

# LA CONTRIBUCION DE LA BIOLOGIA DE POBLACIONES A LOS ESTUDIOS EVOLUTIVOS

Por *Otto T. Solbrig*<sup>1</sup>

## INTRODUCCION

Las teorías y los modelos de los procesos evolutivos, sirven principalmente para ayudarnos en nuestras investigaciones como un andamiaje para la formulación de preguntas, y no son necesariamente una descripción detallada del mundo real, que es incomprensible en términos absolutos. Si bien el método científico es incompleto, y la duda y la provisoriaidad son características centrales en el proceso de investigación científica; el método científico, como herramienta heurística, es muy poderoso. Esto lo demuestra la capacidad predictiva obtenida en ramas tan dispares como la física, la química, la biología molecular y la biología celular, que han permitido resultados espectaculares como son la exploración de la superficie lunar o la implantación de nuevos genes en plantas y animales por métodos de ingeniería genética.

A pesar de ello, nuestra habilidad de predecir el proceso evolutivo ha sido decepcionante. La explicación aceptada para esta falta de capacidad predictiva de las teorías evolutivas, es que la aleatoriedad del ambiente, y la singularidad de la historia evolutiva de cada organismo, vician los modelos generalizantes en nuestro campo. Por lo tanto, se dice, que si bien se puede llegar a una explicación satisfactoria de los procesos evolutivos, su predicción es imposible. Las dificultades, de acuerdo con esta visión, son básicas e inherentes a la naturaleza de sistemas no-lineales de larga escala con interacciones complejas. Estos sistemas son por naturaleza erráticos en su comportamiento y muy sensitivos a pequeños cambios en parámetros, ya se trate de una gran caldera, o un ecosistema tropical (Levin, 1983).

Si bien es cierto que los problemas metodológicos que confrontamos son mayores que los que

tuvo que confrontar la física, por ejemplo, en la botánica todavía estamos, en gran parte, en un período pre o proto-científico. El énfasis ha estado, y continúa estando, en la descripción de organismos y procesos. Pero si bien es necesario tener una buena descripción de los sistemas con que queremos trabajar, incluyendo las especies y sus características, las poblaciones y sus interacciones y los ecosistemas y sus procesos, la descripción como objetivo final no aumenta nuestro conocimiento, y sobre todo no aumenta nuestra capacidad predictiva, ni siquiera nuestra capacidad de explicación. A su vez, esa capacidad predictiva y explicatoria es necesaria para manejar los ecosistemas naturales y artificiales que en un sentido último es la justificación de nuestra existencia como miembros de las sociedades en que vivimos.

En efecto, los científicos justificamos nuestra existencia a través de nuestro manejo del sistema científico y a través de ello, de nuestra habilidad colectiva de mejorar la condición humana. El mundo en que vivimos es un mundo dominado por la tecnología que, en gran parte, está basada en la ciencia pura. La botánica como ciencia provee parte de la base científica para la agricultura, la horticultura, la silvicultura, y el manejo de ecosistemas naturales. Pero el énfasis en descripción en lugar de predicción y explicación, disminuye nuestra importancia y el apoyo que recibimos de la sociedad con el resultado de que el apoyo para las investigaciones botánicas disminuye constantemente. El número de taxónomos vegetales, por ejemplo, es hoy tan bajo que hemos perdido la capacidad de describir y catalogar la flora del mundo antes de que esté completamente modificada por la acción humana. Si queremos mejorar la importancia de la botánica dentro de la ciencia y su contribución a las sociedades en que vivimos, debemos aumentar la capacidad predictiva de la botánica y transformarla de una ciencia más bien estática y descriptiva, —la así llamada “ciencia amable”— en una ciencia

<sup>1</sup> Departamento de Biología Evolutiva y de Organismos, Harvard University, 22 Divinity Ave., Cambridge, Mass. 02138, USA.

que explica y predice, y que sirve para formar la base de un manejo de los ecosistemas modificados que cada vez más dominan al mundo. Esta transformación es importante sobre todo en Latinoamérica, donde el ritmo de modificación y transformación de los ecosistemas naturales es tan acelerado en estos momentos.

En esta charla quiero presentar, a través de mi visión, una rama más o menos nueva de la botánica, denominada biología o ecología de poblaciones vegetales, como aplicar el método científico a estudios botánicos. Otros ejemplos podrían usarse tales como la ecofisiología, o las nuevas teorías taxonómicas como la cladística y la taxonomía numérica. Sólo uso la biología de poblaciones porque conozco esta rama mejor y porque me permitirá introducir ejemplos derivados de mis propias investigaciones.

Empezaré por presentar brevemente el método científico como es generalmente aceptado y discutiré rápidamente algunas de sus ventajas y problemas. De allí pasaré a discutir lo que es la biología de poblaciones, su problemática y metodología. Luego presentaré, también sólo en forma esquemática, algunos ejemplos del trabajo de nuestro laboratorio, y concluiré con algunas ideas generales con respecto a la aplicación de estos conceptos a la botánica en general.

## EL METODO CIENTIFICO

Hay muchas maneras de adquirir conocimientos sobre el mundo que nos rodea. La observación de fenómenos repetitivos tales como la salida del sol todas las mañanas, o la repetición de las estaciones, llevan a un tipo de conocimiento llamado común u ordinario, que es satisfactorio ya que nos permite interpretar el ambiente inmediato en que vivimos. La gran parte de la historia de la humanidad se ha desarrollado sin otro tipo de conocimiento, y aún hoy la mayor parte de la población de nuestro planeta se maneja sólo con ese tipo de conocimiento, aunque ese conocimiento está modificado en gran parte por la ciencia. Por ejemplo, ya quedan pocas personas que no sepan y hayan incorporado a su visión del mundo el hecho de que nuestro planeta es esférico, y de que la Tierra gira alrededor del Sol, visión puramente científica y que está opuesta a la impresión de nuestros sentidos.

