetida durante el mismo. Los organismos que se reproducen solamente una vez durante el ciclo de vida se denominan semélparos¹ (la sinonimia para plantas es monocárpico y univoltinos para animales). Aquellos organismos que pueden reproducirse varias veces se denominan iteróparos (policárpico para plantas y multivoltinos para animales). En la Figura 1 se muestra como serían ambos tipos de estrategias.

Sin embargo, Kirkendall y Stenseth (1985) señalan que se debe tener cuidado con las propuestas de Cole y que es necesario redefinir "reproducirse una vez", ya que a veces no es claro si se trata de una sola reproducción durante el ciclo de vida, o bien de un evento reproductivo por estación. La



Foto: Thomas S. Ray

terminología debe reflejar, no confundir la escala de tiempo utilizada.

Retomando el trabajo de Cole, su pregunta principal era: ¿Bajo qué circunstancias ecológicas una especie semélpara puede volverse iterópara?

Los individuos presentes en el tiempo t para la condición semélpara serían los siguientes:

$$N_t = N_0(B_s)$$

donde:

- N_t = tamaño de la población en la generación t .
- N_0 = tamaño de la población en la generación $t-1$.
- B_s = número de prole producida por cada individuo de la población semélpara. (promedio)

Las condiciones para una población iterópara serían las siguientes:

$$N_t = N_0(B_i) + N_0$$

donde N_t y N_0 presentan las mismas condiciones que para el caso anterior.

- B_i = número de prole producida por cada individuo de la población iterópara (promedio)

Podemos asumir que la población iterópara evolucionó de la semélpara y que las tasas de contribución de los semélparos (B_s) son iguales que las de los iteróparos (B_i). Lo que resulta importante de lo anterior, es el hecho de que la población semélpara podría tener un crecimiento idéntico al de la iterópara. Esto se lograría añadiendo un descendiente más a la tasa de contribución promedio por individuo.

