

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Departamento de Ecología



**DEMOGRAFÍA MODULAR DE UNA PLANTA PERENNE
MEDITERRÁNEA**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR

PRESENTADA POR

Sara García Fungairiño

Bajo la dirección del doctor

Francisco López Gómez

Madrid, 2004

ISBN: 84-669-2470-1

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA



DEMOGRAFÍA MODULAR DE UNA PLANTA
PERENNE MEDITERRÁNEA
(Retama sphaerocarpa (L.) Boiss.)

SARA GARCÍA FUNGAIRIÑO

Madrid, 2004

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA



DEMOGRAFÍA MODULAR DE UNA PLANTA
PERENNE MEDITERRÁNEA
(Retama sphaerocarpa (L.) Boiss.)

Memoria para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas presentada
por Sara García Fungairiño

Fdo.: Sara García Fungairiño

Vº Bº Director

Vº Bº Codirector

Fdo.: Francisco López Gómez

Fdo.: José M. Serrano Talavera

Cuando se decía

"ya hacen sombra las retamas"

era indicador de que la jornada en el campo estaba finalizando,

las tareas agrícolas terminaban.

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	3
ESTRUCTURA DE LA MEMORIA DE TESIS	5
INTRODUCCIÓN	7
OBJETIVOS	11
CAPÍTULO 1. Cambio en el reparto vegetativo y reproductivo con la edad de una planta perenne mediante estrategias demográficas de los módulos	13
CAPÍTULO 2. Análisis de la <i>fitness</i> jerárquica y de la dinámica modular en plantas: integración de conceptos de la dinámica de poblaciones	31
CAPÍTULO 3. Coste estructural de las ramas y su implicación en la <i>fitness</i> potencial de un arbusto perenne mediterráneo, <i>Retama sphaerocarpa</i> (L.) Boiss.	47
CAPÍTULO 4. Análisis de la inestabilidad en el desarrollo y la <i>fitness</i> potencial en una planta arbustiva mediterránea, <i>Retama sphaerocarpa</i> (L.) Boiss.....	67
CAPÍTULO 5. Aplicación de una aproximación basada en el individuo al análisis de la dinámica modular y la <i>fitness</i> de la planta.....	83
DISCUSIÓN	103
CONCLUSIONES	107

REFERENCIAS.....109

APÉNDICE: PUBLICACIONES119

1. *Age changes in the vegetative vs. reproductive allocation by module demographic strategies in a perennial plant.*
2. *Analysing hierarchically-structured fitness and modular dynamics in plants: integration of concepts from population dynamics.*
3. *Structural cost of shoot modules and its implications on plant potential fitness in a Mediterranean perennial shrub, *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss.*
4. *Developmental instability and plant potential fitness in a Mediterranean perennial plant, *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss.*
5. *Application of an individual-based approach to the analysis of plant modular dynamics and fitness*

AGRADECIMIENTOS

La realización de esta tesis ha sido posible gracias a numerosas personas que, de forma directa o indirecta, me han apoyado en todo momento. Agradezco a todos aquellos que con su colaboración, sus consejos o sus ánimos han hecho posible que este trabajo llegue a su fin.

A los directores, José y Paco, por guiarme, aconsejarme y respaldarme en cada momento y por hacer que este trabajo no perdiera su ritmo y satisfacción hasta el final.

Al grupo de trabajo, y en especial a Paloma, por haber contribuido con su colaboración en algunas de las fases del estudio.

A los miembros del Departamento, por los numerosos consejos desinteresados que he recibido en todo momento.

A mis compañeros de trabajo en la Facultad, por constituir una fuente constante de aliento y comprensión.

A Rafa, José y Lupe, Inés y Javi, y a Sarita, por estar siempre ahí y por no perder la paciencia en los momentos críticos.

ESTRUCTURA DE LA MEMORIA DE TESIS

Esta Tesis Doctoral responde al formato de publicaciones, ya aceptado y regulado por la Facultad, y se ajusta a las normas generales establecidas.

La Tesis consta de 5 capítulos en formato de publicación científica que constituyen el tema central del trabajo. Los distintos capítulos reproducen el texto íntegro de manuscritos ya publicados o que se encuentran en proceso de revisión en revistas científicas internacionales. Por ello, se incluyen las publicaciones originales (en inglés) en el apéndice de la Tesis, en el mismo orden que los capítulos correspondientes.

Acompañando a los capítulos, se incluyen los apartados adicionales (Introducción, Objetivos, Discusión y Conclusiones) de acuerdo a las normas establecidas. Tanto la Introducción como la Discusión se han elaborado necesariamente de forma sintética y, por tanto, no son equivalentes a los apartados del mismo nombre en una Tesis tradicional. En estos apartados expongo los aspectos clave que se plantean y discuten en las distintas publicaciones de la Tesis, ya que considero que el contenido de dichos apartados en los diferentes capítulos presenta la información correspondiente seleccionada y sintetizada, complementando la información incluida en los apartados generales.

INTRODUCCIÓN

La demografía, como aproximación de estudio de las poblaciones basada en el análisis de los individuos, ha desarrollado una nueva rama de investigación con la introducción en las últimas décadas del concepto de organismo modular. La aplicación de la demografía modular a las plantas fue introducida en los años 70 por Harper y colaboradores (Harper y White 1974, White 1979, Harper y Bell 1979, Harper 1980, 1981) a partir de la integración de los estudios clásicos de morfología de las plantas y de dinámica de poblaciones. La demografía modular considera las plantas como sistemas de unidades, o módulos, que se agrupan en categorías lo suficientemente homogéneas para ser consideradas como una población. Desde entonces, numerosos trabajos han abordado el estudio de las plantas entendidas como un sistema de poblaciones de módulos.

En este contexto, las plantas son organismos constituidos por unidades iterativas o módulos, organizadas en diferentes niveles jerárquicos (Tuomi y Vuorisalo 1989b, Pedersen y Tuomi 1995,). Un **módulo** representa una unidad estructural básica repetida a lo largo del desarrollo de la planta (Harper y White 1974, White 1979, Harper 1980). Dada la amplitud del término, “existe un elemento de libertad en la elección del módulo más apropiado como objeto de estudio” (Harper 1980). Prácticamente cualquier unidad estructural bien definida dentro del individuo puede considerarse un módulo (Vuorisalo y Tuomi 1986).

El estudio del desarrollo de las plantas desde esta perspectiva nos permite plantear cuestiones acerca de la naturaleza de los procesos que tienen lugar a nivel intra-individual y de su expresión en la *fitness** de la planta (Watkinson y White 1985, Eriksson y Jerling 1990, Pedersen y Tuomi 1995, Watson *et al.* 1997, entre otros).

Como consecuencia del crecimiento modular las plantas presentan una serie de características derivadas de dicha organización, en concreto el patrón de iteratividad, especialización y organización jerárquica, que son determinantes en el análisis de los mecanismos y procesos de la dinámica modular. Durante el crecimiento modular se produce un reparto de recursos en diferente número y tipo de unidades y una interacción

* Eficacia biológica, adaptación. Se ha mantenido el término en inglés porque no se ha encontrado un vocablo equivalente en español que abarque la amplitud del concepto.

entre diferentes unidades o niveles de la organización modular cuyo análisis es clave en el estudio de los organismos modulares. Por tanto, el patrón de desarrollo resultante presenta importantes propiedades que afectan de alguna manera al modo en que se formula la teoría demográfica (Harper 1980, 1981, Watkinson y White 1985, McGraw y Garbutt 1990, Schmid 1990).

Aunque son ya numerosos los trabajos que abordan distintos aspectos de la estructura y la dinámica modular en relación con la *fitness* de la planta (p.e., Smith 1984, Lovett Doust 1989, Geber 1990, Evans y Black 1993, Diggle 1995, Fox 1995, Bonser y Aarssen 1996, Obeso 1997, Watson *et al.* 1997, Acosta *et al.* 1997, Duffy *et al.* 1999, Haase *et al.* 2000, Suzuki 2000), aún quedan muchos aspectos que requieren un análisis en detalle para conocer el modo en que el programa de desarrollo modular determina la expresión de las características de la planta y sus consecuencias sobre la *fitness*.

El esfuerzo de investigación bajo esta concepción se ha centrado principalmente en el estudio de las implicaciones ecológicas y evolutivas de la organización jerárquica modular (Watkinson y White 1985, McGraw y Garbutt 1990, Schmid 1990, Acosta *et al.* 1993). En este sentido, la determinación de las unidades de estudio plantea un primer interrogante. En principio, la estructura es el principal criterio para establecer los diferentes niveles de estudio. Pero éstos no tienen por qué coincidir con las unidades funcionales adecuadas para evaluar la *fitness*. La determinación de dichas unidades constituye un paso previo importante en el análisis de los procesos demográficos a nivel modular (Tuomi y Vuorisalo, 1989a, 1989b, Eriksson y Jerling 1990, Fagerström 1992, Acosta *et al.* 1993, Pedersen y Tuomi 1995, Wikberg, S. 1995).

En el contexto de la organización modular, esta Tesis Doctoral comprende una serie de estudios, coordinados y secuenciados en sus objetivos, que tratan de profundizar en el desarrollo teórico de la demografía modular aplicando los principios y modelos de la dinámica de poblaciones al estudio de los organismos modulares. El conjunto de los diferentes trabajos que componen la Tesis constituyen una aportación, tanto empírica como conceptual, al estudio de la demografía modular en las plantas.

La perspectiva de análisis de demografía modular que se ha desarrollado en esta Tesis Doctoral ha permitido desvelar diversos aspectos de la dinámica modular intra-individual de las plantas que considero de gran interés y relevancia -aspectos que se

comentan en los diferentes capítulos-, pero también ha tenido como consecuencia el surgimiento de nuevos interrogantes que constituyen, a mi entender, un apasionante reto futuro de investigación.

OBJETIVOS

El objetivo de esta Tesis Doctoral es profundizar en el conocimiento de los procesos demográficos intra-individuales y las consecuencias de dichos procesos en la *fitness* de un organismo modular. Para ello, se ha abordado 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.

En los sucesivos capítulos se analizan diferentes aspectos de la estructura jerárquica y la dinámica modular, en la que intervienen diferentes poblaciones de módulos con sus propias características estructurales y funcionales, en relación con la *fitness* de la planta. En los diferentes capítulos de esta Tesis Doctoral se define el módulo de forma operativa (o, sí se quiere, funcional), de acuerdo al objetivo de estudio planteado.

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, analizando esta última característica como un factor de cambio poblacional intra-individual. Los capítulos 2 y 3 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. El resultado del desarrollo modular, reflejado en la estructura de la planta, se analiza en el capítulo 4. Por último, la puesta en funcionamiento de los diferentes procesos analizados en un modelo demográfico modular sintetiza el conocimiento obtenido y permite el análisis integrado de las implicaciones de la estructura y dinámica modular en la *fitness* de la planta (capítulo 5).

Quisiera destacar finalmente que la especie sobre la que se han realizado todos los estudios incluidos en esta Tesis Doctoral (*R. sphaerocarpa*) ha constituido más un medio para abordar el análisis de la demografía modular que un objetivo específico en sí. En este sentido, *R. sphaerocarpa* ha constituido un objeto apropiado para el estudio de la organización modular, debido a su estructura simplificada y a la relativa claridad de su organización modular. Los resultados empíricos obtenidos para *R. sphaerocarpa*

muestran la aplicación de las herramientas metodológicas desarrolladas conceptualmente en esta Tesis Doctoral, pero no constituyen una demostración de éstas, que no es posible empíricamente sino en su desarrollo matemático y lógico, como queda reflejado en la exposición formal contenida en los diferentes capítulos. Por esta razón, considero que las distintas metodologías desarrolladas pueden ser, de hecho, aplicables a distintos sistemas biológicos jerárquicos con una estructura o patrón de desarrollo equiparable al de esta especie, en el sentido de la existencia de módulos funcionales vegetativos y reproductivos diferenciables.

CAPÍTULO 1

REPARTO VEGETATIVO Y REPRODUCTIVO

Cambio en el reparto vegetativo y reproductivo con la edad de una planta perenne mediante estrategias demográficas de los módulos.¹

F. López, S. G. Fungairiño, P. de las Heras, J. M. Serrano y F. J. Acosta

Departamento de Ecología, Facultad de Biología, Universidad Complutense de Madrid, 28040 Madrid, España.

Resumen

Retama sphaerocarpa (L.) Boiss. es un arbusto mediterráneo con una clara estructura modular simplificada. Las ramas terminales más jóvenes actúan como unidades del crecimiento modular, siendo capaces de producir nuevas ramas a partir de las yemas axilares basales (en la base de la rama) e inflorescencias a partir de las yemas axilares laterales. En este estudio se han analizado las características estructurales y de crecimiento potencial de estos módulos, así como sus proporciones “demográficas” en relación con el reparto del crecimiento de nuevas estructuras vegetativas y reproductivas en plantas de diferente edad. El esfuerzo reproductivo es proporcionalmente mayor en las plantas viejas que en las plantas jóvenes. Este cambio en la estrategia de reparto con la edad de la planta no se alcanza mediante cambios en los módulos (ya que mantienen un tamaño y una composición de nutrientes constantes y además muestran una inversión similar en estructuras nuevas), sino mediante una composición “demográfica” diferente en la “población” de módulos de acuerdo a su destino de desarrollo (vegetativo o reproductivo). Esto indica un alto nivel de iteratividad y un crecimiento esencialmente modular, ya que no parece que las características del individuo (edad de la planta) afecten a las características de las unidades modulares que lo integran (modo de crecimiento de las ramas).

¹ El contenido de este capítulo ha sido publicado con el título “Age changes in the vegetative vs. reproductive allocation by module demographic strategies in a perennial plant” en *Plant Ecology* (2001) 157: 13-21.

Introducción

El desarrollo de las plantas, consideradas como organismos con una construcción modular, resulta de la adición de nuevas unidades iterativas o módulos (Harper y White 1974, Harper y Bell 1979, White 1979, Waller 1986, Watkinson 1986). El crecimiento modular puede describirse como el resultado global de los diferentes destinos de desarrollo de los módulos (entendiendo como módulo una unidad de desarrollo que se repite a lo largo del crecimiento de la planta; Maillette 1982a, Watson 1986, Lovett Doust 1989, Bell 1991). Asimismo, el tipo de módulos producidos (vegetativos o reproductivos) afecta tanto al funcionamiento de la planta como a su crecimiento potencial futuro (Geber 1990, Watson *et al.* 1997, Huber *et al.* 1999 y referencias allí citadas). En este contexto, el conocimiento de la estructura demográfica de los módulos y sus posibilidades de desarrollo son dos factores de gran importancia en el estudio de las estrategias de crecimiento de las plantas.

Desde un punto de vista funcional, el análisis de las estrategias de crecimiento nos lleva al estudio de los patrones de reparto de los recursos dentro de la planta. Este aspecto ha constituido un asunto de interés común en los últimos años, especialmente en relación con el reparto entre estructuras reproductivas y vegetativas (Kawano y Masuda 1980, King y Roughgarden 1982a, 1982b, Lovett Doust 1989, Kozłowski 1992, Evans y Black 1993, Obeso 1997). En los organismos modulares, el reparto de recursos está determinado por el tipo y la frecuencia de producción de los módulos (Watson 1984, Lovett Doust 1989, Geber 1990).

En las plantas perennes, la estrategia reproductiva cambia generalmente con la edad de la planta mediante un aumento de la proporción dedicada a la reproducción (a expensas de la estructura vegetativa) (Lacey 1986, Lovett Doust 1989, Klinkhamer *et al.* 1992, Acosta *et al.* 1997). Como el número de módulos también aumenta con la edad de las plantas (Watkinson y White 1985, McGraw y Garbutt 1990, Acosta *et al.* 1997, Preston 1998), el potencial reproductivo de la planta, como individuo completo, dependerá de cómo crezcan dichos módulos, tanto en número como en tamaño (Harper 1981, Watson y Casper 1984, Fox 1995, Preston 1998).

Cuando la reproducción y el crecimiento vegetativo ocurren de forma simultánea, existe un compromiso entre ambos tipos de funciones en la planta, ya que una inversión en crecimiento vegetativo reduce la fecundidad anual (Smith 1984,

Schmid 1990, Fox 1995). Diversos autores han analizado este reparto desde un punto de vista teórico (King y Roughgarden 1982a, 1982b, Lovett Doust 1989, Schmid 1990, Maillette 1992a, Klinkhamer *et al.* 1992, Kozłowski 1992, Ashman 1994), pero muy pocos estudios empíricos específicos analizan el modo en que los módulos de las plantas contribuyen a este reparto mediante su crecimiento demográfico (Watson 1984, Geber 1990).

En este trabajo se presentan los resultados de un estudio sobre el papel que juegan las estrategias demográficas de los módulos en el reparto diferencial de recursos entre estructuras reproductivas y vegetativas en función de la edad de la planta. Concretamente se analiza cómo la retama (*Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss), una planta leñosa mediterránea, ejerce su crecimiento modular potencial para producir ramas y flores. Para ello, se analizan las características de las ramas terminales y la producción de estructuras nuevas, en términos de biomasa y composición de nutrientes, en dos poblaciones de módulos pertenecientes a dos grupos diferentes de edad de las plantas.

El objetivo de esta investigación no es determinar cómo tiene lugar dicho proceso en esta planta en particular, sino determinar la importancia de la iteratividad de los módulos y de la “demografía” modular mediante el análisis de las características estructurales y las “decisiones” de desarrollo de las unidades modulares.

Material y métodos

R. sphaerocarpa es un arbusto mediterráneo, ampliamente distribuido por toda la península Ibérica. Presenta una estructura modular muy simplificada, con hojas efímeras que duran sólo unos días. Las ramas no lignificadas son los órganos fotosintéticos. Las ramas terminales más jóvenes actúan como unidades del crecimiento modular, siendo capaces de producir ramas nuevas a partir de las yemas axilares basales e inflorescencias a partir de las yemas axilares laterales (Fig. 1). La producción de flores a partir de la yema axilar basal también es posible, aunque es un caso raro en poblaciones naturales de *R. sphaerocarpa* y no ha sido observado en este estudio. Dado el diseño estructural determinado de la rama terminal, sólo hay cuatro posibles categorías de producción de nuevas estructuras: (i) “no producción”, (ii) “sólo flores”, (iii) “sólo ramas nuevas” y (iv) “flores y ramas nuevas”.

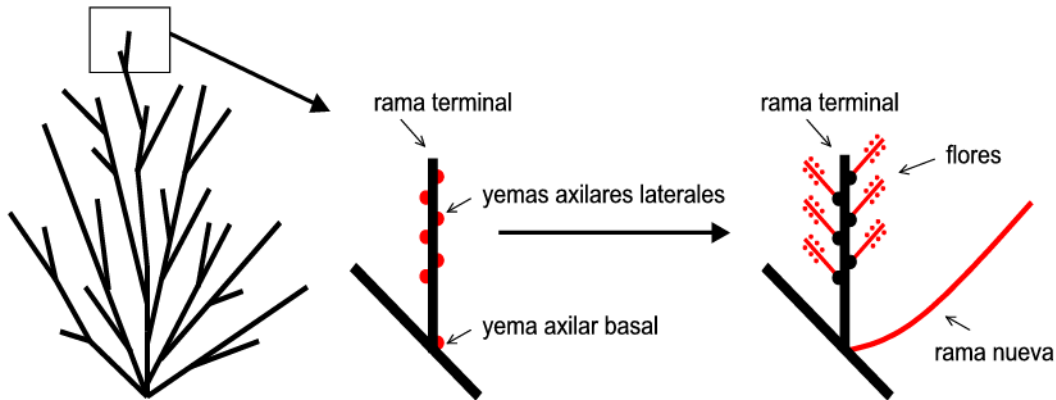


Fig. 1. Desarrollo de la rama terminal (que actúa como unidad de crecimiento modular) a lo largo de un periodo reproductivo de *R. sphaerocarpa*. Un gran número de yemas claramente apreciables (axilar basal y axilar lateral) se distribuyen en las ramas y son puntos potenciales para el crecimiento de nuevas estructuras en la planta durante la primavera y el verano.

El trabajo de campo se realizó en las proximidades de Pozuelo de Alarcón, 10 km al noroeste de Madrid (centro de España) donde *R. sphaerocarpa* crece en formaciones abiertas sobre suelos arcósicos, formando extensas poblaciones monoespecíficas.

Las muestras (ver más abajo) se recogieron durante la primavera de 1993, coincidiendo con el pico de floración de la retama. En este momento del año es precisamente cuando se produce un mayor reparto de recursos entre las estructuras vegetativas y reproductivas de las plantas.

Debido a la baja precisión del método de conteo de los anillos de crecimiento para determinar la edad en plantas de *R. sphaerocarpa*, se determinaron, en primer lugar, dos categorías claramente diferentes de diámetro del tallo (el cual está directamente relacionado con la edad de la planta) para obtener, finalmente, dos grupos de edad con escaso solapamiento. Se seleccionó un total de 60 plantas (30 plantas de cada categoría de diámetro del tallo) y se recolectaron para el posterior conteo de los anillos de crecimiento. La primera categoría de diámetros del tallo (22.4-31.4 mm) correspondió a plantas comprendidas en un intervalo de edades de 12-17 años, y la segunda (16.2-18.7 mm) a 5-10 años, referidas en lo sucesivo como plantas viejas y plantas jóvenes, respectivamente. Las estimas obtenidas de las categorías de edad resultantes son consistentes con las obtenidas para la misma especie por Pugnaire *et al.* (1996).

Basándose en las estimas obtenidas de edad de las plantas, se seleccionaron al azar 155 plantas de cada grupo de edad y se marcaron antes del inicio del periodo de crecimiento (un total de 310 plantas). Para obtener una buena representación de los módulos producidos por planta, se observaron 50 ramas terminales de cada planta seleccionada y se registró el tipo de estructuras nuevas producidas (ramas nuevas y/o flores) en cada rama terminal. La proporción media de las diferentes estructuras producidas por planta en los dos grupos de edad se comparó mediante un test χ^2 (bajo la hipótesis nula de no presentar diferencias significativas entre ambos grupos).

Con el fin de analizar las estrategias de reparto de los módulos, se recogieron dos muestras complementarias de ramas terminales de las plantas ya seleccionadas. En la primera muestra, se eligió una rama terminal de cada planta marcada (155 de cada categoría de edad) y se registró el tipo de estructuras producidas (para evitar la pseudorreplicación (Hurlbert 1984) y la dependencia de las observaciones en los comparaciones estadísticas, sólo se seleccionó una única rama terminal por individuo). Cada rama terminal, junto con sus estructuras nuevas producidas, fue recolectada y separada en sus diferentes fracciones -rama terminal, ramas nuevas y flores- con el fin de calcular la producción de biomasa (estimada como peso seco) de cada fracción.

En treinta de estas plantas (15 de cada categoría de edad) se seleccionó al azar una segunda rama terminal para analizar la composición de nutrientes de las diferentes fracciones de cada módulo. Las fracciones se secaron, pesaron y trituraron para realizar los análisis químicos. La concentración total de nitrógeno (N) se determinó mediante el análisis Kjeldahl, mientras que el resto de las concentraciones de los elementos considerados (P, K, Ca, Na, Mg) se analizaron de acuerdo con la metodología descrita en Walsh (1971). El contenido de nutrientes se expresó en porcentaje de peso seco.

El reparto entre estructuras vegetativas y reproductivas dentro de la rama terminal se analizó mediante una tabla de contingencia para cada categoría de edad. De esta forma, se puede testar bajo la hipótesis nula de independencia si existe una relación significativa entre la producción de los diferentes tipos de estructuras producidas (ramas nuevas o flores) en cada módulo. La significación de cada celda de la tabla de contingencia respecto al valor total del estadístico se analizó mediante la contribución *post hoc* de cada celda.

La biomasa y la composición de nutrientes de cada fracción de la rama terminal

en plantas viejas y jóvenes se contrastó mediante un test de la t o de Mann-Whitney (caso no paramétrico), separando la fracción productiva (rama terminal) de las fracciones nuevas producidas (flores y ramas nuevas). Este test nos permite comparar los valores medios de biomasa producida y composición de nutrientes de las diferentes fracciones en los dos grupos de edad de las plantas.

La proporción de biomasa vegetativa o reproductiva producida por cada tipo de rama terminal (Pb_i) se calcula como:

$$Pb_i = (N_i \cdot p_i) / \sum_{i=1}^n (N_i \cdot p_i)$$

donde p_i = peso medio de cada fracción; N_i = número de módulos que producen estructuras nuevas; i = diferentes categorías de estructuras nuevas producidas por la rama terminal: sólo flores, sólo ramas nuevas y flores y ramas nuevas.

Las relaciones entre la producción de biomasa de las diferentes fracciones se analizaron mediante análisis de regresión, lo que nos permite evaluar las diferencias en la producción de biomasa de las estructuras nuevas (flores y ramas nuevas) en módulos que producen sólo un tipo de estructura o ambos tipos de forma simultánea.

Resultados

La proporción media de módulos por planta para cada categoría de edad se muestra en la Fig. 2. Tanto en las plantas viejas como en las jóvenes, el porcentaje de ramas terminales que producen estructuras nuevas es elevado (88% y 86% para plantas viejas y jóvenes, respectivamente). Sin embargo, entre ambos grupos de edad existen diferencias significativas en la proporción de ramas terminales que dan lugar a cada categoría de producción de estructuras nuevas (no producción, sólo flores, sólo ramas nuevas y flores y ramas nuevas) ($\chi^2 = 26.742$, $p < 0.001$; hipótesis nula: no hay diferencias en las proporciones; ver Fig. 2). Aunque una gran proporción de ramas terminales produce sólo flores en ambos grupos de edad, las plantas jóvenes presentan una mayor proporción de ramas terminales que dan lugar sólo a ramas nuevas. Esta es la causa de las diferencias significativas entre ambos grupos de edad, ya que las proporciones de las otras dos categorías de producción (no producción y flores y ramas nuevas) son similares en plantas viejas y jóvenes.

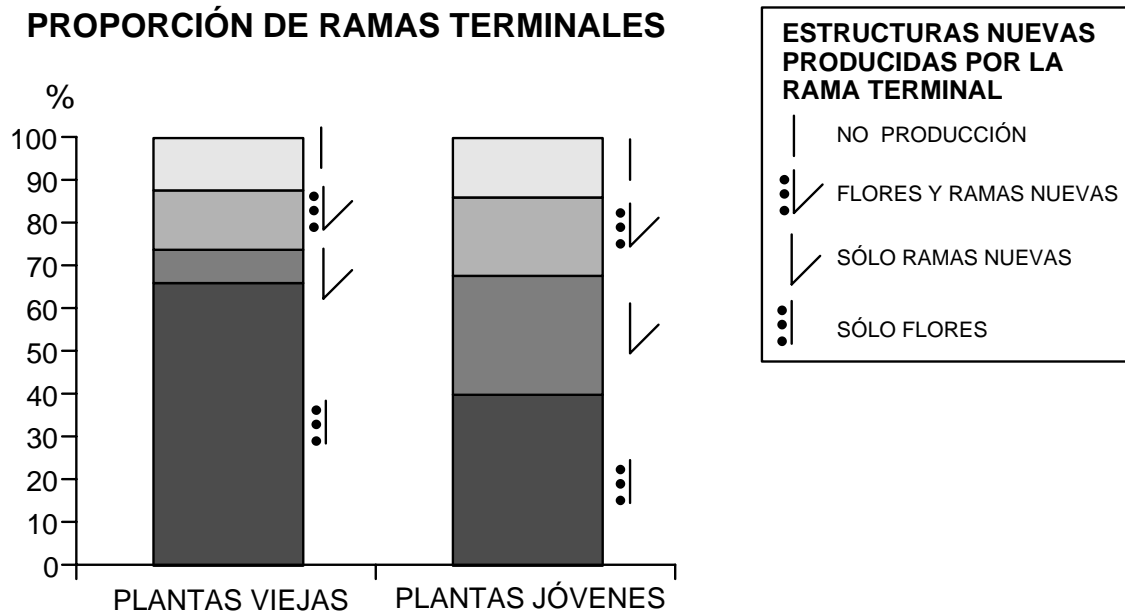


Fig. 2. Proporción media observada de ramas terminales que dan lugar a las diferentes categorías de producción de nuevas estructuras en plantas viejas y jóvenes de *R. sphaerocarpa* (n = 7750 ramas terminales por cada categoría de edad).

El análisis del reparto entre el crecimiento reproductivo y vegetativo a nivel modular muestra una relación inversa significativa entre la producción de ambos tipos de estructuras (flores y ramas; Tabla 1). A pesar de que la rama terminal puede producir tanto flores como ramas nuevas, hay una preferencia significativa por producir sólo un tipo de estructura (flores en plantas viejas y ramas nuevas en jóvenes). Esta preferencia es consistente con las proporciones medias de estructuras producidas por la rama terminal en plantas viejas y jóvenes (ver Fig. 2).

Tabla 1. Frecuencias observadas de estructuras nuevas (RN = Ramas Nuevas, F = Flores) producidas en plantas viejas y jóvenes de *R. sphaerocarpa* (significación de la contribución *post hoc* de cada celda: ** 0.05 > p > 0.01, *** 0.01 > p > 0.001).

PLANTAS VIEJAS				PLANTAS JÓVENES			
	RN	No RN	totales		RN	No RN	totales
F	21 (-**)	102 (+**)	123	F	27 (-***)	61 (+***)	88
No F	13 (+**)	18 (-**)	31	No F	42 (+***)	22 (-***)	64
totales	34	120	154	totales	69	83	152
$\chi^2 = 7.51$ p < 0.01 g.l.=1				$\chi^2 = 16.87$ p < 0.001 g.l.=1			

Las comparaciones de biomasa entre los módulos de plantas viejas y jóvenes indican que ni la biomasa ni la composición de nutrientes de la rama terminal están relacionadas con la edad de la planta. No hay diferencias significativas en el peso seco de las diferentes fracciones (flores, ramas nuevas o flores y ramas nuevas) producidas por módulo entre ambos grupos de edad (Tabla 2). Los valores medios de la composición de nutrientes de las distintas fracciones consideradas tampoco difieren entre plantas viejas y jóvenes (Tabla 3). Pugnaire *et al.* (1996) obtuvieron resultados similares para las concentraciones de N y P en las ramas nuevas de *R. sphaerocarpa*.

Tabla 2. Peso medio (\pm EE) de la rama terminal y de las diferentes estructuras nuevas producidas por cada tipo de módulo (flores, ramas nuevas y flores más ramas nuevas) para plantas viejas y jóvenes. El valor del test de la t corresponde a la transformación de la raíz cuadrada de las variables (n.s.= no significativo).

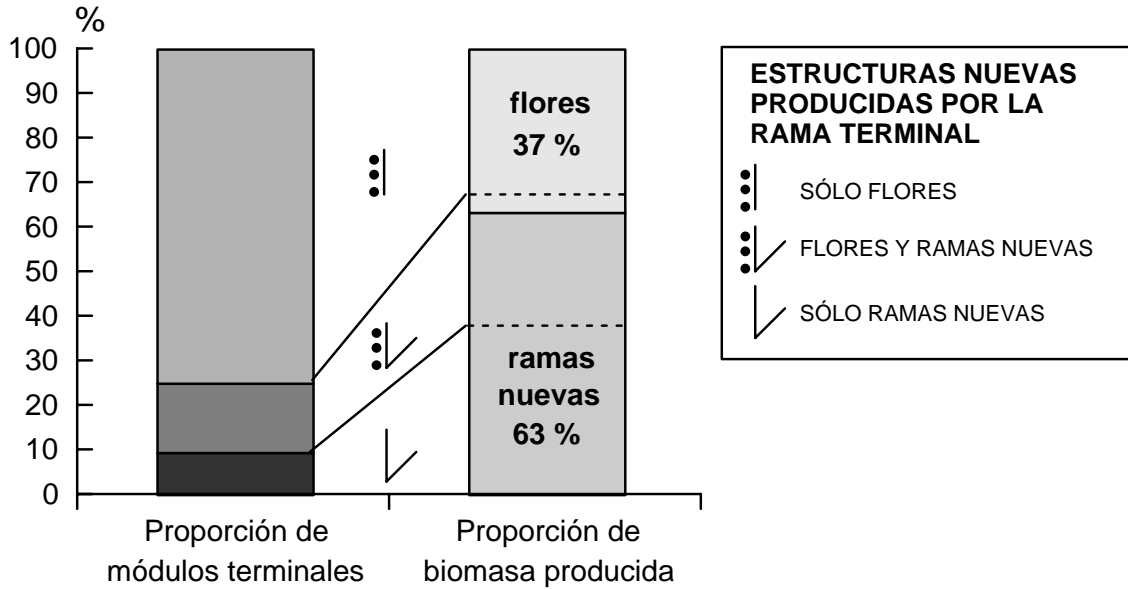
	PESO MEDIO (\pm EE) (g)		t	p
	PLANTAS VIEJAS	PLANTAS JÓVENES		
RAMA TERMINAL	0.116 (\pm 0.005)	0.110 (\pm 0.005)	0.83	n.s.
FLORES	0.057 (\pm 0.005)	0.046 (\pm 0.005)	1.97	n.s.
RAMAS NUEVAS	0.335 (\pm 0.072)	0.506 (\pm 0.084)	-0.74	n.s.
FLORES + RAMAS NUEVAS	0.196 (\pm 0.037)	0.224 (\pm 0.024)	-0.96	n.s.

Tabla 3. Valores de la U de Mann-Whitney y porcentajes medios (g/100g \pm EE) de los componentes químicos de plantas viejas (V) y jóvenes (J) en las diferentes fracciones de los módulos de la planta (n = 30 para cada fracción). El test de Mann-Whitney no es significativo en ninguno de los casos.

	N	P	K	Ca	Na	Mg
RAMA	U = 144.0	U = 154.5	U = 154.5	U = 144.0	U = 112.5	U = 135.0
TERMINAL	V: 2.280 (\pm 0.206) J: 2.520 (\pm 0.269)	V: 0.134 (\pm 0.009) J: 0.118 (\pm 0.008)	V: 0.640 (\pm 0.024) J: 0.720 (\pm 0.037)	V: 1.130 (\pm 0.175) J: 0.900 (\pm 0.084)	V: 0.007 (\pm 0.001) J: 0.007 (\pm 0.001)	V: 0.194 (\pm 0.063) J: 0.140 (\pm 0.020)
FLORES	U = 130.5	U = 117.0	U = 121.5	U = 117.0	U = 135.0	U = 121.5
	V: 3.000 (\pm 0.032) J: 3.020 (\pm 0.037)	V: 0.308 (\pm 0.015) J: 0.288 (\pm 0.025)	V: 1.700 (\pm 0.077) J: 1.720 (\pm 0.073)	V: 0.594 (\pm 0.020) J: 0.648 (\pm 0.086)	V: 0.006 (\pm 0.001) J: 0.007 (\pm 0.001)	V: 0.274 (\pm 0.024) J: 0.274 (\pm 0.025)
RAMAS	U = 117.0	U = 135.0	U = 130.5	U = 117.0	U = 153.0	U = 126.0
NUEVAS	V: 2.680 (\pm 0.092) J: 2.800 (\pm 0.253)	V: 0.250 (\pm 0.017) J: 0.262 (\pm 0.013)	V: 1.780 (\pm 0.058) J: 1.860 (\pm 0.093)	V: 0.560 (\pm 0.029) J: 0.560 (\pm 0.051)	V: 0.004 (\pm 0.001) J: 0.007 (\pm 0.001)	V: 0.198 (\pm 0.019) J: 0.196 (\pm 0.019)

Como no existen diferencias significativas entre la biomasa o la composición química de los módulos entre plantas viejas y jóvenes, las proporciones de las ramas terminales que dan lugar a los diferentes tipos de crecimiento vegetativo o reproductivo presentan, por tanto, un valor neto en la comparación de plantas viejas y jóvenes (es decir, los módulos pueden considerarse de forma más correcta como unidades iterativas del crecimiento modular). Cuando se considera de forma conjunta la proporción de módulos que dan lugar a algún tipo de crecimiento nuevo y la biomasa estimada (peso seco) producida por módulo, las plantas de diferente edad muestran valores muy diferentes (Fig. 3). Mientras que las plantas viejas obtienen proporciones equivalentes de su biomasa nueva de los tres tipos de módulos “productivos”, las plantas jóvenes están muy desproporcionadas, ya que obtienen una gran proporción de su biomasa nueva de módulos que solo producen ramas nuevas. El esfuerzo reproductivo, expresado como tasa entre los porcentajes de biomasa reproductiva y vegetativa (ver Fig. 3), se incrementa en cuatro con la edad de la planta (esfuerzo reproductivo = 0.587 y 0.162 para plantas viejas y jóvenes, respectivamente).

(a) PLANTAS VIEJAS



(b) PLANTAS JÓVENES

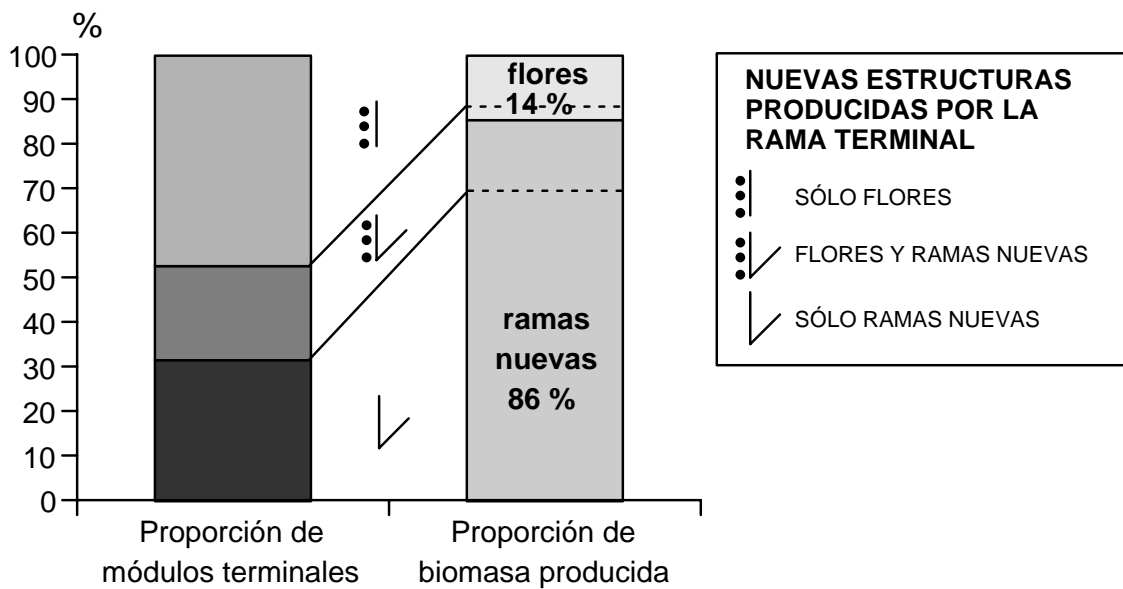


Fig. 3. Correlación gráfica de las proporciones de cada tipo de módulos que producen estructuras nuevas y sus correspondientes biomásas reproductivas y vegetativas en (a) plantas viejas y (b) plantas jóvenes de *R. sphaerocarpa*.

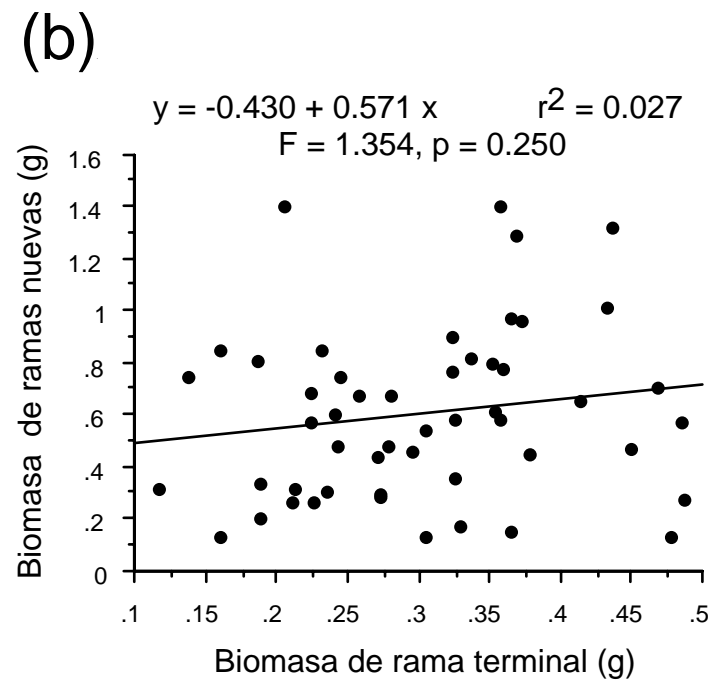
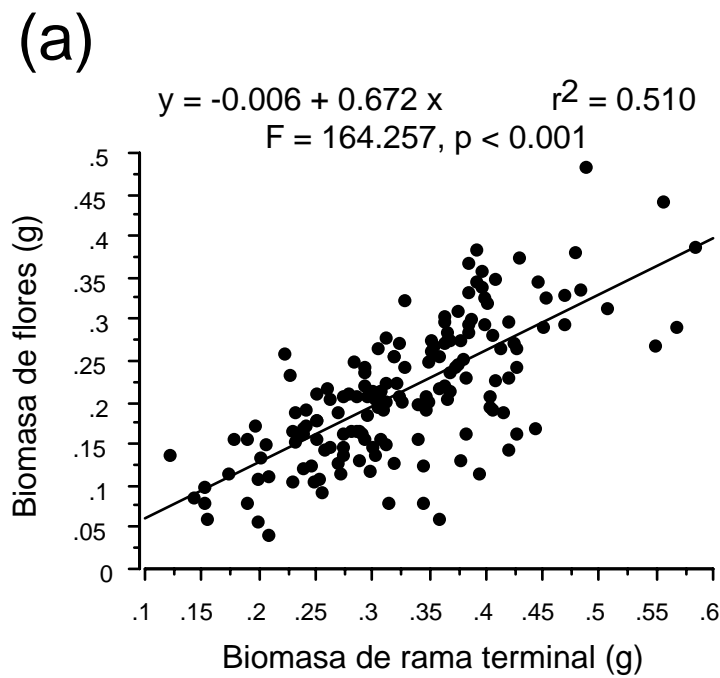


Fig. 4. Relación entre la biomasa de la rama terminal y la biomasa de las nuevas estructuras que produce: (a) módulos que tienen sólo flores, (b) módulos que tienen sólo ramas nuevas. Las variables utilizadas en el análisis de la regresión han sido transformadas con la raíz cuadrada.

La biomasa producida de flores muestra una relación positiva con la biomasa de las ramas terminales (Fig. 4a). Sin embargo, esto no ocurre con la biomasa producida de ramas nuevas (Fig. 4b). Las inversiones de biomasa en estructuras nuevas difieren claramente entre las diferentes categorías de producción consideradas (0.469 ± 0.068 , 0.211 ± 0.020 y 0.057 ± 0.004 g para ramas nuevas, flores y ramas nuevas y flores respectivamente; promedio de los dos grupos de edad). Por tanto, una rama terminal que sólo produce ramas nuevas es equivalente, en cuanto a inversión de biomasa, a ocho ramas terminales que producen sólo flores.

Los módulos que producen sólo ramas nuevas o sólo flores producen, de forma significativa, más biomasa de estas fracciones que los módulos que producen ambas estructuras de forma simultánea (Tabla 4). Esto sugiere la existencia de una limitación parcial a nivel de módulo de los recursos dedicados al crecimiento y de un reparto de estos recursos en las estructuras nuevas producidas (aunque también podría ser consecuencia de un efecto hormonal). Este reparto diferencial de recursos tiene lugar exclusivamente cuando los módulos producen sólo ramas nuevas o sólo flores, ya que no hay una relación significativa entre la biomasa de las flores y la de las ramas nuevas en los módulos que producen ambas estructuras (Fig. 5).

Tabla 4. Comparación del peso medio de (a) ramas nuevas y (b) flores entre los diferentes módulos productivos en plantas de *R. sphaerocarpa*.

(a) PESO DE RAMAS NUEVAS (g)				
PRODUCCIÓN	Media (\pm EE)	g.l.	t	p
Ramas nuevas	0.469 (\pm 0.068)	102	3.42	< 0.001
Flores + ramas nuevas	0.182 (\pm 0.020)			
(b) PESO DE FLORES (g)				
PRODUCCIÓN	Media (\pm EE)	g.l.	t	p
Flores	0.057 (\pm 0.004)	121	3.62	< 0.001
Flores + ramas nuevas	0.029 (\pm 0.006)			

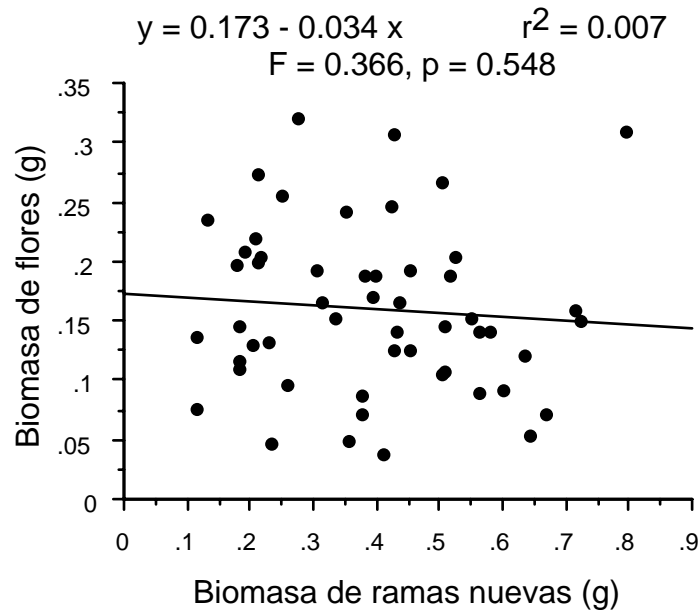


Fig. 5. Relación entre la biomasa de las flores y la biomasa de las ramas nuevas en módulos que producen ambas estructuras de forma simultánea. Las variables utilizadas en el análisis de la regresión han sido transformadas con la raíz cuadrada.

Discusión

La plasticidad en el tamaño y la fecundidad de las plantas depende en gran medida de la enorme variación en el número de módulos de un individuo genético (Harper y Bell 1979, Maillette 1992a, 1992b). Como destacan McGraw y Garbutt (1990), si las características de las unidades modulares se mantienen constantes, el crecimiento de la planta puede medirse mediante el crecimiento neto de la población de módulos. Los resultados de este estudio indican que la unidad básica de crecimiento modular en *R. sphaerocarpa* (la rama terminal) no cambia sus características estructurales -tamaño y composición química- con la edad de la planta. En relación con estas características estructurales y funcionales, se puede concluir a partir de los resultados que los módulos de *R. sphaerocarpa* pueden considerarse como unidades iterativas equivalentes, independientemente de la edad de la planta.

En un contexto arquitectónico, a lo largo del desarrollo de la planta tiene lugar un proceso de “repetición” (*sensu* Hallé 1986). Las plantas viejas son ampliaciones, en número de módulos, de las plantas jóvenes. En un contexto funcional, sin embargo,

este aumento en el número de módulos va también acompañado de un cambio en la demografía modular. Las plantas de *R. sphaerocarpa*, en general, tienen un crecimiento mixto, vegetativo y reproductivo, con mayor energía dedicada a la reproducción según aumenta la edad de la planta. Sin embargo, según reflejan los módulos, hay una estrategia diferente de inversión en el crecimiento dependiendo de la edad de la planta: en las plantas jóvenes predomina el crecimiento vegetativo y en las viejas, el reproductivo.

Estos cambios en el patrón de reparto del crecimiento nuevo con el desarrollo de la planta constituyen un fenómeno bien conocido en muchas especies de plantas (Harper y Bell 1979, Lovett Doust 1989, Lacey 1986, McGraw y Garbutt 1990, Kozlowski 1992, Pugnaire *et al.* 1996). Lovett Doust (1989) explica esta transición de una estrategia vegetativa a otra reproductiva como una consecuencia del tamaño de la planta: una reproducción temprana, a expensas del crecimiento vegetativo, reduce la supervivencia y la fecundidad de la planta, haciendo que la selección favorezca un crecimiento vegetativo en plantas jóvenes y un mayor esfuerzo reproductivo en plantas viejas. Este mecanismo de selección es especialmente relevante en *R. sphaerocarpa*, ya que las estructuras vegetativas actúan no sólo como unidades estructurales (conexiones vasculares, soporte estructural y posicionamiento de nuevas estructuras), sino también como unidades fotosintéticas.

