

ECOLOGIA DE POBLACIONES: UNA CRONICA DE DESARROLLO CONCEPTUAL Y DE RECURSOS HUMANOS EN MEXICO

Por José Sarukhán¹

INTRODUCCION

El presente trabajo tiene como objetivo describir y discutir el desarrollo de un área de la Ecología (Ecología de Poblaciones) en México, no solamente desde el punto de vista de los cambios metodológicos de enfoque y conceptuales en la disciplina, sino también en lo que se refiere a la conformación de un grupo académico trabajando en el tema.

Primeramente me referiré a los aspectos de desarrollo conceptual y metodológico y posteriormente a las implicaciones que tuvo dicho desarrollo en la formación de un grupo de investigación ecológica en México.

La teoría de Ecología de Poblaciones tiene su origen fundamentalmente a partir de estudios hechos en poblaciones de organismos animales. Se ha citado frecuentemente como la razón para ello, el hecho de que los flujos numéricos son mucho más evidentes en poblaciones animales que en vegetales; sin embargo, con el paso del tiempo ha resultado evidente que las poblaciones vegetales son mucho más convenientes para realizar con ellas estudios de tipo demográfico o actuarial, que la mayoría de las poblaciones animales. De hecho, los estudios más completos, en lo que se refiere a modelos de flujo numérico, así como a la obtención de información demográfica detallada, provienen de poblaciones vegetales, tanto de plantas herbáceas como leñosas, de zonas templadas como tropicales.

EL ENFOQUE ACTUARIAL EN ECOLOGIA DE POBLACIONES

Resulta común en el desarrollo de diversas ramas de la ciencia que conceptos e ideas derivadas en una área muy afín sirven, por lo menos al inicio de su desarrollo, de guías o principios operativos iniciales de otra. Tal fue el caso de la ecología de poblaciones de plantas, la cual utilizó como base de su incipiente teoría inicial, información y conceptos derivados de la ecología de poblaciones animales. Lo anterior fue útil hasta un punto en el que la cantidad de información y el grado de entendimiento del funcionamiento de dichas poblaciones, permitieron distinguir en qué aspectos fundamentales diferían poblaciones animales y vegetales y por lo tanto qué áreas de conocimiento y de conceptos derivados de los estudios de poblaciones animales podrían o no ser aplicables al estudio de las poblaciones vegetales. El estímulo conceptual de J. L. Harper (1967) fue crucial en el desarrollo de esta fase de la ecología de poblaciones vegetales.

Desde luego, uno de los enfoques iniciales en el conocimiento del funcionamiento de las poblaciones vegetales fue el de los estudios actuariales, es decir la obtención de datos acerca de densidades poblacionales, tasas de natalidad (reproducción por individuo), tasas de mortalidad, probabilidades de sobrevivencia de un estado de vida al otro, etc. Estas tablas actuariales o "tablas de vida" son el paso inicial en un estudio de ecología de poblaciones de cualquier organismo.

LOS MODELOS INTEGRADOS

Muy poco después de los primeros estudios de ecología de poblaciones que se concretaron fundamentalmente a la elaboración de tablas de vida sen-

¹ Departamento de Ecología, Instituto de Biología UNAM, Apartado Postal 70-233, 04510 México, D. F., México.

cillas y a los datos actuariales básicos, particularmente de la porción de dichas poblaciones que crecía arriba del nivel del suelo, fue evidente que era necesario un conocimiento detallado de otros componentes de la población como es el caso de las poblaciones de semillas, tanto desde su desarrollo en la planta madre y en su fase de predispersión, como en los aspectos de dispersión, depredación e incorporación al banco de semillas en el suelo. De igual manera, fue evidente la importancia de conocer la contribución de individuos a la población por vía vegetativa, así como de los efectos de herbívoros, depredadores e incluso competidores, sobre los diversos parámetros demográficos.

Esta nueva etapa dio pie a la capacidad de generar modelos integrados de la población en los cuales ya resultaba posible el cálculo de λ (lambda), es decir la tasa intrínseca de crecimiento poblacional, además de la aplicación de los diversos modelos, particularmente los matriciales de Leslie o Leftcovich.

