

## BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA DE *VIOLA CAZORLENSIS*. I. VARIABILIDAD DE CARACTERES FLORALES

por

CARLOS M. HERRERA \*

### Resumen

HERRERA, C. M. (1988). Biología y ecología de *Viola cazorlensis*. I. Variabilidad de caracteres florales. *Anales Jard. Bot. Madrid* 45(1): 233-246.

Basándonos en el análisis cualitativo y cuantitativo de ocho poblaciones de la Sierra de Cazorla, Jaén, se estudia la variación intra e interpoblacional de varios caracteres florales de *Viola cazorlensis*. Se examinan en concreto longitud del pedúnculo, longitud del espolón, longitud de los nectarios, cantidad (volumen) de néctar y la relación entre la longitud de los nectarios y del espolón. Todos estos caracteres varían considerablemente de unas flores a otras. Los espolones varían ampliamente además en su forma. No sólo es intrapoblacional sino que muestra diferencias significativas de sus valores medios entre las diferentes poblaciones (diferenciación local de las poblaciones). Las diferencias entre poblaciones no guardan una relación directa con la distancia geográfica entre las mismas. Se analizan los resultados a la luz de los datos disponibles sobre la biología reproductiva de la planta y siempre teniendo en cuenta su carácter de endemismo local.

Palabras clave: *Violaceae*, *Viola cazorlensis*, diferenciación local, endemismo, morfología floral, variabilidad fenotípica.

### Abstract

HERRERA, C. M. (1988). Biology and ecology of *Viola cazorlensis*. I. Variability in floral traits. *Anales Jard. Bot. Madrid* 45(1): 233-246 (in Spanish).

Inter and intrapopulation variation in floral characteristics is examined for eight populations of *Viola cazorlensis*, a narrow endemic, in the Sierra de Cazorla (Jaén province, southeastern Spain). Peduncle, spur and nectaries length, nectar volume, and the nectaries/spur length ratio, are the floral traits examined. All these characters display considerable variation between flowers. Spurs show also broad variation in shape. Observed variation is due to both marked intrapopulation variability and significant differences between populations in average values for all traits. Differences between populations are not predictably related to their geographical separation. Results are discussed in relation to the endemic nature of the species and some aspects of its reproductive biology.

Key words: *Violaceae*, *Viola cazorlensis*, endemism, floral morphology, local differentiation, phenotypic variation.

### INTRODUCCIÓN

*Viola cazorlensis* Gandoger (*Violaceae*) es posiblemente uno de los endemismos vegetales más singulares de la flora ibérica. Su restringida distribución geo-

\* Estación Biológica de Doñana. Apartado 1056. 41013 Sevilla.

gráfica, las relaciones biogeográficas con las restantes especies de la Sect. *Delphiniopsis* W. Becker y ciertos aspectos de su morfología floral (MELCHIOR & CUATRECASAS, 1935; HEYWOOD, 1960; BLANCA & VALLE, 1986) contribuyen a dicha singularidad. A pesar de este hecho, la biología y ecología de esta especie no han sido nunca examinadas en detalle. La primera publicación que aporta información original sobre el tema es el ya clásico estudio de MELCHIOR & CUATRECASAS (1935). Durante el medio siglo transcurrido desde entonces, varios trabajos han mencionado aspectos de la biología y ecología de *V. cazorlensis*, pero normalmente limitándose a repetir o discutir la ya de por sí escasa información originalmente aportada por Melchior & Cuatrecasas para la especie (véanse, por ejemplo, HEYWOOD, 1962; FERNÁNDEZ CASAS, 1972; FERNÁNDEZ CASADO & MAYOR LÓPEZ, 1984; BLANCA & VALLE, 1986; MOTA POVEDA & MADERO MONTEIRO, 1987).

El presente estudio es el primero de una serie sobre la biología y ecología de *V. cazorlensis*. El objetivo general es doble. En primer lugar, se intenta documentar en detalle la historia natural de una especie singular, haciendo especial hincapié en los aspectos relacionados con su biología reproductiva. En segundo lugar, se trata de aprovechar las implicaciones filogenéticas que se deducen de la biogeografía de la Sect. *Delphiniopsis* para hacer una exploración en el terreno más general de las interacciones evolutivas planta-animal (particularmente en relación con polinizadores y fitófagos). Este primer trabajo examina los patrones de variabilidad intra e interpoblacional en algunos caracteres florales de *V. cazorlensis* en la Sierra de Cazorla (Jaén). El análisis de la variabilidad intraespecífica en especies consideradas "raras" (RABINOWITZ, 1981) tiene implicaciones evolutivas muy inmediatas (PRIMACK, 1980; STEBBINS, 1980), que son de particular interés para la comprensión de los fenómenos de endemismo (KRUCKEBERG & RABINOWITZ, 1985). Pero, además, el elegir caracteres florales que son potencialmente importantes en la relación planta-polinizador (véase más adelante) tiene como ventaja adicional que los patrones de variabilidad encontrados pueden ser interpretados y valorados en el contexto de posibles presiones selectivas que los polinizadores ejercen o han ejercido en el pasado sobre los caracteres examinados.

#### ÁREA DE ESTUDIO Y MÉTODOS

Se han muestreado ocho poblaciones de *V. cazorlensis*, todas ellas situadas en la Sierra de Cazorla; la situación y otras características de las mismas se presentan en la tabla 1. Los muestreos se realizaron en el período comprendido entre el 23 de abril y el 25 de mayo de 1987. En cada población se intentó hacer coincidir la fecha de muestreo con su máximo local de floración, por lo que las diferencias que se observan en la tabla 1 reflejan en parte las diferencias fenológicas existentes entre poblaciones. Las poblaciones locales estudiadas difieren ampliamente en cuanto al número de individuos que las integran (tabla 1). No obstante, los resultados no han de verse afectados por esta circunstancia, dado el método de muestreo empleado.

