

## MORFOLOGÍA Y REPRODUCCIÓN EN DOS POBLACIONES DE *ASPHODELUS ALBUS* MILLER (*LILIACEAE*)

por

J. R. OBESO & C. J. VILLALBA \*

### Resumen

OBESO, J. R. & C. J. VILLALBA (1991). Morfología y reproducción en dos poblaciones de *Asphodelus albus* Miller (Liliaceae). *Anales Jard. Bot. Madrid* 48(2): 189-200.

Se han estudiado la incidencia de la reproducción sexual y la multiplicación vegetativa —y su relación con la morfología— en dos poblaciones de *Asphodelus albus* Miller (*Liliaceae*) en el norte de España. Existen algunas diferencias morfológicas entre localidades y entre densidades de ocupación del espacio por los clones o rodales. También existen diferencias en cuanto a la distribución de recursos en los clones en que algún individuo se reproduce sexualmente y en los que no lo hacen. La reproducción sexual y la multiplicación vegetativa dependen de condiciones locales y del efecto de la densidad poblacional. La reproducción sexual requiere un tamaño mínimo tanto de clon como de individuo *funcional* dentro del clon. El crecimiento modular relativo de los tubérculos radicales es superior en los rodales o clones pequeños en las zonas menos densas, y en las de elevada densidad se produce la multiplicación vegetativa más intensa.

Palabras clave: *Liliaceae*, *Asphodelus*, plantas clonales, reproducción sexual, multiplicación vegetativa, distribución de recursos.

### Abstract

OBESO, J. R. & C. J. VILLALBA (1991). Morphology and reproduction in two Northern Spanish populations of *Asphodelus albus* Miller (Liliaceae). *Anales Jard. Bot. Madrid* 48(2): 189-200 (in Spanish).

Relationships between sexual reproduction, vegetative multiplication, and genet morphology were studied in two populations of *Asphodelus albus* Miller (*Liliaceae*) in Northern Spain. The plant forms physically coherent clones composed of a heavily rhizomatous shoot system bearing tubers. Each genet develops different shoot modules (ramets) that also serve as the reproductive units. The modular root growth index (IC), a measure of the vegetative growth capacity of the clone, shows that as the size of the genet increases, the vegetative growth capacity becomes lower, probably due to biological constraints between size and physiological integration in the genet. There were significant effects of locality and density on genet morphology: genets growing in high density areas have higher ramet production, while in low density situations, vegetative growth is favored. Genets also show a positive relationship between density and photosynthetic tissue production (measured as dry weight), even when at least 70% of the total dry weight of the genet is invested in the large root system. Sexual reproduction requires a minimum size, both for the ramet and the genet bearing it. In the populations analyzed, there was usually only one ramet successfully reproducing per

---

\* Departamento de Biología de Organismos y Sistemas, Unidad de Ecología, Universidad de Oviedo. 33005 Oviedo.

genet. The number of ramets performing sexual reproduction is small relative to the number of non reproducing ones (3.8 : 8.2%), even if only potentially reproductive genets and ramets are compared (then 8.5 : 20%). This effect is more pronounced as density increases. The fate of individually located ramets in one of the populations studied (NARA) from 1989 to 1990 shows that a trade-off exists between leaf production and inflorescence development within the ramet, but probably the whole genet plays a role in the reproductive process due to physiological integration among ramets. In high density situations new recruitment is primarily due to vegetative reproduction of the genet. In contrast, seedling establishment is more likely to occur in new colonized areas (usually at the edge of the populations). *A. albus* shows floral display promoting allogamy and disperses its seeds by means of autochory; consequently, it is reasonable to assume sexual reproduction to be less frequent when ramets (and genets) are close to each other, a situation in which recruitment by vegetative reproduction is favored as a method that avoids the risks of seedling establishment in densely occupied areas.

Key words: *Liliaceae*, *Asphodelus*, clonal plants, sexual reproduction, vegetative reproduction, resource allocation, density.

## INTRODUCCIÓN

*Asphodelus albus* Miller es un geófito herbáceo de raíces tuberosas, que es considerado una mala hierba en pastizales y prados de siega por presentar defensas químicas (CRONQUIST, 1981) frente a los herbívoros y porque es difícil de erradicar en las áreas en las que se instala. Su carácter de pirófito y la inversión de la mayor parte de los recursos fotosintetizados en el mantenimiento y desarrollo de estructuras vegetativas radicales son la base de su permanencia y expansión en los terrenos que coloniza (ABRAHAMSON, 1980), llegando a ser dominante en muchos pastizales. En la región cantábrica puede encontrarse en hábitats muy diversos, desde el litoral hasta el piso montano.