Ejemplos de estos estudios son los de Sarukhán & Gadgil (1974) y Hartshorn (1975).

En este punto empezaré a hacer relación de los estudios llevados a cabo en México por el grupo de investigación que ha colaborado conmigo en el Departamento de Ecología del Instituto de Biología de la U.N.A.M. (IBUNAM).

EL INICIO DE LA ECOLOGIA DE POBLACIONES EN MEXICO

La ecología de poblaciones se inició en México en 1973 en el IBUNAM, en un momento en que la disciplina a nivel mundial se encontraba en el umbral de un desarrollo vertiginoso ante la publicación de los primeros estudios demográficos completos (Sagar, 1959; Sarukhán & Harper, 1973; Sarukhán, 1980; Sarukhán & Gadgil, 1974; Hartshorn, 1975).

El impulso inicial del proyecto fue un intento de comparar la demografía de especies arbóreas de diferentes hábitos y en ambientes contrastantes. El proyecto incluye el estudio de: a) una especie de conífera (*Pinus hartwegii*) en un bosque uniespecífico casi en el límite de la vegetación arbórea (ca. 3,400 m.s.n.m) (Franco & Sarukhán, 1981); b) dos especies propias de la comunidad florísticamente más rica (Selva Alta Perennifolia con 4,500 mm/año de precipitación) que contrastan en sus hábitos y lugar en la comunidad: i) *Astrocaryum mexicanum*, una palma del sotobosque y ii) *Nectandra ambigens*, una de las especies arbóreas dominantes de la selva (Córdova, 1985); c) otra especie arbórea dominante (*Cordia elaeagnoides*) de una comunidad florísticamente rica pero contrastante con la anterior por presentar una muy marcada estacionalidad (Selva

Baja Caducifolia, con ca. 800 mm/año de precipitación).

Los estudios a los que me referiré en el presente trabajo, se han hecho fundamentalmente con la palma *Astrocaryum mexicanum*.

Astrocaryum mexicanum es una palma del dosel inferior de selvas altas perennifolias de la Planicie Costera del Golfo de México y se distribuye desde el Sur del Estado de Veracruz en México hasta el Norte de Centroamérica.

Es una especie extremadamente abundante en las selvas mexicanas, en donde crece tanto en suelo de origen volcánico como calizo. Las densidades que alcanza son hasta de casi 1,200 individuos maduros por hectárea. Las alturas máximas alcanzadas por los individuos más viejos (hasta de unos 120 años) es aproximadamente de 7 a 8 metros hasta la parte superior de su copa. La palma produce en su relativamente angosto tronco (de unos 8 a 10 cm de diámetro) numerosas cicatrices que son el producto de las hojas muertas que se van desprendiendo a medida que se forman nuevas. Este hecho es particularmente significativo, dado que si se conoce la tasa de producción de hojas, resulta sencillo asignar un tiempo a cada cicatriz y consecuentemente tener una estimación bastante precisa de la edad de las plantas. Dado que conocemos las tasas de producción de hojas a las diferentes edades de las plantas, podemos calcular en la actualidad la edad de cualquier palma con una precisión del 1 al 2%.

La palma es dioica, produce infrutescencias con un número relativamente constante de frutos (ca. 27) y la especie como tal se reproduce todos los años aunque no todos los individuos lo hacen anualmente. La edad a la que ocurre la primera reproducción se encuentra entre los 20 o 25 años, cuando las palmas tienen una altura aproximada de 1.5m. En los estudios realizados (Piñero, *et al.* 1977, Piñero & Sarukhán, 1982; Sarukhán, 1978; Sarukhán, 1980) se han reconocido diversas categorías de edad o estados de vida en la población en la palma para la integración de modelos de flujo y modelos matriciales. Estos estadios son: a) frutos en la infrutescencia; b) frutos en el suelo; c) plántulas; d) infantiles; e) juveniles; f) adultos no reproductivos y g) adultos reproductivos.

