



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO**

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

***“Lupinus (Leguminosae: Papilionoideae):
variabilidad morfológica vegetal y del
perianto”***

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

BIÓLOGO

PRESENTA

RAÚL RODRIGO CÓRDOVA ANDRADE

DIRECTORA DE TESIS

DRA. SANDRA LUZ GÓMEZ ACEVEDO

LOS REYES IZTACALA, TLALNEPANTLA,
ESTADO DE MÉXICO, 2022





Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Agradecimientos

Al Prof. Luis Sotelo, al Prof. Abdías, al Mtro. Marcial García, a la Dra. María Suárez, a la Dra. Ana Contreras, al Dr. Víctor Salazar y al Dr. Francisco Rivera, tanto por sus correcciones como comentarios. Especialmente a la Biol. Daniela Rico y a la Dra. Sandra Gómez por toda su guía y paciencia en la elaboración de este trabajo.

ÍNDICE

RESUMEN.....	4
INTRODUCCIÓN	5
Familia Leguminosae	5
Subfamilia Papilionoideae.....	8
Tribu Genisteae.....	10
Género <i>Lupinus</i>	11
Variabilidad fenotípica.....	15
Análisis de componentes principales	17
JUSTIFICACIÓN	19
OBJETIVO GENERAL	20
OBJETIVOS PARTICULARES.....	20
HIPÓTESIS.....	21
MATERIALES Y MÉTODO	21
Identificación de caracteres que expliquen la variabilidad fenotípica	25
RESULTADOS	26
Caracteres vegetativos.....	26
1.- Hábito de crecimiento	26
2.- Altura	26
3.- Número máximo de folíolos.....	27
4.- Forma del folíolo.....	28
5.- Largo del folíolo.....	28
6.- Ancho del folíolo	28
Caracteres del arreglo floral	30
7.- Arreglo floral.....	30
8.- Longitud del arreglo	30
Caracteres del perianto	31
9.- Labio superior del cáliz.....	31
10.- Labio inferior del cáliz.....	31
11.- Largo del labio inferior del cáliz	32
12.- Largo del estandarte	33

13.- Ancho del estandarte	33
14.- Largo de las alas	33
15.- Ancho de las alas	33
16.- Color del estandarte	35
17.- Color de las alas	35
Análisis de Componentes Principales	36
DISCUSIÓN	40
Tipo de hábito y altura	40
Número máximo, forma y medidas del folíolo	42
Arreglo floral e Inflorescencia	44
Cáliz	46
Corola	47
Análisis de componentes principales	49
CONCLUSIONES	51
REFERENCIAS	52

RESUMEN

El género *Lupinus* (tribu Genisteae, subfamilia Papilionoideae, familia Leguminosae) es el más diverso de su tribu, con aproximadamente 275 especies, lo que implica una gran variación morfológica. Investigaciones previas se han centrado en una perspectiva filogenética, empleando principalmente caracteres moleculares, con pocas observaciones en caracteres morfológicos; por lo que el objetivo principal del presente trabajo fue identificar la diversidad morfológica del género, empleando como herramienta un análisis de componentes principales (PCA). Se consideraron tres grupos, 1) Grupo externo; 2) *Lupinus* del Viejo Mundo y 3) *Lupinus* del Nuevo Mundo. Se construyó una base de datos con 115 especies en total, de las cuales se consideraron 17 caracteres morfológicos; seis vegetativos, dos del arreglo floral y nueve del perianto. Los resultados obtenidos indican que las especies de *Lupinus* en el Nuevo Mundo muestran una mayor diversidad de caracteres vegetativos y florales en contraste con los otros dos grupos. El análisis de PCA indica que la mayor cantidad de variación, se explica por medio de caracteres vegetativos, los cuales son la altura de la especie, largo y ancho del folíolo. Aunque los caracteres florales no resultaron significativos, se encontraron tendencias en cuanto al color del perianto, el cual es blanco o amarillo (93.3%) en el Grupo externo. Mientras que en *Lupinus*, además de esos colores, el perianto puede ser de dos colores, o presentar tonalidades rojos - rosados o azul - moradas, resaltando que esta última se presenta en mayor proporción en las alas (81.3%) y en el estandarte (50.5%) de las especies del Nuevo Mundo. Finalmente, la amplia variabilidad encontrada en *Lupinus* del Nuevo Mundo, tanto en caracteres vegetativos como florales, puede ser producto de la diversificación del género en el continente Americano.

INTRODUCCIÓN

Describir la variación natural de las especies, así como investigar las causas o consecuencias de esta, son objetivos inmersos en la taxonomía y sistemática (Haider, 2018). De manera que, conocer su variabilidad ayuda a definir caracteres taxonómicos diagnósticos pero también contribuye al conocimiento de los taxones y su aprovechamiento (Gutiérrez et al. 2012; Romero-Rangel y Rojas-Zenteno, 2019). En el caso de las angiospermas, este grupo es ampliamente diverso puesto que alberga 290, 000 especies aproximadamente, distribuidas en 223 familias (Angiosperm Phylogeny Website, 2017; Ramírez-Barahona et al. 2020). Sin embargo, aquellas que cuentan con mayor número de especies son Asteraceae, Orchidaceae y Leguminosae (Rodríguez-Riaño et al. 1999). Dentro de esta última, el género *Lupinus* ha representado un reto de trabajo dado el alto grado de plasticidad fenotípica entre sus especies e inclusive entre otros géneros cercanos a este (Wolko et al. 2011).

Familia Leguminosae

Dentro del Orden Fabales, la familia Leguminosae Juss. (o también conocida como Fabaceae Lindl.) contiene especies de suma importancia por su papel económico y alimenticio, así como por su riqueza biológica (Rodríguez y Gámez, 2010). Posee cerca de 770 géneros y 19,500 especies (Azani et al. 2017), aunque el Angiosperm Phylogeny Website (2017) considera 766 géneros y 19,580 especies. La familia se compone de hierbas, arbustos, árboles, enredaderas o lianas, algunas especies presentan nódulos y dentro de estos, se encuentran bacterias fijadoras de nitrógeno del género *Rhizobium* (Judd et al. 2016; Angiosperm Phylogeny Website, 2017).

Las características morfológicas que diferencian a esta familia de otras en el orden son: 1) las hojas, 2) el pulvínulo y 3) el tipo de fruto (Judd et al. 2016). Las hojas son alternas, compuestas, dos veces pinnadas, palmaticompuestas, trifoliadas o unifoliadas, con el margen entero u ocasionalmente aserrado (Judd et al. 2016). El pulvínulo se presenta en hojas o folíolos mostrando movimientos

lentos, con estípulas presentes, inconspicuas y algunas veces formando espinas (Angiosperm Phylogeny Website, 2017). El fruto es de tipo legumbre, pero también y en pocas ocasiones se encuentra en forma de samara como en el caso de *Luckowcarpa gunnii* (Martínez, 2018), aquenio, drupa, baya, incluso vaina, la cual es indehisciente. Las semillas poseen una testa dura, a veces arilada, el embrión es curvo y con una falta de endospermo (Judd et al. 2016; Angiosperm Phylogeny Website, 2017).

Adicionalmente, la fórmula floral en esta familia indica lo siguiente: la simetría puede ser de tipo zigomorfa o actinomorfa (en pocas ocasiones asimétrica), cáliz con cinco sépalos, corola con cinco pétalos, androceo de entre diez estambres o más como en la subfamilia Caesalpinioideae. El gineceo es súpero y con un solo carpelo (Judd et al. 2016).

Después de la familia Poaceae, la familia Leguminosae es la segunda familia de mayor importancia económica, ya que algunos géneros poseen un valor alimenticio como: *Arachis* (cacahuate), *Cicer* (garbanzo), *Glycine* (soya), *Lens* (lenteja), *Phaseolus* (frijol), *Pisum* (guisantes). Sin embargo, la familia también cuenta con géneros considerados altamente venenosos como *Abrus* y *Astragalus*, de utilidad forrajera o para nutrir el suelo con nitrógeno (*Medicago*, *Melilotus*, *Trifolium*, *Vicia*) u ornamentales (*Acacia*, *Albizia*, *Bauhinia*, *Calliandra*, *Cassia*, *Cersis*, *Cytisus*, *Delonix*, *Erythrina*, *Laburnum*, *Lupinus*, *Mimosa*) (Judd et al. 2016).

La familia Leguminosae es cosmopolita y dentro de los biomas en los que se encuentran destacan cuatro principales, siendo: 1) zonas áridas con tolerancia al fuego, (1946 especies), 2) zonas de pastizales afines a la sabana (3655 especies), 3) zonas de bosque tropical lluvioso (1084 especies) y 4) zonas templadas de los hemisferios Norte o Sur (7120 especies) (Yahara et al. 2013). La proporción de leguminosas en un área en particular varía dependiendo del bioma en el que se encuentre, proveyendo así un indicador para la composición de un ecosistema (Yahara et al. 2013).

Una característica interesante de la familia Leguminosae es que muchas especies son nativas de un bioma árido, por lo que presentan adaptaciones para tolerar el estrés hídrico y salino. Las adaptaciones que presentan algunas especies son: un sistema radical profundo, alta relación entre biomasa radical y aérea, presencia de espinas, tallos fotosintéticos, potencial para conservación de recursos, elevada tasa de crecimiento, corteza gruesa en tallo y raíz, cierre de estomas para reducir la pérdida de agua, capacidad para adelantar floración y reproducción antes de periodos con intensa sequía, presenta hojas perennifolias, duras, con ceras, pilosas, aunque probablemente la adaptación que más le permite encontrarse en muchos ambientes es la simbiosis con rizobios en los nódulos de las raíces y que permiten la fijación de nitrógeno atmosférico favoreciendo así la supervivencia de las especies incluso en ambientes perturbados donde otras plantas no pueden crecer o establecerse (Bianco y Cenzano, 2018).

La familia Leguminosae ha pasado por numerosas revisiones filogenéticas en relación con los niveles taxonómicos de subfamilias, tribus, géneros y especies (Azani et al. 2017). Durante mucho tiempo la familia Leguminosae se encontraba subdividida en tres subfamilias: Caesalpinioideae DC, Mimosoideae DC y Papilionoideae DC, sin embargo, mediante un estudio molecular reciente se consideró la división en seis subfamilias: Cercidoideae, Detarioideae, Duparquetioideae, Dialioideae, Caesalpinioideae (la cual incluye a la anterior Mimosoideae como un clado) y Papilionoideae (Azani et al. 2017).

Subfamilia Papilionoideae

Es el grupo más diverso de la familia Leguminosae con 41 tribus, 503 géneros y 14,000 especies, pero a pesar de que su distribución es cosmopolita, muchas especies se ubican en climas templados y en menor medida tropicales (Owolabi y Adedeji, 2016). Dentro de su hábito de crecimiento se pueden apreciar árboles, arbustos o hierbas, estas con crecimiento erecto o rastrero, lianas o enredaderas frecuentemente inermes (Rzedowski y Rzedowski, 1979). Las hojas son compuestas, en su mayoría paripinnadas, imparipinnadas o hasta palmaticompuestas pero nunca bipinnadas. Según la cantidad de folíolos pueden ser unifoliadas, trifoliadas, raramente bi o tetrafoliadas, inclusive con un número mayor de folíolos. Algunas especies tienen pulvínulo y los folíolos pueden estar alternos u opuestos entre sí. La mayoría de las especies de esta subfamilia presenta asociaciones con rizobios (Rzedowski y Rzedowski, 1979; Azani et al. 2017).

El arreglo floral que pueden tener las flores puede ser en solitario o encontrarse en inflorescencias racimosas, pseudoracimosas, panículas, raramente en capítulos o espigas (Rzedowski y Rzedowski, 1979). La flor en esta subfamilia es hermafrodita, raramente unisexual y tiene una simetría zigomorfa, y en casos raros es asimétrica. El perianto es pentámero, es decir, consta de cinco sépalos y cinco pétalos (Rzedowski y Rzedowski, 1979). El cáliz es gamosépalo, lo que quiere decir que está fusionado. Hay que recalcar que la corola tiene una forma papilionada (amariposada), lo cual es una característica distintiva de la mayoría de los géneros de esta subfamilia (Azani et al. 2017). En el caso de los pétalos, estos son desiguales y tienen una nomenclatura particular: 1) estandarte, que corresponde al pétalo medio y es el más visible; 2) las alas, que son dos pétalos laterales, y 3) la quilla, la cual está integrada por la fusión de los dos pétalos inferiores, mismos que cubren al androceo y al gineceo. El androceo consta generalmente de diez estambres; las anteras son uniformes o dimórficas, con dehiscencia longitudinal y el polen puede ser tricolporado, tricolpado o triporado. El gineceo es por lo general unicarpelar y unilocular. El fruto es una legumbre que puede ser dehiscente o indehiscente (Figura 1) (Rzedowski y Rzedowski, 1979; Owolabi y Adedeji, 2016; Azani et al. 2017).

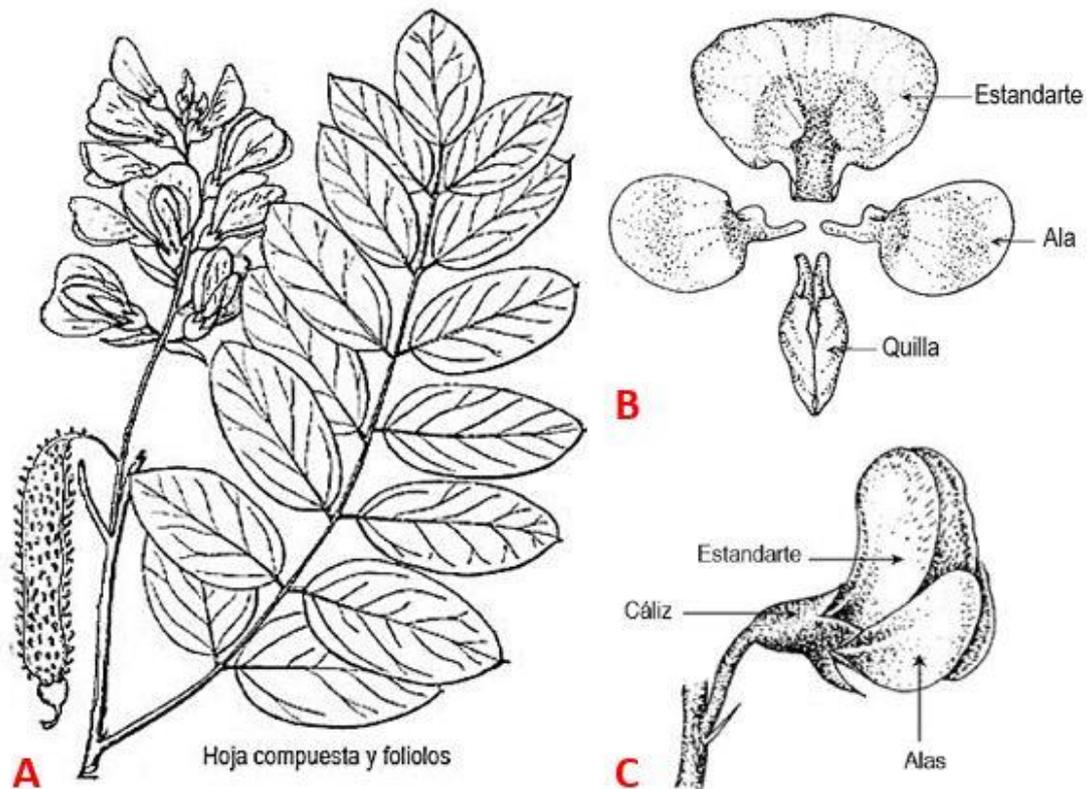


Figura 1. Esquema que ilustra las estructuras morfológicas en la subfamilia Papilionoideae como hojas, inflorescencia y fruto (A), y las partes de la flor (B y C). Tomado de: Elpl's, 2021 (A) y Universidad Politécnica de Valencia, 2021 (B y C).

Desde Rodríguez-Riaño et al. (1999), se resaltó que la subfamilia Papilionoideae presenta una corola altamente especializada, por lo que esta sinapomorfía la distingue del clado Mimosoideae que posee una simetría actinomorfa y también de la subfamilia Caesalpinioideae que tiene flores zigomorfas pero no papilionáceas (Cardoso et al. 2012). Estas características se ven apoyadas por análisis filogenéticos como el de Azani et al. (2017), en el que se aprecia cómo la rama de Papilionoideae diversificó después de que las otras subfamilias lo hicieran. En este trabajo también se muestra que Caesalpinioideae está más relacionada con esta subfamilia y que morfológicamente, aquellos géneros de papilionoideas basales como los de las tribus Swartzieae y Sophoreae no exhiben los rasgos de una corola papilionácea, sino que en su lugar, tienen una simetría actinomorfa como en Caesalpinioideae (Cardoso et al. 2012).

