

# Evolución de las estrategias vitales en plantas: desde Cole hasta la actual ecología de especies invasoras

C. F. Aragón<sup>1,\*</sup>

(1) Departamento de Ciencias de la Vida, Unidad Docente de Ecología, Edificio de Ciencias, Universidad de Alcalá - Ctra. Nacional II Km 33,6 – 28871 Alcalá de Henares (Madrid), España.

\* Autor de correspondencia: C.F. Aragón [[cristina.fernandez.aragon@gmail.com](mailto:cristina.fernandez.aragon@gmail.com)]

> Recibido el 31 de diciembre de 2013 - Aceptado el 13 de mayo de 2014

**F. Aragón, C. 2014. Evolución de las estrategias vitales en plantas: desde Cole hasta la actual ecología de especies invasoras. *Ecosistemas* 23(3): 6-12. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-3.02**

Esta revisión aborda los aspectos evolutivos y teóricos del estudio de las estrategias vitales en plantas, desde los primeros trabajos teóricos de Cole hasta los trabajos, tanto teóricos como empíricos, desarrollados recientemente. Se revisa el concepto de estrategia vital, así como las relaciones de compromiso entre los rasgos que la definen (supervivencia, inicio de la madurez reproductiva, número de episodios reproductores, esfuerzo reproductivo por episodio), y se hace una síntesis de la prolija modelización teórica llevada a cabo hasta el momento con el objetivo de predecir bajo qué condiciones unas estrategias serán favorecidas frente a otras o, incluso, en qué escenarios podría darse la coexistencia de estrategias alternativas. Se discute, por último, si las fuerzas selectivas que experimentan las poblaciones en equilibrio (asunción mayoritaria en las teorías evolutivas) son extensibles a poblaciones que no se encuentran en un estado de equilibrio, con énfasis en las poblaciones de especies invasoras cuyas áreas de distribución se encuentran en fase de rápida expansión. Las variaciones en las áreas de distribución pueden ejercer un profundo impacto en la evolución de las estrategias vitales, procesos que son detectables a una escala temporal ecológica y con potenciales implicaciones en la conservación de la biodiversidad.

**Palabras clave:** ecología evolutiva; estrategia vital; modelos demográficos; modelos de optimización

**F. Aragón, C. 2014. Evolution of plant life history strategies: from Cole to contemporary invasion ecology. *Ecosistemas* 23(3): 6-12. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-3.02**

This review deals with the evolutionary and theoretical aspects of plant life histories, from the seminal works of Cole to the most recent theoretical and empirical approaches. I review the concepts of life history and of trade-offs among life history traits that have a strong impact on lifetime fitness (survival, time to first reproduction, number of reproductive episodes, reproductive effort at each reproductive episode). I synthesize the vast theoretical modelization developed so far, which attempts to predict under which circumstances some strategies will be favored against others, or in which scenarios different strategies could coexist within populations. Finally, I discuss whether non-equilibrium populations, with emphasis on populations of invasive species expanding their ranges rapidly, experience different selective forces than do populations at spatial equilibrium. Range shifts can have profound effects on the evolution of a species' life history, a phenomenon that can be witnessed over ecological timescales and with potential implications for biodiversity conservation.

**Key words:** evolutionary ecology; life history; demographic models; optimization models

## Introducción: la teoría de las estrategias vitales en plantas

La teoría de las estrategias vitales se ocupa del estudio de las decisiones estratégicas a las que los organismos se enfrentan a lo largo de su vida. Todos los organismos afrontan decisiones sobre la edad (o el tamaño) a los que comenzar a reproducirse o sobre cuál debe ser la inversión parental en la descendencia, a través del número de episodios reproductivos a lo largo de su vida o de la cantidad de recursos asignados a cada uno de ellos. Estas decisiones constituyen rasgos vitales esenciales y en su conjunto definen lo que se conoce como estrategia vital (Stearns 1992; Roff 2002; Tabla 1). La teoría de las estrategias vitales sostiene que las variaciones en estos rasgos reflejan la existencia de relaciones de compromiso en la asignación de recursos a diferentes funciones vitales. Por ejemplo, los recursos asignados a la fecundidad presente proporcionan una ganancia en eficacia biológica de forma in-

mediata, pero a expensas del crecimiento, fecundidad y supervivencia futuros, lo que se conoce como coste de la reproducción (Bell 1980; Obeso 2002; Tabla 1). Por el contrario, los recursos asignados a funciones vegetativas aportan poco o nada a la fecundidad presente, pero contribuyen a un incremento de la eficacia biológica futura a través de los efectos positivos del tamaño en la supervivencia y fecundidad de años posteriores. De acuerdo con las predicciones de la teoría de las estrategias vitales, la selección natural favorecerá aquellas estrategias vitales que distribuyan los costes y beneficios de la reproducción a lo largo de la vida de una forma que maximice la eficacia biológica (o *lifetime fitness*) de los organismos (Stearns 1992).

Conocer las presiones selectivas que moldean las estrategias vitales constituye una de las líneas más veteranas de investigación en ecología evolutiva, y continúa siendo de interés en la actualidad, tanto de forma teórica como para su aplicación en conservación y manejo de los recursos (Kuparinen y Merilä 2007; Phillips et al. 2010).

Estas relaciones de compromiso entre rasgos vitales, como la fecundidad o la supervivencia, pueden imponer limitaciones al crecimiento de las poblaciones naturales. Por lo tanto, comprender las constricciones que operan sobre estos rasgos de la estrategia vital es crítico no sólo para evaluar la eficacia biológica de los individuos en las poblaciones, sino para entender las variaciones en las dinámicas poblacionales (Phillips et al. 2010).

