



UNIVERSIDAD DE JAÉN
Facultad de Ciencias Experimentales

Trabajo Fin de Grado

**Evolución del tamaño y
número de flores en la
inflorescencia.
¿Limitaciones físicas o
selección natural?**

Alumna: Elisabet Sánchez Álvarez

Junio, 2018



Facultad de
Ciencias Experimentales

UNIVERSIDAD DE JAÉN
Facultad de Ciencias Experimentales

Trabajo Fin de Grado

Evolución del tamaño y número de flores en la inflorescencia. ¿Limitaciones físicas o selección natural?

Alumna: Elisabet Sánchez Álvarez

Junio, 2018

ÍNDICE

1. RESUMEN	4
1.1. Abstract	4
2. INTRODUCCIÓN	5
2.1. Objetivos	8
3. MATERIAL Y MÉTODOS	8
3.1. Área de estudio	8
3.2. Materiales	11
3.3. Métodos	16
<i>3.3.1. Muestreo de campo</i>	<i>16</i>
<i>3.3.2. Procesado de muestras en el laboratorio.....</i>	<i>16</i>
3.4. Análisis de datos	17
<i>3.4.1. Asunción 1</i>	<i>17</i>
<i>3.4.2. Asunción 2</i>	<i>18</i>
<i>3.4.3. Predicción del modelo.....</i>	<i>18</i>
4. RESULTADOS	19
4.1. Asunción 1. El diámetro del pedicelo y el tamaño de la flor son constantes dentro de cada especie.	20
4.2. Asunción 2. El diámetro del pedicelo es un buen estimador del tamaño de la flor.	22
4.3. Predicción general del modelo	24
5. DISCUSIÓN	25
6. CONCLUSIÓN	28
7. BIBLIOGRAFÍA	29

1. RESUMEN

La estructura de la inflorescencia juega un papel fundamental en el éxito reproductor de las plantas. Entender los mecanismos que determinan esa estructura tiene interesantes implicaciones para entender su evolución. Este trabajo evalúa un modelo que explica el compromiso entre el número y tamaño de flores de la inflorescencia mediante reglas geométricas. Para ello, se analizan las relaciones entre el diámetro basal, diámetro del pedicelo y número y peso de flores en 15 especies. Se ha comprobado que las asunciones básicas del modelo son válidas. Estos resultados sugieren que la forma del compromiso es constante en todas las especies de plantas vasculares, independientemente de la variación en las condiciones ambientales. Por tanto, la evolución del tamaño y número de flores por inflorescencia es el resultado de limitaciones de la arquitectura de la planta, es decir, limitaciones físicas.

1.1. Abstract

The structure of the inflorescence has a fundamental role in the reproductive success of plants. Understand the mechanisms that determine the structure has interesting implications for understanding its evolution. This work evaluates a model that explains the compromise between the number and size of the flowers of the inflorescence from geometric rules. To this end, the relationships between the basal diameter, pedicle diameter and number and weight of flowers in 15 species are analyzed. The results show that the basic assumptions of the model are valid. These results suggest that the form of the compromise is constant in all species of vascular plants, independently of the variation in environmental conditions. Therefore, the evolution of the size and number of flowers per inflorescence is the result of limitations of the architecture of the plant, that is, physical limitations.

2. INTRODUCCIÓN

Se le llama inflorescencia a los complementos racemosos o capitados que forman el sistema floral (Barneby, 1991). Según Font Quer (2000, pp. 617-618), *“Recibe el nombre de inflorescencia todo sistema de ramificación que se resuelve en flores. Cuando la flor nace solitaria, en el ápice del tallo o en la axila de una hoja, no existe inflorescencia. La inflorescencia supone una ramificación, y como ésta, en líneas generales, es constante para cada especie vegetal, de ahí la importancia de la inflorescencia en morfología y en sistemática”*. Las inflorescencias se pueden clasificar según sean racemosas (Fig. 1) o cimosas (Fig. 2), además, éstas se pueden clasificar en simples o compuestas.

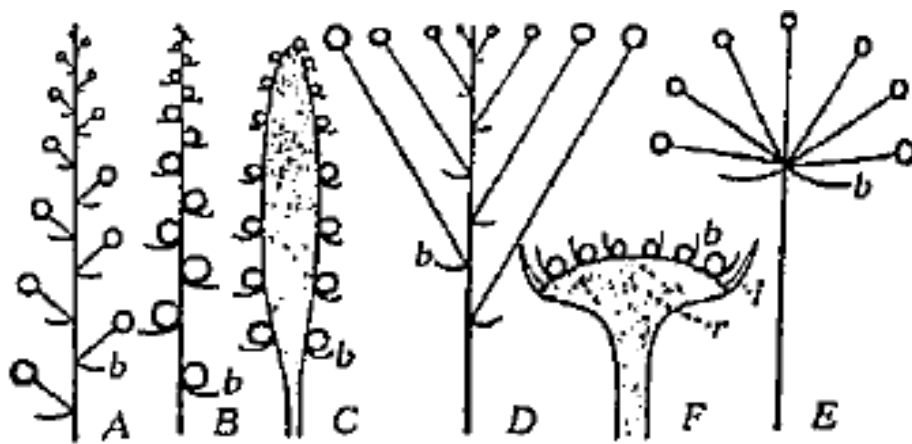


Fig. 1.- Esquemas de inflorescencias racemosas: A, racimo; B, espiga; C, espádice; D, corimbo; E, umbela; F, capítulo, b, bráctea; i, involucrio; r, receptáculo (Font Quer, 2000).

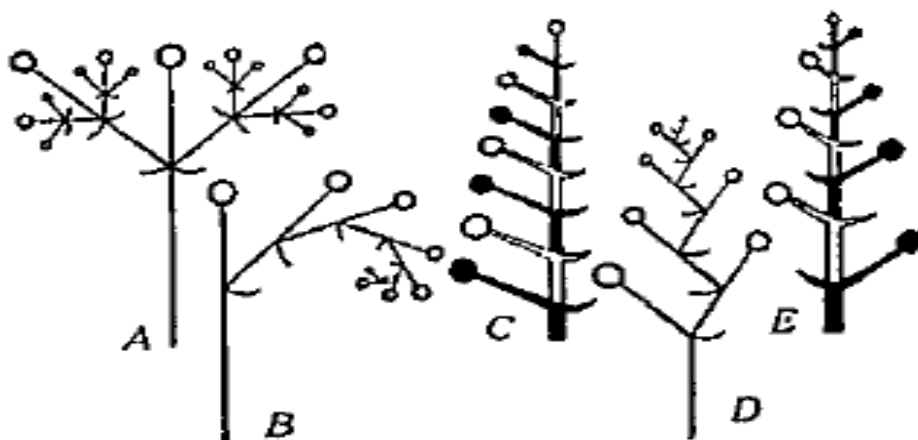


Fig. 2.- Esquemas de inflorescencias cimosas: A, cima bípada; B, drepanio; C, drepanio con las bases de las ramas sucesivas coincidentes en un eje común; D, cima

unípara helicoide o ripidio; E, ripidio, con las bases de las ramas sucesivas coincidentes en un eje común. En las figuras C y E, dichas ramas están representadas en negro y blanco, así como las respectivas brácteas madres (Font Quer, 2000).

