

La ecología y evolución del polimorfismo floral en *Lithodora* (Boraginaceae)

V. Ferrero¹

(1) Departamento de Biología Vegetal y Ciencias del Suelo, Facultad de Ciencias, Universidad de Vigo, Lagoas-Marcosende s/n, 36310, Vigo, Pontevedra, España.

➤ Recibido el 13 de octubre de 2009, aceptado el 16 de octubre de 2009.

Ferrero, V. (2009). La ecología y evolución del polimorfismo floral en *Lithodora* (Boraginaceae). *Ecosistemas* 18(3):000-000.

La heterostilia

La heterostilia es un polimorfismo floral en el cual las poblaciones de plantas presentan dos o tres morfos que difieren entre sí en la posición recíproca de los estigmas y las anteras en las flores. En el caso más sencillo, la distilia, las flores de las plantas de morfo L (largo) tienen estilos largos mientras que las anteras se disponen por debajo; por el contrario, las anteras se sitúan por encima de los estigmas en el morfo S (corto). En ambos casos, los estigmas se encuentran situados recíprocamente a las anteras del morfo opuesto (**Fig. 1**).

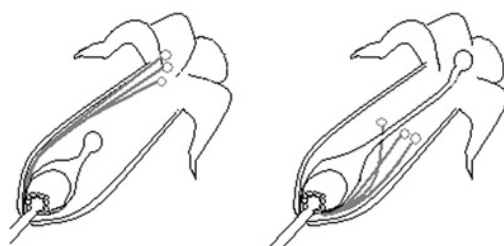


Figura 1. Esquema de una planta distila. La imagen de la izquierda muestra la flor de un individuo de estilo corto, con las anteras dispuestas por encima de éste (morfo S) y la imagen de la derecha la flor de un individuo de estilo largo, con las anteras dispuestas por debajo (morfo L)

Es común en las especies heterostilas, que esta hercogamia recíproca esté acompañada por la presencia de un sistema de incompatibilidad dialéctico y esporofítico. Dicho sistema, de tipo heteromórfico, previene de autofecundaciones y de las fecundaciones entre plantas del mismo morfo.

Además, existen otros caracteres que difieren repetidamente entre morfos en las especies heterostilas, la mayoría relacionados con características del polen y los estigmas. Las diferencias en el tamaño de la corola, producción y tamaño de polen, forma y tamaño de las papilas, entre otros, se conocen como caracteres ancilares. Las diferencias existentes en el tamaño y producción de polen entre morfos son las más comunes, y normalmente implican una mayor producción de polen de menor tamaño por parte del morfo L.

Modelos de evolución de la heterostilia

Entre los modelos de la evolución de la heterostilia planteados hasta la actualidad, destacan las propuestas de Charlesworth y Charlesworth (1979) y Lloyd y Webb (1992ab) por ser modelos cuantitativos que pronostican tanto los pasos intermedios como las condiciones adecuadas para que se produzcan las transiciones evolutivas sucesivas, y en lo referente a caracteres morfológicos como fisiológicos. En el modelo de Charlesworth y Charlesworth (1979) el estado ancestral es un homostilo con alta depresión por endogamia. Mutaciones sucesivas en el tipo del polen y estigma conducen a la aparición de un estado intermedio compuesto de dos morfos autoincompatibles e incompatibles dentro de morfo, es decir, surge la incompatibilidad dialélica. Esta situación no es duradera ya que se produce una gran pérdida de polen en polinizaciones “erróneas” pues solo hay dos grupos de compatibilidad en cada población. Por este motivo, las mutaciones en la longitud del estilo y estambres, estrechamente ligadas al sistema de incompatibilidad, se ven favorecidas para reducir la autofecundación. En este modelo, el sistema de incompatibilidad es previo a la adquisición de la hercogamia recíproca.

