

CICLOS VITALES Y BALANCES ENERGÉTICOS EN ARTRÓPODOS

Antonio Torralba Burrial

Av. Menéndez Pidal, 9 – 2º F/ E
22003 Huesca.
antoniotb@hotmail.com

Resumen

La supervivencia de las especies depende de la forma en que administran la energía disponible. Ésta es una magnitud finita que cada organismo debe repartir entre diversas necesidades a través de lo que se conoce como 'balance energético'. En el presente artículo se analiza este concepto mediante ejemplos relacionados con artrópodos que presentan diferentes ciclos vitales. En especial se destacan los balances relacionados con la reproducción y el referido al tamaño de la puesta frente al tamaño del huevo.

Palabras clave: Balances, Ciclo vital, Coste de la reproducción, Tamaño puesta vs. tamaño huevo, Reparto de recursos, Ecología Energética.

Life histories and energetic trade-offs in arthropods

Abstract

Species survival is dependent on allocation of available energy. This energy is limited in supply and each organism must allocate to several functions by means the so called energetic trade-off. The present article analyses the concept of trade-off and presents examples taken from arthropods with different life histories. Attention is focused on trade-offs related to reproduction and the trade-off between clutch size and egg size.

Key words: Trade-offs, Life history, Cost of reproduction, Clutch size vs. egg size, Resource allocation, Energetic Ecology.

INTRODUCCIÓN

Todos los antecesores de los organismos actuales se han reproducido. Éste es un hecho incuestionable, ya que si no los organismos actuales no estarían aquí. Sin embargo, no todos los organismos que han existido han perdurado en secuencias antecesor-descendiente hasta nuestros días, sino que, por una causa u otra, han desaparecido. ¿Cómo se las han arreglado los distintos organismos para persistir a través de las generaciones? La respuesta a esta pregunta requiere dar una definición de ciclo vital. El **ciclo vital** de un organismo es la forma en que éste reparte, a lo largo de su existencia, sus probabilidades de supervivencia y de reproducción (Stearns, 1992). Darwin (1859), con su famoso ejemplo del elefante, ilustró muy gráficamente un ciclo vital:

“El elefante es considerado como el animal que se reproduce más lentamente de todos los conocidos, y me he tomado el trabajo de calcular la progresión mínima probable de su aumento natural: admitamos, para más seguridad, que empieza a criar a los treinta años, que continúa criando hasta los noventa, dando en este intervalo seis hijos, y que sobrevive hasta los cien años; siendo así, después de un periodo de setecientos cuarenta a setecientos cincuenta años, habría aproximadamente diecinueve millones de elefantes vivos descendientes de la primera pareja.”

De esta manera, Darwin mostró como una especie de fecundidad muy baja podía llegar a hacerse muy abundante, si todos los individuos se reprodujeran.

Obviamente, de haber elegido algún artrópodo para hacer sus cálculos, el resultado habría sido todavía más apabullante. Cada especie particular presenta una estrategia que le permite perpetuarse a lo largo de la evolución, incrementando o manteniendo el número de copias de sus genes en la siguiente generación. Aunque se hable de estrategias, éstas no han sido planificadas de una manera consciente, mediante una valoración previa de los resultados que podría tener cada acción determinada. En realidad, han sido moldeadas a través de las generaciones de la mano de los dos principales procesos evolutivos, la selección natural y la deriva genética, que modelan a modo de demiurgo la materia viva.

Las estrategias de supervivencia y de reproducción difieren de unas especies a otras. Tanto los longevos elefantes, con una producción de seis crías, como los efímeros insectos, con una producción de decenas a miles de crías, parecen habérselas arreglado bastante bien. Incluso dentro de los artrópodos existe gran variedad de ciclos vitales. Por ejemplo, hay artrópodos con una fecundidad baja, como el coleóptero *Phanaeus*, que produce el mismo número de descendientes que el elefante (Halfpter, 1977) (para una revisión de insectos con baja tasa de fecundidad, véase Nygård, 1995).

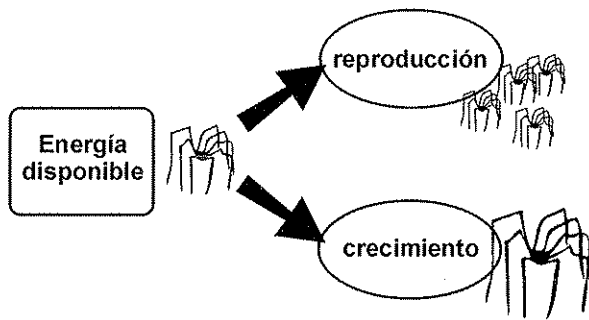


Fig. 1.- Funciones entre las que un organismo debe repartir la energía de la que dispone para producción: reproducción y crecimiento.