Tribu Genisteae

Esta es una de las tribus más diversas en la familia Leguminosae, con 25 géneros y 628 especies (Cardoso et al. 2013). La mayoría de estas taxa tienen una preferencia por climas templados aunque hay especies de *Lupinus* que crecen bajo temperaturas tropicales (Stepkowski et al. 2018). Los integrantes de esta tribu prosperan a través de un gran rango altitudinal, así como de hábitats que van desde dunas costeras, matorrales, praderas hasta bosques (Stepkowski et al. 2018). Se distribuyen en América, África, Europa, además de que se considera a la región del Mediterráneo como un centro de diversificación (Ainouche et al. 2003).

Esta tribu comprende arbustos, hierbas y raramente árboles, espinosos o inermes, caducifolios o perennifolios. Las hojas pueden presentar o no estípulas, sin pulvínulos o raramente con estos, pecioladas o sentadas, unifoliadas, bifoliadas, trifoliadas e incluso con más de cinco folíolos (Castroviejo et al. 1993).

Por el lado de las estructuras reproductivas, las flores pueden ser solitarias o estar agregadas en racimos. Generalmente no hay néctar en las flores, sin embargo, raramente algunas especies lo presentan (Castroviejo et al. 1993). La coloración de la flor es generalmente amarilla, aunque también puede ser blanca, azulada o rosada. El androceo es monadelfo, de filamentos cilíndricos con anteras ovoideas o subcilíndricas, alternativamente dorsifijas o basifijas (Castroviejo et al. 1993). En el gineceo hay de dos a 45 rudimentos seminales, con un estilo cilíndrico, arqueado, rara vez ensanchado en la parte superior, por su parte, el estigma es seco o húmedo, crestado o en pincel (Castroviejo et al. 1993).

Una tribu muy cercana filogenéticamente a Genisteae es Crotalariaeae, y se ha estimado que la separación de ambas tribus se llevó a cabo en el Eoceno hace cerca de 41 millones de años (Lavin et al. 2005). Posteriormente, se formaron dos linajes basales, el primero formado por *Dichilus* - *Melolobium* - *Polhillia* y el segundo por *Argyrolobium* en el sur de África, para después, pasar al norte del mismo continente donde aparecieron *Lupinus* y *Adenocarpus* (Stepkowski et al. 2018).

Género *Lupinus*

El género *Lupinus* comprende aproximadamente 267 especies (Drummond et al. 2012), aunque este número no está bien definido. Autores como Kurlovich (2002), mencionan cerca de 1000 especies; Parr et al. (2014), enumera 470 especies; Bermúdez-Torres et al. (2015), señalan que el número de especies ha variado desde 200 hasta 500 y recientemente, el Angiosperm Phylogeny Website (2017), indica 275 especies establecidas.

La distribución se divide en dos grupos: 1) las especies que se encuentran en el Viejo Mundo, particularmente en la región del Mediterráneo así como el Norte y Este de África y 2) aquellas presentes en el Nuevo Mundo, en el Norte y Sur de América (Eastwood y Hughes, 2008; Bermúdez-Torres et al. 2015).

La menor diversidad de especies se encuentra en el Viejo Mundo, puesto que está restringida a 12 o 18 especies anuales que se diferencian entre sí en dos grupos, uno con semillas rugosas y otro con semillas lisas (Office of the Gene Technology Regulator, 2013; Bermúdez-Torres et al. 2015). En contraste, el resto de toda la diversidad restante pertenece al Nuevo Mundo mostrando especies poco definidas que vuelve a este grupo taxonómicamente difícil. También se ha sugerido que podría tratarse de especies polimórficas dada la plasticidad fenotípica que exhiben los caracteres (Office of the Gene Technology Regulator, 2013).

El origen del género *Lupinus* se ubica en el Oligoceno hace aproximadamente 16 ± 5 millones de años, sugiriendo a Europa como su centro de origen (Bermúdez-Torres et al. 2015). Considerando lo anterior y debido a que el Nuevo Mundo representa un centro de diversificación (Eastwood y Hughes, 2008), se propuso que la dispersión del género fue a través de la deriva de Bering durante las últimas glaciaciones (Bermúdez-Torres et al. 2015). Sin embargo, dada la ausencia del género en Asia se ha planteado la posibilidad de que el paso fuera por el puente terrestre del Atlántico Norte (Tiffney y Manchester, 2001).

Las especies de este género se caracterizan por fijar nitrógeno, en asociación con bacterias de los géneros *Bradyrhizobium*, *Ochrobactrum*, *Phyllobacterium* y *Rhizobium* (Wolko et al. 2011; Stepkowski et al. 2018). Esta relación simbiótica entre bacterias y plantas es relevante para la agricultura considerando que los cultivos de *Lupinus* a los que se les nutre con el nitrógeno fijado por estas bacterias producen una cantidad de biomasa similar al de cultivos alimentados con fertilizantes altos en nitrógeno (Wolko et al. 2011). Asimismo, las especies con gran contenido proteico, potencial agropecuario y que puedan preservar el ambiente han ganado interés en años recientes, de ahí que especies como *L. mutabilis*, *L. angustifolius*, *L. albus*, *L. luteus*, etc. hayan sido domesticadas y usadas como alimento humano (Wolko et al. 2011; Gulisano et al. 2019).

Por otra parte, en este género se encuentran metabolitos secundarios principalmente alcaloides y su concentración varía de acuerdo a la estructura de la planta. Por ejemplo en *L. luteus* las semillas contienen entre 1 - 4%, mientras que en la materia seca varía del 0.2 a 0.5%. Es importante resaltar que aún cuando estos metabolitos son considerados antinutritivos, no se necesita aplicar un tratamiento de calor para inactivar dichos compuestos, a diferencia de otras leguminosas como la soya (Wolko et al. 2011).

Si bien los alcaloides pueden ser tóxicos y esto ha limitado el cultivo de muchas especies de *Lupinus* con fines alimenticios, aquellas especies domesticadas poseen características nutrimentales útiles (Gulisano et al. 2019). Tal es el caso de *L. mutabilis* dado que sus semillas cuentan con un gran porcentaje de proteína (44%) y de aceite (18%), además de que están desprovistas de almidón, sus principales carbohidratos son oligosacáridos, contienen la mayoría de aminoácidos esenciales, así como fibra dietética y ácidos grasos (Gulisano et al. 2019).

En cuanto a la morfología, son plantas herbáceas, raras veces arbustos, anuales o perennes, inermes y pelosas. Los tallos pueden ser erectos, solitarios, cespitosos o ramificados con hojas alternas, estipuladas, largamente pecioladas y sin pulvínulo (Rzedowski y Rzedowski, 1979). Las hojas también son palmaticompuestas, que poseen entre cinco y diez folíolos. La forma de estas

estructuras puede ser linear u oblanceolada y con un margen entero (Rzedowski y Rzedowski, 1979; Castroviejo et al. 1993).

La inflorescencia es un racimo erecto con flores dispersas o agrupadas en verticilos a lo largo del eje. La simetría de las flores es zigomorfa. El cáliz es fuertemente bilabiado, dividido casi hasta la base, además de mostrarse entero o lobulado y puede presentar o no pubescencia (Rzedowski y Rzedowski, 1979). La corola presenta la morfología típica de la subfamilia, constituida por el estandarte, las alas y la quilla. Su coloración es muy variada, incluyendo el color azul, morado, rosa, rojo, amarillo, blanco y ocasionalmente con una mancha en el centro debajo del estandarte (Kurlovich, 2002). El androceo está formado por diez estambres monadelfos con anteras dimórficas. El gineceo es unicarpelar y tiene de cuatro a doce óvulos. El fruto es una legumbre dehiscente (Figura 2) (Rzedowski y Rzedowski, 1979; Castroviejo et al. 1993; Kurlovich, 2002).

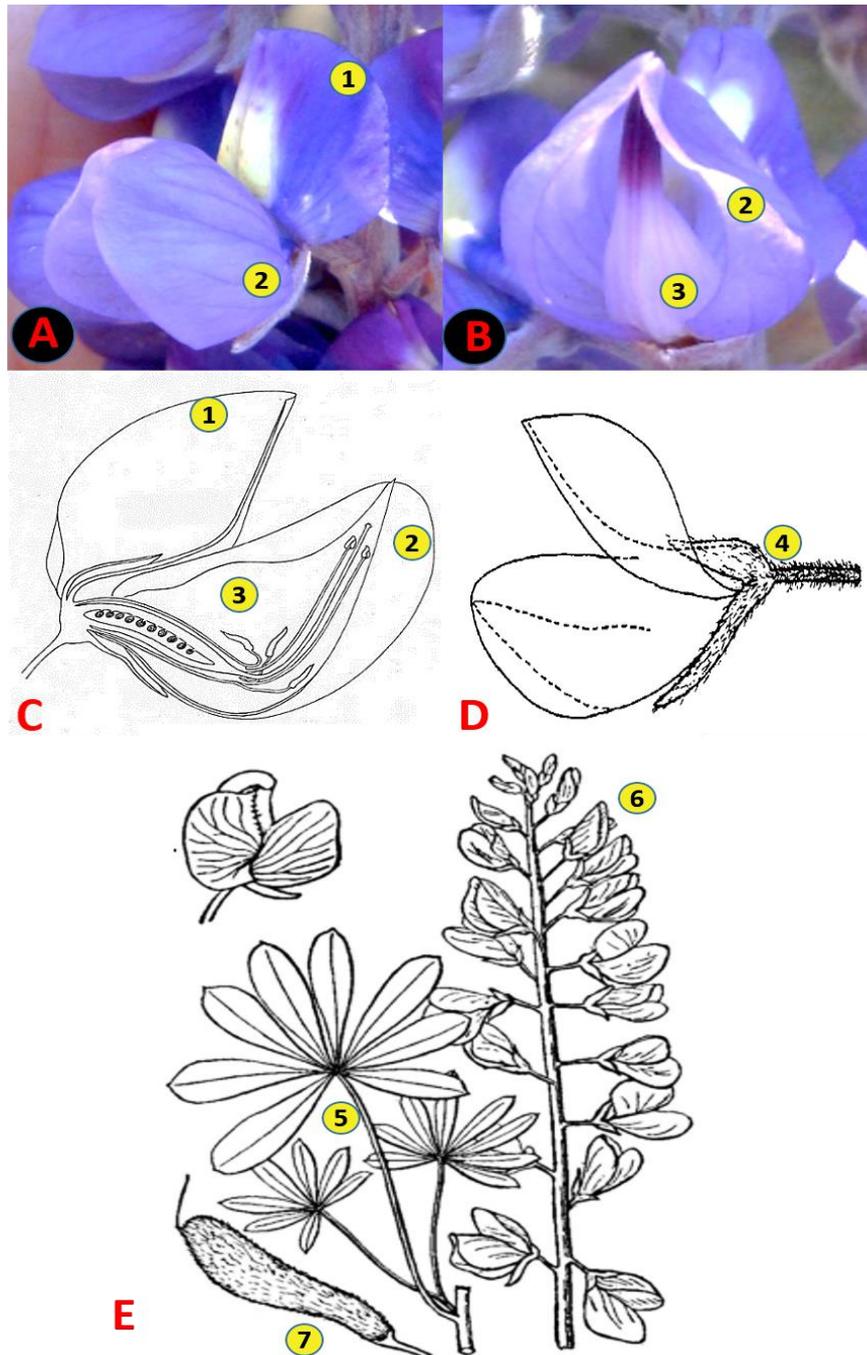


Figura 2. Flor de *Lupinus* sp. A: Vista lateral donde se aprecian el estandarte (1) y las alas (2). B: Vista desde un ángulo inferior mostrando las alas (2) y la quilla (3). C y D: Diagramas en vista lateral mostrando la parte interna (C) y externa (D) de una flor. Se muestran los estambres y el ovario (3), así como el labio superior e inferior del caliz (4) E: Esquema de una planta, mostrando las hojas palmaticompuestas (5), una inflorescencia racimosa (6) y un fruto (7). Tomado de: Chester, 2010 (A y B), Mackean, 2021 (C), Rzedowski y Rzedowski, 1979 (D) y Office of the Gene Technology Regulator, 2013 (E).

Tradicionalmente, las flores de la subfamilia Papilionoideae y por consecuencia de *Lupinus*, son frecuentemente polinizadas por himenópteros, como especies de los géneros *Apis* sp. y *Bombus* sp. (Williams, 1987). La recompensa floral que ofrece *Lupinus* es el polen y aunque se ha dicho que el género carece de néctar como recompensa, se han visto abejas colectando néctar de *L. angustifolius* o *L. luteus* (Williams, 1987). Aunque no hay trabajos que señalen específicamente los polinizadores de cada especie en *Lupinus*, Williams (1987), menciona a *Apis mellifera*, *Bombus* sp, *Xylocopa virginica virginica*, *Anthophora ursina* y *Tetralonia dubitata* como polinizadores de *L. angustifolius*, *L. albus*, *L. mutabilis* y *L. luteus*.

En otro trabajo similar, Willow et al. (2017), observaron que poblaciones introducidas de *L. nootkatensis* eran polinizadas por especies de insectos nativos, coincidentemente miembros de la familia Apidae como *Bombus jonellus*, *B. lucorum*, *B. hypnorum*, *B. hortorum* y *Apis mellifera* polinizaban tanto plantas nativas como a *L. nootkatensis*.

Variabilidad fenotípica

El estudio de la variabilidad fenotípica adquiere una mayor relevancia cuando se trata de grupos con un mayor número de especies, en donde puede apreciarse toda una gama de caracteres (Le Roux y Van Wyk, 2012). Para la familia Leguminosae se han realizado algunos estudios de este tipo, enfocados principalmente a los caracteres florales, por ejemplo, Le Roux y Van Wyk (2012), disectaron y compararon flores de 211 especies pertenecientes a la tribu Crotalarieae. Encontraron que podían agruparse según los estados de carácter de los sépalos, pétalos y la disposición de las anteras. Su trabajo estuvo orientado al entendimiento en los síndromes de polinización que las flores presentaban y los cambios evolutivos por los que la morfología floral había pasado.

De igual manera, Toon et al. (2014), realizaron una reconstrucción de rasgos florales en las tribus Mirbelieae y Bossiaeeae (Fabaceae), con la que probaron si las transiciones entre los síndromes de polinización estaban relacionadas con

la diversidad de especies y la direccionalidad que estos síndromes tenían. Los autores encontraron que la melitofilia era ancestral con respecto a la ornitofilia en estos taxones. Sustentaron esto en que los linajes que habían diversificado antes presentaban este síndrome, lo que implica también una mayor diversidad de formas florales cuando los polinizadores son himenópteros en comparación con aves.

Sin embargo, para el género *Lupinus* se han realizado pocos estudios y solo uno de ellos incorpora caracteres morfológicos y químicos. Tal es el caso de Ainouche et al. (2004), en donde examinaron la posición filogenética de *Lupinus* dentro de la tribu Genisteeae mediante el uso de espaciadores transcritos internos (ITS por sus siglas en inglés) y algunos caracteres morfológicos, como la cubierta de las semillas o el número de foliolos, así como la presencia de alcaloides entre especies, aunque estos últimos no fueron puntualizados. Incluyeron 44 especies de *Lupinus* y cinco especies de las tribus Genisteeae, Thermopsideae y Crotalariaeae como grupo externo.

Asimismo, Drummond et al. (2012), evaluaron la hipótesis de múltiples radiaciones a escala intercontinental del género *Lupinus* comparando y obteniendo al mismo tiempo tres sitios donde las tasas de diversificación fueron significativamente mayores. A pesar de presentar una filogenia robusta que muestra una diferenciación entre las especies del continente Americano y del Viejo Mundo, no presentan alguna discusión sobre caracteres morfológicos.

Al mismo tiempo, Zamora-Natera y Terrazas (2012), describieron y compararon la micromorfología de la lámina foliar y del peciolo en cuatro especies de *Lupinus* que se distribuyen en México. Los autores encontraron similitudes entre ellas, como una epidermis papilosa, estomas anomocíticos y tricomas simples. Asimismo, señalan diferencias que pueden estar influenciadas por el ambiente como el tamaño del mesófilo y la abundancia de ceras epicuticulares. Los autores resaltan la importancia taxonómica de estudiar estas estructuras dadas las diferencias que hay entre especies para aportar conocimiento a la taxonomía del género.

De igual forma, hay pocos estudios que analizan la variabilidad morfológica de *Lupinus*. Lagunes-Espinoza et al. (2012), examinaron cuatro especies a través de 13 caracteres morfológicos, aplicando un análisis de componentes principales, lo que les facilitó observar la variabilidad espacial de las especies, además de su separación de acuerdo con los caracteres morfológicos cuantitativos y cualitativos. De este análisis resalta el hecho de que los tres primeros componentes principales explican el 69% de la variación morfológica, la cual es atribuida a la plasticidad fenotípica presente/necesaria para adaptarse a los diferentes ambientes y al alto grado de hibridación entre ellas.

Nevado et al. (2016), también investigaron el papel de la selección natural durante la radiación evolutiva en los *Lupinus* del Nuevo Mundo. Analizaron las secuencias del transcriptoma (RNA - seq) pertenecientes a 55 especies del género. Los autores obtuvieron una filogenia que sugiere que los *Lupinus* de Norteamérica son un grupo parafilético con respecto a los linajes mexicanos y andinos, y proponen que las especies perennes de Norteamérica representan una primera incursión en ambientes montañosos, confiriendo una preadaptación para los linajes posteriores.

