

EL PAPEL DE LA ECOLOGÍA EN LA ESPECIACIÓN DE LOS PTERIDÓFITOS

por
A. ENRIQUE SALVO*

Resumen

SALVO, A. E. (1989). El papel de la ecología en la especiación de los pteridófitos. *Anales Jard. Bot. Madrid* 46(2): 533-538.

Se realiza un ensayo de los factores ecológicos en los procesos de especiación de los helechos, basado en el conocimiento de los datos recientes sobre la pteridoflora ibérica.

Palabras clave: Especiación, pteridófitos, Península Ibérica.

Abstract

SALVO, A. E. (1989). The role of ecology in fern speciation. *Anales Jard. Bot. Madrid* 46(2): 533-538 (in Spanish).

A study of the ecologic factors affecting the processes of fern speciation is presented, based upon recent information about the Iberian pteridophyta.

Key words: Speciation, Pteridophyta, Iberian Peninsula.

INTRODUCCIÓN

Dentro de la pteridoflora ibérica se encuentra una serie de “complejos de especies” en los cuales, al observar su comportamiento, es fácil deducir que la presión de selección de los factores ecológicos ha jugado un papel decisivo no sólo en la distribución de los táxones, sino que también es posible que, en mayor o menor grado, hayan contribuido en/a la formación de estos complejos, interviniendo en el origen de sus miembros.

El análisis de los procesos de formación de especies, bajo la óptica de la ecología, conlleva dos problemas propios de la teoría de la especiación: por una parte, la imposibilidad de diferenciar las consecuencias de este proceso de aquellos otros derivados de la evolución subsecuente o, lo que es lo mismo, distinguir la genética de la especiación de la genética de la diferenciación entre especies; por otra, la dificultad de discernir entre el proceso de especiación (suma y secuencia de una serie de factores intrínsecos —genéticos y epigenéticos— y extrínsecos —geográficos y/o ecológicos—) de otros tales como los que conducen a la variabilidad,

* Departamento de Biología Vegetal, Facultad de Ciencias, Universidad de Málaga. 29080 Málaga.

adaptación y ración (que si bien pueden constituir fases precursoras, en ellos no están implicados factores intrínsecos).

A continuación se han seleccionado una serie de complejos específicos, intentando analizarlos y ajustarlos a modelos ya descritos. Conjuntamente se discutirán diversos conceptos de interés en genética ecológica y teoría de la especiación aplicados a la pteridología.

ESPECIACIÓN GRADUAL Y FACTORES ECOLÓGICOS: EL COMPLEJO *GYMNOCARPIUM DRYOPTERIS-ROBERTIANUM*

El género *Gymnocarpium* Newman presenta una distribución típicamente circumboreal, en una franja que ocupa entre los 40° y 70° de latitud N, apareciendo de forma disyunta en refugios más meridionales que se localizan a través de sistemas montañosos. Atendiendo a dicha distribución y a la apetencia por zonas de vegetación de clima frío de las especies actuales, COPELAND (1947) propone la hipótesis de que este género tendría su origen en el Mioceno, presentando su área de formación en las regiones más septentrionales del continente euroasiático.

SARVELA (1978), al estudiar el género *Gymnocarpium* Newman, reconoce en su seno un total de siete especies, de las cuales tan solo dos aparecen en la flora europea e ibérica. *G. dryopteris* (L.) Newman prefiere estaciones bien protegidas de la insolación, para lo cual busca albergue bajo densos doseles arbóreos o más raramente en grietas profundas y anchas, y con suelos de reacción ácida. *G. robertianum* (Hoffm.) Newman, al contrario que la especie anterior, es basófila y heliófila, apareciendo entre las grietas de rocas expuestas en donde se establece un protosuelo de escasa potencia.

Estas dos especies están estrechamente relacionadas desde un punto de vista morfológico, ya que, a pesar de que se han propuesto un total de doce caracteres distintivos, el rango de intergradación de los valores de sus fases es muy alto (más de un 50% para poblaciones ibéricas. Incluso un carácter que se creía de indudable bondad como la presencia o ausencia de tricomas glandulares, se encuentra tan determinado por la presión selectiva del medio (pH del suelo y exposición), que pierde su valor en un alto porcentaje de poblaciones que se desarrollan en situaciones próximas a la ecotonía ("fenómeno de mimetización" ya expuesto por WAGNER, 1966).