Tanto los órganos reproductivos como las adaptaciones que utilizan las plantas vasculares para llevar a cabo el proceso de polinización, están ampliamente estudiadas en la actualidad (Herrera y Pellmyr, 2002). Se han realizado estudios comparativos sobre el desarrollo de las inflorescencias y aspectos morfológicos y reproductivos en diferentes géneros y especies como, por ejemplo, en el género *Lavándula* (Devesa et al., 1985), *Manfreda* (Solano et al., 2017) o *Eucryphia* (Bull-Hereñu et al., 2018). Para poder comprender la arquitectura de la inflorescencia, hay que comprender el desarrollo de las estructuras que la forman, como los tallos (Serrano-Mislata y Sablowski, 2018) o los vasos conductores, la absorción de agua y nutrientes por éstos, la repartición de estos recursos y los costes que conllevan. En algunos estudios como el de Harder y Prusinkiewicz (2012), se afirma que la estructura de las inflorescencias depende de la disposición tridimensional del dosel floral y su dinámica durante su período de floración. Además, éstas dependen a su vez, de la estructura de ramificación que sostiene y le suministra agua y nutrientes. Dada la complejidad de factores que intervienen en el desarrollo y arquitectura de la inflorescencia, sería absolutamente necesario el uso de estimaciones y modelos dinámicos para poder medir con precisión los costos de reproducción de las plantas (Obeso, 2002).

Las especies que son polinizadas por el viento presentan soluciones de compromiso para optimizar el éxito de polinización frente a un agente físico que plantea efectos contradictorios de cara a la dispersión y a la deposición del polen (Harder y Prusinkiewicz, 2012). Las especies que son polinizadas por animales también se enfrentan a este tipo de compromiso; caracteres que pueden tener ciertos beneficios para atraer a los polinizadores pueden, sin embargo, fomentar la autopolinización. A pesar de la existencia de estos efectos opuestos, la evolución ha proporcionado asociaciones estrechas entre características de la inflorescencia y determinados grupos de insectos (Hodges et al., 2004; Vaz et al., 2018).

En muchos estudios se describen la arquitectura y características de la inflorescencia, pero no se pone en manifiesto ningún modelo que prediga las limitaciones de la inflorescencia, como el realizado por Bommert y Whipple (2018).

Algunos modelos se basan en la genética de la planta. Se ha encontrado un modelo que pone en manifiesto cómo algunos genes que regulan el desarrollo de la planta, LFY y TFL-1, interactúan entre sí, pudiendo explicar la mayoría de arquitecturas de las inflorescencias (Brophy et al., 2018).

La base central de los estudios acerca de la ecología de la inflorescencia realizados hasta la fecha, consiste en la existencia de una correlación entre el número y tamaño de las flores. La mayoría de éstos han asumido compromisos de tipo lineal (Sakai y Harada, 2001), en el que una cantidad fija de recurso (R) ha de repartirse entre N órganos de igual tamaño (S), de forma que N es proporcional a R/S (Burd, 1999). Por otro lado, hay modelos que han puesto en manifiesto como esta relación entre el número y el tamaño puede ser lineal o no-lineal. Sakai y Harada (2001), han propuesto que este tipo de compromiso es no-lineal, de forma que N es proporcional a una potencia “b” de R/S ($N \propto (R/S)^b$). El valor del exponente “b” depende de la tasa de absorción de recursos en los órganos en desarrollo y de sus costes de mantenimiento. Por tanto, la forma concreta del compromiso entre número y tamaño de las flores en una inflorescencia variará dependiendo del ambiente, ya que los costes de mantenimiento variarán con éste.

Al margen de las cuestiones de ecología básica, el comprender los patrones de desarrollo de la arquitectura de la inflorescencia y el papel de ésta en el éxito de fructificación, puede tener diversos aspectos aplicables. La arquitectura de la inflorescencia tiene un fuerte impacto en la producción de frutos y semillas, dos rasgos agronómicos muy relevantes en la gestión de especies cultivadas (Benlloch et al., 2015). Cuando se comprende y se pueda controlar el desarrollo de las plantas, se podrán crear nuevos productos agrícolas que afecten profundamente la producción de alimentos, la fabricación de materiales y otras actividades humanas. Pero primero, se debe desarrollar las herramientas necesarias para comprender y manipular estos procesos.

En este estudio se propone un modelo inicial de estructura de la inflorescencia, basado en simples reglas geométricas, que puede explicar la no-linealidad del compromiso entre el tamaño y número de flores. El modelo se basa en el modelo propuesto por West et al. (1999) para describir la arquitectura y alometría del sistema vascular en plantas. De ser válido el modelo, implicaría que la forma del compromiso (valor del exponente “b”) debería ser constante en todas las especies de plantas vasculares, independientemente de la variación en las condiciones ambientales. Este

modelo predice el límite máximo para el tamaño y número de flores por inflorescencia en función de los costes fijos por inflorescencia. Desviaciones respecto al modelo, implicarían la actuación permanente de selección natural que favoreciese cierta combinación de número de flores, tamaño de flores e inversión en tejidos de soporte en la inflorescencia. Si se prueba la validez de este modelo, se podría permitir discernir en qué medida la evolución de la inflorescencia es el resultado de simples limitaciones geométricas del desarrollo o de las presiones selectivas ejercidas, por ejemplo, por factores abióticos, competidores, polinizadores o herbívoros.

2.1. Objetivos

1. Comprobar la validez de las asunciones de un modelo de estructura de la inflorescencia basado en reglas geométricas, que explique el compromiso entre el tamaño y número de flores.

2. Discernir, con el modelo, en qué medida la evolución de la inflorescencia es el resultado de limitaciones de la arquitectura de la planta.

3. MATERIAL Y MÉTODOS

3.1. Área de estudio

El trabajo de campo se desarrolla en Andalucía Oriental (provincias de Jaén, Granada, Málaga y Almería), una de las zonas más rica en especies vasculares de toda la Unión Europea. Las especies muestreadas se localizan distribuidas en 4 territorios diferentes de la provincia de Jaén (*Fig. 3*). Se recolectaron muestras de 5 especies en Sierra Cazorla (*Fig. 4 y 5*), de 1 especie en los alrededores de la ciudad de Jaén (*Fig. 6*) y de 9 especies en los alrededores de la ciudad de Baeza (*Fig. 7*).

Todos los individuos pertenecen a zonas cercanas a carreteras, caminos de tierra o cunetas de fácil accesibilidad.



Fig. 3.- Mapa en relieve, ampliado, de la provincia de Jaén. Los círculos rojos indican las 4 zonas de distribución de las distintas especies muestreadas.

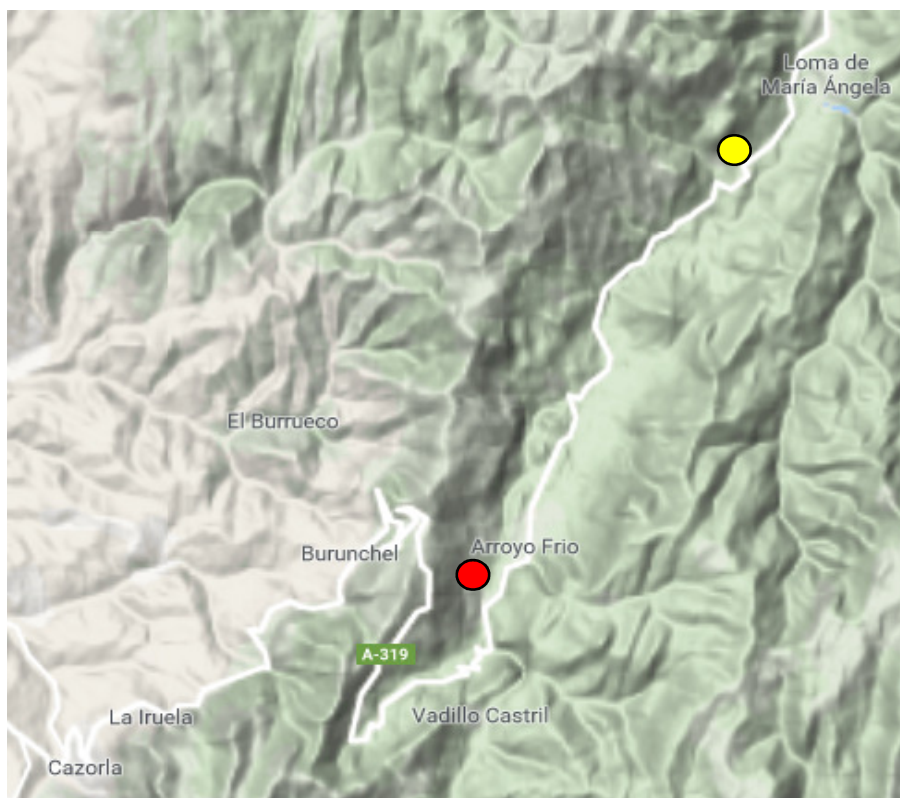


Fig. 4.- Mapa en relieve de la zona sur de Sierra Cazorla. Pertenece a la zona 1 de la figura 3. Se indica la distribución de las especies *Silene colorata* (en color rojo) y *Ulex parviflorus* (en color amarillo).