Análisis de componentes principales

También conocido como PCA (Principal Component Analysis por sus siglas en inglés). Es una herramienta exploratoria usada dentro de la estadística multivariada. Su objetivo es representar visualmente, la correlación de un conjunto de observaciones y variables a través de un menor número de dimensiones (Peña, 2002). Es decir, en casos donde se presentan múltiples variables asociadas, se puede reducir el número de estas, seleccionando sólo las que expliquen un mayor porcentaje de la variabilidad total. Con esta técnica, es posible representar las observaciones en un espacio de menor dimensión al identificar algunas de esas características que expliquen la variabilidad de los datos, y al mismo tiempo, se generen variables no correlacionadas que facilitan la interpretación de los resultados obtenidos (Bussi y Ciccioni, 2015).

Un PCA frecuentemente revela relaciones entre las variables, que no se habían sospechado y por lo tanto, permite hacer interpretaciones que normalmente no resultarían. Funciona más como un intermediario que como un fin en sí mismo. Complementa investigaciones más extensas y los componentes principales resultantes pueden ser usados en regresiones múltiples o análisis de conglomerados (Johnson y Wichern, 2007).

En este sentido, los componentes principales son el primer paso para identificar las “variables latentes” que generan variabilidad en los datos. Por otro lado, transforma las variables originales, en nuevas variables que no necesariamente están relacionadas (Peña, 2002). El planteamiento del análisis inicia con la construcción de una matriz de datos en la que se ingresan los valores de las variables a analizar, donde las columnas contienen las variables y las filas los elementos. Los componentes principales obtenidos se ven influenciados por la varianza que los valores a estudiar muestran. Análogamente, el espacio de dimensión que mejor representa a los puntos está definido por los vectores propios asociados a los valores de la varianza (Peña, 2002).

Este tipo de estudios se han realizado con anterioridad en la familia Leguminosae. Cristóbal et al. (2014), caracterizaron 27 variedades de lentejas autóctonas de España al existir entre ellas dos diferentes grupos según las características de la semilla. Para su análisis midieron 15 caracteres cuantitativos y de sus resultados obtuvieron cinco componentes principales que explican el 83.7% de la variabilidad. Dentro de los caracteres morfológicos que midieron se encuentran: área foliar, altura de la planta, longitud de la legumbre, número de legumbres, flores por pedúnculo, número de folíolos, etc. Finalmente, señalan la gran variabilidad fenotípica encontrada y su importancia para un aprovechamiento agronómico.

JUSTIFICACIÓN

La variación fenotípica que se muestra entre individuos a lo largo de algún rango geográfico en una especie puede ser el resultado de diferencias genéticas y la influencia de factores ambientales. Los niveles de lluvia, temperatura ambiental o la disponibilidad de nutrientes pueden influir en la variación genética y fenotípica entre poblaciones vegetales (Arteaga et al. 2015). La documentación de la variación en los fenotipos vegetativos, reproductivos y el efecto potencial del medio ambiente sobre esta variación, permite comprender con más detalle la ecología y la historia evolutiva de las especies (Arteaga et al. 2015).

Como ha sido mencionado, el género *Lupinus* ha pasado por múltiples radiaciones en regiones del Nuevo Mundo, particularmente en Norteamérica y Sudamérica, lo que explica su amplia diversidad morfológica (Drummond et al. 2012; Nevado et al. 2016). A pesar de ello, se carece de información detallada “especie por especie” sobre los rasgos fenotípicos y su variabilidad presente en estas regiones (Drummond et al. 2012). Por lo que se hace necesaria una investigación que aborde la variabilidad de caracteres.

Todo lo anterior muestra la oportunidad de contribuir al conocimiento de los caracteres que separan a estas especies y el estudio de la variación por la que éstos han pasado. Sobre todo porque los autores que han trabajado la filogenia del grupo como Drummond et al. (2012), o Nevado et al. (2016), solo han señalado de manera puntual el cambio en la fenología y omitieron otros rasgos morfológicos relacionados con el hábito de crecimiento, las estructuras foliares, inflorescencia, el perianto así como medidas en las especies.

El PCA resulta útil para analizar la variabilidad morfológica porque además de ser una técnica de estadística multivariada, lo que conlleva poder analizar una gran cantidad de datos, tiene la habilidad de describir patrones entre las variables estudiadas (Mwirigi et al. 2009; Varthini et al. 2014). Además de que permite identificar y estudiar variaciones morfométricas entre especies o poblaciones de una misma (Romero et al. 2000; Colihueque et al. 2017). Razón por la cual se empleará en este estudio para transformar el grupo de variables relacionadas,

en un conjunto menor de variables y considerar las características morfológicas (Castro-Castro et al. 2010). Debido a lo anterior, en el presente trabajo se analizó la variabilidad morfológica del género *Lupinus* desde una perspectiva del Análisis de Componentes Principales, considerando también especies morfológicamente afines a *Lupinus*. En este sentido, se consideraron tres grupos, 1) el Grupo externo; 2) *Lupinus* del Viejo Mundo y 3) *Lupinus* del Nuevo Mundo.

OBJETIVO GENERAL

Identificar la variabilidad morfológica vegetal y del perianto que se presenta dentro del género *Lupinus* (Viejo y Nuevo Mundo) y su grupo externo, mediante un PCA, para contribuir al conocimiento de la variación morfológica dentro del género.

OBJETIVOS PARTICULARES

- 1.- Comparar los estados de carácter en rasgos vegetativos como el hábito de crecimiento y folíolos.
- 2.- Contrastar los estados de carácter presentes en rasgos de los arreglos florales tales como su disposición y longitud.
- 3.- Examinar los estados de carácter en rasgos del perianto, es decir, del cáliz y de la corola.
- 4.- Identificar los caracteres que expliquen mejor la variabilidad fenotípica, con el fin de identificar grupos de especies que compartan dichos caracteres morfológicos.

HIPÓTESIS

Dado que en el Nuevo Mundo se presenta el mayor número de especies del género *Lupinus* (debido a repetidas radiaciones evolutivas), se encontrará una mayor variabilidad en los caracteres vegetativos y del perianto en las especies pertenecientes al Nuevo Mundo en comparación con las especies del Viejo Mundo.

MATERIALES Y MÉTODO

Se realizó una base de datos sobre caracteres morfológicos (vegetativos y florales) de tres grupos principales considerados en este estudio: 1) Grupo externo, que incluye 15 especies distribuidas entre los géneros *Cytisus*, *Genista*, *Laburnum*, *Retama*, *Spartium*, *Staurucanthus* y *Ulex*; 2) Viejo Mundo: que incluye nueve especies del género *Lupinus* con distribución en Europa; y 3) Nuevo Mundo: con 91 especies de *Lupinus* que habitan el continente americano.

La información de los caracteres fue obtenida con base en descripciones reportadas en literatura especializada como Flora Fanerogámica del Valle de México (Rzedowski y Rzedowski, 1979), Flora Novo - Galiciana (McVaugh, 1987), Species lupinorum (Smith, 1948), así como de sitios electrónicos tales como Tropicos ®, JSTOR Global Plants, Biodiversity Heritage Library, www.asturnatura.com, www.floravascular.com, www.floraiberica.es, <https://ucjeps.berkeley.edu/> y <https://eol.org/>. En caso de que las descripciones no detallaran alguna estructura en particular, se consultaron ejemplares de herbarios virtuales en <https://tropicos.org> y <http://www.plantsoftheworldonline.org>.

Con base en las descripciones consultadas, se pudo acceder a 17 caracteres morfológicos en total, seis de ellos en referencia a la parte vegetativa, y 11 a la parte floral. De los caracteres vegetativos, dos están relacionados con el hábito o forma de crecimiento, y los cuatro restantes a los folíolos. Los caracteres florales incluyen dos respecto al arreglo floral y los otros nueve a características del perianto solamente. Es importante resaltar que no se lograron conseguir

descripciones relevantes en torno al androceo y gineceo, dado que la mayoría de la literatura consultada solo menciona que estas especies poseen 10 estambres, y respecto al gineceo no mencionan diferencias específicas.

Cabe señalar que algunas descripciones indicaban un hábito de crecimiento denominado sufruticoso, que se define como un tallo de pequeña altura y cuyo tronco es completamente leñoso en su porción inferior pero herbáceo en el resto (Ramírez y Goyes, 2004). A pesar de esto, en la presente investigación solo se usaron los estados de carácter herbáceo, arbustivo y arbóreo para el hábito de crecimiento propuestos por Dansereau (1951), porque simplifica la definición de estos estados de carácter.

Los caracteres considerados en este estudio son: 1) hábito de crecimiento; 2) altura de la especie; 3) número máximo de folíolos; 4) forma del folíolo; 5) largo del folíolo; 6) ancho del folíolo; 7) arreglo floral; 8) tamaño del arreglo; 9) labio superior del cáliz; 10) labio inferior del cáliz; 11) largo del labio inferior del cáliz; 12) largo del estandarte; 13) ancho del estandarte; 14) largo de las alas; 15) ancho de las alas; 16) color del estandarte; 17) color de las alas (Tabla 1).

Tabla 1. Caracteres y estados de carácter considerados para las especies estudiadas

Carácter	Estados de carácter
1.- Hábito de crecimiento.	1) Herbáceo, 2) Arbustivo, 3) Arbóreo.
2.- Altura de la especie en centímetros.	1) 2 - 15, 2) 16 - 50, 3) 51 - 150, 4) Más de 150.
3.- Número máximo de folíolos.	1) 1 - 3, 2) 4 - 8, 3) Más de 8.
4.- Forma del folíolo.	1) Linear, 2) Elíptica, 3) Lanceolada, 4) Oblanceolada, 5) Obovada.
5.- Largo del folíolo en milímetros.	1) 3 - 40, 2) 41 - 80, 3) Más de 80.
6.- Ancho del folíolo en milímetros.	1) 0.3 - 6, 2) 7 - 12, 3) Más de 12.
7.- Arreglo floral.	1) Solitarias, 2) Racimos, 3) Espigas, 4) Inflorescencia terminal.
8.- Longitud del arreglo en centímetros.	1) 1 - 15, 2) 16 - 30, 3) Más de 30, 4) No aplicable.

9.- Labio superior del cáliz.	1) Entero, 2) Bilobulado.
10.- Labio inferior del cáliz.	1) Entero, 2) Bilobulado, 3) Trilobulado.
11.- Largo del labio inferior del cáliz en milímetros.	1) 1 - 6, 2) 7 - 12, 3) Más de 12.
12.- Largo del estandarte en milímetros.	1) 1 - 10, 2) 11 - 20, 3) Más de 20.
13.- Ancho del estandarte en milímetros.	1) 1 - 8, 2) 9 - 18, 3) Más de 18.
14.- Largo de las alas en milímetros.	1) 1 - 7, 2) 8 - 15, 3) Más de 15.
15.- Ancho de las alas en milímetros.	1) 1 - 7, 2) 8 - 15, 3) Más de 15.
16.- Color del estandarte.	1) Amarillo, 2) Blanco, 3) Azul-morado, 4) Rojo-rosado, 5) Bicolor
17.- Color de las alas.	1) Amarillo, 2) Blanco, 3) Azul-morado, 4) Rojo-rosado, 5) Bicolor

Identificación de caracteres que expliquen la variabilidad fenotípica

Se realizó un análisis de componentes principales (PCA), empleando el programa PAST (Hammer et al. 2001) a fin de identificar algún componente que maximizara la varianza de los datos tanto vegetativos como florales. Es decir, para identificar los factores que agrupan a los 115 taxa. Para esto, se tomó el valor máximo que los caracteres expresaban en aquellos rasgos continuos como lo fueron las medidas de estructuras (altura de la especie, longitud del arreglo, largo y ancho de los pétalos), mientras que los rasgos discretos se codificaron de menor a mayor según su complejidad (hábito de crecimiento, forma de los folíolos, lóbulos del cáliz y coloración de la corola).

Adicionalmente, se analizaron tres conjuntos de datos por separado. El primero se realizó solo con los caracteres vegetativos, el segundo con los caracteres florales y el tercero combinando caracteres vegetativos y florales. Esto para observar si había diferencias en los componentes principales y el porcentaje de variación explicada entre los conjuntos de caracteres.

RESULTADOS

Los resultados obtenidos se presentan a continuación por cada carácter y en función de los tres grupos considerados: 1) Grupo externo, 2) *Lupinus* del Viejo Mundo y 3) *Lupinus* del Nuevo Mundo.

Caracteres vegetativos

1.- Hábito de crecimiento

En el Grupo externo se mostró un hábito predominantemente arbustivo (93.3%), el crecimiento de tipo arbóreo se presentó en una sola especie, (*Laburnum anagyroides*, 6.7%), mientras que el hábito herbáceo no se presentó en ningún taxa. En *Lupinus* del Viejo Mundo se apreciaron exclusivamente especies herbáceas (100.0%), caracter que predominó también en el Nuevo Mundo (75.8%), seguido de especies arbustivas (23.1%) y solo una arbórea (*L. jaimehintoniana*, 1.1%) (Figura 3A).

2.- Altura

En los tres grupos, se encontraron especies que van desde los 16 cm hasta más de 150 cm de altura, sin embargo en el Grupo externo se presentó una mayor proporción de especies de más de 150 cm (46.7%), mientras que en *Lupinus* la mayor proporción tanto en el Viejo Mundo (66.7%) como en el Nuevo Mundo (41.7%) fue de 51 a 150 cm de alto. Cabe resaltar que sólo en el Nuevo Mundo se encontraron especies con alturas de 2 a 15 cm (13.2%) (Figura 3B).

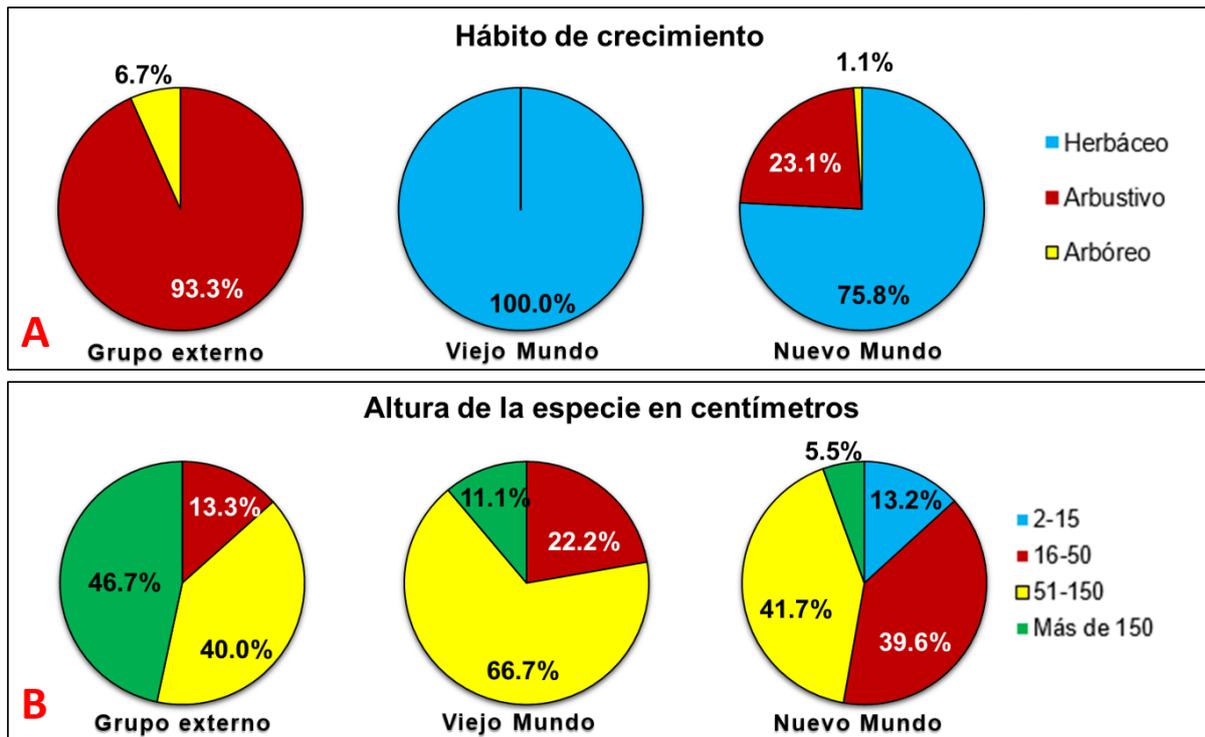


Figura 3. Porcentaje de especies que presentan los estados de carácter con respecto al hábito de crecimiento (A) y altura (B) en cada grupo estudiado.

3.- Número máximo de folíolos

En todos los grupos se apreciaron especies con 4 a 8 folíolos, no obstante, en el Grupo externo, se observó que la mayor proporción de especies exhibían de 1 a 3 folíolos (93.3%). Por el contrario, la mayor dimensión de especies en *Lupinus* del Viejo Mundo (88.9%) y Nuevo Mundo (52.7%) presentó más de 8 folíolos. Cabe resaltar que las especies del Nuevo Mundo incluidas en la categoría de 1 a 3 folíolos (4.4%) fueron completamente unifoliadas (*L. diffusus*, *L. guaraniticus*, *L. villosus* y *L. westianus*) (Figura 4A).

