

DIFERENCIAS INTRA E INTERPOBLACIONALES, Y ENTRE AÑOS, EN LA MORFOLOGÍA FLORAL DE *CYTISUS SCOPARIUS* (L.) LINK.

por

JUAN ESTEBAN MALO, JORGE BAONZA & FRANCISCO SUÁREZ*

Resumen

MALO, J. E., J. BAONZA & F. SUÁREZ (1995). Diferencias intra e interpoblacionales, y entre años, en la morfología floral de *Cytisus scoparius* (L.) Link. *Anales Jard. Bot. Madrid* 53(1): 33-40.

Se analizan las diferencias de tamaño, variabilidad intraplanta y asimetría floral de *Cytisus scoparius* a tres escalas: entre matas de una población, entre poblaciones y entre años. El estudio se realizó en dos poblaciones, una central y otra extrema (inferior) del gradiente altitudinal que ocupa la especie en la provincia de Madrid. El tamaño floral (medido a través de la longitud del estandarte) muestra una variación significativa asociada a los factores zona, planta de cada zona, año \times zona y año \times planta, siendo las flores más grandes en la localidad central y en los años de mejores condiciones meteorológicas. La variación del tamaño de las flores de cada planta es significativamente menor en la población central y en el segundo año, y la asimetría es significativamente menor en la población central que en la periférica. Los resultados pueden sugerir que el tamaño, la variabilidad intraplanta y la asimetría floral responden a presiones selectivas originadas por los polinizadores, y que las plantas de la población periférica sean menos capaces de responder a estas demandas de los polinizadores que las de la población central.

Palabras clave: *Cytisus scoparius*, tamaño floral, asimetría, poblaciones.

Abstract

MALO, J. E., J. BAONZA & F. SUÁREZ (1995). Differences within and between populations, and between successive years in floral morphology of *Cytisus scoparius* (L.) Link. *Anales Jard. Bot. Madrid* 53(1): 33-40 (in Spanish).

The variability of three flower traits of *Cytisus scoparius* (length of standard, asymmetry and intra-plant variability in flower size) is analyzed at three levels: within a population, between populations and between successive years. The study was carried out on two populations, one central and one marginal in the altitudinal gradient occupied by the species in Madrid Province (Central Spain). The length of the standard shows significant differences among plants in each population, between populations, being also significant the interactions year \times population and year \times plant. Flowers are larger in the central population and in the mild-weather year. Flower size is less variable in the central population and in the second year, and asymmetry is reduced in the central population. Results suggest that size, variability and asymmetry of flowers may be under selective pressures from pollinators, and that plants from the peripheral population may be less able to cope with pollinator demands than plants from the central population.

Key words: *Cytisus scoparius*, flower size, asymmetry, populations.

* Departamento Interuniversitario de Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma. E-28049 Madrid.

INTRODUCCIÓN

La polinización es una de las interacciones planta-animal más profusamente estudiadas por la dependencia que respecto de la misma presentan muchas especies vegetales para su reproducción (VAN DER PIJL, 1982), entre ellas muchas leguminosas (LEPPIK, 1966). En general, se considera que la importancia de este proceso para la planta ha dado lugar a una estrecha relación entre los caracteres florales de las plantas y las especies que los visitan, llegando en ocasiones a existir una auténtica competencia por los polinizadores (LAWRENCE, 1993; LALONDE & GOITBERG, 1994). Ello ha desembocado en que al menos ciertos caracteres morfológicos estén sometidos a una intensa presión selectiva por la interacción con los polinizadores, entre ellos el tamaño floral (WASER, 1983; GALEN, 1989). Recientemente se ha hipotetizado también que la variabilidad y asimetría de las flores puede verse contraseleccionada por los polinizadores (MØLLER & ERIKSSON, 1994) de forma análoga a lo que ocurre con la selección de pareja en animales (PALMER & STROBECK, 1986). Dado el coste que debe suponer para la planta la elaboración de estructuras grandes y simétricas para atraer a los polinizadores (MØLLER & ERIKSSON, 1994), puede suponerse que existan diferencias en los caracteres ya mencionados entre puntos más o menos próximos al óptimo ecológico de la especie, en los que el esfuerzo reproductor que puedan realizar las plantas sea diferente (ABRAHAMSON & GADGIL, 1973; HARPER, 1977).