Es una planta con crecimiento clonal. Por tanto, podemos distinguir dos niveles estructurales en las poblaciones (WHITE, 1979; HARPER, 1981). Por una parte, las poblaciones están formadas por un conjunto de rodales o clones (*individuos genéticos*), que consisten en un grueso rizoma sobre el que se instalan raíces tuberosas. Por otra, en primavera, surgen en cada rodal varios individuos (*individuos funcionales*); éstos consisten en grupos de hojas de inserción basal, que permanecen conectados fisiológicamente a través del aparato radicular. Cada uno de estos individuos funcionales puede reproducirse sexualmente o contribuir al crecimiento vegetativo del clon al que pertenece. Cuando el tamaño del rodal es demasiado grande para que la integración fisiológica de los individuos se mantenga, se produce la multiplicación vegetativa (TUOMI & VUORISALO, 1989).

La proporción de individuos con reproducción sexual dentro de cada población es aparentemente muy baja. Por ello, el reparto de recursos entre la producción de semillas y el desarrollo vegetativo puede afectar a la supervivencia invernal y al rebrote del próximo año (HARPER & WHITE, 1974). La intención del presente estudio es documentar algunos aspectos relacionados con el balance entre reproducción sexual y crecimiento vegetativo en estas plantas. Este balance depende del estado de desarrollo de las poblaciones, de forma que puede esperarse cierta plasticidad en las respuestas morfológicas y en la distribución de recursos dependientes del grado de ocupación del espacio (BARKHAM, 1980).

## ÁREA DE ESTUDIO Y MÉTODOS

Se estudiaron dos poblaciones de *A. albus* en hábitats diferentes con el objeto de documentar pautas de distribución de recursos dentro de la planta, así como variaciones morfológicas asociadas. La población Naranco (NARA) se encuentra en el monte del mismo nombre, en las proximidades de Oviedo, ocupando un bosque de castaños —a 450 m de altitud— en cuyo sotobosque dominan *A. albus* y *Rubus* sp. En dicho sotobosque son escasas otras plantas y en el suelo son raras otras raíces, al margen de los tubérculos radicales de los gamones. La población de collado Moandi (MOAN), en Ponga, Asturias —a 680 m de altitud—, forma parte de un pastizal montano en el que dominan *A. albus* y *Pteridium aquilinum*. La competencia es mucho más intensa que en NARA, ya que los sistemas rizomatosos de los helechos, los sistemas radiculares de plantas cespitosas y los tubérculos radicales del gamón ocupan totalmente el espacio subterráneo.

Coincidiendo con el máximo de floración en cada localidad, se realizaron transectos lineales en los que se muestrearon áreas alternas de 1 m<sup>2</sup>, registrándose el número de rodales o clones presentes, el número de individuos funcionales por clon y el número de hojas por individuo (NHO). Los resultados de estos transectos pusieron de manifiesto la existencia de zonas de alta (AD) y baja (BD) densidad, tanto de rodales como de individuos funcionales. Basándonos en estos resultados se seleccionaron cuatro parcelas —combinando las dos localidades y las dos densidades— de 1 m<sup>2</sup> cada una, de donde se extrajeron todos los rodales.

Para compensar la escasa incidencia de la reproducción sexual en las parcelas, se extrajeron adicionalmente otros diez clones con escapos en NARA.

Las muestras fueron examinadas midiéndose las siguientes variables: número (NHO), longitud (LHO) y anchura (ANHO) de las hojas de cada individuo del clon; número de tubérculos radicales (NTU), longitud (LTU) y anchura (ATU) de los mismos en cada rodal o clon. Las medidas se realizaron con una precisión de 0,1 mm. Posteriormente, los diferentes órganos fueron secados a 50 °C y pesados con una precisión de 0,01 g. Se obtuvo así el peso seco del sistema radicular (PSTU) y el de las estructuras aéreas (PSHO) de cada clon. El peso seco es una medida adecuada de la distribución de recursos en la planta según HICKMAN & PITELKA (1975).

Asimismo, se determinó el índice de crecimiento radicular (IC) siguiendo la teoría demográfica de organismos modulares (HARPER, 1981):

$$IC = n.^{\circ} TU + n.^{\circ} TUN - n.^{\circ} TUV$$

siendo TU = número de tubérculos radicales del año en curso (su desarrollo tuvo lugar en la estación de crecimiento anterior); TUN = número de tubérculos radicales nuevos (el crecimiento se está produciendo en la estación en curso) fácilmente diferenciables por su forma más estrecha y por su coloración más clara; TUV = número de tubérculos radicales viejos (en fase de degeneración) arrugados y vacíos.