Hasta la fecha tenemos datos actuariales detallados de 8 poblaciones diferentes, tanto de sitios estables de la selva como de estados sucesionales de entre 5 y 20 años por un período de 12 años (Piñero *et al.*, 1986). Estos incluyen, aparte de los datos demográficos, estudios sobre efecto de los depredadores, biología floral (Búrquez, Sarukhán, Pedroza [en prensa]), dinámica foliar de la copa y estudios de la eficiencia fotosintética de las hojas (Mendoza, 1981, Mendoza *et al.*, en prensa; Piñero *et al.* 1986).

EL ESTUDIO DE LA VARIABILIDAD AL NIVEL INDIVIDUAL EN *ASTROCARYUM MEXICANUM*

La mayoría de los estudios poblacionales, tanto de poblaciones animales como de poblaciones vegetales, hacen énfasis sobre el comportamiento promedio de la población. Es decir, se describen modelos en los que se idealiza a un individuo típico, en una condición ambiental típica y en un año o en un período típicos. Esto es lo que resulta de los datos promedios de los individuos que pertenecen a un estadio de vida o a una categoría de edad, de diversas poblaciones o de años sucesivos de observación. Sin embargo, esta información, que por otro lado es extremadamente útil para describir el estado general de una población, enmascara una notable variabilidad al nivel individual que no solamente es en extremo importante, sino que constituye la materia prima sobre la que las diferentes causas de selección natural pueden actuar, representando un potencial de selección en comportamientos individuales con consecuencias demográficas.

La variabilidad individual de comportamientos que tienen consecuencia demográfica es algo que se ha demostrado ya en diversos estudios (Solbrig, 1981; Schaal, 1980b; Bazzaz *et al.*, 1982; Werner, 1975). Hay evidencia definida de que ciertas características morfológicas de las plantas están correlacionadas con esta variabilidad al nivel individual. Por ejemplo, en cohortes de plántulas de la misma edad los individuos pueden tener probabilidades de sobrevivencia marcadamente diferentes en función del número de hojas o el tamaño que tengan. De la misma forma, otros atributos como la velocidad de crecimiento, e incluso la reproducción en individuos maduros de la misma edad, puede ser extremadamente variable, dependiendo de su tamaño (número de hojas, vigor, etc.).

Las Figs. 1 y 2 ilustran lo anterior para individuos de *Astrocaryum mexicanum*. Es importante notar que no solamente la tendencia de cambio con la edad (la cual es esperable) sino que *la amplitud de la varianza* del comportamiento de los individuos de cada edad, aumenta fuertemente con la edad. Lo anterior es una señal de que diversos elementos que afectan a un individuo, ya sean externos como diferentes componentes del ambiente o internos como los de su propio tamaño, tienen influencia directa sobre su comportamiento.

Hay muy pocos estudios que hayan definido cuál es la fuente más importante de dicha variabilidad individual en poblaciones vegetales. Desde luego, no puede haber más que causas con un origen de tipo ambiental o uno genético. Los datos existentes para unas cuantas especies apuntan a diferentes grados de importancia del componente ambiental como determinante de la variabilidad individual (Piñero *et al.*, 1984). En el caso de *Astrocaryum mexicanum*, contamos con informa-

