

VALOR TAXONÓMICO DE LA PILOSIDAD DE LOS FRUTOS EN *CENTRANTHUS CALCITRAPAE* (L.) DUFRESNE (VALERIANACEAE)

por

SANTIAGO SILVESTRE

Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Facultad de Farmacia, E-41012 Sevilla
(santiago@fafar.us.es)

Resumen

SILVESTRE, S. (2001). Valor taxonómico de la pilosidad de los frutos en *Centranthus calcitrapae* (L.) Dufresne (Valerianaceae). *Anales Jard. Bot. Madrid* 58(2): 239-244.

Centranthus calcitrapae presenta en la Península Ibérica, Islas Baleares y Francia individuos con frutos lisos o hirsutos. Estudiado el comportamiento genético de este carácter, por medio de cruzamientos artificiales, entre individuos de dos poblaciones andaluzas, llegamos a la conclusión de que está relacionado con la dominancia (frutos hirsutos) o recesividad (frutos glabros) de un único gen. Por ello, la pilosidad de los frutos no debería ser utilizada en la separación de categorías taxonómicas.

Palabras clave: *Valerianaceae*, *Centranthus*, cruzamientos experimentales, segregación de caracteres, taxonomía.

Abstract

SILVESTRE, S. (2001). Taxonomic value of hairiness in *Centranthus calcitrapae* (L.) Dufresne fruits (Valerianaceae). *Anales Jard. Bot. Madrid* 58(2): 239-244 (in Spanish).

Two different phenotypes have been observed with regard to fruit hairiness in *Centranthus calcitrapae* throughout the Iberian Peninsula, Balearic Island and France: hirsute and glabrous fruits. In this paper the inheritance of this character in two Andalusian populations has been inferred by using artificial crossings. It has been shown that fruit hairiness is based on a simple two-allele mendelian locus being hairiness dominant over the recessive glabrous fruits. Therefore, this character should not be used for separation of taxa.

Key words: *Valerianaceae*, *Centranthus*, experimental crossings, character segregation, taxonomy.

INTRODUCCIÓN

Las dos especies de *Centranthus* de la sect. *Calcitrapa* Lange (*C. calcitrapae* y *C. macrosiphon* Boiss.) muestran una gran variación en sus caracteres vegetativos (DE CANDOLLE, 1830; ROUY, 1903; RICHARDSON, 1975). La altura y robustez de las plantas viene condicionada por factores ecológicos (disponibilidad de agua, riqueza de nutrientes en el suelo, temperatura), y suele ser bastante variable en individuos de la misma población, dependien-

do de su ubicación. Otros caracteres, como la morfología de las hojas, su mayor o menor lobulación o incluso el que sean más o menos crasas, parecen estar determinados por factores génicos, distribuidos, en apariencia, muy aleatoriamente y sin que haya una clara correlación geográfica. Según los estudios (aún incompletos) que estamos llevando a cabo desde 1994, tenemos la certeza de la presencia de híbridos entre las dos especies de esta sección, lo que en parte explicaría esta variabilidad (tamaño y coloración de las flores, mayor o me-

nor longitud del espólon...) (Silvestre, resultados no publicados).