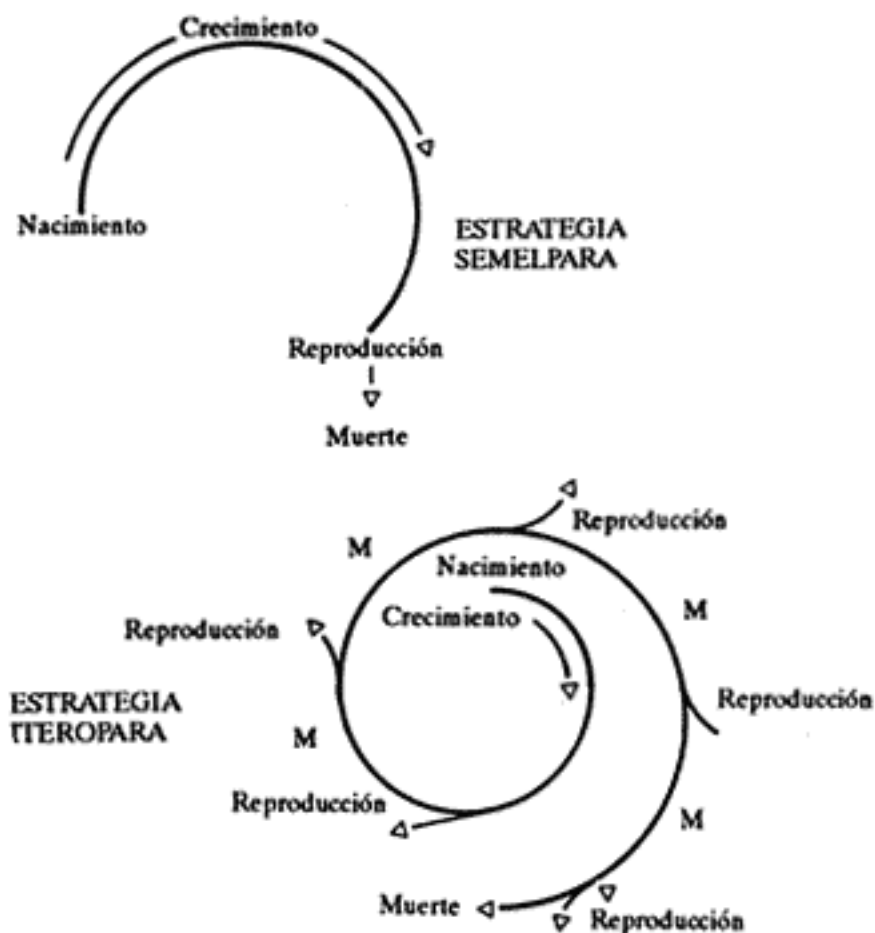


Figura 1. Representación gráfica de las estrategias de ciclo de vida propuestas por Cole, 1954. Para la estrategia iteró, para M = mantenimiento

SEMELPAROS
 $N_t = N_0(B_s)$

ITEROPAROS
 $N_t = N_0(B_i + 1)^*$

* Estamos suponiendo que las tasas de fecundidad para semelparos e iteróparos son idénticas y solamente estamos factorizando el componente que representa a N_0 en la ecuación de la población semelpara.

Este modelo asume que la adecuación se maximiza al maximizarse el crecimiento de la población. Pero también se supone en este modelo que las tasas de sobrevivencia de adultos y juveniles son del 100%. Charnov y Schaffer (1974), añaden dos términos al modelo de Cole (en algunos textos lo llaman la paradoja de Cole), que son los siguientes:

C: la probabilidad de que la progenie sobreviva hasta la edad adulta.

P: la probabilidad de que un adulto en la población iterópara sobreviva de una estación reproductiva a la otra. De esta manera, las ecuaciones propuestas por Charnov y Schaffer serían:

SEMELPAROS
 $N_t = N_0(C)B_s$

ITEROPAROS
 $N_t = N_0(C)B_i + P N_0$

Solamente si $C=P$ tendríamos el resultado previsto por Cole. Si P es mayor que C, en la medida en que esta diferencia se incremente, la mejor estrategia es adoptar la modalidad reproductiva iterópara.

Posteriormente, Cody (1966) propone el principio de asignación de recursos (*Principle of Allocation*), referente al hecho de que un organismo dispone de una cantidad finita de recursos en forma de energía, materia y/o tiempo, destinando una determinada fracción del total a cada una de sus distintas actividades. La compleja interacción de éstas será un factor importante en el éxito evolutivo o adecuación del organismo.

Se considera que Cody es quien realiza la primera referencia al modelo de selección r y K , en su intento por explicar patrones de variación geográfica en el tamaño de la nidada en aves. Su argumento consistía en que, en ambientes estacionales, la mortalidad denso-independiente disminuye el tamaño promedio de la población, reduciendo la competencia entre los sobrevivientes. Así, las aves en ambientes estacionales tienen más recursos que asignar a eventos reproductivos, incluyendo el tamaño de la nidada. En contraste, en ambientes menos estacionales, las poblaciones se encuentran más cerca de la capacidad de carga y se asignan más recursos a actividades de competencia.

Posteriormente, Mac Arthur y Wilson (1967) elaboraron un "armazón" para el desarrollo de una teoría de la evolución de historias de vida. Postularon que a bajas densidades y en habitats pioneros, en especies colonizadoras pueden evolucionar ciertas características de la tabla de vida; pusieron énfasis en la producción de descendencia rápida y temprana. Por el contrario, en especies en comunidades estables con denso-dependencia, se espera que se produzcan características asociadas con una fuerte competencia y cuidado de la descendencia. De esta manera es como se dió origen a la teoría de *Selección r* y *Selección K*.

Los estudios que sentaron las bases y que dieron origen a la idea de la selección r y K , se iniciaron con Dobzhansky (1950) quien propuso que la selección natural opera en forma diferente en los trópicos de como lo hace en las zonas templadas. Argumentaba que en las áreas templadas los factores físicos son los más limitantes; éstos actúan denso-independientemente, seleccionando para una edad temprana en la primera reproducción y tamaños de camada mayor. Expuso que en las zonas tropicales las interacciones son principalmente biológicas; éstas llevan hacia una selección en la habilidad para competir y evadir la depredación.