Ahora bien, ¿por qué no puede existir en la Naturaleza un organismo que combine lo mejor de los elefantes y de los insectos? Un organismo que fuera a la vez longevo y produjera miles de crías tendría un éxito mayor. Llevando esta idea al límite, ¿por qué la selección natural no ha producido organismos inmortales y que produzcan un número infinito de crías, al ritmo más rápido posible? Semejante organismo sería lo que se ha denominado un "demonio darwiniano". El hecho de que la existencia de los demonios darwinianos se encuentre limitada al intelecto humano es algo que la teoría de los ciclos vitales, una rama de la Ecología Evolutiva, debe explicar adecuadamente. El objetivo de este artículo es dar a conocer los conceptos que utiliza para ello, e ilustrarlos con ejemplos tomados de los artrópodos.

EL PRINCIPIO DE REPARTO DE RECURSOS

La clave del problema está en la energía. Las posibilidades de evolución de los ciclos vitales están influidas por la limitación energética y las formas en las que los distintos organismos aprovechan la energía obtenida. Una ecuación característica para describir esto en un organismo es:

$$\text{Energía obtenida} = \text{no asimilada} + \text{excreción} + \text{mantenimiento} + \text{producción}$$

Así, y de acuerdo con la ecuación anterior, de la energía que obtiene el organismo, parte será expulsada por las heces sin de ser asimilada. Otra parte se empleará en los diversos procesos de excreción del organismo y otra parte se empleará en el mantenimiento (gasto metabólico basal, reparación de daños, defensas). Por último, lo que quede se dedicará a la producción, entendida ésta como la suma de lo dedicado al crecimiento (producción dentro del propio organismo) y lo

dedicado a la reproducción (producción de otros organismos). Esto es, la energía que un organismo tiene disponible para la producción debe de repartirse entre dos funciones: el crecimiento y la reproducción (Fig. 1).

Esta división de la energía condujo a la formulación del principio de reparto de recursos (*principle of allocation*; Cody, 1966). Este principio se basa en dos hechos: (1) la cantidad de energía disponible para un organismo es limitada (algo que queda claro en la ecuación, ya que incluso parte de la energía que se obtiene se pierde en el camino: no asimilada, excretada, respirada,...), y (2) los organismos deben realizar diversas funciones como parte de su ciclo vital (crecer, reproducirse,...). De las dos condiciones anteriores se deduce que la energía destinada a una función no podrá utilizarse para otra y, por tanto, debe existir un conflicto entre las funciones del ciclo vital entre las que debe repartirse la energía. Este es el motivo por el cual no existen organismos en la naturaleza que destaquen en todas las características que definen el ciclo vital (Begon & Mortimer, 1986).

Los ciclos vitales han sido explicados en muchas ocasiones como una sucesión de balances (*trade-offs*) entre los diversos aspectos que los conforman (Stearns, 1976, 1992; Sibly & Antonovics, 1992). Estos balances serían las ligaduras entre rasgos que limitan la evolución simultánea de dos o más rasgos (Stearns, 1992). Se han descrito hasta 45 balances entre los distintos rasgos de los ciclos vitales (Stearns, 1992). Pero todos ellos pueden agruparse, siguiendo a Lloyd (1989), en dos grandes tipos o familias: los de reparto y los de tamaño vs. número, según impliquen gastos aditivos o multiplicativos. En el primer caso, las ligaduras que se dan entre los diversos rasgos del ciclo vital corresponden a una ecuación del tipo

$$\text{energía empleada} = a + b + c + \dots$$

mientras que en el segundo caso corresponden a una ecuación del tipo

$$\text{energía empleada} = a \cdot b$$

donde las letras representan los gastos individuales en los distintos rasgos que entran a formar parte del balance. Como ejemplos concretos de balances que se dan en los ciclos vitales figuran los que aparecen en la tabla 1.

EL COSTE DE LA REPRODUCCIÓN

Una vez delimitada la parte de la energía obtenida que un organismo dedica a producción, debe repartirla entre los dos términos que conforman esa producción, ya sea incrementando el propio organismo (crecimiento) o incrementando las copias

Tabla 1
Algunos balances que se dan entre rasgos del ciclo vital.
Tomado de diversas fuentes (Stearns, 1992; Lloyd, 1989).

