

Demografía modular de una planta perenne mediterránea (*Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss.)

S. García Fungairiño

Dpto. Interuniversitario de Ecología. Facultad de Biología. Universidad Complutense de Madrid. C/ José Antonio Novais, s/n. 28040 Madrid, España.

Introducción

La demografía modular surge con la introducción del concepto de organismo modular, constituyendo una aproximación al estudio de las poblaciones. Los organismos modulares, entre los que se encuentran las plantas, son organismos constituidos por unidades iterativas o módulos, organizadas en diferentes niveles jerárquicos. En este contexto, una planta puede considerarse como una población de módulos con características demográficas propias.

Las plantas, como organismos de construcción modular, crecen mediante la adición de nuevos módulos. Como consecuencia de este tipo de crecimiento, presentan una serie de características entre las que se encuentran el patrón de iteratividad, la especialización de los módulos y la organización jerárquica, que son determinantes en el análisis de los mecanismos y procesos que tienen lugar a nivel intra-individual, ya que la estructura y la dinámica de los módulos van a determinar el cambio neto de la planta. Como resultado de este tipo de crecimiento, los organismos modulares presentan una elevada plasticidad fenotípica, permitiendo una respuesta diferencial en cuanto a forma, tamaño y funcionamiento de la planta frente a condiciones variables.

Los objetivos generales planteados en esta Tesis consisten en profundizar en el conocimiento de los procesos demográficos intra-individuales y analizar las consecuencias de dichos procesos en la *fitness* (eficacia biológica) de un organismo modular. Para ello, se aborda el estudio de las estrategias de desarrollo de una planta arbustiva mediterránea, *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss., a partir del análisis demográfico de sus unidades modulares e incorporando la variación espacio-temporal de las características demográficas de la población de módulos. *R. sphaerocarpa* es una leguminosa arbustiva que ocupa grandes extensiones en la península Ibérica, formando generalmente poblaciones monoespecíficas (**Fig.1**). Los diferentes muestreos de la Tesis se realizaron en poblaciones naturales de *R. sphaerocarpa* localizadas en la comunidad de Madrid.



Figura 1. Formación monoespecífica de *R. sphaerocarpa* en la Comunidad de Madrid.

Esta planta constituye un objeto de estudio apropiado para el análisis de la organización modular debido a su estructura simplificada. Está formada por diversas ramas estructurales que soportan las ramas verdes o cladodios (las hojas, en esta especie, son efímeras y son las ramas verdes las que actúan como órganos fotosintéticos). Las ramas terminales constituyen las unidades básicas de construcción anual. En primavera inician su desarrollo dando lugar a dos tipos de estructuras: estructuras reproductivas (inflorescencias, flores y frutos), a partir del desarrollo de las yemas laterales, y estructuras vegetativas (ramas nuevas de 1º, 2º y 3º orden de ramificación), a partir del desarrollo de la yema basal. Del conjunto de ramas nuevas producidas, independientemente del nivel de ramificación, aquellas que quedan en posición terminal, al año siguiente, van a ser nuevas ramas terminales, constituyendo nuevas unidades de construcción anual (**Fig. 2**).

