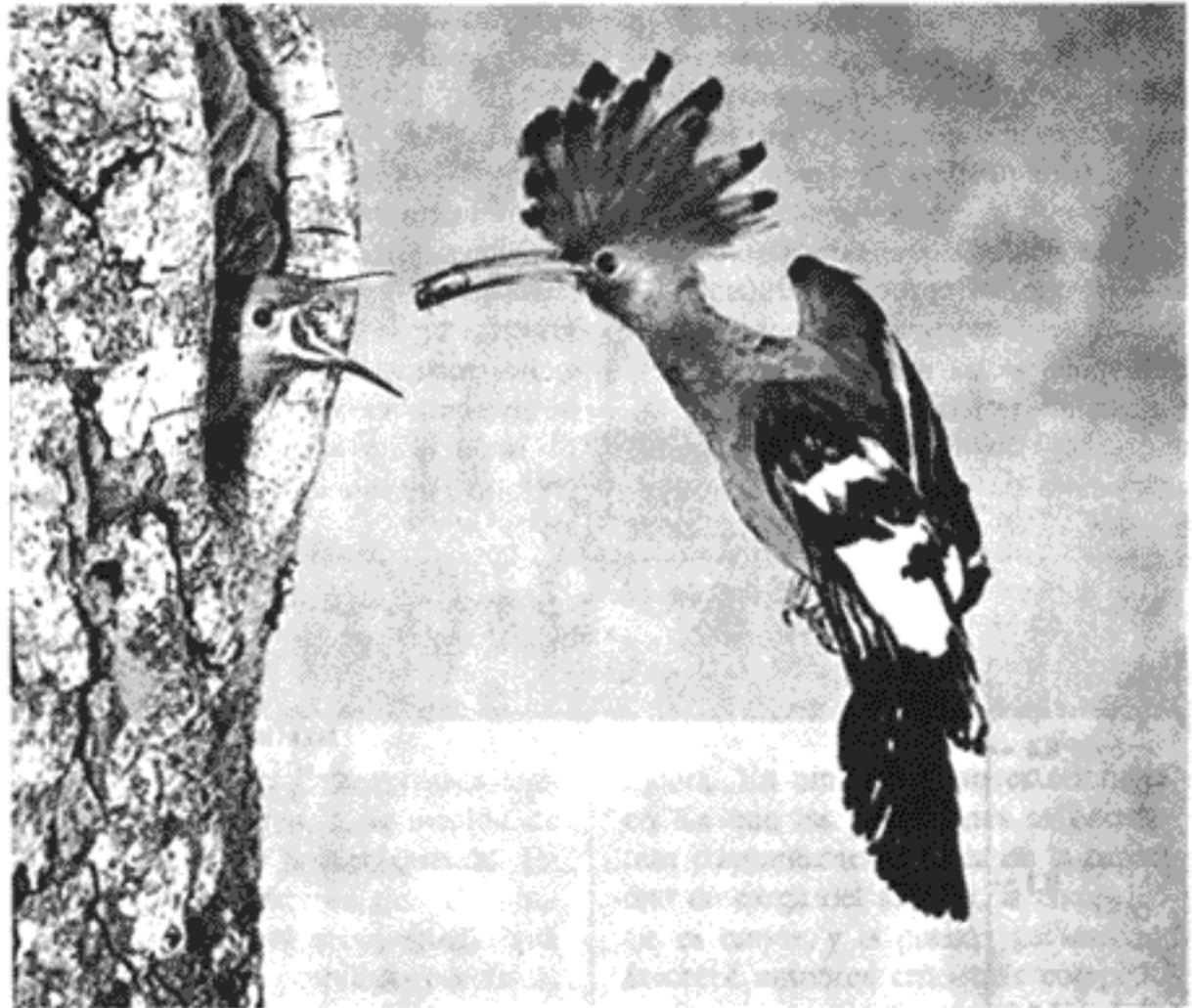


Los vertebrados y las historias de vida

MIRIAM BENABIB

La biología evolutiva se ha visto beneficiada con los estudios teóricos y prácticos de la evolución de historias de vida. No obstante, es frecuente encontrar que existe confusión entre el término "historias de vida" y las diferentes etapas del ciclo de vida de los organismos. El estudio de las historias de vida trata de un área más compleja, central en el conocimiento de la ecología y la evolución de los organismos. Su objetivo es entender cómo la selección natural moldea las características del ciclo de vida de los organismos, que influyen directamente en su supervivencia y reproducción y por lo tanto en su adecuación¹. El fenotipo de una historia de vida es un conjunto de características coadaptadas (por ejemplo, la edad a la madurez, la fecundidad y supervivencia específicas de cada edad, el número de episodios reproductivos durante la vida de un organismo) que han evolucionado en respuesta a ciertas presiones de selección natural.

De manera hipotética, un organismo tendría una adecuación máxima si pudiera reproducirse casi inmediatamente después de nacer, produjera muchos descendientes grandes y tuviera una vida reproductiva muy larga. Sin embargo, este organismo "ideal" no existe porque la energía disponible para cualquier organismo es finita, lo que se debe a la variación temporal y espacial de los recursos alimenticios, las restricciones impuestas por la velocidad a la que pueden obtener y asimilar los nutrien-



Upupa epops

tes, y las restricciones en la adquisición y procesamiento de esos recursos impuestas por el riesgo a ser depredado. Como consecuencia, los individuos deben repartir la energía entre diferentes funciones: crecimiento, manutención, almacenamiento, reparación y reproducción, todas necesarias para sobrevivir y dejar descendencia. El aspecto interesante de esta repartición de los recursos energéticos, es que la forma de utilizarlos varía de especie a especie y aún de población a población. Es por eso que la diversidad de historias de vi-

da que podemos observar en la naturaleza es enorme.