Mac Arthur (1962) dió apoyo teórico a estas ideas y dedujo que en situaciones denso-dependientes, la selección natural favorecería genes que tuviesen una capacidad de carga mayor (K) y sugirió que en estas condiciones K puede remplazar al parámetro malthusiano (r) como una medida de la adecuación. Por otro lado, Lewontin (1965) enfatizó que en situaciones de colonización (donde las limitaciones tienden a ser denso-independientes) se minimizan la edad a la primera reproducción y el cambio en esfuerzo reproductivo; así como también se debe incrementar el tamaño de la nidada. En 1967, Mac Arthur y Wilson juntaron estas ideas y acuñaron los términos *selección r* para selección en ambientes que favorecen el rápido crecimiento de la población y *selección K* para selección en ambientes saturados que favorecen la habilidad competitiva y abaten la predación.

Sergio Magaña



Mac Arthur y Wilson describieron al modelo de selección *r* y *K* como un modelo de selección natural denso-dependiente. Señalaron que en una población recientemente colonizada, la selección *r* será predominante durante cierto tiempo, pero finalmente la población estará bajo selección *K*. Cuando actúa la selección *r*, los autores proponen que el resultado inmediato sería: altas tasas de aprovechamiento de recursos y alto rendimiento reproductivo. Bajo selección *K*, los genotipos que puedan remplazarse con una familia pequeña de niveles tróficos inferiores, serán los ganadores; bajo estas condiciones, los recursos escasearán y las familias grandes no podrán alimentarse. En este punto la evolución favorece la eficiencia de transformar el alimento en descendencia. En la Figura 2, se muestra como Sibly y Calow (1985) sugieren cómo se apreciarían las especies *r*-seleccionadas y las *K*-seleccionadas, si se comparara la densidad como variable independiente *versus* la tasa de incremento individual como variable dependiente.

Pianka (1970) elaboró una tabla donde resume las características que debe presentar una especie *r*-seleccionada y una especie *K*-seleccionada; asimismo resaltó el tipo de ambiente en el cual es más común encontrar a alguno de los dos tipos de especies. Esta investigación originó que en los trabajos empíricos se tratara de catalogar a las especies bajo los supuestos de una dicotomía que sólo aceptaba especies *r* o especies *K*. Del uso excesivo del término (y de su consecuente desacreditación), se llegó a extremos tales como querer jerarquizar a todas las estrategias de ciclo de vida bajo la tabla que proponía Pianka; no fue sino hasta la aparición del trabajo de Boyce (1984) que se reconsideró la teoría de MacArthur y Wilson.

Boyce menciona en su estudio que muchos de los malentendidos de *r* y *K* surgen precisamente del resumen que elabora Pianka. Asimismo, menciona que la concepción original de MacArthur y Wilson consistía solamente en conocer qué estrategia resultaba más adecuada en condiciones denso-dependientes y cuál en condiciones de denso-independencia. Begon (1985) elabora una teoría demográfica de variación de historias de vida (Begon critica a *r* y *K*, pero no en el sentido de la propuesta original, sino de la sugerida por Pianka). En su proposición Begon incorpora el costo de la reproducción, valor reproductivo y una clasificación de los tipos de hábitat². Posteriormente compara sus predicciones con el concepto *r*, *K* y concluye que éste es útil, pero solamente se puede decir que es un caso especial —por cierto limitado—, de una teoría más general y más útil. Asimismo menciona que no es sorprendente el hecho de que un gran número de estudios apoyen al concepto *r*, *K*; pero a su vez un gran número de estudios han fallado al apoyar el concepto. No debemos olvidar que en la teoría original no se menciona que todos los individuos sean sujetos solamente de selección *r* o *K*; esta discusión permanecerá en el ánimo de los estudiosos de la evolución de estrategias de historia de vida durante largo tiempo y veremos muchos trabajos que hagan énfasis en criticar la teoría original y otros tantos que apoyen y/o descarten a Pianka.