Rasgo 1	Rasgo 2
duración instars larvarios	número instars larvarios
tamaño maduración	edad maduración
reproducción	gasto metabólico
reproducción	supervivencia
reproducción	defensa
reproducción	crecimiento
reproducción actual	reproducción futura
tamaño puestas	número puestas
tamaño huevos	número huevos
inversión en producción hijos	inversión en producción hijas

de ese mismo organismo (reproducción). La energía disponible puede ser repartida entre ambos conceptos o destinarse a uno sólo de ellos, dependiendo del ciclo vital del organismo, el estado de éste en el que se encuentre, sus condiciones fisiológicas, la probabilidad de llegar a un hipotético episodio reproductor posterior y otros parámetros significativos. Pero parece lógico esperar que crecimiento y reproducción deberían estar ligados por un balance de reparto.

En este punto convendría definir un par de conceptos que suelen estar mezclados y algo confusos en la literatura de no hace muchos años: la asignación reproductora y el coste de la reproducción. La **asignación reproductora**, también conocida como esfuerzo reproductor, es la proporción de energía que un organismo destina a la reproducción. El **coste de la reproducción**, en cambio, es un efecto negativo sobre otros parámetros del ciclo vital, debido al gasto de energía en la reproducción actual. El coste de la reproducción es la expresión del balance entre reproducción y crecimiento.

El coste de la reproducción es un hecho claramente observable, como prueba el trabajo de Lawlor (1976) realizado con el isópodo terrestre *Armadillidium vulgare*. En dicho trabajo se observó que, a pesar de una disponibilidad energía total por parte de las hembras reproductoras ligeramente mayor que en las no reproductoras, el efecto principal de la reproducción estribaba en desviar una cantidad considerable de energía destinada en caso contrario al crecimiento (Fig. 2; Begon et al., 1988).

El balance existente entre reproducción y crecimiento también puede manifestarse como un descenso en las tasas de crecimiento. Barnes (1962), en el cirrípedo *Balanus balanoides*, observó una disminución de la tasa de crecimiento corporal del organismo en el momento en el que empezaba el crecimiento del ovario.

Aún así, es frecuente encontrar una relación positiva entre el tamaño de la hembra y su fecundidad. Por ejemplo, Paris & Pitelka (1962) observaron una correlación positiva entre el tamaño de la hembra en nuestra popular cochinilla de la humedad, *Armadillidium vulgare*, y el número de crías que transportaba en la bolsa incubadora (Fig. 3). Una relación positiva entre el tamaño de la hembra y el número o tamaño de los huevos ha sido encontrada por Marshall & Gittleman (1994), Simpson (1995), Tanaka (1995) y Morse & Stephens (1996) en varias especies de arañas. ¿Cómo reconciliar estas observaciones con la idea del balance entre crecimiento y reproducción? Ello es posible teniendo en cuenta que el tamaño no es sinónimo de crecimiento, sino su consecuencia. Un individuo es más grande porque ha crecido más deprisa o durante más tiempo. Pero si ha crecido, lo ha hecho utilizando una energía que ha sido sustraída de la reproducción. O, visto desde el otro lado, una hembra que destina mucha energía a la reproducción probablemente crecerá poco. Ese tamaño menor puede suponer una menor probabilidad de reproducción en un momento futuro. La única forma de crecer para hacerse más grande y fecundo es, pues, sacrificar capacidad reproductora actual.

Por tanto, el coste de la reproducción puede expresarse como una pérdida de fecundidad futura. Así, de nuevo en *Armadillidium vulgare*, se dan dos periodos de reproducción, uno en primavera y otro en verano. Las hembras pueden reproducirse en primavera y verano o hacerlo sólo en verano. Si una hembra de un tamaño pequeño se reproduce en primavera, tiene que emplear bastante energía para hacerlo y esto le impide dedicar esa energía a crecer; si, por el contrario, no se reproduce en primavera, podrá dedicar toda la energía de producción a crecer, con lo que en el siguiente periodo reproductor (verano) podrá producir más descendientes que si