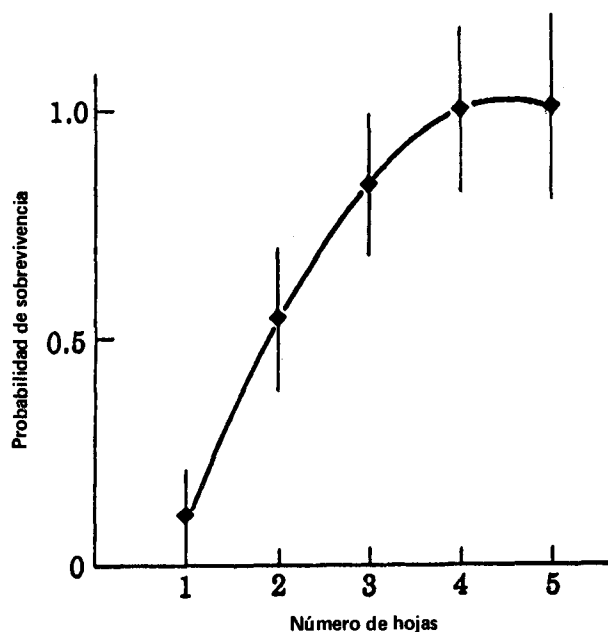


Fig. 1. Probabilidades de sobrevivencia al quinto año de edad para plántulas de una misma cohorte de *Astrocaryum mexicanum*, como una función del número de hojas presente en cada individuo dos años después de su germinación. Los puntos son promedios $\pm$ D. S. (tomado de Sarukhán *et al.*, 1984).

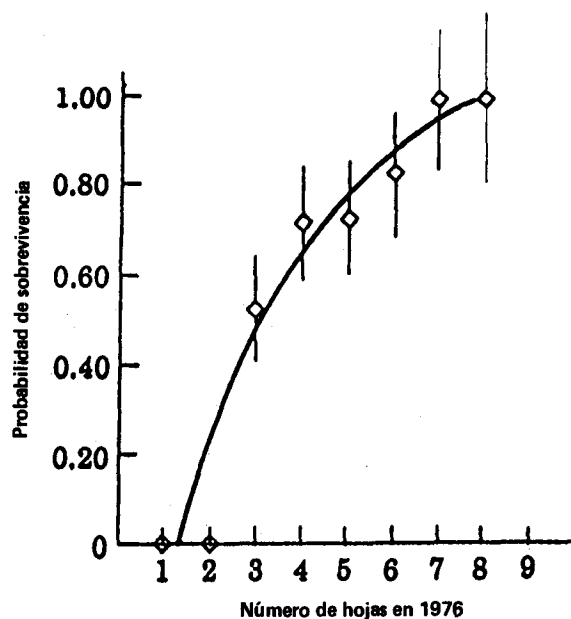


Fig. 2. La relación entre número de hojas de *Astrocaryum mexicanum* de individuos infantiles (entre 1 y 8 años de edad) y su sobrevivencia de 1976 a 1981. Los datos son promedios $\pm$ D. S. (tomado de Sarukhán *et al.*, 1984).

ción que sugiere que las características ambientales que afectan a cada palma (específicamente aquellas que tienen que ver con la calidad del ambiente lumínico) tienen una influencia importante sobre características tales como la probabilidad de sobrevivencia, la tasa de crecimiento y la fecundidad de los individuos. Sin embargo, aún no tenemos evidencia experimental de lo anterior, por lo que resulta indispensable llevar a cabo estudios que permitan evaluar el componente genético en dicha variabilidad. Estos estudios están por realizarse a cargo de Daniel Piñero, quien participó en los estudios iniciales demográficos en *Astrocaryum mexicanum*, y deberán ayudarnos a discernir el origen de variabilidad del comportamiento de la palma.

LA DISTINCION DE ESPECIES CLAVE

No todas las especies componentes de una comunidad tienen la misma importancia ni juegan el mismo papel en dicha comunidad. Especialmente en ecosistemas tan variados y florísticamente ricos como los tropicales, existe un elevado número de especies con características como: a) una densidad relativamente baja; b) una contribución de biomasa también relativamente pequeña y c) una distribución espacial muy aislada. De hecho, la mayoría de las especies arbóreas en selvas altas perennifolias son de este tipo. Sin embargo, algunas especies de estas comunidades pueden representar un papel en extremo importante, tanto por su densidad como

por su biomasa relativa o la frecuencia con la que ocurren en la misma comunidad.