Fig. 5.- Mapa en relieve de la zona norte de Sierra Cazorla. Pertenece a la zona 2 de la figura 3. Se indica la distribución de las especies *Lamium amplexicaule* (en color morado), *Fumaria officinalis* (en color azul) y *Prunus spinosa* (en color verde pistacho).

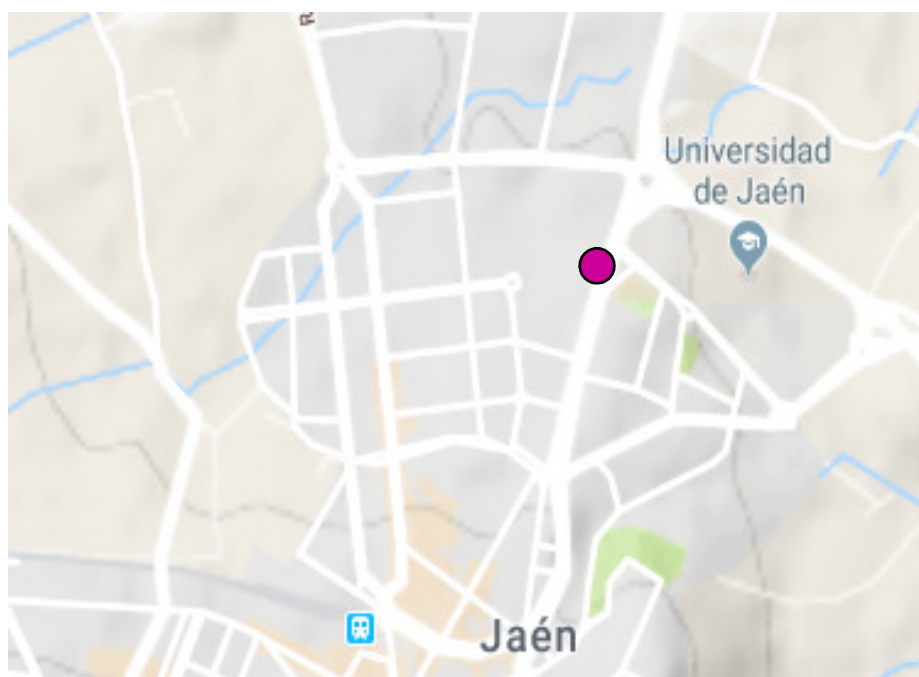


Fig. 6.- Mapa en relieve del término municipal de Jaén y alrededores. Pertenece a la zona 4 de la figura 3. Se indica la distribución de la especie *Antirrhinum tortuosum* (en color fucsia).

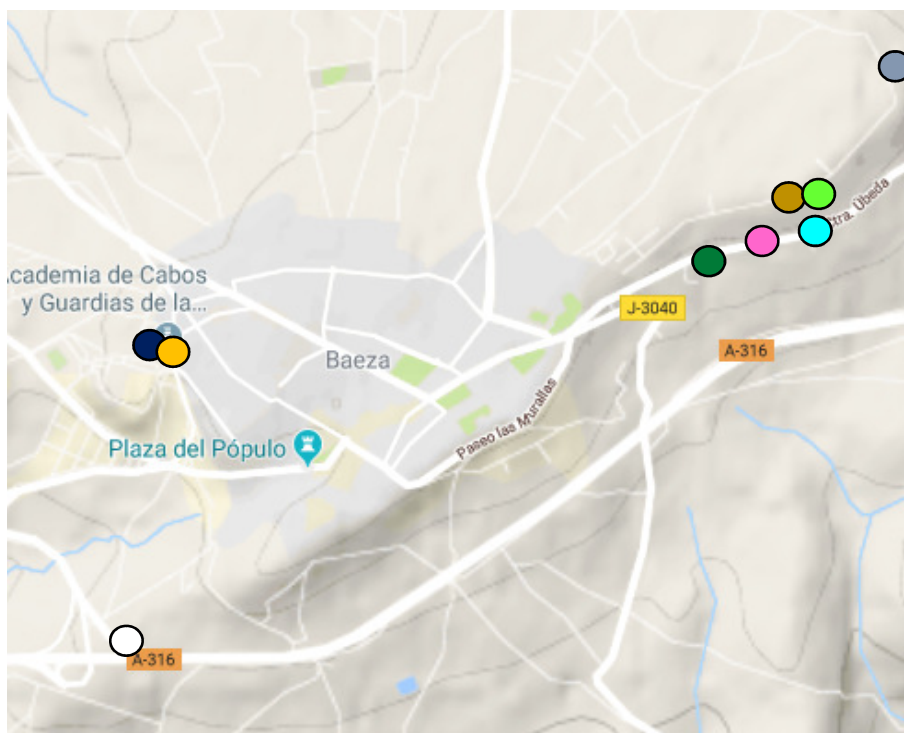


Fig. 7.- Mapa en relieve del término municipal de Baeza y alrededores. Pertenece a la zona 3 de la figura 3. Se indica la distribución de las especies *Cardaria draba* (en color blanco), *Rosmarinus officinalis* (en color azul oscuro), *Erodium chium* (en color naranja), *Eruca vesicaria* (en color verde oscuro), *Aphodelus fistulosus* (en color rosa), *Allium neapolitanum* (en color cian), *Echium plantagineum* (en color marrón), *Anchusa azurea* (en color verde claro) y *Salvia verbenaca* (en color gris).

3.2. Materiales

De cada especie, se realiza la toma de diversas medidas de 20 individuos distintos, dispersos en varios términos municipales de la provincia de Jaén, sumando así un total de 300 individuos muestreados. Previamente, se realiza una búsqueda bibliográfica de las especies (Fig. 8) y su posible localización. Las especies, junto con una breve descripción de las características de su inflorescencia, son las siguientes:

- A. *Cardaria draba*. Familia: Brassicaceae. Altura de 20–60 cm. Flores actinomorfas, hermafroditas, tetrámeras reunidas en panículas corimbiformes.
- B. *Rosmarinus officinalis*. Familia: Lamiaceae. Altura hasta 200 cm. Flores en inflorescencia en racimos de verticilastros paucifloros con pedúnculos pubérulos.