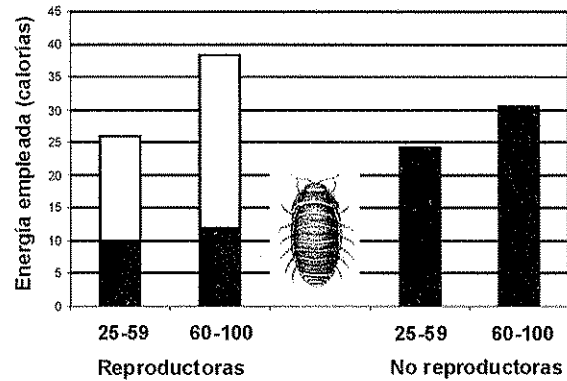


Fig. 2.- Valores estimados de la energía asignada al crecimiento (barra negra) y a la reproducción (barra blanca) en las hembras reproductoras y no reproductoras del isópodo terrestre *Armadillidium vulgare*. Las clases de tamaño de las hembras están en miligramos. Los valores están expresados en la forma de calorías consumidas durante un ciclo completo de muda. La reproducción sustrae una gran cantidad de energía al crecimiento (modificado de Lawlor, 1976).

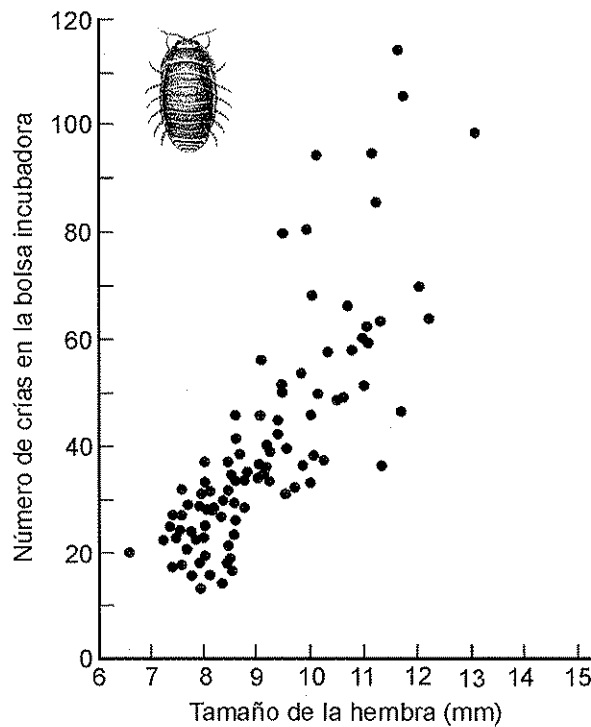


Fig. 3.- Número de crías en la bolsa incubadora en hembras del isópodo *Armadillidium vulgare* frente al tamaño de la hembra (en milímetros). Se observa que las hembras de mayor tamaño producen más descendientes que las hembras de menor tamaño (tomado de Paris & Pitelka, 1962).

se hubiera reproducido en ambos periodos. En el caso de que una hembra llegue con un tamaño mayor a la primavera, es más ventajoso reproducirse tanto en primavera como en verano, puesto que obtendrá más descendientes que si sólo se reproduce en verano. Habrá un cierto tamaño crítico que definirá si le sería más conveniente a la hembra de isópodo reproducirse en uno o ambos periodos (Lawlor, 1976).

Pero no termina ahí la cosa. El reparto de energía a la reproducción puede comprometer incluso la supervivencia futura. Una relación negativa entre reproducción y supervivencia fue encontrada por Tallamy & Denno (1982) en el heteróptero *Gargaphia solani*. En ese trabajo se pusieron de

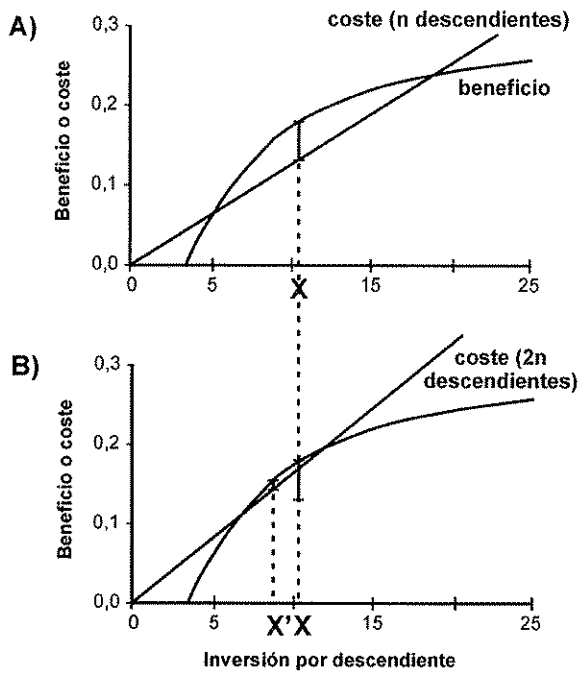


Fig. 4.- Eficacia biológica de los descendientes relacionada con la inversión energética por cada descendiente. En el eje de abscisas se representa el tamaño de los descendientes (función directa de la energía invertida en cada descendiente), mientras que en el eje de ordenadas se representa tanto el beneficio como el coste, en términos de eficacia biológica: A) para n descendientes; B) para $2n$ descendientes (modificado de Smith & Fretwell, 1974).

