

VARIABILIDAD FENOTÍPICA DE UN ENDEMIISMO LOCALIZADO EN ISLAS ECOLÓGICAS: *Pinguicula longifolia* subsp. *longifolia* (Lentibulariaceae)¹

M. B. GARCÍA* & R. J. ANTOR*

RESUMEN: En el presente trabajo se examina la variabilidad de algunos caracteres florales en un endemismo casmófito del Pirineo central: *Pinguicula longifolia* subsp. *longifolia*. La especie presenta una notable variabilidad fenotípica intra e interpoblacional para los tres caracteres examinados (longitud del pedúnculo, del espolón y del labio inferior de la corola), y las diferencias entre poblaciones no están relacionadas con las distancias geográficas que las separan. Los factores ecológicos e históricos deben ser más responsables de su restringida distribución actual que los de tipo genético o reproductivo.

ABSTRACT: Variation in some floral traits of *Pinguicula longifolia* subsp. *longifolia*, a chasmophilous endemism of central Pyrenees, is examined. The species shows a considerable intra and interpopulational phenotypic variability for all traits studied (peduncle, spur and lower lip corolla length), and floral differences between populations are not associated with their geographical distances. Ecological and historical factors seems to be more important to understand their restricted distribution than genetic or reproductive ones.

RESUMÉ: Dans ce travail, nous étudions la variabilité de quelques caractères floraux d'une plante endémique rupicole des Pyrénées centrales: *Pinguicula longifolia* subsp. *longifolia*. Pour les trois caractères examinés (longueur du pédoncule floral, du éperon et du lèvre inférieur de la corolle), cette espèce montre une variabilité phénotypique entre populations et dans chaque population; d'ailleurs, les différences entre les populations ne sont pas en rapport avec les distances géographiques qui les séparent. Les facteurs écologiques et historiques semblent mieux expliquer sa répartition très restreinte que d'autres facteurs génétiques ou reproductifs.

Key words: Endemism, floral traits, phenotypic variability, Pyrenees

¹ Recibido en mayo de 1992.

* Instituto Pirenaico de Ecología (C.S.I.C.). Apdo. 64. 22780-Jaca, Huesca (España).

Una cuestión clave en la comprensión del fenómeno del endemismo es determinar si las especies raras (*sensu* DRURY 1974, RABINOWITZ 1981) o endémicas tienen bajos niveles de variabilidad genética, y si ésta es la causa de su rareza. Algunos modelos teóricos predicen un empobrecimiento de la variabilidad genética en especies de restringida distribución, debido a una rápida fijación de genes causada por deriva genética y por selección en las pequeñas poblaciones sometidas a unas condiciones ambientales muy concretas (STEBBINS 1942, VAN VALEN 1965, BABEL & SELANDER 1974, DRURY 1974, KRUCKEBERG & RABINOWITZ 1985). De acuerdo con este supuesto, sería esperable que las especies de distribución muy limitada tuvieran una escasa variabilidad fenotípica.

En varias especies vegetales con áreas de distribución restringidas ha sido confirmado un bajo nivel de polimorfismo genético (BABEL & SELANDER 1974, KRUCKEBERG & RABINOWITZ 1985 y referencias citadas, WALLER et al. 1987, KARRON 1987, KARRON et al. 1988); sin embargo estos resultados no parecen ser suficientes para establecer un patrón generalizable, ya que también se han encontrado especies de distribución muy restringida con notables niveles de variabilidad genética o fenotípica, comparables incluso a los de especies cogenéricas de más amplia distribución (PRIMACK 1980, MEAGHER et al 1987, BASKIN & BASKIN 1988, HERRERA 1988, KARRON et al. 1988, HERRERA 1990).

El objetivo de este trabajo es investigar la variabilidad fenotípica de varios caracteres reproductivos en una especie endémica, con el fin de realizar un estudio aproximativo acerca de la supuesta depauperación genética de las especies con distribución muy limitada, y discutir las causas de su rareza.

1. Material y métodos

Pinguicula longifolia Ramond ex DC subsp. *longifolia* (Fam. Lentibulariaceae) es un endemismo rupícola del Pirineo central (VILLAR & GARCÍA 1989), que vive acantonado en paredes y extraplomos rezumantes.