A pesar de todo, tal cambio ontogenético en la estrategia de reparto, expresado en los cambios medidos en el individuo completo, no es, obviamente, exclusivo de los organismos modulares (Kozlowski 1992, Yampolsky y Ebert 1994, Braby y Jones 1995, Shykoff y Müller 1995, Langley y Clutton-Brock 1998). Lo que es relevante para la modularidad, entendida como un tipo particular de diseño estructural repetitivo para formar individuos, es el grado de iteratividad y el comportamiento demográfico (en términos del destino de desarrollo) de las unidades que construyen el organismo y dan lugar a cualquier cambio del crecimiento. Un aumento proporcional en el esfuerzo reproductivo con la edad puede obtenerse a través de cambios en las características de los módulos, en el número de módulos que dan lugar a los diferentes tipos de crecimiento posible o por una combinación de ambos. Cuanto más constantes son las características de los módulos (cuanto más iterativos) con la edad de la planta, más estrictamente modular puede considerarse el organismo.

Los resultados de este estudio nos permiten valorar y diferenciar la importancia de la contribución de estas dos causas de variación en el cambio del reparto observado en las plantas. Como los módulos se mantienen constantes en sus características estructurales y funcionales (por lo menos, en biomasa, composición de nutrientes y producción de crecimiento nuevo), el aumento del esfuerzo reproductivo en *R. sphaerocarpa* es atribuible principalmente a la suma de numerosas “decisiones” que se repiten a nivel de la rama. Las plantas de diferente edad están formadas por “poblaciones” equivalentes de unidades modulares iterativas y, por tanto, únicamente difieren en el tamaño de la “población” (número de módulos por planta) y en la composición “demográfica” (proporción de módulos que dan lugar a las diferentes estructuras), pero no en las características del crecimiento de cada módulo. Esto indica un alto nivel de iteratividad y un crecimiento esencialmente modular, ya que las características de los individuos (edad de las plantas) no parecen afectar a las características de las unidades modulares que lo integran (crecimiento de las ramas).

Además, las “decisiones” de desarrollo de los módulos parecen tener un carácter alternativo, ya que la mayoría de ellos únicamente dan lugar a crecimiento nuevo vegetativo o a reproductivo. Nuestros resultados sugieren también que la decisión debe estar relacionada con el funcionamiento de la producción de crecimiento nuevo a partir de las ramas terminales, ya que tanto las ramas nuevas como las flores alcanzan valores mayores de biomasa cuando crecen solas. Una diversificación similar de recursos entre las diferentes estructuras productivas se ha encontrado en otras especies de plantas (Harper 1981, King y Roughgarden 1982a, Ashman 1994). Este nivel de especialización “individual” relativa para la producción de crecimiento nuevo, realza la importancia de los cambios demográficos producidos en la “población” de módulos para el cambio ontogenético de la estrategia de reparto de los recursos en las plantas.

Finalmente, recalcar que la iteratividad modular no implica necesariamente que todos los módulos sean idénticos. Los módulos de *R. sphaerocarpa* son, en realidad, heterogéneos, tanto en sus características estructurales (variación en la biomasa y en los porcentajes de composición de nutrientes) como en su producción (directamente relacionado con su tamaño en el caso de crecimiento nuevo reproductivo), pero mantienen esta heterogeneidad en plantas de diferentes edades.

A través del estudio específico de esta planta, creemos que los resultados de este

trabajo detallan un aspecto esencial de la investigación sobre la modularidad: la valoración estructural y funcional de la importancia de la iteratividad y la significación de la demografía modular. Creemos que este tipo de aproximación constituye un campo muy fructífero para la investigación futura que puede dar lugar -en ciertos organismos- a una definición más adecuada de un nivel de organización intermedio dentro del organismo completo, diferente de los niveles celulares e histológicos clásicos.

CAPÍTULO 2

FITNESS JERÁRQUICA

Análisis de la *fitness* jerárquica y de la dinámica modular en plantas: integración de conceptos de dinámica de poblaciones.²

F. López, S. G. Fungairiño, J. M. Serrano, P. de las Heras y F. J. Acosta

Departamento de Ecología, Facultad de Biología, Universidad Complutense de Madrid, 28040 Madrid, España.

Resumen

Este trabajo analiza las estrategias reproductivas de un organismo modular a partir del análisis demográfico de sus unidades reproductivas. Las yemas de la estructura reproductiva de *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss., arbusto perenne con una estructura modular simplificada, se consideran como “individuos” de una población de módulos dentro de la planta. El desarrollo de las yemas da lugar a la producción de subpoblaciones de nuevas unidades (inflorescencias, flores, frutos) de un nivel jerárquico inferior. Partiendo de la analogía con la dinámica de poblaciones clásica y teniendo en cuenta las diferentes subpoblaciones de módulos que forman parte del proceso reproductivo, se analizan la *fitness* y la *fitness* jerárquica (definida mediante la integración de los niveles de desarrollo jerárquicos en la planta) a nivel de la rama terminal. La consideración de la dinámica de dichas subpoblaciones 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. El análisis del proceso reproductivo en *R. sphaerocarpa* muestra la existencia de una transición crítica en el desarrollo de yemas con flores a yemas con frutos, consecuencia de una baja tasa de supervivencia de la subpoblación de flores. A pesar de lo específico de la información empírica utilizada en esta investigación (una población específica de *R. sphaerocarpa*), el análisis de la *fitness* propuesto en esta publicación es totalmente aplicable a cualquier sistema biológico estructurado jerárquicamente, ya sea organismo modular o unitario.

² El contenido de este capítulo ha sido publicado con el título “Analysing hierarchically-structured fitness and modular dynamics in plants: integration of concepts from population dynamics” en *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* (2002) 5/2: 123-129.

Introducción

La demografía de los organismos modulares ha sido un tema clave en recientes investigaciones de la teoría ecológica, especialmente en relación con las plantas (Harper y White 1974, Harper y Bell 1979, White 1979, Harper 1980, Maillette 1982a, Maillette 1982b, Schmid 1990, Maillette 1992a, Silvertown 1987). Diversos estudios han tratado de aclarar las consecuencias de la estructura modular en el funcionamiento de la planta, y su expresión en la *fitness* (Harper 1981, Tuomi y Vuorisalo 1989a, Tuomi y Vuorisalo 1989b, Schmid 1990, Pedersen y Tuomi 1995).

En el contexto de la modularidad, una planta se considera como un sistema de unidades iterativas organizadas en diferentes niveles jerárquicos. Esta estructura jerárquica determina distintos niveles de organización, cada uno con sus propias características demográficas, que constituyen unidades potenciales a partir de las cuales se puede evaluar la *fitness* (Tuomi y Vuorisalo 1989a, Tuomi y Vuorisalo 1989b, Eriksson y Jerling 1990, Pedersen y Tuomi 1995). Las unidades para evaluar la *fitness* deben ser auto-replicativas con una distribución limitada en el espacio y en el tiempo (Wikberg 1995). Cualquier nivel dentro de la jerarquía es significativo en términos de *fitness* si influye en la supervivencia y la fecundidad de las unidades descendientes (Acosta *et al.* 1993). En las plantas superiores, la rama, o nivel básico de interacción (Tuomi y Vuorisalo 1989b), constituye el nivel reproductivo a través del cual los efectos netos de la selección fenotípica multi-nivel son transmitidos a generaciones futuras. Por tanto, la rama, como unidad modular, se considera la unidad reproductiva básica (Tuomi y Vuorisalo 1989a).

Como consecuencia del crecimiento modular, el esfuerzo reproductivo de la planta se subdivide en diferente número y tipo de módulos de distinto nivel jerárquico (inflorescencias, flores, frutos), que hacen del proceso reproductivo un complejo sistema de “decisiones” integradas (inversiones secuenciales en diferentes estructuras). Por tanto, la fecundidad de la planta está determinada por el número de módulos dedicados a la reproducción, y depende del número y del éxito de los módulos reproductivos, es decir, de la producción y supervivencia de los módulos en la planta (Lovett Doust y Eaton 1982, Preston 1998). Por analogía, en el contexto de la dinámica de poblaciones, la *fitness* (entendida como contribución reproductiva a generaciones futuras) se expresa clásicamente en términos de supervivencia y reproducción de los

individuos (Silvertown 1987, Tuomi y Vuorisalo 1989a), lo que puede considerarse equivalente a la abundancia y persistencia de los módulos en las plantas (Eriksson y Jerling 1990).

La consideración de la dinámica de dichas “subpoblaciones” de módulos de la planta nos permite el análisis de las estrategias de reparto y división del esfuerzo reproductivo (medido por el número de unidades modulares producidas (Yodzis 1989)) y sus consecuencias en la *fitness* de la planta. Debido a la organización de la estructura modular y al desarrollo de los módulos en la planta (que constituyen diversas unidades incluidas en los estados secuenciales de desarrollo y que presentan una organización jerárquica), el conocimiento de la dinámica poblacional intra-individual (que puede considerarse como una secuencia de “decisiones” de desarrollo en el tiempo y en el espacio) y su expresión en términos de *fitness*, requieren un análisis integrado de la organización jerárquica y de la demografía de los módulos reproductivos.

Aunque varias investigaciones recientes sobre demografía modular han tratado el análisis de la organización jerárquica de los módulos, especialmente en relación con el análisis de la selección fenotípica (p.e., Tuomi y Vuorisalo 1989a, Tuomi y Vuorisalo 1989b, Eriksson y Jerling 1990, Acosta *et al.* 1993, Pedersen y Tuomi 1995, Vuorisalo *et al.* 1997) y con el estudio de las estrategias reproductivas de reparto de recursos (Acosta *et al.* 1997, Venable 1997), son necesarios más estudios para conocer la importancia de los módulos en el proceso reproductivo de los organismos modulares (poblaciones de módulos estructuradas jerárquicamente).

En esta publicación se presentan los resultados de un estudio sobre la reproducción de una planta arbustiva mediterránea (*Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss.) a partir del análisis demográfico de sus unidades reproductivas. Se analizan las consecuencias de dichas estrategias en la *fitness* de la planta teniendo en cuenta los diferentes niveles jerárquicos o “subpoblaciones” de módulos que contribuyen al rendimiento reproductivo de la planta. Esta investigación trata de avanzar en el análisis teórico de la demografía modular mediante la aplicación, por analogía, de los principios y modelos clásicos de la dinámica de poblaciones y mediante la incorporación de la variación temporal de las características demográficas en la población de módulos.

Material y métodos

El trabajo de campo se llevó a cabo en 1993 en una población de *R. sphaerocarpa* situada en las proximidades de Pozuelo de Alarcón, a 10 km al noroeste de Madrid (centro de España). De una muestra de 100 plantas seleccionadas al azar, se marcó, igualmente al azar, una única rama terminal por planta para su posterior seguimiento semanal a lo largo de un periodo reproductivo completo, desde marzo (época en que comienza el crecimiento anual) hasta agosto (cuando los frutos han madurado y permanecen aún en la rama terminal).

R. sphaerocarpa (Fam. Fabaceae) es un arbusto perenne con una estructura modular muy simple. Es un arbusto sin hojas, con tallos verdes fotosintéticos que presentan una estructura iterativa fácilmente discernible. La rama terminal constituye la unidad modular básica de desarrollo. En cada periodo de crecimiento anual, las yemas laterales de las ramas terminales del año anterior desarrollan inflorescencias. Cada yema produce de una a cuatro inflorescencias con numerosas y pequeñas flores polinizadas por insectos.

Para realizar el análisis comparativo del desarrollo, en este estudio se consideran las yemas de *R. sphaerocarpa* como “individuos” de una “población” de módulos dentro de la planta. El desarrollo de las yemas da lugar a la producción de “subpoblaciones” de nuevas unidades o “individuos” modulares (inflorescencias, flores y frutos) de nivel jerárquico inferior, con sus propias características demográficas. Los niveles jerárquicos considerados en *R. sphaerocarpa* son: Nivel I: población de yemas, Nivel II: subpoblación de inflorescencias, Nivel III: subpoblación de flores y Nivel IV: subpoblación de frutos. Los módulos de cada nivel son demográficamente equivalentes a los “descendientes” del nivel inmediatamente superior.

Las yemas o “individuos” modulares de cada rama terminal se analizaron con el fin de determinar los patrones demográficos de sus diferentes estados morfológicos de desarrollo hasta la producción final de frutos. En este estudio, la medida final de *fitness* (predispersiva) utilizada es el número de frutos producidos, ya que la mayoría de los frutos produce únicamente una semilla (Haase *et al.* 2000).

En cada rama terminal se contaron todas las yemas laterales y se siguieron sus destinos (muerte o desarrollo al siguiente estado) hasta el final del periodo de muestreo. En cada muestreo semanal se determinó el estado de desarrollo de las yemas de acuerdo

a categorías subjetivas fácilmente distinguibles: yema abierta, yema pequeña, yema mediana, yema grande, yema con pedúnculo, yema con flores y yema con frutos. Asimismo, se observaron las estructuras nuevas producidas, consideradas como “subpoblaciones”, registrando el número de inflorescencias por yema y el número de flores y frutos por inflorescencia. Aquellas plantas dañadas (por el viento u otros factores desconocidos) antes de producir frutos fueron excluidas del análisis (*Listwise deletion*; Scheiner y Gurevitch 1993). El tamaño final de la muestra fue de 77 ramas terminales (lo que da lugar a 577 yemas laterales).

Se calcularon las tasas medias de supervivencia de la población de yemas reproductivas en sus diferentes estados de desarrollo con el fin de construir una curva de supervivencia. Asimismo, se obtuvieron las tasas medias de supervivencia de las “subpoblaciones” de nuevos módulos reproductivos (inflorescencias y flores). Para estimar los valores de fecundidad de las “subpoblaciones” incluidas en la jerarquía de desarrollo, se obtuvieron los valores medios del número de inflorescencias por yema y de flores por inflorescencia. Como cada flor superviviente produce únicamente un fruto, la fecundidad de la “subpoblación” de flores es igual a 1.

Resultados

Fitness de la población y modularidad

La demografía clásica utiliza tablas de vida y cuadros de fecundidad estáticos o dinámicos para el estudio de poblaciones estructuradas por clases de edad o por estados de desarrollo, bien de organismos unitarios o modulares, a lo largo de su ciclo de vida. El éxito de la población y su contribución a futuras generaciones, estimada mediante su *fitness*, es función de la supervivencia y la fecundidad de los individuos, según expresa la ecuación (Silvertown 1987):

$$W_T = \sum_{x=1}^n (l_x \cdot b_x) \quad (1)$$

donde $W_T = fitness$ total; $l_x =$ probabilidad de que una unidad sobreviva desde el nacimiento hasta la edad o estado x ; $b_x =$ número medio de descendientes producidos por superviviente a la edad o estado x ; $x =$ edad o estado 1, 2, ..., n de la población.

En los organismos modulares, la organización jerárquica de los módulos da lugar a una compleja dinámica que integra la transición de un estado de desarrollo a otro (supervivencia) y la producción de nuevas unidades modulares (reproducción). Tuomi y Vuorisalo (1989a) aplican esta expresión a los organismos modulares de manera que: Rendimiento reproductivo = Σ (número de módulos x descendencia media por módulo). Cuando la *fitness* absoluta se expresa de esta manera, el módulo se considera como la unidad básica de la selección fenotípica (Tuomi y Vuorisalo 1989a).

Sin embargo, esta estima global de la *fitness* no tiene en cuenta las diferentes trayectorias que pueden seguirse durante el desarrollo secuencial de las estructuras de la planta -incluyendo la supervivencia y la reproducción- para alcanzar un valor determinado de *fitness* (Fig. 1). El mismo valor de *fitness* puede alcanzarse con una alta supervivencia y una baja tasa reproductiva o con una baja supervivencia y una alta tasa reproductiva de los individuos modulares. Desde el punto de vista de la *fitness*, el resultado no difiere en ambos casos, pero cada uno ha requerido una inversión en crecimiento y una estrategia de desarrollo muy diferentes.

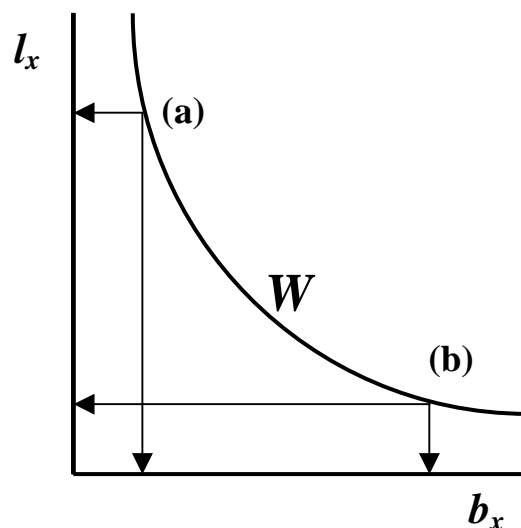


Fig. 1. Función de la *fitness*: $l_x = W_T / b_x$. Curva de *fitness* (W) constante para diferentes combinaciones de supervivencia (l_x) y reproducción (b_x). (a) alta tasa de supervivencia y baja de reproducción; (b) baja tasa de supervivencia y alta de reproducción.

Al considerar la estructura reproductiva de los organismos modulares, se observan diferentes niveles jerárquicos que constituyen estados obligados en la secuencia del desarrollo reproductivo e implican una inversión en estructuras nuevas que presentan una contribución diferencial a la *fitness* (como ocurre en las plantas superiores con la producción de flores a partir de las inflorescencias). Cada nivel de la jerarquía constituye una “subpoblación” de módulos (“individuos”) que contribuyen a la “subpoblación” del nivel inmediatamente inferior mediante su supervivencia y la producción de nuevas estructuras modulares. Por tanto, cada “subpoblación” se considera como la “descendencia” del nivel jerárquico superior.

Fitness

La consideración independiente de los diferentes niveles jerárquicos de un organismo modular proporciona un valor de *fitness* total que resulta del producto de las *fitness* parciales de cada nivel (número de supervivientes por unidad productora inicial) (Fig. 2a). La *fitness* total puede expresarse como el producto de los valores medios de supervivencia y fecundidad de cada nivel. Por ejemplo, con cuatro niveles jerárquicos tenemos:

$$W_{I \rightarrow IV} = W_I \cdot W_{II} \cdot W_{III} = (l_I \cdot b_{II/I}) \cdot (l_{II} \cdot b_{III/II}) \cdot (l_{III} \cdot b_{IV/III}) \quad (2)$$

donde l_I, l_{II}, l_{III} (equivalentes a l_x en la ecuación (1)) son las tasas de supervivencia de las unidades modulares de cada nivel hasta la reproducción, y $b_{III/I}, b_{III/II}, b_{IV/III}$ (equivalentes a b_x en la ecuación (1)) la fecundidad media de las unidades supervivientes de cada nivel. Dada la estructura jerárquica, la reproducción de un nivel da lugar a unidades del nivel inferior. Por ejemplo, $b_{III/I}$ se refiere al número de unidades modulares del nivel II producidas por cada unidad superviviente del nivel I.

Expresado de forma general para cualquier organismo estructurado jerárquicamente, la estima de la *fitness* en función de la supervivencia (l_x) y la fecundidad (b_x) de los diferentes niveles de desarrollo reproductivo sería:

$$W_{I \rightarrow n} = \prod_{x=I}^{n-1} W_x = \prod_{x=I}^{n-1} l_x \cdot b_x \quad (3)$$

donde $x = I, II, III, \dots, n$ corresponde a los diferentes niveles jerárquicos considerados. $n-1$ es el último nivel posible en el cálculo del producto, ya que da lugar a “descendencia” de nivel n (ver Fig. 2a). Esta estimación está basada en los valores empíricos de l_x y b_x , independientemente del modo en que han sido alcanzados. Es decir, no implica (y no requiere) la independencia de desarrollo entre niveles de la jerarquía.

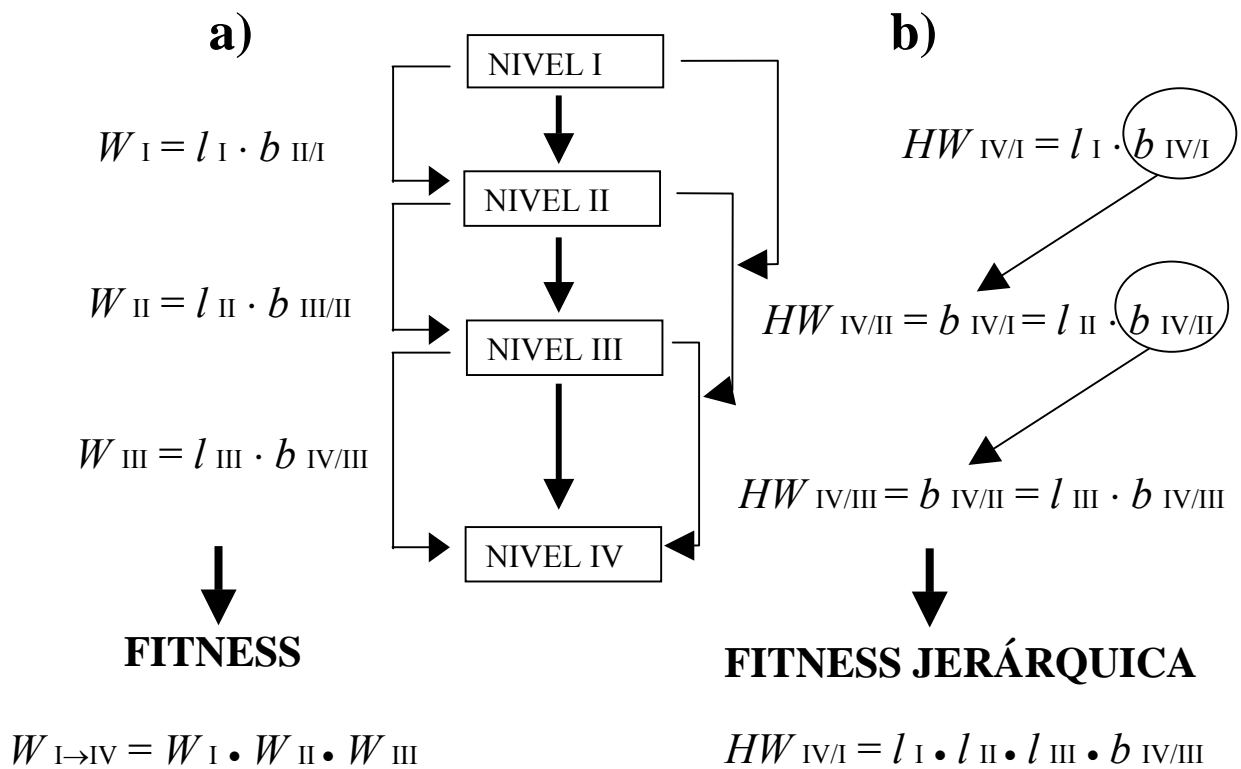


Fig. 2. Esquema que representa la estructuración de la *fitness* en los estados de desarrollo (expresados como niveles jerárquicos) de los módulos reproductivos de la planta. (a) *Fitness* (W); (b) *Fitness* jerárquica (HW) resultante de la integración de los diferentes niveles. El método se ejemplifica aquí con cuatro niveles (de I a IV, de acuerdo al desarrollo reproductivo de *R. sphaerocarpa*), pero es válido para cualquier número de niveles y, obviamente, para cualquier organismo modular o población con estados de desarrollo reproductivo claramente distinguibles.

Fitness jerárquica

La integración jerárquica de los diferentes niveles proporciona una medida de la *fitness* jerárquica. En este caso, el término b_x corresponde con el número de unidades de *fitness* del último estado de desarrollo reproductivo (frutos en nuestro caso) por unidad modular producida en cada nivel, y, por tanto, puede desglosarse en la supervivencia y la fecundidad de los niveles inferiores (Fig. 2b). Esta aproximación permite descomponer el término b_x de cualquier nivel en una secuencia de términos l_x de niveles inferiores. De esta manera, la *fitness* jerárquica puede expresarse como el producto de las supervivencias medias de cada nivel jerárquico por el valor medio de fecundidad del último nivel en la secuencia de desarrollo. Con cuatro niveles jerárquicos tendríamos:

$$HW_{IV/I} = l_I \cdot l_{II} \cdot l_{III} \cdot b_{IV/III} \quad (4)$$

Expresado de forma general (equivalente a la expresión general de la ecuación (3)), la estima de la *fitness* jerárquica sería:

$$HW_{n/I} = \left(\prod_{x=I}^{n-1} l_x \right) \cdot b_{n/n-1} \quad (5)$$

Resultados empíricos

A partir del análisis de la supervivencia de las yemas a lo largo de todo el periodo de desarrollo se obtiene una curva de supervivencia de tipo I (Begon *et al.* 1987, Silvertown 1987), con una tasa de supervivencia relativamente constante en los primeros estados de desarrollo (90-95%) y una supervivencia menor durante el estado de floración (63%) y de fructificación (10%) (todas las tasas de supervivencia se han estimado con relación al estado inicial de yemas) (Fig. 3).

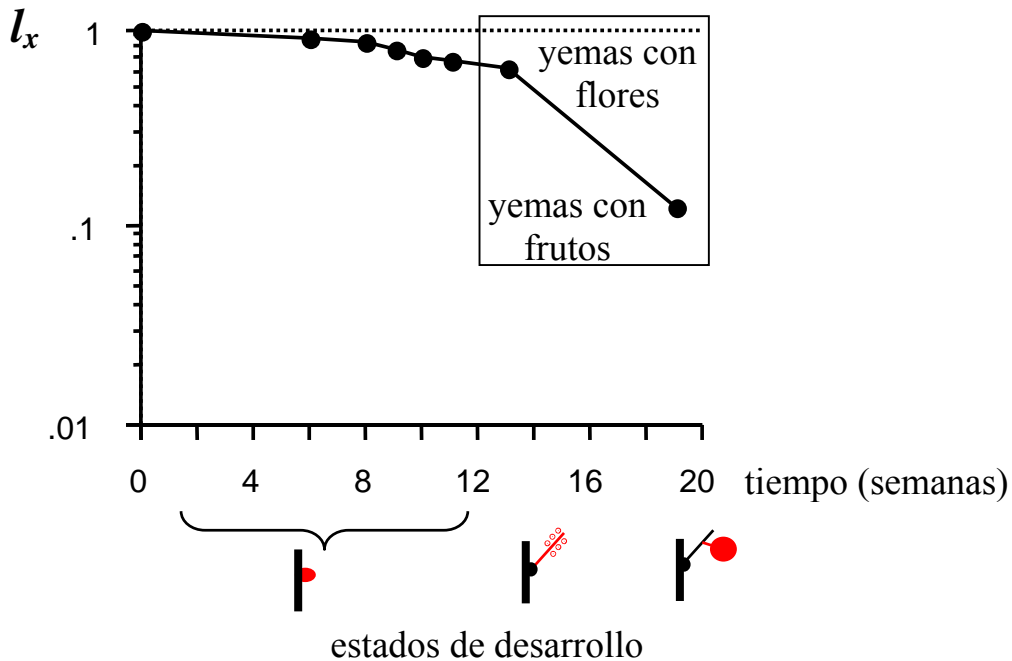


Fig. 3. Curva de supervivencia de la población de yemas estructurada por estados de desarrollo de la rama terminal de *R. sphaerocarpa* (basado en 77 ramas terminales). Tiempo = 0: inicio del periodo de crecimiento anual, en marzo. Los símbolos representan yemas, inflorescencias y flores, y frutos, respectivamente.

El análisis de las probabilidades de supervivencia de las yemas muestra diferencias significativas entre los diferentes estados de desarrollo (Kruskal-Wallis test: $H = 238.61$, $p < 0.001$). Un test *a posteriori* no paramétrico entre los estados de desarrollo consecutivos (tipo Tukey de comparación múltiple; Zar 1984) indica que las yemas con frutos son el único estado de desarrollo cuya supervivencia difiere, de forma significativa, de la supervivencia de los estados previos ($p < 0.05$), sugiriendo una transición crítica en el desarrollo de yemas con flores a yemas con frutos.

Un análisis demográfico en detalle de las inflorescencias, las flores y los frutos (flores supervivientes) nos ayuda a entender esta transición. La *fitness* total, calculada mediante el número de frutos en la rama terminal, tiene un valor neto de 0.18 unidades de *fitness* (aproximadamente un fruto por yema en la rama terminal). La Tabla 1 muestra los resultados de descomponer este valor de *fitness* total en los valores de supervivencia y fecundidad de cada “subpoblación” de módulos reproductivos, así

como el resultado de la *fitness* y la *fitness* jerárquica en cada nivel de desarrollo reproductivo. Aunque la supervivencia de las yemas hasta la producción de inflorescencias es sólo de un 70%, cada yema produce una media de 1-2 inflorescencias y cada inflorescencia una media de 10 flores. La población de módulos en el nivel III (flores) es, por tanto, 16 veces la población en el nivel I (yemas). A pesar de esta multiplicación de unidades modulares, el resultado final de módulos reproductivos (frutos) se ve muy reducido debido a la baja supervivencia de las flores.

La contribución relativa de la supervivencia y la reproducción por unidad de *fitness* en cada nivel (Fig. 4) muestra una gran diferencia entre la subpoblación de inflorescencias ($b_{x(R)}$ 100 veces mayor que $l_{x(R)}$), yemas ($b_{x(R)}$ 2.6 veces mayor que $l_{x(R)}$) y flores ($b_{x(R)}$ igual que $l_{x(R)}$).

Tabla 1. Valores medios (\pm EE) de supervivencia (l_x), fecundidad (b_x), *fitness* (W_x) y *fitness* jerárquica (HW_x) para los diferentes niveles jerárquicos considerados.

	l_x	b_x	W_x	HW_x
NIVEL I (yemas)	0.665 (\pm 0.028)	1.610 (\pm 0.056)	1.071 (\pm 0.082)	0.010 (\pm 0.002)
NIVEL II (inflorescencias)	0.971 (\pm 0.008)	10.155 (\pm 0.390)	9.860 (\pm 0.460)	0.016 (\pm 0.002)
NIVEL III (flores)	0.017 (\pm 0.002)	1 ^(*)	0.017 (\pm 0.002)	0.017 (\pm 0.002)

^(*) cada flor que sobrevive produce únicamente un fruto.

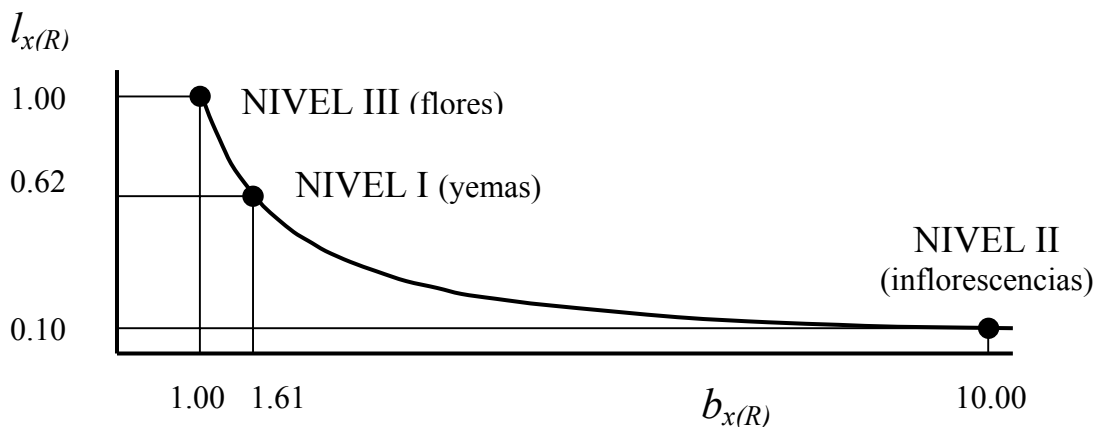


Fig. 4. Contribución relativa de la supervivencia ($l_{x(R)}$) y la reproducción ($b_{x(R)}$) por unidad de *fitness* en cada nivel de la jerarquía de desarrollo reproductivo en *R. sphaerocarpa*. Los valores de l_x y b_x han sido relativizados respecto a una *fitness* total $W_T = l_{x(R)} b_{x(R)} = 1$ en cada nivel, obteniendo así una curva de *fitness* constante.

La *fitness* jerárquica total nos indica el número de frutos por unidad modular inicial invertida, tiene un valor neto de 0.01, es decir, una unidad de *fitness* (fruto) por cien unidades modulares producidas, y proporciona un valor de probabilidad de supervivencia del sistema reproductivo completo, ya que cada flor superviviente produce únicamente un fruto ($b_{IV/III} = 1$).

Los resultados sugieren que la floración en *R. sphaerocarpa* supone enormes pérdidas, reduciendo la eficiencia del sistema reproductivo en los últimos estados del desarrollo.

Discusión

A pesar de que la construcción modular, que consiste en la adición de unidades iterativas o módulos, está muy predeterminada por limitaciones genéticas, implica una elevada plasticidad estructural (Silvertown 1987, Begon *et al.* 1987). Esta plasticidad permite que las plantas, y otros organismos modulares, puedan dividir sus recursos en respuesta a condiciones variables. Las pérdidas en un nivel superior de la jerarquía modular pueden ser compensadas mediante un aumento del número de módulos producidos en niveles inferiores sin ocasionar cambios en el rendimiento reproductivo final.

Como indican las elevadas tasas de supervivencia de las yemas en los primeros estados de desarrollo, la estrategia de inversión reproductiva de *R. sphaerocarpa* puede interpretarse, en principio, como una estrategia de “todos a desarrollarse”, con un reparto equitativo de los recursos entre las yemas de la rama terminal. Harper (1977) considera este reparto como el resultado de un aporte continuo de recursos por parte de la planta parental. Sin embargo, la supervivencia de las yemas se ve en gran parte reducida en la transición de yemas con flores a yemas con frutos, alcanzando una elevada mortalidad en los estados finales de desarrollo. La baja supervivencia en los últimos estados de desarrollo puede deberse a un elevado coste de producción de flores y frutos (Snow y Whigham 1989, Antos y Allen 1994) o una elevada mortalidad de flores y frutos debida a una competencia local (Ehrlén 1992) o a factores externos, como la polinización y la predación (Lovett Doust y Eaton 1982, Ehrlén 1991, Antos y Allen 1994).

El análisis de los módulos reproductivos de *R. sphaerocarpa* en el momento de la floración muestra un cambio hacia una estrategia de división de la inversión reproductiva en un elevado número de pequeñas unidades, diversificando el riesgo de mortalidad y aumentando la probabilidad de éxito por unidad modular (“mecanismos de dispersión del riesgo” (Eriksson y Jerling 1990) o “subdivisión del esfuerzo reproductivo de la planta” (Lovett Doust y Eaton 1982)). Esta estrategia supone una garantía frente a condiciones externas, aumentando la producción final media de frutos en cada rama terminal (Eriksson y Jerling 1990). La multiplicación de unidades en cada nivel de la jerarquía actúa como amortiguador de la producción frente a factores externos de mortalidad (Eriksson y Jerling 1990, Ehrlén 1991).

Como cada subpoblación de módulos tiene su propia tasa de “nacimiento” y “muerte”, cada una contribuye de forma diferente a la *fitness*. Aunque la selección fenotípica se describe generalmente como un proceso a nivel del organismo o módulo, incluye todos los niveles significativos para la selección fenotípica dentro de la jerarquía (Tuomi y Vuorisalo 1989b, Acosta *et al.* 1993). Debido a la organización jerárquica de las plantas, la selección natural es inherentemente un proceso jerárquico (Vuorisalo *et al.* 1997) y, por tanto, debe ser analizada en este contexto, considerando las diferentes unidades jerárquicas que contribuyen a la *fitness* y que son unidades potenciales para la selección fenotípica. La evaluación de la *fitness*, u otro parámetro reproductivo, puede dar valores muy diferentes dependiendo del nivel (coste reproductivo; Obeso 1997) o del estado de desarrollo (éxito reproductivo; Barrowclough y Rockwell 1993) que se considere.

La consideración de la organización jerárquica de los módulos en el análisis de la *fitness* es un factor clave en el estudio de las consecuencias de la dinámica modular en la *fitness* de la planta, y proporciona una metodología valiosa con la que determinar aquellos estados del desarrollo que son críticos para el éxito reproductivo de la planta. La *fitness* jerárquica y las contribuciones de la supervivencia y la reproducción por unidad de *fitness* pueden ser consideradas como medidas relativas que, de forma explícita, tienen en cuenta la naturaleza y organización jerárquica del proceso de desarrollo reproductivo. Asimismo, nos informan sobre la probabilidad de éxito a lo largo del desarrollo del sistema jerárquico completo. También constituyen una herramienta útil para la comparación relativa del funcionamiento de los diferentes

niveles de la jerarquía estudiada, independientemente de que las unidades consideradas sean módulos o individuos, proporcionando así una medida de la *fitness* de mayor detalle y significación.

La mayoría de los estudios en ecología de las poblaciones se centran exclusivamente en las consecuencias de los procesos demográficos (*fitness* absoluta), sin tener en cuenta las unidades que intervienen en ellos y los niveles en que se integran dichas unidades. Creemos que los resultados de esta investigación resaltan la importancia de considerar los diferentes niveles de cualquier población estructurada jerárquicamente y la necesidad de evaluar detenidamente la importancia de las diferentes unidades utilizadas como “individuos”, ya sean módulos en sentido amplio, organismos o incluso grupos de organismos que interactúan. Esta perspectiva no requiere una definición estricta de individuo u organismo basada en las características biológicas clásicas, sino una demostración funcional del papel que tienen las diferentes unidades en la supervivencia y la reproducción. En este sentido, la aproximación de estudio propuesta en este trabajo puede aplicarse (con el conocimiento necesario de las características biológicas del sistema considerado) al análisis de diferentes sistemas biológicos estructurados jerárquicamente, ya sea en el tiempo o en el espacio, desde organismos modulares con varios niveles jerárquicos de desarrollo, hasta individuos de una población con diferentes estados de desarrollo a lo largo de su ciclo vital o generaciones sucesivas de una población clásica.

CAPÍTULO 3

COSTE ESTRUCTURAL Y *FITNESS* POTENCIAL

Coste estructural de las ramas y su implicación en la *fitness* potencial de un arbusto perenne mediterráneo, *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss.³

S. G. Fungairiño, F. López, J. M. Serrano, F. J. Acosta y P. de las Heras

Departamento de Ecología, Facultad de Biología, Universidad Complutense de Madrid, 28040 Madrid, España.

Resumen

En este trabajo se presenta una metodología de análisis de los costes estructurales en la *fitness* potencial de una planta perenne mediterránea, *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss., desarrollada empíricamente en su sistema de ramificación jerárquico. Cada año, durante la estación de crecimiento (de marzo a agosto), la rama terminal (que constituye la unidad básica de crecimiento) desarrolla inflorescencias, flores y frutos, así como ramas nuevas (de primer, segundo y tercer orden de ramificación) que tienen el potencial de “comportarse” al año siguiente como nuevas ramas terminales. En una muestra de 100 ramas terminales seleccionadas al azar de diferentes plantas pertenecientes a una población natural de *R. sphaerocarpa*, se midieron una serie de variables morfológicas y demográficas de los módulos de la rama terminal. Asimismo, se recogieron muestras complementarias de 100 ramas de cada orden de ramificación para obtener una estima de la biomasa de las ramas terminales. En este trabajo se presenta un sencillo procedimiento de valoración del coste estructural (inversión de biomasa) en la *fitness* potencial de la planta (yemas que dan flores) como metodología para 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 valorar su influencia en la *fitness* potencial de la planta.

³ El contenido de este capítulo se encuentra en proceso de impresión con el título “Structural cost of shoot modules and its implications on plant potential fitness in a mediterranean perennial shrub, *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss” en *Journal of Theoretical Biology* (2004).

Introducción

La perspectiva modular en el estudio de las plantas ha puesto de manifiesto la importancia de analizar diferentes aspectos del funcionamiento de los módulos de la planta para conocer patrones de crecimiento e interacción con el medio que son de gran importancia para el entendimiento de los principales aspectos de la ecología de las plantas (Maillette 1982a, Porter 1983a, 1983b, Schmid 1990, Tremmel y Bazzaz 1995, entre otros).

El crecimiento de las plantas, entendido como un proceso modular, está determinado por la adición de nuevas unidades iterativas, lo que conlleva un incremento de biomasa y su disposición en el espacio (Küppers 1989). En las plantas perennes, el crecimiento modular está determinado, además de por la acumulación de biomasa, por la actividad de los meristemas (Geber 1990, Salomonson *et al.* 1994). Por tanto, el funcionamiento de la planta va a depender de la interacción entre el reparto de biomasa (la biomasa es buen indicador del contenido energético y, por tanto, de los costes de construcción de las estructuras de la planta (Griffin 1994)) y la disponibilidad de los meristemas dentro de la estructura de crecimiento (Bonser y Aarssen 1996). La dinámica de la población de yemas es, en gran parte, determinante de la arquitectura y del funcionamiento de la planta (Porter 1983a, entre otros), y depende en gran medida de la disposición espacial dentro de la planta, ya que la población de yemas en un organismo modular constituye una población estructurada espacialmente (Suzuki 2000).

Las yemas reproductivas contribuyen directamente a la *fitness* mediante la producción de flores que finalmente desarrollan frutos y semillas. Las yemas vegetativas, mediante la producción de ramas nuevas, pueden contribuir de dos maneras diferentes: bien produciendo ramas nuevas (maximizando así el número de meristemas y el tamaño de planta), bien maximizando la proporción de meristemas que dan flores (Bonser y Aarssen 1996). La dinámica de las yemas ha sido la base de la valoración de la *fitness* en plantas clonales (Fagerström 1992, Wikberg 1995) y debe de considerarse también en plantas no clonales, ya que la población de yemas no sólo es el reflejo de la historia pasada de la planta, sino que también representa el potencial para su desarrollo futuro (Watkinson 1988, y referencias allí citadas).

Los patrones de crecimiento de las plantas están determinados tanto por factores externos (como la disponibilidad de recursos) como por factores internos (como la

disponibilidad de meristemas), y el uso exclusivo de características relacionadas con la biomasa o con los recursos (medidos en forma de carbono o energía) puede ser inadecuado para interpretar dichos patrones, ya que no incorporan las limitaciones del crecimiento (Watson 1984, Salomonson *et al.* 1994, Bonser y Aarssen 1996, Duffy *et al.* 1999).

Diversos trabajos han tratado el análisis de los costes estructurales en las plantas, enfocados generalmente a la búsqueda del diseño más eficaz para desempeñar una determinada función (p.e., Givnish 1986, Morgan y Cannell 1988, Küppers 1989).

Aunque son muchos los trabajos que abordan el estudio de diferentes aspectos del funcionamiento de las plantas teniendo en cuenta su estructura modular, pocos han relacionado cuantitativamente el diseño estructural de los sistemas de ramificación con algún componente de la *fitness* de la planta (Porter 1983a, Smith 1984, Diggle 1995).

El objetivo de este trabajo es el análisis de la estructura modular de una planta perenne desde la perspectiva de la valoración de diferentes consecuencias derivadas de las limitaciones estructurales del crecimiento en la *fitness* de la planta. No se pretende desarrollar un análisis teórico y, por tanto, no se asume ningún modelo teórico específico, sino que se obtienen medidas empíricas de los patrones de reparto del crecimiento vegetativo resultantes.

A partir de estos resultados, se presenta una metodología de análisis a nivel modular que relaciona la estructura de desarrollo con la *fitness* de la planta. Teniendo en cuenta el reparto de biomasa y la disponibilidad de yemas, se calcula el coste estructural en la *fitness* potencial de la planta. Con el fin de estimar la posible variabilidad de las características morfológicas y funcionales de las unidades modulares, se analizan distintos aspectos morfológicos y demográficos de los módulos de la rama terminal de una planta arbustiva mediterránea.

El cálculo propuesto del coste estructural en la *fitness* potencial de la planta nos permite evaluar, de forma comparativa, diferentes patrones de reparto en las plantas a partir del conocimiento de su estructura modular.

Material y métodos

Retama sphaerocarpa (L.) Boiss. es un arbusto perenne con una amplia distribución en la península Ibérica y norte de África. Presenta un patrón de crecimiento

modular simple, en el que la unidad arquitectónica modular es la rama terminal (ver López *et al.* 2001). Las ramas terminales producidas en un periodo de crecimiento mantienen sus yemas latentes durante el invierno y en la primavera siguiente inician su actividad, dando lugar a dos tipos de estructuras: estructuras reproductivas (inflorescencias) y estructuras vegetativas (ramas nuevas o cladodios). Las yemas axilares laterales de la rama terminal dan lugar a inflorescencias, mientras que la yema axilar basal desarrolla ramas nuevas. La rama nueva de primer nivel generalmente desarrolla ramas nuevas de segundo y tercer nivel. Independientemente del nivel de ramificación, aquellas ramas que quedan en posición terminal se “comportarán” como ramas terminales en el siguiente periodo de crecimiento (ver Fig. 1).

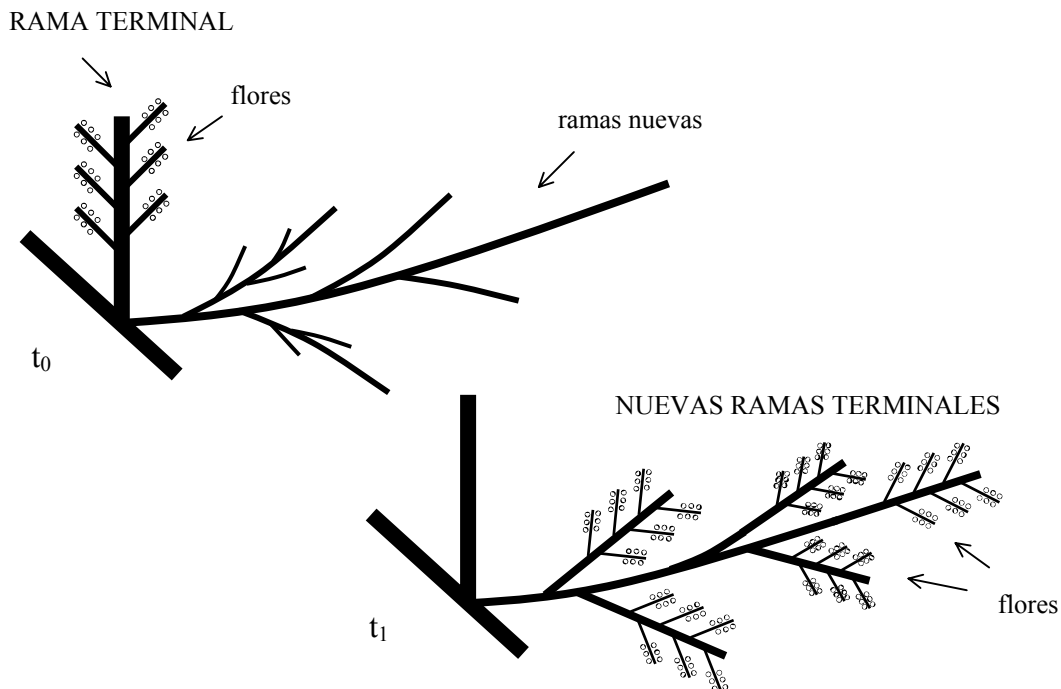


Fig. 1. Representación esquemática de la dinámica modular de la rama terminal de *R. sphaerocarpa*. En el año t_0 , las yemas axilares laterales de la rama terminal desarrollan inflorescencias y la yema axilar basal desarrolla ramas nuevas. Al año siguiente, t_1 , cada una de las ramas nuevas en posición terminal se “comportará” (en términos de desarrollo) como la rama terminal inicial, desarrollando inflorescencias laterales y ramas nuevas basales. Para proporcionar una clara representación, en el periodo de crecimiento t_1 no se han representado ni los frutos de la rama terminal (que permanecen en las ramas) ni las ramas nuevas producidas por las yemas axilares basales de las nuevas ramas terminales.

En este trabajo se define el módulo como la unidad básica de crecimiento (metámero *sensu* White 1979), formado por un nodo con una hoja, su yema axilar y el internodo asociado.

El muestreo se realizó en 1993 en una población natural de *R. sphaerocarpa* situada en Pozuelo de Alarcón, en el noroeste de la provincia de Madrid. Se realizó un muestreo no destructivo sobre 100 plantas escogidas al azar. En cada planta se marcó una rama terminal seleccionada al azar, y a lo largo del periodo de crecimiento (de marzo a agosto) se realizó un seguimiento del desarrollo de las yemas de la rama terminal, obteniendo los datos morfológicos y demográficos de la estructura de ramificación anual. En las ramas terminales se contó el número de yemas y se registró su posición relativa a lo largo de la rama y su destino de desarrollo. En el año de estudio, todas las ramas terminales desarrollaron inflorescencias, mientras que sólo un 24% del total de las ramas muestreadas desarrollaron ramas nuevas a partir de su yema axilar basal. En cada rama nueva desarrollada, de primer, segundo o tercer orden de ramificación, se midió la longitud, el número de yemas y su posición a lo largo de la rama. Con el fin de analizar la distribución espacial de las yemas, se calcularon las distancias entre yemas (longitud de los módulos) a partir de la posición de las yemas en las ramas de los tres niveles de ramificación.

Para detectar posibles diferencias entre los tres tipos de ramas en cuanto a las variables morfológicas consideradas (longitud, densidad de yemas, distancias entre yemas) se aplicó un análisis de la varianza.