manifiesto los costes fisiológicos resultado de invertir la energía en la producción de huevos, en lugar de hacerlo en crecimiento o mantenimiento. Incrementar la producción de huevos en los adultos jóvenes se traducía en un descenso significativo de las habilidades de supervivencia. Estos resultados son bastante interesantes, más aún si cabe porque se realizó el experimento en condiciones en las que los recursos no eran limitantes.

NÚMERO VERSUS TAMAÑO DE HUEVOS

Por otra parte, parece lógica la existencia de un balance entre el número de huevos y su tamaño. Este balance será en parte físico, debido a que en el mismo espacio, cavidad gonadal, al poner más huevos no podrán ser tan grandes como si se pusieran menos; y en parte energético, ya que, como se tiene una cantidad de energía limitada, si se pretende emplear en muchos huevos no se puede dedicar tanto a cada huevo como si hubiera menos huevos. Este balance ha sido sugerido, tanto para animales como para plantas, sobre la base de comparaciones intra e interespecíficas (Williams, 1966; Parker & Begon, 1986; Godfray et al., 1991; Roff, 1992; Stearns, 1992) y ha sido modelado por Smith & Fretwell (1974).

El modelo de Smith & Fretwell (1974) se basa en que la energía disponible para la reproducción de un organismo está limitada. Plantea dos relaciones intuitivas: (1) para un número dado de huevos, cuando se incrementa la energía invertida en cada descendiente, el coste para los progenitores aumenta, y (2) al incrementar la energía invertida en cada descendiente, la eficacia biológica de cada descendiente se incrementará (Clutton-Brock, 1991; Roff, 1992), pero por debajo de cierto valor umbral de inversión la eficacia biológica de ese descendiente es nula, siendo nula, por tanto, también la eficacia biológica del progenitor. Esto es así porque se

necesita un mínimo de energía para poder sobrevivir, y ese es el mínimo que marca el umbral. Hay que tener en cuenta que la eficacia biológica de cada descendiente no sigue *in crescendo* hasta el infinito conforme aumenta la cantidad de energía invertida en el mismo, sino que se acaba volviendo asintótica por encima de un determinado valor. A partir de esas premisas, el modelo intenta hallar la energía que debería de invertir en cada descendiente el parental para maximizar su propia eficacia biológica.

La figura 4 representa las funciones del coste y del beneficio, según las dos premisas del modelo, frente a la inversión por descendiente. Como en cualquier otro modelo de optimización, la inversión óptima por descendiente (o sea, su tamaño) será aquella donde la diferencia entre el coste y el beneficio de la inversión resulta máxima (señalada mediante un segmento en la figura). En la situación de la figura 4A, dicho óptimo se localiza en el punto X. En la figura 4B se plantea una situación similar, pero en este caso, el número de descendientes producidos es el doble que en la figura 4A. De acuerdo con la premisa (1), el coste aumentará a un ritmo mayor. El óptimo, en este caso, se produce en el punto X'. La principal conclusión del modelo surge de comparar los dos puntos óptimos, X y X'. Para la producción de n descendientes, el tamaño óptimo de los mismos (X) es mayor que el obtenido para la producción de $2n$ descendientes. Es decir, existe una relación negativa entre el tamaño y el número de descendientes.

CONTRASTACIÓN EMPÍRICA DEL MODELO

¿Recibe apoyo empírico el modelo de Smith y Fretwell? Para responder a esta pregunta hay que recurrir a las balanzas de precisión, los micrométricos y, con esas herramientas, acercarse a los artrópodos y comprobar que es lo que ocurre, ya sea en la Naturaleza o en el laboratorio.

Por un lado, cabe preguntarse si las premisas del modelo son realistas. Como se demostró al hablar del coste de la reproducción parece que la reproducción implica ciertos costes para los progenitores, y éstos se incrementan al aumentar la inversión reproductora. ¿Qué evidencias existen para la segunda premisa?

