

Estudios de ecología evolutiva en plantas herbáceas del Pedregal de San Angel

Juan Núñez-Farfán (1), Roberto A. Cabrales-Vargas (1), Jorge González-Astorga (2)

- (1) Laboratorio de Interacción Planta-Animal, Centro de Ecología, UNAM, Apdo. Post. 70-275, México 04510.
- (2) Departamento de Genética, Facultad de Biología, Universidad Complutense, Madrid, 28040 España

INTRODUCCION

La ecología de poblaciones es, en parte, una disciplina dedicada al estudio directo o indirecto de la adaptación (es decir, el ajuste fino morfológico y funcional entre los organismos y el ambiente; Futuyma, 1986). Por lo general, a las adaptaciones biológicas se les atribuye un origen evolutivo por selección natural y la ecología, en este sentido, hace una interpretación adaptativa a su origen y mantenimiento. No obstante, no siempre existe evidencia suficiente para demostrar un origen selectivo a las supuestas adaptaciones (Lande, 1977; Lewontin, 1978; Gould y Lewontin, 1979), si bien es, generalmente, la explicación más lógica y parsimoniosa. Por su parte, la genética de las poblaciones ha evaluado la cantidad de variación genética contenida en las poblaciones naturales y cómo cambia dicha variación dentro y entre poblaciones, para de ahí poner a prueba hipótesis acerca de los procesos evolutivos que la han moldeado o la siguen afectando (ver Eguiarte, 1990). Sin embargo, desde el punto de vista fenotípico la conexión con la adaptación (un tamaño, una forma, una estructura, una conducta, una fisiología, etc.) no es directa. Mientras que los ecólogos intentan obtener inferencias evolutivas a través de estudiar a los fenotipos, los genetistas infieren la evolución fenotípica a través de su estudio basado en el genotipo (Lewontin, 1974). Se ha sugerido que una de las formas de solucionar esta paradoja puede ser el uso de la genética cuantitativa (Wright, 1968; Falconer, 1981; Lande, 1977, 1988; Lande y Arnold, 1983; Mitchell-Olds y Rutledge, 1986).

La genética cuantitativa hace uso de grupos de individuos emparentados para determinar

qué fracción de la variabilidad fenotípica observada en las poblaciones puede ser atribuida a la variabilidad genética y qué fracción a la variación en el ambiente (es decir, la heredabilidad; Falconer, 1981). En general, se conoce que la mayoría de los caracteres ecológica y fisiológicamente importantes de los organismos son poligénicos (Wright, 1977), es decir, que muchos genes de efectos fenotípicos pequeños y aditivos contribuyen a la variación poblacional. En este sentido, es posible conocer la naturaleza de los caracteres cuantitativos partiendo de modelos que consideran la segregación infinitesimal de genes con acción aditiva sobre el carácter en cuestión (Fisher, 1918), así como de modelos en donde se hace referencia tanto a la acción génica aditiva, dominante y su interacción en la determinación de atributos fenotípicos aún más complejos (Fisher, 1958; Wright, 1934; Goodnight, 1987, 1988). Por lo tanto, los genetistas definen a la heredabilidad en el sentido estricto (h^2_N), como la fracción entre la varianza genética aditiva (V_a) y la varianza fenotípica total (V_t) para un determinado carácter en la población ($h^2_N = V_a/V_t$; Falconer, 1981). La heredabilidad es una relación estadística entre el valor del rasgo en los progenitores y en los hijos, más allá de las semejanzas producidas por vivir en el mismo ambiente; para obtener estimadores confiables de este parámetro estadístico, existen diversas estrategias metodológicas que van desde la propia consideración del parecido entre parientes, hasta llevar a cabo programas de selección artificial utilizados en estudios relacionados con la mejora genética

(Falconer, 1989). De esta manera, bajo un programa de estudio de la adaptación en las poblaciones naturales sería de interés conocer la heredabilidad de caracteres, funcionales o morfológicos, relacionados con la fecundidad o la supervivencia de los individuos, y por lo tanto con la adaptación, y conocer su potencial evolutivo por selección natural si resultara variable genéticamente y si los agentes selectivos ejercen presiones constantes (Endier, 1986).

La ecología, por lo tanto, puede hacer uso de las herramientas de la genética para obtener inferencias evolutivas. Esto es importante dado que muchas de las teorías ecológicas están basadas, implícita o explícitamente, en argumentos evolutivos (competencia, depredación, mutualismos, herbivorismo, sistema de cruzamiento, etc., Pianka, 1978) pero no han sido abordadas desde un punto de vista explícitamente evolutivo por las dificultades metodológicas y conceptuales arriba mencionadas (i. e. en cierta medida el "programa adaptacionista" *sensu* Gould y Lewontin (1979), sí se ha llevado a cabo en ecología).

OBJETIVO

El objetivo de este estudio fue el análisis de fenómenos ecológicos como el herbivorismo y características de historia de vida (en particular el tiempo de emergencia), en dos plantas herbáceas anuales, *Datura stramonium* y *Tagetes micrantha*, desde una perspectiva genética y evolutiva.

ESPECIES ESTUDIADAS

A) *Datura stramonium* L. se conoce en México con el nombre vulgar de "toloache". Es una hierba anual robusta, con una arquitectura muy simple, con frutos espinosos y que desprenden un olor desagradable al florar sus hojas (Fig. 1). Tiene una distribución geográfica muy amplia, pues está presente en varios continentes (Weaver y Warwick, 1984). En general, habita en regiones de clima templado o incluso frío, hasta en sitios tropicales y secos. *D. stramonium* es considerada una maleza o planta arvense en los Estados Unidos de Norteamérica, en particular en los cultivos de soya (Weaver y Warwick, 1984), pero en México, aunque penetra en los cultivos, su

abundancia en ellos es baja y en general se puede categorizar mejor como planta ruderal, que crece en orillas de caminos, y áreas perturbadas (Cabral-Vargas, 1991; Núñez-Farfán, 1991).

Varios aspectos de la biología de esta especie, además de su amplia distribución, la hicieron adecuada para abordar preguntas de ecología evolutiva. En primera instancia, aunque es una planta muy conocida por sus compuestos químicos secundarios (fundamentalmente alcaloides a los cuales se les atribuye una función de defensa contra animales herbívoros; Fraenkel, 1959), *D. stramonium* es consumida por varias especies de insectos. La defoliación parcial o total de las plantas por escarabajos de la familia Chrysomelidae reduce la fecundidad de las plantas (Peterson y Dively, 1981). En segundo lugar, esta especie coloniza hábitats nuevos, en ocasiones con pocos individuos, que forman manchones ampliamente esparcidos; su amplia distribución geográfica sugiere que tiene una estructura genética (es decir, la variabilidad se estructura en diferentes niveles, individuos, subpoblaciones, poblaciones; Hedrick, 1983) y por lo tanto es una especie idónea para evaluar las condiciones y los procesos que generan la diferenciación entre poblaciones. Con relación a esto, esta planta confronta condiciones ecológicas muy distintas en diferentes localidades, por lo que también analizamos la importancia de rasgos de historia de vida como blancos de la selección, en particular el tiempo de germinación.