4.- Forma del folíolo

En el grupo externo se encontraron cuatro tipos de folíolos, de los cuales la forma lanceolada se presentó en mayor cantidad (33.3%), seguido de la elíptica y oblanceolada (26.7%) y la obovada (13.3%). A diferencia del Grupo externo, en el género *Lupinus*, se encontró un tipo particular de folíolo, el linear, aunque en bajas proporciones. En este género, la mayoría de las especies presentó folíolos de tipo oblanceolado (66.7% en el Viejo Mundo y 53.8% en el Nuevo Mundo), seguidas de lanceolados y obovados. Es importante remarcar que el tipo elíptico se presentó sólo en *Lupinus* del Nuevo Mundo (8.8%) (Figura 4B).

5.- Largo del folíolo

El largo de los folíolos incluyó medidas desde los 3 mm hasta más de 80 mm, que fueron clasificados en tres categorías: 1) 3 - 40 mm; 2) 41 - 80 mm y 3) más de 80 mm. En el Grupo externo se encontró una predominancia de especies con folíolos de 3 - 40 mm (93.3%) y el resto con folíolos de más de 80 mm (6.7%). Respecto a *Lupinus* del Viejo Mundo, el 77.8% de los taxa presentó folíolos de 41 - 80 mm, mientras que el 22.2% restante son de tamaño menor, es decir, de 3 - 40 mm. Asimismo, el grupo del Nuevo Mundo contuvo taxa cuyos folíolos se encuentran en las tres categorías mencionadas, con una mayor predominancia de 3 - 40 mm (53.8%) (Figura 4C).

6.- Ancho del folíolo

El ancho del folíolo registrado a partir de la literatura indicó medidas de 0.3 mm hasta más de 12mm. Nuevamente, se propusieron tres categorías: 1) 0.3 - 6 mm; 2) 7 - 12 mm y 3) más de 12 mm. Las tres categorías estuvieron presentes en los tres grupos estudiados, aunque con distinta predominancia. En el Grupo externo la mayor proporción fue de folíolos con 0.3 a 6 mm (73.3%) de ancho, mientras que en el Viejo Mundo fue de más de 12 mm (55.6%), y en el Nuevo Mundo de 7 - 12 mm (42.8%) (Figura 4D).

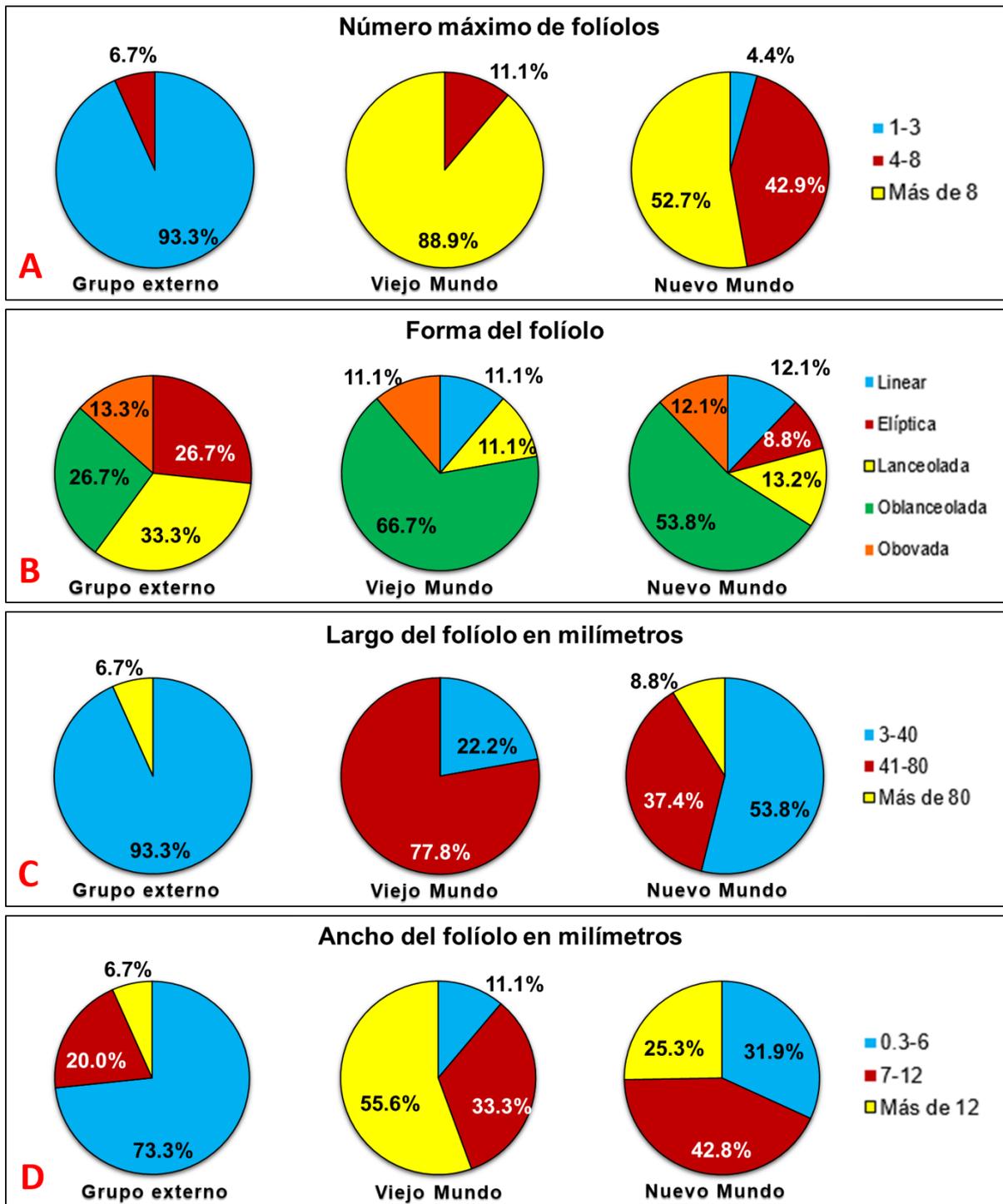


Figura 4. Porcentaje de especies que presentan los estados de carácter con respecto al número máximo (A), forma (B), largo (C) y ancho (D) del folíolo en cada grupo estudiado.

Caracteres del arreglo floral

7.- Arreglo floral

Con respecto al arreglo floral, se registraron cuatro categorías en general, de las cuales tres se presentaron en el Grupo externo, las cuales son racimos (53.3%), inflorescencias terminales (20%) y flores solitarias (26.7%), esta última presente solo en este grupo. En contraparte, el género *Lupinus* presentó solo dos categorías tanto en el Viejo Mundo como en el Nuevo Mundo y corresponden predominantemente a racimos (88.9 - 93.4%) y en menor proporción espigas (11.1 - 6.6%), estas últimas presentes sólo en *Lupinus* (Figura 5A).

8.- Longitud del arreglo

La longitud del arreglo floral fue considerada en cuatro categorías, de las cuales la "no aplicable" se consideró para las especies con flores solitarias. Las otras tres categorías hacen referencia a longitudes de 1 - 15 cm, 16 - 30 cm y más de 30 cm de largo. En el Grupo externo predominó la categoría de no aplicable (46.6%), seguido de arreglos de 1-15 cm (26.7%), de más de 30 cm (20%) y de 16 - 30 cm (6.7%). Con respecto a *Lupinus* del Viejo Mundo, sus arreglos florales fueron principalmente de 16 - 30 cm (55.6%) y de 1 - 15 cm (44.4%), mientras que en el Nuevo Mundo fueron predominantemente de 1 - 15 cm (50.5%), seguido de 16 - 30 cm (41.8%) y de más de 30 cm (7.7%) (Figura 5B).

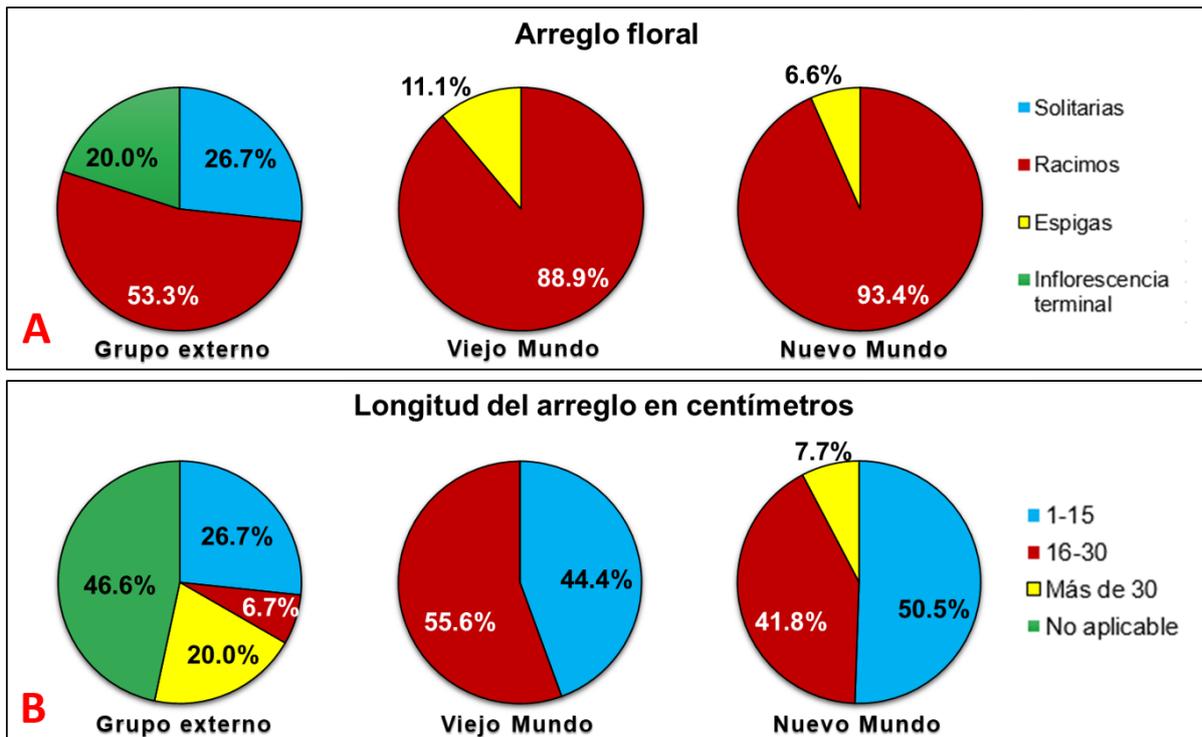


Figura 5. Porcentaje de especies que presentan los estados de carácter con respecto al tipo del arreglo floral (A) y su tamaño (B) en cada grupo estudiado.

Caracteres del perianto

9.- Labio superior del cáliz

Se presentaron solo dos tipos de labio superior del cáliz: entero y bilobulado, siendo este último predominante en los tres grupos bajo estudio (Grupo externo con 73.3%; Viejo Mundo con 88.9% y Nuevo Mundo con 86.8%) (Figura 6A).

10.- Labio inferior del cáliz

En el labio inferior del cáliz se presentaron tres categorías: entero, bilobulado y trilobulado. En todos los casos (Grupo externo, Viejo Mundo y Nuevo Mundo), la mayor proporción correspondió a trilobulados (Grupo externo con 66.6%; Viejo Mundo con 66.7% y Nuevo Mundo con 47.3%), seguido de enteros (Grupo externo con 26.7%; Viejo Mundo con 22.2% y Nuevo Mundo con 46.1%) y finalmente bilobulados (Grupo externo con 6.7%; Viejo Mundo con 11.1% y Nuevo Mundo con 6.6%) (Figura 6B).

11.- Largo del labio inferior del cáliz

El labio inferior del cáliz presentó medidas desde 1mm hasta más de 12 mm. Se consideraron tres categorías: 1 - 6 mm, 7 - 12 mm y más de 12 mm, las cuales se presentaron tanto en el Grupo externo como en *Lupinus* del Nuevo Mundo, mientras que *Lupinus* del Viejo Mundo carecieron de especies de la primer categoría. No obstante, en los tres grupos bajo estudio, la mayor proporción correspondió al largo de 7 - 12 mm (Grupo externo con 66.7%; Viejo Mundo con 77.8% y Nuevo Mundo con 49.5%) (Figura 6C).

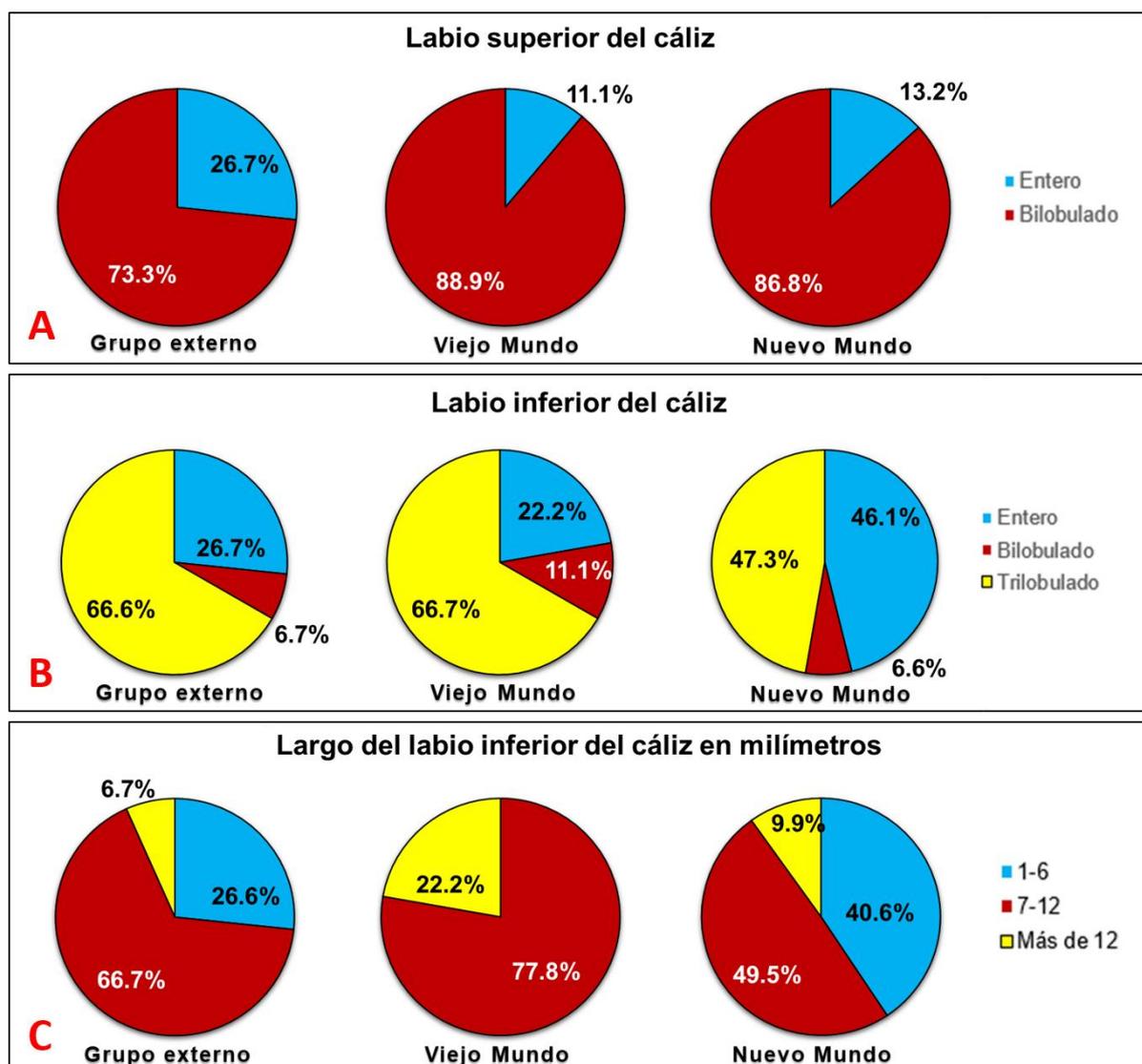


Figura 6. Porcentaje de especies que presentan los estados de carácter con respecto al número de lóbulos del labio superior del cáliz (A), número de lóbulos del labio inferior (B) y largo del labio inferior del cáliz (C) en cada grupo estudiado.

12.- Largo del estandarte

Las medidas registradas para el largo del estandarte fueron consideradas en tres categorías: 1 - 10 mm, 11 - 20 mm y más de 20 mm. El Grupo externo y *Lupinus* del Viejo Mundo incluyeron especies con características de las tres categorías, en tanto que *Lupinus* del Viejo Mundo presentaron taxa con las dos primeras categorías, es decir, carecían de flores con estandartes de más de 20 mm de largo. A pesar de lo anterior, en los tres grupos estudiados, la mayor proporción correspondió a estandartes de 11 - 20 mm (Figura 7A).