Al conjunto de características de historias de vida que posee una población de organismos se le ha llamado "estrategia" de historia de vida. Los organismos deben optimizar sus estrategias de vida para hacer máxima su adecuación (Williams, 1966). El reto para los biólogos interesados en la ecología evolutiva es determinar cuáles son los factores selectivos responsables de la gran diversidad de estrategias de historias de vida existentes, y predecir cuáles

Cyril Laubecher / Bruce Coleman

les son las características que se esperarían que evolucionaran en organismos que viven en condiciones ambientales específicas. Para lograr esto, existen tres suposiciones básicas que subyacen la teoría de historias de vida (Roff, 1992): a) hay alguna medida de la adecuación de un organismo que tiende a hacerse máxima; b) hay restricciones y "trueques"² que limitan el conjunto de posibles historias de vida; y c) hay suficiente variación genética para alcanzar la combinación óptima de caracteres.

La idea de los trueques es central en la teoría sobre la evolución de las historias de vida. Los trueques son las conexiones entre características que restringen la evolución simultánea de dos o más caracteres (Stearns, 1992). La idea subyacente es que existen beneficios obtenidos de un proceso o característica que tienen un costo reflejado en otro proceso. Por ejemplo, una hembra que se reproduce siendo joven, tiene una adecuación mayor que otra hembra que se reproduce tardíamente. Sin embargo, la primera hembra probablemente crecerá menos o tendrá menor supervivencia a futuro, debido a que dirigió su energía a la reproducción y no a las otras funciones (Fig. 1).

La teoría comenzó desarrollando modelos que hacían predicciones específicas sobre la evolución de algún carácter particular de las historias de vida, como la frecuencia de la reproducción (Cole, 1954; Gadgil y Bossert, 1970), la edad a la madurez (Cole, 1954; Lewontin, 1965), el tamaño de la camada (Cody, 1966; Lack, 1954; Williams, 1966), y el tamaño de los huevos (Congdon y Gibbons, 1987; Nussbaum, 1981). Otros modelos han tratado de predecir qué combinación de caracteres evolucionarían bajo la influencia de ciertos niveles específicos de disponibilidad de recursos (selección *r* y *K*: v. gr. MacArthur y Wilson, 1967; Pianka, 1970; Boyce, 1984) y la varianza en la supervivencia y fecundidad específicas de cada edad ("bet-hedging": v. gr. Murphy, 1968; Schaffer, 1974). A pesar de que estos últimos modelos han servido para estimular la investigación sobre el tema, en general han probado ser inadecuados para explicar las estrategias de historias de vida observadas en poblaciones reales. Esto se debe a que generalmente existen varias hipótesis plausibles y no mutuamente excluyentes que podrían explicar la combina-

ción observada de caracteres de historias de vida (Stearns, 1976).

En el número especial 4 de la Revista Ciencias se encuentra un resumen de la teoría desarrollada sobre las historias de vida (Morales G., 1988). Por lo tanto, el presente texto tratará de la importante contribución que el estudio de los diferentes grupos de vertebrados ha tenido en el desarrollo de estas ideas, tanto desde el punto de vista teórico como en su comprobación empírica. Ya que aquí no hay espacio para una revisión exhaustiva del tema, se mencionarán algunos de los ejemplos más clásicos y relevantes.

El mayor impacto de los estudios con vertebrados, ha sido en el esclarecimiento del significado adaptativo de las variaciones en: a) el tamaño de la nidada o la camada; b) el tamaño de las crías; c) en el tamaño del cuerpo; d) la evolución de tácticas reproductivas como sistemas de caracteres coadaptados; y e) la plasticidad fenotípica o normas de reacción de las características de historias de vida.

El tamaño de la nidada

El trabajo de investigación con aves ha sido central en el desarrollo de hipótesis y modelos sobre la influencia de la selección natural en la determinación del tamaño de la nidada. Los modelos generados a través del trabajo con aves han sido aplicados de manera directa a los mamíferos y han permeado en todos los demás grupos de organismos.

Existen por lo menos cinco hipótesis sobre la evolución del tamaño de la nidada o camada (Stearns, 1976). La primera es que la capacidad fisiológica del organismo determina el número de crías que produzca. La segunda, aplicada básicamente a las aves, argumenta que ponen el número de huevos que pueden cubrir para ser incubados. Aunque estas dos hipótesis podrían explicar algunos casos particulares, no cuentan con evidencias que las apoyen.

La tercera hipótesis argumenta que el tamaño de la nidada es ajustado utilizando la información recibida a través de mecanismos sociales para balancear el nivel prevalente de mortalidad y producir un tamaño óptimo de población (Wynne-Edwards, 1962). Para que este mecanismo funcione, se requiere de selección de grupo, que como Williams

