

Lagascalía 15 (Extra): 39-48 (1988).

SCROPHULARIA Y RANUNCULUS, DOS GENEROS CON CENTRO DE EVOLUCION EN EL MEDITERRANEO OCCIDENTAL

J. GRAU

Institut für Systematische Botanik der Universität München,
Germany (Federal Republic)

Resumen. Los géneros con heterofilia muy marcada son difíciles de estudiar taxonómicamente. Las combinaciones de distintos caracteres debidos a factores de procedencia y edad dificultan muchas veces el reconocimiento de los taxones. Estos problemas y los métodos que pueden ayudar a su resolución quedan muy patentes en dos grupos bien representados en el Mediterráneo Occidental: *Scrophularia* y *Ranunculus* sect. *Ranunculastrum*, en los que los métodos biosistemáticos han resultado proporcionar una ayuda importante para el reconocimiento de las entidades que los componen.

En *Scrophularia*, las forma típica de las hojas no se alcanza a veces en condiciones desfavorables. Todas las especies consideradas en esta comunicación son poliploides, y un análisis citológico detallado hacen pensar en un origen anfídiploide de *S. pseudoauriculata*, que además presenta fenómenos de introgresión.

Ranunculus sect. *Ranunculastrum* tiene su centro de diversidad en Africa del Norte y Península Ibérica. Según las condiciones ambientales del lugar en que se encuentre, el grupo polimorfo *R. paludosus* puede adoptar combinaciones morfológicas muy distintas. Estas se solapan con formas fijadas genéticamente y menos variables, cuya constancia solamente se manifiesta a través de experimentos. Algunas poblaciones son diploides, pero la mayoría son poliploides y originadas, al parecer, por alopoliploidia.

Summary. Genera with marked heterophilly can present taxonomic problems. Such problems, and the biosystematic methods which can help resolve them, are well illustrated by two W Mediterranean genera: *Scrophularia* Sect. *Scorodonia* and *Ranunculus* Sect. *Ranunculastrum*.

In *Scrophularia* the diagnose leaf-shape may not develop in unfavorable conditions. However, all of the species treated here are polyploid, and detailed cytological analyses indicate that *S. pseudoauriculata* is of amphidiploid origin and also shows introgresion.

Ranunculus Sect. *Ranunculastrum* has a centre of diversity in North Africa and the Iberian Peninsula. Part of the *R. paludosus* group is very polymorphic and according to ecological

conditions can adopt quite distinct character combinations. Some of these overlap with other forms which are genetically fixed and less variable, but whose constancy can only be demonstrated experimentally. Some populations are diploid but the majority are polyploid, probably of allopoloid origin.

INTRODUCCION

Creo que es oportuno mostrar con 2 ejemplos que la taxonomía es una ciencia práctica. Quiero demostrar con estos ejemplos que la taxonomía de grupos complejos sin estudios prácticos, sin experimentos, casi no se puede solucionar: que sin estudios biosistemáticos el entendimiento será limitado. Indudable, sin la reflexión, sin la interpretación de los resultados, éstos quedan sólo como materia prima, que sólo adquiere valor tras una elaboración intelectual de manera que la taxonomía tampoco puede existir sin la teoría.

Mostraré en primer lugar un ejemplo que he estudiado ya durante mucho tiempo (GRAU, 1976, 1979) para mostrar la combinación de resultados elaborados por métodos biosistemáticos que a través de la reflexión y con ayuda de teorías, han llevado a una interpretación plausible.

Para esto me quiero referir brevemente a la historia de algunas especies del género *Scrophularia* sección *Scorodonia*.