En este contexto, el presente estudio pretende analizar las diferencias de tamaño, variabilidad y asimetría floral de *Cytisus scoparius* a tres escalas: (a) entre matas de una población; (b) entre dos poblaciones, una central y otra periférica del gradiente altitudinal que ocupa la especie en la provincia de Madrid, y (c) entre años. Además, ante la escasez de datos de este tipo en plantas, se considera de gran importancia la descripción de los mismos por las implicaciones que puedan tener en el estudio de la selección sexual en plantas (WILLSON, 1983).

MATERIAL Y MÉTODOS

Cytisus scoparius es una leguminosa arbustiva de floración explosiva y flor hermafrodita, zigomorfa, de tamaño grande dentro de su género (FRODIN & HEYWOOD, 1968). La polinización es de tipo entomófilo por himenópteros apoideos de mediano y gran tamaño, que producen la completa desorganización de la flor con su actividad y la "inutilizan" para subsiguientes visitas (LEPPIK, 1966; HERRERA, 1984). En el interior de la Península Ibérica es típica sobre substratos ácidos entre los 700-1400 m, formando frecuentemente matorrales más o menos monoespecíficos en áreas desprovistas de vegetación arbórea (IZCO, 1984).

El estudio se llevó a cabo en dos localidades al norte de la ciudad de Madrid situadas entre ellas a unos 6 km, en los términos municipales de Tres Cantos y Colmenar Viejo (40°36'N, 3°44'W, 680 m, y 40°40'N, 3°44'W, 840 m, respectivamente). Ambas localidades pertenecen al piso bioclimático mesomediterráneo, con una precipitación anual comprendida entre 500-700 mm y una temperatura media anual entre 13-14 °C.

Las manchas de matorral, de al menos 0,1 Ha, se seleccionaron en la umbría de laderas de pequeña pendiente en las que la especie es dominante. La localidad de Tres Cantos puede considerarse el límite altitudinal inferior de las formaciones de esta especie en el área estudiada y representa una población ecológicamente periférica, mientras la población de Colmenar Viejo se encuentra a la altitud media a la que aparecen los matorrales de *C. scoparius* (población central).

En cada localidad se seleccionaron al azar 10 plantas de mediano porte en plena floración (altura media de 94 y 90 cm en Tres Cantos y Colmenar Viejo, respectivamente, y diámetro medio de copa de 86 cm en ambos). De cada una de las matas se tomaron 12 flores completamente abiertas, en el momento en que las matas se encontraban en plena floración, durante las primaveras de 1993 y 1994. A causa de la muerte de una planta en Tres Cantos y otra en Colmenar Viejo, así como a la pérdida de todas las flores por parte de tres

plantas de esta última área debido a una ola de frío, el segundo año únicamente se recogieron flores de nueve plantas en Tres Cantos y de seis en Colmenar Viejo.

Las flores recolectadas se conservaron en un refrigerador hasta el momento de su medición, a lo largo de la semana posterior a su recolección. Las flores fueron desarmadas, y la longitud del pedúnculo y las longitudes de los pétalos, indicadas en la figura 1, medidas sobre una superficie dura con una precisión de 0,1 mm. Todas las medidas fueron tomadas por el mismo investigador.

y que tuviese las alas de longitud igual a la media de las suyas.