A partir de las ideas de Mac Arthur y Cody, John L. Harper introdujo en el ámbito de la ecología vegetal la Teoría de Estrategias de Ciclo de Vida. Harper (1967) propuso que para describir el comportamiento de las plantas en base a la forma en que distribuyen sus recursos entre diferentes actividades, era necesario conocer lo que se denomina el patrón de asignación de recursos. Este se estima conociendo el porcentaje de energía neta —generalmente estimada como peso seco—, representada por diferentes partes de la planta; de manera general, por las raíces, el tallo, las hojas y las estructuras reproductivas, a las diferentes edades de las mismas. Siguiendo esta idea, Harper

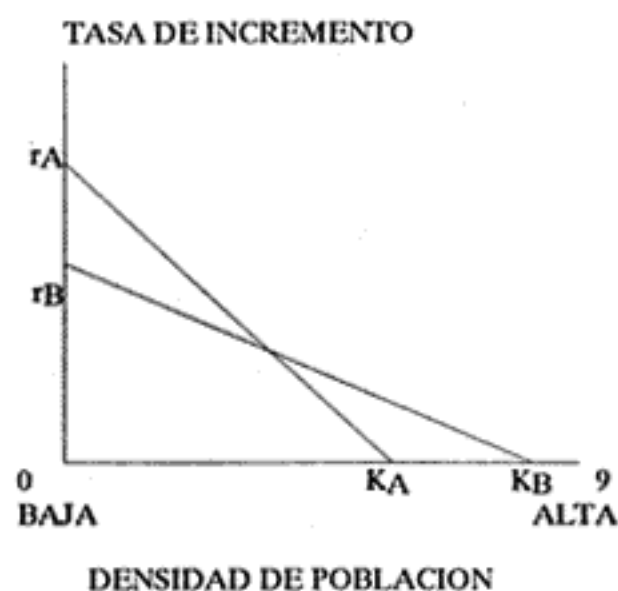


Figura 2.

y Odgen (1970) definieron el Esfuerzo Reproductivo como la fracción del total de los recursos, invertida en las estructuras reproductivas.

A partir de las proposiciones de Harper, siguieron una serie de descripciones del patrón de asignación de energía y del esfuerzo reproductivo en diferentes especies y poblaciones de plantas.

En la primera mitad de la década de los años 70, podríamos decir que existió un "disparo" de los trabajos empíricos, siguiendo los lineamientos propuestos por una parte por MacArthur y Wilson, y en ecología vegetal a partir de las ideas de Harper.

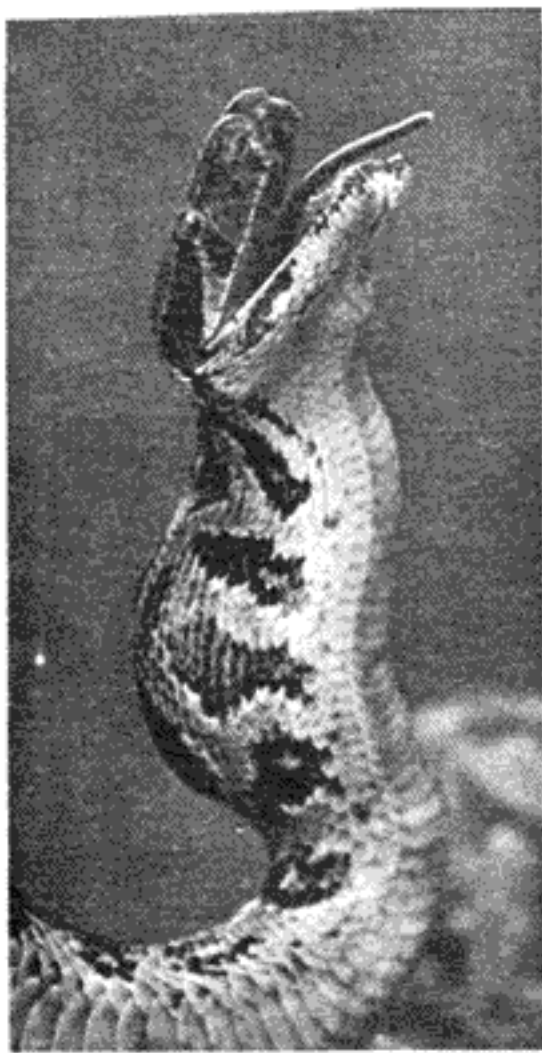
Como un intento por extender los conceptos de MacArthur y Wilson a la ecología de poblaciones de plantas, J.P.Grime propone en 1977 un estudio referente a las tres estrategias principales en plantas y su importancia para la teoría ecológica y evolutiva.