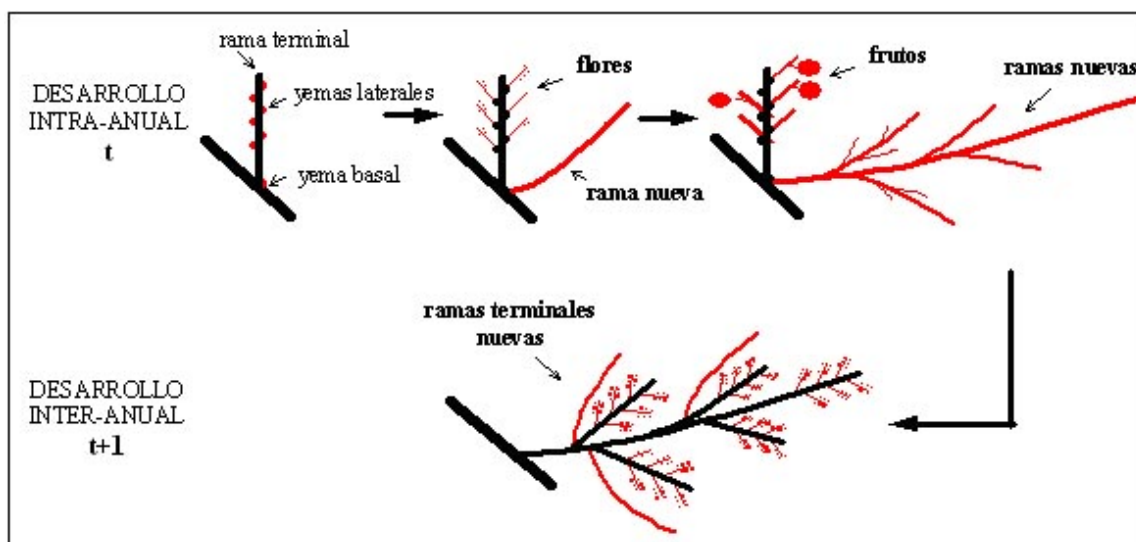


Figura 2. Estructura y desarrollo de la rama terminal de *R. sphaerocarpa*.

Los capítulos que componen la Tesis analizan diferentes aspectos de la estructura jerárquica y la dinámica modular en relación con la *fitness* de la planta. En primer lugar, se aborda el estudio a lo largo de un periodo de desarrollo anual. El capítulo 1 profundiza en el conocimiento de la estrategia de desarrollo modular en relación con el reparto de los recursos reproductivos y vegetativos en plantas de diferente edad y, en los capítulos 2 y 3, se analizan en detalle, y por separado, las consecuencias del reparto de recursos en diferentes unidades modulares a lo largo del desarrollo de la estrategia reproductiva y vegetativa, respectivamente. En segundo lugar, se amplía la escala temporal de estudio para abordar el análisis de la estructura y el funcionamiento de la planta, resultados del desarrollo interanual. En el capítulo 4 se analizan los patrones estructurales en relación con la *fitness* de la planta y, en el capítulo 5 y último, se desarrolla un modelo demográfico modular que sintetiza el conocimiento obtenido y permite el análisis integrado de las implicaciones de la estructura y dinámica modular en la *fitness* de la planta.

1. Estrategias de desarrollo

La estructura y la demografía modular son factores determinantes del funcionamiento de la planta. El análisis de las características estructurales y de crecimiento potencial de los módulos en plantas de diferente edad nos permite analizar los procesos que tienen lugar a lo largo del desarrollo de la planta. En plantas perennes, a lo largo del desarrollo de la planta se produce un cambio en la estrategia de desarrollo, aumentando el esfuerzo reproductivo con la edad de la planta. La constancia en el tamaño y la composición de nutrientes observada en los módulos de plantas de diferente edad revelan un alto nivel de iteratividad y un crecimiento esencialmente modular en *R. sphaerocarpa*. No obstante, se observa un cambio en la proporción de estructuras nuevas producidas (vegetativas o reproductivas). El análisis desde una perspectiva modular muestra que las plantas de diferente edad están constituidas por poblaciones equivalentes de módulos y únicamente difieren en el tamaño de la población y en la composición demográfica de los módulos.

2. Desarrollo reproductivo

Como consecuencia de la organización modular, durante el desarrollo reproductivo de las plantas tiene lugar un reparto de los recursos dedicados a la producción de estructuras reproductivas. En este trabajo se plantea una aproximación de estudio de la estrategia reproductiva en organismos modulares estructurados jerárquicamente mediante la aplicación, por analogía, de los conceptos de la dinámica de poblaciones clásica. Dicha aproximación se ejemplifica en *R. sphaerocarpa* mediante el análisis demográfico de sus unidades reproductivas. La consideración de la dinámica de las diferentes subpoblaciones de unidades reproductivas organizadas jerárquicamente revela el modo en que se llevan a cabo las estrategias demográficas de reparto del esfuerzo reproductivo y sus consecuencias en la *fitness* de la planta. En este contexto, se plantea el cálculo de la *fitness* jerárquica, definida mediante la integración de los diferentes niveles de desarrollo jerárquicos en la planta. El análisis demográfico del proceso reproductivo en *R. sphaerocarpa* nos permite determinar las probabilidades de éxito de las diferentes subpoblaciones y detectar aquellos estados del desarrollo críticos para la planta.