En cada población se recogieron un total de 25-38 flores (tabla 1), a razón de una flor/planta, elegidas al azar. Las flores se conservaron en pequeños recipientes

TABLA 1

POBLACIONES DE *VIOLA CAZORLENSIS* MUESTREADAS PARA EL PRESENTE ESTUDIO (N = número de flores examinadas en cada localidad. Las cifras que preceden a los nombres de las localidades sirven para identificarlas en el resto de las tablas y en la figura 2)

Localidad	Cuadrícula UTM	Elevación (m)	Tamaño población*	Fecha de muestreo	N
1 Cruz de Quique . . . . .	WG 0494	1290	4	23 abril	38
2 Puerto de los Arenales . . . . .	WG 0498	1240	3	25 abril	25
3 Puente de Guadahornillos . . . . .	WG 1198	1580	2	2 mayo	35
4 Rastrillos de la Víbora . . . . .	WG 0894	1580	1	25 mayo	30
5 Puerto del Tejo . . . . .	WG 0294	1560	3	20 mayo	29
6 Los Arenales . . . . .	WG 1496	1400	2	18 mayo	30
7 Cabañuelas . . . . .	WG 0484	1860	1	21 mayo	30
8 Fuente de los Chorros . . . . .	WG 1495	1320	1	18 mayo	30

\* = 1, < 100 plantas; 2, 100-500 plantas; 3, 500-1000 plantas; 4, > 1000 plantas.

tes herméticos hasta su examen, que generalmente tuvo lugar dentro de las cinco horas siguientes a la recolección. Para cada flor se midieron las siguientes variables:

1. Longitud del pedúnculo. Medida desde su inserción en el tallo hasta su punto de contacto con el cáliz.

2. Longitud del espolón. Medida sobre su línea media dorsal, deshaciendo la curvatura.

3. Longitud de los nectarios. *V. cazorlensis* posee dos largos nectarios filiformes, prolongaciones de sendos filamentos estaminales, que se encuentran en el interior del espolón. Su longitud se midió desde el contacto con los filamentos hasta su extremo. Cuando los dos nectarios eran desiguales, se consideró la dimensión del más largo.

4. Cantidad de néctar. El volumen de néctar presente en el espolón se midió con la ayuda de microcapilares calibrados de 1  $\mu$ l de capacidad (Drummond Microcaps). Todas las recolecciones de flores se hicieron aproximadamente a la misma hora (entre 18,00 y 20,00 h), eliminando así la fuente de variabilidad que la hora del día pudiese suponer para las medidas de cantidad de néctar. Por otra parte, a la vista de la extraordinaria rareza de las visitas de consumidores de néctar a las flores de *V. cazorlensis* en todas las localidades (observación personal), creo que se puede descartar un posible efecto de consumos diferenciales sobre la variabilidad observada en las cantidades de néctar.

A estas cuatro medidas se añadió la resultante de dividir para cada flor la longitud de los nectarios por la del espolón, expresando el cociente como porcentaje. Esta cifra expresa la longitud de los nectarios como proporción de la longitud del espolón.

Además de las anteriores variables cuantitativas, se examinó también la variabilidad en la morfología del espolón. Su forma se registró cuidadosamente en la

mayoría de las flores recolectadas, calcando el contorno del espolón directamente en papel transparente.

## RESULTADOS

### *Variabilidad floral*

Todos los caracteres morfológicos estudiados varían considerablemente entre flores (tabla 2; flores de todas las poblaciones combinadas en una única muestra). El intervalo de variación observado para la longitud del pedúnculo es de 11-82 mm, y el correspondiente al espolón es 8,5-37 mm. La longitud de los nectarios varía entre 8-25,5 mm, y la proporción representada por éstos respecto a la longitud del espolón varía entre 30-90%. Calculando los respectivos coeficientes de variación ( $CV = 100 \times \text{desviación típica}/\text{media}$ ), el pedúnculo resulta ser el carácter más variable en términos relativos ( $CV = 31,5\%$ ), mientras que el espolón (16,3%), nectarios (17,2%) y cociente nectarios/espolón (16,4%) muestran niveles similares de variabilidad.

En contra de las hipótesis iniciales, las flores de *V. cazorlensis* resultaron contener cantidades exiguas de néctar. La cantidad media fue de solo 0,28  $\mu\text{l}$ /flor (tabla 2). De un total de 427 flores examinadas, el 15% no poseían ningún néctar, y sólo el 16% tenían cantidades superiores a 0,5  $\mu\text{l}$ . En una de las poblaciones, los polinizadores fueron excluidos de una serie de plantas para el estudio de algunos aspectos de biología reproductiva. Aunque no se recolectaron flores de esas plantas para medir la cantidad de néctar, observaciones directas indican que éste era igualmente escaso en sus flores (la cantidad de néctar en el espolón puede apreciarse visualmente por transparencia). Este hecho, junto al señalado arriba de escasez de visitantes florales, sugiere que las pequeñas cantidades medidas en las flores accesibles a los polinizadores no obedecen a elevado consumo por parte de éstos, sino realmente a bajos niveles de secreción.

