

## ASPECTOS DE LA BIOLOGÍA FLORAL DEL GÉNERO *SARCOCAPNOS* DC. (*FUMARIACEAE*)

María Jacoba SALINAS BONILLO y Víctor SUÁREZ SANTIAGO

**RESUMEN.** *Aspectos de la biología floral del género Sarcocapnos DC. (Fumariaceae).* Se describe la fenología de la floración y de la fructificación de tres especies del género *Sarcocapnos*, así como algunos aspectos de la biología floral (biometría de flores, carga polínica sobre el estigma, presencia de tubos polínicos sobre el mismo, número medio de granos de polen por flor, relación P/O, biometría de frutos y número medio de semillas viables por fruto) de las siete especies que integran el género. Se concluye que éstas presentan un conjunto de caracteres que favorecen la polinización cruzada, a diferencia de las afirmaciones de otros autores que las consideran predominantemente autógamas.

**Palabras clave.** Biometría floral, casmófitos, endemismos, fenología, floración, fructificación, *Fumariaceae*, relación polen/óvulos, *Sarcocapnos*.

**ABSTRACT.** *Floral biology of genus Sarcocapnos DC. (Fumariaceae).* The phenology of flowering and fruiting is described in three species of the genus *Sarcocapnos*. In addition, some aspects of the floral biology (biometry of flowers, pollen load, the presence of pollen tubes on the stigma, the mean number of pollen grains per flower, the P/O relationship, the biometry of fruits and the mean number of viable seeds per fruit) have been calculated for the seven species comprising this genus. It is concluded that these present a group of traits giving rise to allopollinization, in contrast to the conclusions of other works characterizing these plants as predominantly autogamous.

**Key words.** Chasmophytes, endemic species, floral biometry, flowering, fruiting, *Fumariaceae*, phenology, pollen/ovule ratios, *Sarcocapnos*.

### INTRODUCCIÓN

El género *Sarcocapnos* DC. está constituido por siete especies de casmófitos distribuidas fundamentalmente por la Península Ibérica. No obstante, *S. enneaphylla* (L.) DC. llega al sur de Francia y *S. crassifolia* (Desf.) DC. es exclusiva del noroeste de África (Marruecos y Argelia). Así pues, cinco especies

son endémicas de la Península Ibérica, de las que cuatro están restringidas a las Sierras Béticas, donde presentan escasas poblaciones de reducido número de individuos. Estas últimas [*S. baetica* (Boiss. & Reut.) Nyman, *S. integrifolia* (Boiss.) Cuatrec., *S. speciosa* Boiss. y *S. pulcherrima* C. Morales & Romero García] han sido recientemente declaradas en peligro de extinción (Garrido *et al.*, 1999a, b, c).

Dentro de este género se diferencian tres morfotipos florales. Uno está representado por *S. baetica* y *S. integrifolia* y se caracteriza fundamentalmente por presentar flores sin espolón mientras que los otros dos están constituidos por especies con flores espolonadas. *S. enneaphylla* y *S. saetabensis* Mateo & Figuerola poseen flores con estigmas crestados y *S. crassifolia*, *S. pulcherrima* y *S. speciosa* carecen de cresta. Estas diferencias, entre otras, han hecho que estas especies hayan sido consideradas géneros independientes (Linnaeus, 1753; Desfontaines, 1798; Boissier, 1844). Actualmente se incluyen en tres secciones diferentes (Heywood, 1964). A nivel subespecífico se han descrito dos subespecies: *S. crassifolia* (Desf.) DC. subsp. *atlantis* (Emb. & Maire) Lidén, del noroeste de África (Lidén, 1986a) y *S. baetica* (Boiss. & Reut.) Nyman subsp. *ardalii* López Vélez, de las sierras subbéticas orientales (López-Vélez, 1991).

En los últimos años se han llevado a cabo diferentes trabajos dedicados al estudio de la taxonomía de *Sarcocapnos* y al esclarecimiento de la posición de este género dentro de *Fumariaceae* (Lidén, 1986a, b; Mateo & Figuerola, 1987; López-Vélez, 1991; Morales & Romero, 1991; Fukuhara & Lidén, 1995; Lidén *et al.*, 1997; Fukuhara, 1999), así como sobre la fitoquímica del mismo (López *et al.*, 1991). Sin embargo, no se dispone de ninguna información sobre la biología floral y la reproducción. Lidén (1986a) comentó la existencia de compatibilidad en el género, excepto en *S. speciosa* Boiss., constatando la presencia de fuertes barreras de esterilidad entre las especies; afirmó que muchas son predominantemente autógamias, argumentando que en los nichos ocupados por estas especies, con una baja competencia intraespecífica, suelen dominar plantas autógamias con frutos indehiscentes. Diversos autores han señalado que géneros como *Fumaria*, cercanos a *Sarcocapnos*, presentan una alta tasa de autogamia (Müller, 1883; Proctor & Yeo, 1973;

Lidén, 1986a), afirmación que infieren entre otras razones por la producción de flores cleistógamas en muchas de sus especies (Lidén, 1986a; Soler, 1983), además de que suelen ser anuales y ruderales, adaptadas a colonizar nichos vacíos, donde la probabilidad de encontrar individuos de la misma especie es baja.

Sin embargo, muchos rasgos de las especies de *Sarcocapnos*, como la alta producción de flores atractivas para los insectos y la producción de néctar (observación personal) hacen pensar en la existencia de una alogamia o alogamia facultativa como sistema de reproducción dominante.