En abril de 1989 se marcó en NARA una parcela de 1 m<sup>2</sup> en la que se mapearon todos los individuos a la vez que se registró el número de hojas de cada uno. En abril de 1990 se repitió la operación con el fin de hacer un seguimiento demográfico y de crecimiento.

Para el análisis estadístico se utilizó el paquete BMDP (DIXON, 1983). Se rea-

lizó un análisis factorial y ANOVAs de dos factores siempre que existiera homocedasticidad en los datos; en caso contrario se utilizó el estadístico de Brown-Forsythe. Las variables se transformaron con objeto de evitar el efecto atribuible al tamaño del clon. Las variables de biomasa se transformaron logarítmicamente y la biomasa individual de cada tubérculo radical se relativizó, dividiéndola por el peso seco total. Las medidas de longitud se dividieron por la raíz cúbica del peso de la planta; la superficie foliar, por su raíz cuadrada. Como subproducto de estas transformaciones se consiguió homogeneizar las varianzas para muchas de las variables.

## RESULTADOS

El estado demográfico de las poblaciones estudiadas se evaluó por medio del número de hojas como función del tamaño del individuo, ya que este parámetro es más adecuado que la edad del mismo (HARPER, 1977). La figura 1 muestra diferencias demográficas entre los transectos realizados, siendo notable la escasez de individuos pequeños en MOAN-AD. Estos resultados indican una diferente composición de tamaños-edades en las muestras y justifican las transformaciones de las variables para evitar los efectos del tamaño. Independientemente de la localidad, la reproducción sexual requiere un tamaño mínimo —9-10 hojas por individuo en NARA, 7-8 en MOAN— y parece que su probabilidad se incrementa con el tamaño del individuo (fig. 1). Algo similar ocurre con el aparato radicular, ya que son necesarios al menos 16-20 tubérculos para la reproducción sexual. La incidencia de la reproducción sexual es baja incluso teniendo en cuenta solamente aquellos individuos que han alcanzado el tamaño mínimo para realizarla (tabla 1). Existen algunas diferencias entre parcelas en cuanto a dicha incidencia, pudiendo observarse los valores más bajos en la parcela con mayor ocupación del espacio (MOAN-AD). Una parte importante de los individuos más pequeños —de hasta 6 hojas— procede de reproducción vegetativa (fig. 1), la cual parece incrementarse con la densidad.

El seguimiento anual de la parcela marcada en NARA produjo los siguientes resultados: los 40 individuos mapeados en 1989 pasaron a ser 45 en 1990; los nuevos individuos tienen 2-3 hojas y proceden de reproducción vegetativa; el incremento medio en el número de hojas del resto de los individuos fue 1,55, la moda 2 y el valor máximo 3. Sólo tres individuos disminuyeron su número de hojas y los tres produjeron escape en 1990. Aparentemente no existe relación entre el tamaño previo del individuo y el incremento en el número de hojas.

En la tabla 2 se presentan los resultados obtenidos para las variables analizadas. Los clones o rodales en NARA tienen valores más altos para casi todas las variables, pero esto podría ser atribuido al estado demográfico de las poblaciones y su consiguiente estructuración en clases de tamaño (WEINER & SOLBRIG, 1984). Para realizar comparaciones entre localidades y entre densidades, evitando el efecto del tamaño del clon, se utilizaron variables transformadas. Los resultados (tabla 3) muestran que solo la superficie foliar y la longitud media de las hojas difieren entre localidades, siendo mayores en NARA. La relación numérica entre hojas y tubérculos difiere significativamente entre densidades y la superficie foliar