B) *Tagetes micrantha* Cav. (Fig. 2), es una planta anual erecta, cuya altura fluctúa de entre 10 a 40 cm, con tallos que ramifican proporcionalmente con su tamaño; el número de ramas está altamente correlacionados con el número de semillas producidas por individuo. Esta planta germina al inicio de la temporada de lluvias (finales de mayo y principios de junio), floreciendo y fructificando a partir de septiembre hasta finales de noviembre respectivamente, (González-Astorga, 1991). En el caso particular de esta especie, se hizo una descripción detallada de la variación de los tiempos de germinación y su importancia ecológica y evolutiva en la determinación de la adecuación, como pro-

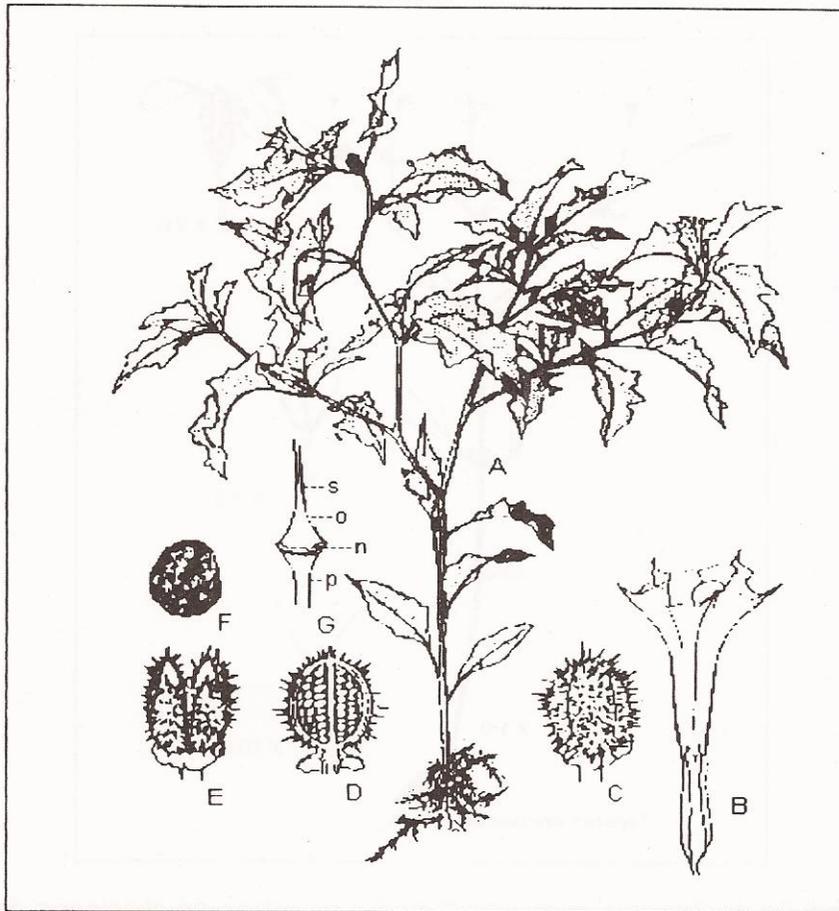


Figura 1 . Características de *Datura stramonium* L. A.- Planta adulta, B.- flor, C.- fruto cerrado que muestra las líneas de dehiscencia, D.- corte longitudinal de una cápsula E.- cápsula abierta, F.- semilla, G.- porción de una flor cuando se ha removido el cáliz y corola: p = pedicelo, s = estilo, v = trazas vasculares, o = ovario, n = disco nectarífero. La escala es igual a 1 cm de A a E; de 1 mm en F, y G está a escala natural. (A-F tomados de Weaver y Warwick 1984; G tomado de Sharma 1972).

ducto de la variación detectada. Para el análisis de la manera en que se relacionan el carácter en cuestión y la adecuación, se estimaron algunos parámetros estadísticos poblacionales como son: adecuaciones asociadas a cada cohorte de germinación; los diferenciales de selección; los gradientes de selección lineal y curvilíneo y las intensidades de selección que están afectando la distribución fenotípica de dicho atributo de historia de vida (ver sección IV Lande y Arnold, 1983; Phillips y Arnold, 1989).

Simultáneamente y usando metodologías demográficas se hizo la cuantificación de la

dinámica poblacional de esta especie herbácea.

ACCION DE LA SELECCION NATURAL

A) *Datura stramonium*.

La teoría ecológica de las interacciones entre plantas y herbívoros considera que muchas características de las plantas, tanto físicas (v. gr. espinas) como químicas (v. gr. alcaloides), han evolucionado como una respuesta defensiva al ataque por los animales herbívoros. Para que la evolución de estos rasgos defensivos sea posible, es necesario

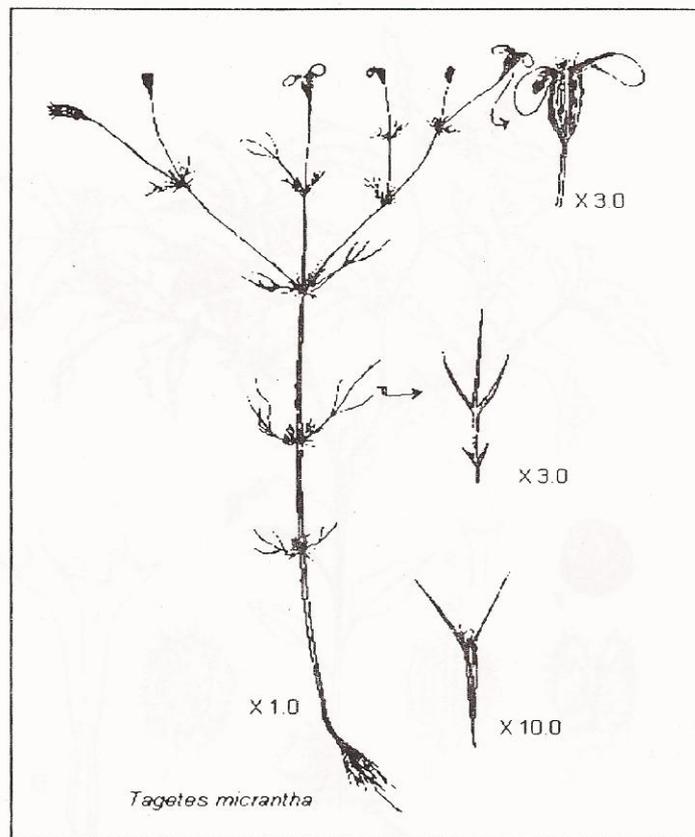


Figura 2. Planta adulta de *Tagetes micrantha* Cav. Se muestran ampliaciones de una cabezuela, una hoja y un aquenio.

que exista variabilidad fenotípica intrapoblacional en tales caracteres, que tenga una base genética, y que el rasgo o fenotipo más resistente a los herbívoros se expanda y prevalezca en la población. Esta expansión puede ocurrir por eventos fortuitos (deriva génica), o por selección natural. Bajo eventos fortuitos es poco probable que el fenotipo más resistente prevaleciera. Por lo tanto, se considera que la alternativa de evolución de la resistencia a los herbívoros por selección natural es mucho más plausible que la evolución por eventos estocásticos. La evolución por selección requiere, además de que en la población debe existir variabilidad en el rasgo que confiere resistencia y heredabilidad del rasgo (h^2), una relación estrecha entre el valor fenotípico de un individuo y su adecuación (w) (ver Lewontin, 1970; Endler, 1986).

La evidencia encontrada hasta ahora indica que muchas de las características de las

plantas sí funcionan efectivamente como defensa antiherbívoros (v. gr. Marquis, 1992), o sea son adaptaciones (ver Dirzo, 1985). Por otra parte, la evidencia de que los herbívoros reducen la adecuación de las plantas es cada vez más extensa (ver Núñez-Farfán y Dirzo, 1991). Esta evidencia señala que los herbívoros pueden representar una presión selectiva, por lo que la posibilidad de evolución de la resistencia de las plantas a los herbívoros por selección natural es muy factible. Sin embargo, pocos estudios han demostrado si el proceso selectivo opera en las poblaciones contemporáneas, ni si existe variabilidad genética para este rasgo. Con estas premisas en mente, una de nuestras hipótesis fue que la resistencia a los herbívoros en *Datura stramonium* (Solana-ceae) es un carácter bajo selección natural.

Otro aspecto de la biología de *Datura stramonium* que puede estar sujeto a la

selección natural es el tiempo de germinación. Esta suele ser una característica muy importante para el éxito en el establecimiento de las plantas y su posterior desempeño, sobre todo cuando se trata de plantas anuales. Las presiones de selección natural que hipotéticamente actúan sobre el tiempo de germinación son dos: i) las ventajas competitivas que proporciona el hecho de germinar pronto, y ii) la seguridad para las plantas que germinan más tarde, de que la temporada de lluvias ya se haya establecido plenamente, de manera que se minimice el riesgo de perecer por falta de agua. Por tanto, nuestra segunda hipótesis fue que el tiempo de germinación está sujeto a selección natural.