En las plantas, se ha descrito una asombrosa diversidad de estrategias vitales (Silvertown et al. 1997). De acuerdo con el número de eventos reproductivos, estas estrategias se distribuyen dentro de un gradiente continuo que va desde la semelparidad - en la que el individuo experimenta un único evento reproductivo tras el cual el muere - a la iteroparidad - definida por múltiples eventos reproductivos distribuidos a lo largo de la vida (Tabla 1). Reproducirse una o varias veces a lo largo de la vida son los dos modos fundamentales de asignación de recursos entre reproducción y supervivencia (Charnov y Schaffer 1973) y las consecuencias que esta asignación tiene para la eficacia biológica de las especies es una de las preguntas clásicas de la ecología evolutiva. Son muchas las observaciones que indican que el esfuerzo reproductivo y la producción de descendencia por episodio reproductivo son mayores en los individuos semélparos que en los iteróparos (Young y Augspurger 1991; Brenchley et al. 1996; Karlsson y Méndez 2005; Williams 2009). Por tanto, la estrategia iterópara puede representar un incremento en la eficacia biológica si consideramos los múltiples eventos reproductivos a lo largo de toda la vida.

Además del número de eventos reproductivos, la edad de primera reproducción es un componente esencial de las estrategias vitales, estrechamente relacionado con la eficacia biológica y la duración del ciclo vital (Stearns 1992). La decisión de cuándo comenzar a reproducirse está sujeta al compromiso entre los beneficios inmediatos que confiere reproducirse lo antes posible y los beneficios aplazados que implica la acumulación de recursos, que podrían conducir a una mayor fecundidad futura y/o a una mejor calidad de la descendencia, con el riesgo añadido de que en la espera el individuo no sobreviva hasta conseguir reproducirse (Kozłowski 1993). Los retrasos en el momento de primera reproducción han sido estudiados con más intensidad en las especies semélparas, y relativamente poco estudiados en las especies iteróparas (Miller et al. 2012). El beneficio de un retraso en la maduración reproductiva reside básicamente en la relación positiva entre el tamaño y la fecundidad, de modo que las plantas más grandes pueden producir más descendencia en su único episodio reproductivo. En contrapartida, el riesgo de mortalidad se incrementa con la du-

ración del retraso en la reproducción. Las variaciones en la edad de primera reproducción determinan en gran medida la intensidad de la selección sobre la duración del ciclo reproductivo, dado que sobre ellas actúan presiones selectivas que son altamente dependientes del contexto en el que se desarrollan los individuos (de Jong y Klinkhamer 2005).

Las estrategias reproductivas en plantas son notoriamente plásticas a diversos factores ambientales, como la disponibilidad de nutrientes, la calidad y cantidad de luz, o el estado sucesional del hábitat (van Baalen y Prins 1983; Johnson 2007). Además de la variabilidad intraespecífica que puede observarse entre poblaciones, las estrategias vitales también pueden variar entre los individuos de la misma población, lo que sugiere que las diferencias interanuales en las condiciones ambientales podrían favorecer una estrategia en algunos años pero no en otros (Williams 2009). No obstante, existen pruebas de que las variaciones en el número de episodios reproductivos y en la edad o tamaño de primera reproducción también pueden tener una base genética (Wesselingh et al. 1997; Johnson 2007). Por ello, y por estar estrechamente relacionados con la eficacia biológica, estos rasgos de la estrategia vital son capaces de responder a la selección y evolucionar de una forma rápida (Agrawal et al. 2013; Hahn y Müller-Schärer 2013).

La interacción cuantitativa entre los rasgos que contribuyen a mejorar la eficacia biológica es lo que, en definitiva, determina la evolución de las estrategias vitales. Así, alcanzar la madurez reproductiva de forma temprana o realizar una inversión muy elevada en fecundidad, son rasgos asociados a la evolución de la semelparidad. Por el contrario, retrasar el comienzo de la etapa reproductiva o realizar un menor esfuerzo reproductivo, se asocian a la evolución de la iteroparidad (Stearns 1992).

En la bibliografía puede encontrarse un vasto compendio de estudios teóricos que ha generado valiosas predicciones acerca de cuándo debería ser evolutivamente ventajoso reproducirse una o varias veces, o cuándo sería el momento óptimo para comenzar la reproducción (Stearns 1992; Metcalf et al. 2003). En el presente trabajo se presenta una síntesis de las aproximaciones teóricas al estudio de la evolución de las estrategias vitales en plantas, así como de las evidencias empíricas que sustentan o no estos modelos teóricos. Finalmente, se destaca la relevancia que la evolución de las estrategias vitales puede tener en un contexto de las poblaciones de plantas cuyos rangos de distribución han variado de forma significativa recientemente, haciendo énfasis en el caso concreto de las especies invasoras.

**Tabla 1.** Conceptos y definiciones.

**Table 1.** Concepts and definitions.

<b>Estrategia vital</b>	Conjunto de rasgos vitales relacionados con los calendarios de fecundidad, crecimiento y supervivencia a lo largo de la vida de los organismos.
<b>Coste de la reproducción</b>	Reducción en el crecimiento, fecundidad y/o supervivencia futuros derivada de una inversión en la reproducción presente.
<b>Estrategia semélpara</b>	Estrategia vital caracterizada por un único episodio reproductivo a lo largo de la vida, tras el cual el organismo muere (en plantas es sinónimo de <b>estrategia monócarpica</b> ).
<b>Estrategia iterópara</b>	Estrategia vital en la que se caracteriza por varios episodios reproductivos a lo largo de la vida (en plantas es sinónimo de <b>estrategia policárpica</b> ).
<b>Planta anual</b>	Aquella que completa todo su ciclo vital (germina, se reproduce y muere) en una misma temporada. Generalmente las plantas anuales son también semélparas.
<b>Planta perenne</b>	Aquella que vive más de dos temporadas. A menudo las plantas perennes son iteróparas, aunque existen especies viven varios años pero sólo se reproducen una vez antes de morir, es decir, son semélparas perennes (ej. Agave).
<b>Esfuerzo reproductivo</b>	Cantidad de recursos que un individuo invierte en funciones de reproducción y que es desviada de la asignación a funciones vegetativas.