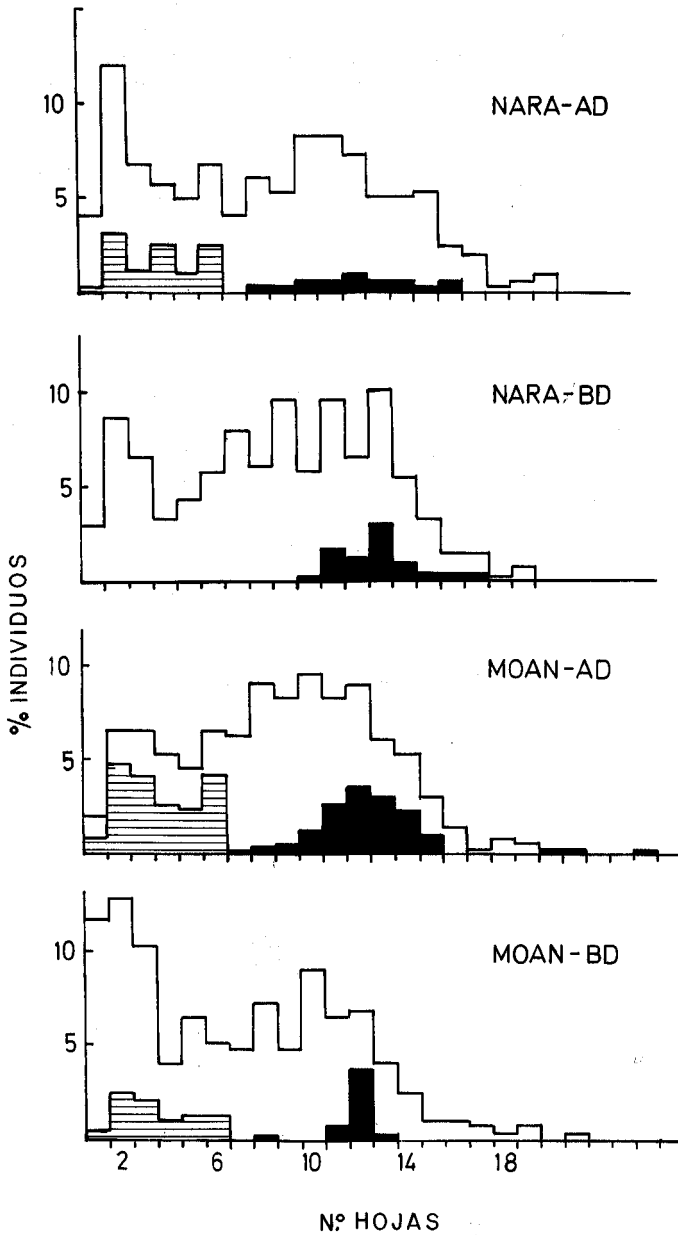


Fig. 1.—Estado de crecimiento poblacional en los transectos muestreados. Se representa el porcentaje de individuos con diferentes tamaños, expresados como número de hojas. La parte rayada representa los individuos (hasta 6 hojas) que se produjeron por multiplicación vegetativa. El sombreado representa la distribución de tamaños de los individuos que se reproducen sexualmente; en MOAN se incrementó el tamaño de muestra para los individuos reproductores, debido al escaso número que aparecía en los transectos.

TABLA 1

## RESULTADOS DE LOS TRANSECTOS REALIZADOS EN LAS LOCALIDADES DE NARA Y MOAN PARA ZONAS DE ALTA (AD) Y BAJA DENSIDAD (BD)

	NARA-BD	NARA-AD	MOAN-BD	MOAN-AD
N.º de muestras	26	10	22	12
N.º de individuos	280	329	292	587
N.º hojas/individuo	8,66	8,39	6,82	8,70
N.º hojas/m <sup>2</sup>	158	275	92	424
% reproducción sexual	8,9	4,8	3,8	4,3
% repr. sex. pl. ad. (*)	20,0	10,8	11,5	8,5
% mult. vegetativa (+)	—	30,7	24,3	53,0

(\*) Individuos adultos (potencialmente reproductores).

(+) Multiplicación vegetativa del clon: % de clones que presentan más de un individuo funcional.

TABLA 2

VALORES MEDIOS ( $\bar{X}$ ) Y COEFICIENTES DE VARIACIÓN (CV) PARA LAS VARIABLES CONSIDERADAS EN LOS RODALES DE LAS CUATRO PARCELAS MUESTREADAS

	NARA-BD (N=12)		NARA-AD (N=18)		MOAN-BD (N=25)		MOAN-AD (N=94)	
N.º de raíces tuberosas	22,4	69,1	31,7	74,9	10,5	71,1	24,6	67,4
Biomasa seca de las raíces tuberosas	30,2	98,1	40,3	106,5	13,4	123,1	22,6	93,8
Longitud media de las raíces tuberosas	73,1	16,2	59,2	28,1	35,4	75,3	59,3	30,9
N.º de hojas	12,2	63,9	13,1	85,2	6,4	102,0	10,1	66,8
Biomasa seca de las hojas	11,3	115,0	9,9	115,4	2,2	159,2	4,6	84,7
Longitud media de las hojas	793,3	23,3	791,4	38,8	272,7	81,1	563,6	37,0
Anchura media de las hojas	10,6	23,3	11,6	28,9	7,2	73,7	9,5	38,5
Porcentaje de raíces en peso	70,2	30,9	82,3	9,8	84,2	8,6	77,5	16,5
N.º medio de individuos por clon	1,08	26,7	1,22	44,8	1,04	19,2	1,36	44,2

La biomasa se expresa en g y las longitudes en mm.

solo presenta diferencias marginalmente significativas. Además, existe una interacción significativa entre localidad y densidad para el porcentaje en peso del clon que se debe al aparato radicular, la longitud media de las hojas y la longitud media de los tubérculos. La variable biomasa relativa de cada tubérculo radical presenta diferencias entre localidades.