- C. *Erodium chium*. Familia: Geraniaceae. Altura de 5–70 cm. Flores actinomorfas, hermafroditas, pentámeras, en inflorescencias umbeliformes.
- D. *Lamium amplexicaule*. Familia: Lamiaceae. Altura de 10–40 cm. Flores reunidas en verticilastros más o menos distantes con brácteas sésiles o subsésiles.
- E. *Fumaria officinalis*. Familia: Papaveraceae. Altura de 15–80 cm. Flores zigomorfas, hermafroditas en inflorescencias racemosas, subsésiles o con pedúnculos cortos y bracteadas.
- F. *Prunus spinosa*. Familia: Rosaceae. Altura de 100–250 cm. Flores actinomorfas, hermafroditas, pentámeras en fascículos (2-3).
- G. *Silene colorata*. Familia: Caryophyllaceae. Altura de 10–50 cm. Flores actinomorfas, hermafroditas, pentámeras en inflorescencia en monocasio con limbo bipartido.
- H. *Ulex parviflorus*. Familia: Fabaceae. Altura hasta 200 cm. Flores papilionadas, pediceladas, axiladas en inflorescencia paniculada bracteadas.
- I. *Eruca vesicaria*. Familia: Brassicaceae. Altura de 10–80 cm. Flores actinomorfas, hermafroditas, tetrámeras en inflorescencia en racimos bracteados y multifloros.
- J. *Asphodelus fistulosus*. Familia: Xanthorrhoeaceae. Altura de 30–80 cm. Flores actinomorfas, hermafroditas, trímeras en inflorescencia en racimo en general compuesto.
- K. *Allium neapolitanum*. Familia: Alliaceae. Altura de 30–50 cm. Flores actinomorfas, hermafroditas, trímeras en inflorescencia más o menos hemisférica.
- L. *Echium plantagineum*. Familia: Boraginaceae. Altura hasta 80 cm. Flores zigomorfas, infundibuliformes en inflorescencias paniculadas.
- M. *Anchusa azurea*. Familia: Boraginaceae. Altura hasta 150 cm. Flores actinomorfas, hermafroditas, pentámeras en inflorescencia con cimas densas, alargándose considerablemente en la fructificación.
- N. *Salvia verbenaca*. Familia: Lamiaceae. Altura de 5–60 cm. Flores en inflorescencia simple o poco ramificada con verticilastros.
- O. *Antirrhinum tortuosum*. Familia: Plantaginaceae. Altura de 40–120 cm. Flores zigomorfas, hermafroditas, pentámeras, verticiladas en inflorescencia en racimo terminal.



A. Cardaria draba



B. Rosmarinus officinalis



C. Erodium chium



D. Lamium amplexicaule



E. Fumaria officinalis



F. Prunus spinosa



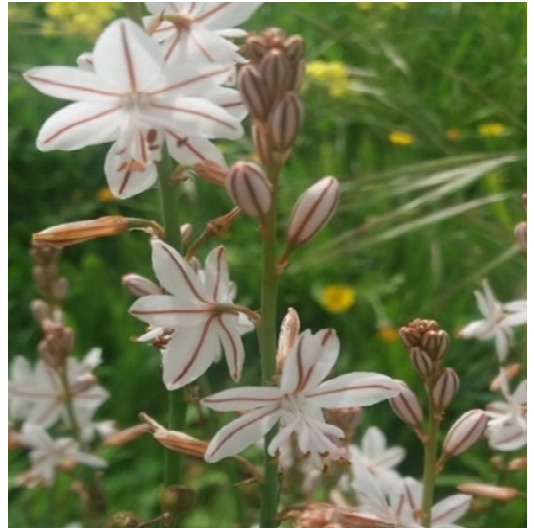
G. Silene colorata



H. Ulex parviflorus



I. Eruca vesicaria



J. Asphodelus fistulosus



K. Allium neapolitanum



L. Echium plantagineum



M. Anchusa azurea



N. Salvia verbenaca



O. Antirrhinum tortuosum

Fig. 8.- Fotografías (A-O) tomadas a las inflorescencias de las 15 especies estudiadas. Todas las fotografías son propiedad de la autora de este trabajo.

El diámetro del pedicelo de la flor se mide por debajo de los sépalos de la misma, en 5 flores por inflorescencia e individuo siempre que sea posible. Para medir ambos diámetros se utiliza un calibre digital y los datos se expresan en milímetros. Las flores se pesan con una balanza de precisión, con los datos expresados en gramos, a ser posible de 5 flores por inflorescencia e individuo. Si son demasiado pequeñas se pueden pesar las flores que sean necesarias para obtener un peso significativo. Para obtener el peso seco, se utiliza una estufa, en la cual se mantendrán

las flores recogidas, a 60° C durante 24 horas. Los datos se anotan en un cuaderno de campo.

3.3. Métodos

3.3.1. Muestreo de campo

La toma de datos para el estudio se llevó a cabo entre los meses de abril y mayo de 2018, cuando comenzó la floración. El análisis del modelo propuesto requiere información sobre el diámetro basal (r_0), diámetro del pedicelo de la flor (r_p), peso seco de la flor (psf) y número de flores por inflorescencia (nf). En primer lugar, se realizó una salida al campo para seleccionar las especies más adecuadas para el estudio. Se seleccionaron especies que presentaban flores en inflorescencia y no flores solitarias, que habían comenzado la floración y de las que se disponía de al menos 20 individuos dispersos por el lugar. Con el calibre digital se midió el diámetro basal de la planta en la base del eje de la misma, por debajo de la inflorescencia y por encima de la última hoja antes de la primera flor. A continuación, se cortó la planta por debajo de la inflorescencia y se almacenó la muestra en una bolsita de plástico. Una vez obtenidas las muestras de inflorescencias de 20 individuos, se transportaron al laboratorio para la obtención del resto de medidas.

3.3.2. Procesado de muestras en el laboratorio

Se procuró que entre la recolección del material en el campo y la toma de datos en el laboratorio no transcurriera más de dos días, para evitar errores en la toma de datos debido a desecación o podredumbre. Una vez en el laboratorio se comprobó la identidad de las especies siguiendo la taxonomía de Blanca et al. 2009. A continuación, se realizó el conteo del número de flores de cada inflorescencia. Con el calibre digital se midió el pedicelo de 5 flores de la parte más alta de la inflorescencia (ya que hay menos riesgo de que se esté formando el fruto, lo que produciría datos erróneos del peso de la flor) y se pesaron en conjunto. Después, se colocaron en sobres de papel de aluminio con la misma identificación que las bolsitas de plástico y

se secaron en la estufa (60° C durante 24 horas). Tras este tiempo, se obtuvo el peso seco del conjunto de flores de cada individuo por separado.

3.4. Análisis de datos

El procesamiento de los datos se realizó mediante una hoja de cálculo del programa Excel. Los análisis estadísticos se realizaron empleando el programa “STATISTICA” (StatSoft Inc., 2008).

Siguiendo el modelo desarrollado por West et al. (1999), si el número de vasos dentro del pedicelo fuese igual para todas las flores, se debería cumplir que:

$$N \propto \frac{n_0}{n_p}$$

donde N es el número de flores en la inflorescencia, n es el número de vasos conductores y pueden ser de la base del eje de la inflorescencia (n_0) o del pedicelo (n_p). Por otro lado, el número de vasos conductores debe ser proporcional al diámetro de la sección del tallo o de la rama por la que circulan: $r^2 \propto n_i$. Como consecuencia de estas relaciones alométricas, se puede predecir que:

$$N \propto \left(\frac{r_0}{r_p} \right)^2$$

Es decir, la razón cuadrática entre el diámetro basal de la inflorescencia y el del pedicelo determina el número máximo de flores que puede albergar una inflorescencia. Si además el tamaño de la flor fuera proporcional al de su pedicelo, entonces esta ecuación alométrica explicaría la relación inversa entre el tamaño y número de flores en la inflorescencia.

3.4.1. Asunción 1

La primera asunción del modelo es que el tamaño del pedicelo y de la flor son constantes dentro de una misma especie. La hipótesis nula (H_0) sería: “La variación

del tamaño de pedicelo y flor entre individuos de distintas especies es mayor que la variación entre los individuos de la misma especie”.