Ambas especies son diploides ($n=80$) y pueden hibridarse en ocasiones (*G. × achriosorum* Sarvela; SARVELA, 1978).

Basándonos en la distribución de los táxones y si aceptamos que ambas especies están estrechamente emparentadas, éstas serían genéticamente simpátricas. Sin embargo, este tipo de simpatría sería limitrofe (no biótica); es decir, las poblaciones viven en el mismo hábitat, pero en diferentes nichos. Dada la escasa producción de híbridos que parece originarse, puede deducirse que el aislamiento reproductivo entre ambas especies es grande. Una primera hipótesis a considerar sería interpretar la simpatría actual como secundaria. Esto se conseguiría por un proceso de especiación peripátrica (principio fundador, especiación cuántica) en las poblaciones marginales, probablemente de *G. dryopteris* (que presenta mayor índice de caracteres plesiomórficos), de la que se irían aislando —tanto genética como ecológicamente— grupos de individuos que originarían con posterioridad

G. robertianum Newman, más especializado ("gradual-ecospecies" de VALENTINE, 1978). La simpatría se conseguiría posteriormente. Sin embargo, el resultado del modelo peripátrico (ampliamente conocido en vegetales) suele conllevar una distribución de los productos en pequeñas áreas relictuales y circundando al gran areal del antecesor común. Éste no es el caso de *G. robertianum* y *G. dryopteris*, que presentan áreas de distribución ampliamente solapadas por todo el hemisferio boreal. Habría que pensar, por tanto, que el modelo de especiación seguido por este complejo sería efectivamente simpátrico. Esto significaría que dicho proceso se llevó a término probablemente por una divergencia evolutiva primaria, en la que en el seno de la especie ancestral se produjo previamente un aislamiento reproductivo y a continuación un deslizamiento de la neoespecie hacia un nicho ecológico diferente.

Para explicar el fuerte aislamiento reproductivo actual, habría que analizar profundamente estas dos fases del proceso. Efectivamente, el aislamiento reproductivo previo supondría que hasta la conclusión de la segunda fase nos encontraríamos con poblaciones que serían por entonces simpátricas bióticas. En tal situación, muy probablemente, la coexistencia implicaría una competencia interespecífica por los recursos del hábitat, y, en consecuencia, atendiendo al proceso de exclusión competitiva, se desarticularía una serie de fenómenos encaminados a la selección interespecífica, cuyos resultados (diferenciación ecológica y aumento de especialización) definirían la situación actual.

FACTORES ECOLÓGICOS Y AUTOPLOIDÍA

Los procesos de especiación gradual en complejos específicos presentes en la pteridoflora ibérica parecen haber sido raramente codeterminados por factores extrínsecos ecológicos en sentido estricto, siendo los modelos geográficos los más extendidos. En cualquier caso, dentro de esta pteridoflora es notable el alto porcentaje de táxones poliploides. A pesar de su carácter conservador, la poliploidía es sin duda el mecanismo de especiación abrupta más eficaz y rápido utilizado por los helechos.

Aunque aparentemente unidos por el hecho común de la multiplicación del genoma, autoploidía y alopoloidía intervienen de modo distinto en los modelos de especiación, y, en consecuencia, las implicaciones que pueden tener los factores ecológicos también son distintas.

Al igual que ocurre en los espermatófitos, en los helechos la autoploidía está menos desarrollada que la alopoloidía.

La autoploidía, según las observaciones realizadas en la pteridoflora mediterránea, es un fenómeno en el que la participación de los factores ecológicos parece bastante determinante. Aunque no es posible generalizar que existe una correlación directa entre poliploidía y clima (STEBBINS, 1971), sí creemos que al menos para nuestra flora, y en estrecha relación con las implicaciones históricas (glaciaciones), es válida dicha aseveración, en especial si se aplica a las series autoploides de helechos.

Son muchos los ejemplos en los que podemos observar táxones tetraploides ampliamente distribuidos por la región mediterránea y otras regiones próximas,

mientras que sus diploides precursores quedan acantonados en refugios. Son los casos de:

Asplenium ruta-muraria L. subsp. *ruta-muraria*, tetraploide de distribución circumboreal, y *A. ruta-muraria* subsp. *dolomiticum* Lovis & Reichstein, diploide parental muy localizado en la cordillera alpina.

A. septentrionale (L.) Hoffm. subsp. *septentrionale*, tetraploide de distribución circumboreal, y *A. septentrionale* subsp. *caucasicum* Fraser-Jenkins & Lovis, diploide parental distribuido por el Cáucaso occidental, Turquía nordoriental y Pakistán.