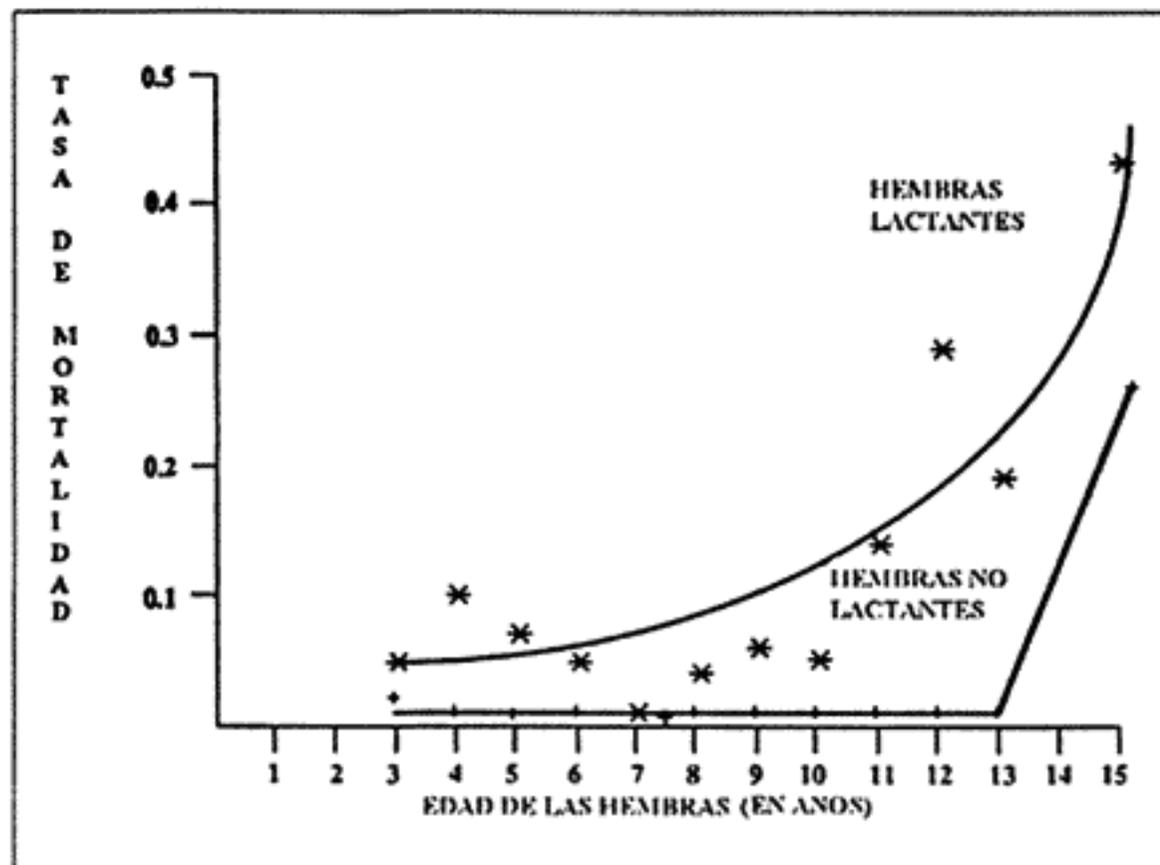


Figura 1. El concepto de los trueques o compromisos ("trade-offs") es ejemplificado en este estudio con venados llevado a cabo por Clutton-Brock *et al.* (1982). Las tasas de mortalidad específica de hembras lactantes y no lactantes son bajas y no muy diferentes entre sí durante los primeros diez años de vida. Después, las tasas de mortalidad de las hembras reproductivas aumentan antes y más rápido que las de hembras no reproductivas. El beneficio (dejar descendencia) obtenido por las hembras al reproducirse, tiene un costo reflejado en su menor supervivencia.

(1966) explicó convincentemente, no puede ser utilizado como explicación de un fenómeno que puede esclarecerse por medio de la selección individual.

La hipótesis más aceptada desde su formulación, particularmente entre los estudiosos de las aves, fue postulada por Lack. Este ornitólogo sostenía que en promedio, los padres producen el tamaño de nidada más productivo, definido como el tamaño de nidada que resulta en el mayor número de crías que sobreviven hasta la madurez. Hay un tamaño de nidada óptimo para cada situación ecológica, determinado principalmente por la cantidad de alimento que los padres son capaces de traer a las crías (Lack, 1947, 1948, 1954). Es menor el número de crías sobrevivientes de nidadas muy grandes que el número de sobrevivientes de nidadas más pequeñas de tamaño óptimo. La propuesta de Lack ha recibido diversas críticas, pero la idea central se ha mantenido. Simplemente ha sido modificada gracias a la acumulación de observaciones en poblaciones naturales y al desarrollo teórico. Algunos estudios empíricos y teóricos sugieren que el tamaño óptimo de la nidada es menor al sugerido por Lack cuando hay trueques entre el tamaño de la nidada y la supervivencia del adulto o entre el tamaño de la nidada y la fecundidad a futuro, cuando hay variaciones inherentes en el tamaño de la nidada, variación ambiental o probabilidades de que todo el nido falle, y cuando existe el llamado conflicto padre-hijo.

Según Stearns (1976), son pocos los cambios reales que han sufrido las ideas sobre el tamaño de la nidada desde los trabajos de Lack. Estos cambios se deben a: 1) la contabilización de los sobrevivientes incluyendo a todas las crías producidas por un padre durante su vida, y no sólo a las crías de una sola nidada que llegan al emplumado; 2) el reconocimiento de que otros factores además del alimento, tales como la depredación o la supervivencia de los padres, pueden ser limitantes; y 3) la formulación de explicaciones alternativas al preguntar cómo minimizar la probabilidad de no dejar ningún descendiente, en lugar de cómo producir un número máximo de crías.

La última hipótesis, formulada por Cody (1966), sostiene que el tamaño de la nidada está determinado por un ba-



Jose Burton / Bruce Coleman

lance en la asignación de recursos limitados a la competencia, la evasión de los depredadores y la reproducción. En esencia, Cody argumenta que el tamaño de la nidada será más pequeño que el más productivo postulado por Lack, debido a que la energía disponible no es utilizada solamente para la reproducción, sino que otras funciones consumen parte de esa energía. Cody predijo que en ambientes estacionales, principalmente en altas latitudes, las nidadas serán más grandes que en ambientes no estacionales como los trópicos. Esto se debe a que en ambientes estacionales, la mortalidad debida a factores denso-independientes periódicamente provocan una disminución de la población, de tal forma que cada vez que la población se reduce, la competencia por los recursos disminuye, y la cantidad de energía que cada individuo puede dedicar a la reproducción au-

menta. En ambientes no estacionales, en los que las poblaciones se encuentran constantemente cerca de la capacidad de carga del sistema, la competencia es mayor, y la presión de selección favorece entonces crías más competitivas, y no tamaños grandes de nidada.

Lo anterior nos lleva al desarrollo de la idea de los trueques debido a la asignación de recursos limitados a la reproducción. Si una hembra dispone de una cierta cantidad de energía para la reproducción, deberá producir ya sea una cantidad grande de crías o una cantidad menor de crías más grandes. También ocurre que una hembra que se reproduce pocas veces a lo largo de su vida, produce un mayor número de crías en cada evento reproductivo que una hembra que se reproduce muchas veces. Por ejemplo, Eisenberg (1988) concluye que en los mamíferos, los tamaños pequeños de camada están aso-

ciados con un mayor número de eventos reproductivos. Lo que más conviene para la adecuación de una hembra generalmente está moldeado por las presiones de selección correspondientes a cada ambiente. Así, en un ambiente de gran competencia intraespecífica, será mejor producir crías grandes que generalmente son mejores competidoras, que muchas crías pequeñas con pocas probabilidades de sobrevivir.