El principal objetivo del presente trabajo es describir la fenología de la floración y de la fructificación, así como algunos aspectos de la biología floral y reproductiva de las especies del género *Sarcocapnos*. Puesto que para establecer prioridades entre los distintos métodos de conservación es preciso saber cuáles son los factores que afectan al número de individuos de cada especie (Lande, 1988; Fenster & Dudash, 1994; Schemske *et al.*, 1994), el conocimiento de las características de la fenología y de la reproducción de estas especies tendrá una aplicación práctica en la toma de decisiones sobre la elección de dichos métodos.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### Caracteres de las flores y de los frutos

Las flores son hermafroditas y zigomórficas; presentan dos sépalos libres entre sí, petaloideos. La corola está constituida por cuatro pétalos: dos en posición interior, parcialmente adnados entre sí por sus ápices, protegiendo al gineceo y a los estambres; los otros dos (pétalos superior e inferior) tienen un limbo amplio, de forma que cierran y protegen también a los estambres y al gineceo. Los dos pétalos internos tienen en los ápices una mancha

amarillenta cuando las flores están en antesis, que se vuelve roja cuando la flor es fecundada o se marchita. El pétalo superior es espolonado (excepto en *S. baetica* y *S. integrifolia*). El androceo está constituido por dos estambres, uno frente al pétalo superior y el otro frente al pétalo inferior; cada uno de los estambres tiene cuatro anteras, la central ditécica y las dos laterales monotécicas; en la base del estambre superior existe un nectario. En medio de ambos estambres se encuentra el gineceo, con el ovario bicarpelar con dos primordios seminales, comprimido transversalmente al plano de simetría de la flor y el estigma comprimido según el plano de simetría de la flor y envuelto por las anteras. El estigma está constituido por una parte receptiva y otra membranosa, que es el lugar donde quedan depositados los granos de polen de la propia flor (observación personal). La zona estéril es muy prominente en *S. enneaphylla*.

El fruto es una cápsula aplanada, de dehiscencia muy tardía (Ryberg, 1960) y con dos poros germinativos en el ápice; todas las especies producen dos semillas por fruto, excepto *S. integrifolia*, que suele producir una.

### Fenología de la floración y de la fructificación

Se eligieron tres especies que representan a los tres morfotipos florales existentes en el género: *S. baetica*, *S. enneaphylla* y *S. pulcherrima*. Las características de las poblaciones y los estudios realizados en cada una se muestran en la tabla 1. En cada población se marcaron al azar 15 parcelas de 1 x 2 m<sup>2</sup> en las que se identificaron todos los individuos de *Sarcocapnos*. Desde julio de 1997 hasta junio de 1998 se registró mensualmente el número de inflorescencias de cada individuo reproductor. En cada uno de ellos se seleccionaron al azar tres inflorescencias y se anotaron el número de flores y su estadio (yema, preantesis, antesis, postantesis, fruto inmaduro, fruto maduro y fruto disperso).

### Biometría floral

En las siete especies se han realizado medidas de la longitud y anchura de la flor (en la base del espolón), longitud del espolón y tamaño de los pétalos internos, inferior y superior en flores frescas en estado de antesis, recolectadas de 15 individuos por población. Asimismo se han anotado rasgos morfológicos como el color de los pétalos y la forma del estigma.

Dada la especial configuración del androceo, se ha contado del número de granos de polen presentes en las diferentes anteras del mismo en las siete especies, con el fin de ver si existen o no diferencias entre este número y su posición relativa en la flor. Para ello se contó el número de granos de polen (viables e inviables) en 30 flores en preantesis fijadas en azul de lactofenol, diferenciando las posiciones relativas de los elementos de las anteras. Para cada flor se separaron y extrajeron cada una de estos elementos y se depositaron en un porta con una gota de azul de lactofenol. Con una aguja se rompieron las paredes para extraer todo el polen, se puso un cubreobjetos y con la ayuda de un contador manual se contaron todos los granos de polen. Sumando los datos de las tres anteras existentes se ha obtenido el número total de granos de polen por unidad estaminal y sumando los datos de las dos unidades estaminales presentes por flor se ha obtenido el número total de granos de polen por flor. Con este dato y con el número de óvulos por flor se ha calculado la relación P/O (Cruden, 1977; 2000), que permite establecer una primera aproximación sobre el sistema reproductor de las especies.

### Carga polínica en los estigmas

En cada flor medida se retiró el estigma y se tiñó con una gota de azul de lactofenol, para proceder a contar el número de granos de polen (viables e inviables) depositados, así como los germinados sobre el mismo. Esto se realizó igualmente en 30 flores en estado de preantesis

Especie	Población	Localidad	Altitud (m)Testigo (GDAC)	Análisis
<i>S. baetica</i> (Boiss. & Reut.) Nyman	SB-1	Cerro Gillillo, Sierra de Cazorla (Jaén)	1200	F, BF, CP, P, FR, T
	SB-2	Sierra de Alcaraz (Murcia)	1100	BF, FR
<i>S. crassifolia</i> (Desf.) DC.	SC	Ifrane (Marruecos)	1500	BF, CPP, FR, T
	SE-1	Vélez de Benaudalla (Granada)	200	F, BF, CP, P, FR
<i>S. enneaphylla</i> (L.) DC.	SE-2	Barranco del Baul, Sierra de Baza (Granada)	1100	F, BF, CP, FR, T
	SI	La Cerradura (Jaén)	800	BF, CP, P, FR, T
<i>S. integrifolia</i> (Boiss.) Cuatrec.	SP-1	Moclín (Granada)	1000	F, BF, CP, P, FR, T
	SP-2	Pico Golondrina, Sierra de Mágina (Jaén)	1000	F, BF, CP, FR
<i>S. saetabensis</i> Mateo & Figuerola	SS-1	Castillo de Játiva (Valencia)	200	BF, CP, P, FR, T
	SS-2	Sierra de Benicadell (Valencia)	850	BF, FR
<i>S. speciosa</i> Boiss.	SSP-1	Puerto de la Ragua, Sierra Nevada (Granada)	1700	BF, CP, FR, P, T
	SSP-2	Jeres del Marquesado, Sierra Nevada (Granada)	2400	BF, P, FR, T

Tabla 1. Especies y poblaciones estudiadas y análisis realizados en las mismas. F: estudio fenológico; BF: biometría floral; CP: carga polínica; P: número de granos de polen; FR: biometría del fruto; T: test del tetrazolio. *Species and populations studied and analyses carried out in each population.* F: phenology study; BF: floral biometry; CP: pollen load; P: number of pollen grains; FR: fruit biometry; T: tetrazolium test.