Se estudiaron las tendencias de variación morfológica mediante un análisis factorial que diferenció tres componentes principales, los cuales explican el 74 % de la varianza (tabla 4). El primer factor está definido por la biomasa seca total del clon, su número de hojas totales y el número de tubérculos, en la parte positiva. La parte negativa está bien definida por el peso de cada tubérculo en relación con el tamaño del clon. Por ello, los clones pequeños tienen sus tubérculos proporcionalmente mayores que los grandes. El segundo factor describe la variación en el porcentaje del clon que supone la parte aérea (positivo) y la radicular (negativo). La ortogonalidad de estos factores indica que la proporción del clon que supone su aparato radicular varía independientemente del tamaño.

TABLA 3

RESULTADOS DE LOS ANOVA DE DOS FACTORES PARA LAS VARIABLES CON HOMOGENEIDAD DE VARIANZAS ENTRE MUESTRAS Y DEL TEST DE BROWN-FORSYTHE PARA LA BIOMASA RELATIVA DE CADA TUBÉRCULO

Variable		F	p	
Superficie foliar	Localidad	20,59	0,0000	***
	Densidad	3,24	0,0741	n.s.
	Interacción	2,10	0,1499	n.s.
Porcentaje de raíces	Localidad	1,26	0,2635	n.s.
	Densidad	0,44	0,5084	n.s.
	Interacción	5,22	0,0237	*
N.º de hojas/N.º de tubérculos	Localidad	0,12	0,7335	n.s.
	Densidad	9,45	0,0025	**
	Interacción	0,21	0,6495	n.s.
Longitud de los tubérculos	Localidad	0,80	0,3740	n.s.
	Densidad	0,03	0,8708	n.s.
	Interacción	5,86	0,0167	*
Longitud de las hojas	Localidad	14,77	0,0002	***
	Densidad	2,14	0,1457	n.s.
	Interacción	5,56	0,0198	*
Anchura de las hojas	Localidad	0,25	0,6174	n.s.
	Densidad	0,01	0,9160	n.s.
	Interacción	0,00	0,9650	n.s.
Peso por tubérculo	Localidad	8,39	0,0044	**

Se examinaron las pautas de distribución de recursos dentro del clon —hacia estructuras aéreas o subterráneas— y dentro de las estructuras subterráneas. Aunque la proporción del rodal o clon que supone la parte subterránea es independiente de su tamaño, no ocurre así cuando se consideran los clones en que algún individuo se reproduce sexualmente (tabla 5). Existen diferencias significativas entre los clones con reproducción sexual y los que no la presentan en cuanto al porcentaje del total que suponen las raíces ( $F = 19,28$ ; g.l. = 1,25;  $p = 0,0002$ ). Por otra parte, la proporción del total que representan las raíces se incrementa con el tamaño del clon en aquellos rodales en que algún individuo se reproduce sexualmente ( $r = 0,782$ ;  $n = 11$ ;  $p = 0,0009$ , considerando como tamaño del clon el peso seco de los tubérculos; y  $r = 0,657$ ;  $p = 0,012$ , considerando el peso seco total).

La distribución de recursos dentro de las raíces se determinó mediante el índice de crecimiento radicular (IC), considerando cada tubérculo radical como un módulo. El IC, expresado como número de tubérculos, se incrementa con el tamaño del clon o rodal ( $p < 0,001$  en las cuatro parcelas), pero este aumento es superior en NARA (fig. 2). El IC relativo —IC/N.º TU, que tiene en cuenta el tamaño del clon— es superior en NARA ( $F = 4,05$ ;  $p = 0,046$ ) y en las zonas menos densas ( $F = 5,53$ ;  $p = 0,020$ ). La relación entre este índice de crecimiento

TABLA 4

## ANÁLISIS FACTORIAL DE LOS CLONES ESTUDIADOS

## A) PORCENTAJE DE LA VARIANZA EXPLICADO POR LOS TRES PRIMEROS COMPONENTES PRINCIPALES EXTRAÍDOS

Factor	Varianza explicada	Proporción de varianza acumulada en los datos en los factores	
1	5,2914	0,4070	0,5514
2	2,9970	0,6376	0,8637
3	1,3078	0,7382	1,0000

## B) FACTORES DE CARGA ROTADOS

	Factor 1	Factor 2	Factor 3
1 nhogen	0,928		
2 bstotal	0,892	- 0,279	
3 ntugen	0,887		
4 sup	0,868		
5 lgbsho	0,847		
6 lgbstu	0,709	- 0,564	
7 buntu	- 0,656		0,508
8 porrad		- 0,933	
9 poraer		0,933	
10 tanho	- 0,280	0,660	
11 tlmho		0,635	
12 rhotu			0,873
13 tlmtu		0,467	