Scrophularia sect. **Scorodonia**

Esta sección presenta en el Mediterráneo Occidental un centro de dispersión que abarca aproximadamente las Islas Canarias, Africa del Norte y la Península Ibérica. Ya hacia la Península Itálica y Francia el número de especies decrece rápidamente. En Europa central encontramos sólo *S. umbrosa* tanto diploide como tetraploide ($2n = 26$, $2n = 52$), con una distribución amplia. En Europa occidental esta especie se ve prácticamente sustituida por *S. auriculata* con $2n = 84$ (Fig. 1). Junto a ella y de la misma sección, encontramos *S. scorodonia* de la que no se tratará en esta nota. Ambas especies ocupan ambientes húmedos, y están separadas en principio claramente, por la forma de sus hojas. Sin embargo, la forma auriculada típica de la hoja de *S. auriculata* puede muchas veces no estar desarrollada, presentándose así, especialmente en las zonas de interferencia de ambas especies, problemas en su identificación. Sólo a través de cultivo que permite en todo caso la producción de plantas de crecimiento óptimo, se demostró que *S. auriculata* en principio puede desarrollar siempre hojas auriculadas y que

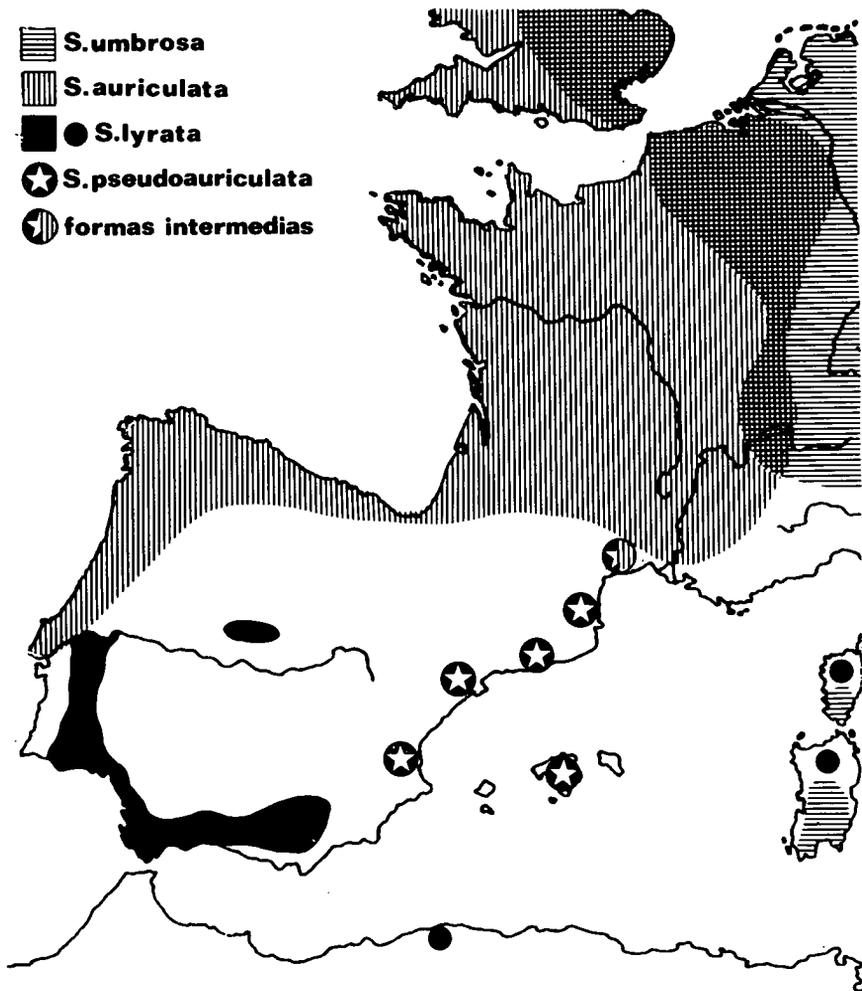


Fig. 1. Distribución de las escofularias acuáticas en Europa Occidental.

esta característica está relacionada unívocamente con otros caracteres más finos y sutiles como puede ser la forma del estaminodio, brácteas y alas del tallo, así como el número de cromosomas. En cambio *S. umbrosa* no puede desarrollar nunca hojas partidas. En la Península Ibérica la situación se

complica por 2 especies más, que se asemejan mucho a *S. auriculata* en la división de las hojas. *S. umbrosa* no alcanza esta región. Una de las especies, *S. lyrata*, vive sobre todo en el sur y suroeste de la Península. Se encuentra además en algunos lugares de Córcega, Sicilia y Creta. Esta especie tiene número cromosómico $2n = 58$, distinguiéndose de esta forma de las especies hasta ahora tratadas. Este número, $2n = 58$, caracteriza la sección *Scorodonia* y se encuentra en la mayoría de sus representantes (Fig. 2).

umbrosa	pseudoauriculata	lyrata	auriculata	
				hojas
				brácteas sepalos
				tallos
				estaminodios
$2n=26,52$	$2n=84$	$2n=58$	$2n=84$	número de cromo- somas

Fig. 2. Cuadro sinóptico de los caracteres de las escrofularias acuáticas.