Aunque la ciencia adquiere información sobre la naturaleza en forma metódica y precisa, y generalmente con la ayuda de instrumental especializado, el conocimiento científico no difiere básicamente del conocimiento ordinario por su método de adquisición de información sino por el proceso de formular y verificar hipótesis. Las explicaciones a que se llega usando el conocimiento ordinario son explicaciones inductivas, lo que se

denomina el *sentido común*. En cambio, las hipótesis científicas son muchas veces anti-intuitivas, y están basadas tanto en la inducción como en la deducción de conclusiones de las hipótesis, las así llamadas predicciones, o para usar el concepto más preciso de Bunge (1969), *proyecciones*. Veamos cómo se interpreta generalmente el método científico.

El objeto de la investigación científica es el descubrimiento de patrones o relaciones generales que denominamos *leyes científicas*. Si bien no hay fórmulas exactas y precisas para descubrir una ley científica, y los científicos difieren en su apreciación del método científico, muchos científicos y filósofos de la ciencia aceptan el esquema de la figura 1. De acuerdo con este esquema podemos distinguir cuatro pasos principales en la aplicación del método científico: formulación de preguntas, adquisición de datos, formulación de hipótesis, y verificación de hipótesis.

El punto inicial de toda investigación científica es la aceptación del hecho de que no existe suficiente información para explicar en forma satisfactoria algún fenómeno natural. Por ejemplo, ¿por qué las plantas que crecen en el sol tienen hojas más estrechas que las plantas que crecen en la sombra? La formulación y la contestación de preguntas es la actividad fundamental del científico.

El segundo paso en la investigación es la recolección de toda la información pertinente al problema bajo investigación. Información en este contexto son observaciones, mediciones, especímenes, ideas previas, etc., que son recogidas por el investigador a partir de libros o conversaciones con colegas, pero especialmente del estudio de la naturaleza misma. En este proceso la complejidad de la naturaleza es reducida a una dimensión apropiada al problema bajo estudio, y comprensible al investigador. Así, por ejemplo, si el problema bajo estudio es el ya mencionado, de por qué las hojas de plantas que crecen en el sol son más estrechas que aquellas que crecen en la sombra, el investigador descartará el efecto de los eclipses y de los cometas, la abundancia de animales carnívoros, o la historia geológica del lugar, para nombrar algunos factores extremos. Observación y descripción de los objetos bajo estudio es claramente un paso importante en cualquier estudio científico.

Una vez que el problema está formulado, y que toda la información pertinente ha sido ensamblada, el tercer paso es formular una explicación, una solución al problema que esté en armonía con todos los hechos y observaciones existentes. Este paso involucra la formulación y verificación de una o más hipótesis. Sin embargo, la formulación de preguntas, obtención de información y presentación de hipótesis no son procesos independientes y seriados. Generalmente estas actividades se desarrollan simultáneamente. En efecto, la formulación de