3. Desarrollo vegetativo

Bajo una perspectiva modular, la estructura aérea de una planta constituye una población de ramas organizadas en el espacio que determinan el patrón de crecimiento vegetativo y reproductivo futuro de la planta. Dicha organización implica la existencia de una serie de limitaciones estructurales internas (fundamentalmente arquitectónicas y de desarrollo) que van a ser determinantes para el funcionamiento de la planta. El análisis de las características morfológicas y funcionales de los módulos vegetativos de *R. sphaerocarpa* nos permite determinar las implicaciones de los costes estructurales en la *fitness* potencial de la planta. Para ello, se desarrolla un sencillo procedimiento de estimación del coste estructural que integra dos aspectos básicos del desarrollo de las plantas: el incremento en biomasa y la disponibilidad de meristemas. La metodología propuesta nos permite interpretar y comparar las consecuencias que tienen diferentes patrones de crecimiento en la *fitness* de la planta. Los resultados de este estudio son un ejemplo de cómo diferentes patrones de reparto entre los módulos estructurales de la planta, dependiendo de su posición en el sistema de ramificación, pueden ser cuantificados para estimar su influencia en la *fitness* de la planta.

4. Estructura de la planta

La estructura de la planta es el reflejo de la historia de desarrollo a lo largo del tiempo, y mediante su análisis es posible detectar irregularidades en el patrón de desarrollo. La inestabilidad en el desarrollo se manifiesta como una variación intra-individual exagerada de los caracteres y patrones repetidos. El análisis de los diferentes tipos de asimetrías en la estructura de la planta nos permite determinar desviaciones del patrón estructural básico. A partir del análisis de las características estructurales, se analizan los patrones de desarrollo de *R. sphaerocarpa* con el fin de determinar aquellas medidas de inestabilidad en el desarrollo que son buenas indicadoras de la 'calidad' de la planta. El análisis de la inestabilidad en el desarrollo, además de constituir una medida de la 'calidad' del individuo, constituye una herramienta de gran utilidad para analizar las relaciones de desarrollo existentes entre diferentes estructuras del organismo y delimitar así los módulos como unidades funcionales. A través del análisis de la inestabilidad en el desarrollo se destaca la importancia de analizar previamente las unidades modulares y su funcionamiento en cuanto a unidades de desarrollo y producción.

5. Funcionamiento de la planta

La consideración de una planta como un sistema de unidades iterativas organizadas en diferentes niveles jerárquicos permite la simulación de la dinámica modular intra-individual a partir del conocimiento de la estructura y del funcionamiento de los módulos de la planta. Mediante la aplicación de una aproximación basada en el individuo, se desarrolla un modelo demográfico modular como herramienta para el análisis del 'comportamiento' de la *fitness* de la planta. La puesta en marcha de los diferentes procesos del desarrollo permite establecer diferentes escenarios de análisis de la dinámica modular en relación con la *fitness* de la planta. Asimismo, dentro de este contexto surgen numerosos interrogantes acerca del significado ecológico de la organización modular que plantean nuevas perspectivas de investigación.

SARA GARCÍA FUNGAIRIÑO

Demografía modular de una planta perenne mediterránea (Retama sphaerocarpa (L.) Boiss.)

Tesis Doctoral.

Universidad Complutense de Madrid. Dpto. Interuniversitario de Ecología.

Abril de 2004

Dirección: F. López Gómez, J. M. Serrano Talavera

Publicaciones de la Tesis

López, F., Fungairiño, S. G., de las Heras, P., Serrano, J. M., Delgado, J.A. y Acosta, F. J. 2001. Age changes in the vegetative vs. reproductive allocation by module demographic strategies in a perennial plant. *Plant Ecology* 157: 13-21

López, F., Fungairiño, S. G., Serrano, J. M., de las Heras, P., Delgado, J.A. y Acosta, F. J. 2002. Analysing hierarchically-structured fitness and modular dynamics in plants: integration of concepts from population dynamics. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 5/2: 123-129

Fungairiño, S. G., López, F., Serrano, J. M., Acosta, F. J. y de las Heras, P. 2003. Structural cost of shoot modules and its implications on plant potential fitness in a Mediterranean perennial shrub, *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss. *Journal of*

Theoretical Biology 227/1: 129-136

Fungairiño, S. G., Fernández C., Serrano J. M., López F. y Acosta F. J. 2004. Developmental instability and plant potential fitness in a Mediterranean perennial plant, *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss. *Acta Oecologica* (en revisión).