Para poner a prueba la primera de estas hipótesis, seleccionamos a la población *D. stramonium* que crece en la Reserva del Pedregal de San Angel, D.F., y medimos la variación en daño producido por los coleópteros (Chrysomelidae) *Lema trilineata* y *Epitrix parvula*, especialistas en alimentarse de plantas de la familia Solanaceae. *Lema trilineata* se alimenta casi exclusivamente de plantas del género *Datura* y llega a producir daño foliar considerable en las plantas de *D. stramonium* (obs. pers.). La hembra de *L. trilineata* oviposita grupos de huevecillos en el envés de las hojas jóvenes y maduras, y las larvas que eclosionan son gregarias y llevan a cabo las mudas en la misma planta. Por esto, cuando alcanzan los estadios mayores, el daño es intenso sobre la planta huésped. Algunas plantas pueden ser defoliadas completamente hasta dos veces durante su vida, que es de cerca de seis meses (obs. pers.). Los resultados de un análisis de regresión parcial del número de frutos (estimador de la fecundidad y componente de la adecuación) producidos por cada planta de *D. stramonium* en el Pedregal de San Angel en 1987 como función de su tamaño (evaluado por medio del número de hojas), así como en función del daño recibido por los herbívoros, indican que ambos caracteres afectan significativamente la fecundidad de las plantas, aunque en el caso del daño por herbívoros el efecto es negativo. Esto evidencia que los herbívoros afectan el número de descendientes (semillas) que cada planta dejará para la

generación siguiente, y por lo tanto constituyen un agente selectivo en potencia.

Una vez que las plantas se reprodujeron (y murieron), se colectaron frutos de cerca de 400 plantas (es decir, familias de semillas cuyo parentesco es, al menos, de medios hermanos por vía materna; si la planta se autopoliniza o sólo se cruza con un individuo, los hijos serían hermanos carnales). Estas familias fueron germinadas y en el invernadero se llevaron a cabo cruza controladas para producir familias de medios hermanos paternos (una planta designada al azar para funcionar como macho, polinizó a dos plantas designadas para funcionar como hembras); las semillas de cada hembra son hermanos carnales, pero son medios hermanos por parte del padre con las semillas de la otra hembra. El objetivo de este diseño de cruza es el obtener la fracción de la varianza en los rasgos fenotípicos de los hijos (por ejemplo, resistencia a los herbívoros, tamaño, producción de frutos, etc.) debida al componente genotípico del padre, el cual es un estimador de la varianza genética aditiva (V_a) y libre de efectos maternos (Ver Falconer, 1981 para mayor detalle en los diseños de la genética cuantitativa). Las semillas obtenidas fueron pesadas y germinadas, y las plantas que emergieron fueron transplantadas a un área dentro del Pedregal de San Angel para exponerlas a las condiciones naturales, sobre todo de herbivorismo.

De las cruza controladas se obtuvieron 22 familias de medios hermanos paternos (44 de hermanos carnales) y se sembraron de 10 a 15 plantas por familia paterna, haciendo un total 594 plantas. Las plantas fueron atacadas un mes después de establecidas por el coleóptero pulga *Epitrix parvula*, por lo que se estimó el daño relativo que produjo por planta, y se contó el número de hojas por planta como un estimador del tamaño. A la época de reproducción, se tomaron las siguientes mediciones por planta: estatura de la planta, número de ramificaciones, flores y frutos producidos. En esta fase las plantas fueron dañadas por el chapulín *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Acrididae), el herbívoro más abundante del Valle de México. Se colectaron todas las hojas de

cada planta y fueron medidas en un medidor de áreas para obtener área foliar total (AFT) y área consumida por herbívoros (AFD) por planta (ver detalles en Núñez-Farfán y Dirzo, en prensa). El cociente AFD/AFT fue usado como el estimador de la resistencia individual (Resistencia = $1 - [AFD/AFT]$).

Al final de la estación (noviembre) las plantas fueron colectadas y secadas en un horno para obtener la biomasa total. Las plantas fueron censadas mensualmente para registrar mortalidad. El número total de plantas sobrevivientes fue de 355, con promedio de 16.13 plantas por familia paterna. No hubo diferencias en la supervivencia entre familias ($G = 12.6$, g.l. = 21, $p < 0.9$; Núñez-Farfán y Dirzo, en prensa).

HERBIVORISMO

En la figura 3 se puede apreciar una gran variabilidad entre plantas en tres de los caracteres relevantes: tamaño de la planta, y daño por los dos herbívoros. Siendo estos caracteres importantes en determinar la adecuación individual, se procedió a estimar los coeficientes (gradientes) de selección natural fenotípica usando la metodología propuesta por Lande y Arnold (1983; ver también Núñez-Farfán, 1993). Fundamentalmente, el análisis se realiza usando regresión múltiple parcial de la adecuación (variable dependiente) como función de los caracteres que se postulan como foco de la selección (variables independientes). El análisis se realiza usando los valores de cada una de las plantas (análisis fenotípico), mientras que el mismo tipo de análisis ejecutado sobre los "valores reproductivos" (*breeding values*; Falconer, 1981) de las familias de medios hermanos paternos (promedio del valor fenotípico de un carácter de los hijos de las dos hembras apareadas con un macho dado); este análisis determina la magnitud en la cual la selección afecta la varianza genética del carácter. Los análisis de selección permiten conocer el tipo de selección que opera sobre cada carácter, así como el cambio en el promedio y la varianza del carácter en la población. Los modelos son:

$$w_i = \beta_0 + \beta_1 x_1 + \dots + \beta_n x_n$$

donde w_i es la adecuación por planta (o el promedio por familia paterna si se están usando los valores genotípicos); aquí usamos el número de frutos como estimador de la adecuación. β_0 es una constante, β_i es el gradiente de selección direccional del carácter x_i , hasta el n -ésimo. El signo de β_i indica la dirección del cambio en la media de la población. Si el análisis se realiza con las variables reducidas (i. e. X_i/s_i) los gradientes indicarán el cambio relativo en la media producida por selección natural, en unidades de desviación estándar (v. gr. intensidad de selección; Falconer 1981). Para estimar si la selección estabilizadora o disruptiva operó sobre un carácter se usó una regresión cuadrática multivariada, que permite detectar curvaturas (cóncavas o convexas) en la superficie de la adecuación *versus* los valores de los caracteres:

$$w_i = \beta_0 + \beta_1 x_1 + \gamma_1 x_1^2 + \sum_{i \neq j} \gamma_{ij} x_i x_j + \beta_n x_n + \gamma_n x_n^2$$

En este caso, γ_i es el gradiente de selección estabilizadora (γ_i negativa) o disruptiva (γ_i positiva) sobre el carácter x_i hasta el carácter n -ésimo. γ_i indica el cambio en la varianza del carácter x_i ya sea en las unidades del carácter o en términos relativos. El gradiente γ_{ij} indica selección correlativa sobre los caracteres i y j .

La tabla 1 muestra los resultados del análisis de selección fenotípica. El análisis detectó selección direccional positiva en dos caracteres: para valores mayores del daño (menor resistencia) por *Epitrix parvula* y mayor tamaño de las plantas; esto es, que las plantas con tamaños mayores y con mayor daño por *E. parvula* tuvieron, en promedio, adecuaciones mayores. Por otro lado, el gradiente de selección direccional para el daño por *Sphenarium purpurascens* fue negativo (selección para valores mayores de resistencia), sin embargo no fue estadísticamente significativo (Núñez-Farfán y Dirzo, en Prensa).