Este ha sido muy claramente el caso de *Astrocaryum mexicanum*, especie que parece tener un papel preponderante en diferentes aspectos de la estructura y la composición florística de las selvas donde ocurre. La Fig. 3 ilustra la existencia de una correlación inversa entre la importancia de *Astrocaryum mexicanum* en un sitio de la selva y la diversidad florística de dicho sitio. Probablemente debido al efecto sobre las características luminosas del piso de la selva, *Astrocaryum* influye de manera decisiva en el número y el tipo de especies que puedan desarrollarse, dependiendo de la densidad que la planta tenga. Desde luego, esto ocurre con individuos de su misma especie; en áreas de alta densidad de palmas, los reclutamientos (las plántulas y las fases infantiles y juveniles) están claramente distribuidas a lo largo del perímetro de la proyección vertical de las copas de los individuos más altos; estas zonas probablemente representan cambios en la calidad luminosa al nivel del suelo. En áreas de baja densidad de *Astrocaryum*, las probabilidades de aparición de plántulas infantiles y juveniles prácticamente son las mismas en cualquier parte del piso de la selva.

Miguel Martínez está iniciando estudios que permitan conocer el papel regulador de *Astrocaryum*, tanto sobre sí mismo como sobre las numerosas especies del dosel superior que germinan en el suelo y que se encontrarían bajo la influencia de la sombra, en ocasiones extremadamente densa, de esta palma.