Para determinar su variabilidad fenotípica, durante la primavera de 1990 se recogieron 30 flores al azar en 4 poblaciones de la especie (Fig. 1): Cañón de Añisclo (800 m, UTM 31T BH 6013), Cañón del Vero (600 m, UTM 31T BG 5578), Plan (1050 m, UTM 31T BH 7716) y Bujaruelo (1100 m, UTM 30T YN 3628). En ellas se midieron tres variables reproductivas: la longitud del pedicelo floral, la longitud del labio inferior de la corola y la longitud del espolón.

Para cada par posible de poblaciones, se midió sobre un mapa la recta que las une con el fin de estimar en km sus distancias geográficas. Se calculó también la distancia euclidiana (SNEATH & SOKAL 1973, pag. 124) entre medias poblacionales en el espacio definido por las dos variables estudiadas en las cuatro poblaciones (longitud del pedicelo y del espolón). Las relaciones entre las matrices de distancias geográficas y morfológicas se examinaron mediante el test de Mantel (véase MANTEL 1967, MANTEL & VALAND 1970,

VARIABILIDAD FENOTÍPICA DE UN ENDEMISMO

DOUGLAS & ENDLER 1982, DIETZ 1983, SCHNELL et al. 1985 para la descripción y algunas aplicaciones de esta prueba). La ausencia de independencia entre las distintas celdas dentro de cada matriz invalida la posibilidad de calcular la significación estadística por las técnicas habituales (DOUGLAS & ENDLER 1982, JACKSON & SOMERS 1989); en cambio el test de Mantel evita el problema de la dependencia dentro de cada matriz mediante la utilización de permutaciones aleatorias de los valores de las matrices de distancias. En este estudio se han utilizado un total de 5000 matrices, obtenidas por permutaciones aleatorias de una de las dos matrices originales, para generar la distribución esperada del estadístico (Z de Mantel; DIETZ 1983) y poder estimar la probabilidad de la asociación entre estas matrices originales. Siguiendo a DIETZ (1983), y a JACKSON & SOMERS (1989), esta probabilidad se ha estimado utilizando el modelo permutacional (basado en la técnica de Monte Carlo), en vez del método tradicional (basado en la asunción de normalidad asintótica de la distribución de los valores simulados).

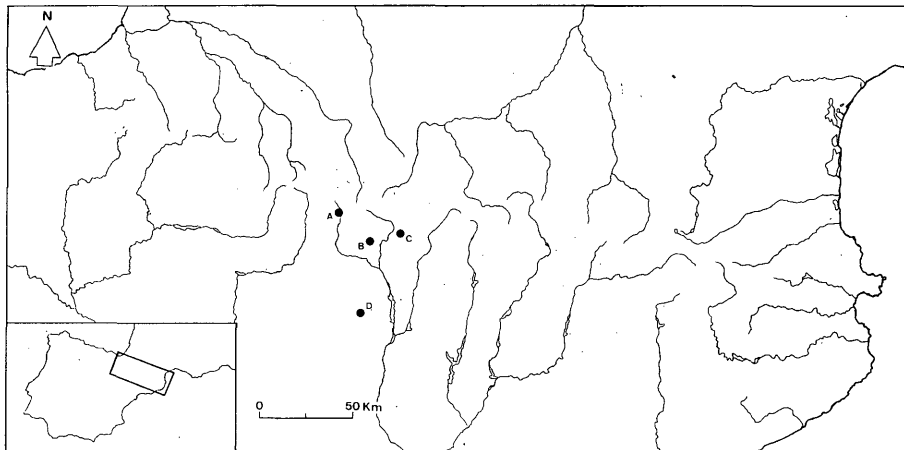


Figura 1: Localización geográfica de las poblaciones de *Pinguicula longifolia* subsp. *longifolia* estudiadas. A) Bujaruelo, B) Cañón de Añisclo, C) Plan, D) Cañón del Vero. (Geographic location of *Pinguicula longifolia* subsp. *longifolia* populations studied. A) Bujaruelo, B) Cañón de Añisclo, C) Plan, D) Cañón del Vero.)