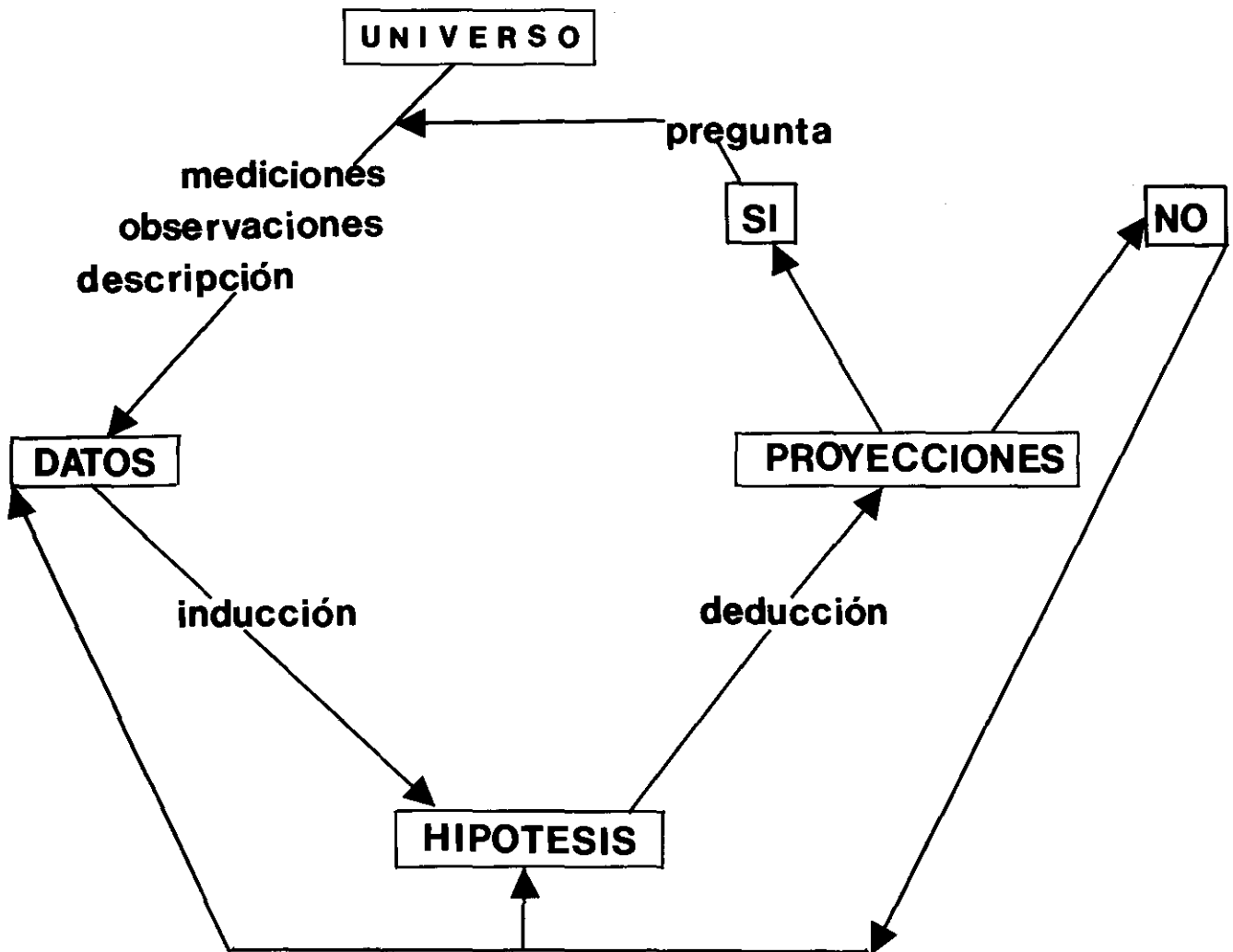


Fig. 1. Representación esquemática del método científico.

preguntas generalmente ocurre a raíz de la acumulación de información sobre la naturaleza, y generalmente las hipótesis se formulan y se van modificando a medida que se colecciona más información.

Las hipótesis se formulan por medio del razonamiento inductivo, esto es, con base en un número de observaciones y datos puntuales se propone una explicación de valor general, o sea una que trasciende los hechos y que es válida para todas las situaciones, lugares, y tiempos similares aún no observados o verificados. La formulación de hipótesis es también un acto creativo, dado que el científico propone una relación hasta ese momento desconocida. Las hipótesis se refieren a casos aún no estudiados, y sólo son corregibles con nuevos conocimientos. Toda hipótesis va más allá de los hechos en tratar de explicarlos. En otras palabras, las hipótesis tienen más contenido informativo que los hechos empíricos en que se basan. La formulación de hipótesis llena un rol central en la ciencia, rol que no siempre se aprecia dado el sentido peyo-

rativo que la palabra ha adquirido en el lenguaje común, donde muchas veces se la sinonimiza con especulación. Pero una hipótesis científica es mucho más que una presunción, porque si bien trata de situaciones aún no vividas está basada en hechos reales.

Una hipótesis no sólo debe explicar ciertos hechos o procesos sino que debe hacer predicciones o proyecciones, que tienen que ser verificables a través de nuevas observaciones, cálculos, o experimentaciones. Si bien el experimento de laboratorio es la forma usual de verificar hipótesis en física, química y biología celular, en ecología y geología es generalmente imposible diseñar un experimento, y las observaciones en la naturaleza con o sin modificaciones, muchas veces reemplazan al experimento. Una manera muy importante de verificar hipótesis en la biología de poblaciones es a través de la comparación de situaciones muy similares. Estructuras, órganos y procesos que según las hipótesis son equivalentes, se comparan en diferentes situaciones, organismos, o lugares para verificar dicha

hipótesis. Este método comparativo es muy importante en estudios evolutivos. La forma exacta de verificación de la hipótesis no es crucial, lo importante es que la hipótesis sea verificable a través de las predicciones o proyecciones que se deriven de ella.

Este esquema clásico presupone que cada hipótesis se formula en un vacío, independientemente de otras hipótesis y teorías. Esto es claramente falso. En realidad cada hipótesis está basada en otras hipótesis, llamadas hipótesis auxiliares, que a veces se mencionan explícitamente, pero generalmente no. La realidad es que todo conocimiento científico, aun aquel que parece ser sólo descriptivo, está basado en todo un andamiaje de hipótesis. Lo que hacemos es tratar de explicar el fenómeno que estamos estudiando dentro del marco de las teorías e hipótesis aceptadas por el mundo científico contemporáneo. La explicación de un fenómeno, en términos de un marco creacionista, aun en caso de que nuestra hipótesis cumpliera todos los requisitos necesarios, no sería aceptada hoy por el mundo científico, de la misma manera que una explicación evolutiva era inaceptable en el siglo XVII.

Después de esta breve introducción sobre el método científico me gustaría pasar a discutir cómo el pensamiento teórico de la biología de poblaciones puede servir para agudizar nuestro pensamiento y dirigir nuestra labor.

## LA BIOLOGIA DE POBLACIONES

La biología de poblaciones es, como lo indica el título, la parte de la botánica que estudia los fenómenos y procesos que ocurren en poblaciones definidas como el conjunto de individuos de una misma especie que conviven en un lugar y que potencialmente están en condiciones de cruzarse e intercambiar genes. Las poblaciones vegetales poseen propiedades emergentes, o sea propiedades que no se pueden predecir con base en el conocimiento del nivel inferior de organización, en este caso el individuo, tales como la propiedad de cruzarse, de mantener reservorios genéticos, o de competir por recursos. De acuerdo con la teoría de la evolución por selección natural, ésta ocurre dentro de poblaciones.

La teoría de la evolución por selección natural está basada en cinco premisas que, de ser correctas, inevitablemente derivan la selección natural. Estas premisas son:

—Las poblaciones son variables, o sea, individuos difieren en sus características morfológicas y fisiológicas.

—Las características morfológicas y fisiológicas de los individuos afectan su probabilidad de sobrevivir y/o su fecundidad.

—Las características morfológicas y fisiológicas de individuos son transmitidas por los individuos a sus descendientes.