Para comprobar esta hipótesis se realizaron dos ANOVAs, empleando r_p y psf (transformadas a logaritmo) como variables dependientes. Se incluyó la especie como factor aleatorio, por lo que se empleó el método de “REML (*Restricted Maximum Likelihood*)”. Este método permite estimar la varianza entre niveles del factor (en este caso, entre especies) y dentro de estos niveles (en este caso, entre individuos de una misma especie).

3.4.2. Asunción 2

El tamaño de la flor (medido como peso seco) debe ser proporcional al grosor del pedicelo. Según West et al. (1999), el peso una rama es proporcional al cubo del su diámetro. Trasladando esto a la flor, esperaríamos que: $r_p^3 \propto psf$. Se puede decir que el peso de la flor es igual a una constante “ k ” por el diámetro del pedicelo al cubo (r_p^3). La hipótesis nula (H_0) sería: “*El diámetro del pedicelo al cubo es proporcional al diámetro de la flor*”.

Para estimar el exponente de estas relaciones alométricas, se transforman las variables en logaritmos, utilizando como patrón la ecuación de una recta regresión ($y = a + bx$), quedando la ecuación:

$$\text{Log}(psf) = \text{Log}(k) + b \cdot \text{Log}(r_p)$$

donde k es una constante y b es el exponente de la relación alométrica. La estima de los coeficientes de regresión se realizó por el método “*Reduced Major Axis*”. Se cumple la hipótesis si el valor de “ b ” se encuentra cercano a 3.

3.4.3. Predicción del modelo

El modelo propuesto predice que el número de flores en la inflorescencia debería ser igual a la relación entre el grosor basal de la inflorescencia y el grosor del pedicelo de la flor, todo ello al cuadrado:

$$N = \left(\frac{r^0}{r_p}\right)^2$$

La hipótesis nula (H_0) para testar esta predicción sería: “El número de flores es proporcional al cociente del diámetro basal entre el diámetro del pedicelo al cuadrado”. Como en el caso anterior, para comprobarlo se transforman las variables en logaritmos y se ajustan al siguiente modelo de regresión:

$$\text{Log}(N) = k + b \cdot \text{Log}\left(\frac{r^0}{r_p}\right)$$

Se cumple la predicción si el valor de “b” se encuentra cercano a 2.

4. RESULTADOS

Los resultados de análisis de la varianza muestran la existencia de grandes diferencias entre especies en el radio del pedicelo y peso seco de la flor (*Tabla 1*). Los valores medios de los parámetros medidos para cada especie se muestran en la *Tabla 2*. Con respecto al diámetro basal, el mayor es el de *Prunus spinosa* y el menor el de *Silene colorata*. El grosor de los pedicelos de las flores fue mayor en *Antirrhinum tortuosum* y menor en *Salvia verbenaca*. El número de flores por inflorescencia fue mayor en *Cardaria draba* y menor en *Salvia verbenaca*. *Antirrhinum tortuosum* presentó el mayor peso seco por flor, mientras que *Lamium amplexicaule* el menor.

	r_p		psf	
	Especie	Error	Especie	Error
z	2,64	11,90	2,64	11,90
p	0,008	1,251E-32	0,008	1,251E-32
v (%)	96	4	94,6	5,4

Tabla 1.- Resultados del test ANOVA comparando entre especies el diámetro del pedicelo (r_p) y peso seco de la flor (psf).

4.1. Asunción 1. El diámetro del pedicelo y el tamaño de la flor son constantes dentro de cada especie

El mismo ANOVA que se ha utilizado para evaluar la existencia de diferencias entre especies en r_p y psf , nos permite comprobar la magnitud de variación de estos parámetros entre y dentro de especies. Las *figuras 9 y 10* muestran que apenas el 5% de la variabilidad se da dentro de especie en ambos casos. Es decir, prácticamente la totalidad de la variabilidad de estos caracteres se debe a diferencias entre especies. En la *figura 11* se puede observar este patrón, donde se aprecian las diferencias de los individuos de una misma especie formando nubes de puntos relativamente compactas, mientras que las nubes correspondientes a cada especie se sitúan más distanciadas.

Espece	r_0 (cm)	r_p (cm)	nf	psf (g)
<i>Cardaria draba</i>	1,6475	0,2973	430,45	0,0021
<i>Rosmarinus officinalis</i>	2,3745	0,3837	57,95	0,0183
<i>Erodium chium</i>	1,2095	0,3675	8,10	0,0123
<i>Lamium amplexicaule</i>	1,2770	0,4391	13,55	0,0007
<i>Fumaria officinalis</i>	1,4905	0,5044	27,85	0,0008
<i>Prunus spinosa</i>	2,8115	0,6280	15,10	0,0067
<i>Silene colorata</i>	1,0375	0,4161	8,25	0,0158
<i>Ulex parviflorus</i>	1,7555	0,3844	48,05	0,0115
<i>Eruca vesicaria</i>	1,9255	0,5198	20,85	0,0093
<i>Aphodelus fistulosus</i>	2,2135	0,4568	31,60	0,0202
<i>Allium neapolitanum</i>	2,3580	0,4949	27,95	0,0086
<i>Echium plantagineum</i>	1,4710	0,8782	10,35	0,0079
<i>Anchusa azurea</i>	2,0705	1,0058	10,95	0,0066
<i>Salvia verbenaca</i>	1,3200	0,2882	6,00	0,0017
<i>Antirrhinum tortuosum</i>	2,7710	1,0589	21,65	0,0580

Tabla 2.- Conjunto de datos generales de las inflorescencias de las especies estudiadas. Se puede observar la media de los parámetros para el conjunto de individuos de cada especie: media del diámetro basal (r_0) expresada en centímetros,

media del diámetro del pedicelo (r_p) expresada en centímetros, media del número de flores por inflorescencia (nf) y media del peso seco por flor (psf) expresada en gramos. También se indica el número máximo (en color azul) y mínimo (en color rojo) de cada parámetro.

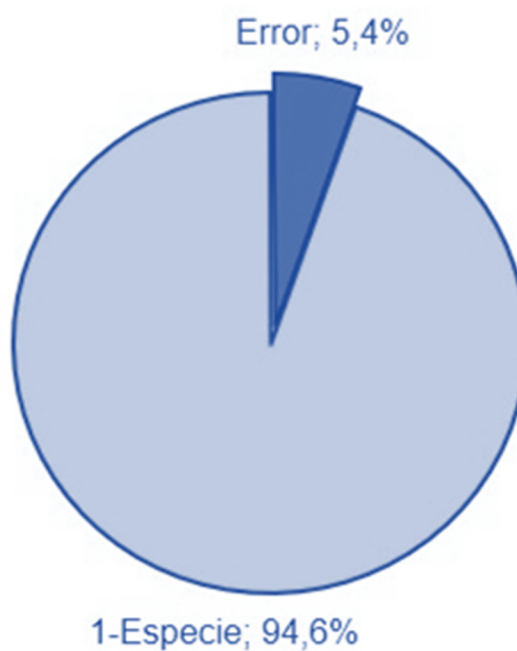
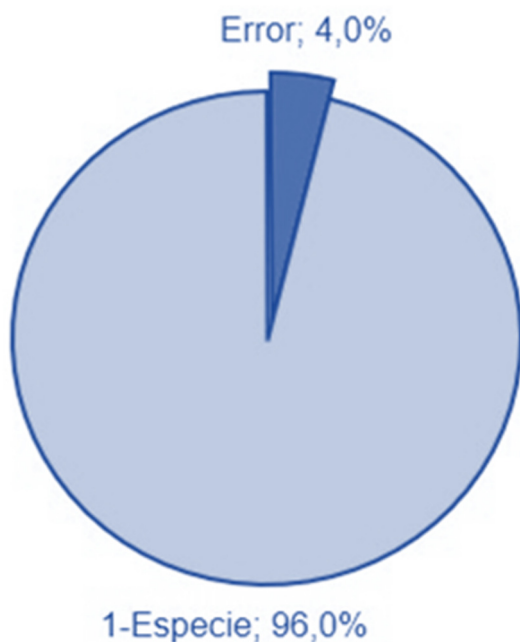


Fig. 9 y Fig. 10.- Representación gráfica de la varianza del pedicelo de la flor expresada en tanto por ciento y de la varianza del peso seco de la flor expresada en tanto por ciento, respectivamente.