El análisis de los datos se realiza mediante procedimientos estadísticos paramétricos, ya que no se encontraron desviaciones significativas respecto de la normalidad en las series de datos. Las variables de tipo porcentual (asimetría y coeficiente de variación) se transformaron angularmente de forma previa a los análisis (SOKAL & ROHLF, 1979). En los ANOVAs, de tipo III, se ha considerado el factor zona de tipo fijo, ya que se toman de forma no aleatoria dos casos de los múltiples

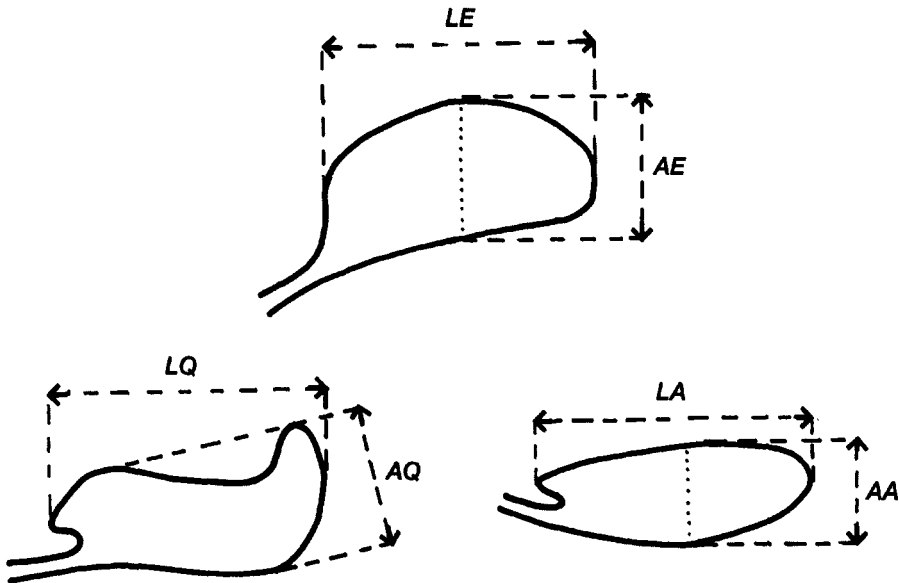


Fig. 1.—Medidas tomadas de las diferentes piezas florales: LE, longitud del estandarte; AE, anchura del estandarte; LQ, longitud de la quilla; AQ, anchura de la quilla; LA, longitud del ala; AA, anchura del ala. Las medidas de estandarte y el ancho de las alas se tomaron, tal como se indica en el dibujo, con la pieza floral plegada.

Como medida de la variabilidad de cada planta se utiliza el coeficiente de variación de la longitud del estandarte (en %). La asimetría de las flores se ha calculado como

$$A = 100 * (LAM - LAm) / (LAM + LAm)$$

siendo LAM la longitud del ala más larga y LAm la longitud de la menor. Esta variable representa el tanto por ciento de desviación de la longitud de cada ala de una flor respecto de una flor que fuese perfectamente simétrica

posibles, y el año como factor aleatorio (DAMON & HARVEY, 1987). El factor planta se toma, anidado dentro de la zona, también como de tipo aleatorio, realizándose un análisis de muestras desequilibradas por el diferente número de plantas muestreadas los dos años en las dos áreas (SYSTAT, 1992).

Todas las variables medidas (fig. 1) en cada fecha y zona muestran correlaciones significativas con la longitud del estandarte de la flor correspondiente ($p < 0,001$ en todos

los casos), y se comportan en los análisis de forma similar a la longitud del estandarte. Por ello, se exponen únicamente los resultados correspondientes a la longitud del estandarte (que es la pieza más aparente de la flor abierta, y la de medición más sencilla), y a la asimetría de las alas.

RESULTADOS

La longitud del estandarte es significativamente distinta entre zonas y plantas de cada zona, siendo también significativos los efectos de las interacciones año \times zona y año \times planta[zona] (tabla 1). En ambos años las flores de la población de Tres Cantos fueron menores que las de Colmenar Viejo (3,7 y 0,6 mm de media en 1993 y 1994, respectivamente), pero el cambio interanual es de distinta dirección en las dos áreas (fig. 2A), como lo indica el factor año \times zona del ANOVA. En Tres Cantos las flores fueron el segundo año mayores que el primero (1,8 mm

de media, considerando únicamente las plantas en las que hay réplica; $n = 9$), mientras que las flores de Colmenar Viejo fueron de menor tamaño (1,2 mm de media; $n = 6$). El aumento de tamaño de las flores de Tres Cantos el segundo año tiene lugar de forma homogénea para todas las plantas, lo que se refleja en una elevada correlación entre la longitud media del estandarte de las flores de cada planta los dos años ($r = 0,899$; $p < 0,01$; $n = 9$). De forma contraria, el tamaño de las flores de cada planta de Colmenar Viejo no está correlacionado entre años ($r = -0,305$; n.s.; $n = 6$), llevando a la existencia de diferencias significativas asociadas a la interacción año \times planta[zona].