El patrón de distribución de las yemas a lo largo de las ramas se calculó mediante el análisis de la distancia al vecino más próximo (*Nearest Neighbour Analysis*, Clark y Evans 1954) aplicado, en este caso, a distribuciones unidimensionales (ver Apéndice).

Con el fin de determinar si la secuencia de desarrollo de las yemas a lo largo de las ramas presenta algún patrón estructural específico, se analizó la frecuencia de desarrollo de las yemas que dan flores en la rama terminal y de las yemas que dan ramas en las ramas nuevas en función de su posición relativa dentro de las ramas.

Para obtener la relación entre la longitud y la biomasa (peso seco) en los tres tipos de ramas nuevas, se recogieron muestras complementarias de 100 ramas nuevas seleccionadas al azar de cada nivel de ramificación (ramas nuevas de 1°, 2° y 3° nivel). Se aplicó un análisis de la varianza para detectar posibles diferencias en la biomasa por unidad de longitud de los tres tipos de ramas nuevas.

Como en *R. sphaerocarpa* las ramas de primer nivel (o “*long shoots*”; ramas persistentes que se mantienen como parte de la estructura de soporte) difieren de las ramas de segundo y tercer nivel (o “*short shoots*”; ramas de carácter temporal que realizan la función fotosintética), tanto en su función como en el tiempo de persistencia (Haase *et al.* 2000), se compararon entre sí con el fin de determinar si difieren en sus características estructurales. Para ello, se contrastaron las proporciones del número total de yemas, de longitud total y de biomasa total de las ramas de primer orden (“*long shoots*”) frente a las ramas de segundo y tercer orden (“*short shoots*”).

Resultados

Coste estructural

Para analizar el coste estructural de soporte, se desarrolló un procedimiento simple de valoración del coste estructural por unidad de longitud (medido en biomasa) en relación con la *fitness* potencial de la planta (medida en número de yemas, que en estas ramas terminales, finalmente, van a desarrollar flores). Este procedimiento nos permite estimar las posibles limitaciones mecánicas impuestas por la estructura de la planta (diferente biomasa por unidad de longitud en las ramas de diferentes nivel de ramificación) sobre la *fitness*, dado que según la observación empírica, cualquier inversión en estructura conlleva una reducción proporcional en la *fitness* potencial de la planta. Así, en términos generales, en cualquier comparación de plantas con el mismo patrón de crecimiento modular (lo que implica similares limitaciones internas), el valor de la *fitness* será mayor, para una inversión equivalente en biomasa, en aquellas plantas que presenten un coste estructural mínimo -como puede ser el caso de algunas plantas acuáticas o trepadoras- en comparación con las plantas que requieren una obligada inversión en estructura de soporte -como ocurre en las plantas terrestres o erectas.

En el desarrollo del cálculo del coste estructural, partimos de la *fitness* potencial de las ramas de nivel i , expresada mediante el número de yemas por unidad de longitud: B_i . El término “potencial” destaca el hecho de que la magnitud elegida (en este caso la densidad de yemas) deberá ser posteriormente valorada de acuerdo a sus probabilidades de supervivencia y la posterior producción de otras unidades de *fitness*, como flores, frutos o semillas (trataremos este tema más adelante, pero es importante destacar aquí

que los cálculos que se presentan a continuación del coste estructural en la *fitness* no se ven afectados por la magnitud elegida).

La cantidad de *fitness* potencial que se podía haber obtenido si el nivel de ramificación i se hubiera construido igual que el nivel superior j , es:

$$L_{(i/j)} \cdot B_j$$

donde $L_{(i/j)}$ es el cociente entre la biomasa por unidad de longitud de los dos niveles de ramificación (por tanto, una magnitud adimensional) y B_j es el número de yemas por unidad de longitud del nivel j (densidad de yemas).

El coste estructural (S) en la *fitness* potencial de la planta (W) se define, por tanto, como la diferencia entre estas dos magnitudes:

$$\Delta W_{ij}(S) = B_i - [L_{(i/j)} \cdot B_j] \quad (1)$$

El coste estructural del nivel i respecto a cualquier nivel superior j nos indica la cantidad de *fitness* potencial (estimada por el número de yemas por unidad de longitud) que no se ha alcanzado porque una unidad de biomasa equivalente ha sido dedicada a estructura de soporte (ramas con más biomasa por unidad de longitud). Un valor negativo de este incremento en *fitness* indica una reducción de la *fitness* potencial por unidad de biomasa del nivel estructural de referencia, atribuido al soporte mecánico por la construcción de ramas más gruesas.

La ecuación (1), sin embargo, no sólo incluye la asunción de un coste estructural debido a limitaciones arquitectónicas ($L_{(i/j)}$), sino también el coste estructural asociado a las diferencias de desarrollo entre los niveles de ramificación (B_i vs. B_j). Si queremos estimar el coste estructural en la *fitness* potencial de la planta asociado exclusivamente a causas arquitectónicas (A), la estimación sería:

$$\begin{aligned} \Delta W_{ij}(A) &= B_i - [L_{(i/j)} \cdot B_i] \\ &= B_i [1 - L_{(i/j)}] \end{aligned} \quad (2)$$

Esta estima cuantifica los costes estructurales bajo el supuesto de mantener la misma densidad de yemas del nivel de referencia (B_i) pero distribuidas en una longitud proporcionalmente mayor de ramas.

Finalmente, el coste estructural en la *fitness* asociado exclusivamente a causas de desarrollo (D) (es decir, cuando $L(ij) = 1$), sería:

$$\Delta W_{ij}(D) = B_i - B_j \quad (3)$$

lo que cuantifica los costes bajo el supuesto de una densidad de yemas diferente pero igual biomasa por unidad de longitud en las ramas de los dos niveles comparados.

Cada una de las tres ecuaciones citadas anteriormente constituye un modelo comparativo (en cada caso se resta un término diferente a la *fitness* potencial de referencia B_i), y por tanto, las ecuaciones (2) y (3) no son aditivas. Es importante destacar también que ninguno de los modelos corresponde a una comparación con un modelo funcional teórico específico del crecimiento de las plantas (lo que es independiente y compatible con el análisis que se presenta aquí), sino que representan valoraciones empíricas de las inversiones estructurales relativas expresadas en equivalentes de *fitness* potencial.

Las estimas obtenidas a partir de estas ecuaciones son validas para la comparación por pares de cualquier nivel de ramificación i respecto a cualquier nivel superior j . Pueden aplicarse igualmente a una comparación jerárquica con un nivel de referencia i respecto a todos los niveles superiores de ramificación en la planta (desde $i+1$ hasta n) mediante la suma de las contribuciones relativas de cada uno de ellos a la *fitness*. En este caso, las ecuaciones correspondientes serían:

Estructural:

$$\Delta W_{i \rightarrow n}(S) = B_i - \sum_{j=i+1}^n L(ij) B_j N_j \quad (4)$$

Arquitectónico:

$$\Delta W_{i \rightarrow n}(A) = B_i - \sum_{j=i+1}^n L(ij) B_i N_j$$

$$= B_i [1 - \sum_{j=i+1}^n L(i,j) N_j] \quad (5)$$

De desarrollo:

$$\Delta W_{i \rightarrow n} (D) = B_i - \sum_{j=i+1}^n B_j N_j \quad (6)$$

donde $i = 1, 2, 3, \dots, n$ son los niveles de ramificación y N_j es la proporción de ramas en los diferentes niveles j (también es una magnitud adimensional) superiores al nivel de referencia i ($N_j + N_{j+1} + \dots + N_n = 1$).

Resultados empíricos

Del análisis de las características morfológicas y demográficas de la estructura modular de *R. sphaerocarpa* se obtienen los datos para la valoración empírica de los costes estructurales en la *fitness* potencial de la planta. Los resultados muestran que existe un patrón de reparto diferencial de acuerdo con la posición en la rama y en el sistema de ramificación (distintos niveles de ramificación). En la Tabla 1 se resumen los resultados de las variables estructurales analizadas en los tres niveles de ramificación. La longitud media de las ramas nuevas disminuye al aumentar el orden de ramificación. La densidad de yemas en las ramas difiere en los tres niveles de ramificación, con valores mayores en las ramas de primer nivel (“*long shoots*”) respecto a las ramas de segundo y tercer nivel (“*short shoots*”). La biomasa por unidad de longitud muestra diferencias altamente significativas en los tres niveles de ramas nuevas.

En la Tabla 2 se indican los valores del análisis al vecino más próximo para el cálculo del índice R en cada nivel de ramificación. Se obtiene un patrón de distribución regular altamente significativo en los tres niveles de ramificación.

Tabla 1. Resultados del análisis de la varianza en los diferentes niveles de ramificación de *R. sphaerocarpa*. Se indican valores medios (\pm EE). Diferentes superíndices en una columna indican diferencias significativas entre las medias de los niveles de ramificación (comparación PLSD *post hoc* de ANOVA de una vía, ** $0.01 > p > 0.001$, *** $p < 0.001$) (para la longitud de las ramas y el número de yemas, $n = 19, 176, 120$ ramas nuevas de 1°, 2° y 3° orden, respectivamente; para la biomasa de la rama por unidad de longitud, $n = 100$ ramas nuevas de cada orden de ramificación).

	Longitud (cm)	Número de yemas por unidad de longitud (1/cm)	Biomasa por unidad de longitud (mg/cm)
Rama nueva de 1° nivel	28.99 ^a (± 3.13)	0.82 ^a (± 0.03)	10.67 (± 0.40)
Rama nueva de 2° nivel	15.76 ^b (± 0.60)	0.67 ^b (± 0.01)	5.15 (± 0.17)
Rama nueva de 3° nivel	9.36 ^c (± 0.47)	0.68 ^b (± 0.02)	3.50 (± 0.10)
Valor F	65.63 ***	5.41**	213.28 ***

Tabla 2. Valores obtenidos en el análisis de distancias al vecino más próximo para las yemas vegetativas en los tres niveles de ramificación de *R. sphaerocarpa*. Los tres niveles de ramificación presentan una distribución de yemas regular altamente significativa.

Nivel de ramificación	<i>N</i>	ρ	\bar{d}	$\bar{d}(E)$	<i>R</i>	<i>EE</i>	<i>c</i>
Rama nueva de 1° nivel	439	0.85	0.92	0.59	1.56	0.059	5.610***
Rama nueva de 2° nivel	1883	0.94	0.88	0.53	1.65	0.053	6.566***
Rama nueva de 3° nivel	722	1.14	0.75	0.44	1.72	0.044	7.114***

N = número de yemas; ρ = densidad; \bar{d} = distancia observada (cm); $\bar{d}(E)$ = distancia esperada (cm); *R* = índice de distribución; *EE* = error estándar y *c* = estadístico de significación y valor de probabilidad (*** $p < 0.001$).

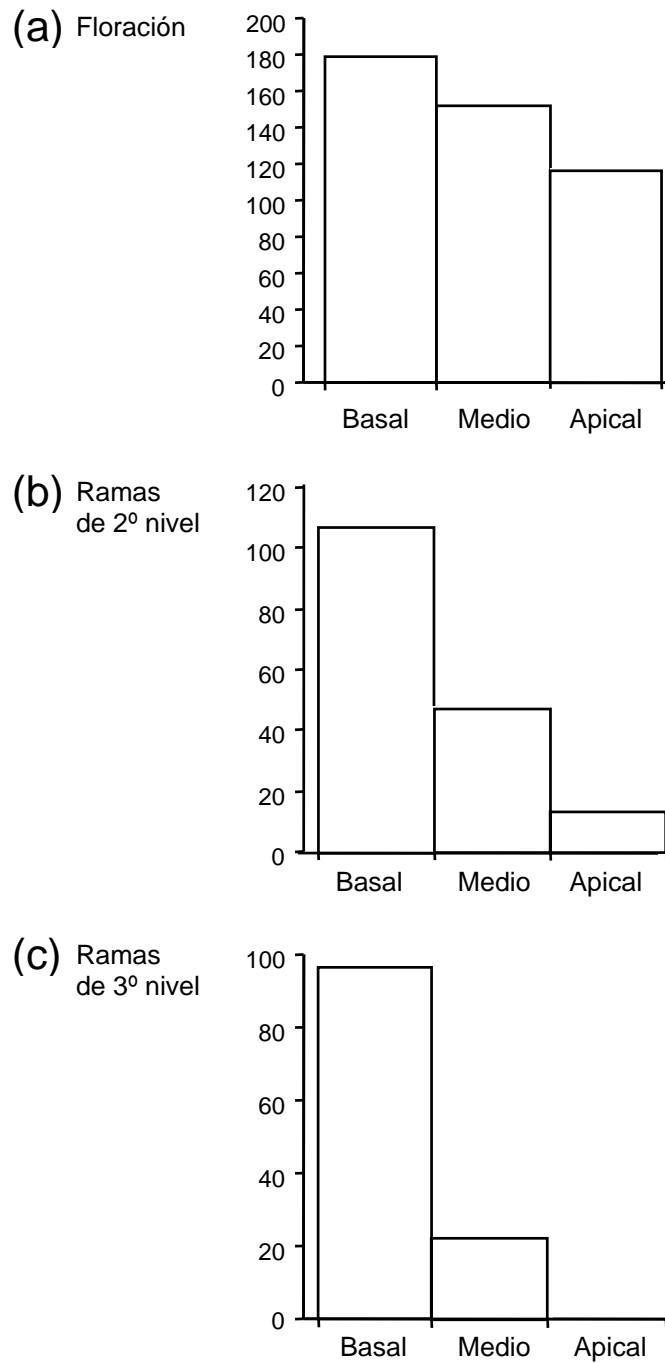


Fig. 2. Distribución de frecuencias del número de yemas desarrolladas (en inflorescencias o en ramas nuevas) y no desarrolladas como porcentaje del número total de yema en a) la rama terminal, b) las ramas de primer nivel y c) las ramas de segundo nivel de ramificación, en función de la posición relativa de las yemas a lo largo de la rama. La posición relativa se ha clasificado en tres categorías de posición dentro de las ramas: basal, media y apical.

Aunque la distribución de las yemas en las ramas presenta un patrón regular, la frecuencia de yemas que dan flores y de yemas que dan ramas muestra una clara dependencia del desarrollo de las yemas con su posición a lo largo de las ramas (Fig. 2). La proporción de yemas desarrolladas con éxito disminuye progresivamente de la parte basal a la apical de las ramas.

La comparación de las ramas de primer nivel (“*long shoots*”) con las ramas de segundo y tercer nivel (“*short shoots*”) muestra que ambas categorías difieren en la proporción de longitud total y número de yemas total, mientras que no presentan diferencias en la proporción de biomasa total (test de muestras pareadas de Wilcoxon, z para la longitud total: $z = -3.23$ $p < 0.01$; para el número de yemas $z = -2.98$ $p < 0.01$; y para la biomasa total: $z = -1.22$ ns, $n = 14$ en todos los casos).

A partir de los resultados obtenidos, se pueden calcular los costes estructurales en la *fitness* potencial en el caso de *R. sphaerocarpa*. Las tasas de biomasa por unidad de longitud de las ramas de los diferentes niveles de ramificación indican que las ramas de primer nivel requieren dos veces más biomasa por unidad de longitud que las ramas de segundo nivel ($L_{1/2} = 2.07$) y tres veces más que las de tercer nivel ($L_{1/3} = 3.05$), mientras que las ramas de segundo nivel requieren una y media veces más biomasa por unidad de longitud que las ramas de tercer nivel ($L_{2/3} = 1.47$).

En el año de estudio, la proporción observada de ramas nuevas de segundo nivel (N_2) y de tercer nivel (N_3) es 0.8 y 0.2, respectivamente (aunque en otros estudios se han observado grandes variaciones interanuales debidas a diferentes condiciones ambientales (ver Haase *et al.* 2000)).

En el siguiente periodo de crecimiento, el número de yemas que dan flores por unidad de longitud en el primer, segundo y tercer nivel de ramificación se calcula a partir de la densidad de yemas ($B_1 = 0.82$, $B_2 = 0.67$ y $B_3 = 0.68$, ver Tabla 1), ya que las yemas presentan una distribución regular y, por tanto, su densidad es una buena estimación del número de yemas que dan flores por unidad de longitud.

A partir de los valores observados en *R. sphaerocarpa*, se pueden calcular los costes estructurales en la *fitness* potencial a partir del número de yemas por unidad de biomasa que podían haberse producido si no existieran diferencias en las características estructurales (tanto arquitectónicas como de desarrollo) de las ramas de diferente nivel de ramificación. La tabla 3 muestra los resultados de las diferentes posibilidades de

cálculo de los costes estructurales en la *fitness* potencial de la planta, dependiendo de que ambas características estructurales, o sólo una de ellas, presenten diferencias en los diferentes niveles de ramificación.

Tabla 3. Valores de las diferentes estimaciones del coste estructural en la *fitness* potencial (en número de yemas por unidad de longitud de la rama), aplicado al caso de *R. sphaerocarpa*.

Nivel de ramificación (i/n) ó ($i \rightarrow n$)	Estructural $\Delta W_{i/n} (S)$	Arquitectónico $\Delta W_{i/n} (A)$	De desarrollo $\Delta W_{i/n} (D)$
1/2	-0.57	-0.87	+0.15
2/3	-0.33	-0.31	-0.01
1/3	-1.25	-1.68	+0.14
1 \rightarrow 3	-0.70	-1.04	+0.15

Los resultados indican que el coste estructural en la *fitness* potencial de la planta produce una pérdida neta de *fitness*, ya que no hay una compensación entre la pérdida de *fitness* potencial debida a causas arquitectónicas (biomasa por unidad de longitud) y la ganancia de *fitness* potencial debida a causas de desarrollo (yemas por unidad de longitud).

El adelgazamiento gradual de las ramas al aumentar el orden de ramificación da lugar a una pérdida máxima de *fitness* potencial debida a causas arquitectónicas entre los dos niveles de ramificación extremos comparados (-1.68; niveles 1/3). Esta pérdida es dos veces mayor que la existente entre niveles de ramificación sucesivos (-0.87; niveles 1/2). Por el contrario, las diferencias en *fitness* potencial debidas a causas de desarrollo permanecen prácticamente similares en la comparación del primer orden de ramificación con el segundo y el tercero (+0.15 / +0.14). Estos valores permiten cuantificar la mayor densidad de yemas por unidad de longitud en las ramas de primer nivel de ramificación frente a la densidad de yemas prácticamente equivalente de las ramas de segundo y tercer nivel.

Finalmente, en la comparación jerárquica de todos los niveles de ramificación involucrados (1 \rightarrow 3), los valores de la diferencia en *fitness* potencial son intermedios, siguiendo el mismo patrón de pérdida estructural neta como consecuencia de valores

más negativos por causas arquitectónicas, frente a valores positivos por causas del desarrollo.

Discusión

Es ampliamente aceptado que las plantas, como organismos modulares, están constituidas mediante la adición de nuevas unidades iterativas, permitiendo la existencia de una gran variabilidad en las características morfológicas y funcionales de las unidades modulares en función de diferentes factores internos y externos al organismo. Esta variabilidad inherente se hace patente cuando se tiene en cuenta la posición de los módulos dentro de la estructura de la planta (p. e. Waller 1986, Suzuki 2000).

En el caso de *R. sphaerocarpa*, los datos empíricos muestran que existe una variación en las características morfológicas (biomasa, longitud) y funcionales (posible destino) de los módulos en función de la posición del módulo en la rama y del tipo de rama en que se encuentra, lo que implica una influencia diferencial en la *fitness* potencial de la planta. En este trabajo, la unidad de *fitness* utilizada en el cálculo de los costes estructurales es la yema de la rama terminal, ya que todas ellas finalmente desarrollan flores (y algunas de ellas frutos). Sin embargo, diferentes unidades que representan estados posteriores del desarrollo reproductivo de la planta, como flores, frutos, semillas, plántulas, etc., pueden ser obviamente utilizadas para estimar la *fitness*, dependiendo de los objetivos del estudio.

En un estudio reciente sobre el análisis de la *fitness* jerárquica (López *et al.* 2002), se presenta una metodología de cálculo de la *fitness* en diferentes niveles del desarrollo reproductivo de *R. sphaerocarpa* (yemas, inflorescencias, flores, frutos), obteniendo un término $HW_{IV/I}$ (de *fitness* jerárquica) que tiene en cuenta la probabilidad de desarrollar frutos (nivel IV) a partir de una yema (nivel I) a través de pasos sucesivos de supervivencia y de desarrollo. Por tanto, las expresiones propuestas de los costes en la *fitness* potencial (ecuaciones (1) a (6)) deberían incluir un término multiplicativo general, $HW_{n/I}$, que se refiere a la probabilidad de supervivencia de las unidades de desarrollo reproductivo. Multiplicando este término por cada una de las ecuaciones que se presentan aquí, podemos traducir las yemas (que son las unidades básicas de estima de la *fitness* en este trabajo) a cualquier otra unidad de referencia utilizada en un estudio comparativo como estima de la *fitness*. Por ejemplo, la probabilidad de desarrollo de un

fruto a partir de una yema de *R. sphaerocarpa* es 0.01 (López *et al.* 2002) y, por tanto, el coste estructural en *fitness* (ecuación (1)), medida en frutos, calculado para las ramas de primer y tercer nivel es: $\Delta W(S) = -0.0125 \text{ frutos} \cdot \text{cm}^{-1}$.

El cálculo propuesto para la determinación de los costes estructurales tiene en cuenta las variaciones morfológicas y funcionales dentro de la estructura modular de la planta, y proporciona una estima de los requerimientos mínimos en estructura (en términos de *fitness* potencial de la planta). Ya que diferentes diseños estructurales de ramificación presentan diferentes costes de soporte (Morgan y Cannell 1988), es necesario destacar la importancia de conocer la estructura del sistema de ramificación. Diferentes características estructurales, como la ramificación en posiciones basales de las ramas principales o la presencia de ángulos ascendentes, constituyen características del diseño estructural que minimizan el coste estructural de soporte (Morgan y Cannell 1988).

El cálculo del coste estructural en la *fitness* potencial no proporciona una medida absoluta del coste estructural, sino una medida relativa que nos permite comparar diferentes diseños estructurales en términos cuantitativos. No constituye un método para cuantificar el coste de construcción o de mantenimiento de una estructura, sino un método comparativo para evaluar el coste estructural en la *fitness* potencial, independientemente de las particularidades del diseño estructural y del programa de desarrollo de la planta. Por tanto, puede aplicarse a la comparación relativa de diferentes plantas, incluso cuando presentan diferentes patrones de crecimiento.

La estima del coste estructural en la *fitness* potencial de la planta está basada, obviamente, en la existencia de diferencias en las características arquitectónicas y/o de desarrollo dentro del sistema de ramificación jerárquico de la planta. Por tanto, puede aplicarse a jerarquías modulares que presenten una característica cuantificable, con influencia en la *fitness* de la planta, que difiera en los diferentes órdenes de ramificación.

En este trabajo, el método se ha aplicado al sistema de ramificación jerárquico de *R. sphaerocarpa*. Sin embargo, los resultados obtenidos con esta especie, obviamente, no constituyen una demostración de la validez conceptual (que no puede demostrarse empíricamente), sino una ejemplificación empírica de su aplicación.

El procedimiento de cálculo propuesto trata de integrar de una manera muy simple dos aspectos fundamentales del desarrollo de las plantas, el incremento en biomasa y la disponibilidad de meristemas. Los métodos basados únicamente en características relacionadas con la biomasa son útiles en la comparación de plantas anuales, en las que la biomasa se traduce más directamente en *fitness*. Sin embargo, en cualquier análisis comparativo de plantas perennes es necesario incluir la actividad de los meristemas (Salomonson *et al.* 1994).

En función del diseño estructural, las plantas presentan diferentes limitaciones biomecánicas, desde casos extremos como son las plantas trepadoras, que presentan una función de soporte limitada, hasta las plantas erectas, que soportan el resto de la parte aérea de la planta y están sometidas a fuerzas biomecánicas mayores (Huber 1997). El cálculo propuesto tiene en cuenta las limitaciones estructurales internas de la planta, considerando la relación existente entre los diferentes niveles de ramificación y asumiendo la disponibilidad de meristemas de la planta.

Apéndice

En una población de N individuos, con densidad ρ , el patrón de distribución de los individuos viene determinado por el índice $R = \bar{d}/\bar{d}(E)$, donde \bar{d} es la media de las distancias al vecino más próximo observada y $\bar{d}(E)$ la media de las distancias al vecino más próximo esperada según una distribución de Poisson. Valores de $R = 1$ indican un patrón de distribución al azar, $R < 1$ agregado y $R > 1$ regular.

El cálculo de la distancia media esperada, $\bar{d}(E)$, en un espacio unidimensional se calcula como sigue:

Si partimos de una distribución al azar de individuos en una dimensión, la probabilidad de que una longitud l seleccionada al azar contenga x puntos es, de acuerdo a una distribución de Poisson, $P(x) = (m)^x e^{-m}/x!$, donde m es el número medio de individuos por unidad de longitud. Si consideramos una longitud l centrada en un punto medio, de forma que $l = 2d$, y donde ρ es la densidad media de la distribución, entonces $m = \rho 2d$ es el número medio de individuos por unidad de longitud. Por tanto, la probabilidad de encontrar exactamente x individuos en una longitud dada de $2d$ unidades es $P(x) = (\rho 2d)^x e^{-(\rho 2d)}/x!$. En consecuencia, la probabilidad de que una longitud $2d$ escogida al azar no contenga individuos es $P(0) = e^{-(\rho 2d)}$.

Considerándola en función de d , $e^{-(\rho 2d)}$ corresponde a la proporción de distancias al vecino más próximo mayores que d . Entonces, $1 - e^{-(\rho 2d)}$ es la proporción de distancias al vecino más próximo menores a d . Diferenciando la última expresión respecto a d , obtenemos la distribución de probabilidad de d :

$$D [1 - e^{-(\rho 2d)}, d] = e^{-(\rho 2d)} 2\rho$$

La distancia media esperada $\bar{d}(E)$ puede obtenerse multiplicando la expresión anterior por d e integrando entre 0 e ∞ ,

$$\bar{d}(E) = \int d e^{-(\rho 2d)} 2\rho = 1/(2\rho)$$

La significación del índice R se obtiene mediante el estadístico $c = (\bar{d} - \bar{d}(E))/EE\bar{d}(E)$, siendo el error estándar de $\bar{d}(E)$, $EE\bar{d}(E) = \sqrt{(\bar{d}^2(E) - (\bar{d}(E))^2)}/\sqrt{N} = \sqrt{(1/(4\rho^2))}/\sqrt{N}$, ya que $\bar{d}^2(E) = \int d^2 e^{-(\rho 2d)} 2\rho = 1/(2\rho^2)$ y, por tanto, $\bar{d}^2(E) - (\bar{d}(E))^2 = 1/(4\rho^2)$.

CAPÍTULO 4

INESTABILIDAD EN EL DESARROLLO Y *FITNESS* POTENCIAL

Inestabilidad en el desarrollo y *fitness* potencial en una planta perenne mediterránea, *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss.⁴

S. G. Fungairiño, C. Fernández, J. M. Serrano, F. López y F. J. Acosta

Departamento de Ecología, Facultad de Biología, Universidad Complutense de Madrid, 28040 Madrid, España.

Resumen

La inestabilidad en el desarrollo se manifiesta por errores en el desarrollo que dan lugar a una variación intra-individual exagerada en los caracteres y patrones repetidos. Las plantas, consideradas como organismos modulares, presentan estructuras que permiten fácilmente detectar la inestabilidad en el desarrollo causada por perturbaciones en el ambiente. El análisis de la asimetría de las características estructurales de la planta nos permite determinar desviaciones del patrón estructural básico, que constituyen una medida de la inestabilidad en el desarrollo de la planta.

En este trabajo se estudia la relación entre la variación intra-individual de características estructurales similares (como estima de la inestabilidad en el desarrollo) y la *fitness* potencial de la planta. Para ello, se realiza un seguimiento de una serie de ramas (integradas por diferentes tramos) escogidas al azar de diferentes plantas de una población natural de una planta perenne *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss. En las distintas ramas se registraron los datos morfológicos y demográficos modulares (determinados a partir de las marcas que permanecen en la estructura de la planta).

Las diferentes medidas de inestabilidad en el desarrollo se relacionaron, mediante análisis de correlación, con la *fitness* potencial de la planta, estimada a partir de los datos demográficos de los módulos de cada planta (desarrollo de yemas, supervivencia de ramas, etc.).

Los resultados muestran la existencia de una asociación directa entre la inestabilidad en el desarrollo, medida a partir de la variación de los caracteres

⁴ El contenido de este capítulo ha sido enviado con el título “Developmental instability and plant potential fitness in a Mediterranean perennial plant, *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss.” para su consideración como posible publicación en *Acta oecologica*.

estructurales (exceptuando el diámetro de los tramos) y la *fitness* potencial de la planta, estimada a partir de la supervivencia de las ramas.

Introducción

La inestabilidad en el desarrollo o la incapacidad para producir de forma consistente un mismo fenotipo en un ambiente determinado (Markow 1994), se considera como una consecuencia de los errores producidos en el programa de desarrollo del organismo. La inestabilidad en el desarrollo puede manifestarse por un aumento de la asimetría, por la cantidad de varianza intra-individual, por la frecuencia de fenotipos desviados o por una dimensión fractal alterada (Møller y Swaddlle 1997, Tracy *et al.* 2003).

Las plantas, consideradas como organismos de construcción modular, crecen mediante la adición de estructuras repetidas y son, por tanto, objetos de estudio muy adecuados para realizar análisis experimentales sobre la inestabilidad en el desarrollo (Freeman *et al.* 1993, Møller y Swaddlle 1997, Freeman *et al.* 2003). La característica de auto-similitud o auto-afinidad de los módulos permite el análisis de la estructura de la planta en relación con su funcionamiento. Si la inestabilidad en el desarrollo refleja la “calidad” individual (en términos de supervivencia y reproducción), aquellos individuos con menor inestabilidad en el desarrollo deberán manifestar una mayor *fitness* (Shykoff y Møller 1999).

La inestabilidad en el desarrollo puede medirse en diferentes estructuras de la planta como las hojas, internodos, inflorescencias, etc., ya que se basa en la existencia de simetrías y relaciones alométricas entre diversas partes de la planta. La medida de inestabilidad en el desarrollo más común en los estudios sobre plantas es la asimetría fluctuante de los caracteres modulares, basada en la variación en la simetría bilateral. Pero las plantas presentan otros tipos de simetría, como la simetría rotacional, la simetría radial o la simetría traslacional, que constituyen medidas fiables de la inestabilidad en el desarrollo (Escós *et al.* 1997 y referencias allí citadas).

Un ejemplo de simetría rotacional lo encontramos en la disposición de las hojas en el tallo, o filotaxis, que determina un patrón regular, en muchos casos de acuerdo a una secuencia de Fibonacci. Esta característica depende de la historia de desarrollo de la planta y, en especial, de las posibles perturbaciones externas (Douady 1993). Por tanto,

las desviaciones de este patrón regular pueden ser indicadoras de inestabilidad en el desarrollo (Freeman *et al.* 1993, Møller y Swaddale 1997).

La asimetría traslacional proporciona una medida del error producido en la repetición de una unidad a diferentes escalas espaciales. La medida de auto-similitud o auto-afinidad en relación con la escala se ha utilizado con frecuencia como indicador de la inestabilidad en el desarrollo en plantas, como en el caso de la relación entre la longitud del internodo y el orden de nodo, que presenta un factor característico de escala (Alados *et al.* 1994, Alados *et al.* 1998a, 1998b, Escós *et al.* 1997, 2000).

Diversos estudios han determinado una estrecha relación entre la inestabilidad en el desarrollo y la *fitness* (p.e., Møller y Swaddale 1997, Møller 1997, Møller 1999a, 1999b, Møller y Lope 1998), aunque existen algunos resultados controvertidos al respecto (Clarke 1998). A pesar de ello, en la literatura existente se asume una relación inversa entre ambas variables (ver revisión en Møller y Swaddale 1997, Møller 1999b, Polak 2003).

En la última década, numerosos trabajos han centrado su atención en el estudio de la inestabilidad en el desarrollo en relación con diferentes aspectos de la *fitness* (Clarke 1995, 1998, Møller y Swaddale 1997, Møller 1997, 1999a, 1999b, Nachman y Heller 1999, Tracy *et al.* 2003). Paralelamente, un gran número de estudios ha tratado el análisis de la inestabilidad en el desarrollo, centrados principalmente en las plantas, en relación con la influencia de diferentes factores de estrés, como la contaminación, el parasitismo o la herbivoría (Freeman *et al.* 1993, Møller 1996, Escós *et al.* 1995, 1997, 2000, Alados *et al.* 1998a, Møller y Swaddale 1997, Møller y Lope 1998, Møller 1999c). Estos estudios determinan que la inestabilidad en el desarrollo constituye un buen indicador del estrés, independientemente de la naturaleza del factor causante de éste, aunque diferentes medidas de inestabilidad presenten un grado de sensibilidad variable frente a las condiciones de estrés (Freeman *et al.* 1993). En algunos casos, la falta de consistencia observada en la relación entre inestabilidad y estrés es debida, posiblemente, a la combinación de la influencia de varios factores de estrés que son difíciles de identificar y aislar (como, por ejemplo, la competencia entre individuos y la herbivoría (Alados *et al.* 1998a)).

Entendiendo el estrés como un factor capaz de producir un daño potencial a largo plazo o permanente en un sistema biológico (Møller y Lope 1998), o de forma

más concisa, como un factor que afecta negativamente a la *fitness* (Leung y Forbes 1997), es posible determinar directamente la relación entre inestabilidad en el desarrollo, estrés y *fitness*.

El objetivo principal de este trabajo es el estudio de la relación entre la inestabilidad en el desarrollo y la *fitness* potencial de una planta arbustiva mediterránea. Para ello se analiza: (i) el estudio de diferentes patrones estructurales en la planta como posibles medidas de la inestabilidad en el desarrollo, (ii) la relación entre la inestabilidad en el desarrollo y la *fitness* potencial de la planta, con el fin de establecer indicadores adecuados del funcionamiento de la planta en términos de *fitness*.

Material y métodos

Este estudio se llevó a cabo en individuos de *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss., un arbusto perenne que presenta una estructura modular simple, formado por diversas ramas estructurales que soportan los tallos fotosintéticos o cladodios, con hojas efímeras dispuestas en espiral. Las yemas axilares laterales de las ramas terminales (unidad básica de crecimiento anual) desarrollan inflorescencias, mientras que las yemas axilares basales desarrollan ramas nuevas de primer, segundo y tercer orden de ramificación. Al año siguiente, algunas de las ramas de primer orden (2.5%, Haase *et al.* 2000) permanecen como estructura de soporte del nuevo crecimiento anual, dando lugar a un nuevo tramo en la rama. Por tanto, el tramo, definido como un fragmento de la rama comprendido entre dos nudos (como consecuencia de la muerte de la rama terminal que produce inflorescencias y la continuación del crecimiento de una rama nueva), constituye una estructura que se repite en la planta como expresión del crecimiento interanual. El destino sufrido por las yemas a lo largo del desarrollo puede determinarse a partir de las marcas que permanecen en los distintos tramos de la planta, distinguiéndose yemas no desarrolladas, ramas desarrolladas muertas y ramas desarrolladas que han sobrevivido.

El muestreo se realizó en 1993 en una población natural de *R. sphaerocarpa* situada en Pozuelo de Alarcón, 10 km al noroeste de Madrid. Con frecuencia, *R. sphaerocarpa* se presenta en formaciones arbustivas monoespecíficas que ocupan una considerable extensión, dominando sobre un estrato herbáceo. Se realizó un muestreo no destructivo en 40 plantas seleccionadas al azar de tamaño similar (2.20 ± 0.06 metros

de altura media en la población) con el fin de reducir la variación entre individuos debida al tamaño de la planta. De cada planta se seleccionó al azar una rama terminal y se siguió todo el recorrido en orden descendente de ramificación hasta la base de la planta, diferenciándose los tramos de cada rama y asignándoles una numeración de nivel desde la base de la planta (nivel 1) hasta el ápice de la rama terminal seleccionada (nivel n). Cada tramo, fácilmente distinguible por estar bien delimitado entre dos nudos, se asignó a una de las siguientes categorías de acuerdo con el grado de lignificación: verde, semi-leñoso, leñoso.

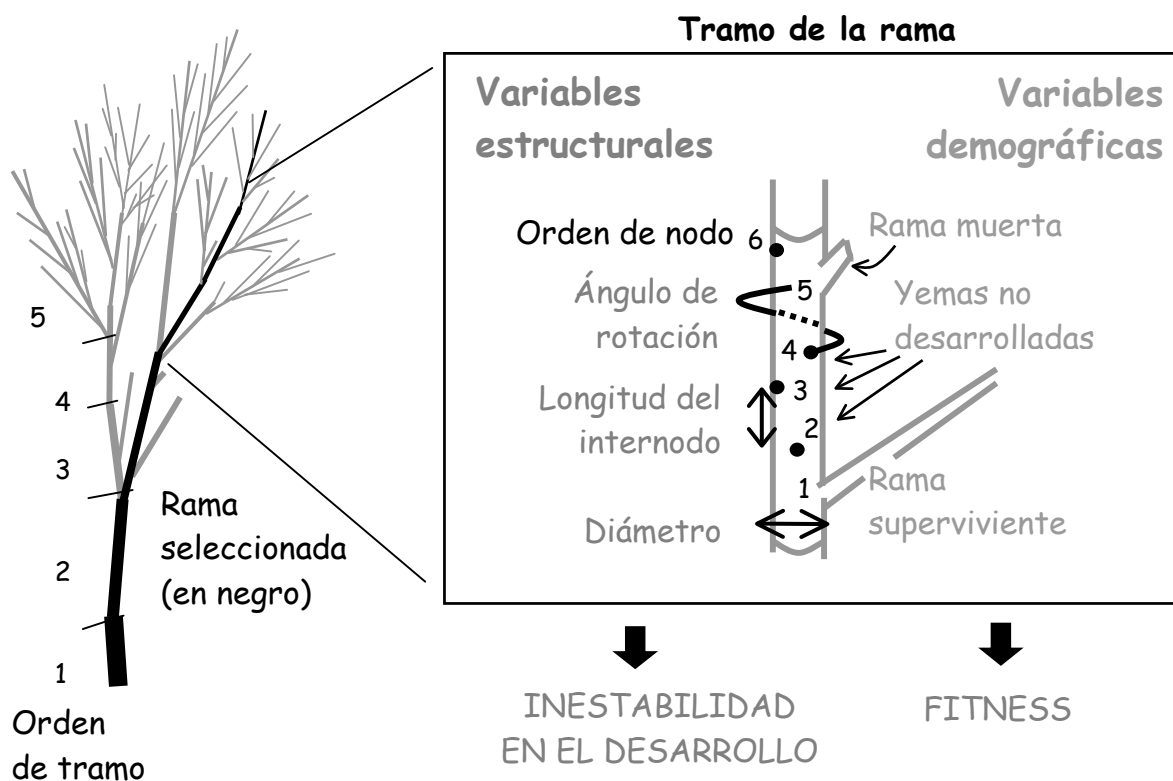


Fig. 1. Representación esquemática de las variables estructurales y demográficas estudiadas en *R. sphaerocarpa*.

La Fig. 1 presenta un esquema de las variables estructurales y demográficas medidas en el muestreo y utilizadas, respectivamente, para calcular la inestabilidad en el desarrollo y los componentes de la *fitness*.

En los diferentes tramos de la rama se midió la longitud y el diámetro en la base del tramo. En los tramos verdes o cladodios, se registró, además, la longitud de los internodos (distancia entre yemas) y el ángulo de rotación entre yemas consecutivas.

Las longitudes se midieron con un calibre digital y los ángulos mediante una serie de cilindros graduados de diámetro variable en función del grosor del segmento de la rama.

Como estima de la “calidad” de la planta, se calcularon diferentes componentes de la *fitness* de la planta a partir de los patrones de desarrollo y supervivencia de los módulos de la planta (ramas, yemas y flores). Una primera valoración de estos patrones muestra un claro predominio del desarrollo de la planta (63% de ramas desarrolladas, supervivientes y muertas) en los tramos verdes (Fig. 2).

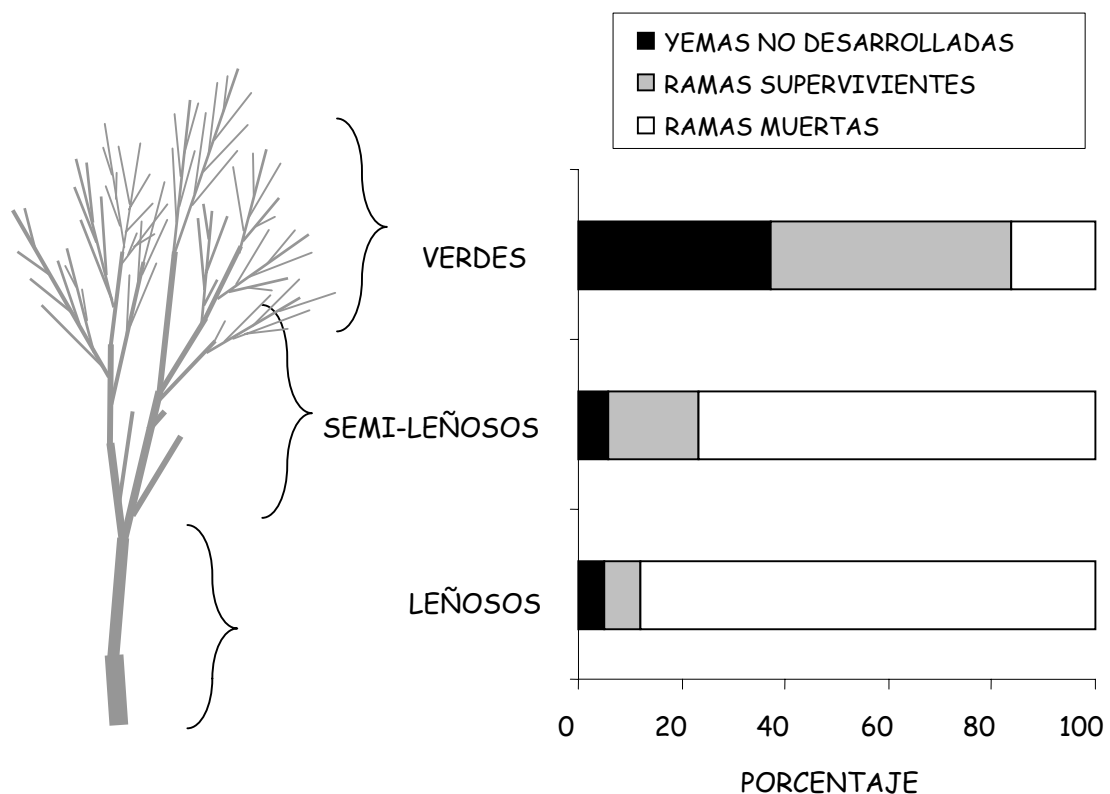


Fig. 2. Distribución (en porcentaje de unidades de desarrollo / supervivencia) del desarrollo de las yemas y de la supervivencia de las ramas en cada una de las tres categorías de tramo consideradas.

Dado que el desarrollo se produce mayoritariamente en este tipo de tramos, la *fitness* de la planta se estimó a partir de los datos demográficos modulares en los diferentes tramos verdes de cada una de las ramas seleccionadas. En relación con el crecimiento vegetativo, se estimó la *fitness* potencial de la planta a partir de la supervivencia de las ramas en la planta, calculada a partir de la proporción de ramas supervivientes respecto al número total de yemas en los diferentes tramos verdes seleccionados. La supervivencia de las ramas es una medida fiable de la *fitness*

potencial de la planta, ya que un elevado porcentaje de las ramas terminales produce inflorescencias (Haase *et al.* 2000, López *et al.* 2001). Como estima más directa de la *fitness*, se calculó el porcentaje de floración a partir de la proporción de yemas que dan flores en la rama terminal seleccionada de cada planta.

La inestabilidad en el desarrollo se estimó mediante la medida de las desviaciones de un patrón básico de desarrollo. Las longitudes de los internodos presentan una distribución regular a lo largo de las ramas (*nearest neighbour analysis*, Fungairiño *et al.* 2004). Asimismo, la disposición de las hojas (siempre asociadas a yemas) a lo largo de la rama presenta un ángulo de rotación entre yemas consecutivas característico de cada especie. Dado que las variaciones respecto al valor medio representan una medida de inestabilidad en el desarrollo, se utilizaron los coeficientes de variación de los internodos y de los ángulos de rotación entre yemas de cada una de los tramos verdes seleccionados.

Además, se analizaron las relaciones alométricas de diferentes características estructurales de la planta (que se ajustan a ecuaciones no lineales específicas de cada especie) como indicadores de inestabilidad. Se calculó el ajuste a dichas relaciones para cada uno de los individuos seleccionados. La inestabilidad en el desarrollo constituye una medida del error en el ajuste a la ecuación alométrica obtenida experimentalmente y, por tanto, el coeficiente de determinación, el error estándar de la regresión y el error estándar de la pendiente son buenos indicadores de la inestabilidad en el desarrollo.

La relación entre el incremento de la longitud de la rama (ΔL) y el orden de nodo (N) se ajusta a una ecuación alométrica de la forma $\Delta L = KN^D$, donde D es el exponente escalar.

De igual manera, el diámetro de los tramos (D) presenta un patrón no lineal con el orden de tramo dentro de la rama (N), según la ecuación general $D = ke^{-aN}$, donde k y a son parámetros específicos de cada individuo. Esta última estima de inestabilidad incluye estructuras producidas en diferentes años del desarrollo, por lo que proporciona una estima de la inestabilidad en el desarrollo a lo largo del tiempo.

Los diferentes análisis no lineales se realizaron con el software Mathematica (*NonLinearFit* statistical package, Wolfram 1996).

Finalmente, las relaciones entre la inestabilidad en el desarrollo y los diferentes componentes de la *fitness* se llevaron a cabo mediante análisis de correlación.

Resultados

La Fig. 3 muestra dos ejemplos representativos de las funciones de ajuste no lineal obtenidas para cada una de las relaciones alométricas estudiadas. Las dos relaciones alométricas analizadas (longitud acumulada de la rama y diámetro del tramo) muestran un buen ajuste, explicando un 99% y 97% de la variación de los datos, respectivamente.

La relación alométrica de la longitud acumulada del tramo y el orden de nodo presenta un exponente próximo a 1, lo que implica un aumento de la longitud constante.

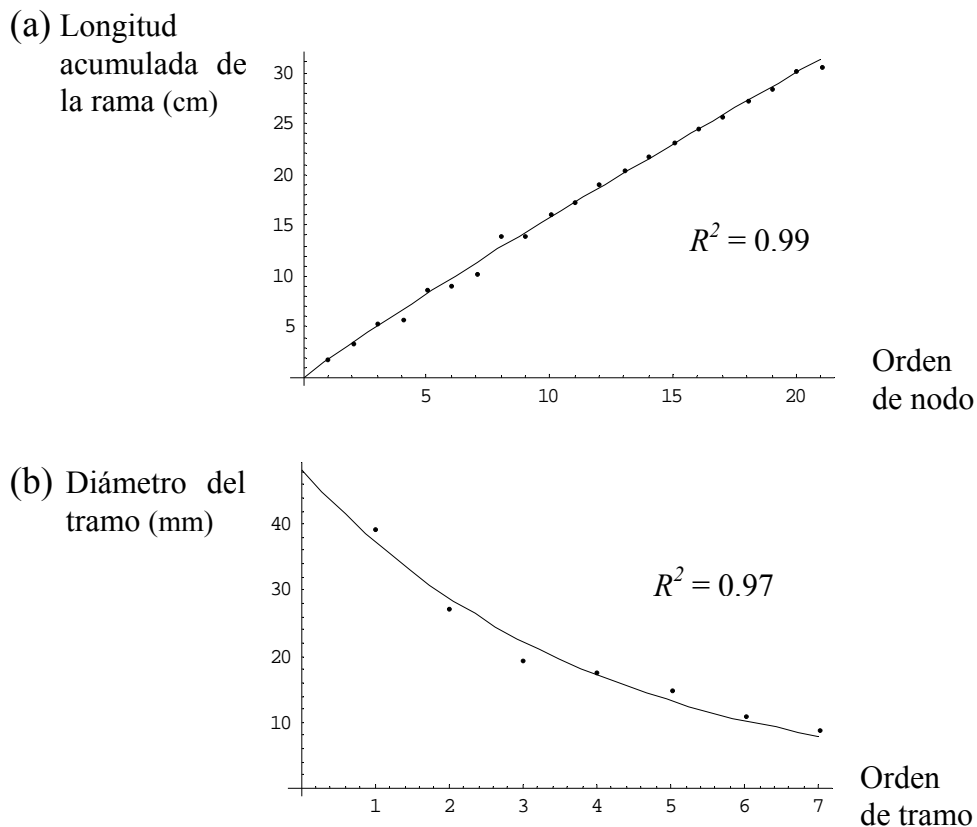


Fig. 3. Casos representativos de las funciones de ajuste no lineal a las ecuaciones de: (a) la longitud de la rama y el orden de nodo ($\Delta L = 1.86N^{0.93}$) y (c) el diámetro y el orden del tramo ($D = 31.62e^{-0.17N}$).