La evolución del tamaño de la nidada puede verse modificado debido a restricciones impuestas por factores mecánicos relacionados con algunos hábitos o estilos de vida de los organismos. Varios estudios con diversos reptiles ejemplifican esto. La masa relativa de la nidada (MRN) es el cociente del peso de los huevos producidos por una hembra en un evento reproductivo y el peso del cuerpo de la hembra. Se ha argumentado que la MRN está sujeta a presiones de selección distintas de otras características como el tamaño del huevo, el tamaño de la nidada y la frecuencia de las puestas de huevos. Las estrategias de forrajeo y de escape a los depredadores pueden determinar la MRN de las lagartijas (Vitt y Congdon, 1978; Vitt y Price, 1982). La MRN puede ser importante en la determinación de la probabilidad de escapar de un depredador debido a sus efectos en la agilidad de las hembras. Las lagartijas que utilizan la estrategia de forrajeo al acecho (v. gr. los sceloporinos) tienen una alta MRN, mientras que los depredadores activos (v. gr. teiidos) tienen una baja MRN (Vitt y Congdon, 1978). Un estudio de *Sceloporus variabilis* en la región de Los Tuxtlas, en Veracruz, demostró que a pesar de que esta lagartija caza a sus presas al acecho, tiene una MRN más pequeña que cualquier otro sceloporino estudiado hasta ahora. El gran tamaño de su área de actividad, sus altas tasas metabólicas y el comportamiento más activo que el común de las lagartijas de este género, pueden explicar la MRN de esta especie con relación a la MRN de otros sceloporinos (Benabib, en prensa).

La selección del hábitat y la forma del cuerpo de las lagartijas pueden evolucionar de forma coadaptada si la selección del hábitat reduce la mortalidad que resulta de la depredación. Por ejemplo, adaptaciones conductuales y morfológicas asociadas con el uso de

grietas en las rocas para escapar a los depredadores restringen la MRN, pero los beneficios obtenidos al escapar de los depredadores tienen más peso que el costo de una MRN pequeña, ya que aumenta el éxito reproductivo de toda la vida. Vitt (1981) comparó el tamaño de la nidada y la morfología del cuerpo y de los huevos de dos especies de lagartijas simpátricas, *Platynotus semitaeniatus* y *Tropidurus torquatus*, ambas pertenecientes a la familia Tropiduridae. *P. semitaeniatus* tiene el cuerpo deprimido y pone dos huevos en cada puesta, lo cual es atípico en este grupo de lagartijas. Además, los huevos y los folículos preovulatorios son elongados. *T. torquatus* pone de 3 a 14 (mediana = 6) huevos por nidada y la morfología de sus huevos y su cuerpo es más parecido a la forma típica de la mayoría de los iguánidos. El cuerpo deprimido de *P. semitaeniatus* le permite meterse en pequeñas grietas de las rocas para huir de sus depredadores. Los huevos elongados y el tamaño de la nidada pequeño es consecuencia de este comportamiento, ya que con nidadas mayores y huevos menos elongados, las hembras reproductivas difícilmente podrían entrar en las grietas. Este estudio demuestra cómo algunos aspectos específicos de la ecología de un organismo pueden modificar la evolución de las características de historia de vida.

La evolución del tamaño de la nidada también puede tener restricciones filogenéticas. Por ejemplo, todas las lagartijas del género *Anolis*, de la familia Polychridae, tienen un tamaño de puesta de un huevo. A pesar de que la distribución de estas lagartijas es muy amplia dentro de la región neotropical y habitan en una amplia diversidad de hábitats, el tamaño de la nidada es constante en todas las especies. Probablemente este carácter de historia de vida era adaptativo en sus orígenes y no ha cambiado a pesar de las posibles presiones de selección a que han estado sujetas las especies de este género debido a la falta de variabilidad genética para ese carácter.

El tamaño de las crías

El tamaño de las crías al nacer generalmente está relacionado con su adecuación, ya sea porque aumenta su supervivencia, o su tasa de crecimiento, esta

última debido a que una cría más grande compete más eficientemente por el alimento. El tamaño grande de las crías también implica que lleguen a la madurez a una edad más temprana. Como ya se mencionó, debido a que los recursos para la reproducción son limitados, es común que existan trueques entre el tamaño y el número de crías que una hembra es capaz de producir. Así, el incremento en el tamaño de las crías reduce la fecundidad. Además, a pesar de las ventajas que confiere tener propágulos grandes, existen límites fisiológicos o mecánicos en el tamaño de los huevos o las crías de una hembra.

Un grupo de herpetólogos ha realizado importantes contribuciones en el esclarecimiento de las restricciones que tiene la evolución del tamaño de los huevos. Por ejemplo, Congdon y Gibbons (1987) analizaron el incremento en el tamaño del huevo con el incremento en el tamaño del cuerpo de tres especies de tortugas dulceacuícolas. En *Chrysemys picta* y *Deirochelys reticularia*, el tamaño de los huevos aumenta con el tamaño de la hembra, hecho que apoya la idea de que las hembras aumentan su adecuación al hacer máximo el tamaño de sus huevos. El límite en el tamaño de los huevos es el tamaño de la abertura pélvica de la hembra. Sin embargo, los huevos de *Pseudemys scripta* no aumentan en la misma proporción que el tamaño de la hembra, debido a que la abertura pélvica tiene un aumento proporcionalmente menor. Siendo *P. scripta* una tortuga más grande que las otras dos estudiadas, la abertura de la pelvis no puede aumentar en la misma proporción, ya que se comprometería la funcionalidad de las patas traseras, principalmente en la construcción del nido. Por lo tanto, existe una función que restringe el aumento en el tamaño de la pelvis (y de los huevos), a pesar de que sería ventajoso aumentar el tamaño de los huevos.

El tamaño de los propágulos, ya sean huevos o crías, también está correlacionado con la ocurrencia de cuidados paternos. Las especies que protegen a sus crías producen propágulos más grandes y en menor número, que las especies que no lo hacen. Shine (1978, 1989) ha propuesto que el tamaño de los propágulos ha evolucionado en respuesta a las tasas relativas de supervivencia durante la etapa de propá-

gulo y las etapas posteriores. Así, la selección natural debería favorecer el aumento en el tamaño de los huevos cuando los huevos son una etapa con poca mortalidad, o como Shine lo llama, un "puerto seguro".