13.- Ancho del estandarte

El ancho del estandarte fue categorizado en: 1) 1 - 8 mm, 2) 9 - 18 mm y 3) más de 18 mm, todas las cuales se presentaron en los tres grupos bajo estudio. Asimismo, el ancho de 9 a 18 mm fue el estado más frecuente (Grupo externo 53.4%, Viejo Mundo 66.7% y Nuevo Mundo 81.3%) (Figura 7B).

14.- Largo de las alas

En los tres grupos se registraron tres estados de carácter: 1) 1 - 7 mm, 2) 8 - 15 mm y 3) más de 15 mm de largo. En el Grupo externo y en el Nuevo Mundo la mayor frecuencia correspondió al largo de 8 a 15 mm (66.6% y 57.1% respectivamente), mientras que en el Viejo Mundo, la mayor proporción correspondió al largo de más de 15 mm (55.6%) (Figura 7C).

15.- Ancho de las alas

El ancho de las alas fue categorizado en tres grupos: 1) 1 - 7 mm, 2) 8 - 15 mm y 3) más de 15 mm, los cuales se encontraron en todas las especies de *Lupinus* tanto del Viejo Mundo como del Nuevo Mundo, con una mayor proporción de especies con 8 - 15 mm. Respecto al Grupo externo, las especies incluidas se clasificaron dentro de las dos primeras categorías, siendo predominantes las especies con anchos de 1 - 7 mm (Figura 7D).

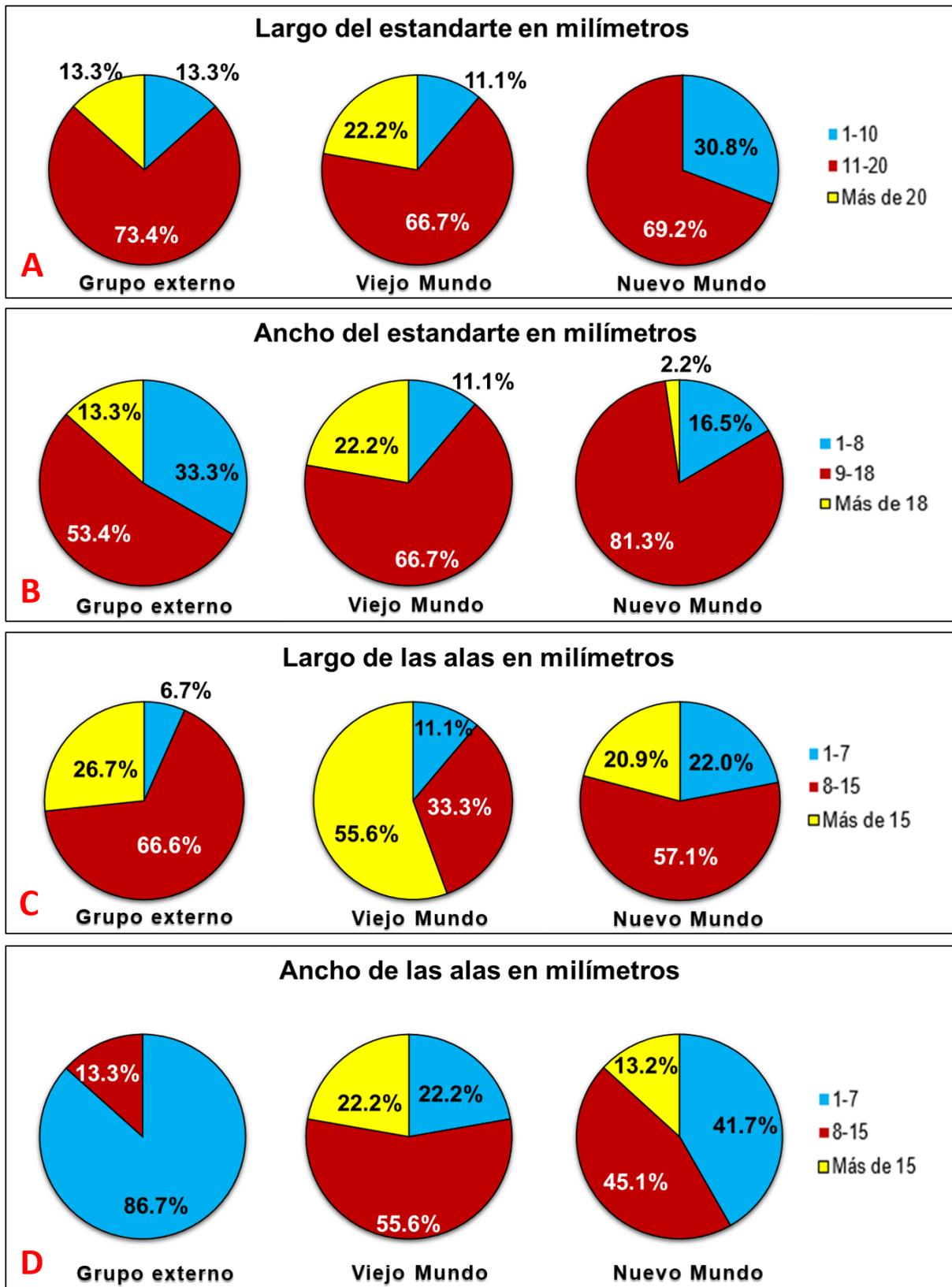


Figura 7. Porcentaje de especies que presentan los estados de carácter con respecto al largo (A), ancho (B) del estandarte, así como largo (C) y ancho (D) de las alas en cada grupo estudiado.

16.- Color del estandarte

Las flores del Grupo externo se caracterizaron por presentar color amarillo (93.3%) o blanco (6.7%) en el estandarte. En cambio, en las flores de *Lupinus* tanto del Viejo Mundo como del Nuevo Mundo, además de estos colores, el estandarte pudo ser de tonos azul - morado, el cual predominó en el Nuevo Mundo (50.5%), en tonalidades rojo - rosado o incluso tener dos colores, lo cual es característico del viejo Mundo (33.4 %) (Figura 8A).

17.- Color de las alas

De manera similar al estandarte, los colores amarillo (93.3%) y blanco (6.7%) se presentaron en las alas de las flores del grupo externo. En *Lupinus* del Viejo Mundo, además de estos dos colores, las alas pudieron tener tonalidades azul - morado (44.5%) y rojo - rosado (22.2%). Asimismo, en el Nuevo Mundo, se presentaron todos estos colores, incluso alas con tonos en dos colores (5.5%), no obstante, la mayor proporción correspondió a tonos azul - morado (81.3%) (Figura 8B).

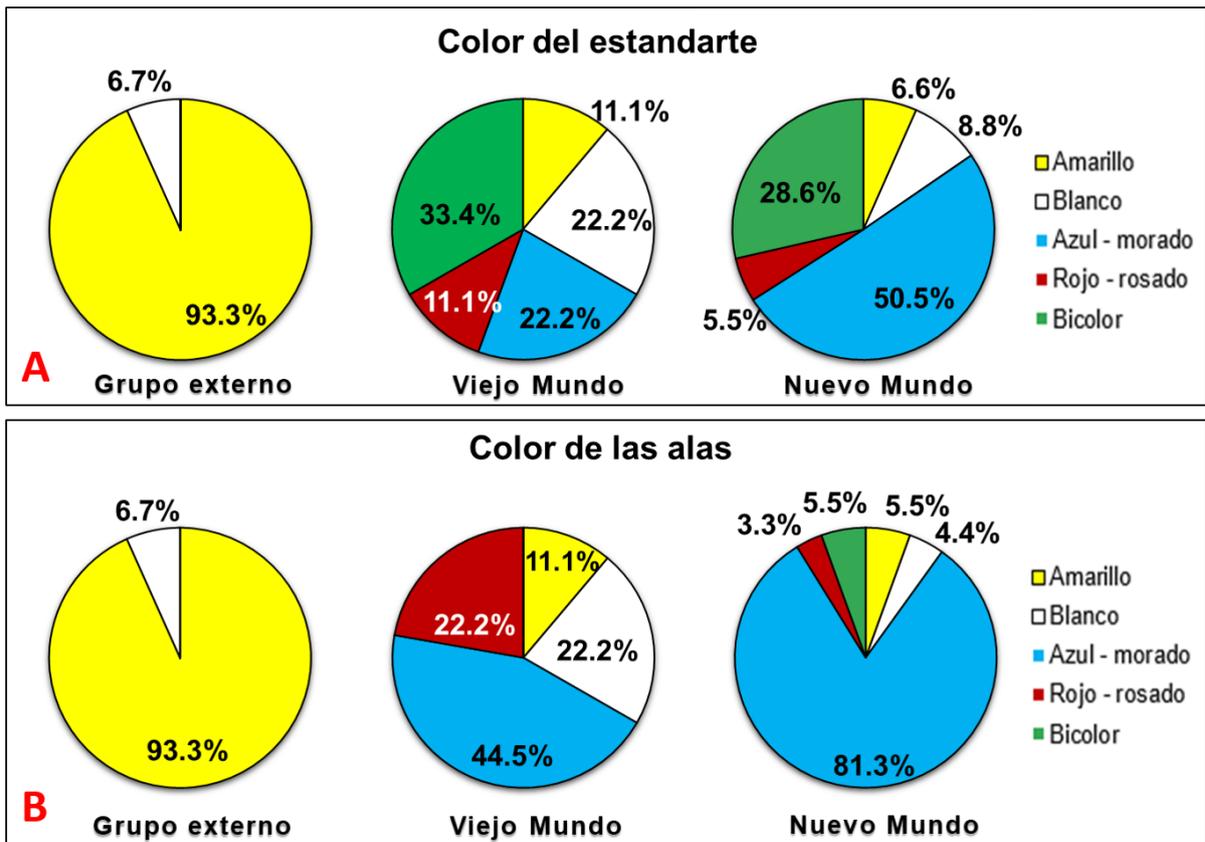


Figura 8. Porcentaje de especies que presentan una determinada coloración en el estandarte (A) y alas (B) en cada grupo estudiado.

Análisis de Componentes Principales

Como se mencionó anteriormente, el Análisis de Componentes Principales se realizó considerando tres conjuntos de datos: 1) vegetativos, 2) florales y 3) combinado, que incluye a todos los caracteres vegetativos y florales. Por sí mismos, el análisis de caracteres vegetativos explica el mayor porcentaje (99.7%) de variación entre las especies, seguido del combinado (98.9%) y finalmente el floral (77.7%) (Tabla 2).

Tabla 2. Conjunto de caracteres, componentes principales que los integran y el porcentaje de variación explicada por cada uno.

Caracteres vegetativos			
Componente principal	Carácter con mayor variación explicada	Valor propio	% de variación
1	Altura de la especie	12635	92.6
2	Largo del folíolo	940.1	6.8
3	Ancho del folíolo	45.0	0.3
			Total= 99.7
Caracteres florales			
Componente principal	Carácter con mayor variación explicada	Valor propio	% de variación
1	Longitud del arreglo	204.7	73.1
2	Longitud del arreglo, largo, ancho del estandarte y alas	44.3	15.8
3	Ancho de las alas	13.1	4.6
			Total= 77.7
Combinación de vegetativos y florales			
Componente principal	Carácter con mayor variación explicada	Valor propio	% de variación
1	Altura de la especie	12669.6	91.0
2	Largo del folíolo	1007.5	7.2
3	Longitud del arreglo	107.1	0.7
			Total= 98.9

Tanto en el análisis de los caracteres vegetativos como en el combinado, hubo tres especies que se ubicaron fuera de la elipse y que presentaron una altura de más de 150 cm. Una del Grupo externo (*L. anagyroides*), así como dos del Nuevo Mundo (*Lupinus albifrons* y *L. jaimehintoniana*). En relación al largo del folíolo, hubo 4 especies con más de 80 mm en esta medida y que pertenecieron al Nuevo Mundo (*Lupinus diffusus*, *L. montanus*, *L. polyphyllus* y *L. villosus*) (Figura 10 A, C). En alusión a los caracteres florales, especies de los tres grupos estudiados se situaron fuera de la elipse. Aquellas que expresan arreglos florales con una longitud mayor a 30 cm fueron *L. anagyroides*, *Lupinus lanatus*, *L. latifolius*, *L. rivularis*, *Retama monosperma* y *Spartium junceum*. Mientras que las especies con corolas más grandes fueron *Cytisus scoparius*, *L. palaestinus*, y *L. pilosus* (Figura 10 B).

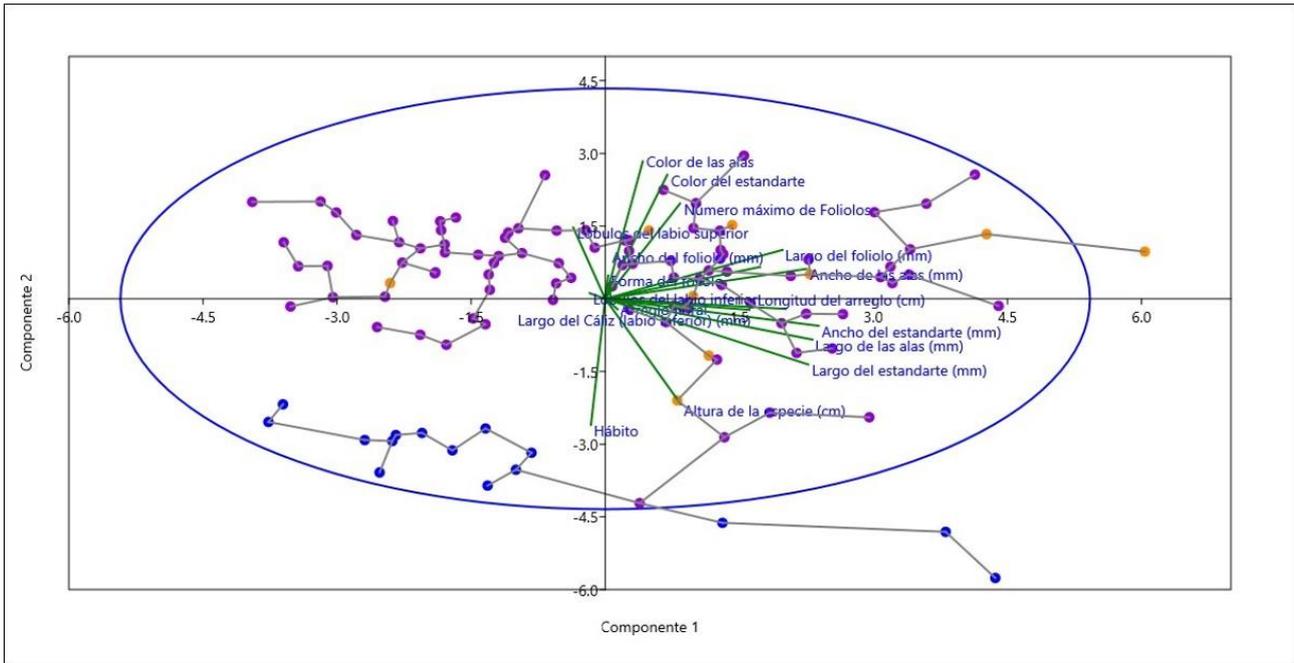


Figura 9. Diagrama de dispersión empleando todos los caracteres morfológicos. La línea azul representa la elipse de confianza, y en verde se indica el sentido de los vectores, los cuales coinciden con las especies que tienen una mayor expresión de los caracteres. En color azul se indican las especies del Grupo externo; en color naranja a *Lupinus* del Viejo Mundo y en color morado a *Lupinus* del Nuevo Mundo.