En la Tabla 1 se muestran los valores medios de las medidas de inestabilidad en el desarrollo y los resultados de las diferentes correlaciones entre éstas y los componentes de la *fitness* considerados (supervivencia de ramas y floración).

El análisis de la relación entre el coeficiente de variación de la longitud de los internodos y la supervivencia de las ramas muestra una relación negativa altamente significativa, lo que indica que una mayor variación intra-individual de los internodos va asociada a una menor *fitness* medida en términos de supervivencia. Sin embargo, la relación con la *fitness* medida a partir de la floración no es significativa.

En el caso de los ángulos de rotación entre yemas consecutivas, la relación encontrada sigue el mismo patrón que con las longitudes de los internodos, aunque presenta una menor significación.

La relación alométrica de la longitud acumulada de la rama (Fig.3a) presenta el mismo patrón de correlación con la *fitness* que el encontrado con los coeficientes de variación. El coeficiente de determinación (R^2) indica una relación positiva significativa con la supervivencia de las ramas. El error de la pendiente (S_D) muestra una asociación negativa con la supervivencia de las ramas, pero no existe relación entre el error de la regresión (S_{yx}) y la supervivencia de las ramas. Como en los casos anteriores, los parámetros de ajuste de la curva no presentan una relación significativa con la floración de la planta (medida en la rama terminal que soporta la rama vegetativa).

Respecto al diámetro de la rama, la relación entre los parámetros de ajuste de la curva alométrica y los componentes de la *fitness* (supervivencia y floración) no es significativa en ninguno de los casos.

Los resultados muestran que las diferentes estimas de inestabilidad en el desarrollo presentan respuestas diferentes en la relación con los componentes de la *fitness*. Tanto los coeficientes de variación de las longitudes de los internodos y de los ángulos de rotación entre yemas como los parámetros de ajuste de la relación alométrica de la longitud acumulada de la rama, son indicadores de la inestabilidad en el desarrollo, aunque la longitud del internodo es la medida que presenta una mejor asociación con la *fitness* potencial de la planta (estimada por la supervivencia de las ramas). Por el contrario, la *fitness* anual, estimada a partir de las yemas que desarrollan flores, no muestra una relación significativa con la inestabilidad en el desarrollo en ninguno de los casos.

Tabla 1. Valores medios (\pm EE) de los diferentes parámetros y resultados de los análisis de correlación de Pearson. Se indican los coeficientes de correlación, r , y la probabilidad de la significación (asteriscos) para la relación entre las medidas de inestabilidad consideradas y los diferentes componentes de la *fitness* (CV = coeficiente de variación, R^2 = coeficiente de determinación, S_{yx} = error de la regresión, S_D y S_a = errores de la pendiente. D , K , a , y k corresponden a los parámetros de las ecuaciones alométricas). $n = 40$ individuos para todos los análisis de correlación (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$).

Inestabilidad en el desarrollo	Componentes de la <i>fitness</i>			
	Parámetros medios (\pm EE)		Supervivencia de las ramas	Floración
			r	r
Longitud del internodo	CV internodos	0.413 (\pm 0.019)	-0.613 ***	-0.074
Ángulo entre yemas	CV ángulos	0.243 (\pm 0.018)	-0.332 *	-0.228
Longitud acumulada de la rama	R^2	0.995 (\pm 0.001)	0.470 **	0.070
	S_{yx}	0.645 (\pm 0.069)	0.030	-0.116
	S_D	0.016 (\pm 0.001)	-0.547 ***	0.084
	D	0.998 (\pm 0.031)	0.140	-0.126
	K	1.480 (\pm 0.136)	-0.069	0.044
Diámetro del tramo	R^2	0.963 (\pm 0.004)	-0.014	0.126
	S_{yx}	1.615 (\pm 0.105)	-0.025	-0.169
	S_a	0.082 (\pm 0.006)	0.112	-0.165
	a	0.286 (\pm 0.013)	0.154	-0.290
	k	37.518 (\pm 1.759)	-0.080	-0.115

Discusión

La *fitness* total de un individuo es el resultado final de todos los procesos fisiológicos y de desarrollo que sufre la planta a lo largo de su vida, por lo que es difícil de cuantificar, ya que debe entenderse como una combinación de numerosos factores que influyen en el éxito reproductivo y en la supervivencia del individuo (Clarke 2003).

Sin embargo, la *fitness* puede valorarse mediante la estima de sus componentes como son la tasa de crecimiento, la supervivencia o la fecundidad (Silvertown 1987, Møller 1999b).

El análisis de las diferentes medidas de inestabilidad en el desarrollo consideradas en este trabajo muestra la existencia de una relación de ciertas medidas de inestabilidad con la *fitness* potencial de la planta. No obstante, el grado de asociación depende de la medida de inestabilidad utilizada. Diversos estudios realizados en diferentes organismos muestran que el grado de fiabilidad que presenta la inestabilidad en el desarrollo como indicador del estrés o del estado de la planta depende del carácter analizado (Graham *et al.* 1993, Alados *et al.* 1998a, entre otros). Una hipótesis que está ganando fuerza es la consideración de la estabilidad en el desarrollo como específica de los caracteres del individuo, más que del individuo en sí (Clarke 2003). La falta de similitud observada entre las estimas de inestabilidad en el desarrollo a partir de diferentes estructuras de la planta es debida, probablemente, a la existencia de diferentes vías de desarrollo o diferente sensibilidad (Freeman *et al.* 2003).

En el estudio de la inestabilidad en el desarrollo es importante tener en cuenta que las plantas, debido a su organización modular, presentan una gran plasticidad (capacidad de alterar las características fisiológicas y morfológicas) en respuesta a cambios en el ambiente. Además, la estabilidad en el desarrollo tiende a reducir la variación intra-individual de los caracteres y patrones repetidos en condiciones genéticas y ambientales homogéneas. Por tanto, la elección de características para el análisis de la inestabilidad debe considerar en primer lugar el estudio de las características objeto de análisis. Varios estudios que tratan el análisis de la inestabilidad en el desarrollo en plantas determinan que los caracteres estructurales son adecuados como medidas de inestabilidad, ya que presentan una baja plasticidad (Alados *et al.* 1998a, Valladares 1999, Valladares *et al.* 2002). En este sentido, es recomendable considerar de forma simultánea diferentes medidas de análisis de la inestabilidad en el desarrollo.

Nuestros resultados muestran que las medidas de inestabilidad en el desarrollo obtenidas a partir de la longitud de los internodos y del ángulo de rotación entre yemas están asociadas a la *fitness* potencial, estimada a partir de la supervivencia de las ramas.

Sin embargo, no se observa ningún tipo de asociación con la *fitness* medida a partir de la floración.

La supervivencia de las ramas, como medida del número de módulos disponibles para el crecimiento futuro de la planta, es un buen indicador de la *fitness* del organismo a largo plazo ya que, aunque existen grandes variaciones inter-anales (Haase *et al.* 2000), supone una acumulación de unidades potenciales para un desarrollo posterior.

Los diferentes resultados obtenidos en la relación de la inestabilidad y la *fitness* en términos de supervivencia y de floración se deben, posiblemente, a la unidad de análisis de la *fitness*. En un estudio previo sobre la estrategia de reparto entre estructuras vegetativas y reproductivas en *R. sphaerocarpa* (López *et al.* 2001) concluimos que las ramas terminales (unidades básicas de construcción) pueden considerarse como unidades iterativas equivalentes. Según los resultados de dicho trabajo, la inversión en estructuras reproductivas prácticamente no varía en plantas de diferente edad, mientras que la inversión vegetativa es proporcionalmente mayor en plantas jóvenes. Este cambio de estrategia se produce mediante una composición demográfica diferente, dedicando una mayor proporción de módulos a producir estructuras vegetativas en plantas jóvenes. Si la producción al nivel de módulo no difiere, el número de módulos dedicados a producir un tipo de estructura u otra es el principal determinante de la *fitness* de la planta. Teniendo en cuenta este aspecto, la supervivencia de las ramas, tal como está definida en este trabajo, que también constituye el número de ramas terminales que producirán flores el año siguiente, puede considerarse una medida más convincente de la *fitness* de la planta que la floración de la rama terminal. Este resultado destaca la importancia de analizar previamente las unidades modulares y su funcionamiento en cuanto a unidades de desarrollo y producción.

Estudios sobre la *fitness* de la planta a largo plazo, considerando la *fitness* como el producto de la supervivencia y la reproducción, son necesarios si queremos tener en cuenta las complejas interacciones y compromisos entre los componentes de la *fitness* a lo largo del tiempo (Clarke 1995). Los resultados obtenidos en este estudio muestran que la medida de inestabilidad más fiable como indicador de la *fitness* potencial en *R. sphaerocarpa*, medida en términos de supervivencia, es la variación intra-individual de la longitud de los internodos.

Las medidas de inestabilidad en el desarrollo a partir de características estructurales de los tramos verdes o cladodios proporcionan estimas de inestabilidad en el año de crecimiento. Por el contrario, las medidas del diámetro en los diferentes tramos de la rama permiten comparar estimas de inestabilidad en el desarrollo medida en estructuras producidas a lo largo de varios años. La falta de relación encontrada entre el diámetro de los distintos tramos y los componentes de la *fitness* expresados en los cladodios puede indicar la independencia del desarrollo de la planta respecto a la historia de desarrollo pasada.

La asociación entre la inestabilidad en el desarrollo y la *fitness* potencial revela la utilidad de conocer las medidas de inestabilidad como indicadoras del funcionamiento de la planta, aunque resulta obvia la necesidad de posteriores investigaciones sobre la relación entre inestabilidad y *fitness*, y son necesarios más estudios realizados en diferentes poblaciones y en diferentes condiciones ambientales para generalizar y extrapolar este tipo de conclusiones (Clarke 2003, Tracy *et al.* 2003). Nuestros resultados aportan nuevos datos empíricos -en el caso concreto de *R. Sphaerocarpa*- que, creemos, contribuyen a arrojar luz sobre el debate existente en torno a la relación entre la inestabilidad en el desarrollo y la *fitness* (Clarke 1998, Møller 1997, 1999a, 1999b).

Aunque la inestabilidad en el desarrollo no es un sustituto absoluto de las medidas directas de los componentes de la *fitness* -como la supervivencia o la reproducción- constituye una alternativa simple y práctica de gran utilidad potencial como indicador previo del efecto de las perturbaciones en el desarrollo de la planta (Clarke 1995). El uso de indicadores de la *fitness* tiene grandes implicaciones en los estudios de conservación y en los programas de seguimiento de las poblaciones frente a diferentes factores de perturbación (Clarke 1995).

CAPÍTULO 5

MODELO DEMOGRÁFICO MODULAR

Aplicación de una aproximación basada en el individuo al análisis de la dinámica modular y la *fitness* de la planta.⁵

S. G. Fungairiño, C. Fernández, F. López, J. M. Serrano y F. J. Acosta

Departamento de Ecología, Facultad de Biología, Universidad Complutense de Madrid, 28040 Madrid, España.

Resumen

La consideración de una planta como un sistema de unidades iterativas organizadas en diferentes niveles jerárquicos nos permite la simulación de la dinámica modular intra-individual a partir del conocimiento de la estructura (longitud del módulo, densidad de yemas, etc.) y el funcionamiento (destino de desarrollo de las yemas, mortalidad de las ramas, estrategia de desarrollo, etc.) de los módulos dentro de la planta. Asimismo, constituye una herramienta adecuada para el análisis de las consecuencias en la *fitness* de la planta.

En este trabajo se desarrolla un modelo demográfico de una planta, basado en la construcción jerárquica modular, como herramienta para el análisis de las consecuencias que tiene la variación de la dinámica modular en la *fitness* de la planta. Para mostrar la estructura y el funcionamiento del modelo, éste se ejemplifica en una arbusto perenne mediterráneo, *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss., que constituye un objeto de estudio apropiado por su estructura modular simplificada.

El modelo de crecimiento combina las características estructurales y funcionales de los módulos organizados en diferentes niveles jerárquicos y permite realizar predicciones a lo largo de varios años. Los datos empíricos para la construcción del modelo proceden de diferentes investigaciones realizadas con *R. sphaerocarpa* que abordan el análisis de la *fitness* teniendo en cuenta diferentes aspectos de la

⁵ El contenido de este capítulo ha sido enviado con el título “*Application of an individual-based approach to the analysis of plant modular dynamics and fitness*” para su consideración como posible publicación en *Oecologia*.

organización modular de la planta. El modelo y las simulaciones se implementan con el software Mathematica.

Para analizar la respuesta de la *fitness* de la planta (variable respuesta) frente a variaciones en una serie de parámetros estructurales relevantes (variables causales) se realiza un análisis de sensibilidad. Este análisis nos permite detectar los parámetros más sensibles en la dinámica de los módulos de la planta.

Introducción

La consideración de las plantas como organismos modulares en las últimas dos décadas, ha permitido profundizar, desde una perspectiva diferente, en el conocimiento de las reglas básicas (y las unidades básicas) que rigen el crecimiento de las plantas y que determinan su forma y funcionamiento (ver p.e., Harper 1981, Silvertown 1987, Schmid 1990). Esta perspectiva ha dado lugar al desarrollo de modelos explicativos de diversa índole, pero centrados casi exclusivamente en problemas de tipo arquitectónico (p.e., Lindenmayer 1968, Jaeger y Reffye 1992, Kurth 1994) o fisiológico (p.e., Pearcy y Yang 1996, Perttunen *et al.* 1996, 1998).

Por otra parte, una característica común de la mayoría de estos modelos es la asunción de uniformidad de los módulos que integran los individuos, a pesar de que los procesos de desarrollo a nivel modular ya se consideraron en los primeros modelos morfológicos aplicados a las plantas (*L-systems*, Lindenmayer 1968).

Paralelamente, en el campo de la dinámica de poblaciones, y como consecuencia del incremento exponencial en la capacidad de computación y de un cambio paradigmático a un análisis funcional “de abajo a arriba” (“*bottom-up*”), se ha venido desarrollando en años recientes una aproximación poblacional basada en la incorporación de las características individuales. Esta aproximación considera explícitamente tanto la variabilidad inter-individual de los procesos de desarrollo y reproducción, como la influencia del espacio en la dinámica poblacional (“*individual-based models*”; DeAngelis y Gross 1994, Judson 1994, Uchmański y Grimm 1996, Grimm 1999). La aplicación de esta aproximación permite mejorar el grado de detalle y explicación -y, por tanto, la capacidad predictiva- de los modelos poblacionales desarrollados.

Dado que las herramientas metodológicas que constituyen este tipo de modelos no son específicas del nivel de organización individual (sino que proceden de técnicas de computación que trabajan con cualquier tipo de unidades elementales), en este trabajo llevamos a cabo su extensión a una dinámica poblacional modular, de forma equivalente a como hemos llevado a cabo una integración de conceptos clásicos de dinámica de poblaciones con la modularidad en plantas (López *et al.* 2002).

La consideración de las plantas como organismos constituidos por diferentes poblaciones de módulos nos permite aplicar los modelos basados en el individuo a nivel modular, partiendo de la identificación de la estructura básica de crecimiento y del conocimiento de los procesos que rigen el funcionamiento de la planta. Desde esta perspectiva, en este trabajo planteamos la construcción de un modelo basado en el reconocimiento de diferentes poblaciones de unidades morfológicas y funcionales (ramas, yemas, flores...) organizadas en diferentes niveles jerárquicos dentro de la planta. La dinámica modular resultante reproduce el crecimiento y desarrollo de la planta como individuo.

El objetivo principal de este estudio se centra en el análisis de las consecuencias de la dinámica modular en el funcionamiento de la planta, expresado éste mediante la *fitness* potencial. Para ello, se desarrolla un modelo dinámico basado en las características estructurales y funcionales de las unidades modulares que integran la planta. En este trabajo, el modelo se aplica a una planta perenne mediterránea, *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss, pero sus características de funcionamiento son aplicables a cualquier especie en la que pueda caracterizarse y parametrizarse su crecimiento modular.

Ya que los patrones de desarrollo y diferenciación (crecimiento vegetativo / reproductivo) como los valores concretos de los parámetros implementados en el modelo proceden de un estudio empírico de la especie analizada en este trabajo, el modelo propuesto constituye más una síntesis de este conocimiento que una hipótesis de funcionamiento. Mediante la simulación del desarrollo en diferentes tipos de plantas, se analizan las consecuencias de la *fitness* en función de la variación de las características estructurales y funcionales de los módulos de la planta. La simulación del crecimiento modular nos permite además el estudio de diferentes escenarios, así como el análisis del

funcionamiento de la planta en diferentes escalas de su organización jerárquica modular (yemas, ramas, individuos, poblaciones).

Patrones de desarrollo y diferenciación

Los patrones de desarrollo y diferenciación de *R. sphaerocarpa* se establecieron a partir del conocimiento disponible sobre la dinámica modular de la planta. Los datos empíricos sobre la organización y funcionamiento de los módulos proceden de una serie de estudios previos que hemos llevado a cabo en los últimos años, en los que hemos abordado el análisis de las consecuencias de la estructura y la dinámica modular en la *fitness* potencial de la planta. En los diversos estudios realizados se han analizado aspectos del desarrollo demográfico desde una perspectiva modular, tales como el reparto vegetativo y reproductivo en función de la edad de la planta (López *et al.* 2001), la organización jerárquica de las estructuras reproductivas (López *et al.* 2002), el coste estructural de las ramas en la *fitness* potencial de la planta (Fungairiño *et al.* 2004) y la relación entre la inestabilidad en el desarrollo, estimada a partir de la variación intra-individual de las características estructurales, y la *fitness* de la planta (Fungairiño *et al.* en preparación). La Fig. 1 muestra un esquema del modelo conceptual inicial sobre el que se plantearon estos estudios.

El crecimiento modular de *R. sphaerocarpa* es considerablemente simplificado. Las ramas terminales constituyen la unidad básica de crecimiento modular (ver López *et al.* 2001). En un año t , las ramas terminales producen flores (algunas de las cuales darán lugar a frutos) a partir de las yemas axilares laterales y ramas nuevas y/o flores a partir de la yema axilar basal. Las ramas nuevas pueden ramificarse dando lugar a ramas nuevas de segundo y de tercer orden. En el siguiente periodo de crecimiento ($t+1$), un elevado número de ramas nuevas muere, mientras que una pequeña parte de las ramas nuevas de primer orden permanecen como estructura de soporte (2.5 % de las ramas nuevas (Haase *et al.* 2000)). De las ramas nuevas supervivientes, aquellas que quedan en posición terminal se comportarán como ramas terminales nuevas en el año $t+1$.

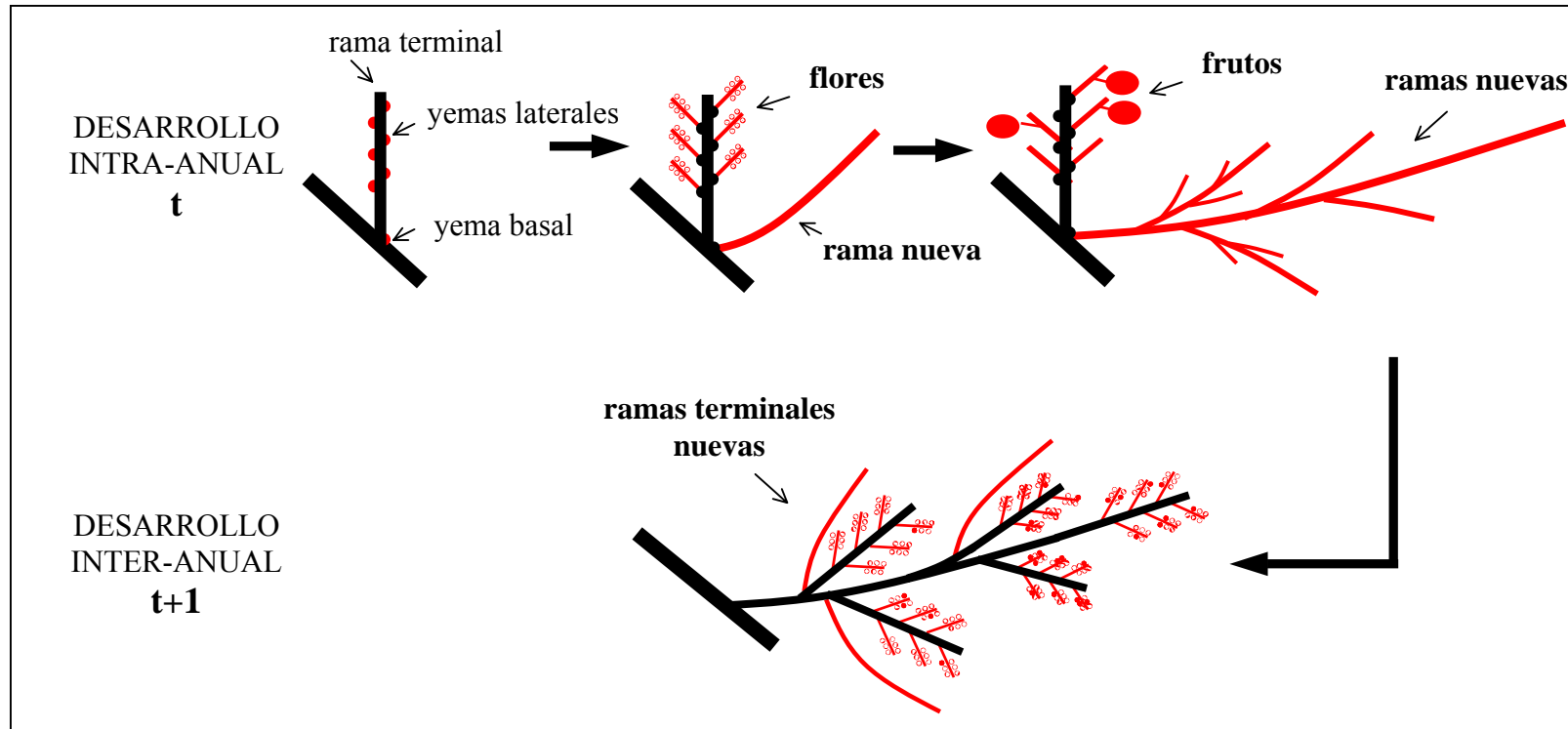


Fig. 1. Patrones de desarrollo y diferenciación en el estudio de la estructura y dinámica modular de *R. sphaerocarpa*.

Modelo de crecimiento modular

R. sphaerocarpa crece mediante la adición de nuevas unidades de construcción modular (según el esquema representado en la Fig. 2) que presentan sus propias características estructurales y funcionales en función del tiempo de desarrollo y de su posición dentro de la planta.

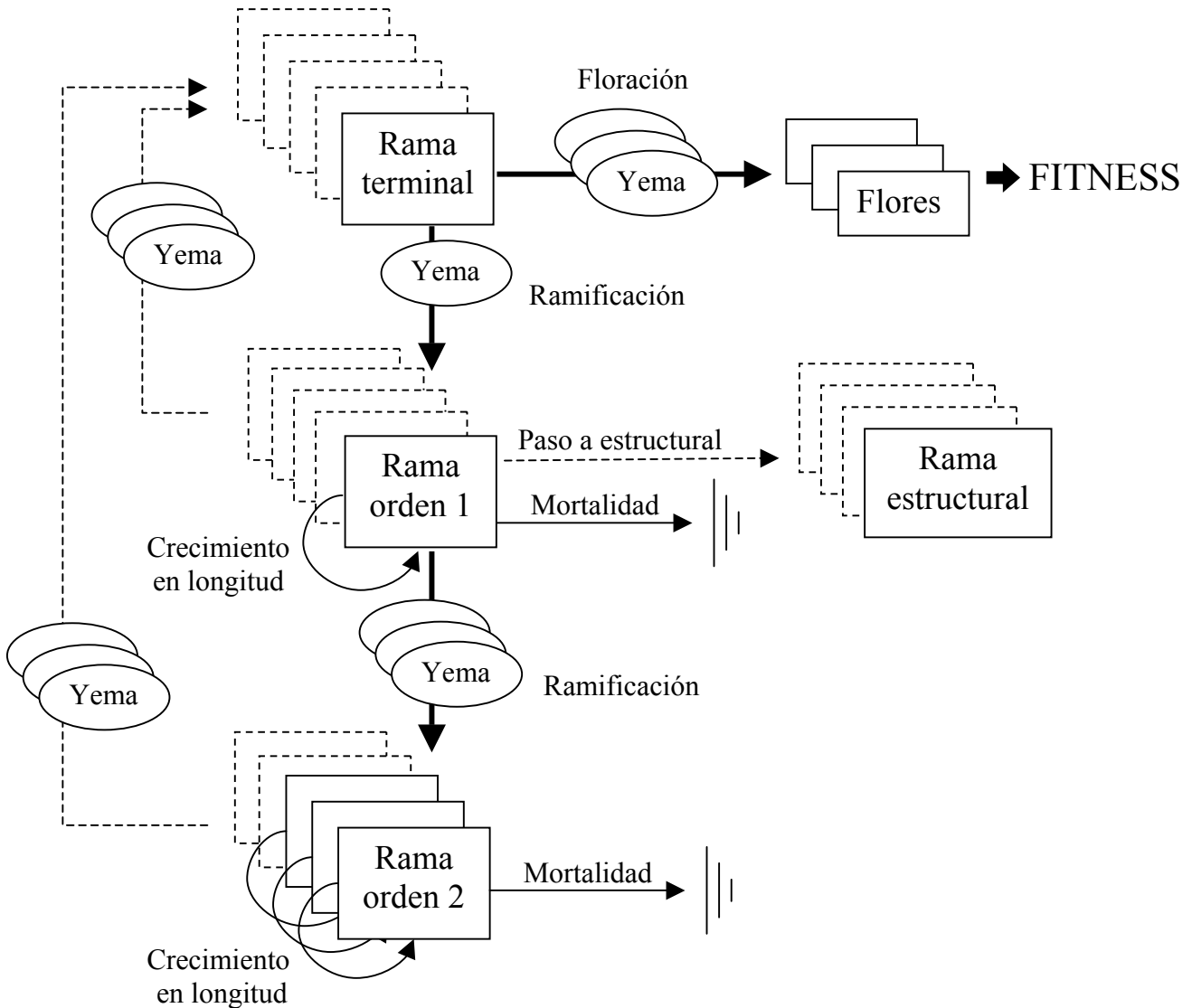


Fig. 2. Estructura formalizada de un modelo basado en el individuo (“*individual-based models*”) aplicado a la estructura y desarrollo modular de *R. sphaerocarpa*. Los recuadros y los óvalos indican diferentes unidades modulares pertenecientes a distinto nivel jerárquico, así como su iteración en la planta. Las flechas continuas indican procesos demográficos intra- anuales (t), mientras que las flechas discontinuas muestran los procesos inter- anuales ($t+1$).

Como asumimos que las plantas constituyen poblaciones de módulos estructurados en el espacio (Suzuki 2000), el modelo incluye la variación del crecimiento de las ramas en función de su posición en la planta. El crecimiento de las ramas nuevas en un período anual de desarrollo se ajusta a una función logística de crecimiento (Fig. 3), alcanzando una velocidad máxima de crecimiento en los meses de mayo y junio. A partir de los datos obtenidos en 100 plantas, se estimaron los parámetros de la función de crecimiento de las ramas de primer (1) y de segundo (2) orden de ramificación ($r_1 = 0.76 \pm 0.01$, $k_1 = 27.45 \pm 3.11$, $r_2 = 0.66 \pm 0.01$, $k_2 = 17.42 \pm 1.30$). Las ramas de tercer orden de ramificación no se han tenido en cuenta en el modelo porque presentan una elevada mortalidad anual (prácticamente el 100%, Haase *et al.* 2000 y observaciones propias). Mediante el análisis de los parámetros de crecimiento de las ramas en función de su posición dentro del sistema de ramificación se calculó la variación de las funciones de crecimiento de acuerdo a la organización espacial de las ramas dentro de la planta.

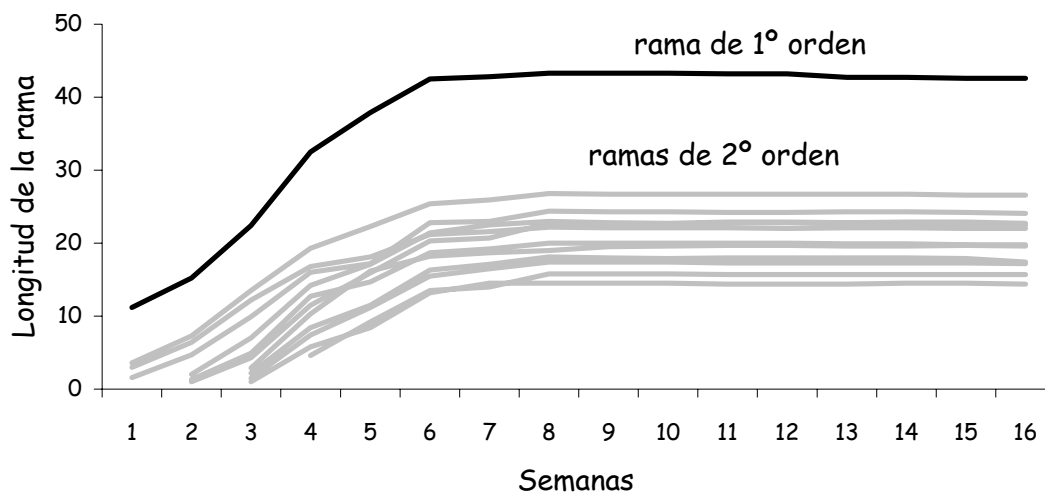


Fig. 3. Ejemplo del crecimiento característico de las ramas de primer y segundo orden en *R. sphaerocarpa* a lo largo de un período de desarrollo anual (desde mediados de mayo, semana 1, hasta principios de noviembre, semana 16).

Todas las ramas nuevas desarrollan yemas distribuidas regularmente a lo largo de su longitud. La producción y desarrollo posterior de las yemas dependen de: (i) el tipo de rama (rama terminal → flores; ramas nuevas → ramas), (ii) de su posición en las ramas (las ramificaciones disminuyen progresivamente desde la base hasta el ápice de la rama) y (iii) de la edad de la planta (una mayor proporción de ramas nuevas en plantas

jóvenes). Las tasas de desarrollo, supervivencia y mortalidad de las yemas determinan la producción de nuevas estructuras reproductivas (inflorescencias, flores y frutos), que contribuyen de forma directa a la *fitness* de la planta, y de ramas nuevas de primer y segundo orden, que garantizan el crecimiento futuro de la planta (contribuyendo, por tanto, a la *fitness* de forma indirecta).

Para la aplicación del modelo se considera la *fitness* anual de la planta, medida a partir de las yemas que producen flores en las ramas terminales, como estima de la *fitness* potencial de la planta.

Implementación

El modelo de crecimiento se basa en una serie de reglas básicas obtenidas empíricamente del estudio de *R. sphaerocarpa*, que determinan el crecimiento de la planta mediante la adición de nuevas unidades modulares iterativas en años sucesivos.

La implementación del modelo y las simulaciones se desarrollan con el software Mathematica (Wolfram 1996).

Las simulaciones incluyen sólo el período de crecimiento anual (de marzo a septiembre) en cada año, y el diferencial de tiempo (dt) es de una semana, ya que el seguimiento del desarrollo y crecimiento de los módulos se realizó semanalmente.

En la Tabla 1 se muestran los parámetros utilizados en la implementación del modelo. La programación matemática del modelo aplicado a *R. sphaerocarpa* se incluye en el apéndice. Por simplificación, se han excluido los parámetros y las ecuaciones referentes a la arquitectura de la planta de la Tabla 1 y del apéndice, respectivamente, ya que no afecta al funcionamiento del modelo y complica el desarrollo matemático.

Tabla 1. Parámetros de crecimiento y desarrollo utilizados en el modelo demográfico modular de *R. sphaerocarpa*. Todos los parámetros del modelo se estimaron a partir de la media obtenida de 100 plantas.

$t_1, t_2, t_3, \dots, t_n$ = años sucesivos. k_i = longitud máxima de las ramas nuevas de orden i . r_i = tasa de crecimiento en longitud de las ramas de orden i . d_i = distancia media entre yemas de las ramas de orden i . Pb = probabilidad de ramificación a partir de la rama terminal. Pf = probabilidad de floración de las yemas en la rama terminal. Pm_i = tasa de mortalidad de las ramas de orden i . Ps = probabilidad de permanecer una rama como estructura de soporte. N_0 = número de yemas en la rama terminal. N_i = número de ramificaciones en las ramas de orden i . N_{of} = número de yemas que dan flores en la rama terminal.

Análisis de sensibilidad

Puesto que el modelo incorpora los patrones de crecimiento observados e implementa los parámetros medidos empíricamente, los resultados obtenidos en diferentes simulaciones responden de forma fiable al funcionamiento de *R. sphaerocarpa*. La Fig. 4 muestra dos ejemplos del crecimiento y desarrollo generado en diferentes simulaciones del modelo.

Para analizar la magnitud de la respuesta del modelo frente a variaciones de los diferentes parámetros se realiza un análisis de sensibilidad (Kepler 1997). Se analiza la *fitness* potencial de la planta (variable respuesta) frente a variaciones de diferentes parámetros estructurales (variables causales). Se centra la atención en las características estructurales del crecimiento vegetativo porque las ramas constituyen las unidades potenciales de crecimiento futuro. La *fitness* potencial de la planta se estima a partir del número de yemas que producen flores en el conjunto de ramas terminales de un período de crecimiento anual. Para ilustrar el funcionamiento del modelo se presenta el resultado de la *fitness* potencial en un período de simulación de cinco años (tiempo de simulación suficiente para detectar una respuesta diferencial en la *fitness* de la planta).

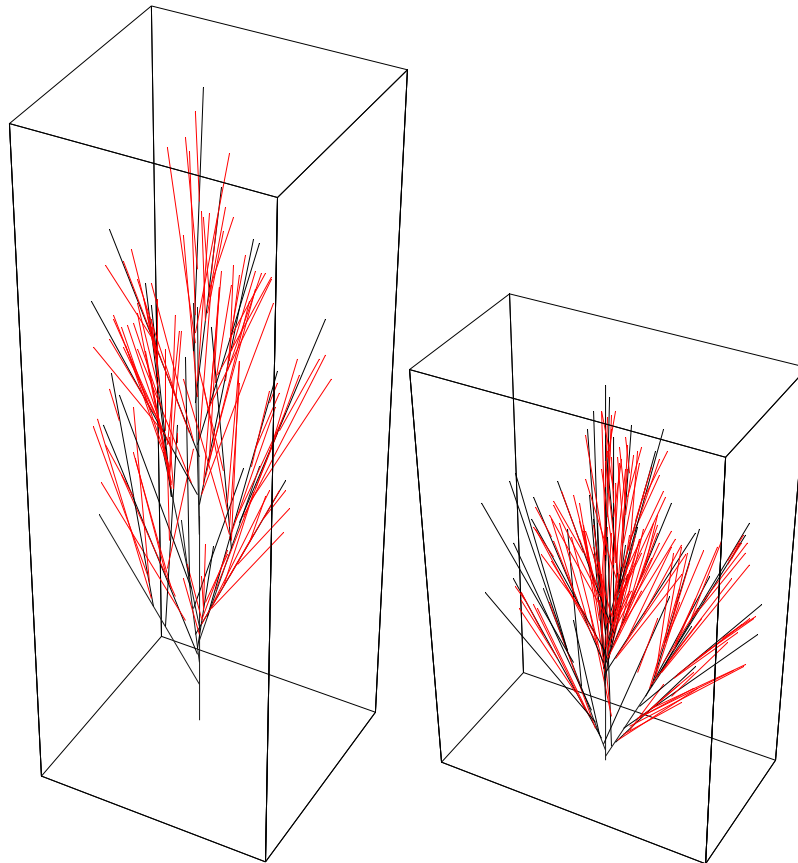


Fig. 4. Imágenes de plantas virtuales generadas a partir del modelo demográfico modular de *R. sphaerocarpa*. Ambos ejemplos representan plantas simuladas al cabo de cinco períodos de crecimiento. La diferencia entre ambas plantas se debe únicamente a la variación estadística de la probabilidad de los parámetros.

Cada uno de los parámetros de crecimiento anual de las ramas (k_i , r_i) fue sometido a una variación, con un incremento y una disminución lineal respecto al valor medio de referencia (obtenido experimentalmente) del modelo. Para cada una de las variaciones de los parámetros se realizan 100 simulaciones con el fin de obtener los valores resultantes de la *fitness*. Mediante un análisis de la varianza se analizó el efecto de dicha variación en la variable respuesta (*fitness* potencial) en diferentes períodos de crecimiento anual.

Tabla 2. Análisis de la *fitness* en tres años consecutivos de desarrollo en función de la variación de los parámetros de crecimiento anual de las ramas en *R. sphaerocarpa* (r_1 y r_2 = tasa de crecimiento de las ramas de primer y segundo orden, k_1 y k_2 = longitud máxima de las ramas de primer y segundo orden). Los valores muestran los resultados del análisis de la varianza y la significación, valor de la F (probabilidad), y los valores medios de *fitness* (\pm EE) obtenidos en las simulaciones realizadas con cada variación del parámetro (en negrita se indican las diferencias significativas en *fitness*).

		Porcentaje de variación del parámetro					
		F (p)	-20%	-10%	0%	+10%	+20%
t₃	r_1	0.91 (0.460)	277.44 (\pm 27.04)	252.16 (\pm 23.72)	247.26 (\pm 20.65)	225.44 (\pm 18.62)	241.96 (\pm 28.59)
	r_2	0.32 (0.867)	257.52 (\pm 27.64)	267.36 (\pm 29.06)	261.40 (\pm 28.54)	258.84 (\pm 28.38)	293.80 (\pm 28.39)
	k_1	12.01 (< 0.001)	166.32 (\pm 17.61)	194.48 (\pm 21.87)	271.17 (\pm 20.34)	330.88 (\pm 21.46)	349.00 (\pm 24.50)
	k_2	1.89 (0.116)	203.94 (\pm 18.74)	235.80 (\pm 18.74)	240.98 (\pm 22.75)	291.92 (\pm 28.98)	247.84 (\pm 26.75)
t₄	r_1	0.35 (0.846)	1017.00 (\pm 141.69)	799.36 (\pm 145.28)	900.87 (\pm 32.34)	864.16 (\pm 109.54)	930.60 (\pm 159.88)
	r_2	0.50 (0.737)	969.40 (\pm 135.97)	854.40 (\pm 164.89)	978.84 (\pm 137.16)	1119.96 (\pm 126.22)	1008.00 (\pm 137.56)
	k_1	8.08 (< 0.001)	470.24 (\pm 79.19)	801.04 (\pm 98.32)	1006.47 (\pm 89.42)	1240.40 (\pm 124.87)	1595.64 (\pm 217.58)
	k_2	60.00 (0.661)	761.64 (\pm 111.84)	891.00 (\pm 111.84)	912.73 (\pm 155.87)	981.44 (\pm 175.47)	1056.84 (\pm 138.28)
t₅	r_1	1.40 (0.238)	2084.56 (\pm 618.05)	847.92 (\pm 351.67)	1648.45 (\pm 654.60)	1883.32 (\pm 457.70)	2586.00 (\pm 674.03)
	r_2	1.06 (0.376)	1488.96 (\pm 555.31)	1102.24 (\pm 466.21)	1731.94 (\pm 524.45)	2454.80 (\pm 555.62)	1481.64 (\pm 606.23)
	k_1	2.06 (0.020)	751.88 (\pm 213.01)	1627.92 (\pm 366.78)	1684.54 (\pm 465.75)	1732.17 (\pm 693.13)	1781.96 (\pm 855.21)
	k_2	0.50 (0.732)	1344.20 (\pm 404.61)	2083.16 (\pm 404.61)	1826.67 (\pm 487.63)	1781.32 (\pm 490.53)	2272.92 (\pm 630.76)

La Tabla 2 resume los resultados de la influencia de los parámetros de crecimiento de las ramas (r_i y k_i) en la *fitness* potencial de la planta. Por simplificación, se excluyen los dos primeros períodos de crecimiento. La longitud de las ramas de

primer orden (k_1) es el único parámetro que ejerce un efecto significativo en la *fitness* potencial de la planta en cada uno de los tres períodos de crecimiento analizados. Según muestran los resultados, los valores de la *fitness* potencial aumentan de forma directa con la longitud de las ramas de primer nivel, con mayores tasas de producción reproductiva en los sucesivos períodos de crecimiento (t_3 , t_4 y t_5). El efecto de este parámetro sobre la *fitness* de la planta pierde significación con el tiempo de desarrollo (de t_3 a t_5).

Perturbación y *fitness*

El modelo demográfico modular propuesto permite obtener predicciones sobre los resultados de la dinámica de desarrollo, así como sus consecuencias en la *fitness* de la planta, frente a cualquier evento de carácter endógeno o exógeno cuyo efecto en el desarrollo y diferenciación de la planta sea parametrizable. Esto resulta particularmente interesante para el análisis de las consecuencias en la *fitness* de diferentes factores externos de perturbación. Como ejemplo de esta posible aplicación del modelo, establecimos un caso hipotético en el que simulamos el efecto de la mortalidad de las ramas nuevas como respuesta a un factor de estrés ambiental (por ejemplo, la herbivoría, que constituye un factor muy común que afecta a la mortalidad de los módulos). Asumimos que la perturbación actúa de forma constante en cada intervalo de tiempo (dt semanal) de la simulación. La Fig. 5 muestra la respuesta en *fitness* potencial, medida en número de yemas que producen flores, frente a una mortalidad creciente de las ramas nuevas de primer y de segundo orden. La *fitness* potencial aumenta con la edad de la planta como consecuencia natural del aumento del número de ramas terminales que forman la estructura de la copa. El efecto de la *fitness* potencial frente a un factor de perturbación externa se agrava en años sucesivos del desarrollo de la planta, provocando mayores pérdidas de *fitness* en plantas de mayor edad. El efecto de la mortalidad en la *fitness* potencial de la planta varía enormemente en función de la magnitud del factor de perturbación externo. Como consecuencia de la estructura jerárquica de los módulos en la planta, la mortalidad de las ramas de primer orden produce un efecto exponencial en la *fitness* potencial de la planta, mientras que la mortalidad de las ramas de segundo orden ejerce un efecto lineal.

A través de efectos directos (mortalidad) o indirectos (posibilidad de crecimiento futuro), el factor de perturbación externa modula las consecuencias en la *fitness* potencial de la planta.

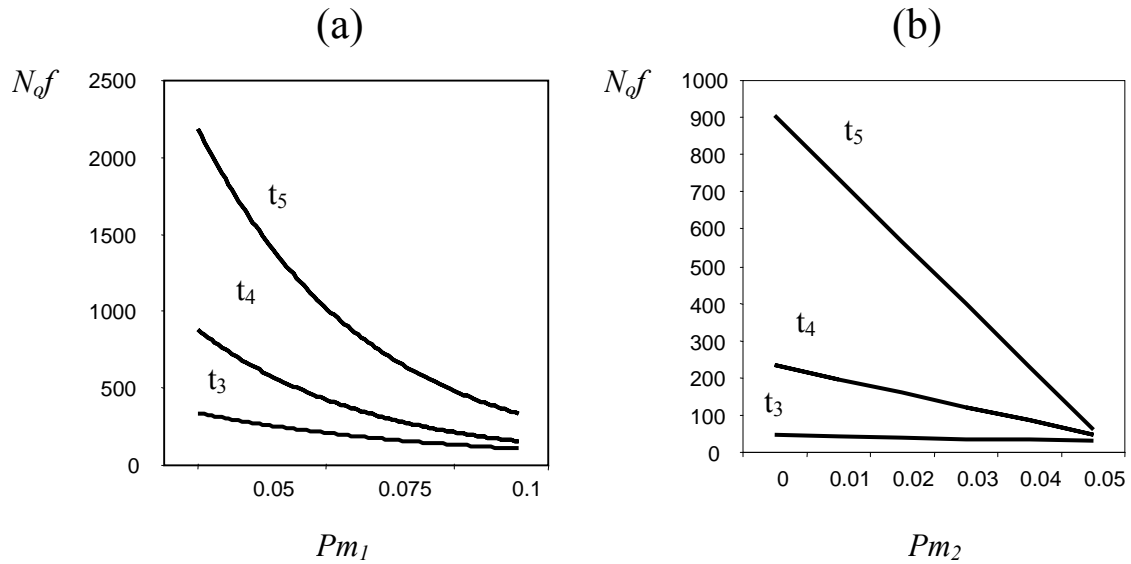


Fig. 5. Respuesta en *fitness* potencial, expresada en número de yemas que desarrollan flores (N_{of}), frente a un factor de perturbación externo reflejado en un aumento de la mortalidad de las ramas (a) de primer orden (Pm_1) y (b) de segundo orden (Pm_2).

Discusión

En este trabajo se desarrolla un modelo para analizar el funcionamiento desde una perspectiva funcional. Aunque el modelo se aplica en este caso a *R. sphaerocarpa*, el objetivo no es la descripción de la dinámica de crecimiento de un taxon específico, sino proporcionar una herramienta general para el análisis de los procesos que tienen lugar a nivel intra-individual, integrando el conocimiento de diferentes aspectos de la dinámica modular. La aproximación de estudio propuesta sintetiza el conocimiento empírico de una serie de estudios sobre diferentes aspectos de la demografía modular y la *fitness* potencial realizados en *R. sphaerocarpa*. Pero igualmente podía haberse aplicado a cualquier estructura modular de otra planta. La puesta en funcionamiento de manera simultánea de los diferentes procesos estudiados (estrategia de reparto, reproducción, crecimiento vegetativo, historia de desarrollo) nos permite la integración de los resultados en un modelo demográfico modular de funcionamiento de la planta.

Creemos que el modelo constituye una herramienta de utilidad para el análisis de las consecuencias de la dinámica modular intra-individual en la *fitness* de la planta, considerando la variación de las características de los módulos. La variabilidad individual y su significado potencial para la dinámica de poblaciones es uno de los principales argumentos de los modelos basados en el individuo (Grimm 1999). En este sentido, el modelo centra su atención en cómo influyen las características estructurales y funcionales de las diferentes unidades modulares en los procesos de desarrollo y diferenciación y, finalmente, en la *fitness* de la planta.

Considerando la planta como el resultado de la expresión de las estrategias de la población de los módulos (Watkinson 1986, Schmid 1990), el análisis de la dinámica modular, mediante un análisis de sensibilidad, nos ayuda a identificar los parámetros que son determinantes (y valorar en qué medida) para entender el funcionamiento de la dinámica modular. La dinámica resultante se reduce a procesos de acumulación y pérdida de unidades organizadas en diferentes niveles jerárquicos. En este estudio se han considerado dos niveles de organización modular: (i) la población de yemas, cuya dinámica está determinada por el destino de las yemas (desarrollo o muerte), el tipo de desarrollo (reproductivo o vegetativo) y la posición en las ramas, y (ii) la población de ramas, que resulta de los procesos de crecimiento, mortalidad o persistencia como estructura de soporte.

A través de las diferentes simulaciones del crecimiento y desarrollo de un gran número de módulos, se han analizado cómo influyen los procesos demográficos a nivel modular en la *fitness* de la planta. Los resultados de las simulaciones realizadas muestran cómo influye la organización jerárquica de los módulos, a través de la potencialidad de desarrollo y diferenciación de los módulos de la planta, en la magnitud del efecto de una perturbación externa sobre la *fitness* de la planta. El modelo permite ver, y cuantificar, cómo una perturbación externa que actúa sobre una población de módulos estructurados jerárquicamente puede dar lugar a una respuesta diferencial en la *fitness* de la planta. Una mortalidad directa sobre las ramas de primer y de segundo nivel da lugar a consecuencias cualitativamente diferentes en la dinámica de desarrollo y diferenciación de los módulos, dando lugar a una respuesta exponencial (en el caso de mortalidades de las ramas de primer nivel) y lineal (en las ramas de segundo nivel) en la *fitness* de la planta.

La variación de las características de los módulos en los diferentes niveles de organización, y su posible interacción, se traducen en una *fitness* diferencial. Se considera que la interacción es la relación funcional entre niveles que determina la reproducción y la supervivencia de los módulos en el nivel en que se evalúa la *fitness* (Pedersen y Tuomi 1995). En el modelo que presentamos, este nivel corresponde a la población de yemas, aunque es posible traducir este valor de *fitness*, a partir de la dinámica jerárquica de los módulos reproductivos (López *et al.* 2002), a cualquier otra unidad reproductiva de la planta (inflorescencias, flores, frutos).