Con respecto a este carácter, *S. lyrata* es más primitiva que las dos especies del norte. Además, esta especie se distingue a menudo por una mayor división de las hojas, junto con brácteas y dientes de cáliz con margen anchamente membranoso. El mismo número de cromosomas que *S. auriculata* se presenta en *S. pseudoauriculata* de España oriental que a su vez, por su estaminodio algo más ancho y el tallo con ala ondulada, recuerda algo a

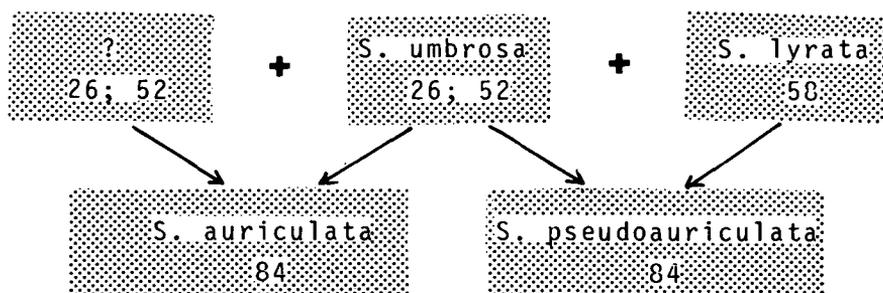


Fig.3. Evolución probable de las especies poliploides de las escrofularias acuáticas.

S. umbrosa. A su vez esta especie tiene en común con *S. lyrata* las brácteas y dientes del cáliz con margen membranoso. Mediante el cultivo es posible conocer las características potenciales de los diferentes grupos, para proceder a una separación taxonómica clara de las especies.

En un segundo paso estos resultados pudieron contribuir a una interpolación del origen de las dos especies con $2n = 84$. La posición claramente intermedia de *S. pseudoauriculata* entre *S. umbrosa* y *S. lyrata* hacen muy probable su origen alopoliploide a partir de estas dos especies iniciales. Las especies de la sección *Scorodonia* se pueden cruzar sin dificultad produciéndose frecuentemente especies con un número de cromosomas más alto aparentemente de gametos diploides. Sin embargo, no puede asegurarse si este acontecimiento tuvo lugar en Córcega o Sicilia donde hoy conviven ambas especies (o quizás en el noroeste de España). De manera que la actual separación espacial de *S. lyrata* y *S. umbrosa*, en el continente europeo sería reciente. De la misma manera se puede admitir un origen similar para *S. auriculata*, a pesar de que las pruebas morfológicas no son tan claras. Deben haber intervenido precursores parecidos a *S. lyrata* y *S. umbrosa*, y posiblemente la misma *S. umbrosa*, aunque este origen no puede deducirse con seguridad. Esto permitiría asignar una mayor antigüedad a *S. umbrosa*, lo que quedaría apoyado, a su vez, por la amplia distribución que presenta esta especie. Formas de transición entre *S. auriculata* y *S. pseudoauriculata* de los alrededores de Montpellier muestran el grado de parentesco entre ambas. El grado variable de la división de la hoja lleva aquí a una aparente pérdida de los límites interespecíficos. Estudios biosistemáticos permiten separar tales especies por la combinación de sus caracteres y proporcionan además datos sobre su evolución.