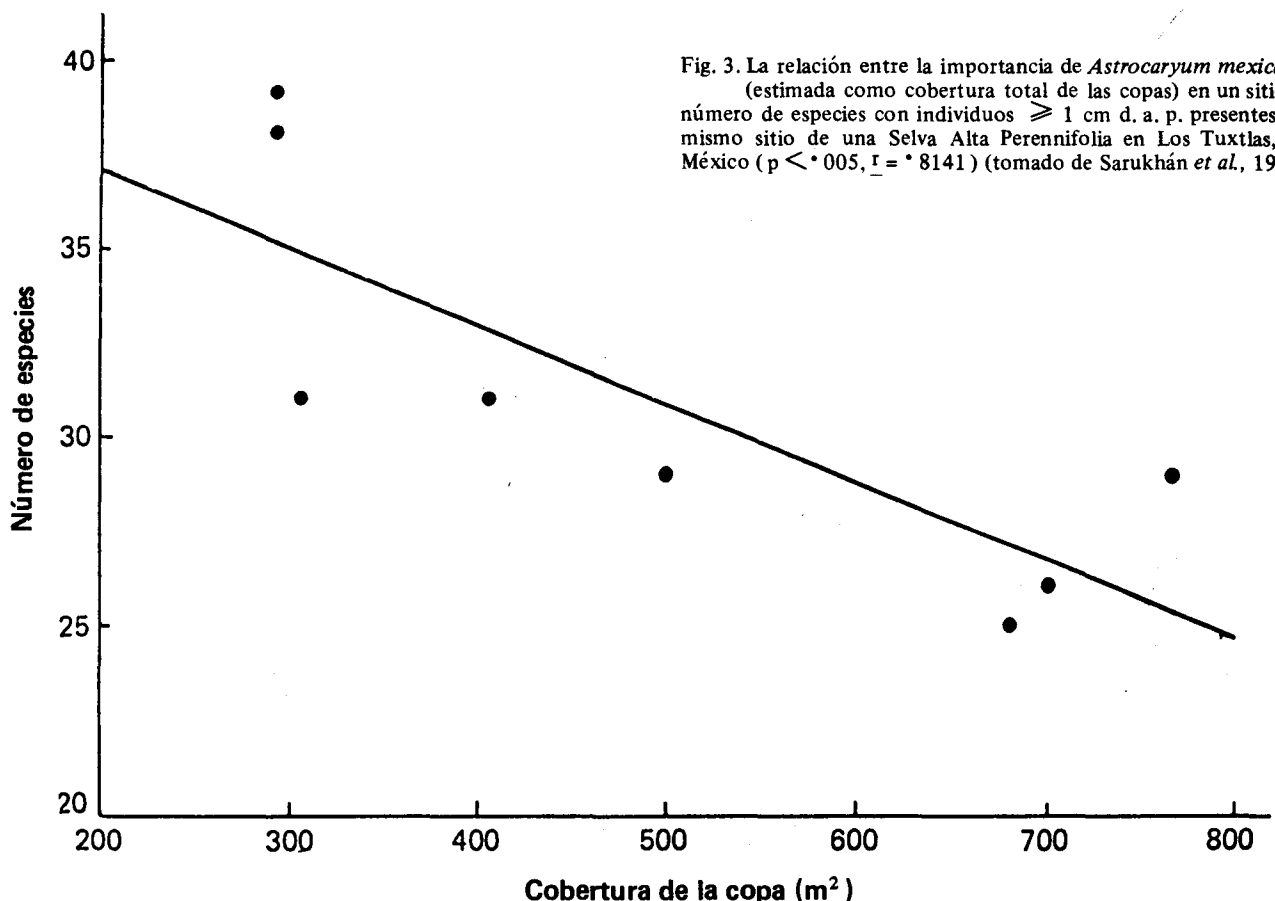


Fig. 3. La relación entre la importancia de *Astrocaryum mexicanum* (estimada como cobertura total de las copas) en un sitio y el número de especies con individuos ≥ 1 cm d. a. p. presentes en el mismo sitio de una Selva Alta Perennifolia en Los Tuxtlas, Ver. México ($p < 0.005$, $r = 0.8141$) (tomado de Sarukhán *et al.*, 1985).

LA EXTENSION DEL NIVEL POBLACIONAL AL DE LA COMUNIDAD

Con una especie como la palma que hemos estado estudiando y que tiene tal relevancia en la estructura de la comunidad, ha sido también posible iniciar estudios que permiten el conocimiento de la dinámica de la selva. Esto ha sido posible gracias a la alta frecuencia con la que se presentan los individuos de la palma, así como a la capacidad que tiene la planta de resistir la caída sobre ella de árboles o ramas grandes del dosel superior de la selva, ser doblada sin daño y recuperar el crecimiento vertical de su meristemo terminal en un breve tiempo (Sarukhán *et al.* 1985). Con la capacidad que tenemos de conocer la edad de las palmas, es posible determinar para individuos de diferentes edades, doblados por efectos de la caída de árboles o ramas, el momento en que esto ocurrió. Esto permite no sólo saber a qué edad fué doblada una palma sino, más importante, conocer hace cuanto tiempo ocurrió un fenómeno de perturbación de la selva por la caída de árboles o ramas del dosel superior. Estos eventos de perturbación, que producen espacios abiertos en el dosel, causando por un lado la abrupta incidencia de altos niveles de iluminación al ras del suelo y por otro la muerte de un número variable de individuos de diversas tallas pertenecientes a diferentes especies, son un fenómeno común en la selva de Los Tuxtlas y han sido documentados para muchas otras selvas del mundo (Martínez-Ramos, 1985) considerándolas como el evento de perturbación natural más importante de la dinámica de la comunidad selvática.

De la anterior manera, podemos reconstruir, con la ayuda de *A. mexicanum*, un mosaico de diferentes edades de perturbación natural de la selva, lo cual nos permite tener una idea bastante precisa de intensidades de perturbación, y de la probabilidad de que un sitio dado de la selva sea nuevamente perturbado. Esto también facilita que podamos hacer inferencias sobre la composición florística, la estructura, los patrones de cambio con la edad y de las probabilidades de establecimiento de diferentes tipos de especies bajo condiciones de perturbación diferentes (Sarukhán *et al.*, 1985).