Aunque este modelo sólo considera características estructurales y funcionales intrínsecas de la planta, los procesos del desarrollo y diferenciación varían en respuesta a condiciones externas. Por ejemplo, en el caso de *R. sphaerocarpa*, las condiciones climáticas pueden afectar a la fenología y a la producción (Haase *et al.* 2000), y una herbivoría moderada puede influir en la capacidad de rebrote de la planta (Gómez Sal *et al.* 1999). Este tipo de consecuencias de la influencia externa no se ha tenido en cuenta en este trabajo, pero su consideración sería factible en la estructura del modelo propuesto para analizar la respuesta de la dinámica modular en términos de *fitness*.

El estudio de la dinámica de poblaciones ha sido objeto de una transición gradual desde los modelos clásicos de poblaciones hasta los modelos basados en el individuo, no estando bien definidos los límites entre ambos tipos de modelos (Uchmański y Grimm 1996). Independientemente de la categoría en que se encuadre el modelo propuesto, queremos destacar que el objetivo que se persigue con la aproximación basada en el individuo es sintetizar el conjunto de procesos que tienen lugar en la dinámica modular de las plantas y analizar sus consecuencias en la *fitness*. Al mismo tiempo, nuestro propósito es contribuir al análisis de diferentes escenarios para evaluar el significado ecológico de la modularidad mediante el análisis de diferentes aspectos estructurales y funcionales de las características modulares. Creemos que cuestiones generales acerca de las implicaciones de la organización modular, tales como el grado de independencia funcional de los módulos o el balance existente entre diferentes funciones de los módulos, podrían ser correctamente abordadas desde una aproximación teórica similar a la presentada en este trabajo.

Apéndice

```

tiempoFinal=125;
Clear[inicioParametros];
inicioParametros[{r1_,r2_,k1_,k2_,pm0_,pm1_,pm2_,d1_, d2_,pb1_,pb2_}]:=
(mesesAño=25;
Clear[listaRamas];listaRamas[0]={1};listaRamas[t_]:=listaRamas[t-1];
Clear[listaYemasNoRama];listaYemasNoRama[0]={};
  listaYemasNoRama[t_]:=listaYemasNoRama[t-1];
Clear[listaRamasCreciendo];listaRamasCreciendo[0]={1};
  listaRamasCreciendo[t_]:=listaRamasCreciendo[t-1];
Clear[listaYemasFlores];listaYemasFlores[0]={};
  listaYemasFlores[t_]:=listaYemasFlores[t-1];
Clear[listaYemasFrutos];listaYemasFrutos[0]={};
  listaYemasFrutos[t_]:=listaYemasFrutos[t-1];
Clear[listaRamasMuertas];listaRamasMuertas[0]={};
  listaRamasMuertas[t_]:=listaRamasMuertas[t-1];
longitudMadre[1]=0;
Clear[rRamas,kRamas];
rRamas[rama_,t_]:= .76 r1 /; orden[rama]=1;
rRamas[rama_,t_]:= (.7- .008 longitudMadre[rama]) r2 /; orden[rama]=2;
rRamas[rama_,t_]:= .7- .008 longitudMadre[rama] /; orden[rama]=3;

kRamas[rama_,t_]:=27.45 k1 /; orden[rama]=1;
kRamas[rama_,t_]:= (21.6- .8 longitudMadre[rama]) k2 /; orden[rama]=2;
kRamas[rama_,t_]:= (21.6- .86 longitudMadre[rama]) /; orden[rama]=3;

Clear[repartidorDesarrollo];
repartidorDesarrollo[distancia_]:= (.4- .4 distancia);

Clear[pMuerteRamas];
pMuerteRamas[t_,rama_,h_]:= pm0 /; orden[rama]=0;
pMuerteRamas[t_,rama_,h_]:= pm1 /; orden[rama]=1;
pMuerteRamas[t_,rama_,h_]:= pm2 /; orden[rama]=2;
pMuerteRamas[t_,rama_,h_]:= 0 /; orden[rama]=3;

pRamificacion[t_]:= If[t<99,pb1,pb2];

longitudInicialRamas=.111111;

Clear[distanciaEntreYemas];
distanciaEntreYemas[rama_,t_]:= 1 d1 /; orden[rama]=1;
distanciaEntreYemas[rama_,t_]:= 1.2 d2 /; orden[rama]=2;
distanciaEntreYemas[rama_,t_]:= 1.4 /; orden[rama]=3;

Clear[longitud];
longitud[rama_,t_]:=
longitud[rama,t]=
If[orden[rama]=0,longFinal[rama],
Chop[
If[t<tNacimiento[rama],0,
If[t=tNacimiento[rama],longitudInicialRamas,
kRamas[rama,
t]/ (1+
Exp[Log[
kRamas[rama,t]/
longitud[rama,tNacimiento[rama]]-1]-
rRamas[rama,t] (t-tNacimiento[rama])]]],10^-6]];

```

```

Clear[hijas];hijas[rama_]:={};
Clear[numeroYemas];
numeroYemas[rama_,t_]:=
  numeroYemas[rama,t]=
  Floor[longitud[rama,t]/distanciaEntreYemas[rama,t]];
Clear[orden];orden[1]=1;
tNacimiento[1]=0;
Clear[calculoYemas];
calculoYemas[rama_,t_]:=If[numeroYemas[rama,t]>numeroYemas[rama,t-1],
  numeroRamas[t]=Length[listaRamas[t]];
  ramasNuevas[rama,t]=numeroYemas[rama,t]-numeroYemas[rama,t-1];
  Table[
    AppendTo[hijas[rama],n];
    posicion[n]=Length[hijas[rama]];
    longitudMadre[n]=distanciaEntreYemas[rama,t] posicion[n];
    madre[n]=rama;
    orden[n]=orden[rama]+1;
    tNacimiento[n]=t;
    longitud[n]=longitudInicialRamas;
    If[orden[n]=3||kRamas[n,t]=0||
      Random[]>repartidorDesarrollo[longitudMadre[n]/kRamas[rama,t] ],
      AppendTo[listaYemasNoRama[t],n],
      AppendTo[listaRamasCreciendo[t],n]
    ];
    AppendTo[listaRamas[t],n],
    {n,numeroRamas[t]+1,numeroRamas[t]+ramasNuevas[rama,t]}
  ]
];
Clear[muerte];
muerte[t_]:=Map[
  If[Random[]<pMuerteRamas[t,#,1],AppendTo[listaRamasMuertas[t],#];
    AppendTo[listaRamasMuertas[t],hijas[#]];
    listaRamasCreciendo[t+1]=
    Complement[listaRamasCreciendo[t],Join[{#},hijas[#]]]&,
    listaRamasCreciendo[t]];
  listaRamasMuertas[t]=Union[Flatten[listaRamasMuertas[t]]];
  crecimiento[t_]:=Map[calculoYemas[#,t]&,listaRamasCreciendo[t]];
  muerte[t];listaFlores[t]=Sort[todasFlores];
  Map[(or[#,t]=orden[#])&,listaRamasCreciendo[t]];
  ramasOrden1[t_]:=
  Map[#[[1]]&,Cases[Map[{#,orden[#]}&,listaRamasCreciendo[t]],{___,1}]];
  ramasOrden0[t_]:=
  Map[#[[1]]&,Cases[Map[{#,orden[#]}&,listaRamasCreciendo[t]],{___,0}]];
  nuevoAño[t_]:=
  If[t>5&&(IntegerPart[t/mesesAño]=t/mesesAño),año[t]=1,año[t]=0];
  apice[rama_,t_]:=
  If[Intersection[hijas[rama],listaRamasCreciendo[t]]\[NotEqual] {},
    Max[Intersection[hijas[rama],listaRamasCreciendo[t]],
    Max[hijas[rama]]];
  flores[rama_,t_]:=
  If[orden[rama]=1,
    Drop[hijas[rama],Position[hijas[rama],apice[rama,t]][[1,1]]],
    If[orden[rama]=2,hijas[rama],{}]];
  todasFlores={};
  cambioAño[t_]:=
  If[año[t]=1,todasFlores={};
  todasFlores=Flatten[Join[Map[flores[#,t]&,listaRamasCreciendo[t]]]];
  listaRamasCreciendo[t]=

```

```

Complement[listaRamasCreciendo[t],todasFlores];
listaNuevasRamasOrden1[t]=
DeleteCases[
  If[pRamificacion[t]\[LessEqual] Random[],
    Map#[[1]]&,
    Cases[Map[ {#,orden[#]} &,listaRamasCreciendo[t],{____,2}]], "A"],"A"];
AppendTo[listaYemasNoRama[t],
  Cases[Map[ {#,orden[#]} &,listaRamasCreciendo[t],{____,-1}]];
Map[
  Which[orden[#]=1,orden[#]=0,orden[#]=0, orden[#]=0,
    orden[#]>1,orden[#]=-1]&,listaRamasCreciendo[t]];
Table[
  nn=Length[listaRamas[t]]+1;
  AppendTo[listaRamas[t],nn];
  AppendTo[listaRamasCreciendo[t],nn];
  AppendTo[hijas[madre[listaNuevasRamasOrden1[t][[i]]]],nn];
  posicion[nn]=posicion[listaNuevasRamasOrden1[t][[i]]];
  longitudMadre[nn]=longitudMadre[listaNuevasRamasOrden1[t][[i]]];
  madre[nn]=madre[listaNuevasRamasOrden1[t][[i]]];
  orden[nn]=1;
  tNacimiento[nn]=t;
  AppendTo[listaYemasNoRama[t],listaNuevasRamasOrden1[t][[i]]];
  longitud[nn]=longitudInicialRamas,
  {i,1,Length[listaNuevasRamasOrden1[t]]};
  listaRamasCreciendo[t]=
  Complement[listaRamasCreciendo[t],listaYemasNoRama[t]];);

```

```

Table[listaParametros = {1,1,1,1,0.01,0.01,0.01,1,1,0.5,0.5}; inicioParametros[1];
Print[simulacion];

```

```

Table[nuevoAño[t]; crecimiento[t]; cambioAño[t], {t, 0, 124}];
numeroFlores74[simulacion, 1] = Length[listaFlores[74]];
numeroFlores99[simulacion, 1] = Length[listaFlores[99]];
numeroFlores124[simulacion, 1] = Length[listaFlores[124]], {simulacion, 1, 100}];

```

```

Table[numeroFlores74[simulacion, {1,1,1,1,0.01,0.01,0.01,1,1,0.5,0.5}], {simulacion, 1, 100}]

```

```

Table[numeroFlores99[simulacion, {1,1,1,1,0.01,0.01,0.01,1,1,0.5,0.5}], {simulacion, 1, 100}]

```

```

Table[numeroFlores124[simulacion, {1,1,1,1,0.01,0.01,0.01,1,1,0.5,0.5}], {simulacion, 1, 100}]

```

DISCUSIÓN

Como consecuencia de la organización modular, las plantas presentan una serie de características propias de esta estructuración que son determinantes para su funcionamiento. Las distintas unidades modulares que conforman el individuo constituyen entidades propias en cuanto a sus características estructurales y funcionales. Como resultado de dicha singularidad, la planta constituye un complejo sistema de poblaciones de módulos, en el que el desarrollo se produce mediante una secuencia de acontecimientos a nivel modular. La variabilidad en número, tamaño y función de los módulos en diferentes momentos en el tiempo o en diferentes estados de la planta permiten la existencia de una gran variación fenotípica, característica de los organismos de crecimiento modular. Como resultado de la producción de diferentes estructuras que difieren en sus características demográficas, las plantas adquieren un valor de *fitness* diferencial (Watson *et al.* 1997).

El estudio de la estrategia de desarrollo de *R. sphaerocarpa* desde esta perspectiva modular ha sido abordado, en función del propósito perseguido en cada uno de los capítulos, desde un punto de vista funcional a diferentes niveles de la organización modular, tanto en el espacio como en el tiempo.

El análisis de las estrategias de desarrollo 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. A pesar de observarse un cambio en la proporción de nuevas estructuras producidas (vegetativas o reproductivas), la constancia en el tamaño y la composición química observada en los módulos de plantas de diferente edad revelan un alto nivel de iteratividad y un crecimiento esencialmente modular en *R. sphaerocarpa*. Los análisis simultáneos de comprobación de la iteratividad y de la composición demográfica modular llevados a cabo suponen, en esencia, una contribución a un procedimiento general de valoración de la intensidad de la organización modular, así como de sus posibles cambios a lo largo del tiempo.

Durante el desarrollo reproductivo de las plantas, como consecuencia de la organización jerárquica modular, tiene lugar un reparto de los recursos dedicados a la

producción de estructuras reproductivas (Lovett Doust y Eaton 1982). 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. El análisis demográfico del proceso reproductivo en *R. sphaerocarpa* nos ha permitido determinar las probabilidades de éxito de las diferentes “subpoblaciones” y detectar aquellos estados del desarrollo críticos para la planta. Esta aproximación de estudio, como contribución metodológica formalizada y de posible aplicación general, permite una cuantificación, de manera simultánea, de la contribución de las distintas unidades reproductivas a la *fitness* de la planta. Representa, de hecho, una integración funcional de conceptos de dinámica de poblaciones y de estructuración jerárquica en la organización modular.

El análisis de la estructura vegetativa de la planta, contemplada funcionalmente como una población de ramas organizadas en el espacio (Suzuki 2000), plantea 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. Este planteamiento nos ha llevado a desarrollar una metodología de estimación del coste estructural en función de la *fitness* de la planta. El cálculo del coste estructural a través de esta metodología y teniendo en cuenta dos aspectos básicos del desarrollo de las plantas (el incremento en biomasa y la disponibilidad de meristemas) permite interpretar y comparar las consecuencias que tienen diferentes patrones de crecimiento en la *fitness* de la planta. Diferentes patrones de reparto entre los módulos estructurales de la planta, dependiendo de su posición en el sistema de ramificación, pueden ser así cuantificados para estimar su influencia en la *fitness* de la planta.

La estructura de la planta es el reflejo de la historia de desarrollo a lo largo del tiempo (Waller 1986, Harper 1981). Mediante su análisis, es posible detectar irregularidades en el patrón de desarrollo. El estudio de los patrones de desarrollo a partir del análisis de las características estructurales de los módulos permite determinar aquellas medidas de inestabilidad en el desarrollo que son buenas indicadoras de la “calidad” de la planta (en términos de supervivencia y reproducción) (Alados *et al.* 1994, Møller 1997). Además, 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 ha destacado la importancia de analizar previamente las unidades modulares y su funcionamiento en cuanto a unidades de desarrollo y producción.

Con el modelo de crecimiento modular desarrollado para *R. sphaerocarpa* se ha llevado a cabo una integración de las herramientas de dinámica poblacional basada en el individuo (“*individual-based models*”; DeAngelis y Gross 1994, Uchmański y Grimm 1996, Grimm 1999) y la dinámica modular. Esto ha permitido la puesta en marcha cuantificada y parametrizada, bajo diferentes escenarios, de la dinámica modular intra-individual a partir de la estructura y del funcionamiento de los módulos, así como el análisis de sus consecuencias en la *fitness* de la planta.

CONCLUSIONES

- Los cambios ontogénicos en las estrategias de reparto vegetativo / reproductivo de *R. sphaerocarpa* son consecuencia de la dinámica demográfica modular, mientras que las unidades modulares muestran un elevado grado de iteratividad mantenida el desarrollo del individuo, que se comporta así como una “población” de módulos.

Los análisis simultáneos de comprobación de la iteratividad y de la composición demográfica modular llevados a cabo representan una contribución a un procedimiento general de valoración de la intensidad de la organización modular, así como de sus posibles cambios a lo largo del tiempo.

- El análisis del desarrollo reproductivo considerando “subpoblaciones” de módulos de diferente nivel jerárquico ha permitido cuantificar la contribución relativa de cada nivel de desarrollo a la *fitness* global del individuo, habiéndose encontrado una transición de desarrollo crítica en la transición de la floración a la fructificación.

Este análisis se ha llevado a cabo a través de un desarrollo metodológico propio que integra funcionalmente conceptos clásicos de dinámica de poblaciones con la estructuración jerárquica de la *fitness* en el individuo.

- Los costes estructurales, analizados de forma comparativa en la organización jerárquica dentro de la planta, dan lugar a una pérdida neta de *fitness* potencial en *R. sphaerocarpa*, que resulta máxima entre el primer nivel de ramificación y los sucesivos.

Esta conclusión se ha obtenido mediante el desarrollo de una metodología de carácter general que permite valorar comparativamente los costes estructurales de una estructura vegetativa jerárquica sobre la *fitness* potencial por unidad de longitud.

- Las variaciones de características estructurales iterativas, como la longitud del internodo y el ángulo de rotación entre yemas, constituyen buenos indicadores (en términos cualitativos) de la *fitness* potencial de la planta.

- Se ha desarrollado un modelo de crecimiento modular que integra herramientas de dinámica poblacional basada en el individuo y la dinámica modular. Este modelo permite la puesta en marcha cuantificada y parametrizada de los procesos de cambio intra-individuales a partir de la estructura y el funcionamiento de los módulos, así como el análisis de sus consecuencias en la *fitness* de la planta.

La cuantificación integrada de las características estructurales y funcionales muestra que la longitud máxima y el orden jerárquico de las ramas son determinantes en la dinámica modular y la *fitness* de la planta.

- Finalmente, y como síntesis de las conclusiones anteriores, el conjunto de las herramientas metodológicas desarrolladas y su aplicación empírica en el caso de la especie estudiada, pretende constituir una contribución operativa al análisis funcional de la estructura modular y del significado biológico y ecológico de niveles de organización inferior al organismo.

REFERENCIAS

- Acosta, F. J., Serrano, J. M., Pastor, C. y López, F. 1993. Significant potential levels of hierarchical phenotypic selection in a woody perennial plant, *Cistus ladanifer*. *Oikos* 68: 267-272.
- Acosta, F. J., Delgado, J. A., López, F. y Serrano, J. M. 1997. Functional features and ontogenetic changes in reproductive allocation and partitioning strategies of plant modules. *Plant Ecology* 132: 71-76.
- Alados, C. L., Escós, J. y Emlen, J. M. 1994. Scale asymmetry: a tool to detect developmental instability under the fractal geometry scope. En: *Fractals in the Natural and Applied Sciences* (M. M. Novak ed). Pp. 25-36. Elsevier/North Holland.
- Alados, C. L., Emlen, J. M., Wachocki, B. y Freeman, D. C. 1998a. Instability of development and fractal architecture en dryland plants as an index of grazing pressure. *Journal of Arid Environments* 38: 63-76.
- Alados, C. L., Navarro, T., Cabezudo, B., Emlen, J. M. y Freeman, D. C. 1998b. Developmental instability in gynodioecious *Teucrium lusitanicum*. *Evolutionary Ecology*, 12: 21-34.
- Antos, J. A. y Allen, G. A. 1994. Biomass allocation among reproductive structures in the dioecious shrub *Oemleria cerasiformis* -a functional interpretation. *Journal of Ecology* 84: 21-29.
- Ashman, T-L. 1994. A dynamic perspective on the physiological cost of reproduction in plants. *American Naturalist* 144: 300-316.
- Barrowclough, G. F. y Rockwell, R. F. 1993. Variance of lifetime reproductive success: estimation based on demographic data. *American Naturalist* 141: 281-295.
- Begon, M., Harper, J. L. y Townsend, C. R. 1987. *Ecology: individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Bell, A. D. 1991. *Plant form*. Oxford University Press, Oxford.
- Bonser, S. P. y Aarssen, L. W. 1996. Meristem allocation: a new classification theory for adaptive strategies in herbaceous plants. *Oikos* 72, 347-352.
- Braby, M. F. y Jones, R. E. 1995. Reproductive patterns and resource allocation in tropical butterflies: influence of adult diet and seasonal phenotype on fecundity,

- longevity and egg size. *Oikos* 72: 189-204.
- Clark, P. J. y Evans, F. C. 1954. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology* 35, 445-453.
- Clarke, G. M. 1995. Relationship between developmental stability and fitness: application for conservation biology. *Conservation Biology* 9: 18-24.
- Clarke, G. M. 1998. Developmental stability and fitness: the evidence is not quite so clear. *American Naturalist* 152: 762-766.
- Clarke, G. M. 2003. Developmental stability-fitness relationship in animals. Some theoretical considerations. En: *Developmental instability: causes and consequences* (Polak, M. ed). Pp. 187-195. Oxford University Press, Oxford.
- DeAngelis, D. L. y Gross, L. J. 1994. *Individual-based models and approaches in ecology: population, communities and ecosystems*. Chapman & Hall. New York.
- Diggle, P. K. 1995. Architectural effects and the interpretation of patterns of fruit and seed development. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26, 531-552.
- Douady, S. 1993. La física de los espirales vegetales. *Mundo científico* 133: 234-243
- Duffy, N. M., Bonser, S. P. y Aarssen, L. W. 1999. Patterns of variation in meristem allocation across genotypes and species in monocarpic Brassicaceae. *Oikos* 84, 284-292.
- Ehrlén, J. 1991. Why do plants produce surplus flower? A reserve ovary model. *American Naturalist* 138: 918-933.
- Ehrlén, J. 1992. Proximate limits to seed production in a herbaceous perennial legume, *Lathyrus vernus*. *Ecology* 73: 1820-1831.
- Eriksson, O. y Jerling, L. 1990. Hierarchical selection and risk spreading in clonal plants. En: *Clonal growth in plants: regulation and function* (J. van Groenendael y H. de Kroon eds). Pp. 79-94. SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands.
- Escós, J. M., Alados, C. L. y Emlen, J. M. 1995. Fractal structures and fractal functions as disease indicators. *Oikos* 74: 310-314.
- Escós, J. M., Alados, C. L. y Emlen, J. M. 1997. The impact of grazing on plant fractal architecture and fitness of a Mediterranean shrub *Anthyllis cytisoides* L. *Functional Ecology* 11: 66-78.

-
- Escós, J. M., Alados, C. L., Pugnaire, F. I., Puigdefábregas, J. y Emlen, J. M. 2000. Stress resistance strategy in an arid land shrub: interactions between developmental instability and fractal dimension. *Journal of Arid Environment* 45: 325-336.
- Evans, R. D. y Black, R. A. 1993. Growth, photosynthesis, and resource investment for vegetative and reproductive modules of *Artemisia tridentata*. *Ecology* 74: 1516-1528.
- Fagerström, T. 1992. The meristem-meristem cycle as a basis for defining fitness in clonal plants. *Oikos* 63, 449-453.
- Fox, J. F. 1995. Shoot demographic responses to manipulation of reproductive effort by bud removal in a willow. *Oikos* 72: 283-287.
- Freeman, D. C., Graham, J. H. y Emlen, J. M. 1993. Developmental stability in plants: symmetries, stress and epigenesis. *Genetica* 89: 97-119.
- Freeman, D. C., Graham, J. H., Emlen, J. M. Tracy, M., Hough, R. A., Alados, C. L. y Escós, J. 2003. Plant developmental instability: new measures, applications, and regulation. En: *Developmental instability: causes and consequences* (Polak, M. ed). Pp. 367-386. Oxford University Press, Oxford.
- Fungairiño, S. G., López, F., Serrano, J. M., Acosta, F. J. y de las Heras, P. 2004. 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*, en prensa.
- Geber, M. A. 1990. The cost of meristem limitation in *Polygonum arenastrum*: negative genetic correlations between fecundity and growth. *Evolution* 44: 799-819.
- Givnish, T. J. 1986. *On the economy of plant form and function*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gómez Sal, A., Rey Benayas, J. M., López-Pintor, A. y Rebollo, S. 1999. Role of disturbance in maintaining a savanna-like pattern in Mediterranean *Retama sphaerocarpa* shrubland. *Journal of Vegetation Science* 10: 365-370.
- Graham, J. H., Freeman, D. C. y Emlen, J. M. 1993. Antisymmetry, directional asymmetry and chaotic morphogenesis. *Genetica* 89: 121-137.
- Griffin, K. L. 1994. Calorimetric estimates of construction cost and their use in ecological studies. *Functional Ecology* 8, 551-562.

- Grimm, V. 1999. Ten years of individual-based modeling in ecology: what have we learned and what could we learn in the future? *Ecological Modelling* 115: 129-148.
- Haase, P., Pugnaire, F. I., Clark, S. C. y Incoll, L. D. 2000. Dynamics of cohorts of cladodes and related effects on reproduction in the shrub *Retama sphaerocarpa* in semi-arid south-eastern Spain. *Plant Ecology* 146: 105-115.
- Hallé, F. 1986. Modular growth in seed plants. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London B* 313: 77-87.
- Harper, J. L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, New York.
- Harper, J. L. 1980. Plant demography and ecological theory. *Oikos* 35: 244-253.
- Harper, J. L. 1981. The concept of population in modular organisms. En: *Theoretical ecology, principles and applications* (May, R. M. ed) 2º Edn. Pp. 53-77. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Harper, J. L. y White, J. 1974. The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 419-463.
- Harper, J. L. y Bell, A. D. 1979. The population dynamics of growth form in organism with modular construction. En: *Population dynamics* (Anderson, R. M. ed). Pp. 29-52. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Huber, H. 1997. Architectural plasticity of stoloniferous and erect herbs in response to light climate. Ph D Thesis. Utrecht University, The Netherlands.
- Huber, H., Lukács, S. y Watson, M. A. 1999. Spatial structure of stoloniferous herbs: an interplay between structural blue-print, ontogeny and phenotypic plasticity. *Plant Ecology* 141: 107-115.
- Hurlbert, S. H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54: 187-211.
- Jaeger, M. y de Reffye, Ph. 1992. Basic concepts of computer simulation of plant growth. *Journal of Bioscience* 17: 275-291.
- Judson, O. P. 1994. The rise of the individual-based model in ecology. *Tree* 9: 9-14.
- Kawano, S. y Masuda, J. 1980. The productive and reproductive biology of flowering plants. *Oecologia* 45: 307-317.
- Keppler, O. 1997. Multivariate aspects of model uncertainty analysis: tools for sensitivity analysis and calibration. *Ecological Modelling* 101: 1-13.

-
- King, D. y Roughgarden, J. 1982a. Multiple switches between vegetative and reproductive growth in annual plants. *Theoretical Population Biology* 21: 194-204.
- King, D. y Roughgarden, J. 1982b. Graded allocation between vegetative and reproductive growth for annual plants in growing seasons of random length. *Theoretical Population Biology* 22: 1-16.
- Klinkhamer, P. G. L., Meelis, E., de Jong, T. J. y Weiner, J. 1992. On the analysis of size-dependent reproductive output in plants. *Functional Ecology* 6: 308-316.
- Kozłowski, J. 1992. Optimal allocation of resources to growth and reproduction: implications for age and size at maturity. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 15-19.
- Küppers, M. 1989. Ecological significance of above-ground architectural patterns in woody plants: a question of cost-benefit relationship. *Tree* 4, 375-379.
- Kurth, W. 1994. Morphological models of plant growth: possibilities and ecological relevance. *Ecological Modelling* 75/76: 299-308.
- Lacey, E. P. 1986. Onset of reproduction in plants: size- versus age-dependency. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 15-19.
- Langley, P. A. y Clutton-Brock, T. H. 1998. Does reproductive investment change with age in tsetse flies, *Glossina morsitans morsitans* (Diptera: Glossinidae)? *Functional Ecology* 12: 866-870.
- Leung, B. y Forbes, M. R. 1997. Modelling fluctuating asymmetry in relation to stress and fitness. *Oikos* 78: 397-405.
- Lindenmayer, A. 1968. Mathematical models for cellular interaction in development, parts I and II. *Journal of Theoretical Biology* 18: 280-315.
- López, F., Fungairiño, S. G., de las Heras, P., Serrano, J. M. 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. 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.
- Lovett Doust, J. 1989. Plant reproductive strategies and resources allocation. *Trends in*

- Ecology and Evolution* 4: 230-234.
- Lovett Doust, J. y Eaton, G. W. 1982. Demographic aspects of flower and fruit production in bean plants, *Phaseolus vulgaris* L. *American Journal of Botany* 69: 1156-1164.
- Maillette, L. 1982a. Structural dynamics of silver birch. I The fates of buds. *Journal of Applied Ecology* 19: 203-218.
- Maillette, L. 1982b. Structural dynamics of silver birch. II A matrix model of the bud population. *Journal of Applied Ecology* 19: 219-238.
- Maillette, L. 1992a. Seasonal model of modular growth in plants. *Journal of Ecology* 80: 123-130.
- Maillette, L. 1992b. Plasticity of modular reiteration in *Potentilla anserina*. *Journal of Ecology* 80: 231-239.
- Markow, T. A. 1994. *Developmental instability: its origins and its evolutionary implications*. Kluwer, Dordrecht.
- McGraw, J. B. y Garbutt, K. 1990. The analysis of plant growth in ecological and evolutionary studies. *Trends in Ecology and Evolution* 5: 251-25.
- Møller, A. P. 1996. Parasitism and developmental instability of host: a review. *Oikos* 77: 19-196
- Møller, A. P. 1997. Developmental stability and fitness: a review. *American Naturalist* 149: 916-932.
- Møller, A. P. 1999a. Developmental stability is related to fitness. *American Naturalist* 153: 556-560.
- Møller, A. P. 1999b. Asymmetry as a predictor of growth, fecundity and survival. *Ecology Letters* 2: 149-156.
- Møller, A. P. 1999c. Elm, *Ulmus glabra*, leaf asymmetry and Dutch elm disease. *Oikos* 85: 109-116.
- Møller, A. P. y Swaddle, J. P. 1997. *Asymmetry, developmental stability, and evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- Møller, A. P. y Lope, F. de 1998. Herbivory affects developmental instability of stone oak, *Quercus rotundifolia*. *Oikos* 82: 246-252.

- Morgan, J. y Cannell, M. G. R. 1988. Support cost of different branch designs: effects of position, number, angle and deflection of laterals. *Tree Physiology* 4, 303-313.
- Nachman, G. y Heller, K. E. 1999. Fluctuating asymmetry as an index of fitness: causality or statistical artifact? *Oikos* 86: 357-364.
- Obeso, J. R. 1997. Cost of reproduction in *Ilex aquifolium*: effects at tree, branch and leaf levels. *Journal of Ecology* 85: 159-166.
- Pearcy, R. W. y Yang, W. 1996. A three-dimensional shoot architecture model for assessment of light capture and carbon gain by understory plants. *Oecologia* 108: 1-12.
- Pedersen, B. y Tuomi, J. 1995. Hierarchical selection and fitness in modular and clonal organisms. *Oikos* 73: 167-180.
- Perttunen, J., Sievänen, R., Nikinmaa, E., Salminen, H., Saarenmaa, H. y Väkevä, J. 1996. LIGNUM: A tree model based on simple structural units. *Annals of Botany* 77: 87-98.
- Perttunen, J., Sievänen, R. y Nikinmaa, E. 1998. LIGNUM: a model describing the structure and the functioning of trees. *Ecological Modelling* 108: 189-198.
- Polak, M. 2003. *Developmental instability: causes and consequences*. Oxford University Press, Oxford.
- Porter, J. R. 1983a. A modular approach to analysis of plant growth. I. Theory and principles. *New Phytologist* 94, 183-190.
- Porter, J. R. 1983b. A modular approach to analysis of plant growth. II. Methods and results. *New Phytologist* 94, 191-200.
- Preston, K. A. 1998. Architectural constraint on flower number in a photoperiodic annual. *Oikos* 81: 279-288.
- Pugnaire, F. L., Haase, P., Puigdefàbregas, J. Cueto, M., Clark, S. C. y Incoll, D. 1996. Facilitation and succession under the canopy of a leguminous shrub, *Retama sphaerocarpa*, in a semi-arid environment in south-east Spain. *Oikos* 76: 455-464.
- Salomonson, A., Ohlson, M. y Ericson, L. 1994. Meristem activity and biomass production as response mechanisms in two forest herbs. *Oecologia* 100, 29-37.

- Scheiner, S. M. y Gurevitch, J. 1993. *Design and analysis of ecological experiments*. Chapman and Hall, New York.
- Schmid, B. 1990. Some ecological and evolutionary consequences of modular organization and clonal growth in plants. *Evolutionary Trends in Plants* 4: 25-34.
- Shykoff, J. A. y Müller, C. B. 1995. Reproductive decisions in bumble-bee colonies: the influence of worker mortality in *Bombus terrestris* (Hymenoptera, Apidae). *Functional Ecology* 9: 106-112.
- Shykoff, J. A. y Møller, A. P. 1999. Fitness and asymmetry under different environmental conditions in the barn swallow. *Oikos* 86: 152-158.
- Silvertown, J. 1987. *Introduction to plant population ecology*. Longman Scientific and Technical, New York.
- Smith, B. H. 1984. The optimal design of a herbaceous body. *American Naturalist* 123: 197-211.
- Snow, A. A. y Whigham, D. F. 1989. Cost of flower and fruit production in *Tipularia discolor* (orchidaceae). *Ecology* 70: 1286-1293.
- Suzuki, A. 2000. Patterns of vegetative growth and reproduction in relation to branch orders: the plant as a spatially structured population. *Trees* 14, 329-333.
- Tracy, M., Freeman, D. C., Duda, J. J., Miglia, K. J., Graham, J. H. y Hough, R. A. 2003. Developmental instability: an appropriate indicator of plant fitness components. En: *Developmental instability: causes and consequences* (Polak, M. ed). Pp. 196-212. Oxford University Press, Oxford.
- Tremmel, D. C. y Bazzaz, F. A. 1995. Plant architecture and allocation in different neighborhoods: implications for competitive success. *Ecology* 76, 262-271.
- Tuomi, J. y Vuorisalo, T. 1989a. What are the units of selection in modular organisms? *Oikos* 54: 227-233.
- Tuomi, J. y Vuorisalo, T. 1989b. Hierarchical selection in modular organisms. *Trends in Ecology and Evolution* 4: 209-213.
- Uchmański, J. y Grimm, V. 1996. Individual-based modelling in ecology: what makes the difference? *Trends in Ecology and Evolution* 11: 437-441.

-
- Valladares, F. 1999. Architecture, ecology, and evolution of plant crowns. En: *Handbook of functional plant ecology* (Pugnaire, F. I. y Valladares, F. eds). Pp. 121-194. Marcel Dekker, Inc., New York, Basel.
- Valladares, F., Balaguer, L., Martinez-Ferri, E., Perez-Corona, E. y Manrique, E. 2002. Plasticity, instability and canalization: is the phenotypic variation in seedlings of sclerophyll oaks consistent with the environmental unpredictability of Mediterranean ecosystems? *New Phytologist* 156: 457-467.
- Vavrek, M. C., McGraw, J. B. y Yang, H. S. 1997. Within-population variation in demography of *Taraxacum officinale*: season- and size-dependent survival, growth and reproduction. *Journal of Ecology* 85: 277-287.
- Venable, L. 1997. Packaging and provisioning in plant reproduction. En: *Plant life histories. Ecology, phylogeny and evolution* (J. Silvertown, M. Franco y J. L. Harper eds). Pp. 163-190. Cambridge University Press, Cambridge.
- Vuorisalo, T. y Tuomi, J. 1986. Unitary and modular organisms: criteria for ecological division. *Oikos* 47: 382-385.
- Vuorisalo, T., Tuomi, J., Pedersen, B. y Kaar, P. 1997. Hierarchical selection in clonal plants. En: *The Ecology and evolution of clonal plants* (H. de Kroon y J. van Groenendael eds). Pp. 243-261. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- Waller, D. M. 1986. The dynamics of growth and form. En: *Plant ecology* (Crawley, M. J. ed). Pp. 291-320. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Walsh, L. M. 1971. *Instrumental methods for analysis of soils and plant tissue*. Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin.
- Watkinson, A. R. 1986. Plant population dynamics. En: *Plant Ecology* (Crawley, M. J. ed). Pp. 137-184. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Watkinson, A. R. 1988. On the growth and reproductive schedules of plants: a modular viewpoint. *Acta Oecologica, Oecologia Plantarum* 9, 67-81.
- Watkinson, A. R. y White, J. 1985. Some life-history consequences of modular construction in plants. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London B* 313: 31-51.
- Watson, M. A. 1984. Developmental constraints: effect on population growth and patterns of resource allocation in a clonal plant. *American Naturalist* 123, 411-426.

- Watson, M. A. 1986. Integrated physiological units in plants. *Trends in Ecology and Evolution* 1: 119-123.
- Watson, M. A. y Casper, B. B. 1984. Morphogenetic constraints on patterns of carbon distribution in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 233-258.
- Watson, M. A., Hay, M. J. M. y Newton, P. C. D. 1997. Developmental phenology and the timing of determination of shoot bud fates: ways in which the developmental program modulates fitness in clonal plants. En: *The ecology and evolution of clonal plants* (de Kroon, H. and van Groenendael, J. eds). Pp. 31-53. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- White, J. 1979. The plant as a metapopulation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 109-145.
- Wikberg, S. 1995. Fitness in clonal plants. *Oikos* 72, 293-297.
- Wolfram, S. 1996. *The Mathematica[®] Book*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Yampolsky, L. Y. y Ebert, D. 1994. Variation and plasticity of biomass allocation in *Daphnia*. *Functional Ecology* 8: 435-440.
- Yodzis, P. 1989. *Introduction to theoretical ecology*. Harper & Row Publishers, New York.

APÉNDICE

PUBLICACIONES



Age changes in the vegetative vs. reproductive allocation by module demographic strategies in a perennial plant

Francisco López*, Sara Fungairiño, Paloma de las Heras, José Serrano and Francisco Acosta

Departamento de Ecología, Facultad de Biología, Universidad Complutense de Madrid, 28040, Madrid, Spain; *Author for correspondence (e-mail: bieco02@emducms1.sis.ucm.es)

Received 20 December 1999; accepted in revised form 22 August 2000

Key words: Demography, Growth strategy, Plant age, Plant modularity, *Retama sphaerocarpa*

Abstract

Retama sphaerocarpa (L.) Boiss. is a Mediterranean shrub with a remarkably simplified metameric structure. Terminal youngest shoots act as units of modular growth, being able to produce new shoots by basal axillary buds (at the base of the shoot) and inflorescences by lateral axillary buds. In this study, we have analysed the structural and growth potential features of these modules, as well as their 'demographic' proportions, regarding the allocation of new vegetative and reproductive growth in plants of different age. Reproductive effort is proportionally higher in older plants. This shift in the allocation strategy with plant ontogeny is not attained with changes in the shoot modules (which maintain a constant size, nutrient composition and show a similar new growth investment per module) but through a different 'demographic' composition of the 'population' of modules according to their developmental fate (vegetative or reproductive). This indicates a high level of iterativity and a purely modular growth, since the attributes of the individual (age of the plants) do not seem to affect those of the integrating modular units (growth performance of the shoots).

Introduction

The development of plants, considered as organisms with modular construction, results from the addition of new iterative units or modules (Harper and White 1974; Harper and Bell 1979; White 1979; Waller 1986; Watkinson 1986). Modular growth can be described as the overall consequence of the different developmental fates of the modules (a module being a developmental unit that is reiterated as the plant grows; (Maillette 1982; Watson 1986; Lovett Doust 1989; Bell 1991)). At the same time, the types of modules produced (vegetative or reproductive) affect both the biological performance and the future potential growth of the plant (Geber (1990); Watson et al. (1997); Huber et al. (1999), and references therein). In this context, the knowledge on the demographic structure of modules and their developmental possibilities of growth are of great importance in studying plant growth strategies.

From a functional point of view, the analysis of growth strategies leads to the study of resource allocation patterns within the plant. This problem has been a common concern in recent years, with a main focus on the allocation between reproductive and vegetative structures (Kawano and Masuda 1980; King and Roughgarden 1982a, 1982b; Lovett Doust 1989; Kozłowski 1992; Evans and Black 1993; Obeso 1997). In modular organisms, resource allocation is determined by the type and frequency of module production (Watson 1984; Lovett Doust 1989; Geber 1990).

In perennial plants, the reproductive strategy typically shifts towards an increase in the proportion allocated to reproduction (vs. vegetative parts) with plant age (Lacey 1986; Lovett Doust 1989; Klinkhamer et al. 1992; Acosta et al. 1997). As the number of modules also increases with age in plants with modular construction (Watkinson and White 1985; McGraw and Garbutt 1990; Acosta et al. 1997;

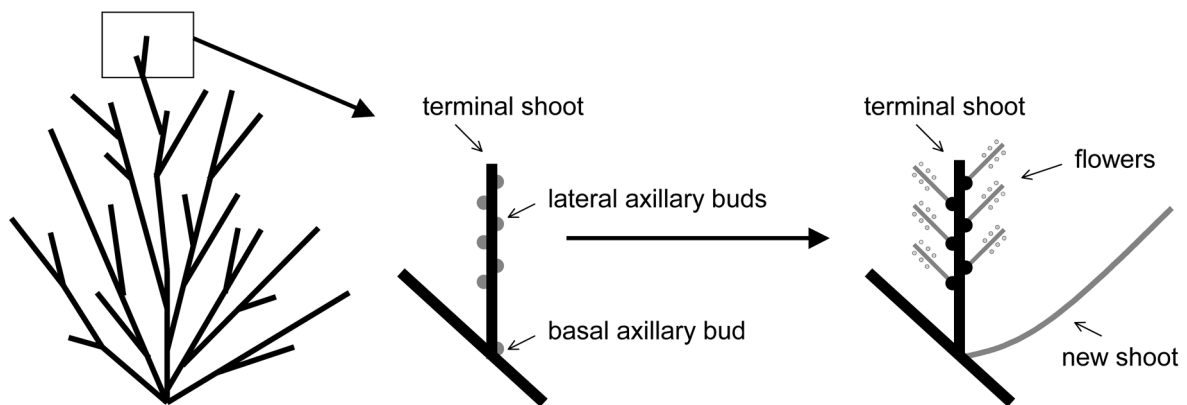


Figure 1. Development of the terminal shoot (which acts as the unit of modular growth) over the growth period in *R. sphaerocarpa*. A large number of clearly appreciable buds (basal axillary and lateral axillary) are distributed throughout the branches and are potential sites for the growth of new structures in the plant during the spring and summer.

Preston 1998), the reproductive potential of an individual plant will depend on how these modules grow, both in number and in size (Harper 1981; Watson and Casper 1984; Fox 1995; Preston 1998).

When reproduction and vegetative growth are simultaneous, there is an allocation trade-off between both types of functions in the plant, since an investment in vegetative growth reduces yearly fecundity (Smith 1984; Schmid 1990; Fox 1995). Several authors have analysed this trade-off in a theoretical framework (King and Roughgarden 1982a, 1982b; Lovett Doust 1989; Schmid 1990; Maillette 1992a; Klinkhamer et al. 1992; Kozłowski 1992; Ashman 1994), but there are few specific empirical studies on the way plant modules carry out their demographic growth to contribute to this trade-off (Watson 1984; Geber 1990).

In this paper we present the results of an analysis of the role of modular demographic strategies in differential resource allocation between reproductive and vegetative structures, according to the age of individual plants. We analyse how the potential modular growth is carried out by a woody perennial plant ("broom", *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss) to produce vegetative growth and flowering. The characteristics of the terminal shoots and the production of new structures, in terms of biomass and nutrient composition, are analysed in two populations of modules from two different age groups of plants.

The focus of this investigation is not to ascertain how these processes take place in this specific plant species, but instead determines the extent of module iterativity and the relevance of modular 'demogra-

phy' through the analysis of the structural characteristics and developmental 'decisions' of modular units.

Material and methods

R. sphaerocarpa is a Mediterranean shrub, widely distributed throughout the Iberian peninsula. The plants have a remarkably simplified metamer structure with ephemeral leaves that last only a few days. Non-lignified shoots photosynthesise. Terminal youngest shoots act as units of modular growth, being able to produce new shoots by basal axillary buds and inflorescences by lateral axillary buds (Figure 1). The production of flowers by basal axillary buds is also possible but very rare in natural populations of *R. sphaerocarpa* and was not observed in this study. Given the fixed structural design of the terminal shoot, there are only four possible categories of new structure production: (i) no production, (ii) only flowers, (iii) only new shoots and (iv) flowers plus new shoots.

Field work was carried out at a study site located near Pozuelo de Alarcón, 10 km west of Madrid (central Spain) where *R. sphaerocarpa* grows in open stands on arcasic soils, forming monospecific populations that spread over extensive areas.

Samples (see below) were collected during the spring of 1993, at the peak of the flowering period. It is precisely at this time of the year when a major allocation of resources between vegetative and reproductive structures is present in the plants.

Due to the low accuracy of ring counting for ageing *R. sphaerocarpa* plants, two clearly different categories of stem diameter (which is directly related to plant age) were first established in order to further obtain two age groups with little overlap. A total of 60 plants were selected (30 plants from each stem diameter category) and collected for ring counting. The first category of stem diameter (22.4–31.4 mm) corresponded to an age interval of 12–17 years and the second (16.2–18.7 mm) to 5–10 years, henceforth referred to as ‘old’ and ‘young’ plants, respectively. These age category estimates are consistent with those obtained for the same species by Pugnaire et al. (1996).

Using these stem diameter estimates of plant age, two samples of 155 randomly selected plants of each age group were marked before the beginning of the growth period (a total of 310 plants). To obtain a good representation of module production per individual plant, 50 terminal shoots from each selected plant were observed and the type of new structures produced (new shoots and/or flowers) was recorded in each terminal shoot. The mean proportion of the different structures produced per plant was contrasted by means of a χ^2 test between the two age groups (with a null hypothesis of no significant differences between them).

In order to analyse the allocation strategies of modules, two complementary samples of terminal shoots were collected from the individual plants selected. First, from each marked plant (155 of each age category) one terminal shoot was chosen and the types of structures produced were recorded (only one shoot per individual was selected to avoid pseudoreplication (Hurlbert 1984) and dependency of observations in the statistical comparisons). Each terminal shoot, together with the new structures it produced, was then removed and split up in its different fractions -terminal shoots, new shoots and flowers- to calculate biomass production (estimated as dry weight) for each fraction separately.

In thirty of these plants (15 of each age category) a second terminal shoot was randomly selected to carry out chemical analyses of nutrient composition of the different fractions of each module separately. The different fractions were dried, weighted, and ground up for chemical analyses. Total nitrogen (N) concentration was determined by Kjeldahl analysis and other chemical components (P, K, Ca, Na, Mg) concentrations were analysed according to the meth-

odology described in Walsh (1971). Nutrient contents were expressed as a percentage of the dry weight.

The production trade-off of vegetative vs. reproductive structures by the terminal shoots was analysed by means of contingency tables for each age category. This allowed us to test whether or not there was a significant relationship between the production of the different types of structures (new shoots and flowers) in each module. This was assessed using a null hypothesis of independence. The significance of each cell in the contingency table to the total χ^2 statistic was analysed by means of the post hoc cell contribution.

Biomass and nutrient composition for each fraction of the terminal shoots were contrasted for old and young plants by means of t-tests and Mann-Whitney tests (in the case of non-normality), separating the productive fraction (terminal shoot) from the new fractions produced (flowers and new shoots). These tests enabled us to compare average values of the two plant groups for both biomass produced and nutrient composition content of the different fractions.

The proportion of vegetative or reproductive biomass produced by each type of terminal shoot (Pb_i) was calculated as:

$$Pb_i = (N_i \cdot w_i) / \sum_{i=1}^n (N_i \cdot w_i),$$

where w_i = mean weight of each fraction; N_i = number of modules that produced new structures; i = different categories of new structures produced by each terminal shoot: only flowers, only new shoots and flowers plus new shoots.

The relationships between the biomass production of the different fractions were analysed by means of regression analyses, which enabled us to assess differences in the biomass production of new structures (flowers and new shoots) in modules that produced only one type of structure or both structures simultaneously.

Results

The mean proportion of modules per plant for each age category is shown in Figure 2. In both young and old plants the percentage of terminal shoots that produce new structures is fairly high (88% and 86% for old and young plants respectively). There are significant differences, however, between age groups in the

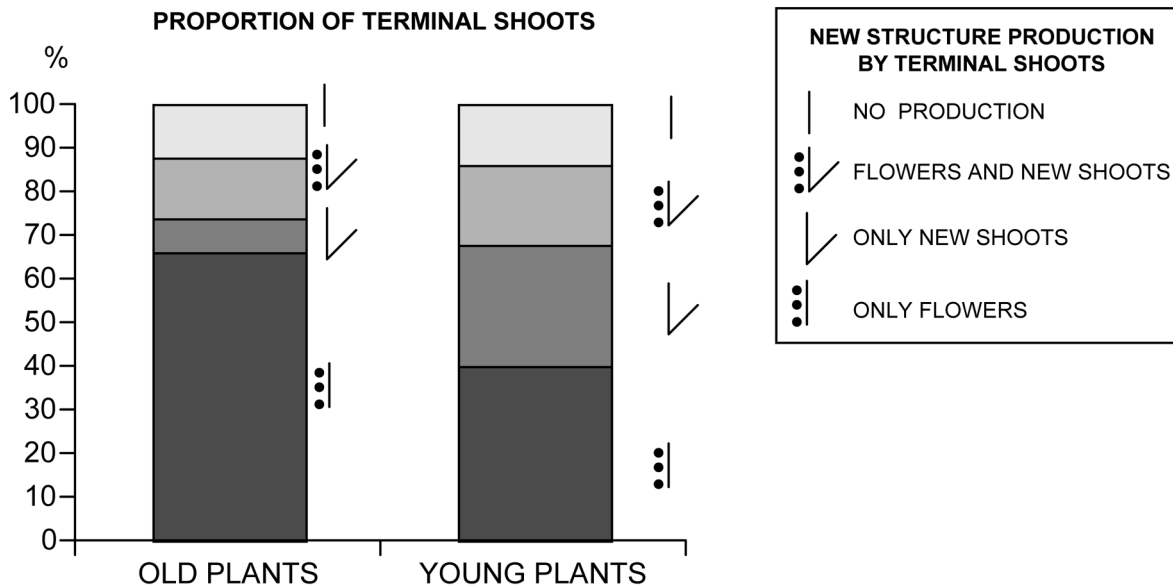


Figure 2. Observed mean proportion of terminal shoots giving rise to the different categories of new structure production in old and young plants of *R. sphaerocarpa* (n = 7750 terminal shoots for each age category).