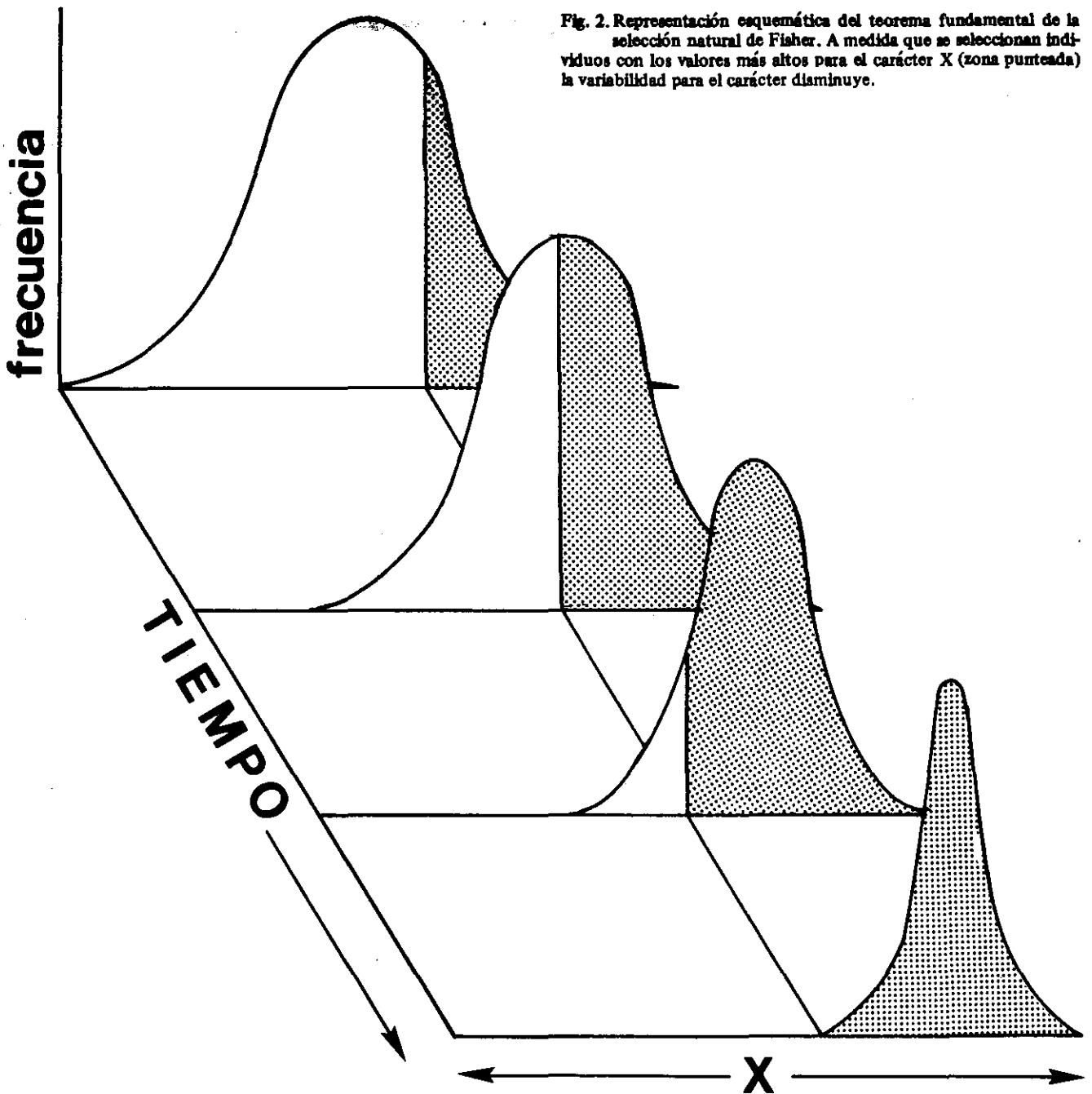
—No todos los descendientes de los individuos de una población sobreviven, o sea, la capacidad de crecimiento de la población es mayor que la capacidad del ambiente de sustentarlos.

—Las condiciones ambientales que afectan la sobrevivencia y/o fecundidad de los individuos de la población son más o menos constantes.

Bajo estas condiciones, el porcentaje de individuos con alta sobrevivencia y/o fecundidad aumentará en la población hasta que se agote la variabilidad para estos caracteres, concepto enunciado por Fisher (1930) en el así llamado teorema fundamental de la selección natural, que sostiene que la tasa de cambio de una población es función de la variabilidad genética aditiva (Fig. 2).

El objetivo de los estudios del biólogo de poblaciones es la producción de una tabla de vida, o sea de una hipótesis o modelo sobre el comportamiento y los procesos de selección que operan dentro de la población. Muchas veces no se aprecia, ni siquiera por biólogos de poblaciones, que la tabla de vida es una hipótesis y no una descripción de hechos. Es una hipótesis puesto que la tabla de vida predice el desarrollo futuro de la población (a través de técnicas tales como la matriz de Leslie); predice si la población está en expansión o en contracción; y sobre todo indica (a través del uso de técnicas como el análisis de sensibilidad) qué estado es más sensible a la selección natural. Veamos estos conceptos con un caso concreto.

Fig. 2. Representación esquemática del teorema fundamental de la selección natural de Fisher. A medida que se seleccionan individuos con los valores más altos para el carácter X (zona punteada) la variabilidad para el carácter disminuye.



### LA TABLA DE VIDA DE ESPECIES DEL GENERO VIOLA

Hace unos años que vengo estudiando la biología de poblaciones de un grupo de especies del género *Viola* (Newell, Solbrig y Kincaid, 1981; Schellner, Newell, y Solbrig, 1982; Solbrig, 1981; Solbrig, Curtis, Newell, y Kincaid, 1986; Solbrig, Newell y Kincaid, 1980; Solbrig, Sarandón, y Bossert, 1986). Estas especies que crecen en el sotobosque del bosque mixto templado del noreste de los Estados Unidos y sur-este de Canadá han presentado hasta ahora problemas a los taxónomos, que han diferido en su interpretación del número de especies entre cuatro y veintidós. Los estudios biosistemáticos clásicos tampoco han sido de mucha ayuda, puesto que se ha comprobado que todas las

especies tienen 27 pares de cromosomas, son interfértiles, y forman híbridos naturales fértiles cuando dos poblaciones están en contacto. Sin embargo, las poblaciones difieren en sus características morfológicas foliares, y al parecer mantienen su identidad. Nosotros hemos estudiado este grupo con el enfoque de la biología de poblaciones y hemos estudiado sus características demográficas, fisiológicas y genéticas. Aquí me referiré sólo a dos especies *Viola fimbriatula* y *Viola sororia*, y mencionaré principalmente sus características demográficas y el uso de tablas de vida como hipótesis.