La variabilidad de las flores de cada planta (medida por el coeficiente de variación de la longitud del estandarte) es dependiente del año y la zona, con un valor significativamente menor el segundo que el primero y en Colmenar Viejo que en Tres Cantos (fig. 2B; tabla 2). En ninguna de las dos localidades

TABLA 1

RESULTADOS DEL ANÁLISIS DE LA VARIANZA DEL EFECTO AÑO, ZONA Y PLANTA Y DE LA INTERACCIÓN AÑO \times ZONA Y AÑO \times PLANTA EN LA LONGITUD DEL ESTANDARTE DE LAS FLORES DE *CYTISUS SCOPARIUS*

	S. Cuad.	g.l.	M. Cuad.	F	p
Año	615,5	1	615,5	0,03	n.s.
Zona	38.633,4	1	38.633,4	22,91	<0,005
Año \times zona	19.554,2	1	19.554,2	20,33	<0,005
Planta [zona]	21.921,0	13	1.686,2	40,98	<0,005
Año \times planta [zona]	12.503,1	13	961,8	23,37	<0,005
Error	13.579,2	330	41,1		

TABLA 2

RESULTADOS DEL ANÁLISIS DE LA VARIANZA DEL EFECTO DEL AÑO, ZONA Y LA INTERACCIÓN AÑO \times ZONA SOBRE EL COEFICIENTE DE VARIACIÓN POR PLANTA DE LA LONGITUD DEL ESTANDARTE DE LAS FLORES DE *CYTISUS SCOPARIUS*

	S. Cuad.	g.l.	M. Cuad.	F	p
Año	1.304,7	1	1.307,4	17,21	<0,005
Zona	191,6	1	191,6	59,88	<0,005
Año \times zona	3,2	1	3,2	0,04	n.s.
Error	2.349,8	31	75,8		