Table 1. Observed frequencies of new structures (NS = New Shoots, F = Flowers) produced in old and young plants of *R. sphaerocarpa* (significance of post-hoc cell contributions: ** .05 > p > .01, *** .01 > p > .001).

Old plants				Young plants			
	NS	No NS	totals		NS	No NS	totals
F	21 (-**)	102 (+**)	123	F	27 (-***)	61 (+***)	88
No F	13 (+**)	18 (-**)	31	No F	42 (+***)	22 (-***)	64
totals	34	120	154	totals	69	83	152
$\chi^2 = 7.51$ p < .01 df = 1				$\chi^2 = 16.87$ p < .001 df = 1			

proportion of terminal shoots giving rise to each category of new structure production (no production, only flowers, only new shoots and flowers plus new shoots) ($\chi^2 = 26.742$, $p < 0.001$; null hypothesis: no differences in the proportions; see Figure 2). Although the largest proportion of terminal shoots produce only flowers in both groups, young plants have a larger proportion of terminal shoots that give rise only to new shoots than old plants. This is the cause of the significant differences between the age groups, since the proportions of the two other production categories (no production and flowers plus new shoots) are similar in young and old plants.

The analysis of reproductive and vegetative growth trade-off at a modular level shows a significant inverse relationship between the production of both types of structures (flowers and shoots; Table 1).

Despite the fact that terminal shoots are able to produce both flowers and new shoots, there is a significant preference to produce only one type of structure (either flowers or new shoots) in old and young plants, respectively. This preference is consistent with the mean proportions of structures produced by the terminal shoots in both old and young plants (Figure 2).

Biomass comparisons between old and young plant modules indicate that neither the biomass of the terminal shoots nor their growth output are related to plant age. There are no significant differences in the dry weight of the different fractions produced (flowers, new shoots or flowers plus new shoots) per module between age groups (Table 2). Mean values of nutrient composition for the different fractions considered do not differ between old and young plants

Table 2. Mean weight (\pm S.E.) of the terminal shoots and the different new structures produced by each type of module (flowers, new shoots, and flowers plus new shoots) for old and young plants. The t test value corresponds to the square transformation of the variables for normality (n.s. = not significant).

	Mean weight (\pm S.E.) (g)		t value	p
	Old plants	Young plants		
Terminal shoot	0.116 (\pm .005)	0.110 (\pm 0.05)	0.83	n.s.
Flowers	0.057 (\pm .005)	0.046 (\pm 0.05)	1.97	n.s.
New shoots	0.335 (\pm .072)	0.506 (\pm 0.84)	-0.74	n.s.
Flowers + new shoots	0.196 (\pm .037)	0.224 (\pm 0.24)	-0.96	n.s.

Table 3. Mann-Whitney test values and mean percentage (g/100g \pm S.E.) of the chemical components for old (O) and young (Y) plants in the different fractions of the plant modules (n = 30 for each fraction). The Mann-Whitney test was not significant in all cases.

	N	P	K	Ca	Na	Mg
Terminal shoot	U = 144.0 O: 2.280 (\pm .206) Y: 2.520 (\pm .269)	U = 154.5 O: 0.134 (\pm .009) Y: 0.118 (\pm .008)	U = 154.5 O: 0.640 (\pm .024) Y: 0.720 (\pm .037)	U = 144.0 O: 1.130 (\pm .175) Y: 0.900 (\pm .084)	U = 112.5 O: 0.007 (\pm .001) Y: 0.007 (\pm .001)	U = 135.0 O: 0.194 (\pm .063) Y: 0.140 (\pm .020)
Flowers	U = 130.5 O: 3.000 (\pm .032) Y: 3.020 (\pm .037)	U = 117.0 O: 0.308 (\pm .015) Y: 0.288 (\pm .025)	U = 121.5 O: 1.700 (\pm .077) Y: 1.720 (\pm .073)	U = 117.0 O: 0.594 (\pm .020) Y: 0.648 (\pm .086)	U = 135.0 O: 0.006 (\pm .001) Y: 0.007 (\pm .001)	U = 121.5 O: 0.274 (\pm .024) Y: 0.274 (\pm .025)
New shoots	U = 117.0 O: 2.680 (\pm .092) Y: 2.800 (\pm .253)	U = 135.0 O: 0.250 (\pm .017) Y: 0.262 (\pm .013)	U = 130.5 O: 1.780 (\pm .058) Y: 1.860 (\pm .093)	U = 117.0 O: 0.560 (\pm .029) Y: 0.560 (\pm .051)	U = 153.0 O: 0.004 (\pm .001) Y: 0.007 (\pm .001)	U = 126.0 O: 0.198 (\pm .019) Y: 0.196 (\pm .019)

either (Table 3). Similar results for N and P concentrations in new shoots of *R. sphaerocarpa* were obtained by Pugnaire et al. (1996).

As there are no differences in biomass or chemical composition between the modules of both age groups, the proportions of terminal shoots that give rise to the different types of vegetative or reproductive growth have therefore a net value in the comparison of young and old plants (i.e., they can be more properly considered as iterative units of modular growth). When we thus consider both the proportion of modules giving rise to some kind of new growth and the estimated biomass (dry weight) produced per module, young and old plants show quite different figures (Figure 3). While old plants obtain fairly balanced proportions of their total newly produced biomass from the three types of 'productive' modules, young plants are quite disproportionate, obtaining a large proportion of their newly produced biomass from modules that only produce new shoots. The reproductive effort, as measured by the ratio between reproductive and vegetative biomass percentages (Figure 3), shows a four-fold increase as plants age (reproductive effort =

0.587 and 0.162 for old and young plants respectively).

The newly produced biomass of flowers shows a positive relationship with the biomass of terminal shoots (Figure 4a). However, this does not occur with the newly produced biomass of new shoots (Figure 4b). Biomass investments in new structures differ markedly among the different production categories considered (0.469 ± 0.068 , 0.211 ± 0.020 and 0.057 ± 0.004 g for new shoots, flowers plus new shoots and flowers respectively; averaged over both age groups). One terminal shoot producing only new shoots is therefore equivalent in biomass investment to eight terminal shoots producing only flowers.

Modules producing only new shoots or only flowers significantly produce more biomass of those fractions than modules producing both (Table 4). This suggests a partial limitation in growth resources per module, and a consequent allocation of these in the newly produced structures (alternatively, this could be caused by an hormonal effect). This differential allocation of resources takes place exclusively when modules produce either new shoots or flowers, as there is no significant relationship between the bio-

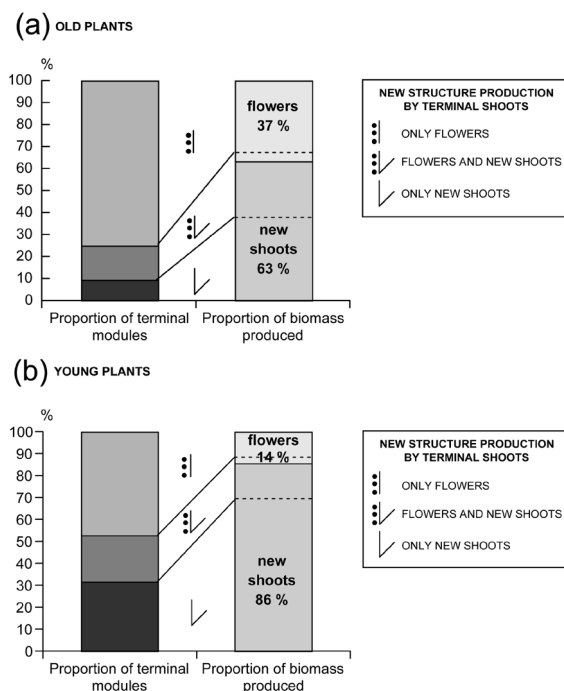


Figure 3. Graphical correlation of the proportions of each type of modules that produced new structures and their corresponding reproductive and vegetative biomass in (a) old and (b) young plants of *R. sphaerocarpa*.

mass of flowers and new shoots in the modules that produce both structures (Figure 5).

Discussion

The plasticity of size and fecundity in modular plants derives to a great extent from the large variation in the number of modules per genet (Harper and Bell 1979; Maillette 1992a, 1992b). As highlighted by McGraw and Garbutt (1990), if the features of the modular unit remain stable, plant growth can be measured as the net population growth of its modules. The results of the current study indicate that the basic unit of modular growth in *R. sphaerocarpa* (the terminal shoot) does not change its structural characteristics – size and chemical composition – with plant age. With regard to these structural and functional features, we can therefore conclude from our results that modules in *R. sphaerocarpa* can be considered as equivalent iterative units, regardless of plant age.

In an architectural context, a process of ‘repetition’ (*sensu* Hallé (1986)) takes place in the course of the development of the plant. Old plants are amplifica-

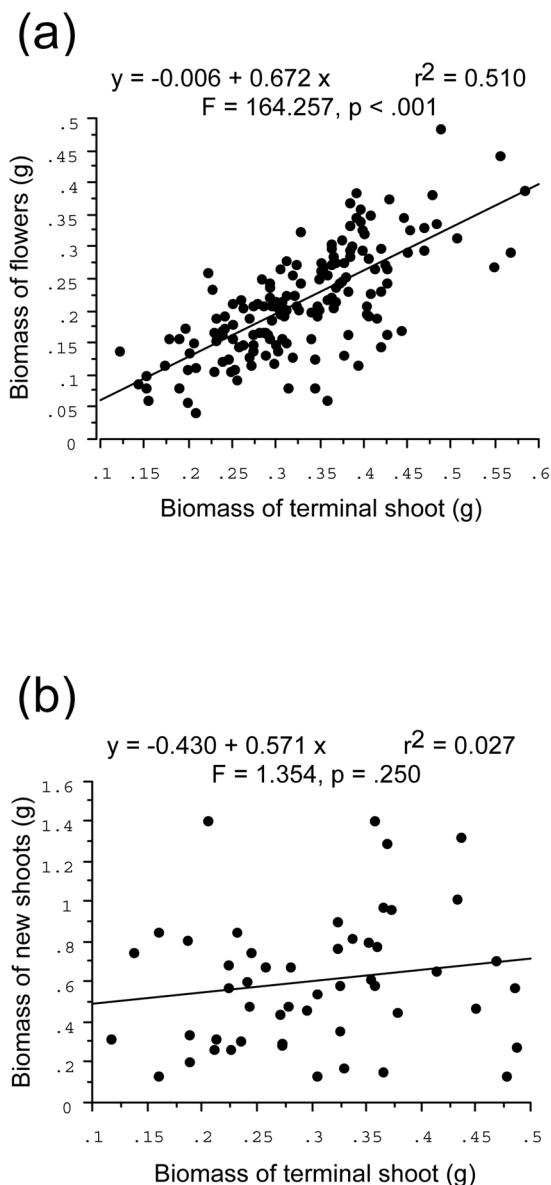


Figure 4. Relationship between biomass of the terminal shoot and biomass of its new structures produced: (a) modules that bore only flowers, (b) modules that bore only new shoots. The variables in the regression plot are square transformed.

tions, in number of modules, of young plants. In a functional context, however, this increase in number is also accompanied by a modular demographic change. *R. sphaerocarpa* plants in general have a mixed vegetative and reproductive growth with more energy devoted to reproduction as the organism ages. As reflected in the individual modules, however, there is a different strategy of growth investment depending on the age of the individual plants: predominance

Table 4. Comparison of mean weight of (a) new shoots and (b) flowers between the different productive modules in plants of *R. sphaerocarpa*.

Production	Mean (\pm S.E.)	df	t value	p
(a) WEIGHT OF NEW SHOOTS (g)				
New shoots	0.469 (\pm 0.068)	102	3.42	< 0.001
Flowers + new shoots	0.182 (\pm 0.020)			
(b) WEIGHT OF FLOWERS (g)				
Flowers	0.057 (\pm 0.004)	121	3.62	< 0.001
Flowers + new shoots	0.029 (\pm 0.006)			

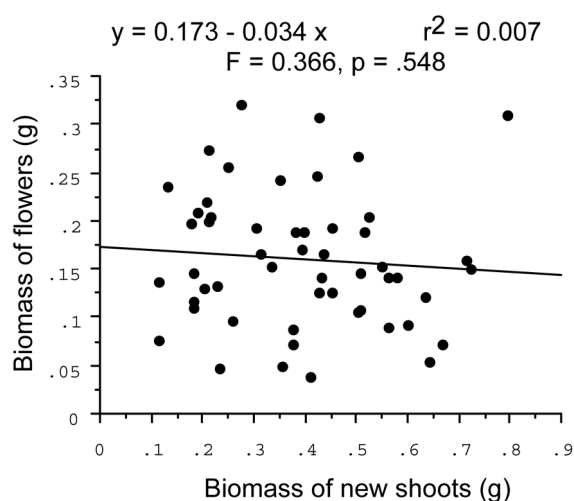


Figure 5. Relationship between biomass of flowers and biomass of new shoots in modules that simultaneously produced both structures. The variables in the regression plot are square transformed.

of vegetative growth in young plants and of flowering in old ones.

These changes in the pattern of new growth allocation with plant development constitute a well known phenomenon in many plant species (Harper and Bell 1979; Lovett Doust 1989; Lacey 1986; McGraw and Garbutt 1990; Kozłowski 1992; Pugnaire et al. 1996). Lovett Doust (1989) explains the transition from vegetative to reproductive strategies as a consequence of plant size: an early reproduction, at the expense of vegetative growth, reduces plant survival and fecundity, causing selection to favour vegetative growth in young plants and a higher reproductive effort in old plants. This mechanism of selection is especially relevant in *R. sphaerocarpa*, since vegetative structures act not only as structural units (vascular connections, structural support and positioning of new structures) but also as photosynthetic units.

Yet such an ontogenetic shift in the allocation strategy, as expressed in changes measured in the individual as a whole, is obviously not exclusive of modular organisms (Kozłowski 1992; Yampolsky and Ebert 1994; Braby and Jones 1995; Shykoff and Müller 1995; Langley and Clutton-Brock 1998). What is relevant to modularity, as a particular kind of repetitive structural design to form individuals, is the degree of iterativity and the demographic 'behaviour' (in terms of developmental fate) of the units that make up the organism and give rise to any growth changes. An increase in the proportional reproductive effort with age could be attained by means of changes in the features of the modules, by changes in the number of modules performing the different kinds of growth possibilities, or by a combination of both. The more stable the modules are in their features (the more iterative) as the individual plant ages, the more purely modular the organism could be considered.

The results of the present study enable us to assess and differentiate the extent of the contribution of these two possible sources of change for the allocation shift observed in the individual plants. As modules remain stable in their structural and functional characteristics (at least in biomass, nutrient composition and new growth production), the increase in reproductive effort in *R. sphaerocarpa* is essentially attributable to the sum of many repetitive 'decisions' at the level of shoots. Plants of different age are made up of equivalent 'populations' of iterative modular units and are therefore different only in the 'population' size (number of modules per plant) and in the 'demographic' composition (proportion of modules producing different structures) but not in the growth features of each module. This indicates a high level of iterativity and a purely modular growth, since the attributes of the individual (age of the plants) do not seem to affect those of the integrating modular units (growth performance of the shoots).

Furthermore, the developmental 'decisions' of modules seem to have an alternative character, because most of them only give rise to either vegetative or reproductive new growth. Our results also suggest that this might be related to the performance of new growth production by the shoots, since both new shoots and flowers reach higher values of biomass when they grow alone. A similar diversification of resources among different productive structures has been found in other plant species (Harper 1981; King and Roughgarden 1982a; Ashman 1994). This level of relative 'individual' specialisation for new growth

production further enhances the relevance of the demographic changes in the 'population' of modules for the ontogenetic shifting of resource allocation in the plants.

Finally, we stress that modular iterativity does not necessarily mean that all modules are identical. The modules of *R. sphaerocarpa* are actually heterogeneous, both in their structural characteristics (variation in biomass and percentages of nutrient composition) and in their production output (directly related to their size in the case of reproductive new growth), but they retain this heterogeneity in plants of different age.

Through the specific case of a shrub plant, we think that the results of the present investigation pinpoint an essential aspect of the research on modularity: the structural and functional assessment of both the extent of iterativity and the significance of modular demography. We believe that such an approach is a fruitful field of future research that could lead – in certain organisms – to a proper definition of an intermediate organisational level within the individual organism, different to the classical cellular or histological levels.

References

- Acosta F.J., Delgado J.A., López F. and Serrano J.M. 1997. Functional features and ontogenetic changes in reproductive allocation and partitioning strategies of plant modules. *Plant Ecology* 132: 71–76.
- Ashman T.-L. 1994. A dynamic perspective on the physiological cost of reproduction in plants. *The American Naturalist* 144: 300–316.
- Bell A.D. 1991. *Plant form*. Oxford University Press, Oxford.
- Braby M.F. and Jones R.E. 1995. Reproductive patterns and resource allocation in tropical butterflies: influence of adult diet and seasonal phenotype on fecundity, longevity and egg size. *Oikos* 72: 189–204.
- Evans R.D. and Black R.A. 1993. Growth, photosynthesis, and resource investment for vegetative and reproductive modules of *Artemisia tridentata*. *Ecology* 74: 1516–1528.
- Fox J.F. 1995. Shoot demographic responses to manipulation of reproductive effort by bud removal in a willow. *Oikos* 72: 283–287.
- Geber M.A. 1990. The cost of meristem limitation in *Polygonum arenastrum*: negative genetic correlations between fecundity and growth. *Evolution* 44: 799–819.
- Hallé F. 1986. Modular growth in seed plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 313: 77–87.
- Harper J.L. 1981. The concept of population in modular organisms. In: May R.M. (ed.), *Theoretical Ecology, Principles and Applications*. 2nd edn. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 53–77.
- Harper J.L. and Bell A.D. 1979. The population dynamics of growth form in organism with modular construction. In: Anderson R.M. (ed.), *Population Dynamics*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 29–52.
- Harper J.L. and White J. 1974. The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 419–463.
- Huber H., Lukács S. and Watson M.A. 1999. Spatial structure of stoloniferous herbs: an interplay between structural blue-print, ontogeny and phenotypic plasticity. *Plant Ecology* 141: 107–115.
- Hurlbert S.H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54: 187–211.
- Kawano S. and Masuda J. 1980. The productive and reproductive biology of flowering plants. *Oecologia* 45: 307–317.
- King D. and Roughgarden J. 1982a. Multiple switches between vegetative and reproductive growth in annual plants. *Theoretical Population Biology* 21: 194–204.
- King D. and Roughgarden J. 1982b. Graded allocation between vegetative and reproductive growth for annual plants in growing seasons of random length. *Theoretical Population Biology* 22: 1–16.
- Klinkhamer P.G.L., Meelis E., de Jong T.J. and Weiner J. 1992. On the analysis of size-dependent reproductive output in plants. *Functional Ecology* 6: 308–316.
- Kozłowski J. 1992. Optimal allocation of resources to growth and reproduction: implications for age and size at maturity. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 15–19.
- Lacey E.P. 1986. Onset of reproduction in plants: size- versus age-dependency. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 15–19.
- Langley P.A. and Clutton-Brock T.H. 1998. Does reproductive investment change with age in tsetse flies, *Glossina morsitans morsitans* (Diptera: Glossinidae)? *Functional Ecology* 12: 866–870.
- Lovett Doust J. 1989. Plant reproductive strategies and resources allocation. *Trends in Ecology and Evolution* 4: 230–234.
- Maillette L. 1982. Structural dynamics of silver birch. I The fates of buds. *Journal of Applied Ecology* 19: 203–218.
- Maillette L. 1992a. Seasonal model of modular growth in plants. *Journal of Ecology* 80: 123–130.
- Maillette L. 1992b. Plasticity of modular reiteration in *Potentilla anserina*. *Journal of Ecology* 80: 231–239.
- McGraw J.B. and Garbutt K. 1990. The analysis of plant growth in ecological and evolutionary studies. *Trends in Ecology and Evolution* 5: 251–25.
- Obeso J.R. 1997. Cost of reproduction in *Ilex aquifolium*: effects at tree, branch and leaf levels. *Journal of Ecology* 85: 159–166.
- Preston K.A. 1998. Architectural constraint on flower number in a photoperiodic annual. *Oikos* 81: 279–288.
- Pugnaire F.L., Haase P., Puigdefàbregas J., Cueto M., Clark S.C. and Incoll D. 1996. Facilitation and succession under the canopy of a leguminous shrub, *Retama sphaerocarpa*, in a semi-arid environment in south-east Spain. *Oikos* 76: 455–464.
- Schmid B. 1990. Some ecological and evolutionary consequences of modular organization and clonal growth in plants. *Evolutionary trends in plants* 4: 25–34.

- Shykoff J.A. and Müller C.B. 1995. Reproductive decisions in bumble-bee colonies: the influence of worker mortality in *Bombus terrestris* (Hymenoptera, Apidae). *Functional ecology* 9: 106–112.
- Smith B.H. 1984. The optimal design of a herbaceous body. *The American Naturalist* 123: 197–211.
- Waller D.M. 1986. Acquisition and utilization of resources. In: Crawley M.J. (ed.), *Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 291–320.
- Walsh L.M. 1971. Instrumental methods for analysis of soils and plant tissue. Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin.
- Watkinson A.R. 1986. Acquisition and utilization of resources. In: Crawley M.J. (ed.), *Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 137–184.
- Watkinson A.R. and White J. 1985. Some life-history consequences of modular construction in plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 313: 31–51.
- Watson M.A. 1984. Developmental constraints. Effects on population growth and patterns of resource allocation in a clonal plant. *The American Naturalist* 123: 411–426.
- Watson M.A. 1986. Integrated physiological units in plants. *Trends in Ecology and Evolution* 1: 119–123.
- Watson M.A. and Casper B.B. 1984. Morphogenetic constraints on patterns of carbon distribution in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 233–258.
- Watson M.A., Hay M.J.M. and Newton P.C.D. 1997. Developmental phenology and the timing of determination of shoot bud fates: ways in which the developmental program modulates fitness in clonal plants. In: de Kroon H. and van Groenendael J. (eds), *Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands*, pp. 31–53.
- White J. 1979. The plant as a metapopulation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 109–145.
- Yampolsky L.Y. and Ebert D. 1994. Variation and plasticity of biomass allocation in *Daphnia*. *Functional Ecology* 8: 435–440.

Analysing hierarchically-structured fitness and modular dynamics in plants: integration of concepts from population dynamics

Francisco López, Sara G. Fungairiño*, José M. Serrano, Paloma de las Heras & Francisco J. Acosta

Departamento de Ecología, Facultad de Biología, Universidad Complutense de Madrid, Madrid, Spain

Received: 2 July 2002 · Revised version accepted: 26 August 2002

Abstract

This paper analyses the reproductive strategies of a modular organism by means of demographic analysis of its reproductive units. The buds of the reproductive structure of *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss., a perennial shrub with a simple modular structure, were considered as 'individuals' of a population of modules within each individual plant. The development of the buds leads to the production of subpopulations of new units (inflorescences, flowers, fruits) of a lower hierarchical level. Fitness and hierarchical fitness (defined by the integration of developmental hierarchical levels in the plant) were analysed at the shoot module level, starting from the analogy provided by classical population dynamics and taking into account the different subpopulations of modules that take part in the reproductive process. Consideration of the dynamics of such subpopulations reveals the way in which demographic strategies partitioning the reproductive effort are exerted throughout the plant, and their consequences for fitness. The analysis of the reproductive process in *R. sphaerocarpa* shows a critical developmental transition from flowering to fruiting buds, which is a consequence of a low survival rate of the subpopulation of flowers. Despite the specificity of the empirical information used in this investigation, the fitness analyses proposed in this paper are fully applicable to any hierarchically-structured biological system, either modular or unitary.

Key words: fitness, hierarchical fitness, modular demography, reproductive effort, *Retama sphaerocarpa*

Introduction

The demography of modular organisms has been a major topic of recent developments in ecological theory, especially with regards to plants (Harper & White 1974; Harper & Bell 1979; White 1979; Harper 1980; Maillette 1982a, b; Silvertown 1987; Schmid 1990; Maillette 1992). Several studies have attempted to clarify the consequences of modular structure in rela-

tion to plant performance, and its expression in plant fitness (Harper 1981; Tuomi & Vuorisalo 1989a, b; Schmid 1990; Pedersen & Tuomi 1995).

In the context of modularity, an individual plant is considered to be a system of iterated units organized in different hierarchical levels. This hierarchical structure determines several levels of organization, each with its own demographic characteristics, which constitute potential units from which fitness can be assessed (Tuomi

*Corresponding author: Sara G. Fungairiño, Departamento de Ecología, Facultad de Biología, Universidad Complutense de Madrid, 28040 Madrid, Spain; e-mail: saragf@bio.ucm.es

& Vuorisalo 1989a, b; Eriksson & Jerling 1990; Pedersen & Tuomi 1995). A self-replicating unit that has a limited distribution in space and time must be chosen to evaluate fitness (Wikberg 1995). Any level within the hierarchy is important whether or not it is able to affect survival and fecundity of the descendant units (Acosta et al. 1993). In higher plants, the shoot module, or elementary level of interaction (Tuomi & Vuorisalo 1989b), constitutes the reproductive level through which the net effects of multi-level phenotypic selection are transmitted to succeeding generations. The shoot module is therefore regarded as the basic reproductive unit (Tuomi & Vuorisalo 1989a).

As a consequence of modular growth, plant reproductive effort is subdivided between different numbers and types of modules of different hierarchical level (inflorescences, flowers, fruits) that enable the reproductive process to be seen as a complex system of integrated 'decisions' involving sequential investment in different structures. Plant fecundity is therefore a function of the number of modules devoted to reproduction, and depends on the number and success of the reproductive modules, i.e. on module production and survival within the plant (Lovett Doust & Eaton 1982; Preston 1998). By analogy, in the context of population dynamics, fitness (as indicated by the reproductive contribution to future generations) is classically expressed in terms of survival and reproduction of individuals (Silvertown 1987; Tuomi & Vuorisalo 1989a), which can be considered equivalent to the abundance and persistence of modules in plants (Eriksson & Jerling 1990).

Consideration of the dynamics of such 'subpopulations' of plant modules allows analysis of the allocation and partitioning strategies of the reproductive effort (expressed as the number of modular units produced, Yodzis 1989), and of its consequences for the fitness of the plant. Due to the structural and developmental organization of plant modules (which comprise several units within sequential stages of development and which manifest a hierarchical organization) elucidation of the within-individual population dynamics (which can be viewed as a sequence of developmental 'decisions' in time and space), and its outcome in terms of fitness, requires an integrated analysis of the hierarchical organization and demography of the reproductive modules.

Although recent research on modular demography has dealt with analysis of the hierarchical organization of modules, especially with regards to the analysis of phenotypic selection (e.g. Tuomi & Vuorisalo 1989a, b; Eriksson & Jerling 1990; Acosta et al. 1993; Pedersen & Tuomi 1995; Vuorisalo et al. 1997) and to the study of allocation and partitioning in reproductive strategies (e.g. Acosta et al. 1997; Venable 1997), fur-

ther work is needed to elucidate the contribution of these modules to the reproductive performance of hierarchically-structured populations of modules (i.e. modular organisms).

In this paper we present the results of a study on the reproduction of a Mediterranean shrub (*Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss.) based on a demographic analysis of its reproductive units. The consequences of the reproductive allocation and partitioning strategies for fitness have been analysed taking into account the different hierarchical levels or 'subpopulations' of modules that contribute to the reproductive output of the plant. This research aims to advance the theoretical framework for the analysis of modular demography, by means of the analogous application of classical principles and models of population dynamics, and also by incorporating sequential temporal variation in demographic characteristics into the population of modules.

Material and methods

The sampling work was carried out in 1993 on a population of *R. sphaerocarpa* located near Pozuelo de Alarcón, 20 km NW of Madrid (central Spain). A random sample of 100 plants was chosen and one terminal shoot per plant was randomly selected for weekly monitoring throughout a complete reproductive period, from March, when spring growth starts, to August, when the fruits are mature and remain attached to the terminal shoot.

Retama sphaerocarpa (Fam. Fabaceae) is a perennial shrub with a simple modular structure. It is a leafless shrub, with photosynthetic stems that present an easily distinguishable iterated structure. The terminal shoots (which are considered here as the shoot modules) constitute the basic units of development. In each annual growth period, the lateral buds of the terminal shoot, which are formed in the previous year, develop into inflorescences. Each bud produces from one to four racemes of numerous, very small, insect-pollinated flowers.

For the purposes of comparative developmental analysis, the buds of *R. sphaerocarpa* were in this study regarded as 'individuals' of a 'population' of modules within each individual plant. The development of the buds leads to the production of 'subpopulations' of new units or modular 'individuals' (inflorescences, flowers and fruits) of lower hierarchical levels, with their own demographic characteristics. The hierarchical levels considered in *R. sphaerocarpa* were: level I, the population of buds; level II, the subpopulation of inflorescences; level III, the subpopulation of flowers; and level IV, the subpopulation of fruits. The

modules of each level are demographically equivalent to the 'offspring' of the preceding higher level.

The modular individuals of each terminal shoot were analysed to determine the demographic patterns of their different morphological stages of development until the production of fruits. For the purposes of this study, the number of fruits produced is used as the final measure of (pre-dispersal) fitness, since fruits are mostly one-seeded (Haase et al. 2000).

All the lateral buds were counted in each terminal shoot and their fate (death or development into the following stage) was monitored until the end of the sampling period. During each weekly sampling, the stage of development was determined according to easily distinguishable subjective categories: open bud, small bud, medium-sized bud, large bud, bud with a primordial stalk, flowering bud and fruiting bud. Newly-produced structures, considered as 'subpopulations', were also monitored at weekly intervals, at which the number of inflorescences per bud and the number of flowers and fruits per inflorescence were recorded. Plants that were damaged (by wind or other unknown factors) before fruiting were excluded from the analysis (listwise deletion; Scheiner & Gurevitch 1993). The final sample size for the analyses was 77 terminal shoots, which gave rise to 577 lateral buds.

Mean survival rates of the stage-structured population of reproductive buds were calculated in order to construct a survivorship curve. Mean survival rates of the 'subpopulations' of new reproductive modules (inflorescences and flowers) were also obtained. The numbers of inflorescences per bud and flowers per inflorescence were averaged to estimate the fecundity values of the 'subpopulations' within the developmental hierarchy. As each surviving flower only produces one fruit, the fecundity of the flower 'subpopulation' equals 1.

Results

Population fitness and modularity

Classical demography uses static or dynamic life tables and fecundity schedules to study age- or stage-structured populations, both for unitary and modular organisms, over their life cycle. The success of the population and its contribution to future generations, estimated by its fitness, is a function of individual survival and fecundity, as expressed by the equation (Silvertown 1987):

$$W_T = \sum_{x=1}^n (I_x \cdot b_x) \quad \text{Eq. 1}$$

where W_T = total fitness; I_x = probability that a unit survives from birth to age or stage x ; b_x = mean num-

ber of offspring produced per survivor at age or stage x ; x = age or stage 1, 2, ..., n within the population.

In modular organisms, the hierarchical organization of modules leads to complex dynamics that integrate the transition from one developmental stage to another (survivorship) and the production of new modular units (reproduction). Tuomi & Vuorisalo (1989a) apply this expression to modular organisms as: Reproductive output = Σ (number of modules \times mean offspring per module). When absolute fitness is expressed in this fashion, the module is considered as the basic unit of phenotypic selection (Tuomi & Vuorisalo 1989a).

This overall estimate of fitness, however, does not take into account the many different paths that can be followed through the sequential development of plant structures – involving both survival and reproduction – to reach a given value of fitness (Fig. 1). The same fitness can be attained with high survival and low reproductive rates, or low survival and high reproductive rates, of the modular individuals. The outcome of these pathways is indistinguishable from the point of view of fitness, but requires quite different growth investments and developmental strategies.

When the reproductive structure of modular organisms is considered, different hierarchical structural levels arise which constitute sequential obligatory phases of reproductive development, and entail investment in new structures with a different contribution to fitness (such as the production of flowers by inflorescences in a higher plant). Each level in this hierarchy constitutes a 'subpopulation' of modules ('individuals'), which contribute to the 'subpopulation' of the immediately lower hierarchical level by means of both their survival and their production of new modular structures. Each 'subpopulation' is thus considered as the 'offspring' of the higher hierarchical level.

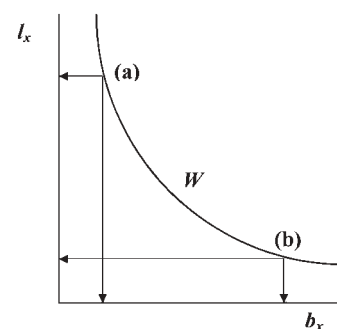


Fig. 1. Fitness function: $I_x = W_T / b_x$. Curve of constant fitness (W) for changing combinations of survival (I_x) and reproduction (b_x). (a) high survival and low reproductive rates; (b) low survival and high reproductive rates.

Fitness

The independent consideration of different hierarchical levels in a modular organism generates the value of total fitness as the product of the partial fitness of each level (number of survivors per initial productive unit) (Fig. 2a). Total fitness can be expressed as the product of the mean survival and fecundity values of each hierarchical level. For example, with four hierarchical levels, we have:

$$W_{I \rightarrow IV} = W_I \cdot W_{II} \cdot W_{III} = (I_I \cdot b_{I/I}) \cdot (I_{II} \cdot b_{II/II}) \cdot (I_{III} \cdot b_{IV/III}) \text{ Eq. 2}$$

where I_I, I_{II}, I_{III} (equivalent to I_x in Eq. 1) are the survivorship rates of the modular units of each level until reproduction, and $b_{I/I}, b_{II/II}, b_{IV/III}$ (equivalent to b_x in Eq. 1) the mean fecundity of the surviving units at each level. Due to the hierarchical structure, reproduction at one level gives rise to units at the next lower level. For example, $b_{I/I}$ expresses the number of modular units of level II produced per surviving unit of level I.

Expressed in its general form for any hierarchically-structured organism, as a function of the survival (I_x) and the fecundity (b_x) of the different reproductive developmental levels, this estimate of fitness would be:

$$W_{I \rightarrow n} = \prod_{x=1}^{n-1} W_x = \prod_{x=1}^{n-1} I_x \cdot b_x \text{ Eq. 3}$$

where $x = I, II, III, \dots, n$ corresponding to the different hierarchical levels considered; $n-1$ is the last possible level for the calculation of the product, giving rise to the 'offspring' of level n (see Fig. 2a). This form of estimation is based upon the empirically recorded values of I_x and b_x , regardless of the way they have been reached. That is, it does not imply (and does not require) developmental independence between levels.

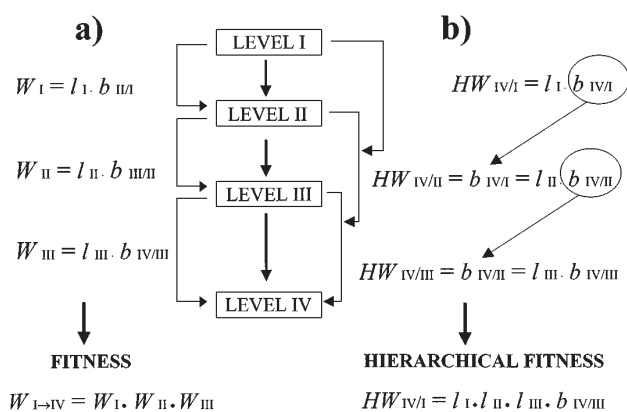


Fig. 2. Scheme of the decomposition of fitness into the developmental stages (expressed as a hierarchy of levels) of reproductive plant modules. (a) Fitness (W); (b) Hierarchical fitness (HW) arising from the integration of different levels. The method is exemplified here with four levels (I to IV), according to the reproductive development of *Retama sphaerocarpa* but it is valid for any number of levels and, obviously, for any modular organism or population with discernible stages of reproductive development.

Hierarchical fitness

The hierarchical integration of the different levels provides a measure of hierarchical fitness. In this case, the term b_x corresponds to the number of units of fitness at the last stage of reproductive development (fruits in our case) per modular unit produced at each level, and can therefore be separated into the survival and fecundity of the lower levels (Fig. 2b). This approach permits decomposition of any b_x term at any level in a sequence of I_x terms of lower levels. Hierarchical fitness can thus be expressed as the product of mean survival at each hierarchical level and the fecundity value of the final level. With four hierarchical levels:

$$HW_{IV/I} = I_I \cdot I_{II} \cdot I_{III} \cdot b_{IV/III} \text{ Eq. 4}$$

In its general form (equivalent to the general expression in Eq. 3), this estimate of hierarchical fitness would be:

$$HW_{n/I} = \left(\prod_{x=1}^{n-1} I_x \right) \cdot b_{n/n-1} \text{ Eq. 5}$$

Empirical results

Bud survival analysis over the whole developmental period showed a Type I survivorship curve (Begon et al. 1987; Silvertown 1987), with a relatively constant survival rate in the earlier developmental stages (90–95%) and a lower survival up to the flowering stage (63%) and that of fruiting (10%) (all survival rates are estimated with reference to the initial bud stage) (Fig. 3).

The analysis of the survival probabilities of buds shows significant differences between the different developmental stages (Kruskal-Wallis test: $H = 238.6$, $P < 0.001$). A non-parametric a posteriori test between consecutive developmental stages (Tukey-type multi-

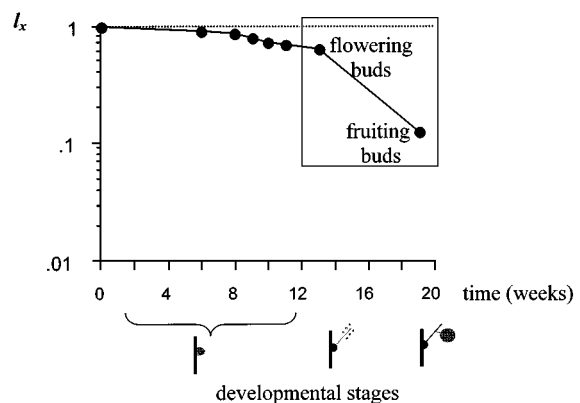


Fig. 3. Survivorship curve for a stage-structured population of buds in the terminal shoots of *Retama sphaerocarpa* (based on 77 terminal shoots). Time 0, start of the annual growth period in March. Symbols refer to buds, inflorescences and flowers, and fruits, respectively.

ple comparisons; Zar 1984) indicates that fruiting buds are the only stage differing significantly in survival from the previous stage ($P < 0.05$), suggesting a critical developmental transition from flowering to fruiting buds.

A detailed analysis of the demography of the inflorescences, flowers and fruits (surviving flowers) sheds light on this transition. Total fitness, calculated from the number of fruits in the terminal shoot, has a net value of 0.18 units of fitness (approximately one fruit per bud in the terminal shoot). Table 1 shows the results of the decomposition of this value of total fitness into survival and fecundity values for each 'subpopulation' of reproductive modules, and the resulting fitness and hierarchical fitness for each reproductive developmental level. Although bud survival until production of inflorescences is only about 70%, each bud produces an average of 1–2 inflorescences, and each inflorescence an average of ten flowers. The population of modules at level III (flowers) is therefore 16 times the population at level I (buds). In spite of this multiplication of modular units, the final output of reproductive modules is greatly reduced due to the low survival of flowers.

The relative contribution of survival and reproduction per unit of fitness at each level (Fig. 4) shows a large difference between inflorescences ($b_{x(R)}$ 100 times larger than $l_{x(R)}$), buds ($b_{x(R)}$ 2.6 times larger than $l_{x(R)}$) and flowers (equal rates of $b_{x(R)}$ and $l_{x(R)}$).

Total hierarchical fitness, which indicates the number of fruits per initial modular unit invested, has a net

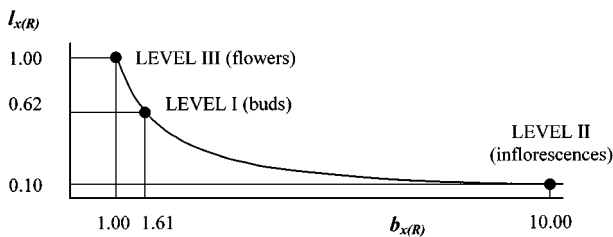


Fig. 4. Relative contribution of survival ($l_{x(R)}$) and reproduction ($b_{x(R)}$) per unit of fitness in each level of the reproductive developmental hierarchy in *Retama sphaerocarpa*. Values of l_x and b_x have been standardized to a total fitness of $WT = l_{x(R)} \cdot b_{x(R)} = 1$ in each level, thus obtaining a curve of constant fitness.

value of 0.01, i.e. one unit of fitness (fruit) per one hundred modular units produced, and provides a value of the probability of survival of the entire reproductive system, since each surviving flower can only produce one fruit ($b_{IV/III} = 1$).

These results suggest that flowering in *R. sphaerocarpa* involves considerable developmental losses, at later stages of development reducing the efficiency of the reproductive system.

Discussion

Modular construction, by the addition of iterated units or modules, though largely predetermined by genetic constraints, involves considerable structural plasticity (Begon et al. 1987; Silvertown 1987). This enables plants, and other modular organisms, to partition their resources according to conditions. Losses at a higher level of the modular hierarchy can be compensated by an increase in the number of modules produced at lower levels without changes in the final reproductive output, although this may demand different energetic input to the reproductive process.

As is shown by the high survival rates of buds at early stages of development, the reproductive investment strategy of *R. sphaerocarpa* could be interpreted, at first, as an 'all out' strategy, with an equitable allocation of resources to the buds of the terminal shoot. This was viewed by Harper (1977) as an outcome of a continuous supply of resources by the parental plant. Nevertheless, bud survival is greatly reduced in the transition from flowering to fruiting buds, reaching a high mortality at the final stages of development. A high cost of flowers and fruit production (Snow & Whigham 1989; Antos & Allen 1994), or a high mortality of flowers and fruits due to local competition (Ehrlén 1992), or to external factors such as pollination and predation (Lovett Doust & Eaton 1982; Ehrlén 1991; Antos & Allen 1994), could all account for low survival at late developmental stages.

Our analyses of the reproductive modules at the time of flowering show that *R. sphaerocarpa* shifts to a strategy that divides reproductive investment between a large number of small units, spreading the

Table 1. Mean (\pm SE) values of survival (l_x), fecundity (b_x), fitness (W_x) and hierarchical fitness (HW_x) for the different hierarchical levels of the reproductive structures of *Retama sphaerocarpa*.

	l_x	b_x	W_x	HW_x
Level I (buds)	0.665 \pm 0.028	1.610 \pm 0.056	1.071 \pm 0.082	0.010 \pm 0.002
Level II (inflorescences)	0.971 \pm 0.008	10.155 \pm 0.390	9.860 \pm 0.460	0.016 \pm 0.002
Level III (flowers)	0.017 \pm 0.002	1 ^(a)	0.017 \pm 0.002	0.017 \pm 0.002

^(a) each surviving flower produces only one fruit.

mortality risk and increasing the probability of success per modular unit, i.e. corresponding to the risk spreading mechanisms' (Eriksson & Jerling 1990) or 'the subdivision of plant reproductive effort' (Lovett Doust & Eaton 1982). This strategy can be viewed as a safeguard against external conditions that increases the final mean production of fruits by each terminal shoot (Eriksson & Jerling 1990). The multiplication of units at each level of the hierarchy serves as a buffer against external mortality factors (Eriksson & Jerling 1990; Ehrlén 1991).

As each subpopulation of modules has its own 'birth' and 'death' rates, each contributes differently to fitness. Although phenotypic selection is often described as an organism- or module-level process, it includes all the selectively significant phenotypic levels within the hierarchy (Tuomi & Vuorisalo 1989b; Acosta et al. 1993). Due to the hierarchically organized individuality of plants, natural selection is inherently a hierarchical process (Vuorisalo et al. 1997), and therefore might be analysed in this context, by considering the different hierarchical units that contribute to fitness and which are potential units for phenotypic selection. The assessment of fitness or other reproductive parameters might result in very different values depending on the levels (reproductive cost; Obeso 1997) or on the developmental stages that are chosen (reproductive success; Barrowclough & Rockwell 1993).

The consideration of the hierarchical organization of modules in the analysis of fitness is a key factor in analysing the consequences of modular dynamics for plant fitness, and provides a valuable methodology for determining those developmental stages that are critical for the plant's reproductive success. Hierarchical fitness and the contributions of survival and reproduction per unit of fitness can be considered as relative measures that explicitly take into account the hierarchical nature and organization of the reproductive developmental process. As such, they inform us about the probability of success of the entire hierarchically structured system throughout its development. They also provide us with useful tools for relative comparison of the performance of different levels in the hierarchy studied, regardless of whether the units considered are modules or individuals, thus providing more detailed and meaningful measures of fitness.

Most studies in population ecology focus exclusively on the consequences of the demographic processes (absolute fitness), regardless of the units that take part in reproduction and the levels at which these could be integrated. We believe that the results of this investigation highlight the importance of considering the different structural levels of any hierarchically structured population and the need to carefully assess the rele-

vance of the different units used as 'individuals', whether they are modules *sensu lato*, organisms or even groups of interacting organisms. This perspective does not require a strict definition of individual or organism based on classical biological characteristics, but rather a functional demonstration of the role of different units in survival and reproduction. In this sense, the approach proposed in this paper could be applied (with the necessary knowledge about the biological features of the system under consideration) to the analysis of different hierarchically-structured biological systems, both in time and in space, from modular organisms with several levels in a developmental hierarchy, to individuals of a population with different developmental stages within their life cycle, or to successive generations of a classical population.

References

- Acosta FJ, Serrano JM, Pastor C & López F (1993) Significant potential levels of hierarchical phenotypic selection in a woody perennial plant, *Cistus ladanifer*. *Oikos* 68: 267–272.
- Acosta FJ, Delgado JA, López F & Serrano JM (1997) Functional features and ontogenetic changes in reproductive allocation and partitioning strategies of plant modules. *Plant Ecology* 132: 71–76.
- Antos JA & Allen GA (1994) Biomass allocation among reproductive structures in the dioecious shrub *Oemleria cerasiformis* – a functional interpretation. *Journal of Ecology* 84: 21–29.
- Barrowclough GF & Rockwell RF (1993) Variance of lifetime reproductive success: estimation based on demographic data. *The American Naturalist* 141: 281–295.
- Begon M, Harper JL & Townsend CR (1987) *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Ehrlén J (1991) Why do plants produce surplus flower? A reserve ovary model. *The American Naturalist* 138: 918–933.
- Ehrlén J (1992) Proximate limits to seed production in a herbaceous perennial legume, *Lathyrus vernus*. *Ecology* 73: 1820–1831.
- Eriksson O & Jerling L (1990) Hierarchical selection and risk spreading in clonal plants. *Clonal Growth in Plants: Regulation and Function* (eds J van Groenendael & H de Kroon), pp. 79–94. SPB Academic Publishing, The Hague.
- Haase P, Pugnaire FI, Clark SC & Incoll LD (2000) Dynamics of cohorts of cladodes and related effects on reproduction in the shrub *Retama sphaerocarpa* in semi-arid south-eastern Spain. *Plant Ecology* 146: 105–115.
- Harper JL (1977) *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- Harper JL (1980) Plant demography and ecological theory. *Oikos* 35: 244–253.
- Harper JL (1981) The concept of population in modular organisms. *Theoretical Ecology, Principles and Applications*

- (ed. RM May), pp. 53–77. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Harper JL & Bell AD (1979) The population dynamics of growth form in organisms with modular construction. *Population Dynamics* (ed. RM Anderson), pp. 29–52. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Harper JL & White J (1974) The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 419–463.
- Lovett Doust J & Eaton GW (1982) Demographic aspects of flower and fruit production in bean plants, *Phaseolus vulgaris* L. *American Journal of Botany* 69: 1156–1164.
- Maillette L (1982a) Structural dynamics of silver birch. I. The fates of buds. *Journal of Applied Ecology* 19: 203–218.
- Maillette L (1982b) Structural dynamics of silver birch. II. A matrix model of the bud population. *Journal of Applied Ecology* 19: 219–238.
- Maillette L (1992) Seasonal model of modular growth in plants. *Journal of Ecology* 80: 123–130.
- Obeso JR (1997) Cost of reproduction in *Ilex aquifolium*: effects at tree, branch and leaf levels. *Journal of Ecology* 85: 159–166.
- Pedersen B & Tuomi J (1995) Hierarchical selection and fitness in modular and clonal organisms. *Oikos* 73: 167–180.
- Preston KA (1998) Architectural constraints on flower number in a photoperiodic annual. *Oikos* 81: 279–288.
- Scheiner SM & Gurevitch J (1993) *Design and Analysis of Ecological Experiments*. Chapman and Hall, New York.
- Schmid B (1990) Some ecological and evolutionary consequences of modular organization and clonal growth in plants. *Evolutionary Trends in Plants* 4: 25–34.
- Silvertown J (1987) *Introduction to Plant Population Ecology*. Longman, Harlow.
- Snow AA & Whigham DF (1989) Cost of flower and fruit production in *Tipularia discolor* (Orchidaceae). *Ecology* 70: 1286–1293.
- Tuomi J & Vuorisalo T (1989a) What are the units of selection in modular organisms? *Oikos* 54: 227–233.
- Tuomi J & Vuorisalo T (1989b) Hierarchical selection in modular organisms. *Trends in Ecology and Evolution* 4: 209–213.
- Venable L (1997) Packaging and provisioning in plant reproduction. *Plant Life Histories. Ecology, Phylogeny and Evolution* (eds. J Silvertown, M Franco & JL Harper), pp. 163–190. Cambridge University Press, Cambridge.
- Vuorisalo T, Tuomi J, Pedersen B & Kaar P (1997) Hierarchical selection in clonal plants. *The Ecology and Evolution of Clonal Plants* (eds. H de Kroon & J van Groenendael), pp. 243–261. Backhuys Publishers, Leiden.
- Wikberg S (1995) Fitness in clonal plants. *Oikos* 72: 293–297.
- White J (1979) The plant as a metapopulation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 109–145.
- Yodzis P (1989) *Introduction to Theoretical Ecology*. Harper and Row Publishers, New York.
- Zar JH (1984) *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, New Jersey.