Un organismo pone huevos para reproducirse, y lo que le interesa es incrementar el número de sus descendientes que estarán presentes en la siguiente generación y que se reproducirán. Deberá haber alguna ventaja asociada a poner huevos de un tamaño mayor, porque de lo contrario no existiría balance y se tendería a poner el máximo número de huevos que fuera posible, minimizando su tamaño. Para que tuviera sentido poner los huevos de un cierto tamaño, sería necesario que el tamaño de los descendientes estuviera relacionado positivamente con el tamaño de los huevos, y que este tamaño de los descendientes estuviera relacionado, también positivamente, con la eficacia biológica de éstos, de forma que los de mayor tamaño tuvieran una mayor eficacia biológica que los de menor tamaño. De hecho, el tamaño de los descendientes es una importante característica de los ciclos vitales relacionada con la eficacia biológica de los descendientes (Clutton-Brock, 1991; Roff, 1992).

Esto precisamente fue lo encontrado por Tanaka (1995) en la araña *Agelena limbata*. Encontró que había una variación en peso en el primer instar de las ninfas de dicha especie, y que esta variación en peso estaba positivamente correlacionada con la variación en peso de los huevos. La diferencia en tamaño en estos primeros estadios puede significar la diferencia entre la vida y la muerte. Las arañas almacenan en el abdomen lípidos, que son su mayor fuente de energía en estos

primeros estadios (Tanaka et al., 1985). Para examinar esta relación entre el tamaño de las ninfas y su supervivencia, Tanaka (1995) no les proporcionó alimento y se comprobó que sólo pasaban al siguiente estadio las ninfas mayores, mientras que el resto perecía. Descendientes de mayor tamaño también tienen ventajas a la hora de capturar presas (y construir telas, en el caso de las arañas), competir con otros individuos de su misma u otra especie, resistir ataques de parásitos y evitar la predación (Tanaka, 1989, 1992, 1995). Por tanto, ambas premisas del modelo parecen válidas.

Una vez visto que existen ventajas en dejar descendientes de un tamaño algo mayor, y cómo puede ser esto seleccionado positivamente a lo largo de la evolución, puesto que los descendientes mayores obtienen ventajas que se traducen en una mayor eficacia biológica que sus congéneres menores, quedan por hacer unas modificaciones para pulir el modelo. Hay que tener en cuenta una serie de relaciones a la hora de analizar el balance entre el número de descendientes y su tamaño. Ambos valores estarán matizados, aparte de por los parámetros comentados en el apartado de coste de la reproducción, por la relación existente con el tamaño de la hembra que se reproduce. Esto implicará que tendrán que hacerse una serie de correcciones estadísticas a la hora de buscar estas relaciones (para una visión más clara de este punto, con ejemplos en diversos grupos animales, véase Elgar & Heaphy, 1989; Blackburn, 1991; Harvey & Pagel, 1991).

Una vez realizadas esas correcciones, se ha encontrado evidencia de la presencia de un balance entre tamaño y número de huevos en los artrópodos. Se ha encontrado que las arañas que producen las puestas más grandes, en número de huevos, producen huevos más pequeños que las arañas que producen puestas más pequeñas (Simpson, 1995), tal y como predice el modelo.

Sin embargo, Marshall & Gittleman (1994), usando datos sobre el tamaño de la hembra, la masa de cada huevo, el número de huevos por puesta y la masa total de la puesta, tomados de una serie de arañas, obtuvieron resultados contrarios. La única relación encontrada fue la ya comentada de tamaño (masa) de la hembra frente a tamaño (masa) de la puesta. No se encontró un balance entre tamaño de la puesta (número de huevos) y el tamaño (masa) del huevo. Para explicarlo, Marshall & Gittleman (1994) propusieron que las arañas han sido seleccionadas para maximizar el tamaño de la puesta (número de huevos), sin que exista un coste por disminuir el tamaño de huevo. También hay que tener en cuenta que se conocen datos de pocas especies de arañas, y que ciertas familias, mejor estudiadas (Lycosidae y Salticidae, por ejemplo), se encuentran representadas en exceso.

Además, a la hora de juzgar la presencia/ausencia de este balance, hay que tener en cuenta que el grado de cuidados parentales que los progenitores suministran a sus descendientes (en forma de construcción de nidos especiales, cuidado de los huevos, transporte de las crías,...) puede influir en dicho balance y en la forma en que éste se manifieste (Simpson, 1995).