Ranunculus

La situación de *Ranunculus* sect. *Ranunculastrum* en la Península Ibérica es parecida (GRAU, 1984), pero no se encuentra en una fase de estudio tan avanzada como el caso anterior. En la sección *Ranunculastrum* del género *Ranunculus*, las especies se caracterizan esencialmente por la forma de las hojas. La sección se puede subdividir en dos líneas evolutivas. Por un lado, las especies se encuentran emparentadas con *R. ollisiponensis* y *R. spicatus*, con los picos de los carpelos curvados y la base del tallo desnuda. Estas especies muestran una heterofilia marcada, que en hojas más divididas se manifiesta por una constancia de la forma básica. Por otro lado se encuentra el grupo más difícil, que se caracteriza por sus picos carpelares generalmente derechos y la base del tallo con una envoltura reticular. En este grupo se puede incluir lo que en *Flora Europea* se consideraba bajo la designación colectiva *R. paludosus*. En el primer tomo de la *Flora Ibérica* se ha intentado separar al menos las formas más importantes de este complejo tan polimorfo. Incluso después de separar las formas extremas, *R. paludosus* sigue presentando una gran diversidad particularmente en cuanto a la morfología de las hojas se refiere. La problemática en este grupo de especies será ilustrada con algunos ejemplos.

Las plantas del centro de España muestran aspectos diferentes bajo distintas condiciones de vida. Las recolectadas en el campo se distinguen por presentar hojas más pequeñas y estrechas que las plantas cultivadas. Las hojas de material cultivado ofrecen una mayor variabilidad, ampliando las posibles formas de hoja. Hay que prestar atención a la diferencia de tamaño entre las primeras hojas enteras y las hojas siguientes divididas, así como al pecíolo del segmento mediano de las hojas divididas común en la mayoría de las especies del grupo *R. paludosus*. Otra dificultad que llama la atención es la gran diferencia entre plantas jóvenes y viejas, o bien entre ejemplares estériles o en floración. Esto se puede demostrar muy bien en *R. barceloi*, endémica de las Islas Baleares (Fig. 4). Vemos junto a una planta adulta en flor, ejemplares juveniles estériles. En esta especie casi no hay diferencia de tamaño entre las hojas enteras y las divididas. Una planta normalmente presenta sólo una parte de la secuencia foliar total. Sin embargo, hay ciertas formas de hoja que se observan con frecuencia y regularidad, es decir «hojas típicas»; otras en cambio se encuentran sólo rara vez y excepcionalmente.

R. gregarius, la especie de este grupo que se encuentra distribuida en el suroeste de España y sur de Portugal, muestra este fenómeno de manera característica. También aquí tenemos una secuencia desde la hoja entera



Fig. 4. Plantas de distintas edades de *Ranunculus barceloi*.

hasta la profundamente tripartida. En este caso la hoja entera es la más grande y la hoja terminal de la secuencia, tripartida, tiene el sector mediano sentado. Junto a esta secuencia foliar frecuente, aparecen hojas atípicas que se encuentran pocas veces, pero al encontrarse puede dificultar la determinación. Desde luego, deben conocerse estas formas de hoja, para permitir siempre una determinación correcta.

Un tercer ejemplo hace evidente cuáles son los problemas taxonómicos que pueden resultar de la estructura de este grupo del Mediterráneo occidental. En la Sierra de Aracena, al noroeste de Sevilla, existe una población muy uniforme de *R. paludosus* s. l. Se trata de plantas pequeñas casi siempre con una sola flor, con un corte foliar bastante característico. Pero todos los tipos de hoja de esta población están incluidos en la secuencia de plantas del resto de España. De manera que esta población posee hojas bien características, pero carece por lo visto hasta ahora, de caracteres diferenciales. Se trata de una forma local caracterizada por su reducción de propiedades distintivas, pero que queda comprendida en la especie colectiva.

El cultivo de plantas, aunque no se ha extendido aún a demasiadas poblaciones, también ha permitido la realización de estudios cariológicos. Desde los estudios de NEVES (1944) sobre la citología de especies ibéricas de *Ranunculus*, casi no hay información alguna sobre el grupo *R. paludosus*. Esto es válido en general para toda el área mediterránea. Estas investigaciones cariológicas, aunque se encuentran sólo en sus comienzos, han aportado ya una serie de informaciones importantes.