2. Resultados

En la Tabla 1 se muestran los estadísticos descriptivos de las variables en cada población. Estos resultados indican que la especie presenta una considerable variabilidad (expresada como coeficiente de variación) para las tres variables estudiadas. La magnitud de esta variación es semejante tanto si se considera cada población por separado como si se hace con los

TABLA 1

Variabilidad floral de *P. longifolia* en 4 poblaciones. F corresponde al estadístico del análisis univariante de la varianza. Sa y Sw indican la proporción de la varianza entre y dentro de las poblaciones respectivamente, respecto de la varianza total. (N=30 en todas las poblaciones. Las medidas corresponden a mm.). (Variability of floral traits for 4 populations of *P. longifolia* subsp. *longifolia* (average values, standard deviation, coefficient of variation and range). F: F-ratio statistic from univariate analyses of variance. Sa and Sw: percent of total variance among and within populations. (N=30 in each population. All traits are in mm.).

POBLACION	PEDICELO			ESPOLON			LAB. INF		
	Media (d.t.)	C.V.	Rango	Media (d.t.)	C.V.	Rango	Media (d.t.)	C.V.	Rango
Añisclo	96,6 (21,9)	22,7	62-247	13,2 (1,4)	10,2	11-16	21,2 (1,8)	8,5	18-24
El Vero	103,9 (19,2)	18,5	58-141	12,7 (1,7)	13,8	8-15	24,1 (3,4)	14	17-31
Bujaruelo	101,1 (22,1)	21,9	56-147	13,6 (2,2)	16	10-18	22,3 (1,8)	8,1	18-25
Plan	90,6 (13,9)	15,3	64-121	11,8 (1,7)	14,4	9-15	22,6 (2,7)	12	17-31
Todas	98,0 (20,0)	20,4	56-147	12,8 (1,9)	14,7	8-18			
F	2,62			6,12			11,01		
	p=0,054			p < 0,001			p < 0,001		
Sa (%)	5,1			13,9			25		
Sw (%)	94,9			86,1			75		

VARIABILIDAD FENOTÍPICA DE UN ENDEMISMO

datos reunidos de todas ellas, lo que indica que la componente intrapoblacional contribuye de forma importante a la variabilidad global del taxon.

Para determinar si la variación observada anteriormente se debe fundamentalmente a diferencias entre poblaciones o a una variabilidad general de la especie, se realizó un análisis de la varianza (Tabla 1). Los resultados revelan que existe una componente de variación interpoblacional en la variabilidad floral de las tres características estudiadas ($p \leq 0,05$ en los tres análisis), aunque dicha componente es inferior a la intrapoblacional ($Sa < Sw$, Tabla 1).

Puesto que las distintas poblaciones difieren significativamente entre sí, cabría preguntarse si las diferencias fenotípicas entre las poblaciones están asociadas con las distancias que les separan, es decir, si las poblaciones más próximas son más parecidas en cuanto a estas características que las más alejadas. El resultado obtenido con el uso del test de Mantel ($t=0,36$; $p=0,74$; prueba de dos colas; $N=6$) sugiere que el grado de similitud de dos poblaciones respecto a la longitud del espolón y del pedicelo floral no guarda relación con la distancia geográfica que les separa.

Por otro lado, no aparece un patrón general de correlación entre estas características florales. Tan sólo las variables "pedicelo - labio inferior" están significativamente asociadas en las tres localidades, mientras que en general, el tamaño del espolón varía de forma independiente al tamaño de las otras dos variables estudiadas (Tabla 2).