(véase tabla 1 para poblaciones estudiadas).

En la población SP-1 de *S. pulcherrima*, al inicio del periodo de floración, se aislaron de los polinizadores 30 individuos mediante mallas de 0,2 mm de luz. Una vez que florecieron, se recolectaron 95 flores en estado de anthesis, que fueron transportadas al laboratorio protegidas de la deshidratación, donde se les extrajo el estigma, que se tiñó con azul de lactofenol, contabilizando el número de granos de polen (viables e inviables) depositados sobre el estigma y los germinados sobre el mismo.

### Frutos

En las siete especies del género se han medido la longitud, la anchura, el peso y el número de semillas en 90 frutos por población, recolectados de 15 individuos diferentes.

Se han seleccionado tres réplicas de 30 semillas cada una (obtenidas de 90 frutos en *S. integrifolia* y de 45 frutos en las restantes especies) para llevar a cabo el test del tetrazolio (Morales & Tapia, 1992) y conocer así el número medio de semillas viables por fruto en condiciones naturales.

Los análisis estadísticos se han realizado con el programa informático SYSTAT versión 7.0, © 1997, SPSS INC.

## RESULTADOS

### Fenología de la floración y de la fructificación

El periodo de floración en *S. baetica* se inicia entre enero y febrero, presenta el máximo en abril y se prolonga hasta julio (fig. 1). La fructificación se produce entre los meses de mayo y julio.

*S. enneaphylla* tiene un periodo de floración muy largo, desde diciembre hasta septiembre. La población SE-2, localizada a mayor altitud, comienza más tarde la floración

(en enero) y en ningún caso se alcanzan los valores de SE-1. En ambas poblaciones el pico de floración se produce en mayo. La fructificación se inicia en febrero y finaliza en septiembre; en SE-2, al igual que la floración, el máximo porcentaje de individuos en fruto se desplaza hacia los meses más cálidos (máximos en junio y julio), mientras que en SE-1 se consigue en mayo. En cualquier caso, la intensidad de la fructificación es menor en SE-2 que en SE-1.

El periodo de floración de *S. pulcherrima* es muy largo. En SP-1 abarca prácticamente todo el año. No obstante, existe un intervalo de mayor intensidad desde enero hasta junio, con el máximo en marzo, que coincide con el periodo de floración registrado en SP-2 (fig. 1). El periodo de fructificación se inicia en marzo y finaliza en agosto, alcanzándose el máximo en abril en SP-2 y en mayo en SP-1.

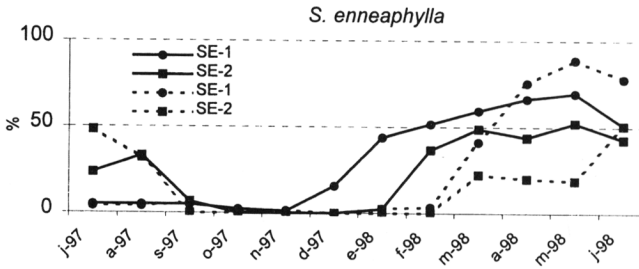
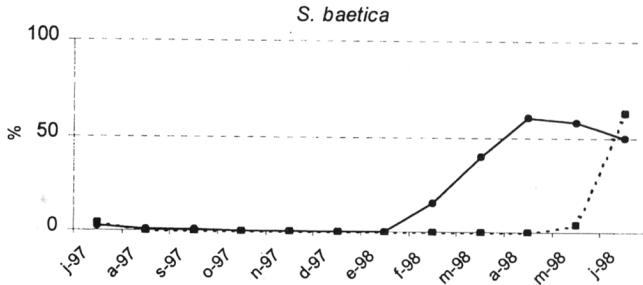
No se han encontrado diferencias significativas entre las poblaciones de la misma especie, ni en el porcentaje de individuos en flor, ni en el porcentaje de individuos en fruto (fig. 1).

### Biometría y morfología floral

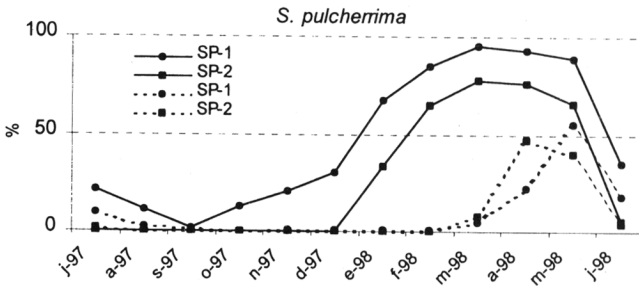
Las flores de las distintas especies son morfológicamente muy parecidas entre sí. Sin embargo, se observan diferencias importantes en cuanto al tamaño; las más grandes corresponden a *S. pulcherrima* y las más pequeñas a *S. integrifolia* (tabla 2). Asimismo, el color floral es muy constante tanto en las especies como dentro de las poblaciones, dominando el blanco frente al rosado.