## Una síntesis de los trabajos teóricos desde Cole

### Modelos demográficos

La evolución de las estrategias vitales y, en particular, la evolución de semelparidad *versus* iteroparidad, es un tema que ha atraído enormemente la atención de los ecólogos evolutivos desde mediados del siglo XX. Uno de los trabajos pioneros y más influyentes en este ámbito fue el publicado por [Lamont Cole en 1954](#). En este trabajo, Cole proponía un sencillo modelo demográfico para explicar cuándo sería ventajoso mantener una estrategia semélpara frente a una iterópara. En los modelos demográficos se comparan diferentes estrategias vitales fijas y se tratan de identificar los parámetros demográficos que favorecen una estrategia frente a otra. El modelo de Cole sugería que una especie semélpara tendría que incrementar su producción promedio en tan solo un descendiente para mantener un crecimiento poblacional idéntico al de una especie iterópara. Según Cole, una modificación de la estrategia vital semélpara que consistiese en añadir un individuo a la contribución promedio sería más probable que un cambio de estrategia que implicase la repetición de episodios reproductivos, concluyendo que las condiciones bajo las cuales la iteroparidad sería favorecida por la selección eran escasas. Sin embargo, en la naturaleza abundan los organismos con reproducción iterópara. Esta contradicción entre las predicciones teóricas y las observaciones empíricas pasó a conocerse como la “paradoja de Cole”. Posteriormente, [Murdoch \(1966\)](#) introdujo la idea de que la incertidumbre en la supervivencia juvenil (comprendida entre el estadio de cigoto hasta la primera reproducción) sería una presión selectiva decisiva en la evolución de la iteroparidad. [Charnov y Schaffer \(1973\)](#) llegaron a una conclusión similar y resolvieron la aparente paradoja en los resultados de Cole, mostrando que la estrategia vital óptima es función de la fecundidad y de las tasas de supervivencia relativa de individuos juveniles y adultos: la semelparidad se vería favorecida cuando la fecundidad es elevada y la tasa de supervivencia de los individuos adultos es menor que la de los juveniles, y la iteroparidad en el caso opuesto. Incorporando al modelo variación en las condiciones ambientales, [Schaffer \(1974\)](#) concluyó que la semelparidad se vería favorecida en ambientes fluctuantes, en los que existiese un alto grado de incertidumbre sobre la supervivencia post-reproductiva (adulto), mientras que la iteroparidad se vería favorecida en condiciones donde la propia reproducción fuese incierta. Estas predicciones básicas continuaron siendo válidas con la inclusión en de procesos denso-dependientes y estocásticos en la modelización de estos parámetros vitales ([Bulmer 1985](#); [Ranta et al. 2002](#)). [Bulmer \(1985\)](#) fue el primero en reconocer que la mayoría de las investigaciones realizadas hasta entonces sobre los méritos evolutivos de la semelparidad frente a la iteroparidad habían ignorado la relevancia que los procesos denso-dependientes ejercen sobre los parámetros relacionados con el crecimiento poblacional. Bulmer estudió la evolución de las estrategias semélpara e iterópara en condiciones de denso-dependencia adaptando el modelo de [Charnov y Schaffer \(1973\)](#), concluyendo que la estrategia iterópara podía entenderse como una estrategia de minimización del riesgo (*bet-hedging*) cuando aumentan las probabilidades de encontrar condiciones favorables para la reproducción. Los estudios teóricos más recientes se han centrado en identificar las razones que explican la coexistencia de las estrategias semélpara e iterópara en las poblaciones. Así, el mantenimiento de estos modos alternativos de reproducción podría estar facilitado en especies con poblaciones estructuradas espacialmente ([Ranta et al. 2000a](#)), con dinámicas poblacionales inestables ([Ranta et al. 2000b](#)) o regidas por procesos estocásticos ([Ranta et al. 2002](#)).

El desarrollo de los modelos demográficos matriciales, especialmente los modelos de proyección integral, han permitido la comparación cuantitativa de los momentos de primera reproducción óptimo y observado, principalmente en especies semélparas ([Rees y Rose 2002](#); [Childs et al. 2004](#); [Rees et al. 2006](#); [Metcalf et al. 2009](#)). La popularidad de las especies semélparas para estudiar la evolución de las estrategias vitales y el tiempo hasta el inicio de la reproducción se debe, en parte, a la facilidad con la que el coste

de la reproducción puede incorporarse en los modelos demográficos, ya que la probabilidad de supervivencia está determinada simplemente por la probabilidad de no florecer ([Miller et al. 2012](#)).

### Modelos de optimización

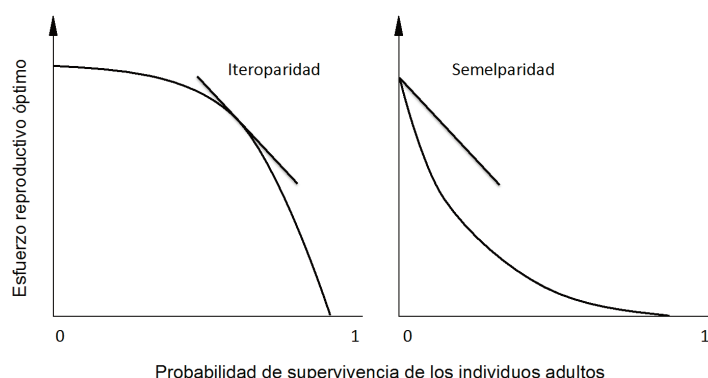
Los trabajos teóricos descritos hasta ahora seguían un enfoque demográfico. La mayoría de estos modelos se basan en asunciones de supervivencia de adultos y esfuerzo reproductivo constantes, y en una proporción fija entre la producción de semillas de las estrategias semélpara e iterópara. Las principales críticas a este enfoque residen en que estos modelos no analizan la asignación óptima de recursos a la reproducción, como tampoco permiten predecir el calendario reproductivo de los individuos a lo largo de su vida ([de Jong y Klinkhamer 2005](#)). Estas cuestiones relacionadas con la asignación óptima de recursos se han abordado generalmente a través de otro enfoque basado en procesos de optimización. Los modelos de optimización asumen que es un equilibrio entre costes y beneficios lo que determina el valor que toma un rasgo vital dentro del rango de variación disponible ([Gadgil y Bossert 1970](#)). En el caso de las estrategias vitales, los costes y los beneficios se miden en términos de eficacia biológica.