TABLA 2
Coeficientes de correlación de Pearson y su significación estadística entre varias características florales de *P. longifolia* subsp. *longifolia*. (Correlation coefficients of Pearson and statistic significance between floral traits of *P. longifolia* subsp. *longifolia*)

Población	Ped.-Esp.	Esp.-Labio inf.	Ped.- Labio inf
Añisclo	0,46**		
El Vero	0,4*	0,48**	0,53***
Bujaruelo	0,03 n.s.	0,15 n.s.	0,44*
Plan	0,3 n.s.	0,51**	0,46**

3. Discusión y conclusiones

A pesar de su rareza, *P. longifolia* subsp. *longifolia* muestra una notable variabilidad fenotípica dentro de su restringida área de distribución. Puesto que las cuatro localidades investigadas se encuentran en un área reducida (las más próximas están a 17,5 km y las más alejadas a 51 Km) con

características climáticas semejantes y en muy similares biotopos (paredes calizas rezumantes de cañones fluviales), se podría pensar de forma razonable que dicha variabilidad se debe más al componente genético que al ambiental. La diferenciación morfológica interpoblacional del taxon y la ausencia de correlación entre las distancias morfológicas y geográficas de las poblaciones sugiere un escaso o nulo flujo génico entre ellas debido a su lejanía. Sin embargo este aislamiento no parece condicionar la existencia de una importante variabilidad intrapoblacional, la cual tendría que reflejar bastante bien la variabilidad genética de cada población debido a la homogeneidad de las condiciones ambientales (véase HERRERA 1988 y 1990 para unos resultados y conclusiones similares en la también endémica *Viola cazorlensis*).

Por otro lado, la falta de correlación general entre las características florales estudiadas sugiere que la morfología floral de *P. longifolia* subsp. *longifolia* no se corresponde con la de un fenotipo floral integrado (SCHLICHTIN 1986), ya que al menos el tamaño del espolón varía con bastante independencia respecto al de los otros caracteres florales (Tabla 2).

En algunas especies raras con una notable variabilidad fenotípica, la especificidad de sus hábitats parece estar determinada fundamentalmente por aspectos ecológicos como condiciones lumínicas, de humedad, o herbivorismo (MEAGHER et al. 1978, BASKIN & BASKIN 1988, HERRERA 1989). El carácter endémico de *P. longifolia* subsp. *longifolia* también parece ser atribuible principalmente a unos requerimientos ecológicos, en este caso de humedad, de forma que su especialización ecológica la ha abocado a sobrevivir en "islas ecológicas" (STEBBINS 1976). Además *P. longifolia* subsp. *longifolia* no presenta, aparentemente, limitaciones reproductivas que condicionen su expansión: su éxito reproductivo es notable (la fructificación durante 1990, 1991 y 1992 fue del 81%, 87% y del 93,8% respectivamente en Añiscló), su estrategia de dispersión de semillas favorece su mantenimiento en los hábitats ya colonizados (postcarpotropismo), pero al mismo tiempo el pequeño tamaño de las semillas y su morfología alveolada les podrían permitir colonizar otros nuevos por anemocoria, y sus poblaciones contienen numerosas plántulas (GARCÍA & ANTOR, observaciones personales y datos no publicados).

Los resultados de este estudio concuerdan con la idea de que la variabilidad genética de las especies con distribución muy limitada no tiene por qué ser baja (el rango geográfico de una especie no es indicativo de su estructura genética: LOVELESS et al 1984), y que sus reducidas áreas de distribución no tienen por qué ser una consecuencia del empobrecimiento genético de las especies. Una gran especificidad ecológica (y la consiguiente pérdida en competitividad que de ella suele derivarse, DRURY 1974) y la historia de la especie, pueden ser suficientes para explicar su reducida distribución actual ("gene pool-niche interaction theory" de STEBBINS 1980, PRIMACK 1980).

Agradecimientos

Este trabajo se ha realizado gracias a una beca predoctoral concedida por la Diputación General de Aragón (B CB-13/88) a uno de los autores (M.B.G.). Al Dr. L. Villar por corregir amablemente el resumen francés.