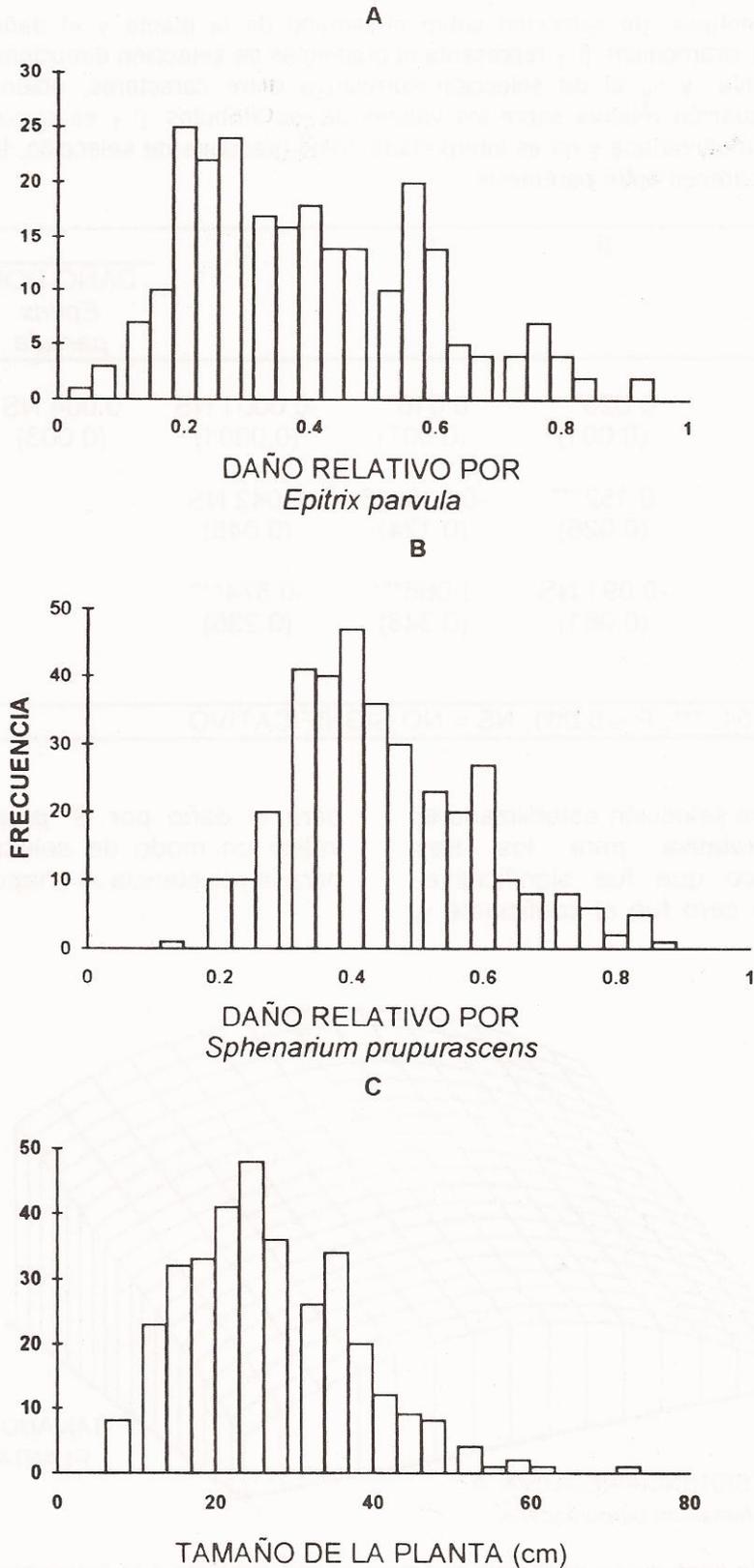


Figura 3. Distribución de los tres caracteres medidos en *Datura stramonium* en el Pedregal de San Angel en 1989. A) Daño a las cuatro semanas, B) Daño a la edad reproductiva, y C) Tamaño de la planta. N= 355.

Tabla 1. Análisis fenotípico de selección sobre el tamaño de la planta y el daño producido por dos herbívoros en *Datura stramonium*. β_1 representa el gradientes de selección direccional, γ_{ij} el de selección estabilizadora/disruptiva, y γ_{ij} el de selección correlativa entre caracteres, obtenidos a través de la regresión de la adecuación relativa sobre los valores de los atributos. β_1 es el coeficiente lineal de la regresión cuadrática multivariada y no es interpretado como gradiente de selección. Los errores estándar de los coeficientes aparecen entre paréntesis.

ATRIBUTO DE LA PLANTA	β_i	β_j	γ_{ij}	γ_{ij}	
				DAÑO POR <i>Epitrix parvula</i>	DAÑO POR <i>Sphenarium purpurascens</i>
TAMAÑO	0.026*** (0.001)	0.016** (0.007)	-0.0001 NS (0.0001)	0.004 NS (0.003)	0.001 NS (0.003)
DAÑO POR <i>Epitrix parvula</i>	0.152*** (0.026)	-0.015 NS (0.124)	0.042 NS (0.048)		0.044 NS (0.148)
DAÑO POR <i>Sphenarium purpurascens</i>	-0.091 NS (0.061)	1.066*** (0.348)	-0.874*** (0.235)		

N = 333; **, $P \leq 0.01$; ***, $P \leq 0.001$; NS = NO SIGNIFICATIVO

De los gradientes de selección estabilizadora, disruptiva y correlativa para los tres caracteres, el único que fue significativamente diferente de cero fue el coeficiente γ_i

para el daño por *S. purpurascens*, el cual indicó un modo de selección estabilizadora para la resistencia al chapulín. Este resultado

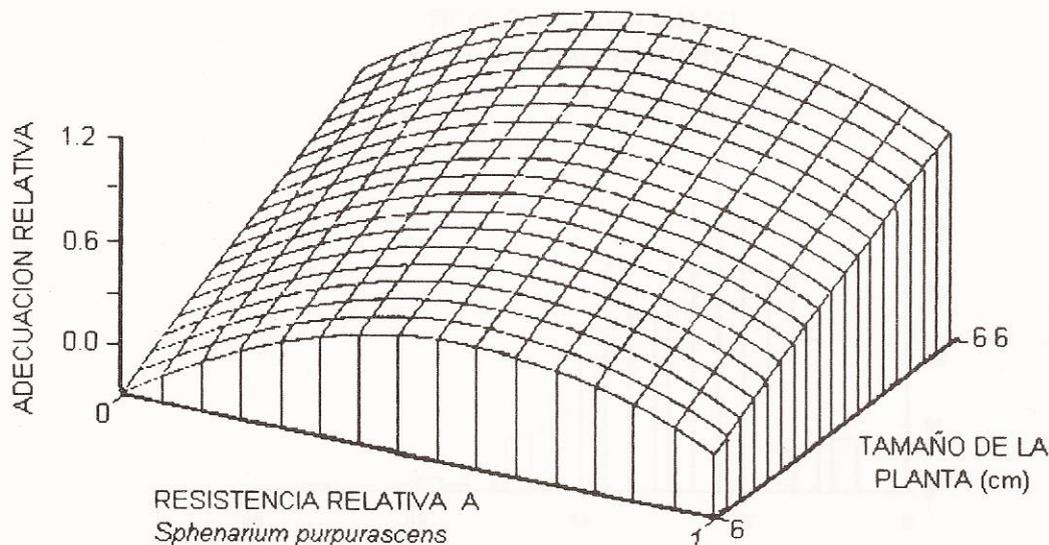


Figura 4. Superficie de adecuación de *Datura stramonium* con respecto a la resistencia por herbívoros y el tamaño de la planta. La superficie se construyó usando los coeficientes de regresión cuadrática de la tabla 1.

puede verse gráficamente en la figura 4, donde se ilustra la superficie de respuesta de la adecuación relativa individual como función de la resistencia al chapulín y del tamaño de la planta. En este tipo de selección los fenotipos intermedios para la resistencia a los herbívoros mostraron una adecuación mayor, lo que posiblemente pudiera ser explicado por los costos y los beneficios que implica la resistencia: los fenotipos con una resistencia muy elevada, probablemente tienen que asignar menos recursos al componente de adecuación de la reproducción (fecundidad), mientras que los fenotipos con un bajo costo

Tiempo de germinación

En cuanto al tiempo de germinación, debe tenerse en cuenta que en el Pedregal de San Angel la estacionalidad es muy marcada, por lo que el tiempo de germinación puede ser una característica de gran importancia para *Datura stramonium* debido a que si la fecha de germinación se anticipa demasiado, las plántulas pueden morir por estrés hídrico. Sin embargo, también se ha demostrado que la competencia intraespecífica es un factor relevante en el desempeño de *Datura stramonium*, y que las plantas de mayor tamaño

Tabla 2. Gradientes de selección direccional (β_i), estabilizadora/disruptiva (γ_{ii}), y correlativa (γ_{ij}) obtenidos a través de la regresión de la adecuación relativa sobre los valores reproductivos (genotipos aditivos) de los atributos en *Datura stramonium*. Los coeficientes y símbolos son como en la tabla 1.