Structural cost of shoot modules and its implications on plant potential fitness in a Mediterranean perennial shrub, *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss

S.G. Fungairiño*, F. López, J.M. Serrano, F.J. Acosta, P. de las Heras

Facultad de Biología, Departamento de Ecología, Universidad Complutense de Madrid, Madrid 28040, Spain

Received 7 February 2003; received in revised form 19 June 2003; accepted 7 October 2003

Abstract

This paper introduces a methodology to analyse the structural costs on plant potential fitness, empirically exemplified in the hierarchical shoot system of a Mediterranean perennial plant, *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss. During growing season every year (March–August), the terminal shoot (which is the basic unit of growth) develops inflorescences, flowers and fruits, as well as new shoots (first-, second- and third-order branching shoots) which have the potential to “behave” as terminal shoots in the following year. Different morphological and demographical aspects of the modules within the terminal shoot were measured in 100 terminal shoots selected from different plants of a natural population of *R. sphaerocarpa*. Complementary samples of 100 shoots of different branching orders were collected to obtain biomass estimations of the terminal shoots. We propose a simple procedure to estimate structural cost (biomass investment) on plant potential fitness (flowering buds) as a methodology for interpreting and comparing the consequences on fitness of different plant growth patterns. The results of this study exemplify how differential allocation patterns among plant structural modules, depending on their position within the shoot system, can be quantified to estimate their influence upon plant potential fitness.

© 2003 Elsevier Ltd. All rights reserved.

Keywords: Modular demography; Plant fitness; *Retama sphaerocarpa*; Structural cost

1. Introduction

The modular perspective in the study of plants has highlighted the relevance of analysing different aspects of the functioning of plant modules to reveal patterns of growth and interaction with the environment that are paramount to the understanding of essential aspects of plant ecology (Maillette, 1982; Porter, 1983a, b; Schmid, 1990; Tremmel and Bazzaz, 1995, between others).

Plant growth, viewed as a modular process, is determined by the addition of new iterative units, which entails an increment of biomass and its disposition in space (Küppers, 1989). In perennial plants, apart from biomass accumulation, modular growth is determined by meristem activity (Geber, 1990; Salomonson et al., 1994). Plant performance therefore depends on the interaction between biomass allocation (biomass is a

good index of the energetic content and, consequently, of the constructional cost of plant structures (Griffin, 1994)) and meristem availability within the growth structure (Bonser and Aarssen, 1996). The specific dynamics of the population of buds is largely determinant of the architecture and performance of the plant (e.g. Porter, 1983a), and depends, to a great extent, on the spatial arrangement within the plant, since the bud population of a modular organism constitutes a spatially structured population (Suzuki, 2000).

Reproductive buds contribute directly to fitness by means of flower production, eventually developing into fruits and seeds. Vegetative buds, with new shoot production, may contribute in two different ways: either with the production of new shoots (therefore maximizing the number of meristems and plant size) or maximizing the proportion of flowering meristems (Bonser and Aarssen, 1996). The dynamics of buds has been the basis of fitness assessment in clonal plants (Fagerström, 1992; Wikberg, 1995) and might be also considered in non-clonal plants, since the population of

*Corresponding author. Tel.: +34-91-394-50-85; fax: +34-91-394-50-81.

E-mail address: saragf@bio.ucm.es (S.G. Fungairiño).

buds does not only reflect the past history of the plant, but also the potential for future development (Watkinson, 1988, and references therein).

Growth patterns in plants are determined by both external factors (such as resource availability) and internal constraints (such as meristem availability) and the exclusive use of biomass-related traits or resources (measured in the form of carbon or energy) might be inadequate for interpreting these patterns, because growth constraints are not incorporated (Watson, 1984; Salomonson et al., 1994; Bonser and Aarssen, 1996; Duffy et al., 1999).

Several works have dealt with the analysis of structural cost in plants, being typically focused on finding the most efficient design to carry out a specific function (e.g. Givnish, 1986; Morgan and Cannell, 1988; Küppers, 1989).

Although many works have dealt with the study of different aspects of plant performance taking into consideration its modular structure, few have quantitatively related the structural design of shoot systems to any component of plant fitness (Porter, 1983a; Smith, 1984; Diggle, 1995).

This paper focuses on the analysis of the modular structure of a perennial plant from the perspective of the assessment of some consequences of growth structural constraints onto plant fitness. For the purposes of this work, these constraints refer to the physical support needs of the plant, which typically give rise to branches of decreasing thickness as branching order increases. We do not pursue an architectural analysis and, consequently, have not assumed any specific theoretical model in this regard, but rather measured empirically the arising patterns of allocation of vegetative growth.

Based on these results, we present a modular-based methodological analysis, which relates the developmental structure to the fitness of the plant. Structural cost on plant potential fitness is calculated taking into account biomass allocation and bud availability. In order to assess the possible variability on the morphological and functional traits of the modular units, we analysed different morphological and demographical aspects of the modules within the terminal shoot of a Mediterranean perennial shrub.

The purpose of the proposed calculation of structural costs on plant potential fitness is to allow the evaluation, in a comparative way, of different allocation patterns in plants, starting from the knowledge of the modular structure.

2. Materials and methods

Retama sphaerocarpa (L.) Boiss. is a perennial shrub largely distributed throughout the Iberian peninsula and North Africa. It shows a simple modular growth

pattern, in which the modular architectural unit or shoot module is the terminal shoot (see López et al., 2001). The terminal shoots produced in a growth period maintain overwintering buds and in the following spring start their activity, giving two types of structures: reproductive structures (inflorescences) and vegetative structures (new shoots or cladodes). The axillary lateral buds of the terminal shoot develop into inflorescences, whereas the axillary basal bud develops into new shoots. First-order new shoots usually branch into second- and third-order new shoots. Regardless of the branching order, those shoots remaining in a terminal position will “behave” as terminal shoots in the following growth period (see Fig. 1).

In this work, a module is defined as the basic unit of plant growth (metamer *sensu* White, 1979), formed by a node with a leaf, its axillary bud and associate internode.

The sampling work was carried out in 1993 in a natural population of *R. sphaerocarpa* located in Pozuelo de Alarcón, in the northwest of Madrid. A non-destructive sampling work was done on 100 random selected plants. On each selected plant, one terminal shoot was randomly selected, marked and monitored over the entire growth period (from March to August) to record morphological and demographical data on annual growth. In the terminal shoot, the number, positions and developmental fates of buds were recorded. In the year of study, all terminal shoots produced lateral inflorescences, whereas only 24% of the sampled terminal shoots produced new shoots by its axillary basal bud. In each newly produced shoot of

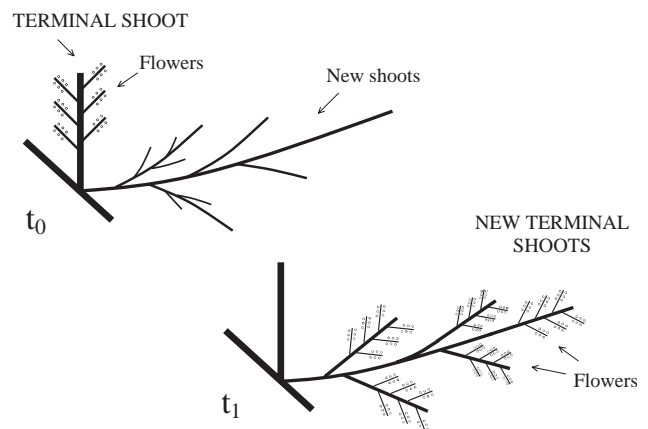


Fig. 1. Schematic representation of the modular dynamics of the terminal shoot of *R. sphaerocarpa*. In a year t_0 , the lateral axillary buds of the terminal shoot develop into inflorescences and the basal axillary bud develops into new shoots. In the following year, t_1 , each of the new shoots in a terminal position will “behave” (in terms of development) as the initial terminal shoot, giving lateral inflorescences and basal new shoots. In the growth period t_1 , both fruits on the terminal shoot (which remain attached to the shoot) and new shoots produced by basal axillary buds on the new terminal shoots were not drawn in order to give a clear representation.

first-, second- or third-order, the length, number and position of the buds within the shoots were recorded. Using the information on the positions of the buds, distances between them (module length) were calculated for the three branching orders to analyse the spatial distribution of buds.

An analysis of variance was used to detect possible differences in the morphological variables considered (length, bud density, distances between buds) for the three types of new shoots.

The pattern of distribution of the buds within the shoots was calculated by means of the nearest neighbour analysis (Clark and Evans, 1954) applied, in this case, to a one-dimensional distribution (see Appendix A.).

In order to test whether the sequence of bud development along the shoots followed any specific structural pattern, both the frequency of flowering in the terminal shoots and that of branching in the new shoots were analysed in relation to its relative position within the shoot.

Complementary samples of 100 randomly selected new shoots of each branching order (first-, second- and third-order new shoots) were collected to analyse the relationship between shoot length and shoot biomass (dry weight) for the three types of new shoots. An analysis of variance was applied to test for possible differences in shoot biomass per unit of length for the three types of new shoots.

Since first-order shoots (or “long shoots”; persistent shoots that remain as part of the supporting structure) differ from second- and third-order shoots (or “short shoots”; temporal shoots that carry out the photosynthetic function), both in function and in time of persistence in *R. sphaerocarpa* (Haase et al., 2000), they have been compared in order to determine whether both categories differ in their structural characteristics. The proportions of total number of buds, total length and total biomass for long shoots and short shoots were compared between these categories.

3. Results

3.1. Structural cost

For the analysis of the structural cost of support, a straightforward procedure was developed to estimate the structural cost per unit of length (measured in biomass) in relation to potential plant fitness (measured in number of buds, which in these shoots will always further develop into flowers). This procedure enables us to assess the possible mechanical constraints imposed by plant structure (different biomass per unit of length for shoots of different branching order) on fitness under the empirical observation that any investments in plant structure have a concomitant equivalent reduction on

potential plant fitness. Thus, in general terms, in any comparison of plants with the same modular growth pattern (which implies similar internal constraints), the value of fitness would be higher, for an equivalent investment in biomass, in those plants with a minimum structural cost—as could be the case in some aquatic or creeping plants—as compared to plants with an obligatory structural supporting investment—as terrestrial or erect plants.

We start by considering the potential fitness of the shoots of a branching level i , as expressed by the number of buds per length unit: B_i . The term “potential” highlights the fact that the magnitude chosen (bud density in this case) will have to be further weighed according to its probabilities of survival and later development into other units of fitness, such as flowers, fruits or seeds (we will deal with this subsequently but it is important to stress here that the calculations of structural cost on fitness that follow are not affected by the magnitude chosen).

The amount of potential fitness that could have been obtained had this branching level been constructed in the same way as the higher level j , is:

$$L_{(i/j)} \cdot B_j,$$

where $L_{(i/j)}$ is the ratio between the two levels of ramification in biomass per unit of length (and is therefore an adimensional magnitude) and B_j is the number of buds per unit of length on the j level (bud density).

The structural cost (S) on potential plant fitness (W) would thus be defined as the difference between the two magnitudes above:

$$\Delta W_{i/j}(S) = B_i - [L_{(i/j)} \cdot B_j]. \quad (1)$$

The structural cost of a level i , with regard to any superior j level, indicates the amount of potential fitness (estimated as the number of buds per unit of length) that has not been achieved because a unit of equivalent biomass has been devoted to support structure (shoots with more biomass per unit of length). A negative value of this increment of fitness will indicate the reduction of potential fitness per unit of biomass of the structural level of reference, attributed to mechanical support expressed through thicker shoots.

Eq. (1), however, includes not only the assumption of a structural cost caused by architectural constraints ($L_{(i/j)}$), but also that of structural costs associated to developmental differences between the branching levels (B_i vs. B_j). If we want to assess the structural costs on potential fitness associated exclusively with an architectural cause (A), the estimation would be

$$\begin{aligned} \Delta W_{i/j}(A) &= B_i - [L_{(i/j)} \cdot B_j] \\ &= B_i[1 - L_{(i/j)}]. \end{aligned} \quad (2)$$

This estimate quantifies the costs under the assumption of maintaining the same bud density of the reference level (B_i) but spread over a proportionally larger length of shoots.

Finally, the structural costs on fitness associated exclusively with a developmental cause (D) (i.e. when $L_{(i/j)} = 1$) would be

$$\Delta W_{i/j}(D) = B_i - B_j, \quad (3)$$

which quantifies the costs under the assumption of a different bud density but equal biomass per length unit in the shoots of the two levels compared.

Each one of the three equations above is a different comparative model (in each case a different term subtracting to the reference potential fitness B_i), and therefore Eqs. (2) and (3) are not additive. It is also important to note that none of them is a contrast with a specific theoretical performance model of plant growth (which is independent and compatible with the analysis here presented), but they represent empirical assessments of the relative structural investments expressed in potential fitness equivalents.

The estimates provided by these equations are valid for the pairwise comparison of any branching level i with regard to any superior level j . They can be extended to a hierarchical comparison of a reference level i with all the superior levels (from $i + 1$ to n) in the plant by means of the sum of the relative contributions to fitness of each one of them. Thus, the corresponding equations are:

Structural:

$$\Delta W_{i \rightarrow n}(S) = B_i - \sum_{j=i+1}^n L_{(i/j)} B_j N_j \quad (4)$$

Architectural:

$$\begin{aligned} \Delta W_{i \rightarrow n}(A) &= B_i - \sum_{j=i+1}^n L_{(i/j)} B_i N_j \\ &= B_i \left[1 - \sum_{j=i+1}^n L_{(i/j)} N_j \right] \end{aligned} \quad (5)$$

Developmental:

$$\Delta W_{i \rightarrow n}(D) = B_i - \sum_{j=i+1}^n B_j N_j, \quad (6)$$

where $i = 1, 2, 3, \dots, n$ are the branching levels, and where N_j is the proportion of branches in the different j levels (also an adimensional magnitude), which are superior levels to the branching level of reference i ($N_j + N_{j+1} + \dots + N_n = 1$).

3.2. Empirical results

From the analysis of the morphological and demographical characteristics of the modular structure of *R. sphaerocarpa*, we obtained the data for the empirical estimation of the structural cost on plant potential fitness. The results show that there is a differential allocation pattern according to the position within the shoot and within the shoot system (different branching-order levels). Table 1 summarises the results of the structural variables analysed in the three levels of ramification. The mean length of the new shoots is reduced as branching-order level increases. Bud density differs in the different levels of ramification, with greater values in the first-order new shoots (long shoots) than in the second- and third-order new shoots (short shoots). Shoot biomass per unit of length shows highly significant differences in the three types of new shoots.

Table 2 shows the results of the nearest neighbour analysis for the calculation of the index R in each level of ramification. The resulting distribution pattern is highly significantly regular in the three branching-order levels.

Although bud distribution along new shoots is regular, the frequency of flowering and branching buds shows a clear dependence of bud development on bud position within the shoot (Fig. 2). The proportion of successfully developed buds is progressively reduced from basal to apical ends of the shoot.

The comparison between long shoots and short shoots show that both categories differ in the proportion

Table 1
Results of the analysis of variance on the different branching-order shoots of *R. sphaerocarpa*

	Shoot length (cm)	No. buds/cm	Shoot biomass per unit of length (mg/cm)
First-order new shoot	28.99 ^a (± 3.13)	0.82 ^a (± 0.03)	10.67 (± 0.40)
Second-order new shoot	15.76 ^b (± 0.60)	0.67 ^b (± 0.01)	5.15 (± 0.17)
Third-order new shoot	9.36 ^c (± 0.47)	0.68 ^b (± 0.02)	3.50 (± 0.10)
F-value	65.63 ^{***}	5.41 ^{**}	213.28 ^{***}

Figures indicate mean values (± SE). Different superscript letters in a column denote significant differences between pairs of means (one-way ANOVA with PLSD post-hoc comparison, **0.01 > p > 0.001, *** p < 0.001) (for shoot length and number of buds, n = 19, 176, 120 new shoots of first-, second- and third-order, respectively; for shoot biomass per unit of length, n = 100 new shoots of each branching order).

Table 2

Values of the different parameters in the nearest neighbour analysis for the three branching-order new shoots of *R. sphaerocarpa*

Branch order	N	ρ	d	$d(E)$	R	SE	c
First-order new shoot	439	0.85	0.92	0.59	1.56	0.059	5.610***
Second-order new shoot	1883	0.94	0.88	0.53	1.65	0.053	6.566***
Third-order new shoot	722	1.14	0.75	0.44	1.72	0.044	7.114***

The three types of new shoots show a highly significant regular distribution of buds.

N =number of buds; ρ =density; d =observed distance (cm); $d(E)$ =expected distance (cm); R =ratio; SE =standard error and c =significance statistic and probability value (***) $p < 0.001$.

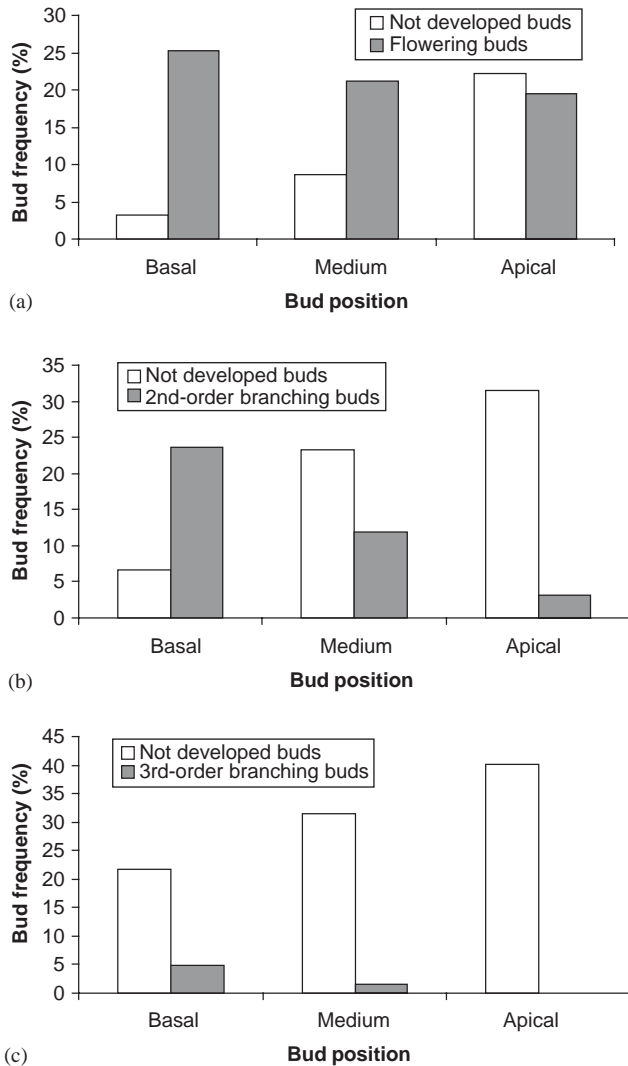


Fig. 2. Frequency distributions of developed buds (flowering or branching) and not developed buds as a percentage of the total number of buds in the (a) terminal shoots, (b) first-order new shoots, and (c) second-order new shoots, according to its relative position along shoots. The relative positions were arranged in basal, medium and apical positional categories within the shoots.

of total length and total number of buds but not in total biomass (Wilcoxon paired sample test, z -value for total length: $z = -3.23$, $p < 0.01$; for number of buds $z =$

-2.98 , $p < 0.01$; and for total biomass: $z = -1.22$, ns; $n = 14$ in all cases).

From these results we can estimate the structural cost on potential fitness in the case of *R. sphaerocarpa*. The ratios of shoot biomass per length unit in the different branching levels indicate that first-order shoots need twice as much biomass per unit of length as second-order shoots ($L_{1/2} = 2.07$), and three times as much as third-order shoots ($L_{1/3} = 3.05$), whereas second-order shoots need one and a half as much biomass per unit of length as third-order shoots ($L_{2/3} = 1.47$).

In the year studied, the observed proportion of new shoots of second (N_2) and third (N_3) branching order is 0.8 and 0.2, respectively (although large inter-annual variations have been observed in other studies due to differing environmental conditions (see Haase et al., 2000)).

In the following growth period, the number of flowering buds per unit of length for the first-, second- and third-order shoots is estimated from bud density ($B_1 = 0.82$, $B_2 = 0.67$ and $B_3 = 0.68$, see Table 1), since buds present a regular distribution, and therefore their density is a good estimation of the number of flowering buds per unit of length.

From the observed values in *R. sphaerocarpa*, we can calculate the structural cost on potential fitness as the number of buds per unit of biomass that could be produced if there were no differences in the structural characteristics (both architectural and developmental) on the shoots of different branching orders. Table 3 shows the results of the different possibilities of estimation of structural cost on plant potential fitness, depending on whether both structural characteristics or just one of them differ between the different branching-order levels.

The results indicate that the structural costs on plant potential fitness produce a net loss of potential fitness, since there is no compensation between the potential fitness loss due to architectural causes (biomass per length unit) and the potential fitness gain due to developmental causes (buds per length unit).

The gradual thinning of shoots with increasing branching order gives rise to a maximum of potential fitness loss, due to architectural causes, between the

Table 3

Values of the different estimations of structural costs on potential fitness (in number of buds per shoot length unit), applied to the case of *R. sphaerocarpa*

Branching levels (i/n) or ($i \rightarrow n$)	Structural $\Delta W_{i/n}(S)$	Architectural $\Delta W_{i/n}(A)$	Developmental $\Delta W_{i/n}(D)$
1/2	-0.57	-0.87	+0.15
2/3	-0.33	-0.31	-0.01
1/3	-1.25	-1.68	+0.14
1 \rightarrow 3	-0.70	-1.04	+0.15

extreme levels compared (-1.68; levels 1/3). This loss is twice as much as that between successive levels (-0.87; levels 1/2). By contrast, the developmental cause on potential fitness differences remains approximately the same between first-order shoots and second- or third-order shoots (+0.15/+0.14). This quantifies the extent to which first-order shoots have a higher bud density per length unit, while showing that second- and third-order shoots are virtually equivalent in this regard.

Finally, in the hierarchical comparison of all the branching orders involved (1 \rightarrow 3) the values of potential fitness differences are accordingly intermediate, following a similar pattern of net structural loss as a consequence of higher negative architectural values than positive developmental ones.

4. Discussion

It is well accepted that plants, as modular organisms, are formed by the addition of new iterated units, allowing the existence of a great variability in the morphological and functional characteristics of the modular units depending on different internal and external factors. This inherent variability becomes evident when modular position within the plant structure is taken into account (e.g. Waller, 1996; Suzuki, 2000).

In the case of *R. sphaerocarpa*, our empirical data show that there is a variation in the modular morphological (biomass, length) and functional (possible fate) characteristics as a function of module position within the shoots and according to shoot type, which exert a differential influence on plant potential fitness. In this paper, the bud of the terminal shoot is the unit of fitness used in the calculation of the structural costs, since all of them eventually develop into flowers (and some of them into fruits). However, different units representing further stages in the plant reproductive development, such as flowers, fruits, seeds, seedlings, etc., can obviously be used to estimate fitness, depending on the objectives of the study.

In a recent study of hierarchically structured fitness (López et al., 2002), we have presented the procedure to

estimate fitness at different levels of the reproductive development of *R. sphaerocarpa* (buds, inflorescences, flowers and fruits), obtaining a term $HW_{IV/I}$ (from hierarchical fitness) which gives the probability of a bud (level I) to give rise to a fruit (level IV) through successive steps of survival and development. Therefore, the proposed expressions of costs on potential fitness (Eqs. (1)–(6)) might further include a general multiplicative term, $HW_{n/I}$, which refers to the probability of survival of the units of reproductive development. By simply multiplying this term for each one of the equations here presented we can translate buds (which is the basic unit for fitness assessment in this paper) to any other unit of reference for fitness assessment in a comparative study. For example, the probability of a *R. sphaerocarpa* bud to eventually develop into a fruit is 0.01 (López et al., 2002) and thus the structural cost on fitness (Eq. (1)), as measured in the fruits, between first-order and third-order shoots is: $\Delta W(S) = -0.0125$ fruits cm^{-1} .

The proposed calculation of structural cost takes into account the morphological and functional variation within the modular structure of the plant and provides an estimation of the minimal requirements on structure (in terms of plant potential fitness). Since different branching structural designs have different support costs (Morgan and Cannell, 1988), it is necessary to highlight the relevance of knowing the shoot system structure. Different structural features, such as branching at basal positions of the main shoots or angling the branch upward from the horizontal plane, are design features that would minimize the structural cost of support (Morgan and Cannell, 1988).

The estimation of structural cost on potential fitness does not provide an absolute measure of structural cost, but is rather a relative measurement that permits a quantitative comparison of different structural designs. It is not a method to quantify the constructional or maintenance costs of a structure, but a comparative method to assess the structural cost on potential fitness regardless of the particulars of the structural design and the developmental program of the plant. It could therefore be applicable to the relative comparison between different plants, even when they are subjected to differing growth patterns.

The assessment of structural cost on potential plant fitness is obviously based on the existence of different architectural and/or developmental characteristics within the plant hierarchical shoot system. It could therefore be applied to modular hierarchies in which a quantifiable character, with a measurable influence on fitness, differs between different branching order shoots.

In this paper, the method has been applied to the hierarchical shoot system of *R. sphaerocarpa*. The particular results obtained for this species, however, are obviously not a demonstration of its conceptual

validity (which cannot be supported empirically), but rather an empirical exemplification of its application.

The proposed estimation procedure aims to integrate in a very straightforward fashion two basic aspects of plant development, the increment of biomass and the availability of meristems. Methods based only on biomass-related traits are useful in the comparison of annual plants, in which biomass translates more directly into fitness. In any comparative analysis of perennial plants, however, it is necessary to include meristem activity (Salomonson et al., 1994).

As a function of the structural design, plants show different biomechanical constraints, from extreme cases as creeping plants, which have a limited support function, to erect plants, which support the rest of the aerial part and are subjected to major biomechanical forces (Huber, 1997). The proposed estimation takes into account the internal growth constraints of the plant, considering the relationship between different branching orders and assuming the availability of meristems within the plant.

Appendix A

In a population of N individuals, with density ρ , the pattern of distribution of the individuals is given by the index $R = \bar{d}/\bar{d}(E)$, where \bar{d} is the observed mean distance to the nearest neighbour and $\bar{d}(E)$ is the expected mean distance to the nearest neighbour according to a Poisson distribution. Values of $R = 1$ indicate a random pattern, $R < 1$ aggregated and $R > 1$ regular.

The estimation of the expected mean distance, $\bar{d}(E)$, in a one-dimensional space is calculated as follows:

From a random distribution of individuals in one dimension, the probability that a randomly chosen length l of specific size will contain exactly x points is, by Poisson's exponential function, $P(x) = (m)^x e^{-m} / x!$, where m is the mean number of individuals per unit of length. Considering a length l centred in a mid-point, in such a way that $l = 2d$, and where ρ is the mean density of the distribution, then $m = \rho 2d$ is the mean number of individuals per unit of length. Then, the probability of finding exactly x individuals in an arbitrary length of $2d$ units is $P(x) = (\rho 2d)^x e^{-(\rho 2d)} / x!$. Consequently, the probability that a randomly chosen length of $2d$ units will contain no individuals is $P(0) = e^{-(\rho 2d)}$.

Considered as a function of d , $e^{-(\rho 2d)}$ corresponds to the proportion of distances to the nearest neighbour larger than d . Thus, $1 - e^{-(\rho 2d)}$ is the proportion of distances to the nearest neighbour $< d$. Differentiating the last expression with respect to d we obtain the probability distribution of d

$$D[1 - e^{-(\rho 2d)}, d] = e^{-(\rho 2d)} 2\rho.$$

The expected mean distance $\bar{d}(E)$ can be obtained by multiplying the above expression by d and integrating over the interval from 0 to ∞

$$\text{Thus, } \bar{d}(E) = \int_0^{\infty} d e^{-(\rho 2d)} 2\rho = 1/(2\rho).$$

The significance of the index R is given by the statistic $c = (\bar{d} - \bar{d}(E)) / SE \bar{d}(E)$, where the standard error of $\bar{d}(E)$, $SE \bar{d}(E) = \sqrt{(\bar{d}^2(E) - (\bar{d}(E))^2)} / \sqrt{N} = \sqrt{(1/(4\rho^2))} / \sqrt{N}$, as $\bar{d}^2(E) = \int_0^{\infty} d^2 e^{-(\rho 2d)} 2\rho = 1/(2\rho^2)$, and then, $\bar{d}^2(E) - (\bar{d}(E))^2 = 1/(4\rho^2)$.

References

- Bonsler, S.P., Aarssen, L.W., 1996. Meristem allocation: a new classification theory for adaptive strategies in herbaceous plants. *Oikos* 72, 347–352.
- Clark, P.J., Evans, F.C., 1954. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology* 35, 445–453.
- Diggle, P.K., 1995. Architectural effects and the interpretation of patterns of fruit and seed development. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26, 531–552.
- Duffy, N.M., Bonsler, S.P., Aarssen, L.W., 1999. Patterns of variation in meristem allocation across genotypes and species in monocarpic Brassicaceae. *Oikos* 84, 284–292.
- Fagerström, T., 1992. The meristem–meristem cycle as a basis for defining fitness in clonal plants. *Oikos* 63, 449–453.
- Geber, M.A., 1990. The cost of meristem limitation in *Polygonum arenastrum*: negative genetic correlations between fecundity and growth. *Evolution* 44, 799–819.
- Givnish, T.J., 1986. *On the Economy of Plant Form and Function*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Griffin, K.L., 1994. Calorimetric estimates of construction cost and their use in ecological studies. *Funct. Ecol.* 8, 551–562.
- Haase, P., Pugnaire, F.I., Clark, S.C., Incoll, L.D., 2000. Dynamics of cohorts of cladodes and related effects on reproduction in the shrub *Retama sphaerocarpa* in semi-arid South-Eastern Spain. *Plant Ecol.* 146, 105–115.
- Huber, H., 1997. Architectural plasticity of stoloniferous and erect herbs in response to light climate. Ph.D. Thesis, Utrecht University, The Netherlands.
- Küppers, M., 1989. Ecological significance of above-ground architectural patterns in woody plants: a question of cost-benefit relationship. *Tree* 4, 375–379.
- López, F., Fungairiño, S., de las Heras, P., Serrano, J., Acosta, F., 2001. Age changes in the vegetative vs. reproductive allocation by module demographic strategies in a perennial plant. *Plant Ecol.* 157, 13–21.
- López, F., Fungairiño, S.G., Serrano, J.M., de las Heras, P., Acosta, F.J., 2002. Analysing hierarchically structured fitness and modular dynamics in plants: integration of concepts from population dynamics. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 5/2, 123–129.
- Maillette, L., 1982. Structural dynamics of silver birch. I. The fates of buds. *J. Appl. Ecol.* 19, 203–218.
- Morgan, J., Cannell, M.G.R., 1988. Support cost of different branch designs: effects of position, number, angle and deflection of laterals. *Tree Physiol.* 4, 303–313.
- Porter, J.R., 1983a. A modular approach to analysis of plant growth. I. Theory and principles. *New Phytol.* 94, 183–190.
- Porter, J.R., 1983b. A modular approach to analysis of plant growth. II. Methods and results. *New Phytol.* 94, 191–200.

- Salomonson, A., Ohlson, M., Ericson, L., 1994. Meristem activity and biomass production as response mechanisms in two forest herbs. *Oecologia* 100, 29–37.
- Schmid, B., 1990. Some ecological and evolutionary consequences of modular organization and clonal growth in plants. *Evol. Trends Plants* 4, 25–34.
- Smith, B.H., 1984. The optimal design of a herbaceous body. *Am. Nat.* 123, 197–211.
- Suzuki, A., 2000. Patterns of vegetative growth and reproduction in relation to branch orders: the plant as a spatially structured population. *Trees* 14, 329–333.
- Tremmel, D.C., Bazzaz, F.A., 1995. Plant architecture and allocation in different neighborhoods: implications for competitive success. *Ecology* 76, 262–271.
- Waller, D.M., 1996. The dynamics of growth and form. In: Crawley, M.J. (Ed.), *Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 291–320.
- Watkinson, A.R., 1988. On the growth and reproductive schedules of plants: A modular viewpoint. *Acta Oecologica, Oecol. Plant* 9, 67–81.
- Watson, M.A., 1984. Developmental constraints: effect on population growth and patterns of resource allocation in a clonal plant. *Am. Nat.* 123, 411–426.
- White, J., 1979. The plant as a metapopulation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 10, 109–145.
- Wikberg, S., 1995. Fitness in clonal plants. *Oikos* 72, 293–297.

Developmental instability and plant potential fitness in a Mediterranean perennial plant, *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss.

S. G. Fungairiño*, C. Fernández, J. M. Serrano, F. López, F. J. Acosta

Departamento de Ecología, Facultad de Biología, Universidad Complutense de Madrid, 28040 Madrid, Spain.

*Corresponding author: e-mail: saragf@bio.ucm.es

Abstract - Developmental instability is manifested as developmental errors reflected in exaggerated intra-individual variation in repeated traits and patterns. Plants, as organisms with modular construction, are very suitable subjects to detect developmental instability caused by environmental disturbance. The analysis of the asymmetry of plant structural traits allows the determination of deviations from the basic structural pattern, which is a measure of plant developmental instability. In this work we study the relationship between intra-individual variations on self-similar structural traits (as a measure of developmental instability) and plant potential fitness. Randomly-selected branches (composed of branch segments) were monitored on different plants of a natural population of the woody perennial plant *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss. Data on the morphology and the demographic processes occurred during plant development (determined from marks left on the persistent structure of the plant) were recorded on the different branches. Different measures of developmental instability were analysed and related with plant potential fitness, which was estimated from the demographic data of the modules of each plant (bud development, branch survival, etc). Our results show a direct relationship between developmental instability measured on structural traits (except for branch segment diameter) and plant potential fitness, estimated by means of branch survival.

Developmental instability / Fitness components / *Retama sphaerocarpa*

1. INTRODUCTION

Developmental instability or the inability to consistently produce the same phenotype in a given environment (Markow 1994) is considered to be a consequence of errors in the developmental program of an organism. Developmental instability can be manifested as an increase in asymmetry, in the amount of within-individual variance, in the frequency of phenodeviants or as an altered fractal dimension (Møller and Swaddle 1997, Tracy *et al.* 2003).

Plants, as organisms with a modular construction, possess repetitive structural units that can be used to assess developmental instability and are, therefore, very suitable subjects for experimental studies of developmental instability (Freeman *et al.* 1993, Møller and Swaddle 1997, Freeman *et al.* 2003). The characteristic self-similarity or self-affinity of modules allows the analysis of the plant structure in relation with plant

performance. If developmental instability reflects individual quality (in terms of survival and reproduction), those individuals with a lower developmental instability should express a higher fitness (Shykoff and Møller 1999).

Developmental instability, based on the existence of symmetries and allometric relationships between plant parts, can be measured on many different plant structures, as leaves, internodes, inflorescences, etc. The most common measure of developmental instability in plants is the fluctuating asymmetry of modular characters, which is a measure of the variation in the bilateral symmetry, but other types of symmetry had also been applied, as rotational symmetry, radial symmetry or translational symmetry, which have been proven as reliable measures of developmental instability (Escós *et al.* 1997 and references therein).

An example of the rotational symmetry is the arrangement of leaves on the stem of the

plant, or phyllotaxis, which determines a regular pattern, in most cases according to a Fibonacci sequence. This character depends on plant growth history, and, particularly, on the possible external disturbances affecting it (Douady 1993). Deviations from the regular pattern can, therefore, indicate disruptions of developmental instability (Freeman *et al.* 1993, Møller and Swadlow 1997).

Translational asymmetry provides a measure of the error made on the repetition of a unit in different spatial scales. The measure of self-similarity or self-affinity with respect to scale has been widely used as indicator of developmental instability in plants, as in the case of the relationship between internode length and node order, which presents a characteristic scaling factor (Alados *et al.* 1994, 1998a, 1998b, Escós *et al.* 1997, 2000).

Several works have shown a close relationship between developmental instability and fitness (e.g. Møller and Swadlow 1997, Møller 1997, Møller 1999a, 1999b, Møller and Lope 1998), although there are some controversial results in this respect (Clarke 1998). In the existing literature, nevertheless, there is a widely assumed consensus of an inverse relationship between both variables (see reviews in Møller and Swadlow 1997, Møller 1999b, Polak 2003).

In the last decade, numerous works have focused on the study of developmental instability in relation to different fitness components (Clarke 1995, 1998, Møller and Swadlow 1997, Møller 1997, 1999a, 1999b, Nachman and Heller 1999, Tracy *et al.* 2003). At the same time, a large number of studies, mainly focused on plants, have dealt with the analysis of developmental instability in relation to different stress factors, such as pollution, parasitism or herbivory (Freeman *et al.* 1993, Møller 1996, Escós *et al.* 1995, 1997, 2000, Alados *et al.* 1998a, Møller and Swadlow 1997, Møller and Lope 1998, Møller 1999c). These studies suggest that developmental instability is a good indicator of stress, regardless of the nature of the stressor, although different measures of instability show a varying degree of sensitivity in response to stress (Freeman *et*

al. 1993). In several cases, the relationship between the measures of developmental instability and the factor of stress is not clear, possibly due to the combination of the influence of different stress factors which are difficult to isolate (as in the case of concurring competition between individuals and herbivory (Alados *et al.* 1998a)).

By defining stress in a general way, as a factor that potentially results in long-lasting or permanent damage to a biological system (Møller and Lope 1998), or in a more concise way, as a factor that negatively affects fitness (Leung and Forbes 1997), it is possible to directly determine the relationship between developmental instability, stress and fitness.

The main purpose of this work is the study of the relationship between developmental instability and plant potential fitness in a Mediterranean perennial shrub. This is carried out by analysing: (i) the study of different structural patterns of the plant as measures of developmental instability, (ii) the association between development instability and plant potential fitness in order to establish suitable indicators of plant performance in terms of fitness.

2. MATERIAL AND METHODS

The study was carried out on *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss., a perennial shrub with a simple modular structure, consisting of several branches that hold photosynthetic shoots or cladodes, with ephemeral, spirally-arranged leaves. The axillary lateral buds in the terminal shoots (basic units of annual growth) develop into inflorescences, while basal axillary buds develop into new shoots of first, second and third order. In the following growth period, a few first-order new shoots from the previous year (2.5 %, Haase *et al.* 2000) persist providing structural support for the new annual growth, giving rise to a new branch segment within the branch. A branch segment, defined as the portion of the branch between two knots, is therefore an iterative structure within the plant as a result of the inter-annual growth. The fate of buds during plant development can be determined *a*

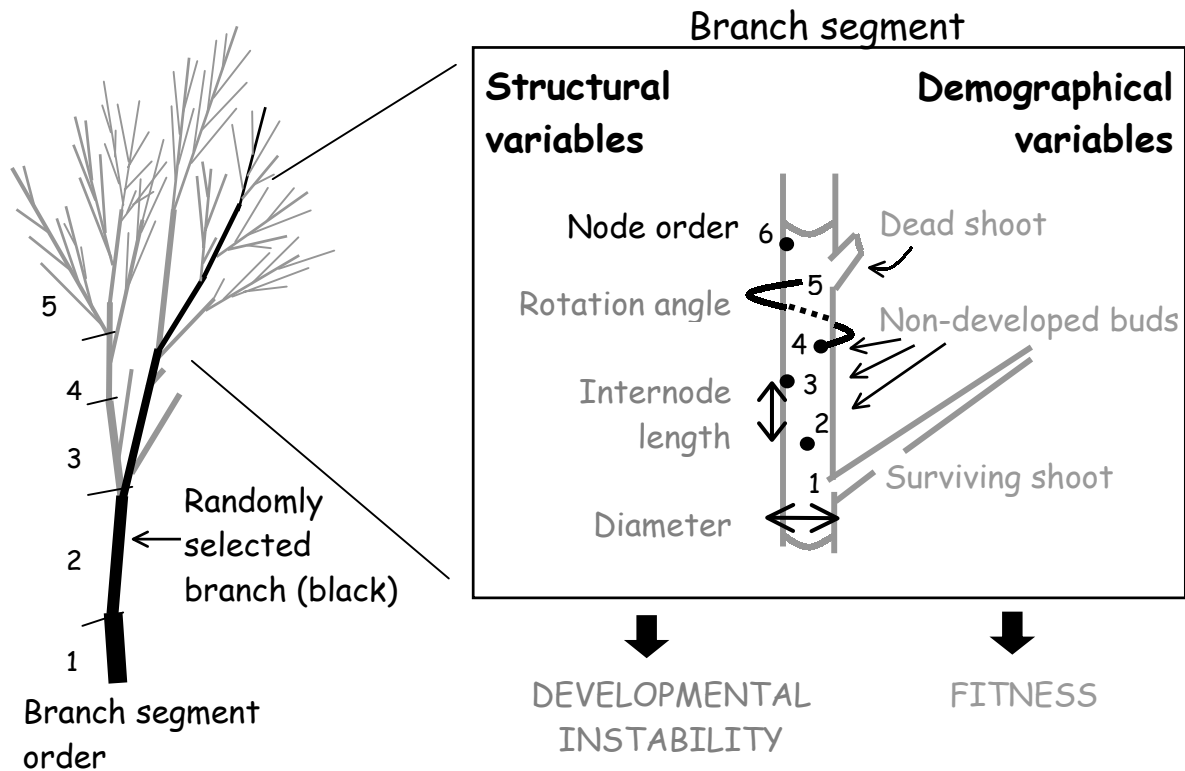


Figure 1. Schematic representation of the structural and demographical variables considered in *R. sphaerocarpa*

posteriori by the examination of the scars left on the structural shoots of the plant, being possible to distinguish: non-developed buds, surviving shoots, and dead shoots.

The sampling work was carried out in 1993 in a natural population of *R. sphaerocarpa* located in Pozuelo de Alarcón, 10 km northwest of Madrid. This shrub species frequently forms monospecific patches that spread over extensive areas, dominating an herbaceous stratum. A non-destructive sampling work was conducted on 40 randomly selected plants of similar size (2.20 ± 0.06 metres high, average in the population), in order to reduce variability among individuals. A well-developed terminal shoot from each plant was randomly selected and followed downward to the base of the plant, distinguishing the different branch segments within each branch and assigning a number of level from the base of the plant (level 1) to the selected terminal shoot (level *n*). Each branch segment, clearly appreciable as being delimited between two knots, was assigned to each of the following

categories according to its degree of lignification: green, semi-woody and woody.

Figure 1 shows a schematic illustration of the structural and demographical measurements used in the sampling work to estimate developmental instability and fitness components, respectively.

The length and diameter at the base was recorded for each branch segment. Additionally, the lengths of the internodes (distance between buds) and the rotation angle between consecutive buds were recorded in the green branch segments or cladodes. Lengths were measured by means of a digital calibre and angles were recorded by using different graduated cylinders of variable diameter, depending on the thickness of the branch segments.

Different fitness components (as estimates of plant performance) were calculated from the development and survivorship patterns of the modules (shoots, buds and flowers) within the plants. A first general overview of these patterns showed a clear predominance of developed buds (63% of surviving and dead

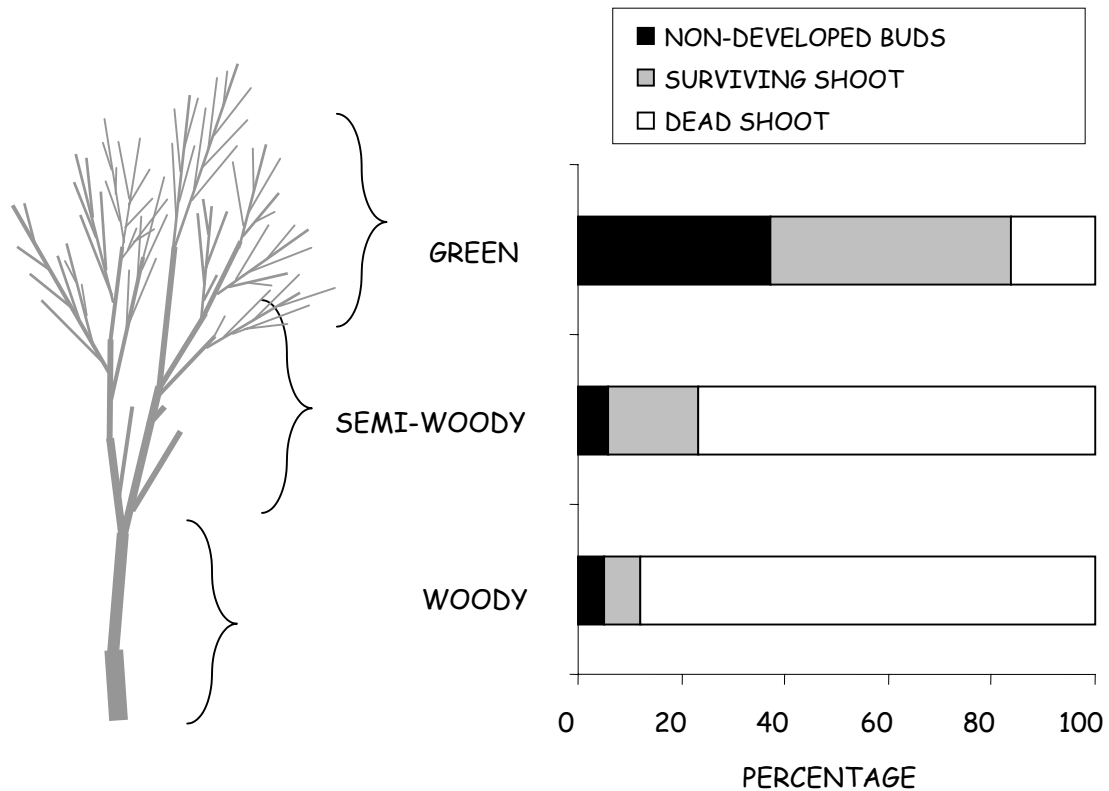


Figure 2. Bud development and shoot survivorship distribution (as a percentage of the development / survivorship units) within each one of the three categories of branch segments distinguished within the plant.

shoots) within the green branch segments (figure 2).

Since development is mainly produced in this type of branch segments, potential fitness was calculated from the demographical data of the different green branch segments within the selected branch. In relation to the vegetative growth, an estimate of the plant fitness was obtained from shoot survival data, calculated by the proportion of surviving shoots per branch segment. Since a high percentage of the terminal shoots produce inflorescences (Haase *et al.* 2000, López *et al.* 2001), shoot survival is a reliable estimate of plant potential fitness. In order to obtain a more direct estimate of fitness, flowering was calculated by means of the proportion of flowering buds within the selected terminal shoot of each individual plant.