Referencias

- BABEL, G. R. & R. K. SELANDER (1974). Genetic variability in edaphically restricted and widespread plant species. *Evolution* 28 : 619-630.
- BASKIN, J. M. & C. C. BASKIN (1988). Endemism in rock outcrop plant communities of unglaciated eastern United States: an evaluation of the roles of the edaphic, genetic and light factors. *J. Biogeogr.* 15 : 829-840.
- DIETZ, E. J. (1983). Permutation tests for association between two distance matrices. *Syst. Zool.* 32 : 21-26.
- DOUGLAS, M. E. & J. A. ENDLER (1982). Quantitative matrix comparisons in ecological and evolutionary investigations. *J. Theor. Biol.* 99 : 777-795.
- DRURY, W. H. (1974). Rare species. *Biol. Conserv.* 6 : 162-169.
- HERRERA, C. M. (1988). Biología y ecología de *Viola cazorlensis*. I. Variabilidad de caracteres florales. *Anales Jard. Bot. Madrid* 45 : 233-246.
- HERRERA, C. M. (1989). Biología y ecología de *Viola cazorlensis*. II. Uso de sustratos, reproducción y consumo por los herbívoros. *Anales Jard. Bot. Madrid* 47 : 125-138.
- HERRERA, C. M. (1990). The adaptadness of the floral phenotype in a relict endemic, hawkmoth-pollinated violet. 2. Patterns of variation among disjunct populations. *Biol. J. Linn. Soc.* 40 : 275-291.
- JACKSON, D. A. & K. M. SOMERS (1989). Are probability estimates from the permutation model of Mantel's test stable? *Can. J. Zool.* 67 : 766-769.
- KARRON, J. D. (1987). A comparison of levels of genetic polymorphism and self-compatibility in geographically restricted and widespread plant congeners. *Evol. Ecol.* 1 : 47-58.
- KARRON, J. D.; B. LINHART; C. A. CHANLK & C. A. ROBERTSON (1988). Genetic structure of populations of geographically restricted and widespread species of *Astragalus* (Fabaceae). *Amer. J. Bot.* 75 : 1114-1119.
- KRUCKEBERG, A. R. & D. RABINOWITZ (1985). Biological aspects of endemism in higher plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16 : 447-479.
- LOVELESS, M. D. & J. L. HAMRICK (1984). Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15 : 65-96.
- MANTEL, N. A. (1967). The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Res.* 27 : 209-220.
- MANTEL, N. A. & R. S. VALAND (1970). A technique of nonparametric multivariate analysis. *Biometrics* 26 : 547-558.
- MEAGHER, T. R.; J. ANTONOVICS & R. PRIMACK (1978). Experimental ecological genetics in *Plantago* III. Genetic variation and demography in relation to survival of *Plantago cordata*, a rare species. *Biol. Conserv.* 14 : 243-257.
- PRIMACK, R. B. (1980). Phenotypic variation of rare and widespread species of *Plantago*. *Rhodora* 82 : 87-95.
- RABINOWITZ, D. (1981). Seven forms of rarity. pp. 205-217 en H. Singe (ed.): *The biological aspects of rare plant conservation*. New York.
- SCHLICHTING, C. D. (1986). The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17 : 667-693.

- SCHNELL, G. D., D. J. WATT & M. E. DOUGLAS (1985). Statistical comparison of proximity matrices: applications in animal behaviour. *Anim. Behav.* 33 : 239-253.
- SNEATH, P. H. A. & R. R. SOKAL (1973). *Numerical taxonomy*. Freeman. San Francisco.
- STEBBINS, G. L. (1942). The genetic approach to problems of rare and endemic species. *Madroño* 6 :241-272.
- STEBBINS, G. L. (1976). Ecological islands and vernal pools of California. pp. 1-4 en S. Jain (ed.): *Vernal pools, their ecology and conservation*. Inst. Ecol. Univ. Calif. Davis.
- STEBBINS, G. L. (1980). Rarity of plant species: a syntetic viewpoint. *Rhodora* 82 : 77-86.
- VAN VALEN, L. (1965). Morphological variation and width of ecological niche. *Am. Nat.* 99 : 377-389.
- VILLAR, L. & B. GARCIA (1989). Vers une banque de donnés des plantes vasculaires endemiques des Pyrénées. *Acta biol. mont.* 9 : 261-274.
- WALLER, D. M.; D. M. O'MALLEY & S. C. GAWLER (1987). Genetic variation in the extreme endemic *Pedicularis furbishiae* (Scrophulariaceae). *Conservation Biology* 1 : 335-340.