### Mecanismo de polinización

Se ha observado que cuando el insecto (fundamentalmente dípteros, *Syrphidae* y *Stratiomyidae*) visita la flor para buscar el néctar, penetra entre el pétalo externo superior y los pétalos internos. El peso del insecto hace que los pétalos internos se desplacen hacia abajo y el polen depositado en la plataforma



Floración:  $U=90,5$ ;  $p=0,285$   
 Fructificación:  $U=91,0$ ;  $p=0,267$



Floración:  $U=107,0$ ;  $p=0,052$   
 Fructificación:  $U=97,5$ ;  $p=0,133$

Figura 1. Porcentajes de individuos reproductivos en flor (línea continua) y en fruto (línea discontinua) en las tres especies estudiadas a lo largo de un año y comparación entre poblaciones mediante el test Mann-Whitney. U: estadístico U; p: probabilidad; n: número de individuos reproductores estudiados. Percentages of reproductive flowering individuals (solid line), and fruiting individuals (broken line) from the three species studied for one year, and Mann-Whitney test comparisons. U: U parameter; p: probability level; n: number of reproductive individuals studied.

Especie	Flor		Pétalo interno		Pétalo superior		Pétalo inferior		Espolón		Estigma
	Longitud	Anchura	Color	Longitud	Anchura	Longitud	Anchura	Longitud	Anchura	Longitud	
<i>S. baetica</i> n= 69	0,71±0,07	0,21±0,06	Blanca	0,64±0,05	0,21±0,06	0,63±0,02	0,45±0,07	0,71±0,07	0,62±0,10	—	No crestado
<i>S. crassifolia</i> n=37	1,32±0,10	0,22±0,05	Blanca	0,92±0,07	0,21±0,06	1,23±0,18	0,88±0,11	1,34±0,12	1,34±0,09	0,38±0,08	No crestado
<i>S. enneaphylla</i> n= 58	1,49±0,09	0,27±0,03	Blanca	1,10±0,08	0,25±0,05	1,09±0,14	0,82±0,16	1,11±0,10	0,53±0,13	0,58±0,07	Crestado
<i>S. integrifolia</i> n= 48	0,65±0,08	0,19±0,05	Blanca	0,61±0,04	0,19±0,05	0,60±0,03	0,42±0,05	0,68±0,06	0,59±0,08	—	No crestado
<i>S. pulcherrima</i> n= 96	1,71±0,17	0,23±0,03	Rosa	1,02±0,07	0,23±0,02	1,58±0,09	1,35±0,09	1,69±0,13	1,46±0,12	0,41±0,05	No crestado
<i>S. saetabensis</i> n= 52	1,51±0,11	0,30±0,05	Rosa	1,21±0,09	0,27±0,04	1,08±0,12	0,75±0,13	1,09±0,09	0,48±0,17	0,54±0,09	Crestado
<i>S. speciosa</i> n= 68	1,27±1,11	0,24±0,07	Blanca	0,90±0,09	0,19±0,06	1,25±0,11	0,85±0,13	1,24±0,16	1,32±0,12	0,40±0,11	No crestado

Tabla 2. Biometría floral (en cm). n: número de flores. Floral biometry (cm). n: number of flowers.

del estigma queda adherido al abdomen del insecto.

### **Números de granos de polen y relaciones P/O**

El número de granos de polen por flor varía entre  $3617 \pm 467$  de *S. integrifolia* y  $9300 \pm 554$  de *S. crassifolia*. En ninguna de las especies estudiadas se han constatado diferencias significativas en la cantidad de granos de polen de las diferentes estructuras estaminales (tabla 3).

Las relaciones P/O en todas las especies analizadas indican un sistema de reproducción de alogamia facultativa en *S. integrifolia* y de alogamia en el resto (tabla 4).

### **Carga polínica en estigmas**

La cantidad de granos de polen depositados sobre la plataforma estigmática varía considerablemente, tanto entre flores de igual especie como entre especies (tabla 5). Dicha variación es mayor en flores en anthesis que en flores en preanthesis, ya que están expuestas a la acción de los polinizadores y con ello a la recogida del polen existente en el estigma por parte del insecto que visita la flor.

En *S. pulcherrima*, 95 flores aisladas de los polinizadores presentaron una carga polínica media en anthesis de  $1748 \pm 1381$  granos de polen viables,  $25 \pm 35$  inviables y  $14 \pm 65$  tubos polínicos; un 30,5% de las flores tenían granos de polen propio germinados sobre el estigma.

En los 30 individuos de *S. pulcherrima* aislados de los polinizadores durante todo un periodo de floración no se obtuvo ningún fruto. Esto contrasta con el 96,3 % de individuos no aislados de los polinizadores que produjeron frutos.

### **Frutos**

A nivel intraespecífico, el tamaño de los frutos varía considerablemente entre poblaciones (tabla 6).

El número de semillas por fruto es siempre de dos, salvo en *S. integrifolia* que es de uno. El número medio de semillas viables por fruto varía sustancialmente entre las distintas especies (tabla 6), aunque la variación interpoblacional es menor. Destacan *S. crassifolia*, con el valor más bajo y *S. enneaphylla* con los más altos. A pesar de producir una sola semilla por fruto, *S. integrifolia* presenta un alto número medio de semillas viables por fruto en relación al resto de las especies.