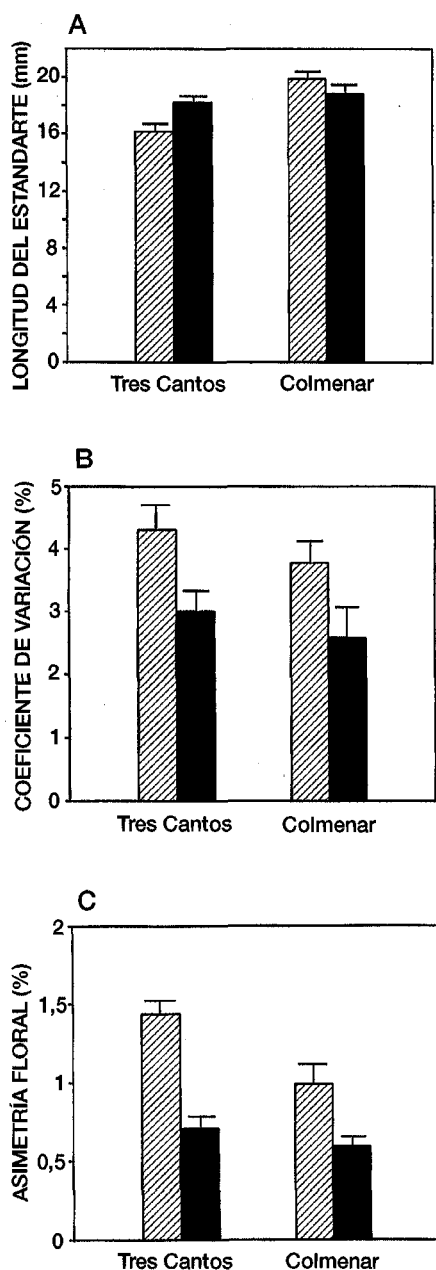


Fig. 2.—Media (+ error típico) de la longitud media del estandarte (A), del coeficiente de variación de la longitud del estandarte (B) y de la asimetría floral (C) de las plantas en cada zona y año (rayado, 1993; negro, 1994). Los tamaños muestrales son $n = 10$ plantas el primer año en ambas zonas, y $n = 9$ (Tres Cantos) y $n = 6$ (Colmenar Viejo) el segundo año.

existe una relación en la variabilidad de la planta entre distintos años ($r = -0,497$ y $-0,181$, $n = 9$ y 6 , n.s. en Tres Cantos y Colmenar Viejo, respectivamente). La variabilidad de la longitud del estandarte de cada planta es significativamente menor que la del pedúnculo de las flores los dos años en las dos zonas (tabla 3).

La asimetría de las flores no supera en ninguna planta el 2% de media (fig. 2C), y no se encuentra correlacionada con el tamaño medio de sus flores ninguno de los dos años ($r = -0,491$ y $-0,15$, $n = 10$ y 9 , en Tres Cantos; y $r = 0,358$ y $0,316$, $n = 10$ y 6 , en Colmenar, n.s.). Las flores son significativamente más asimétricas en la población de Tres Cantos que en la de Colmenar Viejo, y no existen diferencias significativas entre años, pese a que la asimetría sea algo menor el segundo año que el primero (tabla 4). La mayor disminución de la asimetría en la población de Tres Cantos que en la de Colmenar el segundo año hace que la interacción año \times zona tenga un efecto marginalmente significativo sobre esta variable. Las diferencias entre plantas de cada zona no son significativas, y no existe una constancia interanual en la asimetría de las plantas de una zona, puesto que, al igual que en el caso de la variabilidad, las correlaciones entre la asimetría de las plantas entre distintos años no son significativas ($r = -0,133$ y $0,615$, $n = 9$ y 6 , n.s. en Tres Cantos y Colmenar Viejo, respectivamente).

DISCUSIÓN

La elevada correlación existente entre las medidas de las diferentes piezas florales de *Cytisus scoparius* indica que la integración fenotípica (variación coordinada de caracteres) de las flores de esta especie es grande. Esta característica se ha relacionado con la polinización por animales (SCHLICHTING, 1986; HERRERA, 1988), mecanismo utilizado por *Cytisus* (LEPPIK, 1966; HERRERA, 1987).

Los resultados obtenidos sobre la asimetría y la variabilidad intraplanta del tamaño floral también muestran que *Cytisus scoparius* produce flores muy iguales y simétricas,

TABLA 3

COEFICIENTE DE VARIACIÓN (MEDIA \pm ERROR TÍPICO) DE LA LONGITUD DEL PEDÚNCULO FLORAL Y DEL ESTANDARTE DE LAS PLANTAS DE LAS DOS ÁREAS LOS DOS AÑOS, Y TEST DE COMPARACIÓN DE MUESTRAS PAREADAS

	Coeficiente de variación (%)		Test	
	Pedúnculo	Estandarte	T	p
Tres Cantos 1993	10,9 \pm 1,1	4,3 \pm 0,3	6,07	< 0,01
1994	11,5 \pm 1,1	3,0 \pm 0,3	8,96	< 0,01
Colmenar Viejo 1993	13,1 \pm 1,8	3,8 \pm 0,3	5,10	< 0,01
1994	11,3 \pm 1,5	2,6 \pm 0,4	5,83	< 0,01

TABLA 4

RESULTADOS DEL ANÁLISIS DE LA VARIANZA DEL EFECTO DEL AÑO, LA ZONA, PLANTA Y LA INTERACCIÓN AÑO \times ZONA Y AÑO \times PLANTA SOBRE LA ASIMETRÍA FLORAL DE LAS FLORES DE *CYTISUS SCOPARIUS*