Este tipo de información también se presta potencialmente a desarrollar criterios de manejo por perturbación selectiva que permitan la mayor densidad de especies de interés por razones comerciales. Igualmente, el conocimiento de la dinámica de la selva permite tener una idea de los efectos que la forma, el tamaño y la exposición de las diferentes partes de la selva tienen sobre las probabilidades de la perturbación y por lo tanto la influencia que dichos factores tienen para el diseño de reservas ecológicas y para su manejo y conservación. Por ejemplo, resulta evidente a través de nuestros estudios, que las áreas de reserva con una gran extensión de sus límites contiguos a áreas abiertas

y desforestadas (como potreros) son mucho más susceptibles a la perturbación, lo cual genera un pequeño efecto de "dominó"; lo contrario ocurre en las áreas más grandes, alejadas y protegidas de ese efecto de borde. De la misma forma, las zonas de pendiente fuerte son mucho más propicias que las zonas planas a la perturbación, de manera que la combinación de áreas limítrofes a zonas desmontadas con pendientes fuertes, producen un efecto sinérgico de alta susceptibilidad a la perturbación y consecuentemente se convierten en zonas de inestabilidad estructural. Los anteriores y otros elementos más, resultan de interés para el conocimiento de la dinámica de nuestras cada vez más escasas selvas, de la posibilidad de su mejor protección, e incluso de su manejo cuidadoso con fines de utilización o conservación.

EL DESARROLLO DE LOS RECURSOS HUMANOS

Aparte de la influencia de la demografía vegetal, la ecología de poblaciones practicada en el Instituto de Biología de la UNAM, a partir de 1973, se nutrió de la influencia de tipo sinecológico que caracterizó a la ecología vegetal en la década anterior y que fue impulsada inicialmente por Faustino Miranda y Efraín Hernández X. y posteriormente por Arturo Gómez-Pompa, principalmente a través de los estudios de la Comisión de Estudios sobre Ecología de Dioscoreas del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales (INIF).

Apoyándose en el principio de construir unidades o células de investigación conformadas por un investigador ya formado, que atrae estudiantes jóvenes de alta capacidad académica, se empezó a formar un grupo de investigadores jóvenes que, después de haber realizado activamente investigación durante 3 o 4 años, salieron a terminar su entrenamiento al nivel doctoral en el extranjero. Para ello se seleccionaron con todo cuidado las áreas de su entrenamiento, así como las universidades y los tutores ideales.

Hasta el momento, el grupo de investigadores del actual Departamento de Ecología del Instituto de Biología, a cargo del Dr. Daniel Piñero, está conformado por 14 doctores en Ecología, que cubren áreas tales como Ecofisiología vegetal, Ecología teórica, Relaciones planta-animal, Herbivoría, Ecología de sistemas tropicales, Genética de poblaciones vegetales, Comportamiento animal, Crecimiento modular en árboles y, obviamente, Demografía vegetal. En la actualidad se encuentran otros tantos estudiantes obteniendo su grado en el extranjero, en áreas que van de la Ecofisiología animal hasta la Ecología de pastizales.

Otro resultado de la conformación del actual grupo de investigación es el hecho de que ya se ofrece

en el Departamento de Ecología un Doctorado en Ecología, fundamentado en entrenamiento en investigación, el cual está basado en los proyectos que se llevan a cabo en el Departamento.

No tengo duda que desarrollar investigación original de alta calidad es una responsabilidad de aquellos que gozamos la situación privilegiada de pertenecer a las comunidades académicas de nuestros respectivos países latinoamericanos. Pero de

igual envergadura es la responsabilidad de entrenar a los numerosos jóvenes capaces e inteligentes que requieren la atención y el esfuerzo de aquellos que hemos tenido la oportunidad de formarnos a un nivel académico. Estoy convencido que en América Latina tenemos la obligación, no solamente de hacer ciencia de alta calidad, sino especialmente de compartir nuestra capacidad y entrenamiento con los jóvenes en quienes descansa el desarrollo futuro de nuestros países.