ATRIBUTO DE LA PLANTA	β_i	β'_i	γ_{ii}	γ_{ij}	
				DAÑO POR <i>Epitrix parvula</i>	DAÑO POR <i>Sphenarium purpurascens</i>
TAMAÑO	0.650*** (0.108)	0.585*** (0.168)	-0.032* (0.014)	0.625 NS (0.554)	0.501 NS (2.345)
DAÑO POR <i>Epitrix parvula</i>	1.509 NS (2.626)	4.285 NS (3.106)	5.425 NS (12.416)		13.109 NS (23.87)
DAÑO POR <i>Sphenarium purpurascens</i>	-2.764 NS (4.886)	-2.632*** (7.364)	-21.446 NS (56.66)		
N = 22; **, P ≤ 0.01; ***, P ≤ 0.001; NS = NO SIGNIFICATIVO					

mientras que los fenotipos con un bajo costo en defensa asignan más a la reproducción pero su adecuación decrece como función del daño por los herbívoros (Simms y Rausher, 1987).

El análisis genético, sin embargo, no detectó los mismos modos de selección que el análisis fenotípico anterior, excepto que se detectó selección direccional positiva para mayores tamaños de las plantas, así como selección estabilizadora para el mismo carácter (Tabla 2).

tienen una clara ventaja competitiva.

Para medir selección fenotípica en el tiempo de germinación se marcaron en una población natural, en el Pedregal de San Angel, las diferentes cohortes de *Datura stramonium*, definidas por su tiempo de germinación. Se detectaron dos cohortes bien definidas, separadas por un promedio de 45 días. Se hizo un seguimiento demográfico de ambas cohortes. La adecuación de cada cohorte se midió como el parámetro R_0 (tasa reproductiva neta). Este se calculó como el número de semillas producidas en promedio por individuo

germinado en la cohorte. En esta medida se distinguieron dos componentes: el primero fue la supervivencia hasta la reproducción, y el segundo fue la fecundidad de los individuos reproductivos.

Los resultados indican que la adecuación de la cohorte temprana fue 20 veces mayor que la cohorte tardía (Tabla 3). De los dos componentes de adecuación que se midieron, el más importante fue la supervivencia a la reproducción, que fue 10 veces mayor en la cohorte temprana que en la tardía, mientras que en la fecundidad de los individuos reproductivos la diferencia fue un factor de dos (figura 5). Por otra parte, hemos encontrado evidencia que el tiempo de germinación en *D. stramonium* es una característica heredable (Núñez-Farfán 1991). La heredabilidad en el sentido amplio (ésta incluye la varianza genética total, no sólo la aditiva, por lo que es una medida más "sucia" que la heredabilidad en sentido estrecho) fue cercana al 22% y fue estadísticamente significativa. Por lo tanto, este carácter es susceptible de seguir evolucionando por selección natural. De mantenerse constante la presión de selección natural se esperaría que la fecha promedio de germinación fuera cada vez más temprana.

B) *Tagetes micrantha*.

i) Variación natural del tiempo de germinación.

En cada uno de los sitios muestreados se registró la emergencia de las plántulas de esta especie, en periodos de aproximadamente 10 días. Se detectaron nueve cohortes de germinación. El patrón de reclutamiento indica la existencia de una gran variación natural del tiempo de germinación, siendo la media de este atributo de 38 días, con una desviación estándar de ± 22.50 .

ii) Detección de la selección natural sobre el tiempo de germinación.

Los análisis estadísticos muestran que durante el periodo de estudio actuó la selección balanceadora sobre esta característica de historia de vida. Estadísticamente se detectó que el coeficiente de selección curvilíneo fue negativo. Esto indica, desde un punto de vista ecológico, que la selección natural favoreció a aquellas plantas que germinaron alrededor o muy cercanamente a la media poblacional de este atributo. Por otro lado, el diferencial de selección

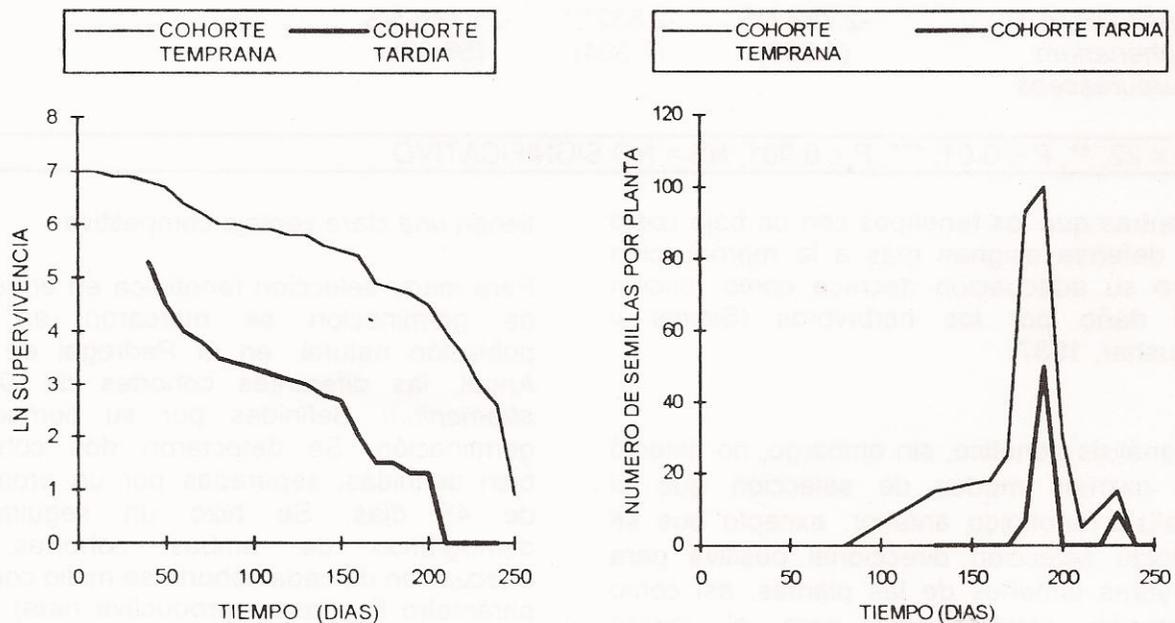


Figura 5. Curvas de supervivencia y fecundidad de dos cohortes de *Datura stramonium* en el Pedregal de San Angel.

Tabla 3. Valores de adecuación relativa¹ para dos cohortes de *Datura stramonium* en el Pedregal de San Angel, D. F. en 1989. La primer cohorte germinó a principios de junio, mientras que la segunda mediados de julio.

	COHORTE TEMPRANA	COHORTE TARDIA
SUPERVIVENCIA	1.0	0.101
FECUNDIDAD	1.0	0.505
TOTAL	1.0	0.051

¹ La adecuación de la cohorte tardía está expresada como proporción respecto a la de la cohorte temprana.

curvilíneo fue significativamente distinto de cero ($C=1.616$, $P<0.01$), lo cual indica que ocurrió un cambio neto en la varianza de 1.6 días, por lo que la nueva varianza después de la acción de la selección es de aproximadamente 22 días. Con respecto a otros estimadores estadísticos, tenemos que la intensidad a la cual actuó la selección natural, en términos de la magnitud de cambio que generó fue de 7.1% de la desviación estándar en la distribución fenotípica del tiempo de germinación, un resumen de estos resultados se muestra en la tabla 4, así como en la figura 6, donde se muestra la relación entre la adecuación (variable de respuesta, que fue medida como

el producto de la supervivencia y la reproducción) contra el tiempo de germinación.