Los modelos basados en procesos de optimización ([Charlesworth 1980](#)) “optimizan” la edad y tamaño de primera reproducción asumiendo que existe una relación de compromiso entre la asignación de recursos a la reproducción presente y el rendimiento futuro de los individuos. El objetivo en este enfoque es predecir, en la medida de lo posible, la expresión fenotípica de la estrategia vital en un ambiente constante. La técnica utilizada para solucionar este tipo de problemas se conoce como *teoría de control óptimo* ([Charlesworth 1980](#); [Mangel y Clark 1988](#); [Perrin y Sibly 1993](#)). Esta técnica se centra en el estado del organismo a una edad determinada (tamaño, potencial reproductivo, etc.) y asume que cada estado está determinado por una secuencia de decisiones tomadas en cada etapa desde el nacimiento. Existe una variable de control (o de decisión) asociada a cada uno estados y que recoge las decisiones que pueden ser tomadas.

[Gadgil y Bossert \(1970\)](#) fueron los primeros en analizar los procesos relacionados con la estrategia vital de una forma integrada y su trabajo, que tuvo una enorme repercusión en el momento de su publicación, sigue teniendo una importante vigencia en la actualidad. Su trabajo generaba predicciones sobre el esfuerzo reproductivo óptimo en relación a la edad, el crecimiento potencial y los calendarios de supervivencia y reproducción. Una de las ideas fundamentales de este trabajo se centra en la forma (convexidad) de la función que describe los beneficios y costes asociados con el grado de esfuerzo reproductivo. En concreto, estos autores mostraban que la iteroparidad sólo podría evolucionar si la función que relaciona beneficios y esfuerzo reproductivo fuese cóncava, a un grado intermedio de esfuerzo reproductivo. La semelparidad, por el contrario, evolucionaría cuando la forma de esta función fuera convexa y un esfuerzo reproductivo máximo fuera el óptimo ([Fig. 1](#)). En síntesis, cualquier variación en el esfuerzo reproductivo, la edad de primera reproducción, o la mortalidad específica por clases de edad, que reduzca el valor de los individuos juveniles e incremente el de los adultos, resultaría en un cambio desde la semelparidad hacia la iteroparidad.

En origen, la predicción principal del enfoque de optimización proponía que la semelparidad se ve favorecida cuando el incremento en la inversión reproductiva se traduce en un incremento más que proporcional en la eficacia biológica ([Gadgil y Bossert 1970](#)), por lo que se conoció como “modelo de esfuerzo reproductivo”. Algunos modelos posteriores ([Pugliese 1988](#); [Iwasa y Cohen 1989](#)) modificaban estas predicciones y sugerían que un incremento en eficacia biológica más que proporcional al incremento en esfuerzo reproductivo podría favorecer una estrategia semélpara perenne, en la que la planta vive varios años antes de reproducirse ([Tabla 1](#)), aunque a menudo una estrategia iterópara sería una estrategia superior. La utilización del “modelo de esfuerzo reproductivo” para explicar el número de eventos reproductivos no se ha visto apoyado hasta el momento por las evidencias empíricas disponibles.





**Figura 1.** Relación entre esfuerzo reproductivo óptimo, probabilidad de supervivencia de individuos adultos y número de episodios reproductivos de acuerdo con el modelo de esfuerzo reproductivo (modelo de optimización). El punto donde la línea recta toca la curva representa el esfuerzo reproductivo óptimo. Una curva cóncava con un esfuerzo reproductivo óptimo intermedio favorecería la iteroparidad; por el contrario, una curva convexa con un esfuerzo reproductivo óptimo máximo favorecería la semelparidad (figura adaptada de Stearns 1992).

**Figure 1.** Relationship between optimal reproductive effort, probability of adult survival and number of reproductive episodes according to the reproductive effort model (optimization model). The point where the straight line touches the curve represents the optimal reproductive effort. A concave curve with intermediate optimal reproductive effort would favor iteroparity; a convex curve with maximum optimal reproductive effort would lead to semelparity (figure adapted from Stearns 1992).

## Evidencias empíricas

A pesar de la abundancia de modelos teóricos, las comprobaciones empíricas de la evolución de estos rasgos de la estrategia vital siguen siendo muy limitadas. En particular, existen más estudios empíricos que apoyan los resultados de los modelos demográficos (en oposición a los de optimización) y que respaldan la predicción de que la semelparidad es más probable en especies (o poblaciones) donde la mortalidad extrínseca de los adultos, en relación a los juveniles, es elevada (Young 1990; Lesica y Young 2005; Williams 2009). Un ejemplo clásico es el trabajo de Young (1990), donde se comparaba la dinámica demográfica de dos especies del género *Lobelia* en el Monte Kenia, una semélpara, *Lobelia telekii*, y otra iterópara, *L. keniensis*. Sus resultados basaban la divergencia de estrategias entre estas dos especies en las tasas relativas de mortalidad de adultos y el lapso de tiempo entre episodios reproductivos. El trabajo de Young mostraba de una forma convincente que un modelo matemático relativamente sencillo podía explicar las condiciones demográficas bajo las cuales una mayor fecundidad en la especie semélpara compensa sobradamente la pérdida de fecundidad potencial futura.