A. petrarchae (Guerin) DC. subsp. *petrarchae*, tetraploide de distribución mediterránea occidental, y *A. petrarchae* subsp. *bivalens* (Meyer) Lovis & Reichstein, diploide parental endémico de las sierras béticas occidentales.

A. billotii F. W. Schultz, tetraploide distribuido por la región mediterránea, macaronésica y cornisa atlántica europea, hasta Escocia e Irlanda, y *A. obovatum* Viv., diploide parental de distribución eumediterránea.

Cosentinia vellea (Aiton) Tod. subsp. *vellea*, tetraploide distribuido por las regiones macaronésica, mediterránea e irano-turánica, y *C. vellea* subsp. *bivalens* (Reichstein) Rivas Martínez & Salvo, diploide parental distribuido por el Mediterráneo occidental y Canarias.

Basándose sobre todo en la observación de la distribución de alotetraploides que tienen como parentales a algunos de estos diploides, es factible admitir la hipótesis de que dichos diploides debieron tener un areal más amplio a finales del Terciario. Durante las glaciaciones, principalmente en áreas afectadas por el periglacialismo y en períodos interglaciares con clima de carácter frío y seco, se seleccionarían los genótipos tetraploides que a la postre resultarían más competitivos que los diploides progenitores.

Dos hechos son necesarios discutir:

1. Rara vez en las series autopoloides mencionadas suele observarse un proceso de divergencia que conlleve a la neta diferenciación morfológica, ecológica y geográfica entre parentales y neoespecies. Esto ha llevado a una interesante discusión entre los pteridólogos, por cuanto dichas "especies gemelas" (como acabamos de ver) no son reconocidas taxonómicamente con rango específico, a pesar de su aislamiento reproductivo.

2. Interpretamos que en este modelo la fuerza competitiva del poliploide es tan grande que puede llevar al acantonamiento en pequeños refugios de su progenitor. Sin embargo, si admitiéramos que la ploidización no es un fenómeno irreversible, en especial en condiciones extremas, entonces podríamos pensar que en algunos casos dichos diploides no serían relictuales, sino originados de *novo*.

En este sentido cabe mencionarse las observaciones realizadas hasta el momento sobre algunas poblaciones ibéricas de *A. billotii*. Meyer (1961) denotó que en el seno de poblaciones ruscnicas de dicho taxon existían ejemplares muy similares morfológicamente a *A. obovatum*. Este fenómeno ha sido constatado posteriormente en poblaciones del cabo de Gata (CASTILLO & SALVO, 1988), y confirmado mediante análisis esporopalinológicos (PANGUA, inéd.).

FACTORES ECOLÓGICOS Y ALOPLOIDÍA: MODELOS DE ESPECIACIÓN HIBRIDÓGENA

El gran hecho que, desde el punto de vista de la teoría de la especiación, diferencia la autoploidía de la aloploidad, es la mediación en este último de un híbrido para la formación de la neoespecie. Tal como afirma STEBBINS (1971): "la hibridación tiene efectos drásticos sobre las poblaciones, ya que supone la aparición de combinaciones génicas radicalmente nuevas". Estos híbridos son generalmente inadaptables; pero si el ecotono que se establece entre las especies parentales es amplio o existen áreas periféricas no explotadas, entonces los híbridos son numerosos e incluso pueden mostrarse mejor adaptados a esas condiciones que los parentales.

La aloploidad sirve al propósito de estabilizar estos valiosos genótipos nuevos, ya que, por una parte, va a eliminar la esterilidad propia del híbrido y, por otra, va a reducir la cantidad de segregación genética. Pero además, la aloploidad va a ser importante porque generalmente los individuos de genótipos aloploides tienen fenótipos que son capaces de tolerar un amplio rango de condiciones ecológicas: "genótipos de utilidad general" (STEBBINS, 1971).

Como podemos deducir, los factores ecológicos van a jugar un papel fundamental como determinantes de la distribución de productos aloploides, más que como vector desencadenante, como ocurría en los autopoloides.