DISCUSION DE RESULTADOS

A) *Datura stramonium*

La respuesta de por qué no existió un efecto de la selección sobre los valores genotípicos de los progenitores paternos en la resistencia a los herbívoros podría estar determinada por la ausencia de variabilidad genética en los caracteres bajo análisis. Las heredabilidades en el sentido estricto (h^2_N) fueron todas, excepto la masa de la semilla, estadística-

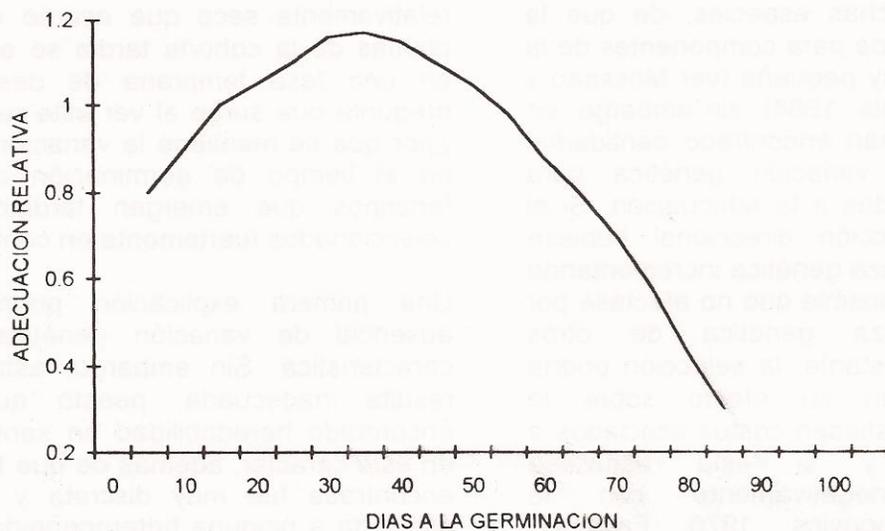


Fig. 6. Esta gráfica muestra la variación de la adecuación relativa de las plantas de *Tagetes micrantha* con respecto a la fecha de emergencia.

Tabla 4. Resultados del análisis de selección natural sobre el tiempo de germinación de *Tagetes micrantha* en el Pedregal de San Angel.

GRADIENTE DE SELECCION			DIFERENCIAL DE SELECCION ²	INTENSIDAD DE SELECCION ³
β	γ	γ^1	C	J
0.001 NS	-0.00036 NS	-0.00811**	1.6.616**	0.070**

** $P \leq 0.01$; NS, NO SIGNIFICATIVO

¹ $\gamma^1 = (\gamma) * (\sigma)$ gradiente estandarizado. σ es la desviación estándar del carácter bajo análisis.

² C = Cambio en la varianza del carácter por selección.

³ $j = C/\sigma$

mente indistinguibles de cero, lo cual indica una fuerte influencia ambiental en el fenotipo de las características analizadas. La ausencia de variabilidad genética aditiva útil a la selección natural podría explicarse básicamente mediante dos hipótesis: 1) Que la variabilidad genética se ha perdido de la población debido a eventos estocásticos (i. e. deriva génica y endogamia), en cuyo caso debiera afectar de manera similar a todos los loci. 2) En segunda instancia, la selección natural pudo haber erosionado la varianza genética para la resistencia a los herbívoros y para otras características asociadas a la adecuación a través del tiempo, según las predicciones del Teorema Fundamental de la Selección Natural de Fisher (1958). Existe evidencia en muchas especies, de que la variabilidad genética para componentes de la adecuación es muy pequeña (ver Mosseau y Roff, 1987; Venable, 1984), sin embargo, en varios casos se han encontrado cantidades significativas de variación genética para caracteres asociados a la adecuación. Si el proceso de selección direccional hubiese eliminado la varianza genética incrementando la resistencia, es posible que no afectase por igual la varianza genética de otros caracteres. No obstante, la selección podría estar limitada en su efecto sobre la variabilidad, si existiesen costos asociados a la resistencia y si ésta estuviese correlacionada negativamente con la adecuación (Antonovics, 1976; Falconer, 1981). La detección de varianza genética para la masa de las semillas y el tiempo de

germinación indica que posiblemente no es la deriva génica (aunque la deriva podría causar varianza entre loci) la que ha eliminado la variabilidad genética de los caracteres estudiados en la población de *D. stramonium* en el Pedregal de San Angel, sin embargo se trata de sólo un carácter el cual se conoce, para muchas especies de plantas, que es afectado fuertemente por el genotipo de la madre (efectos maternos) y por el ambiente (Roach y Wulff, 1987; Falconer, 1981).

En el tiempo de germinación se presentó una fuerte presión de selección natural a favor de la germinación temprana, cuya explicación parece ser la competencia intraespecífica, quizá aunado a la incidencia de un periodo relativamente seco que ocurrió cuando las plantas de la cohorte tardía se encontraban en una fase temprana de desarrollo. La pregunta que surge al ver este resultado es, ¿por qué se mantiene la variación fenotípica en el tiempo de germinación cuando los fenotipos que emergen tardíamente son seleccionados fuertemente en contra?

Una primera explicación podría ser la ausencia de variación genética en esta característica. Sin embargo, esta hipótesis resulta inadecuada, puesto que se ha encontrado heredabilidad en sentido amplio en este carácter, además de que la variación encontrada fue muy discreta y no estuvo asociada a ninguna heterogeneidad ambiental evidente. Otra posible causa sería la existencia de variación en la presión de

selección natural a través del tiempo. Existe evidencia de que las presiones selectivas pueden variar de un año a otro y, en consecuencia, el resultado de la selección difiere de acuerdo con esto. En el arbusto tropical *Erythroxylum havanense* (Erythroxylaceae) se ha encontrado que de acuerdo a la distribución de las lluvias en el inicio de la temporada, se producen distintas respuestas de floración de las plantas y esto afecta de manera importante su adecuación (Domínguez 1990). De esta manera, en algunos años la selección favorece a los individuos que florecen muy rápido una vez iniciadas las lluvias, mientras que en otros años, cuando las lluvias caen irregularmente entre días, la selección favorece a los individuos que florecen tardíamente. Lo importante de remarcar en este estudio es que la adecuación de una planta cualquiera, es superior si florece cuando la gran mayoría de los individuos de la población florece, ya que los polinizadores actúan densodependientemente. Este tipo de selección dependiente de la frecuencia posibilita que la variabilidad genética de tales rasgos sea mantenida en la población siempre que el ambiente siga presentándose en una forma variable temporalmente (Domínguez y Dirzo, en preparación).

Un fenómeno similar al descrito en *Erythroxylum* podría estar ocurriendo en *Datura*. Sin embargo, no se descarta, además, la posibilidad de que debido a la heterogeneidad espacial de sus hábitats, la selección esté variando espacialmente (no sólo a escalas geográficas amplias sino también a escala pequeña (es decir, dentro de la Reserva del Pedregal de San Angel) (ver Kalisz 1986). Este tipo de selección también mantendría la variación genética en la especie, aun cuando en algunas poblaciones o subpoblaciones esta sea nula.

B) *Tagetes micrantha*

Se ha demostrado repetidamente que los patrones temporales de germinación de semillas de hierbas anuales se presentan en pulsos de emergencia bien marcados, dando lugar a varias cohortes de germinación (Arthur et. al., 1973; Baskin y Baskin, 1972, 1979a, 1979b; Cabrales-Vargas, 1991;

Kalisz, 1986; Molina, 1986; Morales, 1986). En este aspecto *Tagetes micrantha* no se diferencia de otras especies; no obstante, aunque se ha postulado teóricamente que el conflicto entre los componentes de adecuación (supervivencia y reproducción) debiera producir un óptimo de germinación intermedia, éste es uno de los pocos estudios que así lo demuestra.