Por el contrario, el modelo de Lloyd y Webb (1992a) sugiere que la condición ancestral debe ser de hercogamia de aproximación (estigmas situados por encima de las anteras, lo más común en las angiospermas). Una mutación simple para la longitud de estilo provoca una situación de dimorfismo estilar, consistente en dos morfos que difieren en la longitud del estilo pero cuyas anteras se disponen a una altura similar en ambos morfos. Dicho estado es también muy inestable, ya que se produce una gran pérdida de polen debido a la escasa reciprocidad. Una segunda mutación en la altura de las anteras da lugar a la hercogamia recíproca. La fuerza selectiva en este proceso es el aumento del flujo de polen legítimo, que ha de estar mediado por los polinizadores. El sistema de incompatibilidad, que es probablemente un efecto pleiotrópico, se adquiere por la imposibilidad del polen de crecer en un determinado tipo de estigma y una restricción activa de la autofecundación. Tanto la adquisición de los caracteres ancilares y el sistema de incompatibilidad serían procesos independientes de las modificaciones morfológicas anteriores.

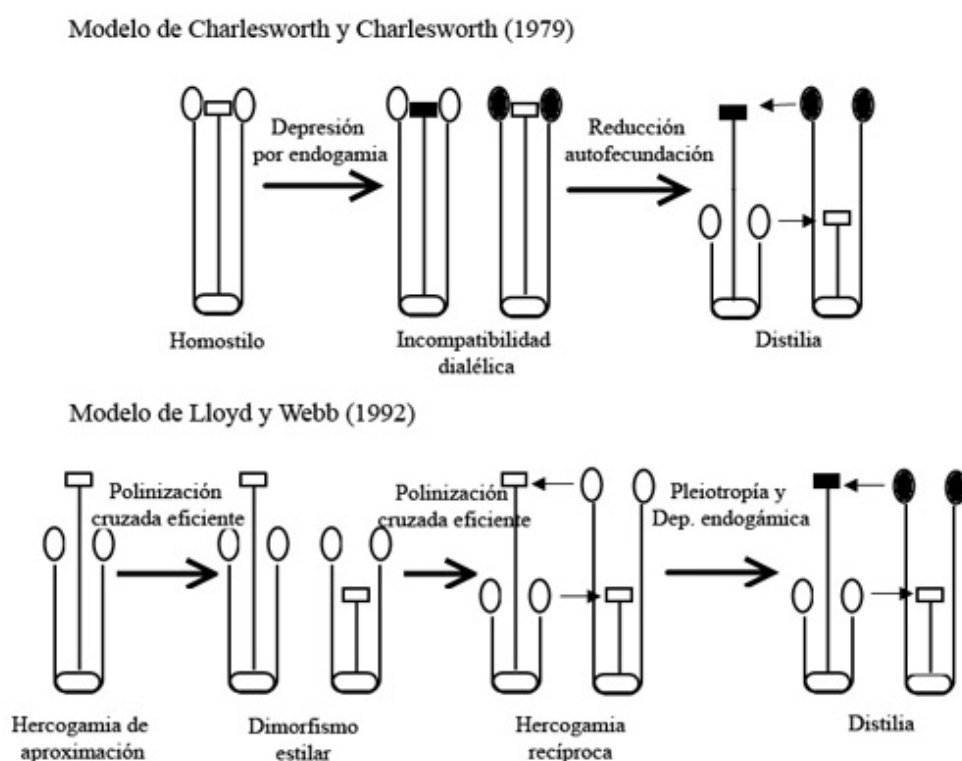


Figura 2. Esquemas representando los modelos de la evolución de la heterostilia planteados por Charlesworth y Charlesworth (1979) y Lloyd y Webb (1992a).

La heterostilia en los géneros *Lithodora* y *Glandora*

En esta tesis se encontró que algunas especies del género *Glandora* y *Lithodora* son distilas (presentan las anteras y estigmas perfectamente recíprocos entre morfos) mientras que otras, en cambio, son dimórficas estilares (lo que implica dos posiciones para el estilo mientras que las anteras están situadas más o menos a la misma altura en ambos morfos florales). Además, se encontró un nuevo tipo de polimorfismo nunca descrito hasta el momento, consistente en la presencia de dos morfos con estilos largos y cortos, pero en los que las anteras se sitúan de manera dispersa en el interior de la corola. Este polimorfismo se denomina “dimorfismo estilar relajado” (Ferrero et al. 2009).