## **DISCUSIÓN**

La floración extendida que muestran las especies del género *Sarcocapnos* es más frecuente en las especies alógamas obligadas que en las autógamias (Pojar, 1974; Bawa, 1983) y presenta la ventaja de favorecer la polinización zoófila, ya que está menos afectada por la variabilidad del tiempo y por la escasez de polinizadores, además de disminuir la competencia interespecífica por los polinizadores (Rathcke & Lacey, 1985; Dafni, 1992). También permite a los individuos captar y acumular el agua y los nutrientes necesarios para la maduración de las flores y frutos, sobre todo en hábitats donde los recursos son limitantes (Nobel, 1977; Bawa, 1983; Southwick, 1984), como en los que se desarrollan las especies de *Sarcocapnos*.

El periodo de fructificación está mucho más concentrado en el tiempo que el de la floración y varía sustancialmente entre especies, ya que mientras que *S. enneaphylla* y *S. pulcherrima* presentan periodos de fructificación largos, en *S. baetica* se limita a dos meses. Una larga duración de la fructificación puede representar una estrategia frente a las inciertas oportunidades de colonización o reflejar la escasez de recursos necesarios para el desarrollo del fruto (Lacey, 1982; Bawa, 1983). Ambas respuestas son

Especie	Estambre superior				Estambre inferior				Total	Tecas C (S vs. I)		Tecas S (Iz vs. D)		Tecas I (Iz vs. D)		Tecas D (S vs. I)		Tecas Iz (S vs. I)		Estambres (S vs. I)	
	Teca D	Teca C	Teca Iz	Teca D	Teca C	Teca Iz	Teca D	Teca C		F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p
<i>S. baetica</i>	952±195	1624±251	962±238	921±250	1602±266	921±177	6967±1097	0.114	0.736	0.215	0.645	0.000	0.988	0.069	0.793	0.596	0.443	0.284	0.596	0.596	
<i>S. crassifolia</i>	1237±131	2110±155	1272±114	1245±144	2186±163	1248±164	9300±554	3.440	0.069	1.242	0.270	0.005	0.943	0.051	0.823	0.455	0.503	0.538	0.466	0.466	
<i>S. enneaphylla</i>	650±81	1486±217	639±91	633±123	1480±198	632±91	5520±565	0.012	0.913	0.217	0.643	0.001	0.973	0.425	0.517	0.117	0.734	0.157	0.693	0.693	
<i>S. integrifolia</i>	527±133	759±129	527±133	512±89	769±164	521±74	3617±467	0.004	0.950	0.046	0.830	1.623	0.208	2.623	0.111	0.176	0.676	1.935	0.169	0.169	
<i>S. pulcherrima</i>	752±156	1318±227	753±144	703±189	1301±224	732±146	5561±866	0.090	0.770	0.002	0.968	0.445	0.507	1.239	0.270	0.354	0.554	0.615	0.436	0.436	
<i>S. saetabensis</i>	938±165	1549±202	921±133	939±115	1474±160	949±145	6772±757	2.584	0.113	0.181	0.672	0.081	0.777	0.001	0.981	0.565	0.455	0.211	0.648	0.648	
<i>S. speciosa</i>	870±228	1585±374	855±244	824±270	1495±269	817±255	6448±1245	1.153	0.287	0.061	0.806	0.009	0.926	0.528	0.47	0.352	0.555	1.067	0.306	0.306	

Tabla 3. Granos de polen en las tecas estaminales (media y desviación estándar) y resultados del análisis de la varianza para la comparación de los mismos. S: superior; I: inferior; C: central; D: derecha; Iz: izquierda; A: antera; F: estadístico F; p: probabilidad. Mean and standard deviation of the number of pollen grains in each of the stamen units analysed, and ANOVAs results. S: upper; I: lower; C: central; D: right; Iz: left; A: anther; F: F parameter; p: probability level.

Especie	P/O	Sistema de reproducción
<i>S. baetica</i>	3483±548	Alogamia
<i>S. crassifolia</i>	4649±276	Alogamia
<i>S. enneaphylla</i>	2742±316	Alogamia
<i>S. integrifolia</i>	1725±143	Alogamia facultativa
<i>S. pulcherrima</i>	2774±490	Alogamia
<i>S. saetabensis</i>	3320±395	Alogamia
<i>S. speciosa</i>	2987±638	Alogamia

Tabla 4. Relación P/O (media y desviación estándar) y sistemas de reproducción teóricos según Cruden (1977). P/O (mean and standars deviation) and theoretical breeding systems according to Cruden (1977).

plausibles para las especies estudiadas, dado el tipo de hábitat que ocupan, que presenta estas dos limitaciones para su colonización.

Si se considera que las especies de *Sarcocapnos* son autógamias, la producción de una alta cantidad de flores especializadas, atractivas y nectaríferas serían rasgos mantenidos como consecuencia de la existencia de factores intrínsecos conservativos (Kochmer & Handel, 1986; Bell & Stephens, 1984; Johnson, 1993; McKittrick, 1993). Sin embargo, en otros géneros próximos dichos rasgos se han modificado, como es el caso de *Ceratocapnos heterocarpa* Durieu, que produce flores cleistógamas de mucho menor tamaño y vistosidad que las casmógamas (Ruiz de Clavijo & Jiménez, 1993).

Por otra parte, la morfología de los estigmas, aplastados según el plano de la flor es una característica común en toda la familia *Fumariaceae* (cf. Ryberg, 1960; Brückner, 1984, 1993, 2000; Lidén, 1986a). *Sarcocapnos*, al igual que *Ceratocapnos*, presenta formas asimétricas, con un parte receptiva y otra estéril. Esta estructuración es una clara adaptación a la polinización mediante insectos, ya que el estigma, a lo largo de su desarrollo, se encuentra en contacto directo con las anteras (Brückner, 2000) y cuando éstas se abren, con frecuencia ya en estado de preantesis, depositan

parte del polen sobre la membrana estéril. Este carácter es también prácticamente general de todos los géneros de *Fumariaceae* (Brückner, 2000) y muchos son entomófilos y alógamos (Müller, 1883; Soler, 1983). Los estigmas se caracterizan además por segregar un fluído, observado por Heslop-Harrison & Shivanna (1977) en *Corydaleae* y *Fumarieae*, cuya función es la de mantener unidos los granos de polen, entre sí y al estigma, evitando así que caigan a otras zonas menos accesibles para los polinizadores y para facilitar que éstos, cuando visiten la flor, se lleven una cantidad importante de granos de polen.