En la Península Ibérica y Francia era conocida por los botánicos (PAU in herb.: MA 119571; ROUY, 1903: 82) la presencia en *C. calcitrapae* de ejemplares con pericarpio glabro o hirsuto. ROUY (*l.c.*) no da ningún valor a estas diferencias, mientras que Pau los separa con categoría de forma (fma. *puberula* o bien fma. *acheniis puberulis*-fma. *acheniis glabris*), al comprobar la presencia de plantas de uno u otro tipo en las mismas poblaciones, junto a la ausencia de otros caracteres que apoyaran su separación en táxones de mayor rango. Al ser el indumento un carácter taxonómico de gran importancia en los vegetales (ROLLINS, 1944; HUMMEL & STAESCHE, 1962; SEPP & PAAL, 1998), RICHARDSON (1975: 232), en su monografía del género, propone la categoría de subespecie para los ejemplares con frutos hirsutos (*C. calcitrapae* subsp. *trichocarpus* I.B.K. Richardson). Posteriormente es adoptado el rango varietal de forma inválida por BOLÒS & VIGO (1983: 101) y mantenido como tal por FANLO (1986) en su publicación sobre esta sección. El estudio realizado en este trabajo a partir de los materiales existentes en el herbario del Jardín Botánico de Madrid (MA) permite afirmar que, en al menos seis pliegos, aparecen plantas con frutos hirsutos y glabros mezclados, sin otras diferencias que permitan mantener estas categorías taxonómicas, incluso la de forma (véase Anexo 1). Por ello llegamos a plantearnos la hipótesis de que muy bien podría tratarse de un carácter heredado genéticamente, como habían previamente demostrado BUKENYA & CARASCO (1995) en *Solanum* sp. y ALSTON (1999) en *Prunus armeniaca* L.

Para comprobar esta hipótesis nos hacía falta conocer previamente la biología de la reproducción de esta especie anual de flores hermafroditas, aislar líneas puras de individuos y comprobar la transmisión de este carácter mediante cruzamientos artificiales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Hemos cultivado plantas procedentes de dos poblaciones heterogéneas para el to-

mento de los frutos, procedentes de El Ronquillo (Sevilla) (población 1), y de Carratraca (Málaga) (población 2) (véase Anexo 1). En ambas conviven ejemplares con frutos glabros (fenótipo normal o N, fig. 1e, f) junto a otros con frutos hirsutos (fenótipo tricocarpo o T, fig. 1g, h), formando pequeñas subpoblaciones, con mayor o menor predominio de unos u otros. Los restantes caracteres (florales, vegetativos y fenológicos) no muestran diferencias significativas. Los porcentajes de germinación de los frutos no presentan ninguna relación con sus fenotipos (85-100%) y concuerdan con los publicados por BRANCA (1998) para *Centranthus ruber* DC.

RESULTADOS

Biología de la reproducción

Durante el año 1995 estudiamos el comportamiento reproductor de esta especie en la población 1, tanto en su hábitat natural como en el laboratorio, con el fin de proceder posteriormente a los cruzamientos.

a) Antesis y madurez floral: Las flores (fig. 1a-d) presentan una marcada protandria con un desfase de 19 a 48 horas entre la madurez de la antera y el momento en que se hace receptivo el estigma. Esta variación, condicionada con la temperatura, era menor (19 horas) en los días más calurosos (temperatura máxima de 26-28 °C) y mayor (40-48 horas) en los días en que la temperatura máxima no sobrepasaba los 20-23 °C.

La fase masculina comienza en la antesis. El filamento estaminal está curvado dentro del tubo de la corola con la antera sin abrir (fig. 1a). La erección del filamento estaminal (fig. 1b) tarda de 20 a 60 minutos (en función de la temperatura), y una vez erecto la apertura de la antera (fig. 1c) se produce en un margen de 3-15 minutos (condicionado probablemente por la sequedad del aire). Cuando comienza el estigma a hacerse visible por la boca de la corola el estambre está completamente desarrollado y la antera ya tiene el polen expuesto para la polinización.