	S. Cuad.	g.l.	M. Cuad.	F	p
Año	0,044	1	0,044	8,169	n.s.
Zona	0,022	1	0,022	19,067	< 0,005
Año \times zona	0,005	1	0,005	4,333	< 0,1
Planta [zona]	0,015	13	0,001	0,602	n.s.
Año \times planta [zona]	0,015	13	0,001	0,631	n.s.
Error	0,609	326	0,002		

quizá en respuesta a presiones selectivas de los polinizadores (MØLLER & ERIKSSON, 1994) del mismo tipo de las encontradas en la elección de pareja por los animales (PALMER & STROBECK, 1986). La relación entre tamaño floral y éxito reproductivo se ha constatado en repetidas ocasiones (VAN DER PIJL, 1982; WILLSON, 1983; YOUNG & STANTON, 1990; ECKHART, 1991), y es posible que con la simetría ocurra otro tanto. Así lo sugiere el que los caracteres vegetativos y las flores de especies anemófilas muestren una correlación positiva entre su tamaño y asimetría, de forma que las piezas de mayor tamaño sean también las más asimétricas (MØLLER & ERIKSSON, 1994). Por contra, las flores de polinización entomófila estudiadas por estos autores no muestran dicha correlación, de igual forma que se ha constatado en *Cytisus scoparius*.

Los valores de asimetría floral encontrados por nosotros son algo inferiores a los presentados por MØLLER & ERIKSSON (1994), que encuentran en 19 especies valores de asimetría comprendidos en su mayoría entre un 2,5-3,5% (dividiéndolos por dos debido a la diferente fórmula utilizada por nosotros). *Lotus corniculatus*, la única leguminosa que incluyen en su estudio, tiene una asimetría del 1,7%, algo superior a *Cytisus scoparius*, que no supera en ningún caso el 1,5% en Tres Cantos y la mitad de este valor en Colmenar Viejo.

Por su parte, las flores de *Cytisus scoparius* presentan una menor variabilidad intra-planta (2,5-4,5%) que las especies medidas por MØLLER & ERIKSSON (1994), entre el 7,7-24,7% (con un valor de 11,8% en el caso de *Lotus corniculatus*), y que siete de las ocho especies medidas por HERRERA (1988) en el

sur de España. Además, la variabilidad del tamaño de las flores es significativamente menor que la de su pedúnculo, un carácter cuya importancia para la polinización no debe ser grande en esta especie, con las flores ubicadas en el extremo de sus ramas.

Las diferencias detectadas entre zonas parecen apuntar a la producción de flores mayores, más similares y simétricas en las proximidades del óptimo ecológico de la especie (PALMER & STROBECK, 1986), en el que son de suponer una alta estabilidad temporal de las poblaciones, fuertes presiones de tipo biótico (interacciones con polinizadores y dispersantes, competencia intraespecífica, etc.) y un ambiente físico más adecuado (CARTER & PRINCE, 1988). Así, las plantas de la población extrema (Tres Cantos) presentan flores de menor tamaño, más variables dentro de cada planta y más asimétricas que las de la población central.

Aunque serían necesarios estudios detallados para comprobarlo, se puede hipotetizar que si los polinizadores realmente discriminan entre las plantas que visitan (VAN DER PIJL, 1982; FEINSINGER, 1983) y existe una limitación en reproducción de las plantas por los polinizadores (LAWRENCE, 1993; LALONDE & GOITBERG, 1994), podría haber diferencias entre plantas en el éxito reproductivo basadas en los caracteres aquí analizados. Dado que las diferencias entre plantas parecen mantenerse entre años dentro de unas condiciones climatológicas no extremas sin desviaciones debidas a plasticidad fenotípica (SCHLICHTING, 1986; VIA, 1993), este proceso podría llevar además, a largo plazo, al desplazamiento de las formas de flores menos atractivas (SILVERTOWN, 1987).