Sin embargo, hasta el momento, los modelos de optimización han encontrado poco respaldo empírico (de Jong y Klinkhamer 2005). Entre los intentos de describir la evolución de la estrategia vital desde un enfoque de optimización, destaca el trabajo de Klinkhamer et al. (1997). Estos autores modificaron el modelo clásico de Iwasa y Cohen (1989) incluyendo como novedad el posible papel de los enemigos naturales (herbívoros, patógenos) en la evolución de la estrategia vital, y parametrizando su modelo con datos reales de poblaciones de la especie semélpara facultativa *Cynoglossum officinale*. Sus resultados mostraron que la estrategia semélpara se veía favorecida, con un 99 % de asignación de recursos a reproducción, siempre que la mortalidad ocasionada por los herbívoros estuviese directamente relacionada con la reproducción (el modelo asumía que las estructuras reproductivas atraían mayor cantidad de enemigos naturales). Las predicciones de su modelo fueron bastante similares a lo observado en la naturaleza. No obstante, no existen muchos estudios empíricos que recojan información sobre los calendarios de reproducción a lo largo del ciclo vital en combinación con datos de crecimiento y mortalidad.

Los estudios demográficos más recientes se han ocupado principalmente de estudiar la evolución del momento óptimo de primera reproducción en plantas semélparas (Miller et al. 2012). Estos estudios muestran que las variaciones en crecimiento entre individuos y entre años afectan fuertemente a la selección sobre el momento de primera reproducción (Rees y Rose 2002; Metcalf et al. 2003). A menudo, los estudios empíricos han ignorado los fenómenos estocásticos, a pesar de las demostraciones teóricas que muestran su impacto potencial en la evolución de las estrategias vitales. Por ejemplo, Rose et al. (2002), utilizando una combinación de técnicas de elasticidad y sensibilidad con modelos basados en individuos, mostraron que sus modelos sólo predecían con precisión los tamaños de primera reproducción observados en las poblaciones cuando éstos incorporaban variaciones temporales en crecimiento, reclutamiento y mortalidad, y las variaciones en ésta última eran las que determinaban con un mayor peso la estrategia de floración.

La mayor parte del conocimiento empírico sobre la diversidad y evolución de las estrategias vitales procede principalmente de análisis comparativos a nivel interespecífico (Pitelka 1977; Young 1990; Silvertown 1996; Keeley y Bond 1999), aunque desafortunadamente son pocos los estudios realizados con un número elevado de taxones y en un contexto filogenético (Silvertown et al. 1997; Burns et al. 2010). No obstante, las comparaciones intraespecíficas pueden proporcionar una información muy valiosa acerca de las variaciones en las estrategias vitales, dado que en este caso la variabilidad observada no está sujeta a constricciones filogenéticas.

## Evolución de las estrategias vitales en poblaciones que no están en equilibrio

La gran mayoría de la teoría evolutiva está postulada sobre la asunción de que las poblaciones (o metapoblaciones) se encuentran en equilibrio en el espacio, es decir, que el habitat disponible para la población (o metapoblación) no se encuentra en expansión o regresión (Phillips et al. 2010). Esta asunción a menudo no es válida, las poblaciones con frecuencia se mueven en el espacio, y existen múltiples ejemplos de poblaciones que actualmente se encuentran en expansión o regresión, bien en respuesta al cambio climático (Colautti y Barrett 2013) o por la superación de ciertas barreras que limitaban su dispersión (Vermeij 2005). Algunos autores señalan que los cambios en el área de distribución pueden ejercer un profundo impacto en la evolución de las estrategias vitales de las especies, ya que las fuerzas selectivas que experimentan las poblaciones en equilibrio podrían ser distintas de las que actúan en las poblaciones que no están en equilibrio espacial (Burton et al. 2010; Phillips et al. 2010; Lindström et al. 2013). Durante la expansión del área de distribución, por ejemplo, las poblaciones en el frente de expansión experimentan nuevas presiones selectivas que pueden ser consecuencia de una menor densidad poblacional, de un escape a los enemigos naturales, o de una habilidad dispersiva diferencial entre los individuos (Keane y Crawley 2002; Phillips et al. 2010), permitiendo una mayor inversión de recursos en rasgos relacionados con las funciones de reproducción o dispersión, a costa de la inversión en funciones de defensa (Blossey y Nötzold 1995).

Conocer cuáles son las fuerzas selectivas que moldean las estrategias vitales se convierte en una cuestión aún más relevante, si cabe, cuando lo que se pretende es determinar la dinámica de las poblaciones naturales en el marco de unas condiciones cambiantes, donde los mecanismos de adaptación rápida y/o plasticidad fenotípica determinarán la permanencia o desaparición de las poblaciones (Jump y Peñuelas 2005). Se dispone de relativamente poca información acerca de las consecuencias demográficas de las variaciones en la estrategia vital en respuesta a condiciones cambiantes, si bien esta información podría ser especialmente importante para el conocimiento de la dinámica de poblaciones de especies raras o amenazadas o de especies introducidas en nuevas áreas geográficas. En este sen-

tido, el estudio de las variaciones de estrategia vital en plantas ha cobrado interés recientemente en el ámbito de las invasiones biológicas, ya que este contexto permite estudiar las causas de estas variaciones dentro de una misma especie y en escenarios naturales con presiones selectivas contrastadas. Por otro lado, desde un punto de vista aplicado, se sabe que la velocidad a la que se expande una especie invasora puede verse modificada por cambios evolutivos en la estrategia vital (Phillips et al. 2010) lo cual podría tener importantes consecuencias para el control de los impactos causados por estas especies.