Grime menciona que existen dos factores principales que limitan la biomasa de las plantas: el "stress" y la perturbación. Posteriormente elabora una tabla de contingencia de la intensidad del "stress" (alto y bajo) contra la intensidad de la perturbación (alta y baja); de las cuatro combinaciones posibles surgen tres estrategias básicas.

		STRESS	
		ALTO	BAJO
PERTURBACION	ALTA	Ninguna estrategia viable	Estrategia ruderal
	BAJA	Estrategia tolerante al stress	Estrategia competitiva

ESTRATEGIA DE COMPETENCIA

Grime define y utiliza en este trabajo la competencia como "la tendencia de las plantas vecinas a utilizar el mismo cuanto de



ESTRATEGIA RUDERAL

Para definir esta estrategia lo primero que se menciona es el significado del término perturbación, el cual, según Grime, consiste en los mecanismos que limitan la biomasa de las plantas debido a que causan su destrucción. Las especies que cabrían dentro de esta estrategia son las que presentan un ciclo de vida corto y una capacidad para colonizar habitats que favorezcan un rápido crecimiento, así como también maximizar la producción de semillas.

IMPLICACIONES TEORICAS. SELECCION C, S y R

Grime sugiere que durante la evolución de las plantas han ocurrido tres tipos de selección natural.

Selección C: involucra una selección de las plantas por su alta capacidad competitiva, en base a características que maximizan el crecimiento vegetativo en condiciones de relativamente poca perturbación.

Selección S: involucra una reducción del crecimiento vegetativo y del vigor reproductivo.

Selección R: está asociada a ciclos de vida cortos y a alta producción de semillas. Grime menciona que las estrategias que él sugiere encajan dentro del marco teórico de los tres tipos de selección. Selección R (ruderales), selección S (tolerantes al stress) y selección C (competitivas).

Posteriormente intenta hacer comparaciones entre selección r y K *versus* selección C, S y R. Grime menciona que si existiera un gradiente continuo desde r hasta K, las selecciones C, S y R entrarían en ese continuo (Figura 3).

De los trabajos de revisión sobre las estrategias de ciclo de vida, merecen especial atención los de Stearns (1976, 1977 y 1980). En el primero de ellos se hace una revisión de las ideas formuladas en este campo, principalmente entre 1954 y 1974. Dicha revisión incluye una historia de los conceptos demográficos básicos y en ella se logra dar una buena estructuración del tema a partir de muchas ideas no sistematizadas antes; su trabajo representa una magnífica introducción al campo de estudio.

Figura 3.

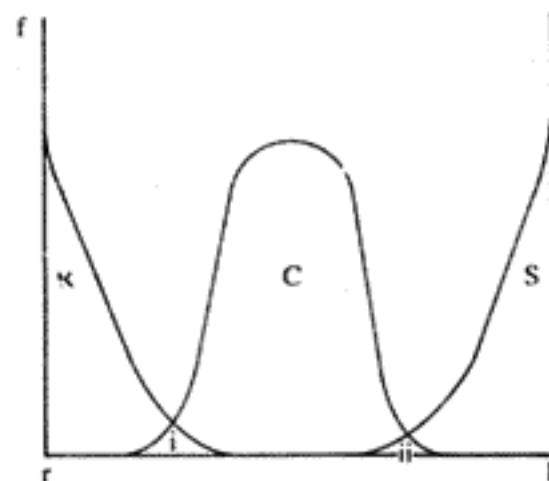


Figura 3. Diagrama que describe la frecuencia (f) de las estrategias ideales (R), competitivas (C), y tolerantes al "stress" (S), a lo largo del continuo r - K (Grime 1977). [Una explicación sobre los puntos de intersección de las curvas R - C y C - S (i e ii respectivamente) puede encontrarse en el texto original].