Los caracteres ancilares asociados a la heterostilia aparecen de manera repetida en algunas especies de *Lithodora* y *Glandora*, particularmente en la segunda, y son más frecuentes en las especies con mayor grado de reciprocidad en el género *Glandora*, a excepción de *G. prostrata*.

En cuanto al sistema de incompatibilidad, algunas especies de *Lithodora* y *Glandora* son totalmente compatibles, otras son auto-incompatibles pero morfo-compatibles y únicamente una de las especies estudiadas, perteneciente al género *Glandora*, presentó el tipo de incompatibilidad heteromórfico típico de las especies heterostilas.

Aunque en algunos estudios previos se había encontrado que cambios en los espectros de polinizadores podían ser estar relacionados con la aparición de distintos polimorfismos en las poblaciones, como predice el modelo de Lloyd y Webb (1992b) (eg., Arroyo y Dafni 1995; Pérez-Barrales et al. 2007), en este sistema de estudio no se encontraron dichas diferencias. Sin embargo, se encontraron diferencias en la abundancia relativa de cada uno de los polinizadores en las poblaciones, así como en el número de flores que visitaban los polinizadores y el tiempo que permanecían estos en cada flor. Aunque los polinizadores sean los mismos, la abundancia relativa que estos tienen en cada población y su comportamiento parecen repercutir en la eficiencia del espectro en conjunto a nivel poblacional. De hecho, se encontró una correlación positiva entre el grado de eficiencia del espectro de visitantes florales y el grado de reciprocidad entre morfos en las poblaciones.

Evolución de la heterostilia en *Lithodora* y *Glandora*

El análisis filogenético llevado a cabo mediante secuencias de ADN nuclear y plastidial en la tribu Lithospermeae mostró varias evidencias que respaldan la propuesta por Lloyd y Webb (1992ab).

En primer lugar, la reconstrucción de caracteres sobre el árbol filogenético de algunas especies de la tribu apunta hacia la ausencia de ligamiento entre el sistema de incompatibilidad y el polimorfismo estilar. El sistema de incompatibilidad no parece ser requisito imprescindible para la evolución de la hercogamia recíproca (**Fig. 3**).