### La evolución de estrategias vitales en el contexto de las especies invasoras

Las invasiones biológicas implican la dispersión de especies a larga distancia hasta regiones donde previamente no se encontraban, seguida de una propagación rápida en el nuevo hábitat (Richardson et al. 2000). En la última década, las especies invasoras se han consolidado como atractivos modelos de estudio en los que contrastar las hipótesis de la teoría de estrategias vitales (Cox 2004; Williams 2009; Phillips et al. 2010; Lindström et al. 2013), ya que con frecuencia las presiones selectivas en los hábitat nativo e invadido son notablemente diferentes. Como consecuencia de ello, algunas especies experimentan variaciones en rasgos de su estrategia vital en las áreas donde son introducidas (Dlugosch y Parker 2008) y en gran parte todavía se desconocen las consecuencias reales de estos cambios de estrategia vital para la capacidad invasiva de la mayoría de estas especies. Dentro del tema que ocupa a esta revisión, son destacables las observaciones de algunas especies preferentemente semélparas en su hábitat nativo que cambian parcialmente a una estrategia iterópara o retrasan su momento de primera reproducción en las áreas donde son introducidas (Müller-Schärer et al. 2004; Treier et al. 2009; Williams 2009; Monty et al. 2010; Hahn et al. 2012). Si bien la teoría clásica predice que es ventajoso priorizar el esfuerzo reproductivo durante un proceso de invasión, ya que permite un crecimiento poblacional rápido, una estrategia que priorice la reproducción futura sobre la presente podría también conferir beneficios a través de un ciclo vital más largo y múltiples eventos reproductivos, que haría a las poblaciones introducidas menos vulnerables a fluctuaciones estocásticas (Sol et al. 2012; Aragón et al. manuscrito en preparación).

La variación en la estrategia vital entre los hábitat nativo e invadido a menudo se ha explicado a la luz de la hipótesis de escape de los enemigos naturales (*Enemy Release hypothesis*), la cual propone que las especies en el área invadida experimentan un descenso en la regulación por parte de los enemigos naturales con los que han coevolucionado (Keane y Crawley 2002). De acuerdo con las predicciones de la teoría de estrategias vitales, si el descenso en la presión por enemigos naturales conduce a un incremento considerable en la supervivencia de los individuos adultos en el hábitat invadido, la estrategia óptima podría pasar de semélpara a iterópara acompañada de un retraso en el tamaño de primera reproducción (Klinkhamer et al. 1997; Williams 2009). La dirección y la intensidad ejercidos por los enemigos naturales depende en parte de si el ataque es dependiente del tamaño (en el que los individuos más grandes son más susceptibles de ser atacados) o si es desencadenado por la presencia de estructuras reproductivas (Klinkhamer et al. 1997; Miller et al. 2008; Metcalf et al. 2009). Por otro lado, también se ha sugerido que un descenso en la presión ejercida por enemigos naturales podría influir en los patrones de asignación de recursos a diferentes funciones vitales. Así, la asignación de recursos a las funciones de defensa sería menor en el hábitat invadido, lo que podría dejar más recursos disponibles para invertir en el resto de sus funciones vitales, como crecimiento y reproducción (Blossey y Nötzold 1995).

Estas observaciones cualitativas sobre las variaciones en la estrategia vital de ciertas especies invasoras requieren, aún, una evaluación cuantitativa rigurosa. Todavía son escasos los estudios que comparen las dinámicas demográficas de las poblaciones en las áreas biogeográficas nativa e invadida (Williams 2009) y, sobre todo, que tengan en cuenta la antigüedad de la introducción de las

poblaciones invasoras. El análisis conjunto de los calendarios de reproducción y el esfuerzo reproductivo a lo largo del ciclo vital en combinación con datos demográficos constituye uno de los retos para futuros estudios sobre la evolución de las estrategias vitales. Por último, el papel de los enemigos naturales como fuerzas selectivas en estas variaciones de estrategia vital también continúa estando poco integrado dentro de la teoría de estrategias vitales (Miller et al. 2008) en particular en el contexto de las invasiones. Si bien existen numerosos estudios que demuestran la presión diferencial de herbívoros entre las poblaciones de origen y las introducidas para numerosas especies de plantas invasoras (Liu y Stiling 2006), aún carecemos de un análisis profundo de las consecuencias del escape de los enemigos naturales para la evolución de las estrategias vitales. No obstante, algunos indicios apuntan a que el papel de los herbívoros en la evolución de la estrategia vital podría ser muy relevante y suceder a escalas temporales ecológicas (Agrawal et al. 2012), y que incluso pueden darse interacciones recíprocas planta-herbívoro (Agrawal et al. 2013).

### Conclusiones

La evolución de las estrategias vitales y las fuerzas selectivas que la determinan ha sido un tema de interés en la ecología evolutiva desde mediados del siglo XX. Desde el trabajo pionero de Cole (1954), se ha realizado un intenso esfuerzo de modelización que ha generado un conjunto de predicciones teóricas acerca de las condiciones que favorecen a unas estrategias y no a otras. No obstante, continúa existiendo un vacío de información empírica con la que contrastar las predicciones de estos modelos, principalmente en el caso del enfoque basado en modelos de optimización.

En un contexto de cambio global, la expansión del área de distribución de las especies como consecuencia, por ejemplo, de las introducciones de especies en nuevas áreas geográficas, presenta un nuevo y atractivo marco de estudio para abordar estas cuestiones. Por un lado, las presiones selectivas que enfrentan las especies en sus nuevas áreas de distribución pueden ser marcadamente diferentes a las de sus áreas de origen, afectando a los patrones de asignación de recursos entre los diferentes rasgos vitales; además, la dinámica demográfica de las poblaciones en expansión está lejos de estar en equilibrio, asunción bajo la cual se han hecho la mayoría de las predicciones en ecología evolutiva. Las líneas futuras de investigación se enfrentan al reto de estudiar las presiones selectivas en un contexto biogeográfico, en áreas nativas y nuevas áreas de expansión, así como el estudio combinado de aspectos demográficos y de asignación de recursos bajo diferentes escenarios de selección.