La fase femenina viene marcada por el crecimiento del estilo, que en un margen de 7 a 12 horas coloca al estigma en la base de la antera (fig. 1d).

b) Polinización: Básicamente entomófila. Las flores son visitadas por bombílidos, ápidos (*Osmia* sp.) y algunos lepidópteros (*Pyronia bathseba*, *Pieris rapae*) que buscan la pequeña cantidad de néctar acumulado en los espolones. Esta xenogamia puede complementarse con la autogamia al rozar el estigma la base de la antera de su misma flor, o bien por caer algunos granos de polen por gravedad. (No hemos estudiado el mayor o menor predominio de la autogamia frente a la xenogamia, si bien los ejemplares aislados de los polinizadores forman frutos fértiles en un 85-92% de las flores). Si el estigma es polinizado se marchita rápidamente, mientras que en caso contrario permanece receptivo hasta tres días. En este supuesto, es frecuente que los estambres y estilos se curven de modo divergente para intentar una geitonogamia con las flores vecinas, muchas veces a diferentes niveles.

c) Desarrollo y dispersión del fruto: A los 13-15 días de la polinización, los frutos fértiles despliegan sus vilanos (no representados

en la fig. 1) y están preparados para ser diseminados por el aire, mientras que los que presentan algún problema de esterilidad permanecen anclados en la planta sin desarrollarse y no llegan a desprenderse.

Líneas puras

Se han conseguido por embolsamiento de plantas de ambos tipos de fruto para forzar a una autogamia, guardando los frutos de aquellos parentales con descendencia homogénea para posteriores siembras. La pérdida de la capacidad germinativa de las semillas en el margen de los tres-cuatro años que duró esta fase del trabajo es prácticamente nula: menos del 3% de disminución por año, conservando los frutos a 5 °C. De esta forma hemos separado en las dos poblaciones, después de tres generaciones, dos líneas puras caracterizadas por frutos glabros (fenótipo N) y frutos hirsutos (fenótipo T).

Cruzamientos

Se han realizado manualmente. En los ejemplares que debían ser utilizados como femeninos se procedió a la emasculación de la única antera existente mediante una aguja muy fina (tipo minucia de entomología) en la fase de botón floral y antes de la antesis, lo que imposibilita la autogamia. Debido al pequeño tamaño de las flores (menos de 1,5 mm), todo el proceso se efectúa utilizando un estereomicroscopio y trabajando a $\times 40$. Las flores no emasculadas fueron suprimidas mediante unas pinzas de punta fina.

La polinización se realizó mediante estambres completos, procedentes de un único progenitor masculino para cada cruce, arrancándolos con unas pinzas de punta fina, rozándolos con los estigmas maduros. Para obtener una fecundación segura comprobábamos, mediante el estereomicroscopio, que al menos ocho granos de polen quedaban adheridos al estigma. Si los estigmas estaban ya bien desarrollados, pero aún no eran receptivos, no se producía la adherencia de los granos de polen.

Hemos realizado cinco cruzamientos para asegurarnos el comportamiento de este carácter del fruto. En todos ellos se cita en primer lugar el progenitor femenino seguido del mas-

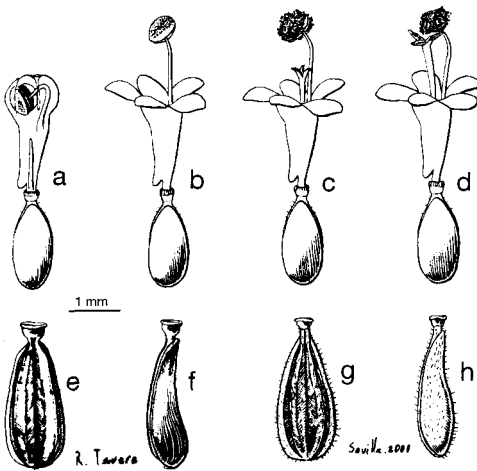


Fig. 1.—a-d, flores de *Centranthus calcitrapae* en diferentes fases de desarrollo; e-h, frutos, desprovistos del vilano, del fenotipo glabro (e, f) e hirsuto (g, h), en visión lateral y ventral.

culino, con sus respectivos fenótipos. Para asegurarnos la ausencia de una posible apomixis, hemos dejado dos o tres plantas sin polinizar manualmente y embolsadas, con un número aproximado de flores emasculadas al de las plantas que se han cruzado. En ningún caso han desarrollado frutos.