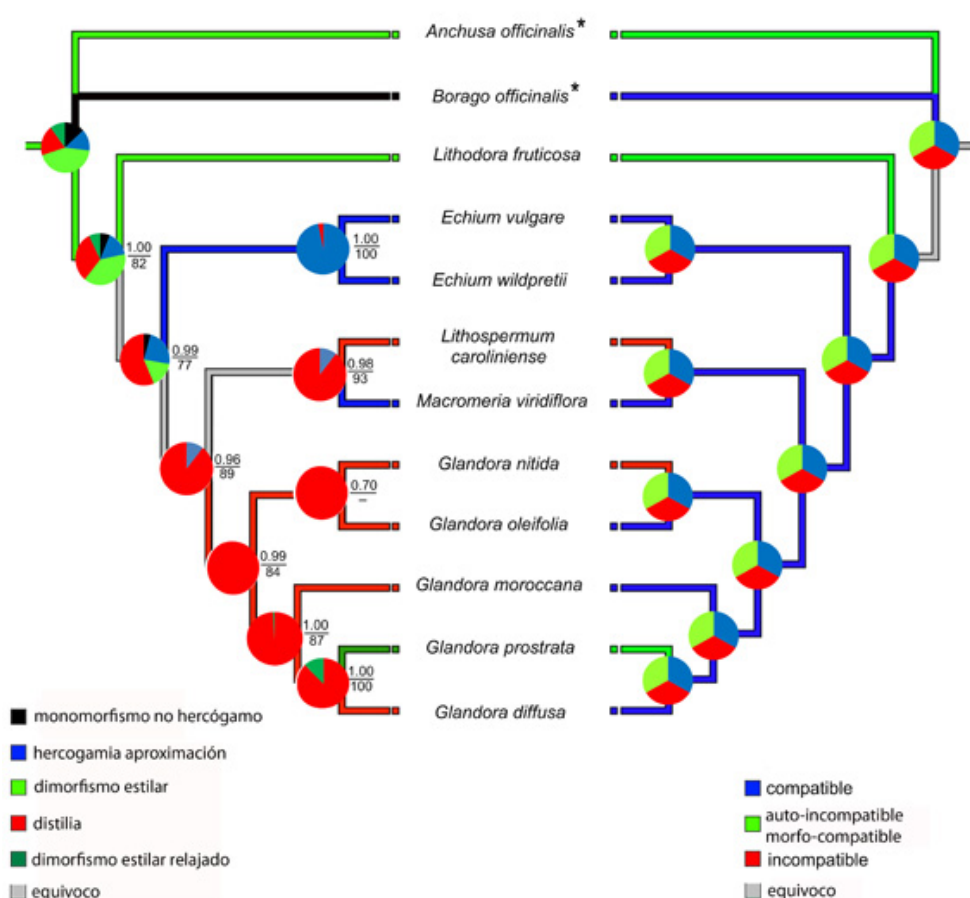


Figura 3. Evolución del polimorfismo estilar (izquierda) y el sistema de incompatibilidad (derecha) en especies de la tribu Lithospermeae.

En segundo lugar, la sucesión en estados desde la hercogamia de aproximación, al dimorfismo estilar y posteriormente a la distilia en el clado *Lithodora-Mairettis-Paramoltkia-Halaksia-Neatostema* (Fig. 4), también apoya la propuesta evolutiva de estos autores (Lloyd y Webb 1992ab). Por último, la reversión desde la distilia hacia el dimorfismo estilar relajado en el clado *Glandora*. El origen de este nuevo polimorfismo podría estar relacionado con la relajación en las fuerzas selectivas estabilizadoras de la hercogamia recíproca: i.e. un rango de alturas mayor en la presentación del polen favorece la eficiencia en la transferencia cuando el espectro de visitantes florales es más diverso y variable en su eficiencia, lo cual es plenamente concordante con la propuesta de Lloyd y Webb (1992b), pues si las causas del origen y establecimiento se pierden, la heterostilia podría perderse también (Fig. 4).