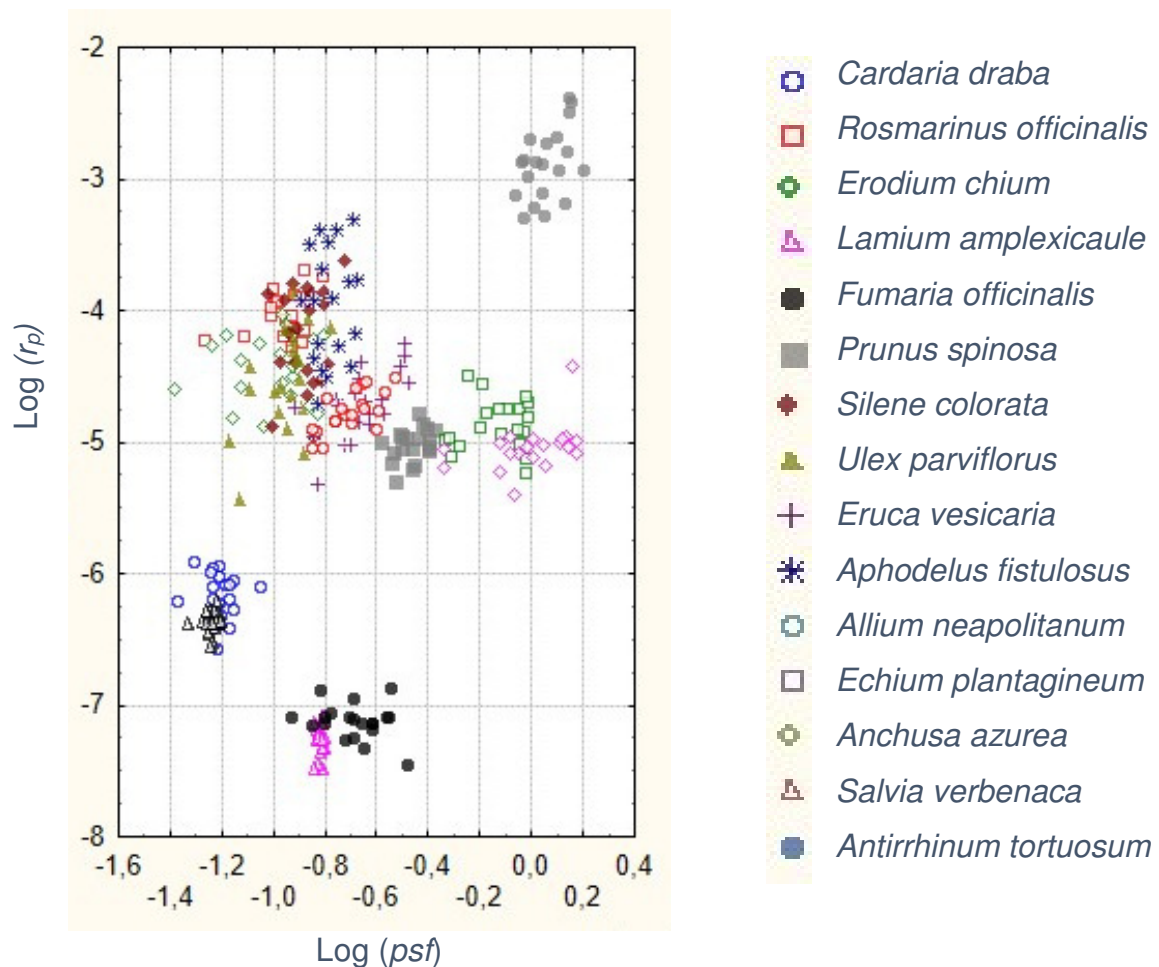


Fig. 11.- Gráfico de dispersión del peso de la flor frente al diámetro del pedicelo. Cada punto corresponde al valor de un individuo.

4.2. Asunción 2. El diámetro del pedicelo es un buen estimador del tamaño de la flor

Para saber si se cumple $r^3 \propto psf$, debemos estimar el coeficiente “b”, como se ha mencionado anteriormente, en la ecuación:

$$\text{Log}(psf) = \text{Log}(k) + b \cdot \text{Log}(r_p)$$

Si se cumpliera la asunción deberíamos encontrar que $b = 3$.

Tras realizar un análisis de regresión al diámetro del pedicelo con respecto al peso de la flor, se obtiene que la variable “b” se encuentra en torno a 3 (Tabla 4), por

lo que se cumple la hipótesis nula (H_0): “El diámetro del pedicelo es proporcional al peso de la flor”.

N = 15	Log (k)	b
Estimate	-2,89	3,04

Tabla 4.- Resultados del análisis de regresión del peso seco de la flor y el diámetro del pedicelo de las 15 especies.

A continuación, se realiza la gráfica de la recta de regresión entre el radio del pedicelo y el peso seco de la flor (*Fig. 12*). Pero como el modelo sigue un patrón no-lineal, se obtiene la gráfica mediante “Reduced Major Axis”, en lugar de utilizar una regresión de mínimos cuadrados (véase Harper, 2004).