TABLA 2

ESTADÍSTICOS CORRESPONDIENTES A LOS CARACTERES FLORALES EXAMINADOS EN *VIOLA CAZORLENSIS*, TODAS LAS POBLACIONES COMBINADAS (N = tamaño muestral; d. t. = desviación típica)

	N	Media	d. t.	Intervalo
Pedúnculo (mm) . . . . .	247	38,7	12,2	11-82
Espolón (mm) . . . . .	247	25,1	4,1	8,5-37
Nectarios (mm) . . . . .	210	16,3	2,8	8-25,5
Nectarios/espolón (%) . . . . .	210	64,7	10,6	30,2-89,8
Volumen de néctar ( $\mu\text{l}$ ) . . . . .	247	0,24	0,28	0-1,42

### *Variabilidad en la forma del espolón*

Además de la amplia variabilidad en longitud, los espolones presentan una notable variación en su forma. En la figura 1 se recoge una submuestra represen-

tativa de toda la gama de variación observada en la muestra de 150 espolones (todas las poblaciones combinadas) que fueron dibujados individualmente. Para apreciar con más exactitud la importancia relativa de las componentes de la variación, los espolones representados se ordenaron a lo largo de dos ejes, correspondientes a longitud y curvatura. El resultado es un muestrario prácticamente completo de formas observadas, situado en un marco de tendencias independientes de variación. Para cada "tipo" se indica la frecuencia de aparición en la muestra examinada (fig. 1).

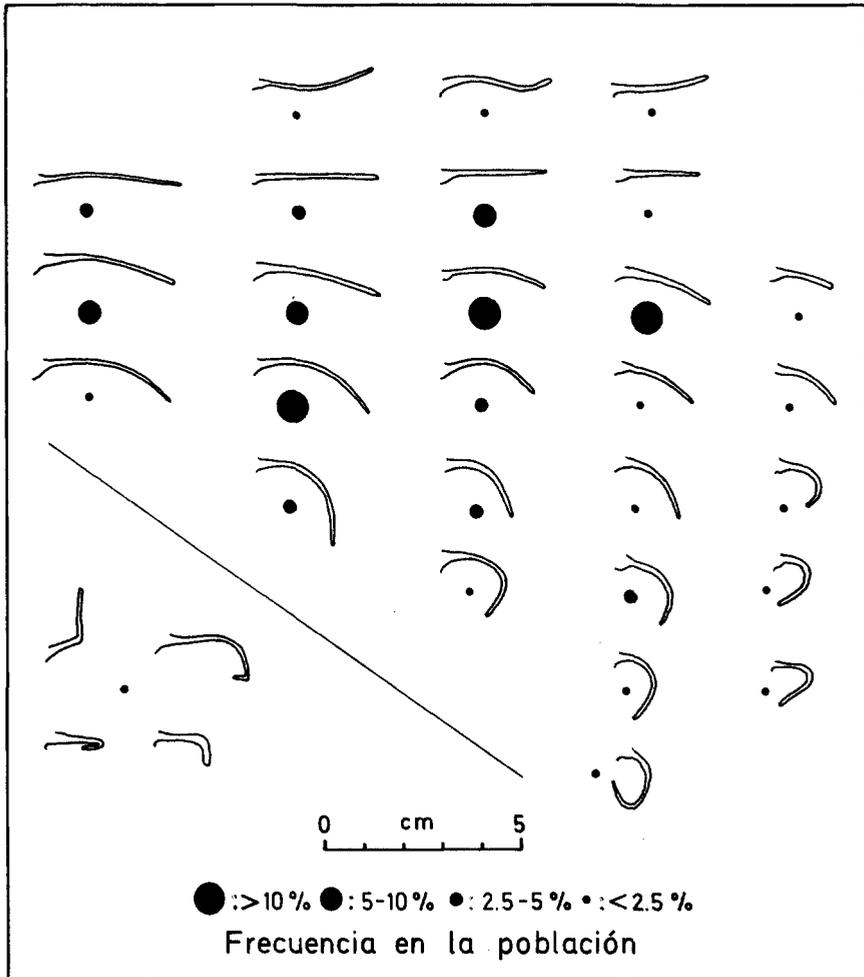


Fig. 1.—Variabilidad en la forma del espolón de *Viola cazorlensis* (vista lateral). Se presenta una muestra de toda la gama de variación observada, habiéndose ordenado los espolones según diferencias en longitud (sentido horizontal) y grado de curvatura (sentido vertical). Para cada "tipo" se muestra su frecuencia relativa en el conjunto de las ocho poblaciones estudiadas. En la esquina inferior izquierda se muestran algunos ejemplos de formas aberrantes que claramente se apartan del patrón de variación general.

Tres conclusiones se deducen de la figura 1. En primer lugar, la marcada diversidad morfológica existente. Aunque la gran mayoría de los espolones caen dentro del marco principal longitud-curvatura representado, se presentan también formas "aberrantes" con cierta frecuencia (2,4 %). En segundo lugar, que a pesar de la amplia diversidad morfológica existente, no se encuentran espolones en ciertos sectores del plano hipotético de "formas posibles". La gama de curvaturas observadas aumenta al disminuir el tamaño del espolón. Los espolones más largos solo se presentan rectos o muy débilmente curvados. Los espolones más cortos son los que llegan a alcanzar curvaturas más acusadas. Por último, que los tipos más frecuentes poseen curvaturas leves o moderadas, con independencia de la longitud.