luz, un ión de un nutriente, molécula de agua o espacio". Asimismo, hace referencia —en primer lugar— a que la variación en la habilidad competitiva de las plantas está (obviamente) determinada fenotípica y genotípicamente; y segundo, que la habilidad competitiva varía de un sitio a otro, así, un genotipo que es fuerte competidor en un sitio, es débil en otro.

También menciona que la competencia ha estado asociada con la evolución de diferentes estrategias y que la habilidad competitiva está asociada con características y atributos genéticos medibles, los cuales, al maximizar la captura de recursos, pueden con mayor facilidad hacer uso exclusivo de ambientes fértiles y relativamente poco perturbados. Para Grime no existe distinción entre la habilidad competitiva de especies herbáceas y leñosas y concluye mencionando que las especies herbáceas perennes, arbustos y árboles, parecen tener un amplio rango de habilidades competitivas.

ESTRATEGIA TOLERANTE AL STRESS

Grime maneja el término "stress" como las restricciones externas que limitan la tasa de producción de materia seca de la vegetación en su conjunto, o de una fracción. El efecto más conspicuo de un stress severo es eliminar o debilitar a las especies con alta capacidad competitiva, las que podrán eventualmente ser sustituidas (o remplazadas) por especies tolerantes al stress. Algunas evidencias de las especies sujetas a diferentes tipos de stress, son las siguientes: i) en habitats ártico-alpinos y en áridos, la producción es baja y el stress está impuesto por el ambiente; ii) en habitats sombreados la restricción la imponen las plantas y iii) en habitats con deficiencias en nutrientes, el stress es debido a baja fertilidad y/o acumulación de nutrientes minerales en la vegetación. Como en el caso de las estrategias de competencia no se puede hacer una generalización del ciclo de vida de las especies tolerantes al stress, una característica de las plantas que presentan esta estrategia es su baja palatabilidad, ya que tienen bajas tasas de crecimiento y de recuperación a la defoliación.

Stearns (1976) menciona que las características de ciclo de vida están íntimamente relacionadas, por lo que los modelos deberían incluir también sus interacciones, de modo que las primeras pudieran ser conceptualizadas como un sistema de características coadaptadas que constituyan un conjunto de tácticas reproductivas. Este autor propone un modelo que intenta explicar la variabilidad de las características de historia de vida. El enfoque que presenta lo llama "bet-hedging" (aquí traduciremos el término como apostar a lo seguro), el cual centra su atención sobre la variación en el éxito reproductivo (que en este caso es sinónimo de la variación en la mortalidad juvenil) y la variación en la mortalidad de los adultos. A alta variabilidad en la sobrevivencia juvenil, el modelo predice un síndrome de madurez tardía, iteroparidad, esfuerzo reproductivo bajo y muchos eventos reproductivos. Salvo para el caso de la iteroparidad, en un ambiente más estable se esperaría una combinación de las características alternativas. A variabilidad alta en la sobrevivencia de los adultos, el modelo predice desarrollo rápido y madurez temprana, semelparidad, esfuerzo reproductivo alto y ciclo de vida corto, lo contrario de un ambiente más estable (Stearns 1976). No se puede asegurar, como mantiene Stearns (1976), que las predicciones del modelo de "bet-hedging" vayan en contra de la teoría de la selección r y K al considerar las fluctuaciones en la mortalidad juvenil, ya que realmente cada modelo está elaborado de manera que no pueda ser comparado con el otro. "Bet-hedging" trata de predecir las consecuencias de las fluctuaciones en la mortalidad y la fecundidad, mientras que r y K , el grado de dependencia de la densidad en la mortalidad; r y K es determinista y cualitativo, no cuantitativo, y considera que no existen fluctuaciones en la tasa de fecundidad y mortalidad. De manera contraria, con "bet-hedging" se investigan los efectos de las fluctuaciones de estas tasas, las cuales se modelan bajo la forma de un modelo estocástico sobre los miembros de una población (Stearns 1976, 1977).