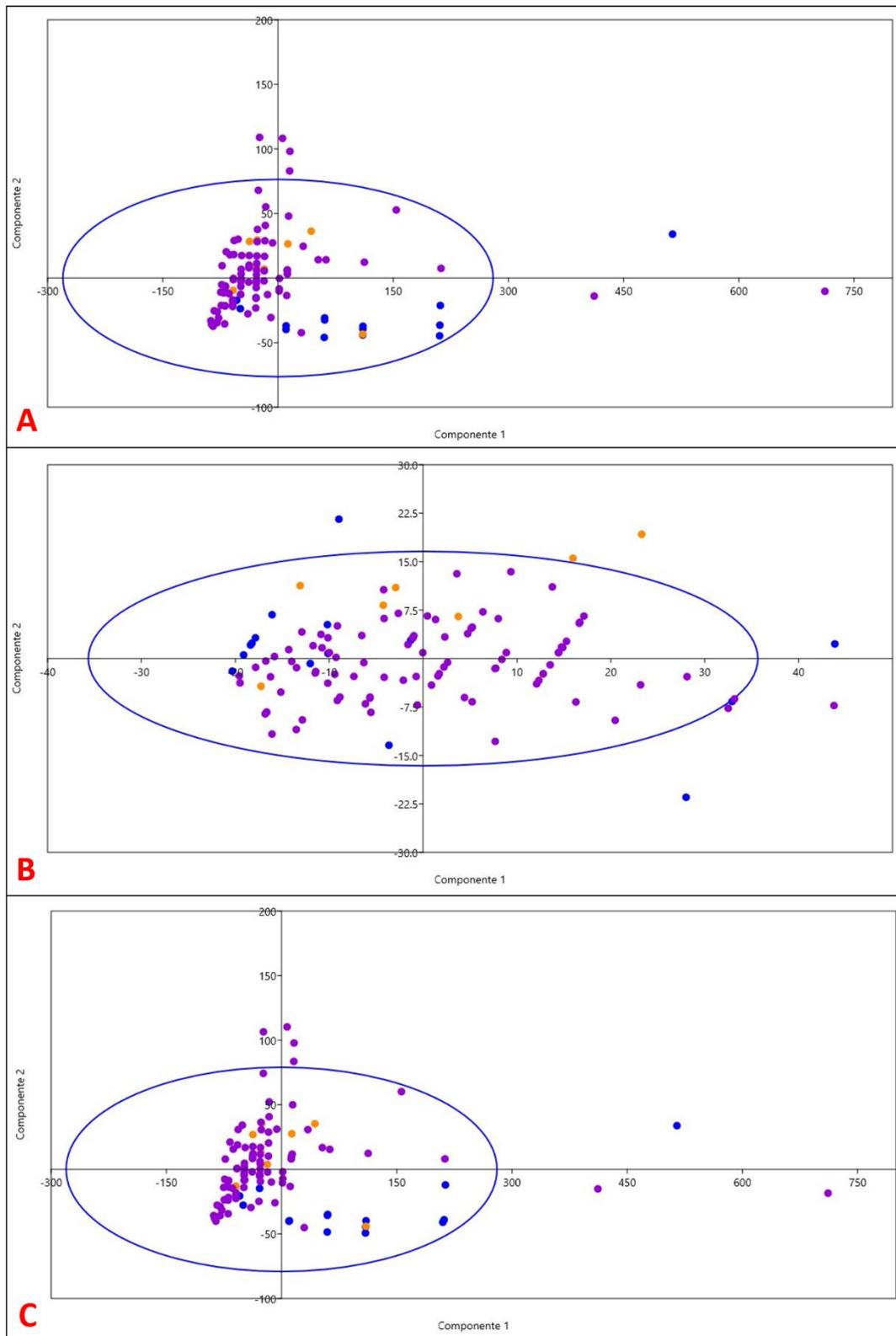


Figura 10. Gráficas de dispersión con los caracteres vegetativos (A), caracteres florales (B) y con todos los caracteres (C). Las líneas en azul representan las elipses de confianza al 95%. En color azul se indican las especies del Grupo externo; en color naranja a *Lupinus* del Viejo Mundo y en color morado a *Lupinus* del Nuevo Mundo.

DISCUSIÓN

La tribu Genisteae diversificó hace 41 millones de años (Stepkowski et al. 2018), mientras que, *Lupinus* se originó hace 16 ± 5 millones de años en Europa y posteriormente colonizó Norteamérica hace aproximadamente 10 millones de años, diversificando paulatinamente en los clados de las especies mexicanas y andinas (Bermúdez-Torres et al. 2015). Tomando lo anterior en consideración, a continuación, se discuten los caracteres considerados en este estudio, lo cual permitirá a su vez complementar trabajos filogenéticos reportados previamente en la literatura.

Tipo de hábito y altura

En el Grupo externo el hábito de crecimiento arbóreo es escaso, puesto que solo *Laburnum anagyroides* lo presenta. Con respecto al Viejo Mundo, el hábito predominante es arbustivo. Generalmente el hábito de crecimiento del género *Lupinus* es herbáceo (Drummond et al. 2012), lo que concuerda con lo observado en el Nuevo Mundo. Sin embargo, también se presenta un 23.1% de especies con crecimiento arbustivo, así como 1.1% de crecimiento arbóreo, representado por las especies *L. jaimehintoniana* y *L. semperflorens*. Por esta variabilidad en el hábito de crecimiento de las especies del Nuevo Mundo, se puede inferir una mayor variación en la anatomía, morfología, ciclo de vida y hábitats con respecto a las especies del Viejo Mundo (Drummond et al. 2012).

Lupinus no ha sido el único género que ha experimentado variaciones en el hábito de crecimiento. Similarmente, Bohle et al. (1996), comparan 37 especies de *Echium* (Boraginaceae) las cuales se distribuyen en el Viejo Mundo, y al reconstruir su filogenia, notaron que las especies continentales eran de hábito herbáceo, pero al colonizar y diversificar en una serie de islas, evolucionaron hacia un hábito arbóreo o arbustivo. Los autores sugieren que el cambio en el tipo de hábito implica una selección por parte de los polinizadores y el nicho ecológico por el que se compete. Esto indica que el crecimiento leñoso refleja una

selección para la longevidad de plantas que son polinizadas por insectos (Bohle et al. 1996).

La mayor heterogeneidad en los hábitos de crecimiento que se observan en *Lupinus* en el Nuevo Mundo, obedece en buena medida a factores como el estrés ambiental, que afecta la dinámica poblacional y la especiación para la adaptación (Melbinger y Vergassola, 2015). Ambientes sin variaciones son prácticamente una condición casi imposible, pero aquellos con mayor estabilidad en el tiempo ralentizan la tasa reproductiva mientras que, aquellos que son más variables son sobre los que se observan especies con reproducción constante (Melbinger y Vergassola, 2015). Por lo que es posible que las condiciones ambientales en el Viejo Mundo sean más estables y esto favorezca el tipo de hábito arbustivo en el Grupo externo pero herbáceo en *Lupinus* del Viejo Mundo al contrario de las especies del Nuevo Mundo donde se presentan los tres hábitos de crecimiento (Wolko et al. 2011).

En referencia a la altura, esta se expresará dependiendo de factores abióticos (disponibilidad de agua, luz, nutrientes, pH y temperatura) así como bióticos (presencia de polinizadores, herbívoros, competidores y patógenos) (Álvarez et al. 2019). En el género *Lupinus* en el presente trabajo, se encontraron grandes diferencias entre las especies analizadas, desde hierbas de 2 cm (*L. uncialis*) hasta árboles de 8 m de altura (*L. jaimehintoniana*). Por otro lado, en el Grupo externo se encuentra una especie de altura considerable, *Laburnum anagyroides* (árbol de 6 m), mientras que, en el Nuevo Mundo se encuentran especies con el estado de carácter más pequeño, que hace referencia a la altura de entre 2 y 15 cm.

La altura dominante en el Grupo externo es de más de 150 cm, pero al diversificarse *Lupinus* del Viejo y Nuevo Mundo la altura es mucho menor. Rowe y Speck (2005), mencionan que el hábito de crecimiento está relacionado con la altura de las plantas y esto a su vez es influenciado por las propiedades mecánicas de los tejidos fundamentales y de sostén que componen a las especies. Por lo tanto, árboles, arbustos o hierbas expresan patrones de

desarrollo y arquitecturas diferentes entre sí que explican sus diferentes alturas (Rowe y Speck, 2005).

De acuerdo con Vázquez-Cuecuecha et al. (2019), las plantas reducen significativamente su altura cuando experimentan disminución de la altitud, lo cual provoca un estrés hídrico producto de una mayor temperatura y evapotranspiración. Acorde a lo anterior, algunas especies de *Lupinus* han mostrado variaciones en su altura promedio esperada, cuando se les somete a cambios en su nicho habitual (Águila et al. 2018). Por ello, la gran variación de *Lupinus*, puede ser producto de la diversidad en el género, debido a que la diferenciación genética y su interacción con el ambiente origina diferencias en altura y peso en diferentes especies vegetales (López-Baez et al. 2018).

Número máximo, forma y medidas del folíolo

Las especies de la tribu Genisteae presentan hojas con un número variable de folíolos (Castroviejo et al. 1993). Generalmente esta tribu presenta hojas trifoliadas, como se aprecia en los integrantes del Grupo externo aquí estudiado. Sin embargo, el género *Lupinus* tiene como característica distintiva presentar más de tres folíolos en un arreglo palmaticompuesto (Kurlovich, 2002). En el presente trabajo se encontró que hay especies que tienen de 11 hasta 15 folíolos, por ejemplo *L. polyphyllus* del Nuevo Mundo, no obstante, hay especies que cuentan con un solo folíolo como *L. diffusus*, *L. villosus*, y *L. westianus*, también del Nuevo Mundo.

Warman et al. (2010), compararon la morfología foliar de especies distintas del género *Lupinus*, pero que también presentan hojas simples y compuestas en folíolos, para corroborar la hipótesis de si hay ventajas ecológicas en el desarrollo de hojas simples o compuestas. Sin embargo, no encontraron ninguna diferencia entre los dos fenotipos, por lo que la variación morfológica se atribuye más a la secuencia genética de cada especie particular.

Si bien Warman et al. (2010), no observaron utilidades de un arreglo foliar en particular sobre otro en aspectos ecológicos, evolutivamente podría tratarse de ventajas indirectas, es decir, el cambio entre hojas simples y compuestas puede considerarse un trade - off (Aarssen, 2012). Esta hipótesis plantea que la variación en los tamaños y el número de hojas producidas, está determinada por una relación que compensa la asignación de recursos. Esto significa que las especies de hojas simples derivaron en hojas compuestas, pero estas últimas invirtieron menos recursos en la lámina foliar, reemplazando una lámina simple por otra compuesta de folíolos y así, cubrir aproximadamente una superficie similar a la de una hoja simple (Aarssen, 2012).

De las cinco formas posibles de la hoja (linear, elíptica, lanceolada, oblanceolada y obovada) en el Grupo externo no se distinguen especies con forma linear en el presente estudio. Mientras que en el Viejo Mundo, la forma elíptica está ausente y en el Nuevo Mundo encontramos representantes para cada una de las formas foliares. De manera que la hoja con forma linear es característica de *Lupinus*, tanto en el Viejo como Nuevo Mundo en comparación con el Grupo externo. Las formas de los folíolos están definidas genéticamente, y ha sido aceptado que tienen que ver con adaptaciones para incrementar o disminuir el área foliar, dependiendo de la disponibilidad de agua, luz solar y presencia de herbívoros (Lobato y Cidrás, 2013). En cuanto a este carácter, en el presente trabajo se observó que el Nuevo Mundo ostenta también la mayor variabilidad.

Se encontró que los caracteres del largo y ancho del folíolo presentan cambios entre el Grupo externo, *Lupinus* del Viejo y del Nuevo Mundo. Es importante resaltar que el largo de 41 a 80 mm son estados de carácter que solo están presentes en *Lupinus*. El Grupo externo mostró tamaños foliares más reducidos, tanto en largo como en ancho, en comparación con el género *Lupinus*. Nuevamente se presenta una mayor variabilidad en ambos parámetros en las especies del Nuevo Mundo, con largos y anchos mayores en cada una de las categorías definidas.

Whitman y Aarssen (2010), explican que la relación entre el área y la masa foliar es generalmente alométrica; es decir, debido a los requisitos de soporte en hojas grandes, el área de la superficie que captura la luz crece en menor proporción respecto a la masa de la hoja, lo que limita el tamaño máximo de esta estructura. También mencionan que la mayoría de las interpretaciones sobre la variación de la longitud foliar entre especies se han basado en adaptaciones del tamaño. Los autores describen que el tamaño relativo de la hoja de una especie confiere un beneficio en términos de adaptación a la presión de los animales herbívoros, como producto de la fotosíntesis, intercambio de gases, flujo de energía o eficiencia en el uso del agua que se ven afectados por el tamaño de la hoja.

Arreglo floral e Inflorescencia

El arreglo floral influye directamente en el éxito reproductivo de una planta, debido a que conecta las etapas vegetativas en el ciclo de vida de una planta con las flores; dando lugar a la transferencia de polen y la formación de frutos. Además presenta una gran diversidad fenotípica que plantea preguntas sobre su significado funcional y evolutivo (Kirchoff y Classen-Bockhoff, 2013).

El grupo con mayor variabilidad fue el Grupo externo, ya que cuenta con especies que portan desde flores solitarias, con inflorescencias terminales y racimos. Siendo este último, el arreglo más común en los tres grupos. *Lupinus*, presenta especies con espiga, siendo este uno de los caracteres únicos del género; y aunque en el Viejo Mundo, solo *L. hispanicus* presenta este estado de carácter, en el Nuevo Mundo, se observa un mayor número de especies con dicha estructura. Observaciones similares son reportadas por Razafimandimbison et al. (2012), quienes, dentro de la tribu Morindeae (Rubiaceae), encontraron dos formas de inflorescencias, similar a lo observado al comparar el Grupo externo con *Lupinus*.

La estructura del arreglo floral es frecuentemente empleado como carácter importante en sistemática (Prenner, 2013). La transición evolutiva entre una flor

solitaria y una inflorescencia depende de las presiones selectivas por las que pasan los caracteres (Harder y Prusinkiewicz, 2013). Sin embargo, este cambio morfológico entre estructuras solitarias e inflorescencias conlleva la reducción en tamaño, agrupación de más flores, así como que la atracción recae en la inflorescencia completa (Arroyo, 1981).

Acorde con lo anterior, es probable que el comportamiento de los polinizadores juegue un papel importante sobre las tendencias morfológicas del arreglo floral que el Grupo externo, *Lupinus* del Viejo Mundo y Nuevo Mundo exhiben (Kirchoff y Classen-Bockhoff, 2013). El nivel de especificidad de los visitantes florales es primordial en los procesos evolutivos de las plantas, especialmente en las partes florales, debido a que existen algunas plantas con una correlación casi de exclusividad con un agente polinizador, mientras que otras especies son más generalistas (Ochoa-Zavala et al. 2016).

En relación al tamaño de las inflorescencias, Lagunes-Espinoza et al. (2012), reportan para *Lupinus* en el Nuevo Mundo, tamaños desde 3 cm en *L. exaltatus* hasta 21 cm en *L. montanus* mientras que en esta investigación se observa que las medidas del género en el Nuevo Mundo varían de 1.5 cm a 60 cm (*L. uncialis* y *L. latifolius* respectivamente). Y se ha descrito que los factores que influyen el tamaño de las inflorescencias son genéticos (Benlloch et al. 2015; Zhang et al. 2015; Zu y Schiestl, 2017) y ambientales (Pyke, 1981; Lozano et al. 2018; Rezazadeh et al. 2018; Klecka et al. 2018; Hernández-Villa et al. 2020).

Por otro lado, los factores ambientales, que poseen una participación activa sobre el tamaño que puede alcanzar una inflorescencia son los polinizadores y los recursos energéticos. De manera que arreglos más conspicuos atraen mejor a los polinizadores, orientando la presión a desarrollar inflorescencias más grandes y por lo tanto, poseer más flores, incrementando así la producción de frutos y semillas (Arroyo, 1981; Pyke, 1981; Endress, 2010).

El número de flores por inflorescencia es variable, por ejemplo con una o 2.5 flores por centímetro como en *L. angustifolius* y *L. albus*, ambas especies del Viejo Mundo (Castroviejo et al. 1993), o aquellos que cuentan con 10 u 11.6 por

centímetro como *L. weberbaueri*, especie del Nuevo Mundo (Lezama, 2010). En *Lupinus*, el número de flores puede estar determinado según la longitud y actividad del meristemo apical (Tucker, 2003). Sánchez (2018), sugiere que las relaciones de proporción que observó dentro de inflorescencias pertenecientes a 15 especies, entre ellas *Ulex parviflorus*, son constantes, independientemente de la variación en las condiciones ambientales. Por lo tanto, las variaciones en el tamaño y número de flores por inflorescencia en *Lupinus* del Viejo Mundo y Nuevo Mundo podrían ser el resultado de limitaciones de la arquitectura de la planta.

Cáliz

El cáliz forma parte del perianto, y tiene la función de proteger a los órganos internos (pétalos, estambres y carpelos) de la flor (Guo, 2015). Morfológicamente, los rasgos que lo identifican como tamaño, fusión, color e inclusive ornamentaciones deben su variación a presiones ecológicas y a cambios moleculares (Guo, 2015; Moyroud y Glover, 2017). Generalmente *Lupinus* presenta un cáliz compuesto por cinco sépalos y fusionado al menos en su base (Tucker, 2003; Azani et al. 2017). Sin embargo, en este trabajo se observó que el cáliz puede variar en la fusión de los lóbulos que conforman los labios, como en el caso de *L. paranensis*, cuya estructura posee tres sépalos. Esto es similar a los patrones propuestos por Le Roux y Van Wyk (2012) para la tribu Crotalarieae, la cual, es filogenéticamente cercana a Genisteeae (Lavin et al. 2005).

Estudiar los caracteres morfológicos comparativamente, ofrece información que puede mejorar la comprensión de las relaciones taxonómicas y ecológicas (Le Roux y Van Wyk, 2012). La posición y grado de fusión en los sépalos son determinantes como caracter taxonómico en la tribu Crotalarieae, además de que funcionalmente, cada morfología respalda atributos en la polinización. En Crotalarieae, Le Roux y Van Wyk (2012) reportan patrones morfológicos del cáliz, en los que cambia el número de lóbulos y grado de fusión entre ellos, tal y como se observó en este trabajo. De tal forma que el tipo de cáliz más parecido

a los observados en este estudio es el denominado “bilabiado”, precisamente porque la estructura está dividida en un labio superior e inferior (Le Roux y Van Wyk, 2012).