Por lo conocido hasta ahora, *paludosus* tiene en la Península Ibérica casi exclusivamente plantas diploides con $2n = 16$. Casi todas las poblaciones restantes estudiadas, incluyendo las procedentes de Italia y Grecia, poseen un número de cromosomas tetraploide. La Península Ibérica se ha manifestado así también de esta forma como posible centro de dispersión debido a la diversidad de especies.

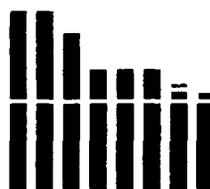
Los cromosomas de *Ranunculus* se prestan muy bien para un análisis detallado. En líneas generales se pueden reconocer tres tipos. Uno con una constricción mediana, otro con los brazos claramente desiguales y un tercer tipo con una constricción subacrocéntrica y un brazo muy corto, casi puntual (Fig. 5). Ya a nivel de las poblaciones diploides se observan diferencias en la distribución de los tres tipos de cromosomas. Menos homogéneos aún son los cariogramas de plantas tetraploides, que en la mayoría de los casos excluye la autopoliploidía. La aparición de tres cariogramas de plantas tetraploides muestra claramente las diferencias. Sólo *R. barceloi* podría tener un origen autopoliploide. Series ascendentes ($2n = 33$ y $2n = 34$), amplían la



Ranunculus caludosus s.l.

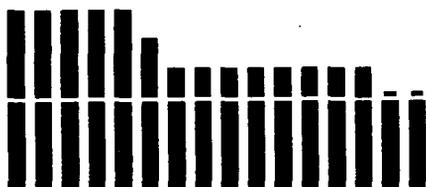
Ra 19 Torcal

Re 16 Avila



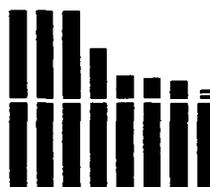
Ranunculus paludosus s.l.

Ra 14 Sierra de Guadarrama



Ranunculus paludosus s.l.

Ra 7 Guadalajara



Ranunculus paludosus s.l.

Ra 9 Guadalajara



Ranunculus barceloi

Ra 20 Mallorca

Fig. 5. Cariotipos de diferentes poblaciones de *Ranunculus paludosus* s. l. y *R. barceloi*.

diversidad de este grupo. La propagación predominante de estas plantas por vía vegetativa mediante estolones, que lleva a poblaciones compuestas por clones, es seguramente la causa de estas irregularidades. Unos primeros ensayos con tinción en bandas, mostraron que también los estudios de este tipo pueden resultar muy útiles.

Independiente de los resultados que den los estudios citológicos, queda bien claro que el cultivo de plantas de origen silvestre puede aportar aspectos esenciales para aclarar la taxonomía de tales grupos complejos. El método practicado por MAIRE en la *Flore de l'Afrique du Nord*, de subdividir *R. paludosus* en numerosas variedades, no parece ser un método muy preciso y no se puede tomar como modelo para la revisión de este grupo. Aparentemente, por desconocimiento de los caracteres potenciales de cada una de las formas, se mezclan variantes producidas por diferencias ambientales con tipos genéticamente fijos, tratándose como equivalentes.

Un conocimiento exacto de los límites del polimorfismo de cada taxón permitirá en el futuro describirlos más exactamente sobre la base de estudios biosistemáticos, es decir, desenredar de forma razonable la diversidad del grupo de *R. paludosus*.

Finalmente, este último ejemplo indica claramente que existe también una biodiversidad menos conocida por debajo del nivel de especie.

BIBLIOGRAFIA

- BARROS NEVES, J. de (1944) *Contribuição para o estudo cariosistemático das espécies portuguesas do género Ranunculus L.* Diss. Univ. Coimbra.
- GRAU, J. (1976) Die Cytologie südwestmediterraner Scrophularia-Arten. *Mitt. Bot. München* 12: 609-654.
- ____ (1979) The probable a allopolyploid origin of *Scrophularia auriculata* and *S. pseudoauriculata*. *Webbia* 34: 497-499.
- ____ (1984) Nomenklatorische Studien an *Ranunculus L.* sect. *Ranunculastrum DC* von der Iberischen Halbinsel. *Mitt. Bot. München* 20: 51-60.