#### *Diferencias entre poblaciones*

La gran variabilidad observada en los caracteres florales puede responder a dos componentes diferentes, que corresponden a la variación intra e interpoblacional. Poblaciones bastante diferentes entre sí pero individualmente poco variables (componente interpoblacional >> intrapoblacional) pueden dar lugar a la misma variabilidad que encontraríamos con poblaciones similares que fuesen todas muy variables (componente interpoblacional << intrapoblacional). Estos dos patrones tienen implicaciones ecológicas y evolutivas muy diferentes, y por ello tiene interés identificar cuál es la situación de *V. cazorlensis* en el gradiente definido por los dos extremos anteriores. En este apartado se examinan las dife-

TABLA 3

MEDIAS POBLACIONALES PARA LOS CARACTERES FLORALES EXAMINADOS  
EN *VIOLA CAZORLENSIS*  
(las medidas se expresan en las mismas unidades empleadas en la tabla 2)

Población	Pedúnculo	Espolón	Nectarios	Nectarios/ espolón	Volumen de néctar
1	49,7	23,7	16,0	66,9	0,44
2	41,3	28,6	18,7	63,5	0,20
3	35,2	22,7	16,0	69,3	0,26
4	36,2	24,7	15,7	63,8	0,15
5	31,4	26,3	17,2	64,7	0,19
6	37,8	27,1	15,7	57,4	0,20
7	26,1	23,0	16,0	69,9	0,22
8	49,5	25,9	15,9	61,0	0,18
Heterogeneidad entre poblaciones*:					
F	25,0	9,5	3,1	4,8	4,3
g.l.	7,207	7,203	7,172	7,177	7,200
P	<0,0001	<0,0001	0,004	0,0001	0,0002

\* = Análisis de varianza de Brown-Forsythe. que no requiere homogeneidad de varianza entre grupos.

rencias entre poblaciones en los valores medios de los caracteres florales examinados cuantitativamente, evaluando así la componente interpoblacional.

Los valores medios de los caracteres examinados varían entre poblaciones (tabla 3). Los intervalos de variación de las medias poblacionales son particularmente amplios para la longitud del pedúnculo (26,1-49,7 mm) y la cantidad de néctar (0,15-0,44  $\mu$ l). La significación estadística de las diferencias observadas entre medias poblacionales fue determinada mediante análisis de varianza, usando el método de Brown-Forsythe, que no presupone homogeneidad de varianza entre grupos. Todos los caracteres florales considerados difieren significativamente entre poblaciones (tabla 3). Existe, por consiguiente, una importante componente de variación interpoblacional en la variabilidad floral de *V. cazorlensis* en el área de estudio. Estos resultados revelan además que las poblaciones de esta especie en la Sierra de Cazorla muestran una significativa diferenciación local en características florales.

Con objeto de saber si la diferenciación local de las poblaciones tiene alguna base geográfica, se analizó la relación entre distancia entre poblaciones y divergencia global en caracteres florales. Para todos los pares posibles de poblaciones ( $N=28$ ) se calculó la distancia geográfica que las separa (medida en línea recta sobre el mapa). Como medida de divergencia interpoblacional en características florales se usó la distancia euclidiana entre medias poblacionales en el espacio definido por las cinco variables consideradas (véase, por ejemplo, SNEATH & SOKAL, 1973), calculada igualmente para todos los pares posibles de poblaciones. Se obtuvieron dos juegos diferentes de distancias euclidianas para los pares de localidades, calculados usando para cada variable los datos medios originales y los datos estandarizados (media = 0, desviación típica = 1), respectivamente. Ninguno de estos dos juegos de distancias resultó estar significativamente correlacionado con la separación geográfica de las poblaciones ( $r=0,246$  y  $r=0,061$ ,  $N=28$ ,  $P>0,15$ ). En conjunto, por tanto, el grado de similitud en características florales existente entre dos poblaciones de *V. cazorlensis* no guarda una relación predecible con la distancia geográfica existente entre ambas, al menos a la escala geográfica que estamos considerando aquí (las dos poblaciones más alejadas distan 16 km en línea recta; las más cercanas, 700 m).

#### *Variabilidad intrapoblacional*

Los coeficientes de variación (CV) de los cinco caracteres florales examinados se muestran en la tabla 4, por separado para cada localidad y para todas las poblaciones combinadas. En general, los niveles de variabilidad local son, para todos los caracteres, del mismo orden de magnitud que la variabilidad total observada para todas las poblaciones combinadas. Esto indica que la componente intrapoblacional contribuye de forma importante a la variabilidad global, y que la diferenciación local demostrada en el apartado anterior no va acompañada generalmente de una pérdida de variación local en los caracteres. El tamaño de las poblaciones locales no está correlacionado significativamente con el nivel de variabilidad (CV) de ninguno de los caracteres florales examinados ( $P > 0,05$ , correlación de Spearman).

Con objeto de determinar si todas las poblaciones son equivalentes en cuanto a sus niveles de variabilidad local, se aplicó la prueba de Levene para variabilidad

relativa (VAN VALEN, 1978; una prueba para comparar variabilidad en términos absolutos no tiene sentido una vez que se ha demostrado heterogeneidad significativa de las medias). Para dos caracteres (longitud de los nectarios, cociente nectarios/espólón) existe una heterogeneidad significativa entre poblaciones en variabilidad relativa (tabla 4). Es decir, la variabilidad local de estos caracteres es diferente en distintas localidades. No existe una heterogeneidad interpoblacional significativa en cuanto a la variabilidad local de los restantes caracteres.