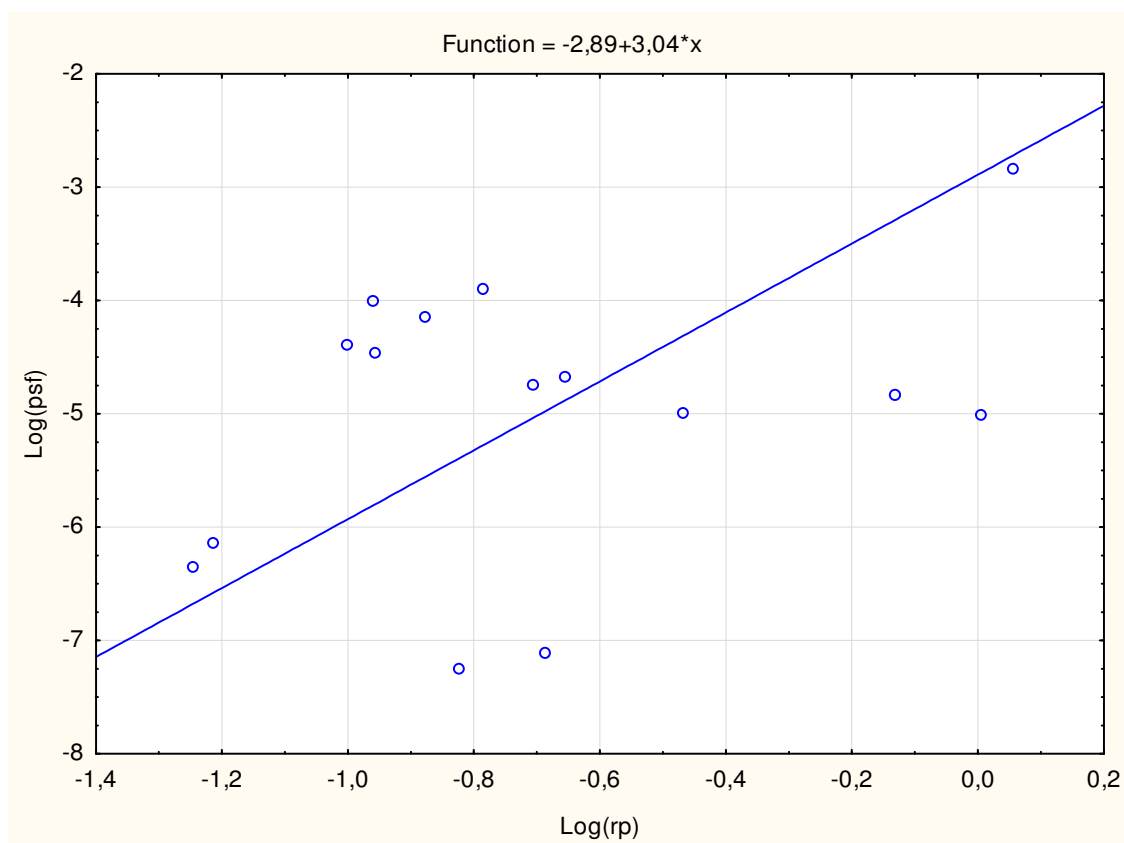


Fig. 12.- Relación entre el radio del pedicelo y el peso seco de la flor. Se muestran los valores medios por especie y la recta de regresión es obtenida mediante “Reduced Major Axis” basándose en la ecuación $y = -2,89 + 3,04x$.

4.3. Predicción general del modelo

Para saber si se cumple $N = (\frac{r_0}{r_p})^2$, se debe estimar el coeficiente “b”, como se ha mencionado anteriormente, en la ecuación:

$$\text{Log}(N) = \text{Log}(k) + b \cdot \text{Log}\left(\frac{r_0}{r_p}\right);$$

Si se cumple la predicción del modelo se debería encontrar que $b = 2$. Un análisis de regresión del número de flores con respecto al cociente entre el diámetro del pedicelo y el diámetro basal, indica que “b” tiene un valor claramente superior a 2 (Tabla 5).

N = 15	Log (k)	b
Estimate	-0,434	2,780

Tabla 5.- Resultados del análisis de regresión del número de flores y el cociente entre el diámetro basal y el diámetro del pedicelo de las 15 especies.

Al realizar un gráfico de dispersión en el que se enfrentan los parámetros $\text{Log}(nf)$ y $\text{Log}\left(\frac{r_0}{r_p}\right)$ (Fig. 13), se observa que *Cardaria draba* se sale del patrón que siguen las demás especies.

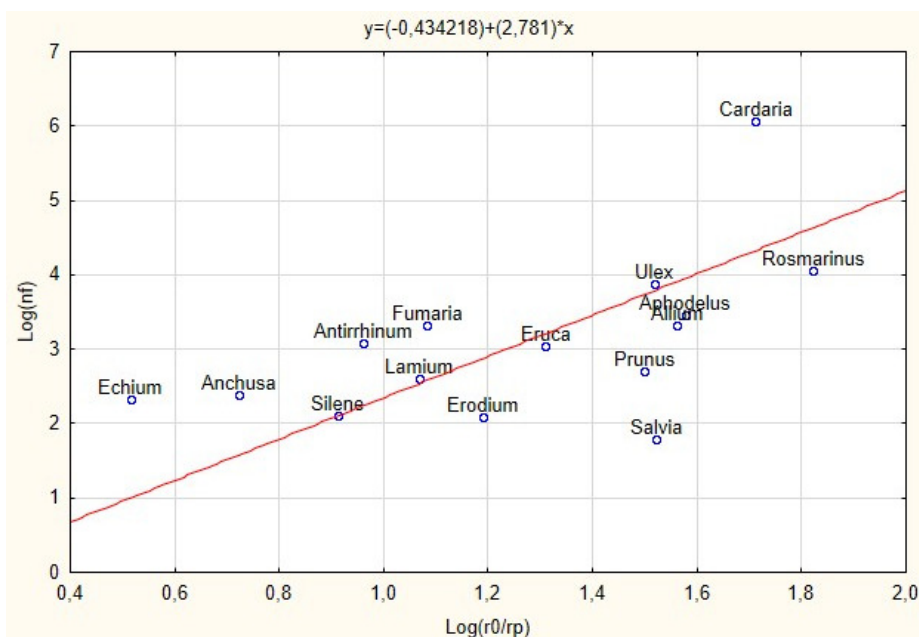


Fig. 13.- Gráfico de dispersión de las 15 especies, donde se enfrenta el logaritmo del número de flores con el logaritmo del cociente de diámetro basal y diámetro del pedicelo.

Para comprobar hasta que punto los valores de *Cardaria draba* afectan al resultado de la regresión, se repitió el análisis excluyendo a esta especie. Este nuevo análisis (*Tabla 6*), muestra que el coeficiente “b” se encuentra en torno a 2.

N = 14	Log (k)	b
Estimate	0,594	1,847

Tabla 6.- Resultados del análisis de regresión del número de flores y el cociente entre el diámetro basal y el diámetro del pedicelo de 14 especies (excluyendo a Cardaria draba).

5. DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos al evaluar los parámetros morfológicos, referidos al número y tamaño de las flores, en especies con diversos tipos morfológicos de inflorescencia, indican la existencia de un patrón común en su estructura. Los resultados indican que hay una relación inversa significativa entre el número de flores y el tamaño de éstas por inflorescencia.

Dado que el número de flores producido por una planta es un componente fundamental de su éxito reproductor, la selección natural tenderá a maximizar el número de flores producidas por una planta. Así, sobre todo en plantas con una sola inflorescencia, para una especie con un tamaño de flor determinado y una inversión dada en tejidos no reproductores, el modelo permite predecir el número máximo de flores por inflorescencia.

Estos resultados concuerdan con el modelo propuesto por West et al. (1999), para explicar la estructura y alometría del sistema vascular en plantas. Aunque nuestro modelo comparte algunas asunciones del modelo de WBE, difiere de éste en un aspecto fundamental. El modelo de WBE asume que el sistema vascular es una estructura fractal orientada a ocupar un volumen, algo que no es necesario asumir en nuestro modelo. De hecho, muchos tipos de inflorescencias no tienen esta estructura, como las espigas, racimos, corimbos, cimas o umbelas. Más aún, las inflorescencias suelen tener relativamente pocas ramificaciones, de modo que el número de repeticiones de la estructura básica es bajo, por lo que pequeñas desviaciones del

patrón fractal, suponen importantes desviaciones respecto a la dimensión fractal esperada.

Evidentemente, el modelo propuesto no explica todas las características estructurales de las inflorescencias. Características, como su longitud (Taisma, 2007), el ángulo respecto al suelo o la distancia entre flores, no han sido tenidas en cuenta y pueden ser importantes para el sistema de reproducción. Estas otras variables podrían incorporarse mediante, por ejemplo, consideraciones mecánicas o hidráulicas de los tejidos de sostén y vascular (West et al., 1999).

Al ser satisfactorios los resultados de este estudio, se puede proceder a un proyecto más amplio que abordase, tanto el análisis detallado de las principales asunciones acerca de la anatomía vascular, como el estudio de las implicaciones evolutivas del modelo. Sobre todo, estudiar los procesos y agentes de selección que operan sobre caracteres de la inflorescencia y contrastar el patrón de diferenciación interpoblacional predicho por los patrones de selección frente al predicho por el modelo. También, desarrollar estudios de respuesta de caracteres de la inflorescencia frente a patrones de selección artificial, de forma que se pueda contrastar el patrón de respuesta predicho por el modelo frente al predicho por la matriz de covarianza genética, o comprobar la constancia en el valor de “b” en distintos ambientes para contrastarlos con el modelo propuesto por Sakai y Harada (2001).