Una herramienta importante para resolver preguntas es la experimentación. El trabajo de Sinervo y Huey

(1990) representa un importante avance en la demostración del significado adaptativo del tamaño de las crías. Sinervo y Huey extrajeron parte del vitelo de los huevos de la lagartija *Sceloporus occidentalis* y obtuvieron crías más pequeñas que las que nacieron de los huevos no manipulados. Los huevos grandes no manipulados necesitaban

períodos de incubación más largos y producían crías más grandes con crecimiento más lento que los huevos experimentales. Además, las crías grandes podían correr a mayor velocidad, característica importante para huír de sus depredadores. *S. occidentalis* habita en la costa occidental de los Estados Unidos. Las lagartijas del estado de Washington tienen nidadas mayores y huevos más pequeños que las de California. La velocidad que pueden alcanzar las crías de las poblaciones de Washington es menor que las de California. Las manipulaciones experimentales muestran que el menor desempeño en velocidad de las lagartijas de Washington puede ser explicado por sus huevos más pequeños. Este trabajo ha servido como base para comenzar experimentos a largo plazo sobre la influencia del tamaño de las crías sobre su supervivencia y éxito reproductivo.

El tamaño corporal

El tamaño del cuerpo afecta la morfología y la fisiología de un animal, así como sus características de historia de vida. Cuando se toma en cuenta el tamaño del cuerpo, quedan a la vista ciertos patrones cualitativos y cuantitativos de las variables de historia de vida (Lindstedt y Swain, 1988). Según Stearns (1983, 1984), una buena parte de la variación en los caracteres de historia de vida de los mamíferos y los reptiles puede ser atribuido a la filogenia y al tamaño del cuerpo. Si el tamaño del cuerpo juega un papel tan importante, sería interesante saber si algo de la variación en las características de historia de vida representa coadaptación y no simplemente una restricción fisiológica, y si los caracteres de historia de vida son arrastrados de manera alométrica cuando hay selección sobre el tamaño del cuerpo (Boyce, 1988).

Tácticas reproductivas

MacArthur y Wilson (1967) tomaron las ideas de Dobzhansky (1950) sobre la selección en los trópicos y dieron el nombre de "selección r" a la selección en ambientes que favorecen un rápido crecimiento poblacional, y "selección K" a la selección en ambientes saturados que favorecen la habilidad competitiva y la evasión de depredadores. A



partir de estas ideas, Pianka (1970), otro herpetólogo, propuso que los organismos constituyan dos tipos de tácticas de historia de vida, caracterizados por la asociación de ciertos caracteres (Cuadro 1). Estos dos grupos eran los organismos con estrategias r y los organismos con estrategias K. Como contraparte, Murphy (1968) y Schaffer (1974) generaron otra serie de predicciones para poblaciones en las que la mortalidad y la fecundidad varían. Esto es lo que en inglés se conoce como "bet-hedging" y que en español podría traducirse como "apostar a lo seguro". A pesar de que estas ideas generaron un sinúmero de trabajos que pretendían validar o rechazar tanto las ideas de estrategias r y K, y del bet-hedging, ahora sabemos que muy pocas veces se han verificado las suposiciones que subyacen a la teoría, y por lo tanto no se ha comprobado científicamente que existan estas dos tendencias. Además, generalmente los organismos que se han estudiado no se ajustan a ninguno de estos patrones. Sin embargo, la influencia de estas ideas todavía está presente dentro de la teoría de historias de vida.

Otro intento por encontrar tácticas reproductivas como sistemas de caracteres coadaptados es el de Tinkle y sus colaboradores (Tinkle 1969; Tinkle *et al.* 1970). Estos autores desarrollaron predicciones específicas sobre las estrategias de historia de vida de las lagartijas, que podrían ser comprobadas una vez que hubiera suficiente evidencia empírica. Sus predicciones eran que las lagartijas tropicales con largos períodos reproductivos anuales, deberían tener varias nidadas durante cada estación reproductiva, tendrían una vida corta y una madurez sexual temprana. En contraste, las características de las lagartijas de zonas templadas, de zonas elevadas, o de áreas tropicales estacionales, serían: una sola nidada por estación reproductiva, madurez sexual tardía, oviparidad o viviparidad y longevidad relativamente mayor. Más recientemente y tomando en cuenta la mayor cantidad de estudios disponibles, Dunham *et al.* (1988) encontraron que este patrón se cumple en términos generales, aunque de una manera más compleja debido a la influencia de factores demográficos, ecológicos y filogenéticos. Resulta evi-

dente sin embargo, que todavía se necesita una gran cantidad de estudios, sobre todo de especies tropicales, para llegar a conclusiones más completas (Benabib, 1991).

La plasticidad fenotípica o normas de reacción

El estudio de los mecanismos genéticos que subyacen la evolución de las historias de vida se encuentra en su fase inicial. Esto se debe, entre otras razones, a que los caracteres de historias de vida están determinados por un gran número de genes. Además, la expresión fenotípica de estos caracteres varía con las condiciones ambientales en las que se desarrollan los organismos. Esta variación se conoce como plasticidad fenotípica. La plasticidad fenotípica de un organismo que produce un fenotipo que varía en forma continua con la variación del ambiente se conoce como norma de reacción (Fig. 2; Stearns, 1989). Hay muy pocos caracteres de los organismos que no varíen con el medio ambiente, por lo que la plasticidad fenotípica es una parte integral de la variación de las historias de vida. Este aspecto ha sido tratado por Stearns y Koella (1986) en un modelo en el que se exploran las normas de reacción relacionadas con el tamaño y la edad a la madurez. Por ejemplo, si por alguna causa ambiental la tasa de crecimiento de una hembra se ve disminuida, ¿alcanzará la madurez a la misma edad que una hembra que crece rápidamente, o se reproducirá hasta que alcance la misma talla a la cual se reproducen las hembras de rápido crecimiento? Aunque estos autores ejemplifican su modelo con algunos organismos (v. gr. peces, el hombre), la carencia de datos adecuados impide probar adecuadamente el modelo. Esta es un área en la que aún hay mucho por hacer.