Otra cosa que hay que considerar es que la energía que se puede derivar hacia la reproducción va a depender de la energía total disponible, y que tanto ella como los patrones de ovoposición van a depender fuertemente del estado fisiológico de la hembra reproductora. En ocasiones, el estado fisiológico

puede ser mucho más importante que las posibles estrategias evolutivas mantenidas por la especie en general. Concretamente, se ha visto que las fluctuaciones en la fecundidad en el carábido *Steropus globosus* dependen del estado fisiológico de las hembras, más que de diferentes estrategias reproductivas (Cárdenas & Hidalgo, 1998). Estos autores estudiaron en este coleóptero los patrones de ovoposición y su relación con la tasa de supervivencia durante la fase embrionaria y el primer estadio larvario, teniendo en consideración las condiciones ambientales. Constataron importantes variaciones individuales en los mismos, debidas al estado fisiológico de las hembras. Además, encontraron que en las puestas con un mayor número de huevos se daban también los huevos de mayor tamaño, algo completamente contrario al modelo de Smith y Fretwell. No obstante, esto era debido a que solamente las puestas masivas contenían huevos viables y a que los huevos fertilizados eran la mayoría de las veces los mayores.

Pero no hay que olvidar que los balances pueden no ser componentes inevitables de todos los ciclos vitales, sino que debemos tener en cuenta otras posibles formas de explicar lo observado que modifiquen la apariencia del balance, como pueden ser las limitaciones morfo-fisiológicas (*constraints*), o que no se den las condiciones necesarias para el establecimiento de un balance. Además, el problema habitual es que es difícil encontrar los balances incluso cuando existen. Desde distintos enfoques teóricos y experimentales se ha argumentado que incluso rasgos que están ligados por balances pueden mostrar correlaciones positivas entre sí, que los balances a nivel genotípico pueden pasar inadvertidos a nivel fenotípico dando la impresión de que no existen, que balances a nivel fenotípico pueden no tener una contrapartida a nivel genotípico y, por tanto, no tienen consecuencias desde un punto de vista evolutivo (Bell, 1984a, b; van Noordwijk & de Jong, 1986; Scheiner et al., 1989; Arnold, 1992; Morse & Stephens, 1996).

CONCLUSIONES

Los organismos deben asumir unos compromisos a la hora de repartir entre distintas funciones o compartimentos la energía que obtienen. Por lo que respecta a la reproducción, se pueden citar dos balances claros que le afectan: el balance entre la energía dedicada a crecimiento y la empleada en la reproducción, y el famoso entre tamaño (número de huevos) de puesta y el tamaño de cada huevo individual. Entre otros grupos animales y vegetales, dichos balances también han sido encontrados en distintos artrópodos. Pese a los estudios realizados hasta ahora, se deben seguir realizando trabajos en diversos grupos de seres vivos para comprobar hasta qué punto están presentes de forma explícita estos balances, y cómo son modulados por las distintas características de los ciclos vitales de los organismos.

AGRADECIMIENTO

A Marcos Méndez, por poner a mi disposición parte de la bibliografía necesaria para la realización de este artículo y por los consejos dados durante la redacción y revisión del mismo, que evitaron en parte que me desviara demasiado del tema tratado. Obviamente, cualquier error que subsista en el texto es exclusivamente mi responsabilidad.