1. Cruzamiento entre individuos de la población 1: plantas con frutos glabros (N) × plantas con frutos hirsutos (T).

a) Obtención de la primera y segunda generación (F_1 y F_2)

Efectuamos 25 polinizaciones en el progenitor femenino N (1997). Los 20 frutos conseguidos fueron sembrados en 1997 con un porcentaje de germinación del 100%. De la descendencia (F_1), toda ella con fenotipo T, se eligieron cuatro plantas al azar (A, B, C, D), que se mantuvieron en total aislamiento mediante embolsamiento (1998), para que se autopolinizaran. Los frutos así obtenidos se sembraron en noviembre de 1998, con unos porcentajes de germinación de 87,5 a 100%.

En el estudio de la F_2 (1999) comprobamos la existencia de plantas con fenotipos N y T con los resultados indicados en la tabla 1.

Los valores de χ^2 para $p = 0,95$, $v = 1$ nos indican que la descendencia (F_2) obtenida se ajusta a las proporciones 1:3, por lo que se deduce que es dominante el carácter frutos hirsutos (T) y recesivo el de frutos lisos (N).

b) Obtención de la tercera generación (F_3)

Se separan al azar 13 individuos de la F_2 , aislándolos, de los cuales se obtienen frutos por autogamia. Fueron sembrados en 1999 (86,8% de porcentaje de germinación), con los resultados indicados en la tabla 2.

El estudio de la F_3 apoya los resultados obtenidos en la F_2 con la aparición de individuos homocigóticos dominantes (1, 3, 4 y 8), heterocigóticos (2, 5, 6 y 7) y homocigóticos recesivos (9, 10, 11, 12 y 13). Los valores de χ^2 para $p = 0,95$ y $v = 1$ son concluyentes en cuanto al comportamiento de este carácter del fruto.

2. Cruzamiento entre individuos de la población 2 con frutos hirsutos (T) e individuos de la población 1 con frutos glabros (N).

TABLA 1

| Individuo F_1 | F_2 obtenido | | F_2 esperado | | χ^2 |
|-----------------|----------------|----|----------------|-------|----------|
| | N | T | N | T | |
| A | 8 | 13 | 5,25 | 15,75 | 1,92 |
| B | 10 | 19 | 7,25 | 21,75 | 1,39 |
| C | 3 | 9 | 3,00 | 9,00 | — |
| D | 2 | 13 | 3,75 | 11,25 | 1,08 |

TABLA 2

| Individuo F_2 | Fenotipo | F_3 obtenido | | F_3 esperado | | χ^2 |
|-----------------|----------|----------------|----|----------------|-------|----------|
| | | N | T | N | T | |
| 1 | T | 0 | 32 | 0 | 32 | — |
| 2 | T | 10 | 29 | 9,75 | 29,25 | 0,002 |
| 3 | T | 0 | 41 | 0 | 41 | — |
| 4 | T | 0 | 29 | 0 | 29 | — |
| 5 | T | 10 | 26 | 9,0 | 27 | 0,148 |
| 6 | T | 11 | 34 | 11,25 | 33,75 | 0,006 |
| 7 | T | 15 | 48 | 15,75 | 47,25 | 0,046 |
| 8 | T | 0 | 23 | 0 | 23 | — |
| 9 | N | 30 | 0 | 30 | 0 | — |
| 10 | N | 36 | 0 | 36 | 0 | — |
| 11 | N | 52 | 0 | 52 | 0 | — |
| 12 | N | 26 | 0 | 26 | 0 | — |
| 13 | N | 23 | 0 | 23 | 0 | — |

En 1999 repetimos el cruce de ambos fenótipos, a partir de plantas pertenecientes a diferentes localidades (véase Anexo 1). Emascuamos 22 flores, siguiendo las pautas ya mencionadas y obtuvimos 18 frutos. Su porcentaje de germinación es de 88,8%. La F₁ obtenida en 2000 es toda ella T, como habíamos ya supuesto, dado el carácter dominante del fenotipo T.