Para construir las tablas de vida se marcan los individuos en el campo por medio de unos marcadores plásticos y se cuenta semanalmente el número de hojas y flores, y su tamaño; se van anotando

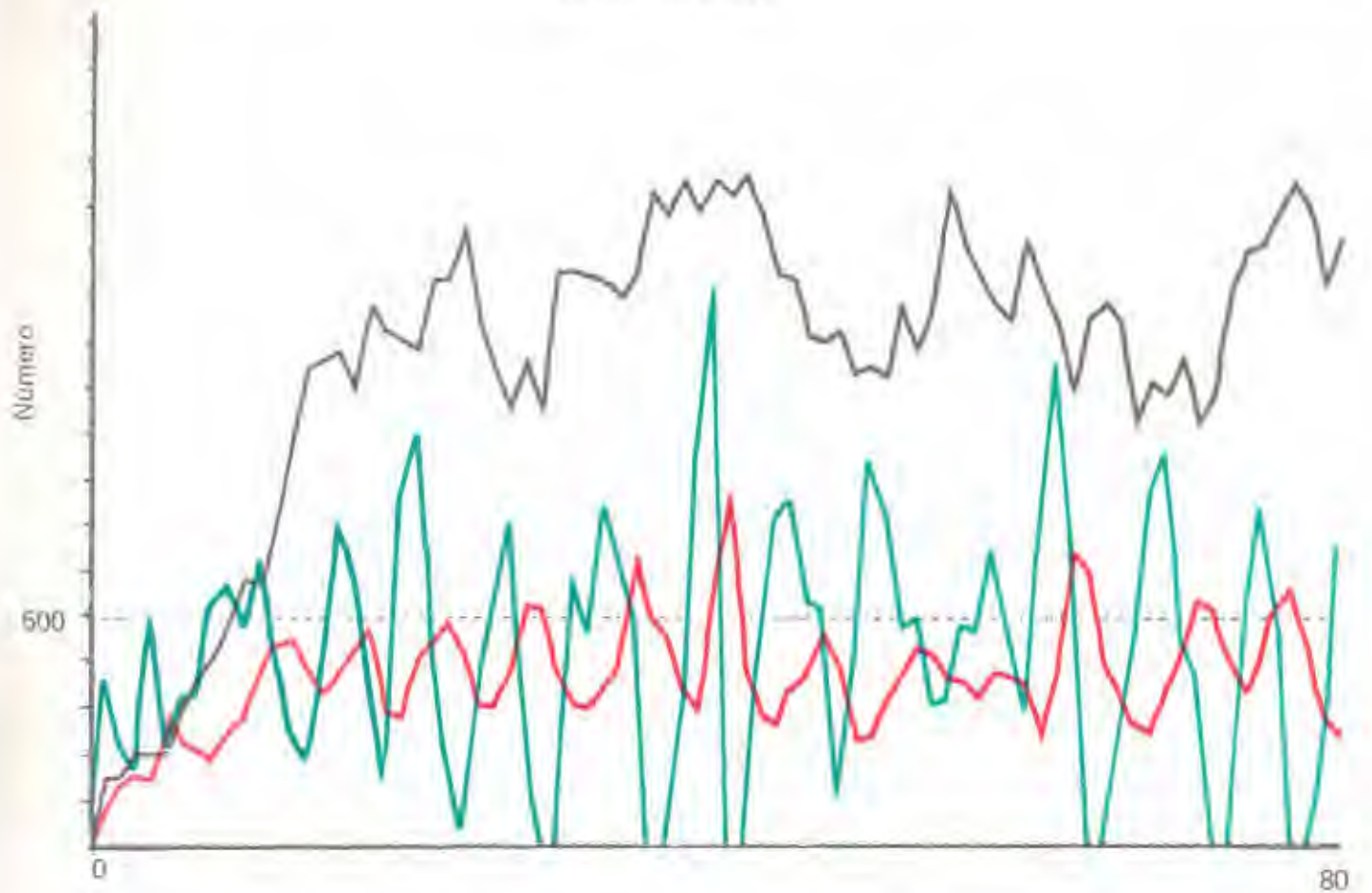
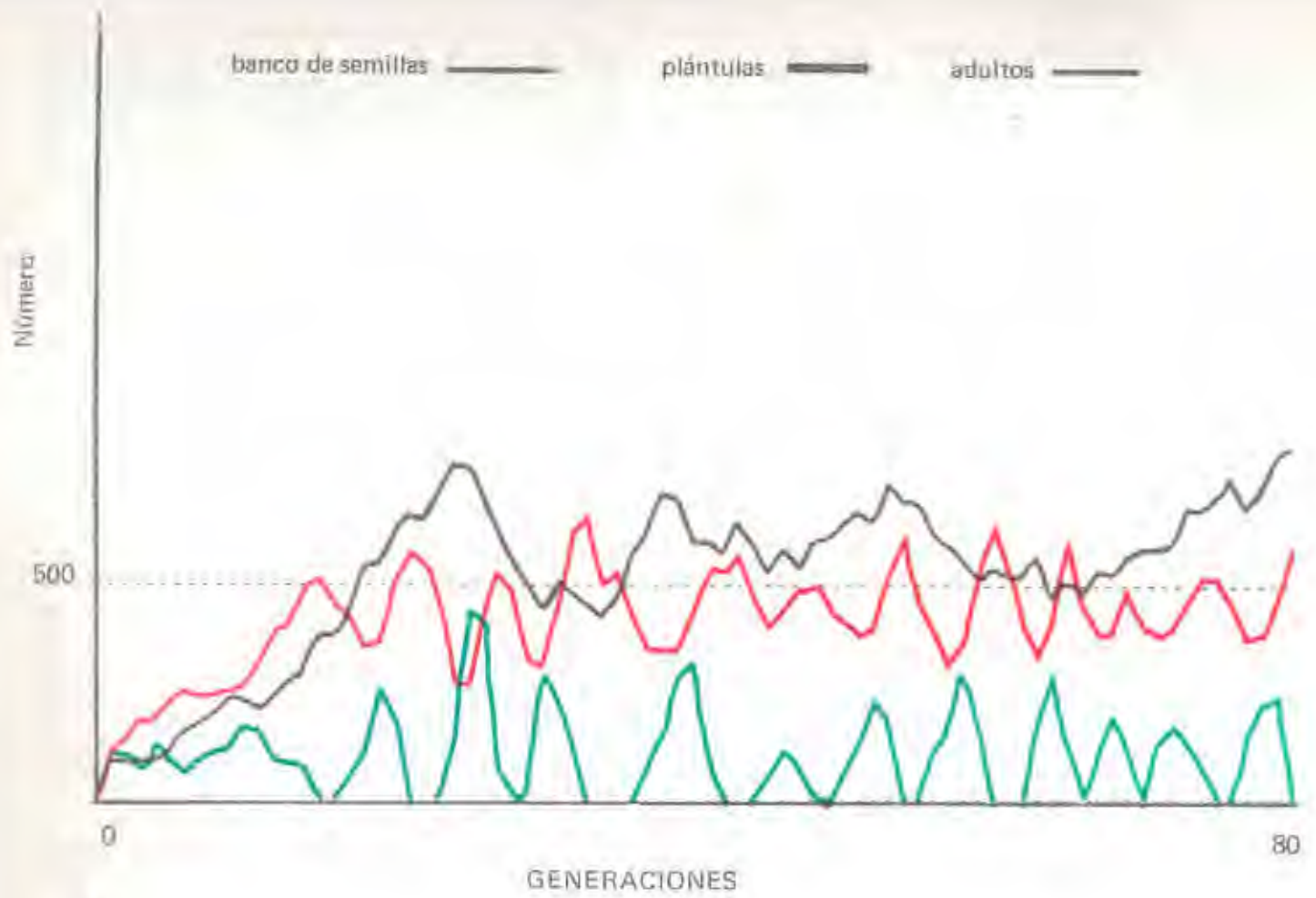