El estudio de la evolución de las estrategias vitales es una de las líneas más veteranas de la ecología evolutiva y continúa siendo un área de investigación interesante y prometedora, con implicaciones relevantes para la biología de la conservación.

### Agradecimientos

La autora agradece a Marcos Méndez, Rubén Torices, Estefanía Muñoz Sánchez y a un/a revisor/a anónimo/a sus críticas y sugerencias para la mejora de este manuscrito.

### Referencias

- Agrawal, A.A., Hastings, A.P., Johnson, M.T.J., Maron, J.L., Salminen, J.P. 2012. Insect herbivores drive real-time ecological and evolutionary change in plant populations. *Science* 338:113-116.
- Agrawal, A.A., Johnson, M.T.J., Hastings, A.P., Maron, J.L. 2013. A field experiment demonstrating plant life-history evolution and its eco-evolutionary feedback to seed predator populations. *American Naturalist*
- Bell, G. 1980. The costs of reproduction and their consequences. *American Naturalist* 116: 45-76.
- Blossey, B., Nötzold, R. 1995. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology* 83:887-889.

- Brenchley, J.L., Raven, J.A., Johnston, A.M. 1996. A comparison of reproductive allocation and reproductive effort between semelparous and iteroparous fucoids (Fucales, Phaeophyta). *Hydrobiologia* 326/327: 185-190.
- Bulmer, M.G. 1985. Selection for iteroparity in a variable environment. *American Naturalist* 126:63-71.
- Burns, J.H., Blomberg, S.P., Crone, E., Ehrlén, J., Knight, T.M., Pichancourt, J.-B., Ramula, S., Wardle, G.M., Buckley, Y.M. 2010. Empirical tests of life-history evolution theory using phylogenetic analysis of plant demography. *Journal of Ecology* 98:334-344.
- Burton, O.J., Phillips, B.L., Travis, J.M.J. 2010. Trade-offs and the evolution of life-histories during range expansion. *Ecology Letters* 13:1210-1220.
- Charnov, E.L., Schaffer W.M. 1973. Life history consequences of natural selection: Cole's result revisited. *American Naturalist* 107:791-793.
- Charlesworth, B. 1980. *Evolution in age-structured populations*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Childs, D. Z., Rees, M., Rose, K. E., Grubb, P. J., Ellner, S. P. 2004. Evolution of size-dependent flowering in a variable environment: construction and analysis of a stochastic integral projection model. *Proceedings of the Royal Society B* 271:425-434.
- Cole, L.C. 1954. The population consequences of life history phenomena. *The Quarterly Review of Biology* 29:103-137.
- Colautti, R.I., Barrett, S.C.H. 2013. Rapid adaptation to climate facilitates range expansion of an invasive plant. *Science* 342: 364-366.
- Cox, G. W. *Alien species and evolution: The evolutionary ecology of exotic plants, animals, microbes, and interacting native species*. Island Press. Washington DC. Estados Unidos.
- de Jong, T., Klinkhamer, P. 2005. *Evolutionary ecology of plant reproductive strategies*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Drugosch, K., Parker, I.M. 2008. Founding events in species invasions: genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions. *Molecular Ecology* 17: 431-449.
- Gadgil, M., Bossert, W.H. 1970. Life historical consequences of natural selection. *American Naturalist* 104:1-24.
- Hahn, M.A., Müller-Schärer, H. 2013. Cytotype differences modulate eco-geographical differentiation in the widespread plant *Centaurea stoebe*. *Ecology* 94: 1005-1014.
- Hahn, M.A., Buckley, Y.M., Müller-Schärer, H. 2012. Increased population growth rate in invasive polyploid *Centaurea stoebe* in a common garden. *Ecology Letters* 15: 947-954.
- Iwasa, Y., Cohen, D. 1989. Optimal growth schedule of a perennial plant. *American Naturalist* 133:480-505.
- Johnson, M.T.J. 2007. Genotype-by-environment interactions lead to variable selection on life-history strategy in Common Evening Primrose (*Oenothera biennis*). *Journal of Evolutionary Biology* 20:190-200.
- Jump, A.S., Peñuelas, J. 2005. Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters* 8: 1010-1020.
- Karlsson, P.S., Méndez, M. 2005. The resource economy of plant reproduction. En: Reekie, E. G.; Bazzaz, F. A. (eds.). *Reproductive allocation in plants*, pp. 1-49. Academic Press, Burlington, MA. Estados Unidos.
- Keane, R.M., Crawley, M.J. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 164-170.
- Keeley, J.E., Bond, W.J. 1999. Mast flowering and semelparity in bamboos: the bamboo fire cycle hypothesis. *American Naturalist* 154: 383-391.
- Klinkhamer, P.G.L., Kubo, T., Iwasa, Y. 1997. Herbivores and the evolution of the semelparous perennial life-history of plants. *Journal of Evolutionary Biology* 10:529-550.
- Kozlowski, J. 1993. Measuring fitness in life-history studies. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 84-85.
- Kuparinen, A., Merilä, J. 2007. Detecting and managing fisheries-induced evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 652-659.
- Lesica, P., Young, T.P. 2005. A demographic model explains life-history variation in *Arabis fecunda*. *Functional Ecology* 19: 471-477.
- Lindström, T., Brown, G.P., Sisson, S.A., Phillips, B.L., Shine, R. 2013. Rapid shifts in dispersal behavior on an expanding range edge. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 110:13452-13456.
- Liu, H., Stiling, P. 2006. Testing the enemy release hypothesis: a review and meta-analysis. *Biological Invasions* 8:1535-1545.
- Mangel, M., Clark, C.W. 1988. *Dynamic modeling in behavioral ecology*. Princetown University Press, New Jersey. Estados Unidos.
- Metcalf, C.J.E., Rose, K.E., Rees, M. 2003. Evolutionary demography of monocarpic perennials. *Trends in Ecology and Evolution* 18:471-480.
- Metcalf, C.J.E., Rees, M., Buckley, Y.M., Sheppard, A.W. 2009. Seed predators and the evolutionarily stable flowering strategy in the invasive plant, *Carduus nutans*. *Evolutionary Ecology* 23: 893-906.
- Miller, T.E.X., Williams, J.L., Jongejans, E., Brys, R., Jacquemyn, H. 2012. Evolutionary demography of iteroparous plants: incorporating non-lethal costs of reproduction into integral projection models. *Proceedings of the Royal Society B* 279: 2831-2840.
- Miller, T.E.X., Tenhumberg, B., Louda, S.M. 2008. Herbivore-mediated ecological costs of reproduction shape the life history of an iteroparous plant. *American Naturalist* 171:141-149.
- Monty, A., Maurice, S., Mahy, G. 2010. Phenotypic traits variation among native diploid, native tetraploid and invasive tetraploid *Senecio inaequidens* DC. (Asteraceae). *Biotechnology, Agronomy, Society and Environment* 14:627-632.
- Müller-Schärer, H., Schaffner, U., Steinger, T. 2004. Evolution in invasive plants: implications for biological control. *Trends in Ecology and Evolution* 19:417-422.
- Murdoch, W.W. 1966. Population stability and life history phenomena. *American Naturalist* 100:5-11.
- Obeso, J.R. 2002. The costs of reproduction in plants. *New Phytologist* 155: 321-348.
- Perrin, N., Sibly, R.M. 1993. Dynamic models of energy allocation and investment. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 379-410.
- Phillips, B.L., Brown, J.P., Shine, R. 2010. Life history evolution in range-shifting populations. *Ecology* 91:1617-1627.
- Pitelka, L.F. 1977. Energy allocation in annual and perennial lupines (*Lupinus*: Leguminosae). *Ecology* 58:1055-1065.
- Pugliese, A. 1988. Optimal life-history models: effects of nonlinearities in the response of reproductive success to investment. En: Ricciardi, L.M. (Ed.), *Biomathematics and related computational problems*, pp. 223-235. Kluwer Academic Press, Dordrecht. Países Bajos.
- Ranta, E., Tesar, D., Alaja, S., Kaitala, V. 2000a. Does evolution of iteroparous and semelparous reproduction call for spatially structured systems? *Evolution* 54:145-150.
- Ranta, E., Kaitala, V., Alaja, S., Tesar, D. 2000b. Nonlinear dynamics and the evolution of semelparous and iteroparous reproductive strategies. *American Naturalist* 155:294-300.
- Ranta, E., Tesar, D., Kaitala, V. 2002. Environmental variability and semelparity vs. iteroparity as life histories. *Journal of Theoretical Biology* 217:391-396.
- Rees, M., Rose, K.E. 2002. Evolution of flowering strategies in *Oenothera glazioviana*: an integral projection model approach. *Proceedings of the Royal Society B* 269: 1509-1515.
- Rees, M., Childs, D.Z., Metcalf, C.J.E., Rose K.E., Sheppard, A.W., Grubb, P.J. 2006. Seed dormancy and delayed flowering in monocarpic plants: selective interactions in a stochastic environment. *American Naturalist* 168: 53-71.
- Richardson, D.M., Pyšek, P., Rejmánek M., Barbour, M.G., Dane Panetta, F., West, C.J. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6: 93-107.
- Roff, D.A. 2002. *Life history evolution*. Sinauer Associates Inc, MA. Estados Unidos.
- Rose, K.E., Rees M., Grubb, P.J. 2002. Evolution in the real world: stochastic variation and the determinants of fitness in *Carlina vulgaris*. *Evolution* 56:1416-1430.
- Schaffer, W.M. 1974. Optimal reproductive effort in fluctuating environments. *American Naturalist* 108:783-790.
- Stearns, S.C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, New York.
- Silvertown, J. 1996. Are sub-alpine firs evolving towards semelparity? *Evolutionary Ecology* 10:77-80.
- Silvertown, J., Franco, M., Harper, J.L. (Eds.) 1997. *Plant life histories: ecology, phylogeny and evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Sol, D., Maspons, J., Vall-Ilosera, M., Bartomeus, I., García-Peña, G.E., Piñol, J., Freckleton, R.P. 2012. Unraveling the life history of successful invaders. *Science* 337: 580-583.