En cambio Tucker (2003), explica que el cáliz bilabiado no parece cumplir con una función en específico, por lo que, no representa una ventaja adaptativa en *Lupinus* y los miembros de Genisteeae. No obstante, Le Roux y Van Wyk (2012), indican que el labio superior del cáliz soporta el estandarte y evita que se doble hacia atrás más allá de cierto punto, mientras que, el labio inferior sostiene la quilla y regula su movimiento hacia abajo. Demostrando la participación de este tipo de cáliz y su variación sujeta a presiones selectivas por parte de los polinizadores (Le Roux y Van Wyk, 2012; Guo, 2015).

Corola

La mayoría de las especies en la subfamilia Papilionoideae poseen flores zigomorfas, en tanto que la forma y disposición de los pétalos en estas es constante a lo largo de su diversidad (Tucker, 2003). Sin embargo, hay especies dentro de esta subfamilia que denotan asimetría en la corola como *Phaseolus coccineus*, *Macroptilium bracteatum*, *M. lathyroides*, *M. erythroloma* o *Vigna caracalla*, siendo la interacción con un gremio muy específico de polinizadores la razón principal de que estas especies adopten formas irregulares y de difícil acceso para los polinizadores más comunes (Etcheverry et al. 2008).

En la evolución floral, lograr un mayor atractivo para los polinizadores optimizará la polinización y por tanto, las características morfológicas de las flores están relacionadas con los agentes polinizadores (Simón-Porcar et al. 2018). Dentro de estas características encontramos la zigomorfía, la cual repercute directamente en la diversificación de las especies, como es el caso de la tribu Genisteeae (Reyes et al. 2016).

En cuanto al tamaño de los pétalos, Moyroud y Glover (2017), mencionan que las combinaciones de diferentes tamaños entre pétalos pueden ocurrir sobre especies muy cercanas. Esto concuerda con lo observado en *Lupinus*, en donde el tamaño varía considerablemente en el presente estudio.

Por su parte, los estados de carácter en el color mostraron los cambios más notorios entre los grupos estudiados. Por ejemplo, en Solanaceae, Muchhala et al. (2014), encontraron que había cambios en el patrón de coloración a lo largo de una filogenia que propusieron para 32 especies, y que aunque las especies poseen el mismo sistema de polinización por colibríes, la variabilidad del color se debe a la competencia interespecífica de los polinizadores.

En otro estudio, Temeles et al. (2016), experimentaron con una idea similar a la anterior por lo que probaron si una coloración u otra de *Heliconia caribaea* podía ser polinizada según la interacción entre machos o hembras del colibrí *Eulampis jugularis*, encontrando que la competencia entre animales influye en las interacciones con los fenotipos, sugiriendo que la variación en el color se debe a la preferencia, evasión o constancia de dichos vectores.

En lo que respecta al género *Lupinus*, aún no es posible establecer aquellas especies que ejercen presión sobre los caracteres florales del género, debido a que son pocos los polinizadores reportados para el género (Stout et al. 2002; Jakobsson y Padrón, 2013; Jakobsson et al. 2015; Willow et al. 2017). Por otra parte, Arroyo (1981), señala que las flores de la subfamilia Papilionoideae son polinizadas en su mayoría por abejas. Sin embargo, debido a la falta de estudios sobre polinización en el género *Lupinus* no se puede generalizar que las flores del género deban sus características solo por sus interacciones ecológicas.

No obstante, Dyer et al. (2021), explican que el color azul está presente en *Lupinus*, y este podría pertenecer a un espectro de onda que es visto más fácilmente por abejas, al tener estas una visión tricromática conformada por receptores de luz UV, azul y verde. Adicionalmente, estos autores describen que el gradiente altitudinal y el suelo también impactan sobre este color. En el primer caso, es posible que las flores en grandes altitudes también deban poseer una

señal de color más eficiente que maximice la posibilidad de atraer polinizadores. En el segundo caso, las vías que permiten la producción de una coloración azul sugieren que los colores de las flores son biomarcadores del suelo, potencialmente importantes debido a la disponibilidad de nutrientes (Dyer et al. 2021).

Análisis de componentes principales

En la literatura se reportan trabajos que analizan la variación morfológica vegetativa y floral aplicando como herramienta principal el análisis de componentes principales. Por ejemplo, Castro-Castro et al. (2010), examinaron 29 caracteres en una muestra de 544 individuos de *Prochnyanthes*, en donde a pesar de que su estudio no muestra grupos de individuos claramente segregados pudieron reconocer como única entidad a *P. mexicana* y ampliar la descripción de dicha especie.

Dicho trabajo se llevó a cabo con medidas de largo y ancho de caracteres vegetativos y florales, destacando que su primer componente principal tuvo relación con la altura de *Prochnyanthes*. Asimismo, los autores mencionan que al conjuntar todos los caracteres morfológicos, siete componentes principales que explican 77.9% de la variación morfológica.

En otro trabajo, Castillo-Batista et al. (2017), analizaron las diferencias morfológicas entre *Cestrum guatemalense*, *C. mexicanum* y *C. pacayense* por considerar que algunos de sus caracteres taxonómicos eran poco útiles en la diferenciación de estas especies. Con un análisis de componentes principales con tres caracteres vegetativos, uno de la inflorescencia y 16 florales, encontraron que los caracteres con mayor importancia pertenecieron a los filamentos de los estambres, peciolo de hojas y pedicelo de flores, los cuales explicaron el 60% de la variación fenotípica.

Concretamente para el género *Lupinus*, Lagunes-Espinoza et al. (2012) también han aplicado un PCA, en el cual examinaron 9 caracteres relacionados con el

tallo, folíolos, largo de la inflorescencia y fruto en cuatro especies que colectaron *in situ*. Los autores encontraron que los tres primeros componentes principales (altura de la planta, longitud de la inflorescencia y número de folíolos por hoja) explican el 69% de la variación. Los autores sugieren que la amplia plasticidad fenotípica refleja un solapamiento de especies en las gráficas de dispersión en los PCA debido a las adaptaciones del género a diferentes ambientes y el alto grado de hibridación entre ellas (Lagunes-Espinoza et al. 2012).

La presente investigación se basa en descripciones morfológicas publicadas, y el análisis de PCA realizado con todos los caracteres indica que los tres primeros componentes principales explican el 98.9% de dicha variación, y corresponden con el largo de estructuras morfológicas en los caracteres vegetativos, florales y combinados. A diferencia de la propuesta de Lagunes-Espinoza et al. (2012), en el presente estudio el número de folíolos no representa una característica resaltable para la separación de grupos.

Asimismo, aunque en conjunto no se encontraron grupos claramente segregados en este trabajo, destacan dos grupos bien definidos, uno de ellos en función de la altura mayor, superando los 150 cm de altura (*Laburnum anagyroides*, *Lupinus albifrons* y *L. jaimehintoniana*), y el otro cuyos arreglos florales superan los 30 cm de longitud (*Lupinus lanatus*, *L. latifolius*, *L. rivularis*, *Retama monosperma* y *Spartium junceum*).

Cabe resaltar que la falta de definición de grupos en las especies aquí estudiadas podría deberse a la amplia plasticidad fenotípica mencionada por Lagunes-Espinoza et al. (2012), aunada a una alta variabilidad genética, como lo demuestra el trabajo realizado por Soto-Correa et al. (2012), en donde analizaron poblaciones de *Lupinus elegans* localizadas a diferentes gradientes altitudinales.

Los resultados de dicha investigación indican una diferenciación genética como respuesta a un gradiente de selección (que va de sitios más cálidos y secos a menor altitud a sitios más fríos y húmedos a mayor altitud), lo cual podría ser indicativo de por qué el género presenta mayor variación en el Nuevo Mundo (Soto-Correa et al. 2012).

CONCLUSIONES

Al observar la variabilidad del género *Lupinus* y al compararla entre las especies del Nuevo Mundo y el Viejo Mundo, así como con representantes de la tribu Genisteae, podemos concluir que:

Se aprecia una mayor diversidad de caracteres tanto en las estructuras vegetativas como las florales, se percibe una mayor diversidad de caracteres en *Lupinus* del Nuevo Mundo que en especies del Viejo Mundo, por lo que la hipótesis de la investigación es correcta. Es interesante notar que aunque los caracteres vegetativos son menores en cantidad (6) en comparación con los florales (11), explican un mayor porcentaje de variación incluso cuando en el PCA se realiza con todas las estructuras en conjunto.

Este trabajo complementa los estudios filogenéticos que se han hecho previamente en el género y en los cuales se ha dejado de lado el cambio morfológico entre clados. Sin embargo, hay otros rasgos morfológicos como los correspondientes al androceo y gineceo, que también podrían aportar información para diferenciar a las especies y que no se consideraron en esta investigación dada la heterogeneidad de las descripciones consultadas, por lo que se recomienda realizar más investigaciones detalladas referentes a sus caracteres morfológicos, así como a los polinizadores del género.

Por otra parte, el cambio morfológico más visible entre las especies del Grupo externo y *Lupinus* fue la coloración, pasando de un espectro de luz claro como el color amarillo o blanco a uno con un rango más oscuro como el azul y morado. Sin embargo, al mantener coloraciones totalmente claras en el Viejo Mundo, se considera que estos estados de carácter se encuentran bien conservados desde especies del Grupo externo y se diversifican en la gama de coloraciones que ostenta el Nuevo Mundo según su frecuencia.

Finalmente, por medio del análisis de PCA se muestra que no hay grupos claramente diferenciados, es decir, que las especies del género son bastante parecidas entre sí, lo que demuestra la cohesividad y constancia de

características morfológicas presentes a lo largo del tiempo evolutivo. No obstante, se recomienda realizar estudios de variación morfológica y molecular tanto a nivel intra como interespecífico, a fin de detallar las características propias de cada especie de *Lupinus*, el cual es un género que presenta problemas en cuanto a número de especies.

REFERENCIAS

Aarssen, L. (2012). Reducing size to increase number: A hypothesis for compound leaves. *Ideas in Ecology and Evolution* 5: 1-5.

Águila, I. Vázquez, O. López, J. López, A. Martínez, E. García, E. y Zamora, E. (2018). Variación morfológica y reproductiva de nueve poblaciones naturales de *Lupinus campestris* Cham. & Schltld. de la región centro oriente de Puebla, México. *Revista Biológico Agropecuaria Tuxpan* 6(2): 89-95.

Ainouche, A. Bayer, R. Cubas, P. y Misset, M. (2003). Phylogenetic relationships within tribe Genisteae (Papilionoideae) with special reference to genus *Ulex*. En: Klitgaard, B. y Bruneau, A. (Eds). *Advances in Legume Systematics Part 10. Higher Level Systematics*. pp. 239-252. Kew, Londres: Royal Botanic Gardens.

Ainouche, A. Bayer, R. y Misset, M. (2004). Molecular phylogeny, diversification and character evolution in *Lupinus* (Fabaceae) with special attention to Mediterranean and African lupines. *Plant Systematics and Evolution* 246(3-4): 211-222.

Álvarez, E. Klekailo, G. Freire, R. Cococcioni, A. Asmus, J. Tessore, A. y Barberis, I. (2019). Caracteres vegetativos y reproductivos de *Bromelia serra* (Bromeliaceae): Variaciones a distintas escalas espaciales y efectos del ambiente lumínico. *Ecología Austral* 29: 352-364.

Angiosperm Phylogeny Website. (2017). Fabaceae. University of Missouri, St Louis, and Missouri Botanical Garden. Tomado de: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/welcome.html>

Arroyo, M. (1981). Breeding systems and pollination biology in Leguminosae. En: Polhill, R. y Raven, P. (Eds). *Advances in Legume Systematics*. pp. 723-769. Kew, Londres: Royal Botanic Gardens.

Arteaga, M. Bello-Bedoy, R. León, J. Delgadillo, J. y Domínguez, R. (2015). Phenotypic variation of flowering and vegetative morphological traits along the distribution for the endemic species *Yucca capensis* (Agavaceae). *Botanical Sciences* 93(4): 765-770.

Azani, N. Babineau, M. Bailey, C. Banks, H. Barbosa, A. Barbosa, R. Boatwright, J. Borges, L. Brown, G. Bruneau, A. Candido, E. Cardoso, D. Chung, K. Clark, R. Conceição, A. Crisp, M. Cubas, P. Delgado-Salinas, A. Dexter, K. Doyle, J. Duminil, J. Egan, A. de la Estrella, M. Falcão, M. Filatov, D. Fortuna-Perez, A. Fortunato, R. Gagnon, E. Gasson, P. Gastaldello, J. Goulart, A. Gunn, B. Harris, D. Haston, E. Hawkins, J. Herendeen, P. Hughes, C. Iganci, J. Javadi, F. Kanu, S. Kazempour-Osaloo, S. Kite, G. Klitgaard, B. Kochanovski, F. Koenen, E. Kovar, L. Lavin, M. le Roux, M. Lewis, G. Lima, H. López-Roberts, M. Mackinder, B. Maia, V. Malécot, V. Mansano, V. Marazzi, B. Mattapha, S. Miller, J. Mitsuyuki, C. Moura, T. Murphy, D. Nageswara-Rao, M. Nevado, B. Neves, D. Ojeda, D. Pennington, R. Prado, D. Prenner, G. de Queiroz, L. Ramos, G. Ranzato, F. Ribeiro, P. Rico-Arce, M. Sanderson, M. Santos-Silva, J. São-Mateus, W. Silva, M. Simon, M. Sinou, C. Snak, C. de Souza, E. Sprent, J. Steele, K. Steier, J. Steeves, R. Stirton, C. Tagane, S. Torke, B. Toyama, H. da Cruz, D. Vatanparast, M. Wieringa, J. Wink, M. Wojciechowski, M. Yahara, T. Yi, T. y Zimmerman, E. A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. *TAXON* 66(1): 44-77.

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(543): 1-14.

Bermúdez-Torres, K. Ferval, M. y Legal, L. (2015) *Lupinus* species in central Mexico in the era of climate change: Adaptation, migration, or extinction?. En: Öztürk, M. Hakeem, K. Faridah-Hanum, I. Efe, R. (Eds) *Climate Change Impacts on High-Altitude Ecosystems*. pp. 215-228. Springer, Cham.

Bianco, L. y Cenzano, A. (2018). Leguminosas nativas: estrategias adaptativas y capacidad para la fijación biológica de nitrógeno. Implicancia ecológica. *Idesia* 36(4): 1-10.

Bohle, U. Hilger, H. y Martin, W. (1996). Island colonization and evolution of the insular woody habit in *Echium* L. (Boraginaceae). *Proceedings of the National Academy of Sciences* 93(21): 11740-11745.

Bussi, J. y Ciccioli, P. (2015). Una revisión de los distintos métodos robustos para el análisis de componentes principales. Tomado de: <http://biblioteca.puntoedu.edu.ar/handle/2133/7629>

Cardoso, D. de Queiroz, L. Pennington, R. de Lima, H. Fonty, É. Wojciechowski, M. y Lavin, M. (2012). Revisiting the phylogeny of papilionoid legumes: New insights from comprehensively sampled early-branching lineages. *American Journal of Botany* 99(12): 1991-2013.

Cardoso, D. Pennington, R. de Queiroz, L. Boatwright, J. Van Wyk, B. Wojciechowski, M. y Lavin, M. (2013). Reconstructing the deep-branching relationships of the papilionoid legumes. *South African Journal of Botany* 89: 58-75.

Castillo-Batista, A. Ponce-Saavedra, J. y Montero-Castro, J. (2017). Análisis morfométrico de *Cestrum guatemalense*, *C. mexicanum* y *C. pacayense* (Solanaceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 88: 56-64.

Castro-Castro, A. Rodríguez, A. Vargas-Amado, G. y Ramírez-Delgadillo, R. (2010). Variación morfológica del género *Prochnyanthes* (Agavaceae). *Acta Botánica Mexicana* 92: 29-49.

Castroviejo, S. Aedo, C. Cirujano, S. Laínz, M. Montserrat, P. Morales, R. Muñoz, F. Navarro, C. Paiva, J. y Soriano, C. (Eds). (1993). *Flora Ibérica*. pp. 251-260., Madrid, España: Real Jardín Botánico.

Chester, T. (2010). Plants of southern California: Pictorial guide to some characteristics needed for Lupine identification. Tomado de: <http://tchester.org/plants/analysis/lupinus/identification.html>

Cristóbal, M. Pando, V. y Herrero, B. (2014). Morphological characterization of lentil (*lens culinaris medik.*) landraces from Castilla y León, Spain. *Pakistan Journal of Botany* 46(4): 1373-1380.

Colihueque, N. Corrales, O. y Yañez, M. (2017). Morphological analysis of *Trichomycterus areolatus* Valenciennes, 1846 from southern Chilean rivers using a truss-based system (*Siluriformes, Trichomycteridae*). *Zookeys* (695): 135-152.

Dansereau, P. (1951). Description and recording of vegetation upon a structural basis. *Ecology* 32(2): 172-229.

Drummond, C. Eastwood, R. Miotto, S. y Hughes, C. (2012). Multiple continental radiations and correlates of diversification in *Lupinus* (Leguminosae): Testing for key innovation with incomplete taxon sampling. *Systematic Biology* 61(3): 443-460.