Fig. 3. Resultado de dos simulaciones del comportamiento de una población de *Viola limbratula*. La línea superior corresponde al banco de semillas, la del medio a plantas adultas, y la más inferior (y que toma valores de cero ocasionalmente) a las plántulas.

nuevas plántulas que germinan, y aquellas que se mueren. Este proceso se repite hasta que llega el invierno y las partes aéreas de los individuos se marchitan.

De esta manera hemos seguido poblaciones por períodos de hasta diez años, lo que nos permite obtener curvas de sobrevivencia y fecundidad. Un resultado interesante de estos estudios, es que la sobrevivencia y la fecundidad en estas poblaciones no es función de la edad, sino del tamaño que las plantas adquieren (Solbrig, Newell, and Kincaid, 1980), y que esta relación es válida para plántulas y plantas adultas.

Otra comprobación que hicimos, es que si bien la sobrevivencia de adultos (plantas de más de un año) es constante con el tiempo, la sobrevivencia de plántulas depende de la densidad de adultos. Esta relación fue interpretada por nosotros como un mecanismo de regulación y llevó a la formulación de la siguiente hipótesis sobre el funcionamiento de la población:

—La población está formada por tres compartimientos básicos: el banco de semillas, la población de plántulas, y la población de adultos. El banco de semillas es el único compartimiento con continuidad en el tiempo, dado que las semillas pueden existir en el suelo hasta cien años (Anderson, 1983).

—Las semillas en el banco germinan después de un disturbio que las devuelve a la superficie o cerca de la superficie del suelo, pues necesitan ser expuestas a la luz para germinar. Sin embargo, un cierto porcentaje (alrededor del 20%, Anderson, 1983) germina directamente sin incorporarse al banco de semillas.

—A medida que plantas de violetas se incorporan a la población y aumenta su densidad, la sobrevivencia de plántulas disminuye y eventualmente se vuelve cero. Estudios detallados en el campo han permitido comprobar que las plántulas no sobreviven si hay un adulto en un radio de tres centímetros del punto de germinación (Schellner, Newell, y Solbrig, 1983).

—Las plantas adultas tienen una tasa de mortalidad baja, que depende del tamaño que adquieren, pero eventualmente son reemplazadas por otras especies dentro del régimen de sucesión que prevalece en estos ecosistemas. Persiste entonces la población en forma de semillas en estado de dormancia en el suelo hasta el próximo evento de disturbio, en que vuelve a repetirse el proceso. Si un disturbio no ocurre por lo menos cada 50 a 100 años, la población posiblemente desaparecerá del lugar.

Dijimos que la tabla de vida es una hipótesis que nos permite hacer predicciones o proyecciones sobre el futuro de la población. Estas se pueden comprobar experimentalmente, en este caso impi-

diendo disturbios por períodos de más de 100 años en ciertas áreas del bosque, y sometiendo otras áreas a disturbios con frecuencias de 10, 20, 50 o 100 años. La predicción es que cuanto más frecuente el disturbio, mayor la frecuencia de violetas.