3. Cruzamiento entre individuos de la población 1 con frutos hirsutos (T) e individuos de la población 2 con frutos glabros (N).

Para asegurarnos más en este carácter dominante del fenotipo T, también en 1999, realizamos el cruzamiento recíproco. La emasculación de 35 flores, y su posterior polinización, produjo 32 frutos con un porcentaje de germinación del 87,5%. Como esperábamos, la F₁ procedente de este cruce, nacida igualmente en este año 2000, es toda ella T.

CONCLUSIONES

1. La herencia del carácter glabro-hirsuto (N-T) del fruto nos indica la existencia de un gen en dominancia (T) o en recesividad (N) con una segregación claramente mendeliana. Estos resultados concuerdan con los observados por BUKENYA & CARASCO (1995) y ALSTON (1999) en los que el fenotipo hirsuto se comporta igualmente como dominante.

2. Teniendo en cuenta lo anteriormente expuesto, el carácter de frutos hirsutos o glabros no debería ser utilizado en *C. calcitrapae* como discriminatorio en la separación de categorías taxonómicas infraespecíficas, por pequeñas que sean.

3. El estudio de los pliegos de *C. macrosiphon* Boiss. conservados en MA (véase Anexo), principalmente los procedentes de las provincias de Granada y Cádiz, así como los de Meknés y Tetouan (Marruecos), en los que podemos ver ejemplares con frutos glabros e hirsutos mezclados, sin otros caracteres diferenciales, nos hace suponer que la conclusión a la que hemos llegado en *C. calcitrapae* debe extrapolarse para esta especie. Por ello consideramos que la var. *andalusii* Fanlo, *Lagascalía* 14(1): 6 (1986) carece de valor taxonómico.

AGRADECIMIENTOS

El autor expresa su agradecimiento al Profesor E. Cerdá por sus comentarios al enfoque del trabajo; al Dr. M. Ferreras, por la identificación de los insectos, y a mis compañeros de Botánica y a los asesores desconocidos, que con sus oportunas correcciones me han obligado a profundizar en este estudio.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALSTON, F.H. (1999). Genetic control and promising sources of some agronomic characters in apricot breeding. *Acta Horticultural* 484: 267-271.
- BOLÒS, O., & J. VIGO (1983). Notes sobre taxonomia i nomenclatura de les plantes. II. *Collect. Bot (Barcelona)*: 14: 101.
- BRANCA, F. (1998). Il processo di germinazione di due specie spontanee di interesse ornamentale: *Centranthus ruber* DC. e *Euphorbia characias* L. *Sementi-Elette* 44 (3-4): 25-30.
- BUKENYA, Z.R. & J.F. CARASCO (1995). Crossability and cytological studies in *Solanum macrocarpon* and *Solanum linnaeanum* (Solanaceae). *Euphytica* 86 (1): 5-13.
- DE CANDOLLE, A.P. (1830). *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis* 4: 632. Paris, Estrasburgo & Londres.
- FANLO, R. (1986). El género *Centranthus* DC. en España. I. Sección *Calcitrapa* Lange. *Lagascalía* 14 (1): 3-8.
- HUMMEL, K. & K. STAESCHE (1962). Die Verbreitung der Haartypen in den natürlichen Verwandtschaftsgruppen. In: K. LIMBAER (ed.), *Handbuch der Pflanzenanatomie* 4(5): 272-291. Berlin.
- RICHARDSON, I.B.K. (1975). A revision of the genus *Centranthus* DC. (Valerianaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 71: 211-234.
- ROLLINS, R.C. (1944). Evidence for natural hybridity between guayule (*Parthenium argentatum*) and mariola (*P. incanum*). *Am. J. Bot.* 31: 93-99.
- ROUY, G. (1903). *Flore de France* 8: 81-82. Asnières, Paris & Rochefort.
- SEPP, S. & J. PAAL (1998). Taxonomic continuum of *Alchemilla* (Rosaceae) in Estonia. *Nord. J. Bot.* 18: 519-583.