La comprobación de la teoría

Un aspecto crítico en el estudio de la evolución de historias de vida es la comprobación empírica de la teoría. Como se mencionó antes, uno de los objetivos es entender cómo la selección natural moldea las características de historias de vida de los organismos. Existen algunos estudios que han demostrado que efectivamente las histo-

Cuadro 1. Suposiciones y predicciones de los modelos de selección r y K, y bet-hedging (Modificado de Stearns, 1977).

Modelo	Suposiciones	Predicciones
selección r	crecimiento poblacional exponencial distribución estable de edades colonizaciones repetidas o fluctuaciones en la densidad poblacional	madurez sexual temprana muchas crías pequeñas mayor esfuerzo reproductivo vida corta
selección K	ambiente estable población cerca de la densidad al equilibrio crecimiento logístico de la población la competencia es importante	madurez sexual tardía pocas crías grandes menor esfuerzo reproductivo vida larga
bet-hedging	el ambiente es fluctuante la población se encuentra cerca del equilibrio	
	a) la mortalidad de los juveniles o la tasa de natalidad fluctúan, la mortalidad de los adultos no fluctúa o lo hace en menor grado	madurez tardía menor esfuerzo reproductivo pocas crías
	b) la mortalidad de los adultos fluctúa, la tasa de natalidad y la mortalidad de los juveniles no fluctúan o lo hacen en menor grado	madurez temprana mayor esfuerzo reproductivo muchas crías

rias de vida pueden cambiar si cambian las presiones de selección a las que una población está sometida. Un buen ejemplo es el trabajo de Reznick *et al.* (1990) realizado con peces en los arroyos de la isla de Trinidad. Estos autores demostraron que la presión de selección que ejerce la depredación sobre individuos de diferentes edades, puede resultar en un cambio en la edad a la que se alcanza la madurez y en el esfuerzo reproductivo en una población de guppies. La teoría predice que la supervivencia reducida de los adultos favorece la selección de una edad a la madurez temprana y un aumento en el esfuerzo reproductivo, mientras que una supervivencia reducida de los juveniles selecciona lo opuesto. Reznick y sus colaboradores trabajaron en unos arroyos en donde los guppies (*Poecilia reticulata*) conviven con una de dos especies de peces depredadores: *Crenicichla alta*, que depreda principalmente a los guppies grandes, sexualmente maduros, y *Rivulus hartii*, que depreda predominantemente a los peces pequeños, sexualmente inmaduros. Como resultado, los depredadores alteran la supervivencia específica de cada edad de guppies. Los guppies que habitan en las localidades donde también hay *Crenicichla*, maduran a una edad más temprana, presentan un mayor esfuerzo reproductivo, y tienen más crías y más pequeñas en cada evento reproductivo que los guppies de las localidades donde sólo coexisten con *Rivulus*. Además, estas diferencias son heredables. Para probar que la depredación fue la causa de este patrón de historia de vida, tomaron guppies de una localidad donde los depredadores (*Crenicichla*) atacan a los adultos y los transfirieron a una localidad donde sólo había depredadores (*Rivulus*) que atacan a los juveniles. Después de 11 años, equivalentes a 30-60 generaciones, este experimento resultó en una evolución significativa de la historia de vida de los guppies en la dirección predicha por la teoría.

Dado que los fenómenos evolutivos, requieren del cambio en las proporciones génicas de una generación a otra, es importante que los estudios de la evolución de las historias de vida se lleven a cabo por un tiempo relativamente largo con relación a la longevidad de los organismos estudiados. Además, sólo los estudios de campo en ambientes