Pero podemos hacer otras proyecciones. Una proyección muy interesante resultó de la simulación del comportamiento de la población usando el modelo recién presentado y los valores de la tabla de vida.

Comenzando con un número fijo de semillas en el banco de semillas, simulamos el comportamiento de la población después de un disturbio (Solbrig, Sarandón, y Bossert, 1986). El modelo de simulación no sólo toma en cuenta el promedio de la tasa de sobrevivencia y fecundidad, calculada para cada clase de tamaño, sino que también toma en cuenta la variancia en estos valores. Para cada generación el modelo calcula el número de semillas en el banco de semillas, el número de plántulas, y el número de adultos. Se simuló una población de 500 adultos promedio (figura 3). El modelo también calcula la distribución de tamaños en la población, que se puede comparar con la distribución real de la que no difiere significativamente, dando más fuerza a la simulación.

El resultado más interesante es que la población oscila, sobre todo en número de plántulas, con un período de aproximadamente cinco años. La razón de esta oscilación está en el retardo del control de sobrevivencia de plántulas, que responden a la densidad de adultos al principio del año antes de que estos experimenten su propia mortalidad. Esta oscilación se puede comprobar fácilmente siguiendo a una población en equilibrio por un período de diez o más años. Nuestros estudios no son suficientemente largos para demostrar este fenómeno, pero los datos hasta ahora no contradicen esta hipótesis. También hemos podido comprobar que las oscilaciones en una población están directamente correlacionadas con la fecundidad e indirectamente con el largo del ciclo de vida. Por lo tanto, especies anuales de alta fecundidad deberían experimentar las oscilaciones mayores, y especies arbóreas de larga vida deberían tener oscilaciones muy suaves. Nuevamente no hay estudios dirigidos específicamente a contestar esta pregunta, pero las observaciones que existen no contradicen estos resultados.

El último aspecto que quiero mencionar como ejemplo del poder predictivo de la tabla de vida, es la predicción de la variabilidad genética a través del análisis de sensibilidad. La tabla de vida se puede analizar para ver qué estado o estadios afectan más la tasa de crecimiento de la población, el factor  $r$  de Fisher. La figura 4 presenta el resultado de tal análisis. Vemos que la tasa de crecimiento  $r$ , que muchas veces se sinonimiza con la adaptabilidad (fitness en inglés), es muy sensible a cambios en la

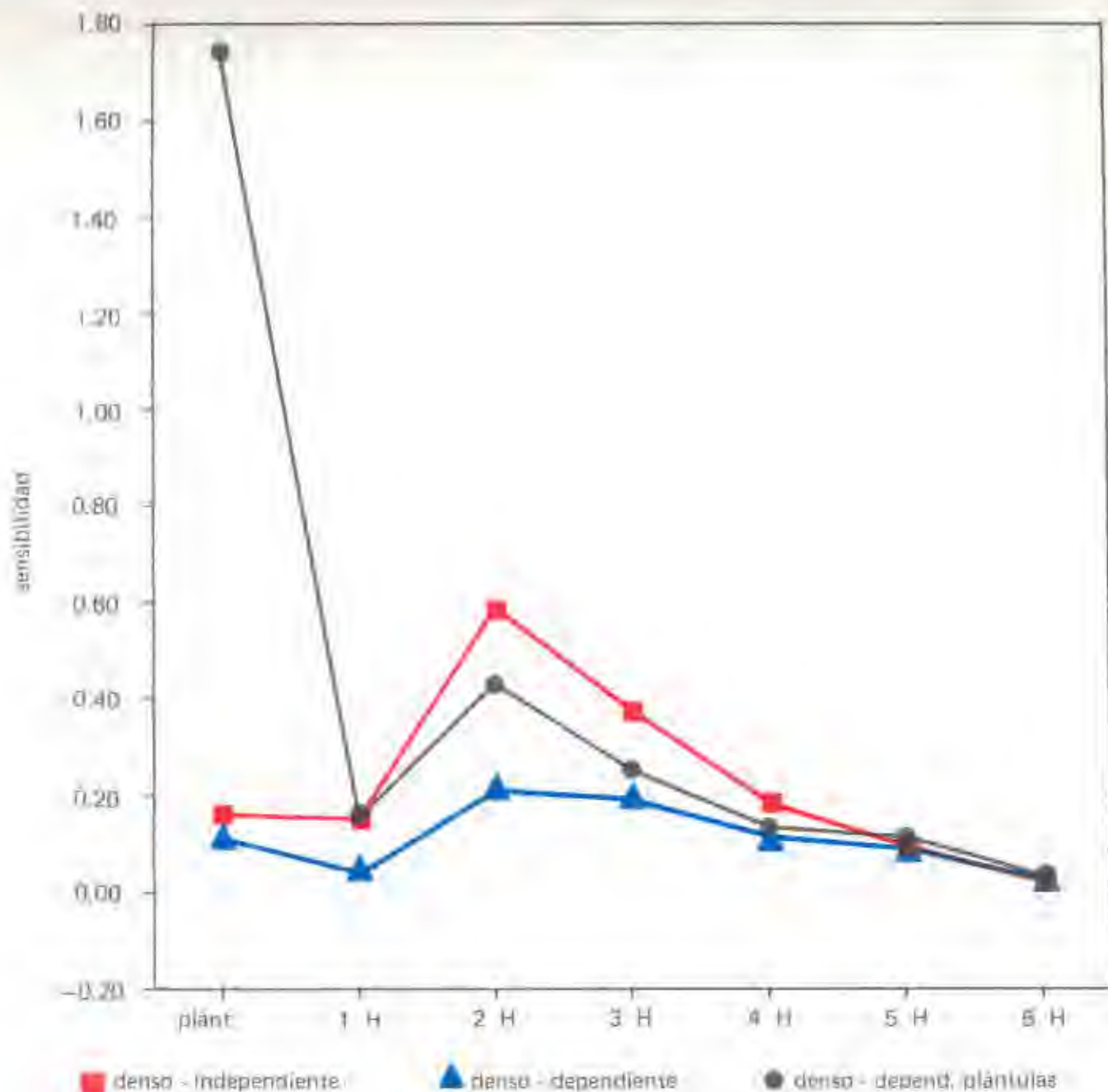


Fig. 4. Resultado del análisis de sensibilidad usando tres modelos de densidad-dependencia: (1) cuadrados: densidad-independencia; (2)

triángulos: densidad-dependencia de todos los tamaños; (3) círculos: densidad-dependencia sólo en plántulas.