Variables: 1, número de hojas; 2, biomasa seca total; 3, número de tubérculos; 4, superficie foliar; 5, logaritmo biomasa seca de hojas; 6, logaritmo biomasa seca de tubérculos; 7, biomasa de un tubérculo; 8, porcentaje de biomasa seca en raíces; 9, porcentaje de biomasa aérea; 10, anchura media de las hojas; 11, longitud media de las hojas; 12, número de hojas/ número de tubérculos; 13, longitud media de los tubérculos.

TABLA 5

## COMPARACIÓN (EN LA LOCALIDAD NARA) ENTRE CLONES EN QUE ALGÚN INDIVIDUO SE REPRODUCE Y CLONES QUE NO SE REPRODUCEN SEXUALMENTE PARA ALGUNAS VARIABLES MORFOLÓGICAS

	No repr. sex. (n=13)		Repr. sex. (n=10)		F	G.L.	P
	X̄	CV	X̄	CV			
PSTU	154,4	0,81	425,5	0,53	13,36	1,21	***
PSHO	58,3	0,82	94,2	0,42	8,62	1,20	**
NTU	22,1	0,51	41,2	0,47	3,58	1,21	NS
NHO	9,8	0,56	15,1	0,22	6,27	1,20	*

PSTU, peso seco del sistema radicular; PSHO, peso seco de las estructuras aéreas; NTU, número de tubérculos; NHO, número de hojas por individuo; \*,  $p < 0,05$ ; \*\*,  $p < 0,01$ ; \*\*\*,  $p < 0,001$ .



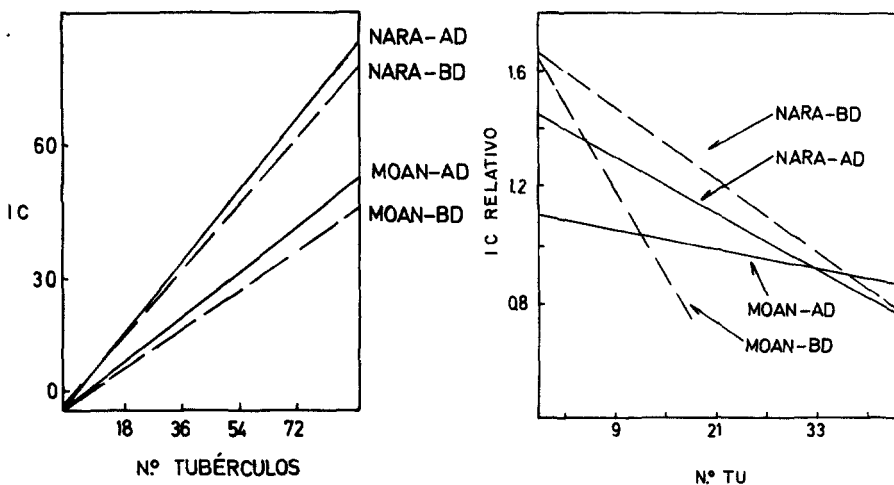


Fig. 2.—Representación del índice de crecimiento radicular (IC) frente al tamaño de los clones o rodales, expresado como número de tubérculos totales del clon (ver texto). Fig. 3.—Relación entre el número de tubérculos activos del clon que se han producido en estaciones de crecimiento previas a la actual (N.º TU) y el IC relativo (IC/N.º TU).

relativo y el número de tubérculos de crecimiento en estaciones anteriores ( $n.º$  TU) es negativa (fig. 3).

#### DISCUSIÓN

La reproducción sexual en *Asphodelus albus* precisa de un tamaño mínimo tanto para el clon (16 tubérculos) como para el individuo funcional dentro del clon (7-8 hojas en MOAN; 9-10 en NARA); pero, incluso superado ese umbral, el porcentaje de individuos que se reproducen en las poblaciones es relativamente bajo y está aparentemente relacionado con la densidad. La necesidad de un tamaño mínimo para la reproducción en plantas perennes es un fenómeno conocido (HARPER & WHITE, 1974; BOSTOCK & BENTON, 1979; DAFNI & *al.*, 1981; THOMPSON & BEATTIE, 1981; OHLSON, 1989) y el bajo porcentaje de clones que se reproduce es normal en plantas que tienen ciclos de vida similares (HERRERA, 1988), debido al balance entre reproducción sexual y multiplicación vegetativa (HOLLER & ABRAHAMSON, 1977; ABRAHAMSON, 1980).