El color se considera un atractivo secundario (Faegri & Pijl, 1979), aunque en estas especies juega un gran papel en la polinización, dada la vistosidad de sus flores e inflorescencias, que pueden cubrir a la planta en su totalidad. El color blanco, predominante en las flores de *Sarcocapnos*, es el segundo más frecuente entre las flores entomófilas de la flora mediterránea (Voliotis, 1984; Arroyo, 1988).

Aunque las relaciones P/O pueden variar interpoblacional, intrapoblacionalmente y entre flores de una misma inflorescencia (Lord, 1980), mantiene una estrecha correlación con los sistemas de reproducción de las especies (Cruden, 2000), por lo que es una primera aproximación muy válida para el conocimiento de los mismos. La existencia de alogamia facultativa en *S. integrifolia* se ve apoyada por el inferior tamaño de sus flores respecto al resto de las especies.

La presencia de tubos polínicos en las flores de *S. pulcherrima* aisladas de los polinizadores podría indicar la existencia de autogamia. Sin embargo, esto contrasta con el resultado del aislamiento de polinizadores de 30 individuos reproductivos, en los que no se produjo ningún fruto. Si bien el grano de polen llega a germinar sobre el estigma, parece existir algún mecanismo de autoincompatibilidad (cf. Barret, 1988; Dafni, 1992) que impide que el

Especie	Preantesis				Antesis			
	V	I	T	n (%)	V	I	T	n (%)
<i>S. baetica</i>	435±969	12±25	0±0	63 (0,5)	635±723	91±202	23±49	103 (70,1)
<i>S. crassifolia</i>	368±887	23±32	0,01±0,11	32 (0,2)	769±876	102±109	54±67	44 (76,3)
<i>S. enneaphylla</i>	506±1245	7±17	0,03±0,17	68 (2,9)	2091±1488	89±171	190±342	59 (83,5)
<i>S. integrifolia</i>	376±509	32±46	0,4±1,2	51 (5,6)	763±982	102±138	45±56	58 (82,1)
<i>S. pulcherrima</i>	309±686	6±15	0,0±0,2	80 (0)	327±426	17±25	8±12	96 (52,2)
<i>S. saetabensis</i>	648±769	5±12	0,01±0,18	60 (1,3)	1867±1788	78±98	235±342	45 (75,3)
<i>S. speciosa</i>	426±580	7±18	0,3±0,9	46 (0,8)	658±769	3±65	25±54	60 (58,8)

Tabla 5. Granos de polen (viables e inviables) y tubos polínicos contabilizados sobre el estigma y porcentaje de flores con granos de polen germinados sobre el estigma. V: granos de polen viables; I: granos de polen inviables; T: tubos polínicos; n: número de flores analizadas y entre paréntesis porcentaje de flores con granos de polen germinados sobre el estigma. *Pollen grains (viable and unviable), number of pollen tubes on the stigma, and percentage of flowers with pollen grains germinating on the stigma. V: viable pollen grains; I: inviable pollen grains; T: pollen tubes; n: number of flowers analysed; between brackets, percentage of flowers with germinated pollen over the stigma.*

Especie	Población	L (mm)	A (mm)	P (mg)	S
<i>S. baetica</i>	SB-1	34,3±2.4	16,9±1,9	2,6±1,0	1,10±0,95
	SB-2	34,9±2.7	19,7±1,6	2,0±0,9	1,04±0,95
F		0,776	<b>36,855</b>	<b>6,148</b>	0,100
p		0,382	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,05</b>	0,753
<i>S. crassifolia</i>	SC	41,2±3.1	22,7±1,5	2,1±0,8	0,62±0,88
<i>S. enneaphylla</i>	SE-1	42,4±3.0	20,2±0,8	2,1±0,3	1,34±0,87
	SE-2	34,4±2,8	15,2±1,6	2,0±0,5	1,12±0,94
F		<b>122,587</b>	<b>216,635</b>	2,004	1,473
p		<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	0,162	0,228
<i>S. integrifolia</i>	SI	30,3±1,1	15,1±2,4	1,2±0,4	0,52±0,50
<i>S. pulcherrima</i>	SP-1	53,1±2,6	28,7±2,6	4,3±0,9	0,90±0,93
	SP-2	47,8±3,2	22,9±1,7	3,3±0,7	0,90±0,74
F		<b>49,092</b>	<b>100,041</b>	<b>18,698</b>	0,000
p		<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	1
<i>S. saetabensis</i>	SS-1	47,3±2,5	21,0±1,2	2,2±0,9	1,14±0,99
	SS-2	43,6±2,7	19,8±1,6	2,0±0,7	1,18±0,98
F		<b>30,274</b>	<b>10,474</b>	1,207	0,041
p		<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,005</b>	0,276	0,840
<i>S. speciosa</i>	SSP-1	42,6±5,2	20,0±1,2	1,7±0,8	0,70±0,91
	SSP-2	44,7±4,3	19,8±1,5	2,0±0,9	0,82±0,98
F		2,132	0,136	1,595	0,401
p		0,152	0,714	0,213	0,528

Tabla 6. Medidas de los frutos (media y desviación estándar) y resultados de los análisis de la varianza para la comparación de poblaciones de cada especie. L: longitud; A: anchura, P: peso; S: número medio de semillas viables por fruto; F: estadístico F; p: probabilidad. *Mean and standard deviation of biometry of fruits, and results of analysis of variance for comparison between populations of each species. L: length; A: width; P: weight; S: mean number of viable seed per fruit; F: F parameter; p: probability level.*

tubo polínico alcance al óvulo. La necesidad de polinizadores se pone de nuevo manifiesto cuando se observan los datos del porcentaje de estigmas aislados de polinizadores con tubos polínicos propios, considerablemente menor que en el caso de flores expuestas a la polinización.