sobrevivencia en los primeros estadios de la tabla de vida, las plántulas y las plantas de una y dos hojas. De acuerdo con el teorema fundamental de Fisher, esto significa que podemos hacer la predicción (proyección) de que la variabilidad genética a la sobrevivencia y la tasa de crecimiento debería ser menor en plántulas y plantas jóvenes que en plantas de gran tamaño. Esto se puede comprobar experimentalmente a través de estudios genéticos cuantitativos. Esto lo hemos hecho para ambas especies y hemos demostrado que, como se había

proyectado, la heredabilidad en estadios jóvenes es muy baja, pero es mayor en plantas de gran tamaño (Solbrig, 1981; Antlfinger, Curtis y Solbrig, 1985).

En resumen, espero haber mostrado el poder del método hipotético-deductivo para generar hipótesis, dirigir la recolección de información, y sobre todo para ayudar a descubrir relaciones que no son intuitivas, tal como es el hecho de que las plántulas afectan más la tasa de crecimiento de la población que las plantas adultas, o de que poblaciones vege-

tales son sistemas oscilatorios debido a la relación asimétrica en la competencia entre individuos de diferente tamaño.

## CONCLUSION

La importancia principal del método hipotético-deductivo es como herramienta heurística, esto es, una herramienta para dirigir y disciplinar nuestra investigación. El mundo biológico es posiblemente demasiado complejo y errático para poder comprenderlo e incorporarlo en un modelo único generalizante. Tratar de producir modelos funcionales que incorporen a todo el sistema, como se trató de hacer durante el desarrollo del Programa Biológico Internacional (IBP), no es posible, debido a la no-linearidad de muchas de las interacciones que ocurren en la naturaleza, la aleatoriedad del ambiente, y la importancia del pasado evolutivo de las especies y el hecho de que los ecosistemas posiblemente no sean sistemas en equilibrio.

El objetivo principal de la ciencia en las palabras de Einstein es "poner orden en el caos de las impresiones de los sentidos". Para ello se formu-

lan hipótesis que reducen la complejidad del mundo, y permiten predicciones sobre el funcionamiento de los organismos. La aplicación ordenada del método hipotético-deductivo permite al investigador la exploración sistemática de los problemas. En cambio el enfoque cuyo objetivo es la descripción sistemática de un grupo de organismos, o de un grupo de procesos, o de la estructura de algún órgano, no lleva a generalizaciones, y las explicaciones tienden a ser *post-hoc*, y circulares, puesto que explican sólo el fenómeno que se está describiendo, y no hacen proyecciones de fenómenos nuevos y verificables.

Para finalizar debemos nuevamente repetir que la visión del mundo que nos da la ciencia es incompleta y provisoria. Pero si bien los científicos no pretenden saber en términos absolutos, y sólo saben que su visión será mejorada por futuras generaciones, la visión incompleta que ha producido la ciencia ha demostrado ser muy efectiva en el manejo de nuestro contorno. Estoy convencido de que la aplicación rigurosa y efectiva del método hipotético-deductivo a todos los aspectos de la botánica aumentará nuestra capacidad de predicción y podrá llevar a un cambio en la actitud con que las sociedades en que actuamos ven nuestra labor.

## BIBLIOGRAFIA

- ANDERSON, P. D. 1983. The dynamics of longevity of *Viola fimbriatula* seeds in the soil. Ph. D. thesis, Harvard University.
- ANTLFINGER, A. E., W. F. CURTIS, y O. T. SOLBRIG. 1985. Environmental and genetic determinants of plant size in *Viola sororia*. *Evolution* 39: 1053-1064.
- BUNGE, M. 1969. La Investigación Científica, su Estrategia y su Filosofía. Barcelona: Ediciones Ariel.
- LEVIN, S. A. 1983. Some Approaches to the Modelling of Coevolutionary Interactions. En, M. Nitecki (ed.) "Coevolution", pp. 21-65. Chicago: University of Chicago Press.
- NEWELL, S. J., O. T. SOLBRIG, y D. T. KINCAID. 1981. Studies on the population biology of the genus *Viola*. III. The demography of *Viola blanda* and *Viola pallens*. *J. Ecol.* 69: 997-1016.
- SHELLNER, R. A., S. J. NEWELL, y O. T. SOLBRIG. 1982. Studies on the population biology of the genus *Viola*. IV. Spatial patterns of ramets and seedlings in three stoloniferous species. *J. Ecol.* 70: 273-290.
- 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.
- SOLBRIG, O. T., W. F. CURTIS, S. J. NEWELL, y D. T. KINCAID. 1986. Studies on the population biology of the genus *Viola*. VI. The demography of *Viola fimbriatula* and *V. lanceolata*. *J. Ecol.* (submitted).
- SOLBRIG, O. T., S. J. NEWELL, y D. T. KINCAID. 1980. The population biology of the genus *Viola*. I. The demography of *Viola sororia*. *J. Ecol.* 68: 521-546.
- SOLBRIG, O. T., R. SARANDON, y W. BOSERT. 1986. A density dependent growth model of a perennial herb, *Viola fimbriatula*. *Amer. Nat.* (in press).