TABLA 4

COEFICIENTE DE VARIACIÓN DE LOS CARACTERES FLORALES EXAMINADOS  
EN *VIOLA CAZORLENSIS*  
(expresados como porcentaje)

Población	Pedúnculo	Espólón	Nectarios	Nectarios/ espólón	Volumen de néctar
1	25,5	16,2	14,7	14,4	72,3
2	21,5	16,0	9,5	12,1	164,3
3	24,0	13,6	18,3	17,6	136,1
4	16,2	17,6	22,3	16,4	115,1
5	24,4	12,8	11,3	13,2	115,9
6	27,0	9,5	18,3	18,7	119,3
7	28,7	14,9	13,4	10,0	111,1
8	23,3	14,2	19,7	19,2	116,2
Todas	31,5	16,3	17,2	16,4	116,7
Heterogeneidad entre poblaciones*:					
F	1,39	1,57	2,67	2,37	1,55
g.l.	7,239	7,239	7,202	7,202	7,239
P	0,208	0,144	0,012	0,024	0,151

\* = Prueba de Levene aplicada a la variabilidad relativa (VAN VALEN, 1978).

#### *Covariación de caracteres: enfoque multivariante*

Todos los análisis precedentes han considerado los distintos caracteres florales independientemente. Los resultados obtenidos referentes a diferenciación local y variabilidad en éstos serán tanto más concluyentes cuanto la estructura de covariación de dichos caracteres sea más laxa. En otras palabras, para que la imagen proporcionada por el enfoque univariante sea fiable es necesario que los caracteres usados sean en buena medida independientes los unos de los otros. Por este motivo, en este apartado se explora la estructura de covariación de los caracteres mediante un enfoque multivariante. Subsidiariamente, este método servirá además para delimitar con mayor precisión el patrón de diferenciación local de las poblaciones.

Los datos correspondientes a las flores de todas las poblaciones combinadas fueron sometidos a un análisis factorial, usando la normalización de Kaiser y rota-

ción Varimax (véase, por ejemplo, FRANE & *al.*, 1981; CUADRAS, 1981). Este método permite identificar las tendencias independientes (ortogonales) de variación en caracteres florales que subyacen a la variación observada en cinco de ellos considerados aisladamente, y la participación relativa de cada uno en las mismas. Los resultados (tabla 5) indican que existen cuatro tendencias independientes de variación en caracteres florales, representadas por los cuatro factores. Los factores de carga de los caracteres florales sobre cada factor indican que longitud de nectarios (factor 1), longitud de espolón (factor 2), longitud del pedúnculo (factor 3) y cantidad de néctar (factor 4) varían independientemente unos de los otros (se segregan virtualmente entre los cuatro factores). Esto indica que en su variación entre flores los rasgos florales examinados no constituyen un conjunto ligado de caracteres. El valor adquirido por cualquiera de estas variables en una flor concreta no guarda una relación predecible con los valores de las restantes variables para dicha flor.

TABLA 5

ANÁLISIS FACTORIAL DE LOS CARACTERES FLORALES DE *VIOLA CAZORLENSIS*.  
 \* FACTORES DE CARGA DE LOS DISTINTOS CARACTERES SOBRE CADA FACTOR  
 (para mayor claridad, solo se muestran los valores >0,4)

	Factor			
	1	2	3	4
Cociente nectarios/espolón .....	0,913	—	—	—
Nectarios .....	0,867	0,493	—	—
Espolón .....	—	0,986	—	—
Pedúnculo .....	—	—	0,985	—
Volumen de néctar .....	—	—	—	0,992
Proporción acumulada de varianza (%) * .....	33,9	65,8	85,2	100

\* = En el espacio definido por los factores.

Las ocho poblaciones estudiadas difieren significativamente en cuanto a las coordenadas de cada flor en el espacio definido por los cuatro factores (factor 1:  $F=2,53$ ,  $P=0,016$ ; factor 2:  $F=12,35$ ,  $P<0,0001$ ; factor 3:  $F=20,59$ ,  $P<0,0001$ ; factor 4:  $F=4,33$ ,  $P=0,002$ ; g.l. = 7,202, en todos los casos). Esto no hace más que confirmar la diferenciación local demostrada en un apartado anterior. En la figura 2 se representa la posición del centroide (media multivariante) de cada población en el espacio definido por los tres primeros factores. Además de mostrar la marcada diferenciación de las poblaciones locales, dicha figura ilustra un aspecto complementario. La diferenciación de las poblaciones tiene lugar a lo largo de todas las dimensiones (= ejes independientes de variación floral), sin ninguna tendencia dominante. Debo señalar aquí que este resultado no es un artefacto del método multivariante empleado. Los factores resultan de un análisis para todas las poblaciones combinadas, y revelan la estructura de covariación intrafloral de los caracteres. El hecho de que las medias poblacionales se distribuyan a lo largo de todas las direcciones principales de variación intrafloral no es

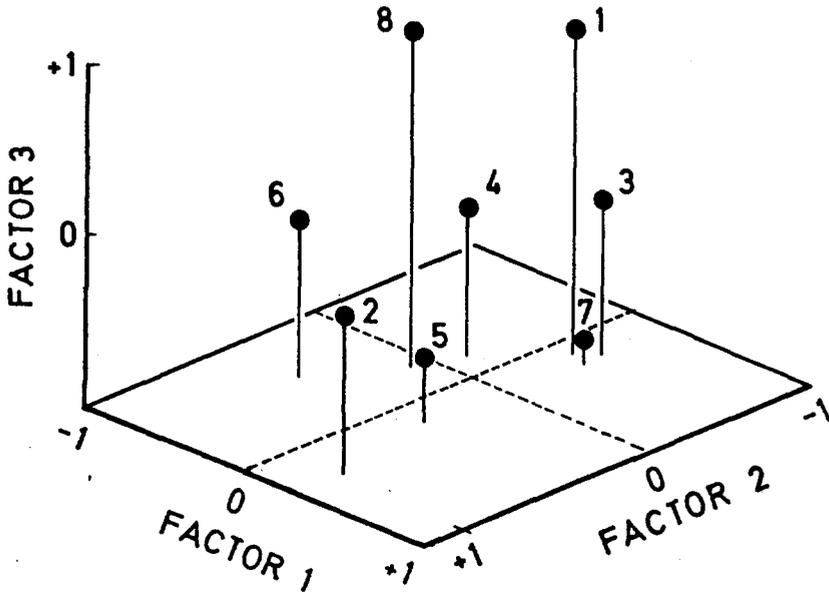


Fig. 2.—Posición del centroide (media multivariante) de cada población en el espacio definido por los tres primeros factores que se derivan del análisis factorial de características florales (tabla 5). Las diferencias entre poblaciones son significativas para todos los ejes (véase texto).