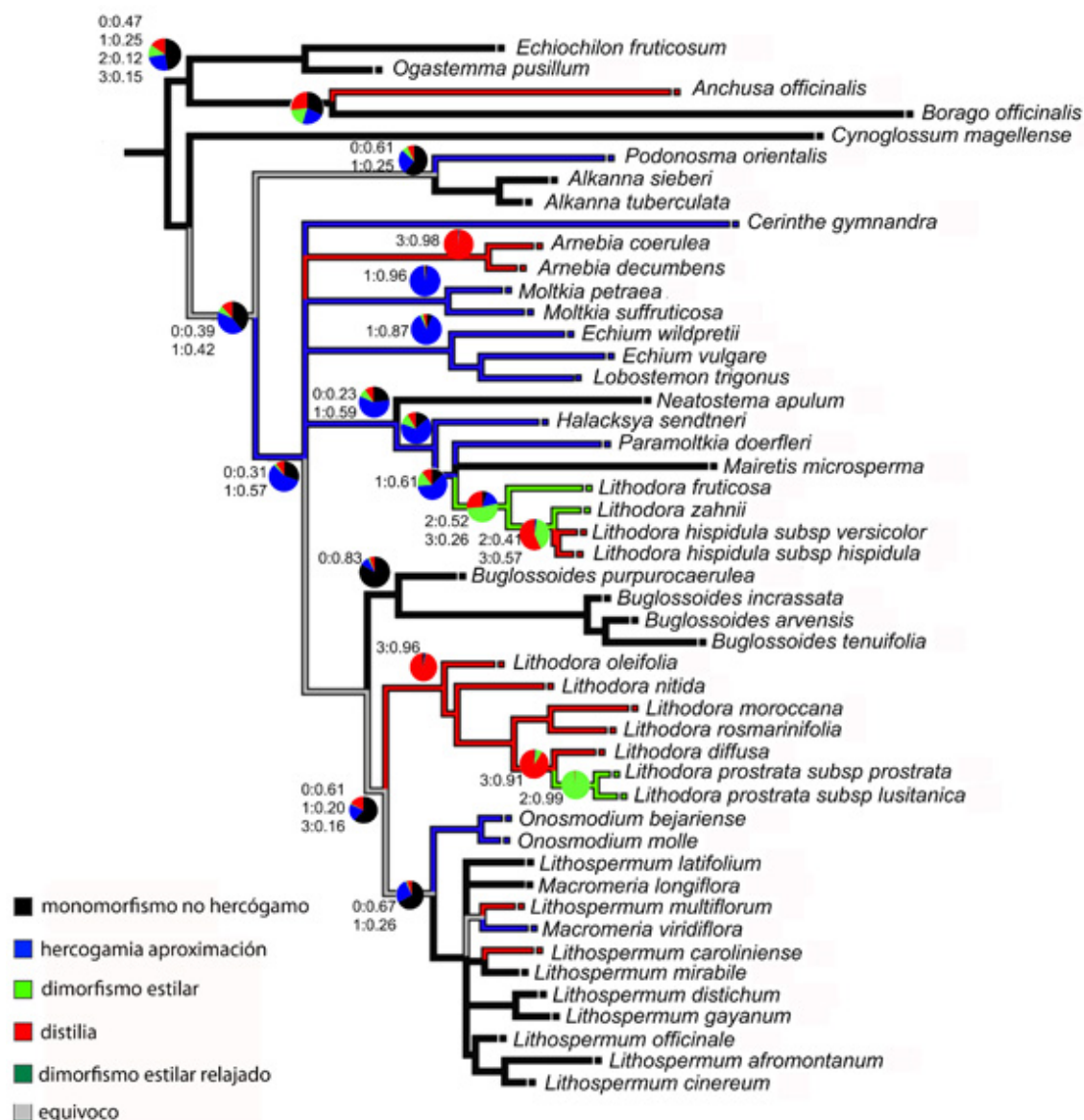


Figura 4. Reconstrucción del polimorfismo estilar en la tribu Lithospermeae.

Referencias

- Arroyo, J., Dafni, A. 1995. Variations in habitat, season, flower traits and pollinators in dimorphic *Narcissus tazetta* L (Amaryllidaceae) in Israel. *New Phytologist* 129:135-145.
- Charlesworth, B., Charlesworth, D. 1979. The maintenance and breakdown of distyly. *American Naturalist* 111:499-513.
- Ferrero, V., Arroyo, J., Vargas, P., Thompson, J.D., Navarro L. 2009. Evolutionary transitions of style polymorphisms in Lithospermeae (Boraginaceae). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 11:111-125.

Lloyd, D.G., Webb, C.J. 1992a. The evolution of heterostyly. En: Barrett S.C.H. (Ed.), *Evolution and function of heterostyly*, pp. 151-178, Springer-Verlag, Berlín, Alemania.

Lloyd, D.G., Webb, C.J. 1992b. The selection of heterostyly. En: Barrett S.C.H. (Ed.), *Evolution and function of heterostyly*, pp. 179-207, Springer-Verlag, Berlín, Alemania.

Pérez-Barrales, R., Arroyo, J., Armbruster, W.S. 2007. Differences in pollinator faunas may generate geographic differences in floral morphology and integration in Narcissus papyraceus (Amaryllidaceae). *Oikos* 116:1904-1918.

VICTORIA FERRERO VAQUERO

Ecología y evolución del polimorfismo floral en *Lithodora* (Boraginaceae).

Tesis Doctoral

Departamento de Biología Vegetal y Ciencias del Suelo de la Universidad de Vigo.

Octubre 2009

Dirección: Luis Navarro y Juan Arroyo.

Publicaciones resultantes de la tesis:

Ferrero, V., Arroyo, J., Vargas, P., Thompson, J.D., Navarro L. 2009. Evolutionary transitions of style polymorphisms in Lithospermeae (Boraginaceae). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 11:111-125.

Ferrero, V., Chapela, I., Arroyo, J., Navarro, L. 2010. Reciprocal style polymorphisms are not so easily categorized: the case of heterostyly in Lithodora and Glandora (Boraginaceae). *Plant Biology* 00:000-000.