Al cumplirse la asunción 1, se da por hecho que la variación del tamaño del pedicelo y flor entre individuos de distintas especies es mayor que la variación entre los individuos de la misma especie. En la medida en que las asunciones sean generalizables a la gran mayoría de especies, este modelo implica que restricciones geométricas imponen un patrón de correlación entre el número de flores, tamaño de las mismas y cantidad de tejido no reproductor por inflorescencia. Este patrón, sería universal para las plantas vasculares, por lo que la existencia de poblaciones o especies que se aparten de forma significativa del mismo indicaría la acción continuada de selección simultánea sobre los tres caracteres de la inflorescencia. Si la selección actuase sobre solo uno o dos de los caracteres, el otro u otros, varía o varían para reajustarse a la superficie.

Al cumplirse la asunción 3, se da por hecho que el número de flores es proporcional al cociente del diámetro basal entre el diámetro del pedicelo, es decir, proporcional a su tamaño. Pero en los análisis de esta asunción, se ha tenido que prescindir de una de las especies, *Cardaria draba*, ya que los valores de su correlación

estaban muy alejados del resto de las especies, haciendo que los resultados del modelo se alejasen demasiado de lo esperado. Esto puede deberse a errores en el muestreo de dicha especie, una mala calibración de los instrumentos utilizados en el momento de la toma de datos o porque esa especie no cumple el modelo propuesto. También se cumple la asunción 2, dando por hecho que el diámetro del pedicelo es proporcional al diámetro de la flor. La ecuación $N = (\frac{r_0}{r_p})^2$ muestra la existencia de un compromiso no-lineal entre el número de flores por inflorescencia y el tamaño de éstas ($N \propto r_p^{-2}$). El modelo sugiere, al igual que otros autores (Burd, 1999), que la correlación negativa debe ser más fácil de evidenciarse, al controlar estadísticamente el tamaño de la parte vegetativa de la planta (representado en el modelo por r_0). Tampoco será fácil detectar esa correlación negativa en especies con inflorescencia formadas por pocas flores grandes o por muchas flores pequeñas (como es el caso de *Cardaria draba*). Sin embargo, para especies que tengan flores de tamaño semejante será más fácil evidenciar la correlación negativa que en la especie que tenga más flores por inflorescencia. Por último, para especies que hagan una inversión similar en tejido no reproductor de la inflorescencia, la correlación negativa será más fácil de detectar en especies con número de tamaño y flores intermedios.

A diferencia del modelo propuesto por Sakai y Harada (2001), este modelo sugiere que la forma del compromiso es fija e igual para cualquier especie de planta vascular ($b = 2$) y no variable en función del ambiente. Se suele asumir que el compromiso entre número y tamaño de las flores tiene una base genética a nivel de la regulación del reparto de recursos entre órganos (Burd, 1999). Sin embargo, el presente modelo sugiere una explicación basada en limitaciones geométricas del desarrollo. El modelo es aplicable al estudio de la integración fenotípica en la inflorescencia. El modelo de crecimiento describe el patrón de relaciones entre 3 variables básicas de la inflorescencia. Este tipo de correlaciones entre caracteres de una unidad funcional es lo que suele denominarse como “modelo de integración fenotípica”. Así, el presente modelo apoya la hipótesis de que limitaciones geométricas del desarrollo dan lugar a la existencia de integración fenotípica en la inflorescencia.

6. CONCLUSIÓN

Se ha comprobado que el modelo propuesto, basado en reglas geométricas de la arquitectura de la inflorescencia, explica el compromiso entre el tamaño y número de flores y es capaz de predecir el límite máximo entre ambos parámetros en función de los costes por inflorescencia en casi todas las especies.

Se puede concluir que, según el modelo, la evolución de la inflorescencia en la mayoría de los casos es el resultado de limitaciones de la arquitectura de la planta, es decir, limitaciones físicas, y en muy pocos casos, es resultado de la presión de la selección natural.

7. BIBLIOGRAFÍA

- Barneby, R.C. (1991). *Sensitivae Sencitae: A description of the genus Mimosa Linnaeus (Mimosoideae) in the New World. Mem. New York Bot. Gard.* 65, pp.1-835.
- Benlloch, R., Berbel, A., Ali, L., Gohari, G., Millán, T. y Madueño, F. (2015). Genetic control of inflorescence architecture in legumes. *Frontiers in Plant Science*, 6, pp. 543
- Blanca, G., Cabezudo, B., Cueto, M., Fernández, C. y Morales C. (2009). *Flora Vascular de Andalucía Oriental*, 4 vols. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla.
- Bommert, P. y Whipple, C. (2018). Grass inflorescence architecture and meristem determinacy. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 79, pp.37-47.
- Brophy, J. A. N., LaRue, T y Dinnenya, J. R. (2018). Understanding and engineering plant form. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 79, pp.68–77.
- Bull-Hereñu, K., Ronse de Craene, L. y Pérez, F. (2018). Floral meristem size and organ number correlation in *Eucryphia* (Cunoniaceae). *Journal of Plant Research*, 131(3), pp.429-441.
- Burd, M. (1999). Flower number and floral components in ten angiosperm species: an examination of assumptions about trade-offs in reproductive evolution. *Biological Journal of the Linnean Society*, 68(4), pp. 579-592.
- Devesa, J. A., Arroyo, J. y Herrera, J. (1985). Contribución al conocimiento de la biología floral del género *Lavandula* L. *Anales Jará. Bot. Madrid*, 42 (1), pp.165-186.
- Font Quer, P. (2000). *Diccionario de botánica*. Barcelona: Ediciones Península.
- Harder, L. y Prusinkiewicz, P. (2012). The interplay between inflorescence development and function as the crucible of architectural diversity. *Annals of Botany*, 112(8), pp.1477-1493.
- Harper, V. W. (2004). Reduced major axis regression: Teaching alternatives to least squares. *Mathematical Sciences*, Otterbein University, Ohio, USA.
- Herrera, C. M. y Pellmyr, O. (2002). Plant-animal interactions: an evolutionary approach. *Blackwell Science*.
- Hodges, S. A., Fulton, M., Yang, J. Y., y Whittall, J. B. (2004). Verne Grant and evolutionary studies of *Aquilegia*. *New Phytologist*, 161(1), pp. 113-120.

- Obeso, J. (2002). The costs of reproduction in plants. *New Phytologist*, 155(3), pp.321-348.
- Sakai, S. y Harada, Y. (2001). Sink-limitation and the size-number trade-off of organs: production of organs using a fixed amount of reserves. *Evolution*, 55(3), pp. 467-476.
- Serrano-Mislata, A. y Sablowski, R. (2018). The pillars of land plants: new insights into stem development. *Current Opinion in Plant Biology*, 45, pp.11-17.
- Solano, E., Terrazas, T., Reyes-Rivera, J. y Serrano-Casas, H. (2017). Anatomía comparativa de raíz, tallo, hoja y base del pedúnculo de *Manfreda* (Asparagaceae: Agavoideae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88(4), pp.899-911.
- StatSoft, Inc. (2008). STATISTICA (data analysis software system), versión 12.5. www.statsoft.com.
- Taisma, M. A. (2007). Morfometría de unidades de inflorescencia, flores y políades en especies de la tribu *Ingeae* (Mimosoideae). *Acta Botánica Venezuelica*, 30 (1), pp. 227-247
- Vaz, S., Vilela, C. y Carvalho, A. (2018). Two new species of *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae) associated with inflorescences of *Goeppertia monophylla* (Marantaceae) in the city of São Paulo, state of São Paulo, Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 62(2), pp.159-168.
- West, G. B., Brown, J. H., y Enquist, B. J. (1999). A general model for the structure and allometry of plant vascular. *Nature*, 400 (6745), pp.664-667.