En *S. enneaphylla* las bajas temperaturas provocan la formación de frutos más pequeños en la población situada a mayor altitud, si bien esto no afecta ni al peso del fruto ni al número medio de semillas viables por fruto. Sin embargo, en las poblaciones de *S. baetica*, *S. pulcherrima* y *S. saetabensis* estudiadas, sin diferencias climáticas significativas, se han encontrado importantes divergencias en los

parámetros medidos. Así pues, parecen existir otros factores que afectan al tamaño de los frutos en estas especies, probablemente relacionados con la redistribución de recursos durante la maduración de los frutos (Lacey, 1982; Bawa, 1983). No obstante, el tamaño de los mismos no afecta al porcentaje de viabilidad de las semillas, luego es un efecto sin trascendencia a nivel de eficacia reproductiva.

**AGRADECIMIENTOS.** Agradecemos a la Dra. Ana Ortega Olivencia la ayuda y consejos prestados para el diseño de este estudio y al Dr. Gabriel Blanca López la corrección del manuscrito.



## BIBLIOGRAFÍA

- ARROYO, J. -1988- Atributos florales y fenología de la floración en matorrales del sur de España. *Lagascalia* 15: 43-78.
- BARRETT, S. C. H. -1988- The evolution, maintenance, and loss of self-incompatibility systems. In: J. Lovett-Doust & L. Lovett-Doust (eds.), *Plant reproductive ecology. Patterns and strategies* 98-124. New York.
- BAWA, K. S. -1983- Patterns of flowering in tropical plants. In: C. E. Jones, R. J. Little (eds.), *Handbook of experimental pollination biology* 394-410. New York.
- BELL, A. T. & L. J. STEPHENS -1984- Seasonality and phenology of Kwongan species. In: J. S. Pate & J. S. Beard (eds.), *Kwongan: plant life of the sand plain* 205-226. Nedlands.
- BOISSIER, P. E. -1843-1854- *Diagnoses Plantarum Novarum Orientalum I. Genera*.
- BRÜCKNER, C. -1984- Zur Narbenform und zur karpomorphologischen Stellung der Fumariaceae DC. in den Papaverales. *Gleditschia* 11: 5-16.
- BRÜCKNER, C. -1993- Comparative carpology in the tuber-bearing sections and sect: Capnogorium of *Corydalis* DC. (Fumariaceae). *Bot. Jahrb. Syst.* 115: 367-420.
- BRÜCKNER, C. -2000- Clarification of the carpel number in Papaverales, Capparales, and Berberidaceae. *Bot. Rev.* 66(2): 155-307.
- CRUDEN, R. W. -1977- Pollen ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31: 32-46.
- CRUDEN, R. W. -2000- Pollen grains: why so many? *Plant Syst. Evol.* 222: 143-165.
- DAFNI, A. -1992- *Pollination Ecology. A practical approach*. Oxford.
- DEFONTAINES, R. L. -1798-1799- *Flora atlantica*. París.
- FAEGRI, K. & L. VAN DER PIJL -1979- *The principles of pollination ecology*, ed. 3. Oxford.
- FENSTER, C. B. & M. R. DUDASH -1994- Genetic considerations for plant population restoration and conservation. In: M. Bowles & C. J. Whelan (eds.), *Restoration of endangered species*: 34-62. Cambridge.
- FRENGUELLI, G., F. TH. M. SPIEKSMAN, E. BRICCHI, B. ROMANO, G. MINCIGRUCCI, A. H. NIKKELS, W. DANKAART & F. FERRANTI -1991- The influence of air temperature on starting dates of the pollen season of *Alnus* and *Populus*. *Grana* 30: 196-200.
- FUKUHARA, T. -1999- Seed funicle morphology of Fumariaceae-Fumarioideae: systematic implications and evolutionary patterns. *Int. J. Plant Sci.* 160(1): 151-180.
- FUKUHARA, T. & M. LIDÉN -1995- Seed-coat anatomy in Fumariaceae-Fumarioideae. *Bot. J. Linn. Soc.* 119: 323-365.
- GARRIDO, J., C. OLIVARES, J. M. MUÑOZ & E. DOMÍNGUEZ -1999a- *Sarcocapnos baetica* (Boiss. & Reuter) Nyman subsp. *baetica*. In: G. Blanca, B. Cabezudo, J. E. Hernández-Bermejo, C. M. Herrera, J. Molero-Mesa, J. Muñoz & B. Valdés (eds.), *Libro rojo de la flora silvestre amenazada de Andalucía. I. Especies en peligro de extinción*: 248-251. Sevilla.
- GARRIDO, J., C. OLIVARES, J. M. MUÑOZ & E. DOMÍNGUEZ -1999b- *Sarcocapnos baetica* subsp. *integrifolia* (Boiss.) Nyman. In: G. Blanca, B. Cabezudo, J. E. Hernández-Bermejo, C. M. Herrera, J. Molero-Mesa, J. Muñoz & B. Valdés (eds.), *Libro rojo de la flora silvestre amenazada de Andalucía. I. Especies en peligro de extinción*: 252-254. Sevilla.
- GARRIDO, J., C. OLIVARES, J. M. MUÑOZ & E. DOMÍNGUEZ -1999c- *Sarcocapnos crassifolia* subsp. *speciosa* (Boiss.) Rouy. In: G. Blanca, B. Cabezudo, J. E. Hernández-Bermejo, C. M. Herrera, J. Molero-Mesa, J. Muñoz & B. Valdés (eds.), *Libro rojo de la flora silvestre amenazada de Andalucía. I. Especies en peligro de extinción*: 255-258. Sevilla.
- HESLOP-HARRISON, Y. & K. R. SHIVANNA -1977- The receptive surface of the angiosperm stigma. *Ann. Bot.* 41: 1233-1258.
- HEYWOOD, V. H. -1964- *Sarcocapnos* DC. In: T. G. Tutin, V. H. Heywood, N. A. Burges, D. H. Valentine, S. M. Walters & D. A. Webb (eds.), *Flora Europaea* 1: 254. Cambridge.
- JOHNSON, S. D. -1993- Climatic and phylogenetic determinants of flowering seasonality of the Cape flora. *J. Ecol.* 81: 567-572.
- KOCHMER, J. P. & S. N. HANDEL -1986- Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. *Ecol. Monogr.* 56: 303-325.
- LACEY, E. P. -1982- Timing of seed dispersal in *Daucus carota* L. (Apiaceae). *Oikos* 39: 83-91.