Si nos atenemos al seguimiento demográfico realizado en NARA, la primera reproducción podría producirse aproximadamente después del quinto año. La multiplicación vegetativa es muy frecuente y su relación con la densidad es más evidente que en el caso de la reproducción sexual.

Entre las variables morfológicas consideradas para investigar los determinantes del tipo de reproducción, la superficie foliar es la única que mostró diferencias entre localidades. Este hecho probablemente debe atribuirse exclusivamente a que la población NARA está en un bosque de castaños donde la luz es más limitada que en una pradera incluso en invierno. Además, el brote de las hojas de los castaños coincide con la senescencia foliar del gamón en NARA, en donde las

hojas viven menos tiempo que en MOAN. Las diferencias entre densidades son más evidentes, aunque algunas solo se manifiestan a través de la interacción con la localidad, debido a que MOAN presenta diferencias de densidad más acusadas que NARA. El número de tubérculos por hoja producida (respecto al clon) aumenta en las zonas más densas, a pesar de que en esas zonas el porcentaje del total que supone la parte subterránea es más bajo que en situaciones de baja densidad. Esto se debe a que, con el crecimiento de los clones, el número de tubérculos se mantiene, mientras que las hojas se producen anualmente en la estación favorable. En las zonas más densas los rodales son más viejos y mayores; en consecuencia, tienen proporcionalmente más tubérculos.

En resumen, los rodales que ocupan las zonas más densas tienen un porcentaje de parte aérea superior y existe una tendencia hacia una superficie foliar relativa mayor. Es decir, los individuos funcionales de las zonas más densas tienen proporcionalmente más estructuras no perdurables que contribuyen al mantenimiento y crecimiento del aparato radicular. Por su parte, los tubérculos tienden a ser relativamente más largos en las zonas menos densas en NARA, mientras que en MOAN es al revés.

El porcentaje del total del clon que supone la parte subterránea es independiente del tamaño de dicho clon o del número de individuos funcionales que lo componen, pero está relacionado con otros factores. Su valor se incrementa en las zonas menos densas y en clones en que algún individuo se reproduce sexualmente. En este último caso, además, la biomasa relativa de las estructuras radiculares sí se incrementa con el tamaño del clon. Así, todo parece indicar que el mayor porcentaje de biomasa subterránea se da en aquellos clones que están sometidos a menor estrés, probablemente debido a que en la estación presente se ha favorecido el crecimiento radicular y la producción de nuevos tubérculos. Éstos, además de estructuras de reserva, pueden ser interpretados como módulos de reproducción vegetativa o bien como renuevo de los que están siendo utilizados en el proceso de reproducción sexual cuando se da el caso.

Por otra parte, en MOAN, donde la competencia por la ocupación del espacio subterráneo es mayor, el IC es menor que en NARA, donde no parecen existir obstáculos al desarrollo modular. En MOAN-AD, la ocupación del espacio es tan intensa que el crecimiento de los tubérculos se debe más a incrementos en longitud que a su engrosamiento, el cual se vería dificultado por la proximidad de otros módulos, tanto del mismo rodal como de otros. En estas condiciones es más importante el mantenimiento de la biomasa y más eficaz aquel balance de recursos que permita la multiplicación vegetativa. Por el contrario, la eficacia biológica de la producción de semillas es cuestionable, ya que en estas zonas prácticamente no hay plántulas (los individuos de una o dos hojas de la figura 1 en las zonas de alta densidad se deben casi todos a la multiplicación vegetativa), existen mecanismos florales que promueven la alogamia (OBESO & VILLALBA, en preparación) y la dispersión de estas semillas probablemente está muy limitada, ya que es autócora (VANDER PIJL, 1982). Véase también lo dicho por LOEHLE (1987), sobre las posibles desventajas de la producción de semillas en plantas clonales. Esto explicaría el hecho de que no se reproduzcan todas las plantas mayores de 10-12 hojas.

Por el contrario, en las zonas de baja densidad—más recientemente colonizadas— es más frecuente el establecimiento de plántulas, normalmente en los bordes de las poblaciones (fig. 1). En tales condiciones, las plántulas potenciarán el