una consecuencia necesaria del análisis, sino que es un resultado robusto y biológicamente significativo. En el plano metodológico cabe señalar también que, a diferencia de otros métodos (p.ej., análisis discriminante), el análisis factorial tal como ha sido aplicado aquí es muy conservativo en lo que a detección de diferenciación de subgrupos se refiere, ya que los factores se obtienen con anterioridad a la subdivisión de la muestra en poblaciones.

#### DISCUSIÓN

Ciertos modelos teóricos pronostican el empobrecimiento genético de las especies de distribución restringida, como consecuencia de rápida fijación de genes debida a deriva genética, selección en pequeñas poblaciones y adaptación a una gama reducida de condiciones ambientales (VAN VALEN, 1965; ROTHSTEIN, 1973; BABEL & SELANDER, 1974; KRUCKEBERG & RABINOWITZ, 1985). De acuerdo con esta predicción, habría que esperar una variabilidad fenotípica relativamente reducida en especies "raras" (*sensu* DRURY, 1974; RABINOWITZ, 1981), como *Viola cazorlensis*. Aunque una verificación rigurosa de esta idea requiere comparar los niveles de variabilidad de esta especie con los de otros congéneres de distribución geográfica más amplia (PRIMACK, 1980), los resultados del presente trabajo son contrarios a las mencionadas hipótesis (ver también PRIMACK, 1980; STEBBINS, 1980). Para el conjunto de poblaciones estudiadas, *V. cazorlensis* muestra considerable variación en todos los caracteres florales examinados (véase

también, a este respecto, la observación de HEYWOOD, 1962: 68). Para alguno de ellos, como la morfología y longitud del espolón, parece seguro afirmar que la variabilidad existente en *V. cazorlensis* incluso excede con mucho a la mostrada por otras especies del género presentes en Andalucía, que tienen espolones cortos y distribución geográfica mucho más amplia (VALDÉS & *al.*, 1987).

La variación fenotípica que muestra una especie es causada por diferencias genéticas entre las plantas y por diferencias en el ambiente donde los individuos crecen, como consecuencia de su plasticidad fenotípica (BRIGGS & WALTER, 1984). Determinar con precisión la contribución de cada una de estas componentes a la variabilidad total requiere manipulación y experimentación en condiciones controladas (SCHLICHTING, 1986; SCHLICHTING & LEVIN, 1986). No obstante, varias observaciones sugieren la existencia de una componente genética apreciable en la variabilidad fenotípica observada en *V. cazorlensis*. Todas las poblaciones estudiadas crecen en condiciones ecológicas muy similares en cuanto a sustrato y exposición. Las distancias entre poblaciones son de un orden de magnitud que hace improbable la existencia de diferencias climáticas significativas durante los respectivos períodos de crecimiento y desarrollo de las flores. Por otra parte, la distancia entre poblaciones no guarda relación con la similaridad en características florales. Estas observaciones sugieren que una respuesta de las poblaciones locales a ambientes diferentes (plasticidad fenotípica) no es suficiente para explicar la variabilidad interpoblacional observada. Otros resultados apuntan igualmente a la existencia de una significativa componente genética en la variación. Por un lado, los niveles de variabilidad relativa para todas las poblaciones combinadas son del mismo orden de magnitud que los registrados en poblaciones individuales. Es razonable suponer que las condiciones ecológicas experimentadas localmente por las plantas de una población serán siempre menos variables que las experimentadas por el conjunto de las poblaciones combinadas, por restringidas que éstas sean. Y, por otro lado, que los rasgos florales examinados no muestran una variación coordinada, indicativa de un fenotipo floral integrado. Varios estudios experimentales han demostrado que las respuestas plásticas de distintos caracteres a un ambiente cambiante frecuentemente están correlacionadas entre sí, lo que resulta en variación coordinada de caracteres y un grado apreciable de integración fenotípica (SCHLICHTING, 1986). Claramente, no es éste el patrón observado en *V. cazorlensis*, ya que los caracteres florales varían independientemente unos de otros y no hay tendencias de variación indicativas de un fenotipo floral integrado. La misma distribución de los centroides de las distintas poblaciones en el espacio de los factores (fig. 2) apoya fuertemente esta afirmación.