Developmental instability was estimated by measuring deviations from a normal developmental pattern. Internode lengths follow a regular distribution along shoots

(nearest neighbour analysis, Fungairiño *et al.* 2004). Likewise, leaf arrangement (always linked to buds) determined a highly fixed rotation angle between successive leaves (buds). Given that variations from the mean value are estimates of developmental instability, we used the coefficients of variation of both internode length and rotation angle between buds for each sampled branch segment.

Additionally, the allometric relationships of different morphological structures of the plant (which fit to species-specific non-linear equations) were also analysed as indicators of instability. Curve fitting accuracy was calculated for each individual plant. Developmental instability is measured by the error in the curve fitting parameters: the coefficient of determination, the standard error of the regression and the standard error of the slope.

The relation between the increment in shoot length (ΔL) and node order (N) from

base to top, fits an equation of the form $\Delta L = KN^D$, where D correspond to the scalar exponent.

Similarly, branch diameter (D) also follows a non-linear pattern with branch segment order (N), given by the general equation $D = ke^{-aN}$, where k and a are specific parameters of each individual plant. Since this measure involves change produces over a period of several years, it provides an estimate of developmental instability over time.

The different non-linear analyses were done with Mathematica software (*NonLinearFit* statistical package, Wolfram 1996).

Finally, the relationships between developmental instability and fitness components were analysed by means of Pearson's correlation analyses.

3. RESULTS

Figure 3 shows two representative examples of the non-linear best-fit equation for each of the allometric relationships considered. The two allometric relationships analysed (cumulative shoot length and branch segment diameter) show a good fit to the data, explaining 99% and 97% of the variation, respectively.

The allometric relationship of the cumulative shoot length presents an exponent close to 1, which implies a constant increase of shoot length.

Table I shows the mean values of the measures of developmental instability and the results of the different correlations between these and the fitness components considered (branch survival and flowering).

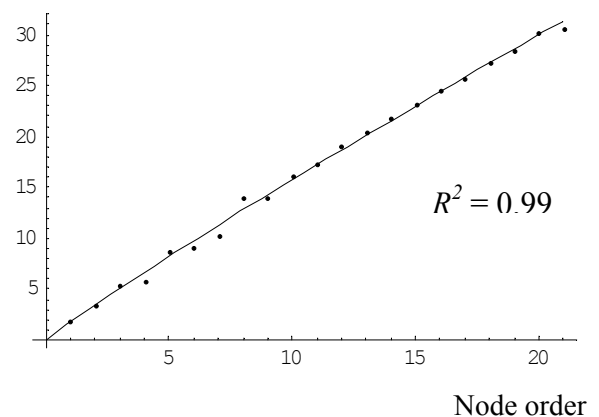
The analysis of the relationship between the coefficient of variation of internode length and branch survival shows a highly negative significant correlation, indicating that a greater intra-individual variation of the internode lengths is associated with a lower fitness, measured in terms of survival. The relationship with the fitness component of flowering, however, is not significant.

In the case of the rotation angles between

consecutive buds, the observed relationship follows the same pattern, albeit with a lower significance.

The allometric relationship of the cumulative shoot length (*figure 3a*) also shows the same correlation pattern with fitness than the one found in the coefficient of variation. The coefficient of determination (R^2) indicates a positive significant relation with branch survival. The results obtained with the standard error of the slope (S_D) illustrate a negative association with branch survival, but no relationship is found between the standard error of the regression (S_{yx}) and branch survival. As in previous cases, the curve fitting parameters are not related with plant flowering fitness (measured in the terminal shoot that holds the cladodes).

(a) Cumulative shoot length (cm)



(b) Branch segment diameter (mm)

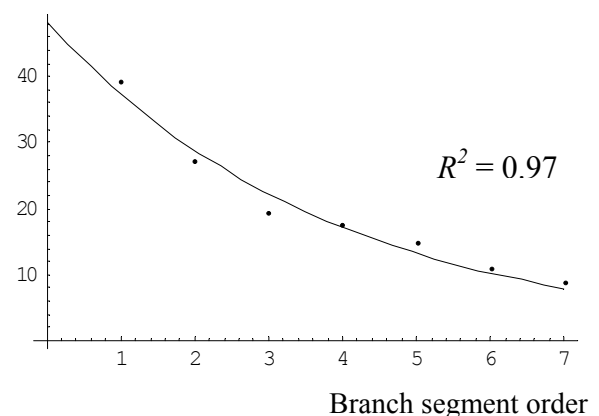


Figure 3. Representative cases of the non-linear best-fit equations of (a) cumulative shoot length and node order ($\Delta L = 1.86N^{0.93}$) and (b) branch segment diameter and branch segment order ($D = 31.62e^{-0.17N}$).

Table I. Mean values (\pm S.E.) of the different parameters and results from Pearson's correlation analyses. Correlation coefficients, r , and probability significance (asterisks) are shown for the relationship between the considered measures of instability and the different *fitness* components (CV = coefficient of variation, R^2 = coefficient of determination, S_{yx} = standard error of the regression, S_D and S_a = standard errors of the slope. D , K , a and k correspond to the parameters of the allometric equations). $n = 40$ individuals for all the correlation analyses (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$).

Developmental instability	Mean parameters (\pm SE)		Fitness components	
			Branch survival r	Flowering r
Internode length	CV internode	0.413 (\pm 0.019)	-0.613 ***	-0.074
Rotation angle	CV angle	0.243 (\pm 0.018)	-0.332 *	-0.228
Cumulative shoot length	R^2	0.995 (\pm 0.001)	0.470 **	0.070
	S_{yx}	0.645 (\pm 0.069)	0.030	-0.116
	S_D	0.016 (\pm 0.001)	-0.547 ***	0.084
	D	0.998 (\pm 0.031)	0.140	-0.126
	K	1.480 (\pm 0.136)	-0.069	0.044
Diameter of the branch segment	R^2	0.963 (\pm 0.004)	-0.014	0.126
	S_{yx}	1.615 (\pm 0.105)	-0.025	-0.169
	S_a	0.082 (\pm 0.006)	0.112	-0.165
	a	0.286 (\pm 0.013)	0.154	-0.290
	k	37.518 (\pm 1.759)	-0.080	-0.115

With regards to the diameter of the branch segment, the relationship between the allometric curve parameters and the fitness components (survival and flowering) does not show any significant results.

Our results, therefore, show a variety of responses of the developmental instability measures in their potential relation with fitness components. The coefficient of variation of the internode lengths and the rotation angles between buds, as well as the curve fitting parameters of the cumulative shoot length, can be applied as indicators of developmental instability, although internode length provides the best estimate of plant potential fitness (in terms of branch survival). Annual fitness (in terms of flowering), on the contrary, does not show any significant relationship with developmental instability.

DISCUSSION

Since the fitness of an individual plant is the final outcome of all its developmental and physiological processes, total individual fitness is difficult to quantify, as it may be understood as a composite of many factors that influence reproductive success and survivorship (Clarke 2003). Fitness can therefore be estimated by means of the fitness components, such as growth rate, survival or fecundity (Silvertown 1987, Møller 1999b).

The analysis of the different measures of developmental instability considered in this work suggests the existence of a relationship between developmental instability and plant potential fitness for the studied species. This kind of association, however, relies on the measure of instability used. Several studies made on different kinds of organisms have concluded that the extent to which developmental instability reflects the ability

of an organism to increase fitness depends on the character analysed (Graham *et al.* 1993, Alados *et al.* 1998a, among others). A hypothesis that is attaining credibility is the consideration of developmental instability as character-specific, rather than an individual trait (Clarke 2003). The lack of similarity between developmental instability estimates of different structures within the plant in our case is probably due to the existence of different developmental paths or different sensitivity (Freeman *et al.* 2003).

Developmental instability studies have to consider that plants, due to its modular growth, display a high plasticity, with the capability to modify their physiological and morphological characteristics in response to changing environmental conditions. Additionally, developmental stability tends to reduce the intra-individual variation of repeated characters and patterns in homogeneous genetically and environmentally homogeneous conditions. The first step in the determination of measurements of developmental instability must therefore consider the analysis of the characters subjected to study. In this sense, structural characteristics have been proven to be more adequate as indicators of developmental instability, since they exhibit low plasticity (Alados *et al.* 1998a, Valladares 1999, Valladares *et al.* 2002). In consequence, it is advisable to simultaneously consider different measures of developmental instability.

Our results show that the developmental instability measurements obtained from the coefficient of variation of the length of the internodes and the rotation angle between buds are related to potential fitness, as estimated by branch survival. Nevertheless, no association with fitness, as estimated by flowering, was observed.

Branch survival, as a measure of the available modules for future growth of the plant, seems to be a good indicator of plant fitness in the long-term, since although large inter-annual variations have been documented (Haase *et al.* 2000), they supply an accumulation of potential units for further

development.

The differing results in the relation between instability and fitness for survival and flowering are probably due to the unit of fitness used for the analysis. In a previous study of the allocation between vegetative and reproductive structures in *R. sphaerocarpa* (López *et al.* 2001), we concluded that the terminal shoots (basic units of modular construction) could be considered as equivalent iterative units. The results of this study showed that while the investment in reproductive structures does not vary in differently aged plants, the vegetative investment is proportionally higher in young plants. This change on the allocation strategy is produced by means of a different demographic composition, with a greater proportion of modules giving rise to vegetative structures in young plants. If the production at the module level does not differ, it is then the number of modules devoted to either vegetative or reproductive production what becomes a main determinant of fitness. Taking this into account, branch survival as defined in this work (which also constitutes the number of flowering terminal shoots in the following year), can be considered as a more reliable measure of plant fitness than flowering within the terminal shoot. This highlights the relevance of a prior analysis of the morphological and functional modular units in their role as developmental and production units.

Long-term studies of plant fitness, which compute fitness as the product of survivorship and reproduction, are required to account for the complex interactions and trade-offs among the fitness components over time (Clarke 1995). The results obtained in this study on *R. sphaerocarpa* show that the most reliable instability estimate as indicator of plant potential fitness, measured in terms of survival, is the intra-individual variation of internode length.

The measurements of developmental instability from structural characteristics of the green branch segments or cladodes provide an estimate of instability within the year of growth. In contrast, diameter

measurements on the different branch segments of the plant allow the comparison of developmental instability measured in repeated structures produced over a period of several years. The absence of a relationship between branch segment diameter and fitness components could be an indication of the independence of plant development from its past developmental history.

The association between developmental instability measurements and branch survival reveals the utility of developmental instability as an indicator of plant performance, although there is an obvious need for further research on the relationship between instability and fitness, and more studies on different populations and in different environmental conditions are required to generalize and extrapolate this kind of conclusions (Clarke 2003, Tracy *et al.* 2003). Our results provide new empirical data – in the specific case of *R. sphaerocarpa* – that, we believe, contribute to shed light into the existing debate on the relation between development instability and fitness (Clarke 1998, Møller 1999a, 1999b).

In spite of the fact that developmental instability is not an absolute substitute for the direct measurements of fitness components - like survival or reproduction - it constitutes a simple and practical alternative of great potential utility as an early indicator of disturbance effects on plant development (Clarke 1995). This has important implications for conservation biology studies and monitoring programs in populations subjected to different disturbance factors (Clarke 1995).

REFERENCES

- Alados C. L., Escós J., Emlen J. M., Scale asymmetry: a tool to detect developmental instability under the fractal geometry scope. In: Novak M. M. (Ed.), *Fractals in the Natural and Applied Sciences*, pp. 25-36, Elsevier, North Holland, 1994.
- Alados C. L., Emlen J. M., Wachocki B., Freeman D. C., Instability of development and fractal architecture in dryland plants as an index of grazing pressure, *J. Arid Environ.* 38 (1998a) 63-76.
- Alados C. L., Navarro T., Cabezudo B., Emlen J. M., Freeman D. C., Developmental instability in gynodioecious *Teucrium lusitanicum*, *Evol. Ecol.* 12 (1998b) 21-34.
- Clarke G. M., Relationship between developmental stability and fitness: application for conservation biology, *Conserv. Biol.* 9 (1995) 18-24.
- Clarke G. M., Developmental stability and fitness: the evidence is not quite so clear, *Am. Nat.* 152 (1998) 762-766.
- Clarke G. M., Developmental stability-fitness relationship in animals. Some theoretical considerations. In: Polak, M. (Ed.), *Developmental instability: causes and consequences*, pp. 187-195, Oxford University Press, Oxford, 2003.
- Douady S., La física de los espirales vegetales, *Mundo científico* 133 (1993) 234-243
- Escós J. M., Alados C. L., Emlen J. M., Fractal structures and fractal functions as disease indicators, *Oikos* 74 (1995) 310-314.
- Escós J. M., Alados C. L., Emlen J. M., The impact of grazing on plant fractal architecture and fitness of a Mediterranean shrub *Anthyllis cytisoides* L., *Funct. Ecol.* 11 (1997) 66-78.
- Escós J. M., Alados C. L., Pugnaire F. I., Puigdefábregas J., Emlen J. M., Stress resistance strategy in an arid land shrub: interactions between developmental instability and fractal dimension, *J. Arid Environ.* 45 (2000) 325-336.
- Freeman D. C., Graham J. H., Emlen J. M., Developmental stability in plants: symmetries, stress and epigenesis, *Genetica* 89 (1993) 97-119.
- Freeman D. C., Graham J. H., Emlen J. M., Tracy M., Hough R. A., Alados C. L., Escós J., Plant developmental instability: new measures, applications, and regulation. In: Polak, M. (Ed.), *Developmental instability: causes and consequences*, pp. 367-386, Oxford University Press, Oxford, 2003.
- Fungairiño S. G., López F., Serrano J. M., Acosta F. J., de las Heras P., Structural cost of shoot modules and its implications on plant potential fitness in a Mediterranean perennial shrub, *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss., *J. theor. Biol.* (2004) in press.
- Graham J. H., Freeman D. C., Emlen J. M., Antisymmetry, directional asymmetry and chaotic morphogenesis, *Genetica* 89 (1993) 121-137.
- Haase P., Pugnaire F. I., Clark S. C., Incoll L. D., Dynamics of cohorts of cladodes and related effects on reproduction in the shrub *Retama sphaerocarpa* in semi-arid south-eastern Spain, *Plant Ecol.* 146 (2000) 105-115.
- Leung B., Forbes M. R., Modelling fluctuating asymmetry in relation to stress and fitness, *Oikos* 78 (1997) 397-405.

- López F., Fungairiño S. G., de las Heras P., Serrano J. M., Acosta F., Age changes in the vegetative vs. reproductive allocation by module demographic strategies in a perennial plant, *Plant Ecol.* 157 (2001) 13-21.
- Markow T. A., Developmental instability: its origins and its evolutionary implications, Kluwer, Dordrecht, 1994.
- Møller A. P., Parasitism and developmental instability of host: a review, *Oikos* 77 (1996) 19-196
- Møller A. P., Developmental stability and fitness: a review, *Am. Nat.* 149 (1997) 916-932.
- Møller A. P., Developmental stability is related to fitness, *Am. Nat.* 153 (1999a) 556-560.
- Møller A. P., Asymmetry as a predictor of growth, fecundity and survival, *Ecol. Lett.* 2 (1999b) 149-156.
- Møller A. P., Elm, *Ulmus glabra*, leaf asymmetry and Dutch elm disease, *Oikos* 85 (1999c) 109-116.
- Møller A. P., Lope F. de, Herbivory affects developmental instability of stone oak, *Quercus rotundifolia*, *Oikos* 82 (1998) 246-252.
- Møller A. P., Swaddle J. P., Asymmetry, developmental stability, and evolution, Oxford University Press, Oxford, 1997.
- Nachman G., Heller K. E., Fluctuating asymmetry as an index of fitness: causality or statistical artifact? *Oikos* 86 (1999) 357-364.
- Polak M., Developmental instability: causes and consequences, Oxford University Press, Oxford, 2003.
- Shykoff J. A., Møller A. P., Fitness and asymmetry under different environmental conditions in the barn swallow, *Oikos* 86 (1999) 152-158.
- Silvertown J., Introduction to plant population ecology, Longman Scientific and Technical, New York, 1987.
- Tracy M., Freeman D. C., Duda J. J., Miglia K. J., Graham J. H., Hough R. A., Developmental instability: an appropriate indicator of plant fitness components. In: Polak, M. (Ed.), Developmental instability: causes and consequences, pp. 196-212, Oxford University Press, Oxford, 2003.
- Valladares F., Architecture, ecology, and evolution of plant crowns. In: Pugnaire, F. I., Valladares, F. (Eds.), Handbook of functional plant ecology, pp. 121-194, Marcel Dekker, Inc., New York, 1999.
- Valladares F., Balaguer L., Martinez-Ferri E., Perez-Corona E., Manrique E., Plasticity, instability and canalization: is the phenotypic variation in seedlings of sclerophyll oaks consistent with the environmental unpredictability of Mediterranean ecosystems? *New Phytol.* 156 (2002) 457-467.
- Wolfram S., The Mathematica® Book, Cambridge University Press, Cambridge, 1996.

S. G. Fungairiño · C. Fernández · F. López · J. M. Serrano · F. J. Acosta

Application of an individual-based approach to the analysis of plant modular dynamics and fitness

Abstract The consideration of a plant as a system of iterative units organised at different hierarchical levels permits the simulation of the within-individual modular dynamics, starting from the empirical knowledge of the structure (module length, bud density, etc) and functioning (bud fate, shoot mortality, developmental strategy, etc.) of the modules within the individual plant. It also provides an adequate tool to analyse its consequences on the fitness of the plant. In this work we develop a demographical plant model based on a hierarchical modular construction, as a tool for analysing the consequences on plant fitness of variations in the modular dynamics within individual plants. To show the structure and performance of the model we exemplify its development in the Mediterranean perennial shrub *R. sphaerocarpa*, which is an ideal object of study due to its relatively simple modular structure. Our growth model combines structural and functional attributes of plant modules at different levels of the hierarchical modular organisation and yields predictions on a range of several years. Empirical data for the model were obtained from several previous investigations on *R. sphaerocarpa*, which focused on the analysis of fitness taking into account different aspects of the modular organisation of the plant. The model and the simulations are implemented with the Mathematica software. An analysis of sensitivity is carried out to analyse the responses of plant fitness (response variable) vs. variations in a number of relevant structural parameters (causal variables). This analysis allows the identification of the most sensitive parameters of the dynamics of modules within the plant.

Keywords Growth model · Plant fitness · Modularity · *Retama sphaerocarpa* · Sensitivity analysis

Introduction

Over the last two decades, the consideration of plants as modular

organisms has given rise to new insights - from a different perspective- into the knowledge of the basic rules (and basic units) that govern plant growth and determine its form and functioning (see, e.g., Harper 1981, Silvertown 1987, Schmid 1990). This perspective has provided the development of explanatory models of a varied nature, but almost exclusively focused on architectural (e.g., Lindenmayer 1968, Jaeger & Reffye 1992, Kurth 1994) or physiological (e.g., Percy & Yang 1996, Perttunen *et al.* 1996, 1998) aspects.

Furthermore, a common feature of most of these models is the assumption of uniformity of the modules that conform the individuals, notwithstanding that the developmental processes at the modular level were already considered in the first morphological models applied to plants (*L-systems*, Lindenmayer 1968).

In parallel to these changes, in the previously unrelated field of population dynamics, and as a consequence of both the exponential increase in the computation capability and the paradigmatic change in the functional bottom-up approach, an approximation to the study of the population based on the incorporation of individual characteristics has been developed in recent years. This approach explicitly considers both the inter-individual variability in development and reproduction processes and the influence of spatial features in the population dynamics (“*individual-based models*”; DeAngelis & Gross 1994, Judson 1994, Uchmański & Grimm 1996, Grimm 1999). The application of this approach can improve the degree of detail and fineness of explanation – and hence the predictive capability – of the population models generated.

Sara García Fungairiño
Departamento de Ecología
Facultad de Biología
Universidad Complutense de Madrid, Spain
e-mail: saragf@bio.ucm.es

Given that the methodological tools that constitute this type of models are not specific of the level of the individual organization (as they come from computational techniques that function on any kind of elemental units), we will carry out here its extension to modular population dynamics, in a similar fashion as we have done elsewhere with the integration of classic concepts from population dynamics to the modularity in plants (López *et al.* 2002).

The consideration of plants as organisms constituted by different populations of modules allows us to apply the individual-based modelling at a modular level, beginning with the identification of the basic structure of growth and the knowledge of the processes that govern the functioning of the plant. From this perspective, in this work we propose the construction of a model based on the recognition of different populations of morphological and functional units in the plant (shoots, buds, flowers...) organised in different hierarchical levels. The result of these modular dynamics is aimed at reproducing the overall growth and development of the plant as an individual.

The main objective of this work is focused on the analysis of the consequences of modular dynamics on the functioning of the plant, expressed by its potential fitness. In order to achieve this, we develop a dynamic model based on the structural and functional characteristics of the modular units that integrate the plant. In this work, the model is applied to a Mediterranean perennial plant, *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss, but its functioning features are applicable to any species in which the modular growth can be characterised and parameterised.

Since both the patterns of development and differentiation (vegetative / reproductive growth) and the specific values of the parameters

implemented in the model were obtained from empirical data of the species under study, the proposed model is in fact a synthesis of this knowledge, instead of a functioning hypothesis. Through the simulation of the development on different types of individual plants, we analyse the consequences in fitness according to the variation of the structural and functional characteristics of the modules of the plant. Additionally, modular growth simulation allows the study of different scenarios, as well as the analysis of the functioning of the plant at different levels of the modular hierarchical organisation (buds, shoots, individuals, populations).

Patterns of development and differentiation

The patterns of development and differentiation of *R. sphaerocarpa* were established from the available knowledge on modular dynamics of the plant. Empirical data regarding the organisation and functioning of the modules were obtained from several previous studies carried out in the last few years, which dealt with the analysis of the consequences of the structure and modular dynamics onto plant potential fitness. In these works, several aspects of the demographical development have been analysed from a modular perspective, such as the allocation of vegetative and reproductive structures as a function of plant age (López *et al.* 2001), the hierarchical organisation of reproductive structures (López *et al.* 2002), the structural cost of shoot modules (Fungairiño *et al.* 2004) and the relation between development instability -estimated through the intra-individual variation of structural characteristics- and plant fitness (Fungairiño *et al.* in preparation). Fig. 1 shows a schematic representation of the initial conceptual model that served as the basis for these studies.

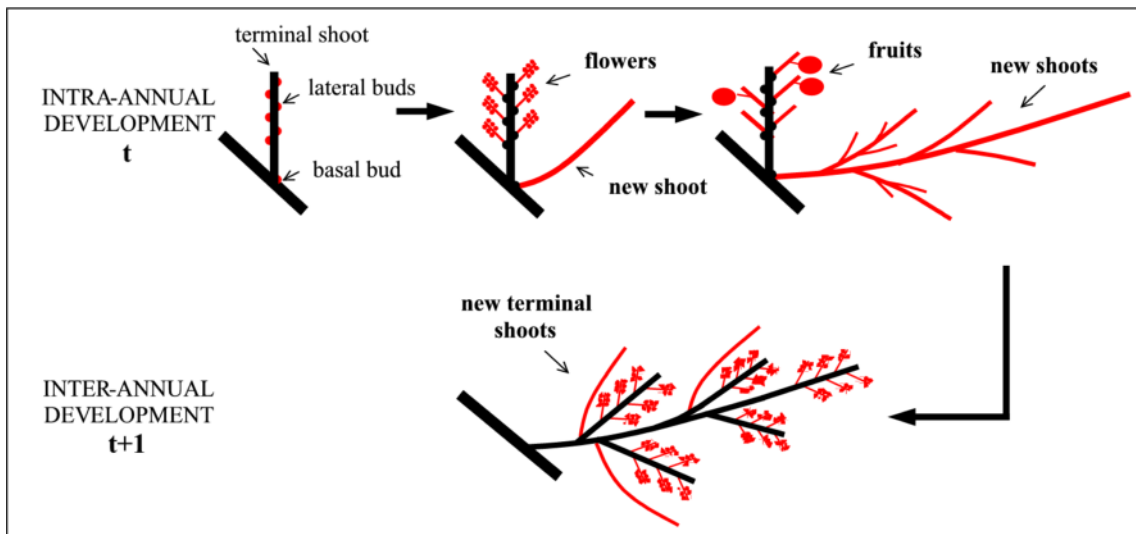


Fig. 1 Patterns of development and differentiation in the study of the structure and modular dynamics of *R. sphaerocarpa*.

R. sphaerocarpa plants have a very simple modular structure. The terminal shoot is the basic unit of annual growth (see López *et al.* 2001). In a year t , the terminal shoots produce flowers (a few of which will eventually turn into fruits) from their axillary lateral buds and new shoots and/or flowers from their axillary basal bud. These new shoots can branch out giving rise to second- and third-order new shoots. In the following growth period (year $t+1$), a high proportion of new shoots die, while a small portion of the first-order new shoots remain as structural support (2.5% of the new shoots (Haase *et al.* 1999)). From the surviving new shoots, those in a terminal position will ‘behave’ as new terminal shoots in the year $t+1$.

Modular growth model

R. sphaerocarpa plants grow by the addition of new units of modular construction (as represented in Fig. 2) that have diverse structural and functional characteristics according to the period of its development and position within the plant.

Since we assume here the view of plants as spatially-structured populations of modules (Suzuki 2000), the model includes the growth variations of the shoots according to their spatial position within the plant.

The growth in length of new shoots within an annual period of development fits a logistic function (Fig. 3) with maximal growth rates in May and June. We estimated the parameters (mean \pm S.E.) of this length growth function for the first- (1) and second-order (2) branching shoots from data gathered from 100 plants ($r_1 = 0.76 \pm 0.01$, $k_1 = 27.45 \pm 3.11$, $r_2 = 0.66 \pm 0.01$, $k_2 = 17.42 \pm 1.30$). Third-order branching shoots were not included in the implementation of the model because they show a high annual mortality (nearly 100%, Haase *et al.* 2000 and own observations). By analysing the values of the shoot length growth parameters as a function of their position within the branching shoot system, we calculated the variation of the growth functions according to the spatial organization of the shoots within the plant.

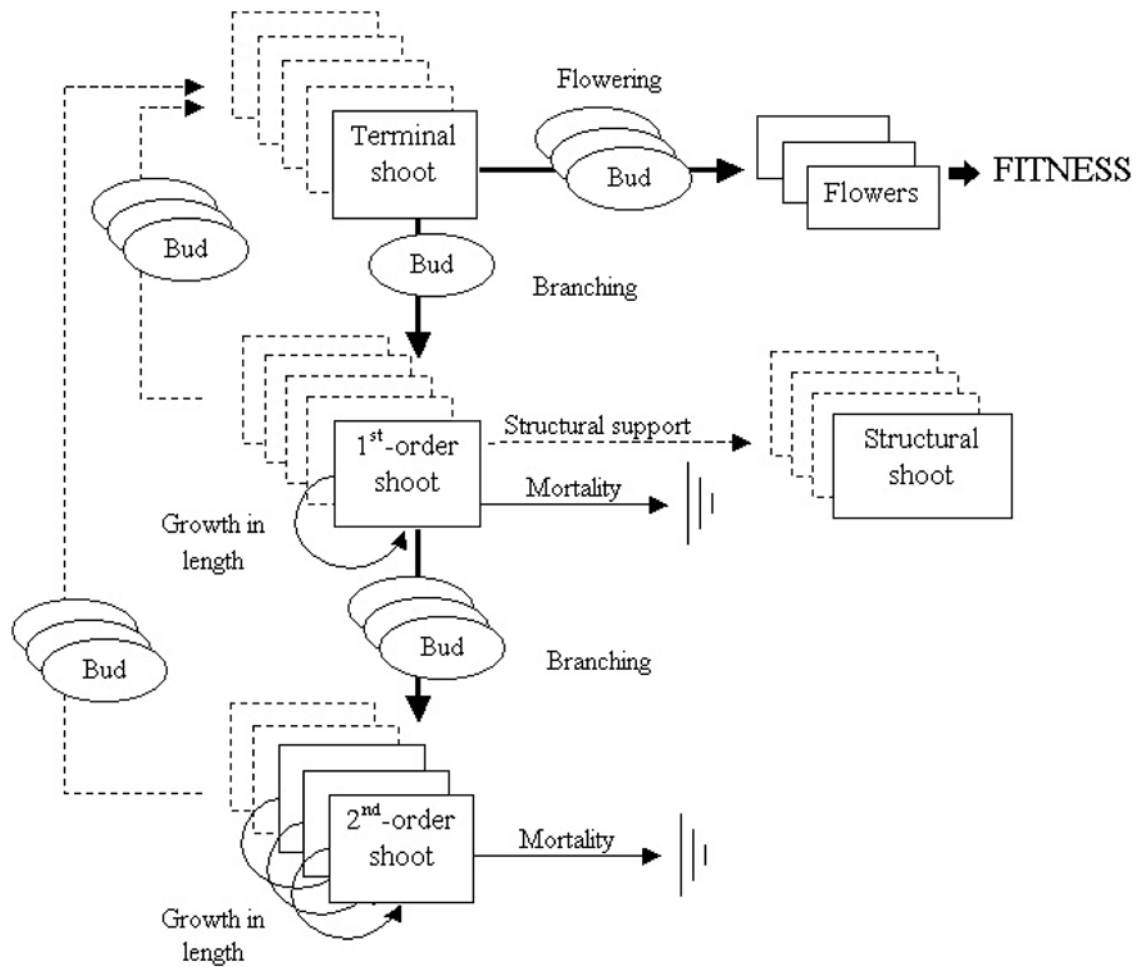


Fig. 2 Formalised structure of an individual-based model applied to the modular structure and development of *R. sphaerocarpa*. The boxes and the ovals indicate distinct modular units of different hierarchical level, as well as their iteration within the plant. Full arrows indicate intra-annual demographic processes ($t \rightarrow t+1$) and dashed arrows show inter-annual processes ($t \rightarrow t+1$).

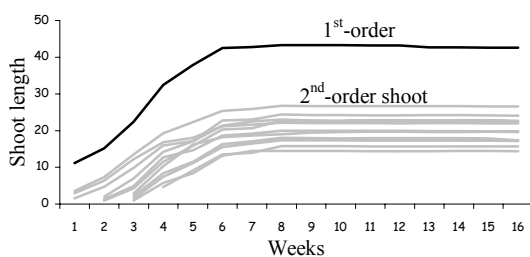


Fig. 3 Examples of typical growth in length of first- and second-order shoots in a *R. sphaerocarpa* plant within an annual growth period (from mid-May, week 1, to early November, week 16).

All shoots produce buds regularly distributed along its length. The production and further development of these buds depends on: (i) the type of shoot (terminal shoots \rightarrow flowers; new

shoots \rightarrow branches), (ii) the position within the shoot (branching decreases progressively from the base to the tip), and (iii) the age of the plant (a greater proportion of new shoots in young plants). Developmental, survival and mortality rates determine the production of both new reproductive structures (inflorescences, flowers and fruits), which directly contribute to fitness, and new shoots of first- and second-order, which guarantee the future growth of the plant (and can thus be considered as an indirect contribution to the fitness).

For the purposes of the model, in this work we consider annual plant fitness, as measured by the number of buds of the terminal shoot that develop into

inflorescences, as the estimate of plant potential fitness.

Implementation

The growth model is based on several basic rules, empirically obtained from our abovementioned previous studies on *R. sphaerocarpa*, which determine plant growth by the addition of new modular iterative units in successive years.

For the implementation of the model and the running of simulations we developed a specific program with the software Mathematica (Wolfram 1996).

The simulations include only the periods of annual growth (from March to September) in each year, and the time differential (dt) is one week, since the empirical monitoring of modular development and growth was done weekly.

Table 1 shows the parameters used for the implementation of the model. The mathematical programming of the model is available upon request.

Table 1 Parameters of growth and development used in the demographical modular model of *R. sphaerocarpa*. All parameters were estimated as averages from the studied population of 100 plants.

$t_1, t_2, t_3, \dots, t_n$	= successive years.
k_i	= maximum length of new shoots of order i .
r_i	= length growth rate of shoots of order i .
d_i	= mean distance between buds in the shoots of order i .
Pb	= branching probability of buds from terminal shoots.
Pf	= flowering probability of buds from terminal shoots.
Pm_i	= mortality rate of shoots of order i .
Ps	= probability of a shoot remaining as structural support.
N_0	= number of buds in the terminal shoot.
N_i	= number of new shoots in the shoots of order i .
N_0f	= number of flowering buds in the terminal shoot.

Sensitivity analysis

Since the model introduces the growth patterns observed and implements

the empirical parameters obtained, the results on different simulations can be reliably assumed to reproduce the functioning of a *R. sphaerocarpa* plant. Fig. 4 shows two examples of growth and development generated by different simulations of the model.

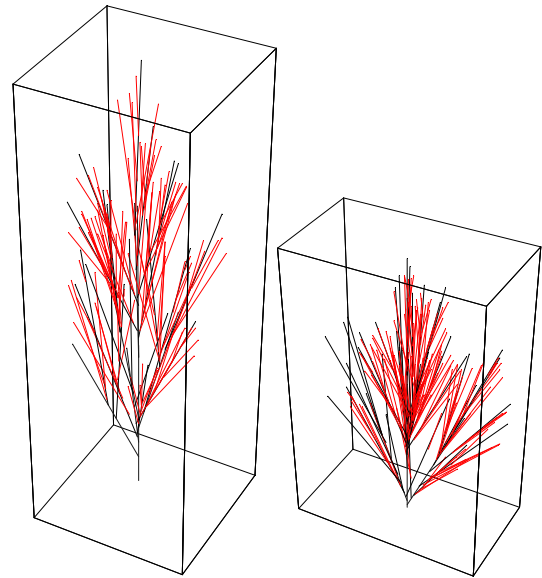


Fig. 4 Samples of images of virtual plants generated by the modular demographical model of *R. sphaerocarpa*. Both plants are shown after five annual growth periods. The difference between these two plants is solely due to the statistical variation of the probability parameters.

A sensitivity analysis (Keppler 1997) was carried out to analyse the magnitude of the model response with regards to the variation of different parameters. Plant potential fitness (response variable) was analysed for variations of different structural parameters (causal variables). This focus on structural characteristics of vegetative growth is due to the fact that shoots constitute the potential units of subsequent growth. Fitness was estimated by the number of flowering buds in the terminal shoots produced after each period of annual growth. To illustrate the functioning of the model, we present the results of potential fitness in a period of five years of simulation (this simulation length was found to be long enough to detect differences in plant potential fitness).

Each of the structural parameters of shoot annual (k_i , r_i) growth was subjected to a variation, with lineal increments and decrements with respect to the average reference value of the model, which was obtained empirically. In order to obtain mean values of fitness response, 100 simulations were carried out for each variation of each parameter. The effect of the parameter variation in the response variable (potential fitness) after several consecutive annual periods of growth was analysed by means of an analysis of variance.

Table 2 summarises the results of the

influence of the shoot length growth parameters (r_i and k_i) on plant potential fitness. For simplification, the first two growth periods were excluded from the analysis. The length of the first-order shoots (k_1) is the only parameter that exerts a significant effect on plant potential fitness in each of the three periods of growth analysed. Our results show that potential fitness increases with the length of first-order shoots, with a higher reproductive production rate in the successive growth periods (t_3 , t_4 and t_5). This effect decreases in significance power with development time (t_3 to t_5).

Table 2 Fitness analysis in three consecutive years of plant development as a function of the variation of annual shoot growth parameters in *R. sphaerocarpa* (r_1 and r_2 = growth rate of first- and second-order shoots, k_1 and k_2 = maximum length of first- and second-order shoots). Indicated values show the results of the analysis of variance: F-value (probability) and mean values of fitness (\pm SE) obtained from different simulations done with each variation of the parameter (significant variations in fitness are indicated in bold).

		Percentage of parameter variation					
		F (p)	-20%	-10%	0%	+10%	+20%
t₃	r_1	0.91 (0.460)	277.44 (\pm 27.04)	252.16 (\pm 23.72)	247.26 (\pm 20.65)	225.44 (\pm 18.62)	241.96 (\pm 28.59)
	r_2	0.32 (0.867)	257.52 (\pm 27.64)	267.36 (\pm 29.06)	261.40 (\pm 28.54)	258.84 (\pm 28.38)	293.80 (\pm 28.39)
	k_1	12.01 (< 0.001)	166.32 (\pm 17.61)	194.48 (\pm 21.87)	271.17 (\pm 20.34)	330.88 (\pm 21.46)	349.00 (\pm 24.50)
	k_2	1.89 (0.116)	203.94 (\pm 18.74)	235.80 (\pm 18.74)	240.98 (\pm 22.75)	291.92 (\pm 28.98)	247.84 (\pm 26.75)
t₄	r_1	0.35 (0.846)	1017.00 (\pm 141.69)	799.36 (\pm 145.28)	900.87 (\pm 32.34)	864.16 (\pm 109.54)	930.60 (\pm 159.88)
	r_2	0.50 (0.737)	969.40 (\pm 135.97)	854.40 (\pm 164.89)	978.84 (\pm 137.16)	1119.96 (\pm 126.22)	1008.00 (\pm 137.56)
	k_1	8.08 (< 0.001)	470.24 (\pm 79.19)	801.04 (\pm 98.32)	1006.47 (\pm 89.42)	1240.40 (\pm 124.87)	1595.64 (\pm 217.58)
	k_2	60.00 (0.661)	761.64 (\pm 111.84)	891.00 (\pm 111.84)	912.73 (\pm 155.87)	981.44 (\pm 175.47)	1056.84 (\pm 138.28)
t₅	r_1	1.40 (0.238)	2084.56 (\pm 618.05)	847.92 (\pm 351.67)	1648.45 (\pm 654.60)	1883.32 (\pm 457.70)	2586.00 (\pm 674.03)
	r_2	1.06 (0.376)	1488.96 (\pm 555.31)	1102.24 (\pm 466.21)	1731.94 (\pm 524.45)	2454.80 (\pm 555.62)	1481.64 (\pm 606.23)
	k_1	2.06 (0.020)	751.88 (\pm 213.01)	1627.92 (\pm 366.78)	1684.54 (\pm 465.75)	1732.17 (\pm 693.13)	1781.96 (\pm 855.21)
	k_2	0.50 (0.732)	1344.20 (\pm 404.61)	2083.16 (\pm 404.61)	1826.67 (\pm 487.63)	1781.32 (\pm 490.53)	2272.92 (\pm 630.76)

Disturbance and fitness

The modular demographical model developed can yield predictions on growth results, as well as their consequences on individual plant fitness, for any event of endogenous or exogenous nature whose effect on the development and differentiation of the plant can be measurable. This might be of particular interest for the analysis of the consequences of different external factors of disturbance on fitness. As an example of the possible applications of the model, we established a hypothetical general case in which we simulated the effect of mortality of new shoots as a response to an environmental stress factor (for example, as a consequence of herbivory, which is a common disturbance factor affecting module mortality). Although the model permits to assess any scenario, in this instance, we assumed that the disturbance acts constantly in each interval of time (weekly dt) of the simulation. Fig. 5 shows the response in potential fitness, as measured by the

number of flowering buds, versus an increasing mortality of first- and second-order new shoots. Potential fitness increases with plant age, as a natural consequence of the increase in the number of shoots that integrate the structure of the canopy of the plant. The effect of potential fitness versus an external disturbance factor worsens in successive years of development of the plant, leading to a larger decrease of fitness in older plants. The effect of mortality in potential fitness varies substantially as a function of the magnitude of the external disturbance factor. As consequence of the hierarchical structure of plant modules, the mortality of first-order shoots produces an exponential effect on potential fitness, while mortality of second-order shoots exerts a linear effect.

External factors of disturbance modulate the consequences in plant potential fitness through direct (mortality) or indirect (possibility of future growth) effects.

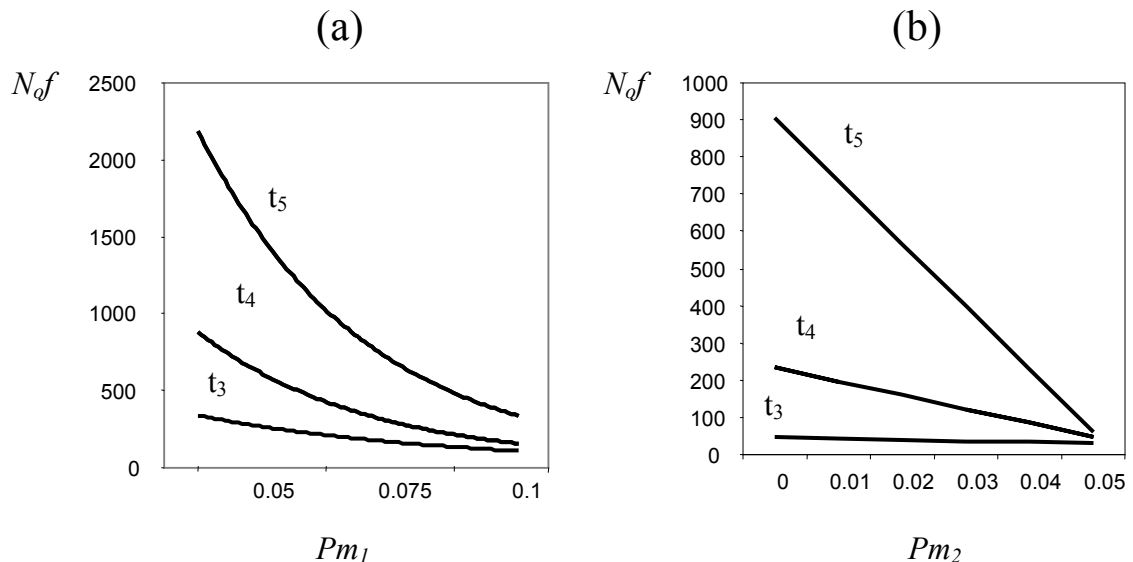


Fig. 5 Potential fitness response, as measured by the number of flowering buds (N_{of}) versus an external disturbance factor manifested by an increase in mortality of (a) first-order shoots (Pm_1) and (b) second-order shoots (Pm_2).

Discussion

In this work we developed a modular-based model for the analysis of plant performance from a functional perspective. Although exemplified with *R. sphaerocarpa*, the aim of our model is not to account for the growth dynamics of a specific taxon, but rather to provide a general tool for the analysis of the processes taking place within an intra-individual level, integrating the knowledge of different aspects of modular dynamics. The proposed approach synthesises the empirical knowledge of several studies about different aspects of modular demography and potential fitness in *R. sphaerocarpa*, as it could equally do for any other plant modular structure. The simultaneous analysis of the different processes studied (allocation strategy, reproduction, vegetative growth, developmental history) permits the integration of the results in a demographical modular model of plant performance. We believe that the model constitutes a useful tool for analysing the consequences of the intra-individual modular dynamics on plant fitness, taking into account the variation of the characteristics of the modules. Individual variability and its potential significance for population dynamics is one of the main attributes of individual-based models (Grimm 1999). In this sense, our model is focused on how the structural and functional characteristics of the different modular units influence the development and differentiation processes and, consequently, the fitness of the plant.

Considering the plant as the result of the expression of population strategies of modules (Watkinson 1986, Schmid 1990), the analysis of modular dynamics through a sensitivity analysis helps us to identify the parameters that are determinant (and assess to what extent) to understand the functioning of modular dynamics. The resulting dynamics are

reduced to processes of accumulation and loss of modular units organized in different hierarchical levels. In this study, we have considered two levels of modular organization: (i) the population of buds, whose dynamics is determined by the fate of the buds (developed or dead buds), the type of development (reproductive or vegetative) and the position of buds within the shoots, and (ii) the population of shoots resulting from the processes of growth, mortality or persistence as structural support.

Through different simulations of growth and development of a large number of modules, we have analysed how the demographical processes at a modular level influence overall plant fitness. The results of our simulations show how the hierarchical organization of the modules, through the potentiality of module development and differentiation, affects the magnitude of the external disturbance effect on plant fitness. The model thus illustrates how an external disturbance acting on a hierarchically-structured population of modules can give rise to a differential response on plant fitness, and also permits its quantification. A direct mortality of first- and second-order shoots leads to qualitatively differing consequences in the dynamics of development and differentiation of modules, with either an exponential response (in the case of mortality of first-order shoots) or a linear one (mortality of second-order shoots) on plant fitness.

The variation of the modular characteristics in different levels of organization, and their possible interaction among them, give rise to different values of fitness. This interaction is assumed as the functional relationship between the levels that determine the reproduction and survivorship of modules in the level at which fitness is evaluated (Pedersen and Tuomi 1995). In the current version of our model presented here this level

corresponds to the population of buds, although it is possible to translate this value of fitness, by taking into consideration the hierarchical dynamics of reproductive modules (López *et al.* 2002), to any other reproductive unit of the plant (inflorescences, flowers, fruits).

Even though this model only considers intrinsic structural and functional characteristics of the plant, the processes of development and differentiation vary in response to external conditions. For example, in the case of *R. sphaerocarpa*, it is known that climate conditions can affect the phenology and production (Haase *et al.* 1999), and a moderate herbivory can influence the sprouting capability of the plant (Gómez Sal *et al.* 1999). Consequences of external influences of this kind were not taken into account in this work, but its consideration would be feasible within the framework of the model proposed to analyse the response of modular dynamics in terms of fitness.

The study of population dynamics has gone through a gradual transition from classical population models to individual-based models, without a clear definition of the limits between both kinds of models (Uchmański & Grimm 1996). Regardless of the category in which this model is included, we would like to stress that the goal we pursue with the individual-based approach is to synthesize the bulk of processes taking place within the modular dynamics of plants, and to analyse their consequences on fitness. Furthermore, our aim is also to contribute to the analysis of different scenarios to assess the ecological significance of modularity through the study of different structural and functional aspects of the modular characteristics. We believe that general questions on the implications of modular organization, such as the degree of functional independence of modules or the trade-off between different modular functions, could be properly dealt with a

similar theoretical approach to the one here presented.

References

- DeAngelis DL, Gross LJ (1994) *Individual-based models and approaches in ecology: population, communities and ecosystems*. Chapman & Hall, New York
- Fungairiño SG, López F, Serrano JM, Acosta FJ, de las Heras P (2004) 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*, in press
- Gómez Sal A, Rey Benayas JM, López-Pintor A, Rebollo S (1999) Role of disturbance in maintaining a savanna-like pattern in Mediterranean *Retama sphaerocarpa* shrubland. *Journal of Vegetation Science* 10: 365-370
- Grimm V (1999) Ten years of individual-based modeling in ecology: what have we learned and what could we learn in the future? *Ecological Modelling* 115: 129-148
- Haase P, Pugnaire FI, Clark SC, Incoll LD (2000) Dynamics of cohorts of cladodes and related effects on reproduction in the shrub *Retama sphaerocarpa* in semi-arid south-eastern Spain. *Plant Ecology* 146: 105-115
- Harper JL (1981) The concept of population in modular organisms. In: May RM (ed) *Theoretical Ecology, Principles and Applications*. 2^a ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 53-77
- Jaeger M, de Reffye Ph (1992) Basic concepts of computer simulation of plant growth. *Journal of Bioscience* 17: 275-291
- Judson OP (1994) The rise of the individual-based model in ecology. *Tree* 9: 9-14
- Keppler O (1997) Multivariate aspects of model uncertainty analysis: tools for sensitivity analysis and calibration. *Ecological Modelling* 101: 1-13
- Kurth W (1994) Morphological models of plant growth: possibilities and ecological relevance. *Ecological Modelling* 75/76: 299-308
- Lindenmayer A (1968) Mathematical models for cellular interaction in development, parts I and II. *Journal of Theoretical Biology* 18: 280-315
- López F, Fungairiño SG, de las Heras P, Serrano JM, Acosta FJ (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 SG, Serrano JM, de las

- Heras P, Acosta FJ (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
- Pearcy RW, Yang W (1996) A three-dimensional shoot architecture model for assessment of light capture and carbon gain by understory plants. *Oecologia* 108: 1-12
- Pedersen B, Tuomi J (1995) Hierarchical selection and fitness in modular and clonal organisms. *Oikos* 73: 167-180
- Perttunen J, Sievänen R, Nikinmaa E, Salminen H, Saarenmaa H, Väkevä J (1996) LIGNUM: A tree model based on simple structural units. *Annals of Botany* 77: 87-98
- Perttunen J, Sievänen R, Nikinmaa E (1998) LIGNUM: a model describing the structure and the functioning of trees. *Ecological Modelling* 108: 189-198
- Schmid B (1990) Some ecological and evolutionary consequences of modular organization and clonal growth in plants. *Evolutionary Trends in Plants* 4: 25-34
- Silvertown J (1987) *Introduction to plant population ecology*. Longman Scientific and Technical, New York
- Suzuki A (2000) Patterns of vegetative growth and reproduction in relation to branch orders: the plant as a spatially structured population. *Trees* 14: 329-333
- Uchmański J, Grimm V (1996) Individual-based modelling in ecology: what makes the difference? *Trends in Ecology and Evolution* 11: 437-441
- Watkinson AR (1986) Plant population dynamics. In: Crawley MJ (ed) *Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 157-191
- Wolfram S (1996) *The Mathematica® Book*. Cambridge University Press, Cambridge