ANEXO 1

Procedencia de las muestras empleadas en este estudio:

Población 1. SPA, SEVILLA: El Ronquillo, grava cauce río Rivera de Huelva, 30TQB5273, 20-IV-1994, S. Silvestre, SEV 160914.

Población 2. SPA, MÁLAGA: Sierra de Alcaparain, Carratraca, pinares, 30TUF3581, 21-IV-1996, S. Silvestre, SEV 160913.

Materiales estudiados en el herbario del Jardín Botánico de Madrid (después del número de herbario se indica el número de ejemplares con fenotipos N o T):

Centranthus calcitrapae

SPA, ALMERÍA: La Rábida, 26-IV-1929, *E. Gros*, MA 419920: 1T, 2N. JAÉN: Pontones, cerca de la presa de El Tranco, 30SWG1724, 700 m, 17-VI-1975, *González Rebolter & al.*, MA 482146: 1T, 1N. MADRID: Puerto de Galapagar, 2-IV-1954, *sin recolector*, MA 420028: 5T, 8N. MÁLAGA: Sierra de las Nieves, 9-VII-930, *C. Vicioso*, MA 119922: 5T; ibídem, MA 119921: 7N. MURCIA: Caravaca, Nava de San Pedro, 30SWH8209, 1350 m, in rupetribus calcareis, 17-IV-1979, *Leal & Ortíz*, MA 340096: 3T, 4N. Lorca, Sierra de la Torrecilla, Rambla del Hortillo, 23-IV-1997, *S. Castroviejo & al.*, MA 591717: 11T, 6N.

Centranthus macrosiphon

SPA, GRANADA: Darro, por encima de 1450 m, 22-VII-1971, *Fernández Casas*, MA 414977: 3T, 2N. Sierra de Alfacar, Hueter-Santillán, fuente de la Teja, 30S WG 5524, 1340 m, roquedos y pinar aclarado, 20-V-1992,

Aedo, Muñoz Garmendia & Navarro, MA 508637: 4T, 1N. JAÉN: Pantano del Tranco, calizo, 650 m, 7-V-1974, *Segura Zubizarreta*, MA 356111: 2T, 1N. MÁLAGA: Pr. oppidulum Carratraca, Sierra de Aguas, 600 m, ad viam, solo sabuloso calcareo, 3-V-1973, *Fernández Casas*, MA 198964: 1T, 1N. Casares, Sierra Crestellina, 15-V-1932, *C. Vicioso*, MA 119813: 2T, 4N. Gaucín, El Hacho, 19-V-1932, *C. Vicioso*, MA 119814: 3T, 1N. Sierra de Caparafn, Carratraca, 19-VI-1930, *C. Vicioso*, MA 119818: 3T, 2N. Sierra de Mijas, 1-V-1935, *Modesto Laza*, MA 119811: 5T, 1N.

MOR, MARRAKECH: Cerca de Tassa, Ouirgane, 1100 m, en talud, 16-V-1981, *S. Castroviejo & al.*, Iter Maroccanum (V-VI-1981), MA 416687: 16T, 0N. MEKNÉS: Cerca de Ifrane, 1600 m, en rocas calizas verticales o fuertemente inclinadas, 22-V-1981, *S. Castroviejo & al.*, Iter Maroccanum (V-VI-1981), MA 416674: 14T, 23N. TETOUAN: Cerca de Bab Taza, 1000 m, rocas calizas verticales, 30-V-1981, *S. Castroviejo & al.*, Iter Maroccanum (V-VI-1981), MA 416678: 8T, 12N.

Editado por Pablo Vargas

Aceptado para publicación: 26-X-2000