BIBLIOGRAFIA

- BAZZAZ, F. A., D. A. LEVIN & M. R. SCHMIERBACH 1982. Differential survival of genetic variants in crowded populations of *Phlox*. *J. Appl. Ecol.* 19, 891-900.
- BURQUEZ, J. A., J. SARUKHAN & A. L. PEDROZA. (en prensa). The reproductive biology of *Astrocaryum mexicanum*. *J. Linnean Society*, 1987.
- CORDOBA, B. 1985. Demografía de Árboles Tropicales. *In*. Investigación sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. Vol. II. A. Gómez-Pompa & S. del Amo (eds.). pp. 103-146.
- FRANCO, M. & J. SARUKHAN 1981. Un modelo de simulación de la productividad forestal de un bosque de pino. Subsecretaría Forestal y de la Fauna, Serie Premio Nacional Forestal, México 72 pp.
- HARPER, J. L. 1967. A Darwinian approach to plant ecology. *J. Ecol.* 55, 247-270.
- HARTSHORN, G. S. 1975. A matrix model of tree population dynamic. *In* Tropical Ecological Systems, II. Trends in terrestrial and Aquatic Research. F. B. Golley & E. Medina (eds.). Springer-Verlag, New York pp. 41-51.
- MARTINEZ-RAMOS, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y la regeneración natural de las selvas altas perennifolias. *In*. Regeneración de selvas. II. A. Gómez-Pompa & S. del Amo (eds.) pp. 191-239.
- MENDOZA, A. 1981. Modificaciones del equilibrio foliar y sus efectos en el comportamiento reproductivo y vegetativo de *Astrocaryum mexicanum*. Tesis, Facultad de Ciencias UNAM.
- MENDOZA, A., D. PIÑERO & J. SARUKHAN, (en prensa). Effects of experimental defoliation on growth, reproduction and survival of *Astrocaryum mexicanum*. *J. Ecol.* 74, 1987.
- PIÑERO, D., J. SARUKHAN & E. GONZALEZ. 1977. Estudios demográficos en plantas. *Astrocaryum mexicanum*. I. Estructura de las poblaciones. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 37, 69-118.
- PIÑERO, D. & J. SARUKHAN 1982. Reproductive behaviour and its individual variability in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. *J. Ecol.* 70, 461-472.
- PIÑERO, D. M. MARTINEZ-RAMOS & J. SARUKHAN 1984. A population model of *Astrocaryum mexicanum* and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. *J. Ecol.* 72, 977-991.
- PIÑERO, D., M. MARTINEZ-RAMOS, A. MENDOZA, E. ALVAREZ-BUYLLA & J. SARUKHAN 1986. Demographic studies in *Astrocaryum mexicanum* and their use in understanding community dynamics. *Principes*, 30, 108-116.
- SAGAR, 1959. The Biology of some sympatric species of grassland. D. Phil. Thesis, Univ. of Oxford.
- SARUKHAN, J. 1978. Studies on the demography of tropical trees. *In*. Tropical trees as living systems. P. B. Tomlinson & M. Zimmerman (eds.). Cambridge Univ. Press pp. 163-184.
- SARUKHAN, J. 1980. Demographic problems in tropical systems. *In*. Demography and evolution in Plant Populations. O. T. Solbrig (ed.) Blackwell, Oxford pp. 161-188.
- SARUKHAN, J. 1980. Mecanismos de regulación de poblaciones vegetales. *In*. Tópicos selectos de ecología contemporánea. G. Halffter & J. Rabinovich (eds.) CECSA, México.
- SARUKHAN, J. & M. GADGIL 1974. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. III. A mathematical model incorporating multiple modes of reproduction. *J. Ecol.* 62, 921-936.
- SARUKHAN, J. & J. L. HARPER 1973. Studies on plant demography. I. Population flux and survivorship. *J. Ecol.* 61, 675-716.
- SARUKHAN, J., D. PIÑERO, & M. MARTINEZ-RAMOS 1985. Plant Demography: A community level interpretation. *In*. Studies on plant demography: a festschrift for John L. Harper. J. White (ed.) Academic Press, 17-31.
- SCHALL, B. A. 1980. Reproductive capacity and seed size in *Lupinus texensis*. *Amer. Jour. Bot.* 67, 703-709.
- SOLBRIG, O. T. 1981. Studies on the population biology of the genus *Viola*. II. The effect of plant size on fitness in *Viola sororia*. *Evolution* 35, 1080-1093.
- WERNER, P. A. 1975. Predictions of fate from rosette size in teasel (*Dipsacus fullonum* L.). *Oecología* 20, 197-201.