desarrollo modular de su sistema radicular hasta alcanzar el tamaño mínimo para la reproducción sexual; el IC relativo, que sería una medida de esfuerzo de crecimiento vegetativo, es mayor en rodales pequeños que en clones de mayor tamaño. Entonces, la producción de semillas sí incrementa su eficacia biológica. Pero la proporción de recursos invertidos en reproducción sexual está limitada a su vez por los recursos disponibles (STEPHENSON, 1981). Esto se ha demostrado en MOAN mediante experimentos de defoliación del 50% de la superficie foliar de individuos funcionales. Los individuos defoliados producen menos semillas que los controles ( $F = 21,54$  g.l. = 1,68  $p < 0,0001$ ). En cuanto a los recursos almacenados en los tubérculos, también desempeñan un papel importante en el proceso sexual; parecen intervenir en la fase de fructificación, cuando la senescencia foliar ya se ha producido. De este experimento se concluye que la pérdida de recursos asimilables debida a la defoliación afecta a la proporción de recursos disponibles para la producción de semillas. La dirección del flujo de recursos asimilados es hojas-tubérculos-estructuras reproductivas. Así, ante una limitación de recursos, parece favorecerse el desarrollo vegetativo, mientras que la reproducción sexual solo se inicia cuando el gasto no afecte a la supervivencia vegetativa. Por eso, la reproducción repetida anualmente es muy rara a nivel de individuo funcional; la mayoría de los individuos que presentan en el rizoma restos del escape del año anterior no producen otro escape en la temporada. Este fenómeno también es conocido en la mayoría de las plantas perennes (HARPER & WHITE, 1974).

En resumen, los clones de pequeño tamaño (jóvenes) que crecen en áreas de baja densidad favorecerán el establecimiento y la ocupación del espacio, los clones grandes (adultos) se reproducen sexualmente siempre que dispongan de recursos almacenados suficientes. En las áreas densas disminuye la reproducción sexual, favoreciéndose la multiplicación vegetativa (el IC relativo disminuye menos con el tamaño en estas áreas más densas, fig. 3) como sistema más competitivo y que, por tanto, incrementa la eficacia biológica del clon, unidad genética que se propaga (COOK, 1979).

#### AGRADECIMIENTOS

Elena Az de Arcaya, J. R. Jiménez y, en especial, Nuria Blanco nos ayudaron en la recogida de las muestras y con las medidas de los ejemplares.

#### REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABRAHAMSON, W. G. (1980). *Demography and vegetative reproduction*. In: O.T. Solbrig (ed.), *Demography and evolution in plant populations*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- BARKAHM, J. P. (1980). Population dynamics of the wild daffodil (*Narcissus pseudonarcissus*). I. Clonal growth, seed reproduction, mortality and the effects of density. *J. Ecol.* 68: 607-633.
- BOSTOCK, S. J. & R. A. BENTON (1979). The reproductive strategies of five perennial compositae. *J. Ecol.* 67: 91-107.
- COOK, R. E. (1979). Asexual reproduction: A further consideration. *Amer. Naturalist* 113: 769-772.
- CRONQUIST, A. (1981). *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia Univ. Press, New York.
- DAFNI, A., D. COHEN, & I. NOY-MEIR, (1981). Life-cycle variation in geophytes. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68: 652-660.

- DIXON, W. J. (ed.) (1983). *BMDP statistical software*. Univ. California Press. Berkeley.
- HARPER, J. L. (1977). *The population biology of plants*. Academic Press. London.
- HARPER, J. L. (1981). The concept of population in modular organisms. In: R. M. May (ed.), *Theoretical ecology*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- HARPER, J. L. & J. WHITE (1974). The demography of plants. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 5: 419-463.
- HERRERA, J. (1988). Reproducción sexual y multiplicación vegetativa en *Arisarum simorrhinum* Durieu (*Araceae*). *Lagascalia* 15: 25-41.
- HICKMAN, J. C. & L. F. PITELKA (1975). Dry weight indicates energy allocation in ecological strategy analysis of plants. *Oecol., Berlin* 21: 117-121.
- HOLLER, L. C. & W. G. ABRAHAMSON (1977). Seed and vegetative reproduction in relation to density in *Fragaria virginiana* (*Rosaceae*). *Amer. J. Bot.* 64: 1003-1007.
- LOEHLE, C. (1987). Partitioning of reproductive effort in clonal plants: a benefit-cost model. *Oikos* 49: 199-208.
- OHLSON, M. (1989). Size-dependent reproductive effort in three populations of *Saxifraga hirculus* in Sweden. *J. Ecol.* 76: 1007-1016.
- STEPHENSON, A. G. (1981). Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 12: 253-279.
- TUOMI, J. & T. VUORISALO (1989). What are the units of selection in modular organisms? *Oikos* 54: 227-233.
- VAN DER PIJL, L. (1982). *Principles of dispersal in higher plants*. Springer-Verlag. Berlin.
- WEINER, J. & O. T. SOLBRIG (1984). The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations. *Oecol., Berlin* 61: 334-336.
- WHITE, J. (1979). Plant as a metapopulation. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 10: 109-145.

*Aceptado para publicación: 26-IX-1990*