Todos los rasgos florales examinados aquí son potencialmente importantes en la relación de *V. cazorlensis* con sus agentes polinizadores. La longitud del pedúnculo, por la altura de presentación de la flor respecto al sustrato. La longitud del espolón y los nectarios, por la profundidad a que se encuentra el néctar. La cantidad de néctar, por la magnitud de la recompensa disponible para el polinizador. MELCHIOR & CUATRECASAS (1935, p. 139) indican que "la polinización debe realizarse sólo por mariposas de larga trompa". BLANCA & VALLE (1986, p. 23) modifican esta afirmación al transcribirla, e indican que "la polinización se realiza por insectos muy específicos". Hasta la fecha, no obstante, no se recoge en la bibliografía ninguna observación concreta sobre la identidad de los polinizadores

de *V. cazorlensis*. Mis observaciones indican que los polinizadores principales son dos especies de *Sphingidae* (*Lepidoptera*, *Heterocera*) de actividad diurna: *Macroglossum stellatarum* L. y *Hemaris tityus* (L.) (C. M. HERRERA, inéd.). Ello confirma la suposición de Melchior & Cuatrecasas, pero no la aseveración de Blanca & Valle. Las dos especies de *Sphingidae* antes mencionadas visitan las flores de una amplia gama de especies en la región de estudio (C. M. HERRERA, inéd.) y no pueden considerarse por tanto como unos polinizadores específicos (véase también KISLEV & al., 1972). En el contexto del presente estudio, lo que merece ser destacado es la aparente incongruencia entre la gran variabilidad floral observada y la relación con unos agentes polinizadores muy diferenciados en morfología y comportamiento, y supuestamente especializados, como los *Sphingidae*. En la tabla 6 se muestran la media y el coeficiente de variación (CV) para la longitud de la corola en flores de ocho especies del sur de España. Todas ellas poseen corolas tubulares largas y estrechas, y presumiblemente son polinizadas por insectos con piezas bucales muy largas, al igual que *V. cazorlensis* (para algunas de ellas esto ha sido demostrado por J. HERRERA, 1982, 1985). Los valores del CV son en todos los casos inferiores a los encontrados para el espolón de *V. cazorlensis* (tabla 4). Dado que los tamaños de muestra son mucho menores para estas ocho especies que para *V. cazorlensis*, las diferencias podrían ser un artefacto estadístico. Para comprobarlo, se simularon 1200 muestras independientes de flores de *V. cazorlensis*, de 10 flores cada una, por extracción aleatoria a partir de la muestra de todas las poblaciones combinadas (N = 247). Para cada muestra aleatoria se calculó el CV de la longitud del espolón, obteniéndose a continuación la distribución de frecuencias acumulada para esta variable. El percentil del 5% de dicha distribución corresponde a un CV de 9,4%. Por consiguiente, incluso teniendo en cuenta el posible efecto de los distintos tamaños de muestra, al menos seis de las especies recogidas en la tabla 6 tienen valores de CV en longitud de la corola

TABLA 6

LONGITUD MEDIA DE LA COROLA (LMC) Y COEFICIENTE DE VARIACIÓN (CV) EN FLORES DE OCHO ESPECIES DEL SUR DE ESPAÑA CON COROLAS TUBULARES LARGAS Y ESTRECHAS. COMPÁRENSE LOS COEFICIENTES DE VARIACIÓN CON LOS PRESENTADOS EN LA TABLA 4 PARA EL ESPOLÓN DE *VIOLA CAZORLENSIS* (véase texto, para más detalles; N = tamaño muestral)

	N	LMC(mm)	CV(%)
<i>Lycium intricatum</i> Boiss. . . . .	10	14,0	7,9
<i>Jasminum fruticans</i> L. . . . .	10	15,8	6,9
<i>Putoria calabrica</i> (L. fil.) DC. . . . .	10	14,5	5,1
<i>Lonicera etrusca</i> Santi . . . . .	10	29,9	8,5
<i>Lonicera implexa</i> Aiton . . . . .	10	38,8	11,0
<i>Lonicera periclymenum</i> L. . . . .	10	51,9	12,4
<i>Lonicera splendida</i> Boiss. . . . .	10	48,2	2,8
<i>Trachelium caeruleum</i> L. . . . .	10	8,4	4,8

significativamente menores que los mostrados por el espolón de *V. cazorlensis* ( $P < 0,05$ ).

Suponiendo, como parece razonable, una componente genética en la variabilidad floral observada, la incongruencia entre unos polinizadores muy diferenciados y una marcada variabilidad floral sugiere que dicha variabilidad no tiene una "base adaptativa" (*sensu* ENNOS, 1983). Esta situación puede explicarse mediante una o más de las siguientes interpretaciones (que no se excluyen mutuamente): 1) Las diferencias individuales en morfología floral están poco relacionadas con diferencias en éxito de polinización. 2) En comparación con otros caracteres de la planta, las diferencias individuales en éxito de polinización guardan escasa relación con las diferencias individuales en eficacia biológica (*fitness*). 3) La relación planta-polinizador genera escasas presiones selectivas estabilizadoras sobre la morfología floral (es decir, la morfología floral tiene poca importancia en la relación de la planta con sus polinizadores). Cualquiera de estas explicaciones lleva implícita la noción de que, en la historia reciente de la especie, su morfología floral ha sido un rasgo lo suficientemente libre de presiones selectivas como para que se produzca (o se mantenga) la variabilidad que hoy observamos.

Las hipótesis anteriores solo podrán ser evaluadas adecuadamente una vez conocidos los aspectos fundamentales de la biología reproductiva de la especie. No obstante, esas alternativas explicarían los altos niveles de variabilidad observados, pero no la significativa componente interpoblacional de la variación (diferenciación de las poblaciones locales). Para interpretar esta última hay que recurrir a otros argumentos. *V. cazorlensis* se presenta en forma de poblaciones pequeñas y aisladas, distantes unas de otras. Con unos polinizadores muy poco específicos y careciendo de mecanismos especiales para la diseminación de las semillas (C. M. HERRERA, *inéd.*), el flujo génico entre poblaciones debe ser mínimo, y las colonizaciones de nuevos hábitat favorables, extraordinariamente raras. En estas circunstancias, la importancia del "efecto del fundador" (EF, *founder effect*) debe ser muy grande a la hora de determinar las características de las poblaciones locales. El patrón de variación entre poblaciones encontrado es prácticamente el que cabría esperar de una situación de marcado EF y escaso flujo génico entre poblaciones después de la colonización inicial.