Dunn, D. (1984). Genetic resources: Cytotaxonomy and distribution of New World lupin species. En: *Proceedings of the 3th International Lupin Conference*. 4-8 Junio, 1984. pp. 68-85. La Rochelle, Francia.

Dyer, A. Jentsch, A. Burd, M. Garcia, J. Giejsztowt, J. Camargo, M. Tjorve, E. Tjorve, K. White, P. y Shrestha, M. (2021). Fragmentary blue: Resolving the rarity paradox in flower colors. *Frontiers in Plant Science* 11: 1-18.

Eastwood, R. y Hughes, C. (2008). Origins of domestication of *Lupinus mutabilis* in the Andes. En: *Proceedings of the 12th International Lupin Conference*. 14-18 Septiembre, 2008. pp. 373-379. Fremantle, Australia.

Elpel's, T. (2021). Wildflowers-and-Weeds.com. Tomado de: [https://www.wildflowers-and-weeds.com/Plant Families/Fabaceae.htm](https://www.wildflowers-and-weeds.com/Plant_Families/Fabaceae.htm)

Endress, P. (2010). The evolution of floral biology in basal angiosperms. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365: 411-421.

Etcheverry, A. Mercedes, M. y Figueroa, T. (2008). Flower morphology, pollination biology and mating system of the complex flower of *Vigna caracalla* (Fabaceae: Papilionoideae). *Annals of Botany* 102(3): 305-316.

Fleming, T. y Etcheverry, Á. (2017). Comparing the efficiency of pollination mechanisms in Papilionoideae. *Arthropod-Plant Interactions* 11(3): 273-283.

Gulisano, A. Alves, S. Martins, J. y Trindade, L. (2019). Genetics and breeding of *Lupinus mutabilis*: An emerging protein crop. *Frontiers in Plant Science* 10:1385.

Guo, J. (2015). Mechanisms for the evolution of complex and diversely elaborated sepals in *Iris* identified by comparative analysis of developmental sequences. *American Journal of Botany* 102(6): 819-832.

Gutiérrez, B. Gómez, M. Gutiérrez, M. y Mallén, C. (2012). Variación fenotípica de poblaciones naturales de *Pinus oocarpa* schiede ex schldl. en Chiapas. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 4(19): 46-60.

Haider, N. (2018). A brief review on plant taxonomy and its components. *Journal of Plant Science and Research* 34(2): 275-290.

Hammer, O. Harper, D. y Ryan, P. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontología Electrónica* 4(1): 1-9.

Harder, L. y Prusinkiewicz, P. (2013). The interplay between inflorescence development and function as the crucible of architectural diversity. *Annals of Botany* 112(8): 1477-1493.

Hernández-Villa, V. Vibrans, H. Uscanga-Mortera, E. y Aguirre-Jaimes, A. (2020). Floral visitors and pollinator dependence are related to floral display size and plant height in native weeds of central Mexico. *Flora* 262: 1-9.

Jakobsson, A. Padrón, B. y Agren, J. (2015). Distance-dependent effects of invasive *Lupinus polyphyllus* on pollination and reproductive success of two native herbs. *Basic and Applied Ecology* 16(2): 120-127.

Jakobsson, A. y Padrón, B. (2013). Does the invasive *Lupinus polyphyllus* increase pollinator visitation to a native herb through effects on pollinator population sizes?. *Oecologia* 174(1): 217-226.

Johnson, R. y Wichern, D. (2007). *Applied Multivariate Statistical Analysis*. 6 ed. pp. 430. Estados Unidos de América. Ed. Pearson Prentice Hall.

Judd, W. Campbell, C. Kellogg, E. Stevens, P. y Donoghue, M. (2016). *Plant systematics. A phylogenetic approach*. 4 ed. pp. 367-375. Massachusetts, Estados Unidos de América. Sinauer Associates, Inc.

Kirchoff, B. y Claßen-Bockhoff, R. (2013). Inflorescences: concepts, function, development and evolution. *Annals of Botany* 112(8): 1471-1476.

Klecka, J. Hadrava, J. y Koloušková, P. (2018). Vertical stratification of plant-pollinator interactions in a temperate grassland. *PeerJ* 6: e4998.

Kurlovich, B. (Ed). (2002). *Lupins: geography, classification, genetic resources and breeding*. San Petersburgo. Rusia. Ed. Intan.

Lady Bird Johnson Wildflower center. (2020). wildflower.org. Tomado de: https://www.wildflower.org/plants/search.php?search_field=Lupinus&family=Acanthaceae&newsearch=true&demo=

Lagunes-Espinoza, L. López-Upton, J. García-López, E. Jasso-Mata, J. Delgado-Alvarado, A. y García, G. (2012). Diversidad morfológica y concentración de proteína de *Lupinus* spp. en la región centro-oriental del estado de Puebla, México. *Acta Botánica Mexicana* (99): 73-90.

Lavin, M. Herendeen, P. y Wojciechowski, M. (2005). Evolutionary rates analysis of leguminosae implicates a rapid diversification of lineages during the tertiary. *Systematic Biology* 54(4): 575-594.

Le Roux, M. y Van Wyk, B. (2012). The systematic value of flower structure in *Crotalaria* and related genera of the tribe Crotalarieae (Fabaceae). *Flora* 207: 414-426.

Lezama, P. (2010). *Las Especies de Lupinus L. (Fabaceae) y de sus simbioses en el distrito de Corongo-Ancash*. (Tesis doctoral). Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Lima, Perú.

Lobato, R. y Cidrás, J. (2013). Evolución vegetal: La conquista de la tierra firme. Universidad de Vigo: 1-8.

López-Baez, L. Taboada-Gaytán, O. Gil-Muñoz, A. López, P. Ortiz-Torres, E. Vargas-Vázquez, M. y Díaz-Cervantes, R. (2018) Diversidad morfoagronómica del frijol ayocote en el Altiplano Centro-Oriente de Puebla. *Revista Fitotecnia Mexicana* 41(4-A): 487-497.

Lozano, J. Orozco, L. y Montoya, L. (2018). Effect of nitrogen, phosphorus and potassium fertilization on the yield of broccoli cultivars. *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín* 71(1): 8375-8386.

Mackean, D. (2021). Lupin (*Lupinus perennis*). Biology resources: Botanical drawings by D. G. Mackean. Tomado de: <http://www.biology-resources.com/drawing-plant-flower-07-lupin.html>

Martínez, C. (2018). Dalbergieae (Fabaceae) Samara fruits from the late Eocene of Colombia. *International Journal of Plant Sciences* 179(7): 541-553.

McVaugh, R. (1987). *Leguminosae. Vol. 5. Flora Novo-Galiciana: a descriptive account of the vascular plants of Western Mexico*. Ann Arbor, Estados Unidos de América: The University of Michigan Press.

Melbinger, A. y Vergassola, M. (2015). The impact of environmental fluctuations on evolutionary fitness functions. *Scientific reports* 5: 15211.

Monniaux, M., y Vandebussche, M. (2018). How to evolve a perianth: A review of cadastral mechanisms for perianth identity. *Frontiers in plant science* 9: 1-7.

Moyroud, E. y Glover, B. (2017). The evolution of diverse floral morphologies. *Current Biology* 27(17): R941-R951.

Muchhala, N. Johnsen, S. y Dewitt, S. (2014). Competition for hummingbird pollination shapes flower color variation in Andean Solanaceae. *Evolution* 68(8): 2275-2286.

Mwirigi, P. Kahangi, E. Nyende, A. y Mamati, E. (2009). Morphological variability within the Kenyan yam (*Dioscorea* spp.). *Journal of Applied Biosciences* 16: 894-901.

Nevado, B. Atchison, G. Hughes, C. y Filatov, D. (2016). Widespread adaptive evolution during repeated evolutionary radiations in New World lupins. *Nature communications* 7: 1-9.

Ochoa-Zavala, M. Suárez-Montes, P. Chávez-Pesqueira, M. López-Cobos, D. Figueredo, C. David, A. Raquel, H. Lazo, Y. Sibille, S. Villanueva, R. Aviles, W. Cárdenas, J. Corrales, M. Montesinos, L. Quispe, R. Torres, I. y Casas, A. (2016). Diferencias en morfología y visitantes florales entre *Lupinus mutabilis* y *Lupinus aff. ballianus* en la microcuenca de Warmiragra. En: Casas, A. Torres-Guevara, J. y Parra, F. (Ed). Domesticación en el continente americano. Manejo de biodiversidad y evolución dirigida por las culturas del Nuevo Mundo. pp. 463-478. México.

Office of the Gene Technology Regulator. (2013). The Biology of *Lupinus* L. (lupin or lupine). Department of Health and Ageing. Australian Government. Tomado de: <https://www.ogtr.gov.au/resources/publications/biology-lupinus-l-lupin-or-lupine>

Owolabi, J. y Adedeji, O. (2016). Morphology of some species in the subfamily Papilionoideae. *Notulae Scientia Biologicae* 8(2): 237-245.

Parkin, J. (1914). The Evolution of the inflorescence. *Journal of the Linnean Society of London, Botany* 42(287): 511-563.

Parr, C. Wilson, N. Leary, P. Schulz, K. Lans, K. Walley, L. Hammock, J. Goddard, A. Rice, J. Studer, M. Holmes, J. y Corrigan, R. (2014). The encyclopedia of Life v2: Providing global access to knowledge about life on earth. *Biodiversity Data Journal* 2: e1079.

Peña, D. (2002). *Análisis multivariante de datos*. pp. 137. McGraw-Hill Interamericana de España S.L.

Prenner, G. (2013). Papilionoid inflorescences revisited (Leguminosae-Papilionoideae). *Annals of Botany* 112: 1567-1576.

Pyke, G. (1981). Effects of inflorescence height and number of flowers per inflorescence on fruit set in Waratahs (*Telopea speciosissima*). *Australian Journal of Botany* 29(4): 419-424.

Ramírez-Barahona, S. Sauquet, H. y Magallón, S. (2020). The delayed and geographically heterogeneous diversification of flowering plant families. *Nature Ecology & Evolution* 4(9): 1232-1238.

Ramírez, B. y Goyes, R. (2004). *Botánica. Generalidades, morfología y anatomía de plantas superiores*. pp. 52. Popayán, Colombia: Universidad del Cauca.

Razafimandimbison, S. Ekman, S. McDowell, T. y Bremer, B. (2012). Evolution of growth habit, inflorescence architecture, flower size, and fruit type in Rubiaceae: Its Ecological and Evolutionary Implications. *PLOS ONE* 7(7): e40851.

Reyes, E. Sauquet, H. y Nadot, S. (2016). Perianth symmetry changed at least 199 times in angiosperm evolution. *TAXON* 65(5): 945-964.

Rezazadeh, A. Harkess, R. y Telmadarrehei, T. (2018). The effect of light intensity and temperature on flowering and morphology of potted red firespike. *Horticulturae* 4(36): 1-7.

Rodríguez-Riaño, T. Olivencia, A. y Devesa, J. (1999). *Biología floral en Fabaceae*. pp. 176. Madrid, España: Ruizia. Monografías del Real Jardín Botánico.

Rodríguez, S. y Gámez, E. (2010). Clave vegetativa para la identificación de árboles de la familia Fabaceae de la ciudad de Mérida, Venezuela. *Pittieria* 34: 89-111.

Romero-Rangel, S. y Rojas-Zenteno, C. (2019). Aspectos taxonómicos de la morfología floral masculina de *Quercus* (Fagaceae) en México. *Polibotánica* (48): 13-27.

Romero, S. Lira, R. y Dávila, P. (2000). A phenetic study of the taxonomic delimitation of *Quercus acutifolia* and *Q. conspersa* (Fagaceae). *Brittonia* 52(2): 177-187.

Rowe, N. y Speck, T. (2005). Plant growth forms: an ecological and evolutionary perspective. *New Phytologist* 166: 61-72.

Rzedowski, G. y Rzedowski, J. (2005). *Flora fanerogámica del valle de México*. 2a. ed. pp. 290-300. Michoacán, México: Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.

Sánchez, E. (2018). *Evolución del tamaño y número de flores en la inflorescencia. ¿Limitaciones físicas o selección natural?* (Trabajo Fin de Grado). Universidad de Jaén. Jaén, España.

Simón-Porcar, V. Abdelaziz, M. y Arroyo, J. (2018). El papel de los polinizadores en la evolución floral: una perspectiva mediterránea. *Ecosistemas* 27(2): 70-80.

Smith, C. (1948). *Species lupinorum*. Saratoga, California. Tomado de: <https://catalog.hathitrust.org/Record/002004428>

Soto-Correa, J. Sáenz-Romero, C. Lindig-Cisneros, R. Sánchez-Vargas, N. y Cruz-de-León, J. (2012). Variación genética entre procedencias de *Lupinus elegans* Kunth, zonificación altitudinal y migración asistida. *Agrociencia* 46(6): 593-608.

Stepkowski, T. Banasiewicz, J. Granada, C. Andrews, M. y Passaglia, L. (2018). Phylogeny and phylogeography of rhizobial symbionts nodulating legumes of the tribe Genisteeae. *Genes* 9(3): 1-25.

Stout, J. Kells, A. y Goulson, D. (2002). Pollination of the invasive exotic shrub *Lupinus arboreus* (Fabaceae) by introduced bees in Tasmania. *Biological Conservation* 106(3): 425-434.

Temeles, E. Newman, J. Newman, J. Cho, S. Mazzotta, A. y Kress, W. (2016). Pollinator competition as a driver of floral divergence: An experimental test. *PLoS one* 11(1): e0146431.

Tiffney, B. y Manchester, S. (2001). The use of geological and paleontological evidence in evaluating plant phylogeographic hypotheses in the northern Hemisphere Tertiary. *International Journal of Plant Sciences* 162: S3-S17.

Toon, A. Cook, L. y Crisp, M. (2014). Evolutionary consequences of shifts to bird-pollination in the Australian pea-flowered legumes (Mirbelieae and Bossiaeeae). *BMC Evolutionary Biology* 14(43): 1-11.

Tucker, S. (2003). Floral development in legumes. *Plant Physiology* 131(3): 911-926.

Universidad Politécnica de Valencia. (2021). Familia de las Leguminosas (Leguminosae). Tomado de: <http://www.euita.upv.es/varios/biologia/temas%20angiospermas/R%C3%B3sidas/Leguminosas/Leguminosas.htm>

- Varthini, V. Robin, S. Sudhakar, D. Raveendran, M. Rajeswari, y S. Manonmani, S. (2014). Evaluation of rice genetic diversity and variability in a population panel by principal component analysis. *Indian Journal of Science and Technology* 7(10): 1555-1562.
- Vázquez-Cuecuecha, O. López-Upton, J. Lagunes-Espinoza, L. Ramírez-Herrera, C. López, P. y Martínez-y-Pérez, J. (2019). Variación morfológica y productiva de tres especies de *Lupinus* en un ensayo de campo. *Revista fitotecnica mexicana* 42(3): 281-288.
- Warman, L. Moles, A. y Will, E. (2010). Not so simple after all: searching for ecological advantages of compound leaves. *Oikos* 120(6): 813-821.
- Whitman, T. y Aarssen, L. (2010). The leaf size/number trade-off in herbaceous angiosperms. *Journal of Plant Ecology* 3(1): 49-58.
- Williams, I. (1987). The Pollination of Lupins. *Bee World* 68(1): 10-16.
- Willow, J. Tamayo, M. y Jóhannsson, M. (2017). Potential impact of Nootka lupine (*Lupinus nootkatensis*) invasion on pollinator communities in Iceland. *Icelandic Agricultural Sciences* (30): 51-54.
- Wolko, B. Clements, J. Naganowska, B. Nelson, M. y Yang, H. (2011). *Lupinus*. En: Kole, C. (Ed). *Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources*. pp. 153-206. Berlin. Springer.
- Yahara, T. Javadi, F. Onoda, Y. Paganucci, L. Faith, D. Prado, D. Akasaka, M. Kadoya, T. Ishihama, F. Davies, S. Slik, F. Yi, T. Ma, K. Bin, C. Darnaedi, D. R. Pennington, T. Tuda, M. Shimada, M. Ito, M. Egan, A. Buerki, S. Raes, N. Kajita, T. Vatanparast, M. Mimura, M. Tachida, H. Iwasa, Y. Smith, G. Victor, J. y Nkonki, T. (2013). Global legume diversity assessment: Concepts, key indicators, and strategies. *TAXON* 62 (2): 249-266.

Zamora-Natera, J. y Terrazas, T. (2012). Anatomía foliar y del pecíolo de cuatro especies de *Lupinus* (Fabaceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 687-697.

Zhang, D. Kong, W. Robertson, J. Goff, V. Epps, E. Kerr, A. Mills, G. Cromwell, J. Lugin, Y. Phillips, C. y Paterson, A. (2015). Genetic analysis of inflorescence and plant height components in sorghum (Panicoidae) and comparative genetics with rice (Oryzoidae). *BMC Plant Biology* 15(107): 1-15.

Zu, P. y Schiestl, F. (2017). The effects of becoming taller: direct and pleiotropic effects of artificial selection on plant height in *Brassica rapa*. *The Plant Journal* 89: 1009-1019.