AGRADECIMIENTOS

J. E. Malo disfruta de una beca de FPI de la Comunidad Autónoma de Madrid, y J. Baonza, de una beca de Tercer Ciclo de la Universidad Autónoma de Madrid. Los comentarios de M. Fuentes y otro revisor anónimo a una versión previa del manuscrito mejoraron apreciablemente su enfoque y contenido.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABRAHAMSON, W. G. & M. D. GADGIL (1973). Growth form and reproductive effort in golden rods (Solidago, Compositae). *Am. Nat.* 107: 651-661.
- CARTER, R. N. & S. D. PRINCE (1988). Distribution limits from a demographic viewpoint. In: A. J. Davy & al. (eds.), *Plant Population Ecology*: Oxford.
- DAMON, R. A., Jr. & W. R. HARVEY (1987). *Experimental design, ANOVA, and regression*. Harper & Row Publ. New York.
- ECKHART, V. M. (1991). The effects of floral display on pollinator visitation vary among populations of *Phacelia linearis* (Hydrophyllaceae). *Evol. Ecol.* 5: 370-384.
- FEINSINGER, P. (1983). Coevolution and pollination. In: D. J. Futuyma & M. Slatkin (eds.), *Coevolution*: Sinauer, Ass. Sunderland, Massachusetts.
- FRODIN, D. G. & V. H. HEYWOOD (1968). *Cytisus*. In: T. G. Tutin & al. (eds.), *Flora Europaea* 2: 86-90. Cambridge.
- GALEN, C. (1989). Measuring pollinator-mediated selection on morphometric floral traits: Bumblebees and the alpine ski pilot, *Polemonium viscosum*. *Evolution* 93: 882-890.
- HARPER, S. L. (1977). *Population biology of plants*. London.
- HERRERA, C. M. (1984). Tipos morfológicos y funcionales en plantas del matorral mediterráneo del sur de España. *Studia Oecologica* 5: 7-34.
- HERRERA, C. M. (1988). Biología y ecología de *Viola cazorlensis*. I. Variabilidad de caracteres florales. *Anales Jard. Bot. Madrid* 45: 233-246.
- HERRERA, J. (1987). Pollination relationships in Southern Spanish Mediterranean shrublands. *J. Ecol.* 76: 274-287.
- IZCO, J. (1984). *Madrid verde*. Madrid.
- LALONDE, R. G. & B. D. GOITBERG (1994). Pollen availability, seed production and seed predator clutch size in a tephritid-thistle system. *Evol. Ecol.* 8: 188-195.
- LAWRENCE, W. S. (1993). Resource and pollen limitation: plant size-dependent reproductive patterns in *Physalis longifolia*. *Am. Nat.* 141: 296-313.
- LEPPIK, E. E. (1966). Floral evolution and pollination in the Leguminosae. *Ann. Bot. Fenn.* 3: 299-308.
- MØLLER, A. P. & M. ERIKSSON (1994). Patterns of fluctuating asymmetry in flowers: implications for sexual selection in plants. *J. Evol. Biol.* 7: 97-113.
- PALMER, A. R. & C. STROBECK (1986). Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 391-421.
- SCHLICHTING, C. D. (1986). The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 667-693.
- SILVERTOWN, J. (1987). *Introduction to plant population ecology*. Essex.
- SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF (1979). *Biometría. Principios y métodos estadísticos en biología*. Madrid.
- SYSTAT, Inc. (1992). *SYSTAT for Windows: statistics. Version 5.0 Edition*. Evanston, Illinois.
- VAN DER PIJL, L. (1982). *Principles of dispersal in higher plants*. Berlin.

- VIA, S. (1993). Adaptive phenotypic plasticity: target or by-product of selection in a variable environment? *Am. Nat.* 142: 352-365.
- WASER, N. H. (1983). The adaptative nature of floral traits: Ideas and evidence. *In*: L. Real (ed.), *Pollination Biology*: 242-285. London.
- WILLSON, M. F. (1983). *Plant reproductive ecology*. New York.
- YOUNG, H. J. & M. L. STANTON (1990). Influences of floral variation on pollen removal and seed production in wild radish. *Ecology* 71: 536-547.

Aceptado para publicación: 5-VI-1995