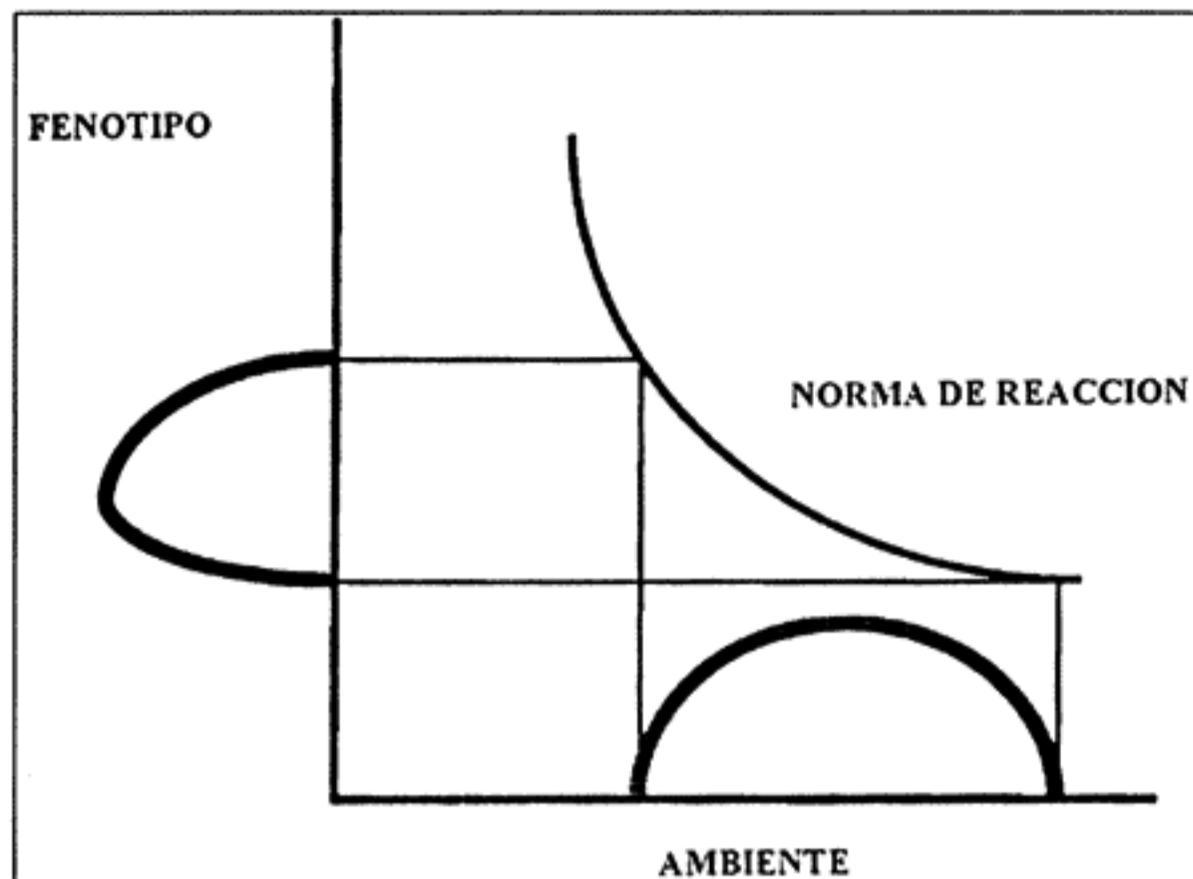


Figura 2. Las normas de reacción transforman la variación ambiental en variación fenotípica. Esta variación fenotípica tiene bases genéticas. Las distribuciones de las variaciones ambientales y fenotípicas pueden ser considerablemente diferentes. Tomado de Suzuki *et al.* (1986).

naturales permiten demostrar que la evolución de las historias de vida como consecuencia de la selección natural es un fenómeno real. Sin embargo, existen relativamente pocos estudios que puedan considerarse de largo plazo, además del llevado a cabo con guppies, que ya se mencionó arriba. A pesar de esto, existen algunos estudios notables y dignos de mención. Donald Tinkle y Justin Congdon comenzaron a estudiar las poblaciones de tres especies de tortugas de agua dulce (*Chrysemys picta*, *Emydoidea blandingi* y *Chelydra serpentina*) hace más de 18 años. Estas poblaciones ya habían sido estudiadas por Sexton y Wilbur a lo largo de varios años (Wilbur, 1975). En este momento, Congdon (com. pers.) tiene datos de supervivencia y fecundidad de hembras que tienen una edad de más de 50 años. Además, tiene marcadas a las hijas de estas tortugas y sabe a qué edad comenzaron a reproducirse, cuál ha sido su fecundidad y la supervivencia de sus crías. Por lo tanto, por primera vez será posible conocer la heredabilidad de estos caracteres en animales tan longevos como las tortugas. Gibbons (1990) y sus colaboradores también han llevado a cabo estudios de ecología e historia de vida de las tortugas *Pseudemys scripta* y *Chrysemys picta* por más de 20 años, lo cual ha permitido vis-

lumbrar los cambios en la supervivencia y reproducción de estas especies a lo largo del tiempo, como consecuencia de las fluctuaciones en las condiciones ambientales.

Una ventaja adicional de los trabajos a largo plazo es que permiten conocer con detalle la historia natural y la ecología de los organismos estudiados. Sólo así es posible entender cuáles son las posibles presiones de selección que actúan sobre los caracteres de historias de vida. Por ejemplo, es importante conocer las variaciones en los niveles de disponibilidad de recursos, en las restricciones impuestas por las condiciones ambientales (por ejemplo en la condiciones térmicas), y en la intensidad de la depredación durante largos períodos de tiempo. Los estudios de lagartijas de Dunham a lo largo de 20 años (v. gr. Dunham, 1981, 1982; Grant y Dunham, 1990) son un buen ejemplo, del entendimiento que permiten los estudios a largo plazo, sobre la influencia de estos factores en la evolución de historias de vida.

De entre los estudios a largo plazo, otro bien conocido es el de Clutton-Brock *et al.* (1982), con venados (*Cervus elaphus*). Estos autores colectaron datos durante diez años en una población en la que podían reconocer a cada uno de los individuos. Sus resultados

revelan las diferencias en el comportamiento, la reproducción y la ecología de hembras y machos. Con este conocimiento, examinaron las causas de la variación en el éxito reproductivo de cada sexo, incluyendo los efectos de las tasas de crecimiento sobre la supervivencia, el costo relativo de producir hijos o hijas, y la relación entre la edad de los padres y el esfuerzo reproductivo.

Entre las aportaciones de estos estudios, está el señalar la importancia del conocimiento detallado de la ecología de los organismos, para poder interpretar el significado adaptativo de los caracteres de historia de vida. La descripción de las historias de vida puede lograrse a través de estudios demográficos y de la reproducción. Sin embargo, para entender las causas de la evolución de las historias de vida, y aún más, para elaborar predicciones, es necesario complementar los estudios con el entendimiento de la ecología, la fisiología y el comportamiento de los organismos.

Los estudios comparativos han tenido un rápido avance gracias al desarrollo de técnicas para la elaboración de filogenias detalladas. Utilizando esta herramienta, los estudios comparativos de historias de vida, permitirán discernir entre los caracteres que son realmente adaptativos de los que no lo son. Esta área de trabajo es un campo fértil que promete ser muy importante para entender los mecanismos evolutivos.

Literatura citada

- Benabib, M., 1991, *Life history and ecology of Sceloporus variabilis in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico*, PhD Dissertation. University of Georgia. Athens, Georgia.
- Benabib, M. en prensa, Reproduction and lipid utilization of tropical populations of *Sceloporus variabilis*, *Herpetological Monographs*.
- Boyce, M. S., 1984, Restitution of r and K -selection as a model of density-dependent natural selection, *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 427-447.
- Boyce, M. S., 1988, Evolution of life histories: theory and patterns from mammals, *In Evolution of life histories of mammals*, Boyce, M. S. (ed.), Yale University Press, New Haven and London, pp. 3-30.
- Clutton-Brock, T. H., F. E. Guinness and S. D. Albon. 1982, *Red deer, Behavior and ecology of two sexes*, Edinburgh University Press. Edinburgh.
- Cody, M., 1966, A general theory of clutch size, *Evolution* 20: 174-184.