En su segundo trabajo Stearns (1977) inició la crítica a la teoría, principalmente a causa de sus ambigüedades. Entre éstas se cuentan el ignorar la complejidad de la genética diploide y la ontogénesis; el ignorar las restricciones de diseño que impiden a las poblaciones alcanzar los óptimos predichos por la teoría; el uso de K como una característica del ciclo de vida, etc. En su tercer trabajo de revisión (1980) profundiza su crítica, ahora poniendo atención en las ideas sobre la importancia de la especiación dentro del proceso de la evolución.

Stearns (1984) plantea el problema de definir que es más relevante en los estudios de evolución de historias de vida: si el estudio del gene o el del organismo en su totalidad. Para él, como estudioso de la ecología evolutiva, es muy importante conocer los mecanismos que operan a nivel de todo el organismo, ya que éste es el que interactúa con el ambiente. El objetivo de la ecología evolutiva ha sido el de descubrir los principios de todo el organismo y cómo éste ha sido diseñado para afrontar problemas ecológicos particulares. El problema radica en que unos ponen mayor énfasis en los cambios en las frecuencias génicas y no en el estudio del fenotipo, y viceversa. Aunque reconoce que sólo los modelos mendelianos explican la mayoría de los hechos de la herencia.

Actualmente los estudios de historia de vida se realizan con gran diversidad de enfoques, modelos matemáticos, variación intraespecífica, heredabilidad, por citar algunos ejemplos. Esto resulta un avance ya que no es solamente vía parámetros demográficos que se analizan las historias de vida. Aunque esto ha provocado que los estudios sean ahora muy particulares y no se intente elaborar modelos más generales, por lo tanto, describir cual sería un enfoque óptimo para un estudio de histo-



Bob Wands

ria de vida, depende en gran medida de si se considera el aspecto puramente teórico o si se desea aportar alguna evidencia empírica. Asimismo, si el estudio se plantea ecológicamente o es de genética de poblaciones. Este tipo de preguntas se han hecho en los congresos realizados en los Estados Unidos; en la ciudad de Iowa en 1980: "Evolution and Genetics of Life Histories" y en Dallas, Texas, en 1981: "The Inter-face of Life History. Evolution, Whole-organism, Ontogeny and Quantitative Genetics".

Para concluir mencionaremos que la polémica actual sobre este tema radica en que los enfoques utilizados para elaborar mediciones sobre la evolución de historias de vida pueden tomarse desde el punto de vista ecológico o desde el de la genética cuantitativa. Es preciso mencionar que debe encontrarse un punto de unión entre ambos enfoques y no tratar de verlos como dos puntos de vista diferentes para entender la evolución de las historias de vida. Asimismo, debe entenderse que características de historia de vida son heredables y de ésta manera y con la evidencia demográfica, tratar de inferir la forma en que han sido seleccionadas esas características así como el potencial que presentan para responder al ambiente en un tiempo próximo.

La pregunta que aún queda por responder va en el sentido del enfoque a utilizar. Por un lado, lo que nos interesa en este tipo de investigaciones es tratar de hacer inferencias sobre cómo o cuándo se maximiza la adecuación y para tal efecto (si somos muy rigurosos y/o estrictos) debemos referirnos a los cambios en las frecuencias génicas vía el modelo clásico de un locus con dos alelos. La contraparte vendría dada por los que consideran que las mediciones deben ser directas sobre el fenotipo, puesto que es el individuo como entidad el que se desarrolla, sobrevive, reproduce e interactúa con el ambiente. En mi opinión, la decisión puede ser más flexible y no tratar de buscar enfrentamientos donde no existen; yo optaría por la decisión de Dawkins (1982), quien asevera que la medición de la adecuación puede hacerse de diferentes formas, dependiendo del enfoque de la investigación. Así, si

nos interesa la respuesta proximal podemos medir las tasas de sobrevivencia y fecundidad (lx y mx) e intentar elaborar alguna historia sobre el proceso evolutivo; y si estamos más preocupados por la respuesta última, entonces medimos la adecuación directamente como la contribución proporcional de cada genotipo a la siguiente generación.