- LANDE, R. -1988- Genetics, and demography in biological conservation. *Science* 241: 1455-1460.
- LIDÉN, M. -1986a- Synopsis of Fumarioideae (Papaveraceae) with a monograph of the tribe Fumarieae. *Op. Bot.* 88: 1-133.
- LIDÉN, M. -1986b- *Sarcocapnos* DC. In: S. Castroviejo, M. Laínz, G. López, P. Montserrat, F. Muñoz, J. Paiva & L. Villar (eds.), *Flora Ibérica* 1: 433-438. Madrid.
- LIDÉN, M., T. FUKUHARA, J. RYLANDER & B. OXELMAN -1997- Phylogeny and classification of Fumariaceae, with emphasis on *Dicentra* s. l. based on the plastid gene rps16 intron. *Plant Syst. Evol.* 206: 411-420.
- LINNAEUS, C. -1753- *Species plantarum*. Stockholm.
- LÓPEZ, S., E. TOJO, O. BLANCO, M. C. VILLAVERDE & L. CASTEDO -1991- Alkaloids from spanish *Sarcocapnos* species. *Phytochemistry* 30: 1175-1182.
- LÓPEZ-VÉLEZ, G. -1991- *Sarcocapnos baetica* (Boiss. & Reuter) Nyman subsp. *ardalii* G. López Vélez, subespecie nueva para la Península Ibérica. *Acta Bot. Malacit.* 16: 437-447.
- LORD, E. H. -1980- Intra inflorescence variability in pollen/ovule ratios in the cleistogamous species *Lamium amplexicaule* (Labiatae). *Am. J. Bot.* 67: 529-533.
- MATEO, G. & R. FIGUEROLA -1987- *Flora analítica de la provincia de Valencia*. Valencia.
- MCKITRICK, M. -1993-. Phylogenetic constraint in evolutionary theory: has it any explanatory power?. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 24: 307-330.
- MORALES, C. & A. T. ROMERO -1991- A new species of the genus *Sarcocapnos* (Fumariaceae) from eastern Andalusia (Spain). *Plant Syst. Evol.* 177: 1-10.
- MORALES, H. & M. E. TAPIA -1992- Procedimiento de almacenaje de semillas para la conservación de recursos genéticos. *Xerophytia* 2: 1-7.
- MÜLLER, H. -1883- *The fertilization of flowers*. London.
- NOBEL, P. S. -1977- Water relations of flowering on *Agave deserti*. *Bot. Gaz.* 138: 1-6.
- POJAR, J. -1974- Reproductive dynamics of four plant communities of southwestern British Columbia. *Can. J. Bot.* 52: 1819-1834.
- PROCTOR, M. & P. YEO -1973- *The pollination of flowers*. Cambridge.
- RATHCKE, B. -1983- Competition and facilitation among plants for pollination. In: L. Real (ed.), *Pollination biology*: 305-329. Orlando.
- RUIZ DE CLAVIJO, E. & M. J. JIMÉNEZ -1993- Cleistogamy and chasmogamy in *Ceratocapnos heterocarpa* (Fumariaceae). *Int. J. Plant Sci.* 154: 325-333.
- RYBERG, M. -1960- A morphological study of the Fumariaceae and the taxonomic significance of the characters examined. *Acta Horti Berg.* 19: 121-248.
- SCHEMSKE, D. W., B. C. HUSBAND, M. H. RUCKELSHAUS, C. GOODWILLIE, I. M. PARKER & J. G. BISHOP -1994- Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75: 584-606.
- SOLER, A. -1983- Revisión de las especies de *Fumaria* de la Península Ibérica e Islas Baleares. *Lagascalia* 11(2): 141-228.
- SOUTHWICK, A. K. -1984- Photosynthate allocation to floral nectar: A neglected energy investment. *Ecology* 65: 1775-1779.
- VOLIOTIS, D. -1984- A phenological study of flowering periods and flower colours of aromatic plants in Greece. *Vegetatio* 56: 129-137.

Aceptado para su publicación en septiembre de 2002

Dirección de los autores. Departamento de Biología Vegetal. Facultad de Ciencias. Universidad de Granada. Correo electrónico: maria@ugr.es