Respecto a la cuantificación de las causas ambientales que podrían estar determinando el patrón de variación del tiempo de emergencia, se detectó que la precipitación explica el 61.8% de dicha variación (González-Astorga 1991). En este sentido, podría esperarse que parte de la fracción de varianza que no explica el patrón de lluvias esté determinada por factores genéticos, y sería relevante la determinación de la heredabilidad de esta característica de historia de vida, ya que sería la única vía para que la selección natural modificara la varianza genética del rasgo (respuesta genética) de las generaciones sucesivas (Bull, 1987; Kalisz, 1986). La evidencia empírica apunta en el sentido de que la variación de la fecha de emergencia de plantas anuales posee valores de heredabilidad relativamente bajos (Arthur et al., 1979; Venable, 1984; Silvertown, 1985). A modo de ejemplo, Kalisz (1986) en un estudio con la planta anual de invierno *Collinscia verna*, encontró que la heredabilidad del tiempo de emergencia fue de 0.06 con un error estándar de 0.1. En *Impatiens capensis* en donde se detectó que en una de las dos poblaciones estudiadas, la heredabilidad de la emergencia es de 0.5, mientras que en la otra población la varianza genética aditiva asociada al atributo en cuestión no fue significativamente distinta de cero (Mitchell-olds, 1986); en *D. stramonium* se ha detectado variabilidad genética para el tiempo de germinación (Núñez-Farfán 1991).

Como ya se indicó con anterioridad, sí y sólo sí existe varianza genética aditiva asociada a cualquier atributo, éste puede evolucionar por selección natural. En este contexto, algunas observaciones de la variación del tiempo de germinación en una cámara de crecimiento con ambiente controlado mostraron que la germinación en *T. micrantha* podría tener un

componente genético. Es probable que la base genética de este atributo exista para umbrales germinativos que sean desencadenados por algún factor ambiental. Recuérdese que gran parte de la variación de la germinación fue determinada por el patrón de lluvias, apuntando a que esta variable ambiental puede ser el "gatillo" de dicho umbral. La hipótesis sería que todas las semillas que germinaron durante el año de estudio. Estaban diferencialmente distribuidas, y como el patrón de lluvias determina en un alto porcentaje la variación de la germinación, entonces esta puede ser explicada por la sensibilidad fisiológica que tienen las semillas para emerger, (ver Fenner, 1985; Fowler, 1984). En apoyo a esta hipótesis, se ha propuesto que atributos de historia de vida como los patrones de floración poseen base genética, explicándose como un atributo fenotípico umbral en donde la lluvia sería el detonante de la respuesta de floración (Dominguez, 1990).

Respecto a los resultados obtenidos de la acción de la selección natural sobre la variación de la germinación en el lapso de tiempo registrado, esta fue estabilizadora. Con el fin de hacer una interpretación adecuada de este comportamiento demográfico y adaptativo se podría explicar con base en la propuesta de Venable (1984), con su modelo en donde existe un óptimo intermedio de germinación, ocurriendo esto en ambientes favorables. Dada esta interpretación, el óptimo de germinación ocurre cuando el producto de la supervivencia y reproducción, como principales componentes de la adecuación de esta población, se hacen máximos de manera simultánea. De manera complementaria a esta propuesta se puede explicar la dinámica de la emergencia de las plántulas de esta especie, con ayuda de la teoría del "bet-hedging" (apuesta a lo seguro) propuesta por Stearns (1976, 1977). Bajo esta hipótesis, habría una ventaja adaptativa en producir semillas polimórficas ("tempranas", "intermedias" y "tardías", o bien en un gradiente continuo de germinación), a diferencia de plantas que son monomórficas para este atributo (Arthur, et al., 1973; Silvertown, 1985), ya que en aquellos años en donde la fluctuación de las variables del ambiente

sean poco predecibles, convendrá producir semillas cuya germinación ocurra tardíamente. Por otro lado, en años en donde las condiciones ambientales sean buenas, disminuyendo al máximo la competencia intraespecífica, se verá favorecido tempranamente. El problema de estos extremos es que no explican las ventajas de la germinación "intermedia" (como lo que ocurrió en esta parte del estudio). Dentro de este último punto, la alternativa es reducir al máximo los riesgos de morir e incrementar la reproducción de manera simultánea, evitando germinar en cualquiera de los extremos, favoreciéndose la germinación intermedia (es decir, la que ocurre alrededor del valor promedio de la distribución fenotípica de la emergencia a lo largo del tiempo).

CONCLUSIONES

Los estudios anteriores en conjunción con otros (ver Eguiarte et al. en este volumen) indican que el conocimiento de los procesos evolutivos que afectan características ecológicas relevantes de las especies, son susceptibles de análisis a través del uso de metodologías derivadas de la ecología de poblaciones y de la genética (Núñez-Farfán 1993). Más que enfatizar los resultados específicos de estos estudios queremos, en ocasión de este segundo simposio del Pedregal de San Angel, resaltar la importancia que esta Reserva tiene no sólo desde el punto de vista de la conservación, sino de su potencial como sistema de estudio de las interacciones entre los organismos y su ambiente, desde un punto de vista evolutivo. Esperamos que en el futuro muchos estudios de esta índole sean llevados a cabo no solo en esta importante Reserva Ecológica sino también en otros sitios aún sin ser "explotados" en su estudio dentro de la Ecología Evolutiva.

LITERATURA CITADA

- Antonovics, J. 1976. The nature of limits to natural selection. *Ann. Miss. Bot. Gard* 63: 224-247.
- Arthur, A. E., J. S. Gale y M. J. Lawrence. 1973. Variation in wild populations of *Papaver dubium*. VII. Germination time. *Heredity*. 30: 189-197.
- Baskin, J. M. y C. C. Baskin. 1972. Influence of germination date on survival and seed production in a natural population of *Lavenworthia stylosa*. *Amer. Midl. Nat.* 88: 318-323.
- Baskin, J. M. y C. C. Baskin. 1979a. The ecological life cycle of the cedar glade endemic *Lobelia gattingeri*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 106: 176-181.
- Baskin, J. M. y C. C. Baskin. 1979b. Studies on the autecology and population biology of the weedy monomorphic perennial, *Pastinaca sativa*. *J. Ecol.* 67: 601-610.
- Bull, J. J. 1987. Evolution of the phenotypic variance. *Evolution*. 41: 303-315.
- Cabrales-Vargas, R.A. 1991. Demografía e historia natural de *Datura stramonium* L. en el Pedregal de San Angel con algunas implicaciones evolutivas. Tesis de Licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Dirzo, R. 1985. Metabolitos secundarios en las plantas ¿atributos panglossianos o de valor adaptativo? *Ciencia (México)* 36: 137-145.
- Domínguez, C.A. 1990. Consecuencias ecológicas y evolutivas del patrón de floración sincrónico y masivo de *Erythroxylum havanense* Jacq. (Erythroxylaceae). Tesis Doctoral, Centro de Ecología-UACPyP, CCH, UNAM, México.
- Domínguez, C.A. y Dirzo, R. (en prep.). Rainfall and flowering synchrony in a tropical shrub: temporal variable selection on the flowering time of *Erythroxylum havanense*. Remitido a *Evolution*.
- Eguiarte, L. E. 1990. Genética de Poblaciones de *Astrocaryum mexicanum* Liebm. en Los Tuxtlas, Veracruz,. Tesis Doctoral (Ecología), Centro de Ecología-UACPyP, UNAM, México.
- Endler, J. A. 1986. *Natural Selection in the Wild*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Falconer, D. S. 1981. Introduction to Quantitative Genetics. 2nd., Longman, London.
- Falconer, D.S. 1989. Introduction to Quantitative Genetics. Third ed., Longman, London.
- Fenner, M. 1985. Seed Ecology. Chapman and Hall, London.
- Fisher, R. A. 1958. The Genetical Theory of Natural Selection. 2nd ed., Dover, New York.
- Fraenkel, G. S. 1959. The raison d'Etre of secondary plant substances. *Science* 129: 1466-1470.
- Futuyma, D. J. 1986. Evolutionary Biology. 2a ed., Sinauer, Sunderland, p 600.