1. El término proviene de la mortal Semele, quien habiendo engendrado un hijo del dios Zeus, le pidió que se presentara ante ella en todo su esplendor. Al estar frente a él, la impresión fue tal que Semele falleció. Zeus tomó al nonato y lo colocó en su muslo hasta el final de la gestación. Como Semele no dió a luz normalmente, el término semélparo requiere sólo un poco de imaginación para asociar la reproducción con la mortalidad posterior (Willson 1983).

2. Los tipos de habitat que propone Begon resultan de graficar la inversión somática acumulada (ISA), como abscisa, y al valor reproductivo residual —fecundidad esperada a futuro— (VVR), como ordenada. Una explicación más profunda se encuentra en el texto original. ⊕

BIBLIOGRAFIA

- Begon, M. 1985. A general theory of life-history variation. En: **Behavioural Ecology. Ecological consequences of adaptive behaviour.** R.M.Sibly y R.H.Smith (eds). Blackwell Scientific Publications.
- Begon, M., J.L.Harper y C.R.Townsend 1986. **ECOLOGY. Individuals, Populations and Communities.** Blackwell Scientific Publications. 876pp.
- Boyce, M. 1984. Restitution of r- and K-selection as a model of density-dependent natural selection. **Annual Review of Ecology and Systematics.** 15:427-447.
- Charnov, E.L. y W.M. Schaffer 1973. Life history consequences of natural selection : Cole's result revisited. **American Naturalist** 107:791-793.
- 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.
- Dawkins, R. 1982. **The extended phenotype.** Oxford. xii+307.
- Dobzhansky, T.H. 1950. Evolution in the tropics. **American Scientist** 38:209-221.
- Grime, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. **American Naturalist** 111(982):1168-1194.
- Harper, J.L. 1967. A darwinian approach to plant ecology. **The Journal of Ecology** 55:247-270.
- Harper, J.L. y J.Ogden 1970. The reproductive strategy of higher plants.I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. **The Journal of Ecology** 58:681-698.
- Kirkendall, L.R. y N.C.Stenseth 1985. On defining "breeding once". **American Naturalist** 125(2):189-204.
- Lewontin, R.C. 1961. Selection for colonizing ability. En: **The genetics of colonizing species.** H.G. Baker y G.L. Stebbins (eds). New York Academic Press.
- MacArthur, R.H. 1962. Some generalized theorems of natural selection. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** 48:1893-1897.
- MacArthur, R.H. y E.O. Wilson 1967. **The theory of island biogeography.** Princeton University Press. 203pp.
- Mayo, O. 1983. **Natural selection and its constraints.** Academic Press. London. ix+145.
- Sibly, R. y P. Calow 1985. Classifications of habitats by selection pressures: A synthesis of life cycle and r/K theory. En: **Behavioural Ecology. Ecological consequences of adaptive behaviour.** R.M. Sibly y R.H. Smith (eds). Blackwell Scientific Publications.
- Stearns, S.C. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. **The Quarterly Review of Biology** 51:3-47.
- Stearns, S.C. 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.
- Stearns, S.C. 1980. A new view of life-history evolution. **Oikos** 5:266-281.
- Stearns, S.C. 1984. How much of the phenotype is necessary to understand evolution at the level of the gene? En: **Population Biology and Evolution.** K.Wohrman y V.Loeschke (eds). Springer Verlag. Berlin.
- Wilson, F.M. 1983. **Plant reproductive ecology.** Wiley Publications.