- Treier, U., Broennimann, O., Normand, S., Guisan, A., Schaffner, T.S., Steinger, T., Müller-Schärer, H. 2009. Shift in cytotype frequency and niche space in the invasive plant *Centaurea maculosa*. *Ecology* 90:1366-1377.
- van Baalen, J., Prins, E.G.M. 1983. Growth and reproduction of *Digitalis purpurea* in different stages of succession. *Oecologia* 58:84-91.
- Vermeij, G.J. 2005. Invasion as expectation: a historical fact of life. En: Sax, D.F., Stachowicz, J.J., Gaines, S.D. (eds.). *Species invasions: insights into ecology, evolution and biogeography*, pp. 315-339. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. Estados Unidos.
- Wesselingh, R.A., Klinkhamer, P.G.L., de Jong, T.J., Boorman, L.A. 1997. Threshold size for flowering in different habitats: effects of size-dependent growth and survival. *Ecology* 78:2118-2132.
- Williams, J.L. 2009. Flowering life-history strategies differ between the native and introduced ranges of a monocarpic perennial. *American Naturalist* 174:660-672.
- Young, T.P. 1990. Evolution of semelparity in Mount Kenya Lobelias. *Evolutionary Ecology* 4:157-171.
- Young, T.P., Auspurger, C.K. 1991. Ecology and evolution of long-lived semelparous plants. *Trends in Ecology and Evolution* 6:285-289.