BIBLIOGRAFÍA

- ARNOLD, S. J., 1992. Constraints on phenotypic evolution. *Am. Nat.*, **140** (suppl.): 85-107.
- BARNES, H., 1962. So-called anecysis in *Balanus balanoides* and the effect of breeding upon the growth of calcareous shell of some common barnacles. *Limnol. Oceanogr.*, **7**: 462-473.
- BEGON, M., HARPER, J.L. & TOWNSEND C. R., 1988. *Ecología. Individuos, Poblaciones y Comunidades*. Ed. Omega, Barcelona, 886 pp.
- BEGON, M. & MORTIMER, M., 1986. *Population Ecology. A Unified Study of Animals and Plants*. 2° ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 220 pp.
- BELL, C., 1984a. Measuring the cost of reproduction. I. The correlation structure of the life table of a plankton rotifer. *Evolution*, **38**: 300-313.
- BELL, C., 1984b. Measuring the cost of reproduction. II. The correlation structure of the life table of five freshwater invertebrates. *Evolution*, **38**: 314-326.
- BLACKBURN, T., 1991. The interspecific relationship between egg size and clutch size in waterfowl. *Auk*, **108**: 209-211.
- CÁRDENAS, A. M. & HIDALGO, J. M., 1998. Oviposition patterns in *Steropus globosus* (Fabricius, 1792) (Coleoptera, Carabidae). *Misc. Zool.*, **21**(1): 9-19.
- CLUTTON-BROCK, T. H., 1991. *The Evolution of Parental Care*. Princeton University Press, Princeton, NJ, 352 pp.
- CODY, M. L., 1966. A general theory of clutch size. *Evolution*, **20**: 174-184.
- DARWIN, C., 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. (Edición española de 1985, traducción de la sexta edición inglesa) Edaf, Madrid, 533 pp.
- ELGAR, M. A. & HEAPHY, L. J., 1989. Covariation between clutch size, egg weight and egg shape: comparative evidence for chelonians. *J. Zool.*, **219**: 137-152.
- GODFRAY, H., PARTRIDGE, C. J. & HARVEY P. H., 1991. Clutch size. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **22**: 409-429.
- HALFFTER G., 1977. Evolution of nidification in the Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Questiones Entomol.*, **13**: 231-253.
- HARVEY, P. H. & PAGEL, M. D., 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, Oxford, 239 pp.
- LAWLOR, L. R., 1976. Molting, growth and reproductive strategies in the terrestrial isopod, *Armadillidium vulgare*. *Ecology*, **57**: 1179-1194.
- LLOYD, D. G., 1989. The reproductive ecology of plants and eusocial animals. En: P. J. GRUBB & J. B. WHITTAKER (eds.) *Toward a More Exact Ecology*. Blackwell, Oxford: 185-208.
- MARSHALL S. D. & GITTLEMAN J. L., 1994. Clutch size in spiders: is more better?. *Funct. Ecol.*, **8**: 118-124.
- MORSE, D. H. & STEPHENS E. G., 1996. The consequences of adult foraging success on the components of lifetime fitness in a semelparous, sit and wait predator. *Evol. Ecol.*, **10**: 361-373.
- NYGÅRD, B. C., 1995. Lowest Lifetime Fecundity. En T. J. WALKER (ed.) *University of Florida Book of Insect Records*, 1996. Publicado en WWW en <http://gnv.ifas.ufl.edu/~tjw/recbk.htm>.
- PARIS, O. H. & PITELKA, F. A., 1962. Population characteristics of the terrestrial isopod *Armadillidium vulgare* in California grassland. *Ecology*, **43**: 229-248.
- PARKER, G. A. & BEGON, M., 1986. Optimal egg size and clutch size: effects of environment and maternal phenotype. *Am. Nat.*, **128**: 573-592.
- ROFF, D. A., 1992. *The Evolution of Life Histories: Theory and Analysis*. Chapman & Hall, Nueva York, 535 pp.
- SCHNEIDER, S. M., CAPLAN, R. L. & LYMAN, R. F., 1989. A search for trade-offs among life history traits in *Drosophila melanogaster*. *Evol. Ecol.*, **3**: 51-63.
- SIMPSON, M. R., 1995. Covariation of spider egg and clutch size: the influence of foraging and parental care. *Ecology*, **76**: 795-800.
- SIBLY, R. & ANTONOVICS, J., 1992. Life-history evolution. *Symp. Br. Ecol. Soc.*, **33**: 81-122.
- SMITH, C. C. & FRETWELL, S. D., 1974. The optimal balance between size and number of offspring. *Am. Nat.*, **108**: 499-506.
- STEARNS, S. C., 1976. Life history tactics. A review of the ideas. *Q. Rev. Biol.*, **51**: 3-47.
- STEARNS, S. C., 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Nueva York, 249 pp.
- TALLAMY, D. W. & DENNO, R. F., 1982. Life history trade-offs in *Gargaphia solani* (Hemiptera: Tingidae): the cost of reproduction. *Ecology*, **63**: 616-620.
- TANAKA, K., 1989. Energetic cost of web construction and its effect on web relocation in the web-building spider *Agelena limbata*. *Oecologia*, **81**: 459-464.
- TANAKA, K., 1992. Size-dependent survivorship in the web-building spider *Agelena limbata*. *Oecologia*, **90**: 597-602.
- TANAKA, K., 1995. Variation in offspring size within a population of the web-building spider *Agelena limbata*. *Res. Popul. Ecol.*, **37**: 197-202.
- TANAKA, K., ITÔ, Y. & SAITO T., 1985. Reduced respiratory quotient by starvation in a wolf spider, *Pardosa astrigera* (L. Koch). *Comp. Biochem. Physiol.*, **80A**: 415-418.
- VAN NOORDWIJK, A. J. & DE JONG, G., 1986. Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. *Am. Nat.*, **128**: 137-142.
- WILLIAMS, G. C., 1966. *Adaptation and Natural Selection: a Critique of Some Current Evolutionary Thought*. Princeton University Press, Princeton, NJ, 307 pp.