- Cole, L. C., 1954, The population consequences of life history phenomena, *Q. Rev. Biol.* 29: 103-137.
- Congdon, J. D. and J. W. Gibbons., 1987, Morphological constraint on egg size: a challenge to optimal egg size theory? *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 84: 4145-4147.
- Dobzhansky, T. H., 1950, Evolution in the tropics, *Am. Sci.* 38: 209-221.
- Dunham, A. E., 1981, Populations in a fluctuating environment: the comparative population ecology of *Sceloporus merriami* and *Urosaurus ornatus*. *Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Michigan* 158: 1-62.
- Dunham, A. E., 1982, Demographic and life history variation among populations of the iguanid lizard *Urosaurus ornatus*: implications for the study of life history phenomena in lizards, *Herpetologica* 38: 208-221.
- Dunham, A. E., D. B. Miles and D. N. Reznick, 1988, Life history patterns in squamate reptiles, *In Biology of the Reptilia*, Vol. 16. (Gans, C. and R. B. Huey, eds.), Alan R. Liss, Inc., New York. pp. 442-522.

- Eisenberg, J. F., 1988, Reproduction in polyprotodont marsupials and similar-sized eutherians with a speculation concerning the evolution of litter size in mammals, *In Evolution of life histories of mammals. Theory and pattern*, (Boyce, M. S. ed.), Yale University Press, New Haven and London. pp. 291-310.
- Gadgil, M. and W. Bossert, 1970, Life history consequences of natural selection, *Am. Nat.* 104: 1-24.
- Gibbons, J. W., 1990, *Life history and ecology of the slider turtle*, Smithsonian Institution Press. Washington D. C.
- Grant, B. W. and A. E. Dunham, 1990, Elevational covariation in environmental constraints and life histories of the desert lizard *Sceloporus merriami*, *Ecology* 71: 1765-1776.
- Lack, D., 1947, The significance of clutch size 1. Intraspecific variation, *Ibis* 89: 302-352.
- Lack, D., 1948, The significance of litter size, *Journal of Animal Ecology* 17: 45-50.
- Lack, D., 1954, *The natural regulation of ani-*



mal numbers, Oxford University Press, Oxford.

Lewontin, R. C., 1965, Selection for colonizing ability, In *The genetics of colonizing species* (H. G. Baker and G. L. Stebbins, eds.), Academic Press, New York. pp. 79-94.

Lindstedt, S. L. and S. D. Swain, 1988, Body size as a constraint of design and function, In *Evolution of life histories of mammals*, Boyce, M. S. (ed.), Yale University Press, New Haven and London, pp. 93-105.

MacArthur, R. H. and E. O. Wilson, 1967, *Theory of island biogeography*, Princeton University Press, Princeton.

Morales, E., 1988, Estrategias de ciclo de vida. *Ciencias*. No. especial 4, Facultad de Ciencias, UNAM México, pp. 37-43.

Murphy, G. I., 1968, Pattern in life history and the environment, *Am. Nat.* 102: 390-404.

Nussbaum, R. A., 1981, Seasonal shifts in clutch size and egg size in the side-blotched lizard, *Uta stansburiana* Baird and Girard. *Oecologia* 49: 8-13.

Pianka, E. R., 1970, On "r" and "K" selection. *Am. Nat.* 106: 581-588.

Reznick, D. A., H. Bryga and J. A. Endler., 1990, Experimentally induced life-history evolution in a natural population, *Nature* 346:357-359.

Roff, D. A., 1992, *The evolution of life histories. Theory and analysis*, Chapman & Hall. New York and London.

Schaffer, W. M., 1974, Optimal reproductive effort in fluctuating environments, *Am. Nat.* 108: 783-790.

Shine, R., 1978, Propagule size and parental care: the "safe harbor" hypothesis, *J. Theor. Biol.* 75: 417-424.

Shine, R., 1989, Alternative models for the evolution of offspring size. *Am. Nat.* 134: 311-317.

Sinervo, B. and R. B. Huey., 1990, Allometric engineering: an experimental test of the causes of intrapopulation differences in performance, *Science* 248: 1106-1109.

Stearns, S. C., 1976, Life-history tactics: a review of the ideas, *Q. Rev. Biol.* 51: 3-47.

Stearns, S. C., 1977, The evolution of life history traits, A critique of the theory and a review of the data, *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 8:145-171

Stearns, S. C., 1983, The impact of size and phylogeny on patterns of covariation in the life history traits of mammals, *Oikos* 41: 173-187.

Stearns, S. C., 1984, The effects of size and phylogeny on patterns of covariation in the life-history traits of lizards and snakes, *Am. Nat.* 123: 56-72.

Stearns, S. C., 1992, *The evolution of life histories*, Oxford University Press, New York.

Stearns, S. C. and Koella, J., 1986, The evolution of phenotypic plasticity in life history traits: predictions for norms of reaction for age and size at maturity, *Evolution* 40: 893-913.

Suzuki, D. T., A. J. F. Griffiths, J. H. Miller,



Fulvio Ercardini

and R. C. Lewontin, 1986, *An Introduction to genetic analysis*, W. H. Freeman, New York.

Tinkle, D. W., 1969, The concept of reproductive effort and its relation to the evolution of life histories in lizards, *Am. Nat.* 103: 501-516.

Tinkle, D. W., H. M. Wilbur and S. G. Tilley., 1970, Evolutionary strategies in lizard reproduction, *Evolution* 24: 55-74.

Vitt, L. J., 1981, Lizard reproduction: habitat specificity and constraints on relative clutch mass, *Am Nat.* 117: 506-514.

Vitt, L. J. and J. D. Congdon, 1978, Body shape, reproductive effort, and relative clutch mass in lizards: resolution of a paradox. *Am. Nat.* 112: 595-608.

Vitt, L. J. and H. J. Price, 1982, Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards, *Herpetologica* 38: 237-255.

Wilbur, H. M., 1975, A growth model for the turtle *Chrysemys picta*, *Copeia* 1975: 337-343.

Williams, G. C., 1966, *Adaptation and natural selection*, Princeton University Press, Princeton.

Wyne-Edwards, V. C., 1962, *Animal dispersion in relation to social behavior*. Oliver and Boyd, Edinburgh.

Notas

1. Adecuación es una medida de la contribución de un genotipo dado a las siguientes generaciones, en relación con otros genotipos, o la contribución proporcional de individuos a las futuras generaciones. Generalmente se cuantifica como el número promedio de descendientes sobrevivientes de un genotipo en comparación con el número promedio de sobrevivientes de otros genotipos.
2. Traducción del inglés "trade-off". También se utilizan "compromiso" o "disyuntiva" como sinónimos de este término.