Uno de los complejos que mejor puede ilustrar cómo se ha llevado a cabo la especiación hibridógena en helechos y en el que los factores ecológicos han jugado un importante papel ha sido el que constituyen algunos táxones europeos del género *Polystichum* Roth (complejo *P. aculeatum*). Dicho complejo está constituido por dos especies diploides: *P. lonchitis* (L.) Roth., orfíto circumboreal que coloniza las fisuras de rocas y grietas amplias de gleras, y *P. setiferum* (Forsskål) Woynar, elemento latemediterráneo propio de comunidades de bosques frescos de los pisos basales. Ambos táxones tampoco están relacionados desde un punto de vista morfológico, al menos en la actualidad (cfr. SALVO & al., 1986).

Puede preverse, atendiendo a sus áreas actuales, que estos dos diploides ya estaban distribuidos por la región mediterránea antes de las glaciaciones. Este evento pudo ser el responsable, por una reducción de los ecosistemas intermedios, de que ambas especies entraran en contacto, definiendo entonces un amplio ecotono. Como se ha podido observar experimentalmente (VIDA & REICHSTEIN, 1975), el grado de hibridación de estas especies es relativamente amplio.

Tras la formación del híbrido (*P. × lonchitifforme*), el siguiente paso sería la estabilización del mismo, mediante duplicación genómica, y, en consecuencia, la eliminación de las barreras de esterilidad, lográndose de esta manera la formación de una nueva especie alotetraploide, *P. aculeatum*. Este nuevo taxon vino a situarse altitudinalmente entre las dos especies parentales, mientras que ecológica y geográficamente ocupa áreas que resultan ser la suma de las de sus parentales.

Es generalmente admitido por muchos autores (cfr. JEANMONOD, 1984) que una de las grandes ventajas de la especiación hibridógena es que los aloploides mantienen el "vigor" de los híbridos de los que proceden. Los resultados de la observación de 35 caracteres sobre este complejo (SALVO & al., 1986) ha puesto de manifiesto que efectivamente existe un claro aumento en las dimensiones de

las estructuras vegetativas de los híbridos frente a sus progenitores. Sin embargo, los caracteres en el alotetraploide presentan rangos intermedios frente a los valores de los diploides ancestrales, apareciendo ampliamente solapados, con excepción de las dimensiones esporales que sí se ajustan a la relación nivel de ploidía: longitud del diámetro esporal.

En conclusión, pensamos que el mayor éxito ecológico de este alopoloide se debe al carácter de "utilidad general" de su genotipo, más que al mantenimiento del vigor híbrido.

CONCLUSIONES

A tenor de lo anteriormente expuesto podemos concluir que los factores ecológicos van a actuar, al menos según lo observado en elementos de la pteridoflora ibérica, de tres formas distintas en la especiación de los helechos:

- Como vector desencadenante en un sistema de poblaciones de un proceso de especiación primaria de forma gradual.
- Como vector desencadenante en un sistema de poblaciones de un proceso de especiación abrupta por autoploidía.
- Como factor determinante de la distribución de productos de especiación hibridógena.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- COPELAND, E. B. (1947). Genera Filicum. The genera of ferns. Waltham (Chronica Botanica). *Ann. Cryptog. Phytopathol.* 5: 1-272.
- GRANT, V. (1981). *Plant speciation*. Columbia University Press.
- JEANMONOD, D. (1984). La spéciation: aspects divers et modèles récents. *Candollea* 39: 151-194.
- MEYER, D. E. (1961). Zur Zytologie der Asplenien Mitteleuropas (XXIX. Abschluss). *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 76: 13-22.
- SALVO, A. E., M. I. HIDALGO, J. A. ROSSELLÓ & J. PERICÁS (1986). Estudio biosistemático del género *Polystichum* Roth (Aspidiaceae, Pteridophyta) en la Península Ibérica. *Bol. Soc. Brot.* 59: 113-165.
- SARVELA, J. (1978). A synopsis of the ferns genus *Gymnocarpium*. *Ann. Bot. Fenn.* 15: 101-106.
- STEBBINS, G. L. (1971). *Chromosomal Evolution in Higher Plants*. London.
- VALENTINE, D. H. (1978). Ecological Criteria in Plant Taxonomy. In: H. E. Street (Ed.), *Essays in Plant Taxonomy*. London.
- VIDA, G. & T. REICHSTEIN (1975). Taxonomic problem in the ferns genus *Polystichum* caused by hybridization. In: S. M. Walters (Ed.), *European Floristic & taxonomic studies*.
- WAGNER, W. H. (1966). New data on North American oak ferns *Gymnocarpium*. *Rhodora* 68: 121-138.

Accepted for publication: 17-VI-1988