Dos conclusiones principales se deducen del presente estudio. En primer lugar, todo parece indicar que *V. cazorlensis* posee niveles importantes de variabilidad genética a pesar de ser un endemismo de distribución muy limitada. Y en segundo lugar, que para interpretar dicha variabilidad es indispensable conocer su biología reproductiva, en particular su grado de dependencia de los polinizadores para producir semillas, la relación entre éxito de polinización y producción final de semillas, los mecanismos y distancias de dispersión de las mismas y la importancia relativa de polinizadores y fitófagos como condicionantes de la producción final de semillas. Estos aspectos serán analizados en próximos artículos en esta serie.

#### AGRADECIMIENTOS

Manolo Carrión me ayudó en el trabajo de campo, y mi hermano Javier me proporcionó los datos de *Lycium intricatum* que se recogen en la tabla 6. Las sugerencias de Pedro Jor-

dano y Santiago Castroviejo ayudaron a mejorar este trabajo. La Agencia de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, autorizó mis investigaciones en la Sierra de Cazorla y me prestó todas las facilidades necesarias.

#### REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BABEL, G. R. & R. K. SELANDER (1974). Genetic variability in edaphically restricted and widespread plant species. *Evolution* 28: 619-630.
- BLANCA, G. & F. VALLE (1986). Las plantas endémicas de Andalucía Oriental. I. *Monogr. Flora Veget. Bética* 1: 1-53.
- BRIGGS, D. & S. M. WALTERS (1984). *Plant variation and evolution*. 2.ª edición. Cambridge Univ. Press, Cambridge, Inglaterra.
- CUADRAS, C. M. (1981). *Métodos de análisis multivariante*. Editorial Univ. Barcelona, Barcelona.
- DRURY, W. H. (1974). Rare species. *Biol. Conserv.* 6: 162-169.
- ENNOS, R. A. (1983). Maintenance of genetic variation in plant populations. *Evol. Biology* 16: 129-155.
- FERNÁNDEZ CASADO, M. A. & M. MAYOR LÓPEZ (1984). Comportement écologique et distribution géographique de *Viola cazorlensis* Gandoger. *Documents d'Ecologie Pyrénéenne* 3-4: 331-334.
- FERNÁNDEZ CASAS, J. (1972). Notas fitosociológicas breves, II. *Trab. Dep. Bot. Univ. Granada* 1: 21-57.
- FRANE, J., R. JENNRICH & P. SAMPSON (1981). Factor analysis. In: W. J. Dixon (Ed.), *BMDP Statistical software*, 480-499. Univ. California Press, Berkeley, California, USA.
- HERRERA, J. (1982). *Introducción al estudio de la biología floral del matorral andaluz*. Tesina de licenciatura. Univ. Sevilla.
- HERRERA, J. (1985). *Biología reproductiva del matorral de Doñana*. Tesis doctoral. Univ. Sevilla.
- HEYWOOD, V. H. (1960). Problems of geographical distribution and taxonomy in the Iberian Peninsula. *Feddes Rep.* 63: 160-168.
- HEYWOOD, V. H. (1962). The flora of the Sierra de Cazorla, S.E. Spain. I. *Feddes Rep.* 64: 28-73.
- KISLEV, M. E., Z. KRAVIZ & J. LORCH (1972). A study of hawkmoth pollination by a palynological analysis of the proboscis. *Israel J. Bot.* 21: 57-75.
- KRUCKEBERG, A. R. & D. RABINOWITZ (1985). Biological aspects of endemism in higher plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 447-479.
- MELCHIOR, H. & J. CUATRECASAS (1935). La *Viola cazorlensis*, su distribución, sistemática y biología. *Cavanillesia* 7: 133-148.
- MOTA POVEDA, J. F. & A. MADERO MONTERO (1987). Apuntes sobre la flora, vegetación y fauna de Sierra Mágina. *Actas V Jornadas Est. Sierra Mágina*, marzo 1987 (en prensa).
- PRIMACK, R. B. (1980). Phenotypic variation of rare and widespread species of *Plantago*. *Rhodora* 82: 87-95.
- RABINOWITZ, D. (1981). Seven forms of rarity. In: H. Synge (Ed.), *The biological aspects of rare plant conservation*, 205-217. Wiley, Nueva York, USA.
- ROTHSTEIN, S. I. (1973). The niche-variation model - is it valid? *Amer. Natur.* 107: 598-620.
- SCHLICHTING, C. D. (1986). The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 667-693.
- SCHLICHTING, C. D. & D. A. LEVIN (1986). Phenotypic plasticity: an evolving plant character. *Biol. J. Linnean Soc.* 29: 37-47.
- SNEATH, P. H. A. & R. R. SOKAL (1973). *Numerical taxonomy*. Freeman, San Francisco, USA.
- STEBBINS, G. L. (1980). Rarity of plant species: a synthetic viewpoint. *Rhodora* 82: 77-86.
- VALDÉS, B., S. TALAVERA & E. FERNÁNDEZ-GALIANO (1987). *Flora vascular de Andalucía occidental*, vol. 1. Ketres Editora, Barcelona.
- VAN VALEN, L. (1965). Morphological variation and width of ecological niche. *Amer. Natur.* 99: 377-389.
- VAN VALEN, L. (1978). The statistics of variation. *Evol. Theory*. 4: 33-43.

Accepted for publication: 18-IX-1987