- González-Astorga, J. A. 1991. Selección natural en el tiempo de germinación en una población natural de *Tagetes micrantha* Cav. (Asteracea) en el Pedregal de San Angel. Tesis de Licenciatura (Biología) Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Goodnight, C. J. 1987. On the effects of founder events on epistatic genetic variance. *Evolution* 41: 80-91.
- Goodnight, C. J. 1988. Epistasis and effect of founder events on the additive genetic variance. *Evolution*. 42: 441-454.
- Gould, S. J. y Lewontin, R. C. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique or the adaptationist programme. *Proc. Roy. Soc. London B*. 205: 581-598.
- Hedrick, P. W. 1983 Genetics of Populations. Science Books Int Publ, Boston.
- Kalisz, S. 1986. Variable selection on the timing of germination in *Collinsia verna* (Scrophulariaceae). *Evolution* 40: 479-491.
- Lande, R. 1977. Statistical tests for natural selection on quantitative characters. *Evolution* 31: 442-444.
- Lande, R. 1988. Quantitative genetics and evolutionary theory. In Weir, B. S., E. J. Eisen, M. M. Goodman, y G. Namkoong (eds.). *Proc. Second Intl. Conf. Quant. Genet.* Sinauer, Sunderland, Mass. pp. 71-84.
- Lande, R. y Arnold, S. J. 1983. The measurement of natural selection on correlated characters. Evolution 37: 1210-1226.
- Lewontin, R. C. 1970. The units of selection. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1: 1-18.
- Lewontin, R. C. 1974. The Genetic Basis of Evolutionary Change. Columbia University Press, New York.
- Lewontin, R. C. 1978. Adaptation. *Sci. Am.* 239: 156-169.
- Marquis, R. 1992. Selective impact of herbivores. *Plant Resistance Herbivores*, R. S. Fritz y E. L. Simms (eds), Chicago University Press, Chicago, pp 301-325.
- Mitchell-Olds, T. y J. J. Rutledge. 1986. Quantitative genetics in natural populations: review. *Am Nat* 127: 379-402.
- Molina, F. 1986. Dinámica de poblaciones de malezas en cultivo de maíz de temporal del Valle de México. Tesis de Maestría en Ciencias (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Morales, E. 1986. Variación intraespecífica en la demografía de *Heterosperma pinnatum* Cav. (Compositae), una especie con aquenios polimórficos. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Mosseau, T. A. y Roff, D. A. 1987. Natural selection and the heritability of fitness components. *Heredity* 59: 181-187.

- Núñez-Farfán, J. 1991. Biología Evolutiva de *Datura stramonium* L. en el Centro de México: Selección Natural de la Resistencia a los Herbívoros, Sistema de Cruzamiento y Variación Genética Intra e Interpoblacional. Tesis Doctoral, centro de Ecología-UACPyP, CCH, UNAM, México.
- Núñez-Farfán, J. 1993. Selección natural en el campo: revisión de la evidencia reciente. Tópicos de Biología Evolutiva. Diversidad y Adaptación, J Núñez-Farfán y C Cordero (eds) (Centro de Ecología, UNAM, México, 1993) cap 1.
- Núñez-Farfán, J. y R. Dirzo. 1991. Effects of defoliation on saplings of two tropical pioneer trees. *J Veg Sci* 2: 459-464.
- Núñez-Farfán, J. y Dirzo, R. (en prensa). Evolutionary ecology of *Datura stramonium* L. in Central México: natural selection of resistance to herbivores. *Evolution*.
- Pianka, E. 1978. *Evolutionary Ecology*. 2da. ed., Harper & Row, New York.
- Phillips, P. C. Y S. J. Arnold. 1989. Visualizing multivariate selection. *Evolution*. 43: 1209-1222.
- Peterson, B. L. y G. P. Dively. 1981. Effect of feeding by *Lema trivittata* (Coleoptera: Chrysomelidae) on the growth, reproduction, and competitive ability of jimsonweed in soybeans. *Proc Northeast Weed Sci* 35: 78.
- Roach, DA. y R. D. Wulff. 1987. Maternal effects in plantas. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 209-235.
- Sharma, M. 1972. Studies in the flower of *Datura stramonium* L. in relation to bee botany. *Journal of Palinology* 8: 17-21.
- Silvetown, J. M. 1985. When plants play the field. En *Evolution. Essays in honour of John Maynard Smith*, Edit. por Greenwood, P. J., P. H. Harvey y M. Slatkin. Cambridge Univ. Press.
- Simms, E. L. y M. D. Rausher. 1987. Costs and benefits of plant resistance to herbivory. *Am Nat* 130: 570-581.
- 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 the history traits: a critique of the theory and review of the data. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 8: 145-171.
- Venable, D. L. 1984. Using intraspecific variation to study the ecological significance and evolution of plant life-histories. In Dirzo, R. y Sarukhan, J. (eds.). *Perspectives in Plant Population Ecology*. Sinauer, Sunderland, MA.
- Weaver, S. E. y S. I. Warwick. 1984. The biology of canadian weeds. 64. *Datura stramonium* L. *Can J Plant Sci* (1984) 64: 979-991.
- Wright, S. 1934. Physiological and evolutionary theories of dominance. *Amer. Nat.* 68: 25-53.
- Wright, S. 1968. *Evolution and the Genetics of Populations*. Vol. 1. Genetic and Biometric Foundation. University of Chicago Press, Chicago.
- Wright, S. 1968. *Evolution an the Genetics of Populations*. Vol. 3. Experimental Results and Evolutionary Deductions. University of Chicago Press, Chicago.

Hutchinson, J. 1957. Ecology of plants. *Evolutionary Ecology of Plants*. Stanford University Press, Stanford, California. 304 pp.

Hutchinson, J. 1961. Ecology of plants. *Evolutionary Ecology of Plants*. Stanford University Press, Stanford, California. 304 pp.

Hutchinson, J. 1967. Ecology of plants. *Evolutionary Ecology of Plants*. Stanford University Press, Stanford, California. 304 pp.

Hutchinson, J. 1971. Ecology of plants. *Evolutionary Ecology of Plants*. Stanford University Press, Stanford, California. 304 pp.

Hutchinson, J. 1975. Ecology of plants. *Evolutionary Ecology of Plants*. Stanford University Press, Stanford, California. 304 pp.

Hutchinson, J. 1979. Ecology of plants. *Evolutionary Ecology of Plants*. Stanford University Press, Stanford, California. 304 pp.

Hutchinson, J. 1983. Ecology of plants. *Evolutionary Ecology of Plants*. Stanford University Press, Stanford, California. 304 pp.

Hutchinson, J. 1987. Ecology of plants. *Evolutionary Ecology of Plants*. Stanford University Press, Stanford, California. 304 pp.

Hutchinson, J. 1991. Ecology of plants. *Evolutionary Ecology of Plants*. Stanford University Press, Stanford, California. 304 pp.

Hutchinson, J. 1995. Ecology of plants. *Evolutionary Ecology of Plants*. Stanford University Press, Stanford, California. 304 pp.

Hutchinson, J. 1999. Ecology of plants. *Evolutionary Ecology of Plants*. Stanford University Press, Stanford, California. 304 pp.

Hutchinson, J. 2003. Ecology of plants. *Evolutionary Ecology of Plants*. Stanford University Press, Stanford, California. 304 pp.

Hutchinson, J. 2007. Ecology of plants. *Evolutionary Ecology of Plants*. Stanford University Press, Stanford, California. 304 pp.

Hutchinson, J. 2011. Ecology of plants. *Evolutionary Ecology of Plants*. Stanford University Press, Stanford, California. 304 pp.

Hutchinson, J. 2015. Ecology of plants. *Evolutionary Ecology of Plants*. Stanford University Press, Stanford, California. 304 pp.

Hutchinson, J. 2019. Ecology of plants. *Evolutionary Ecology of Plants*. Stanford University Press, Stanford, California. 304 pp.

Hutchinson, J. 2023. Ecology of plants. *Evolutionary Ecology of Plants*. Stanford University Press, Stanford, California. 304 pp.