

VARIACIONES FENOTÍPICAS EN POBLACIONES DE DENTARIA LACINIATA

Por: R. O. Petty (1)
L. D. Escobar (2)

RESUMEN

Este estudio tuvo como propósito analizar variaciones fenotípicas en especímenes de Dentaria laciniata, con el objeto de establecer el posible grado de hibridación (introgressiva) que esta especie pudiera presentar en el área estudiada. Los resultados parecen indicar que, tal como lo afirma Deam, las variaciones encontradas no serían el fruto de una hibridación introgressiva, como sería de esperarse; sino más bien fruto de genes mutantes.

INTRODUCCION

La plantica de hoja dentada, *Dentaria laciniata* Muhl, (Fig. 2) es una especie herbácea que florece en la primavera en los suelos húmedos de los bosques deciduos. El rango geográfico de la especie es muy amplio, extendiéndose hacia el oriente hasta los Estados de New York y Pennsylvania; hacia el norte Quebec en el Canadá y hacia el sur hasta el Estado de la Florida. Hacia el occidente el límite geográfico lo es el Estado de Minnesota. Según D. D. Soejarto (comunicación personal) en Colombia, el género *Dentaria* está restringido a ciertas áreas del Departamento de Cundinamarca. Debido al amplio rango geográfico de la especie y al variado número de condiciones ambientales bajo las cuales ésta vive y se reproduce, se espera una variación muy amplia. Aún dentro de un área limitada (tal como la empleada para toma de muestras en este estudio), la especie exhibe una gran diversidad en aspectos tales como: formas, número y distribución de las hojas y ramitas; color, tamaño y distribución de las flores en la inflorescencia, grado de pubescencia, entre otras.

Según el nuevo Manual de Botánica de Gray (8a. edición), las características de *D. laciniata* son entre otras: cotiledones peciolados, gruesos y muy desiguales con sus márgenes enrollados, uno sobre otro. La especie exhibe un haz de raíces largas, carnosas y dentadas (con un agradable sabor picante). Los tallos están desprovistos de ramitas en la parte inferior; mientras que poseen de dos a tres hojas pecioladas y compuestas a la altura media o un poco encima de ésta. Los tallos terminan exhibiendo una inflorescencia en corimbo, o racimo corto, con flores largas de color blanco o púrpura. De acuerdo con Deam (1940), la característica que distingue a *D. laciniata*, de otras especies comunes, es la presencia de pubescencia en la inflorescencia. Debido a que

todos los especímenes observados en este proyecto mostraron dicha característica, ésta fue tomada inicialmente, como un "marcador" en esta especie.

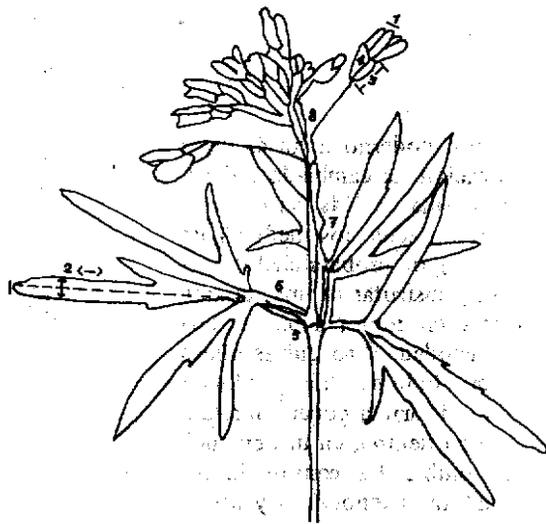


Figura 1. Representación esquemática de *D. laciniata* mostrando los caracteres utilizados en el estudio de variación.

1. Longitud de las ramitas (L).
2. Ancho de las ramitas (An).
3. Longitud de los sépalos (S).
4. Longitud de los pétalos (P).
5. Disposición de las hojas: espiralada (E) Alternas (A1).
6. Longitud de las ramitas incluyendo el pecíolo (LP).
7. Longitud del pedúnculo medida desde la inserción de la hoja hasta la flor más madura.
8. Longitud del pedúnculo medida desde la flor más inmadura hasta la más madura.

1. Profesor Biological Sciences, Purdue University, West Lafayette, Indiana, U. S. A.

2. Profesor Departamento de Biología, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia S. A.

Harriman (1965) ha encontrado que las características más útiles para la segregación de las especies de *Dentaria*, en Norte América, son los tricomonas en las hojas y en el raquis de la inflorescencia, conjuntamente con la naturaleza de los rizomas.

Los cotiledones de *D. laciniata*, *D. heterophylla* y *D. multifida* aparecen inclinados mientras que los cotiledones de *D. diphylla* aparecen erectos. En *D. diphylla* y *D. laciniata* las plántulas tienen un cotiledón hipogeo y otro epigeo al tiempo de germinación. Harriman ha encontrado igualmente que *D. laciniata*, al igual que las demás especies mencionadas anteriormente, presentan un alto grado de poliploidía. El número poliploide varía en estas especies entre 64 y 250 cromosomas aproximadamente.

No se ha encontrado, según Harriman, evidencia de apogamia y él cree que *D. laciniata* es completamente sexual dondequiera que sus semillas se hacen presentes. Cruces experimentales indican que *D. laciniata*, *D. heterophylla* y *D. multifida* son compatibles consigo mismas. En efecto si se hace autofertilización de dichas especies, se encuentra que aquellas mutaciones, recesivas en condiciones naturales, tienden a ser más frecuentemente expresadas fenotípicamente.

Harriman reporta también un híbrido múltiple entre *D. heterophylla* y *D. multifida*. Existen pocos estudios sobre la hibridización natural entre especies de *Dentaria* y, en consecuencia, el problema debe esperar posteriores investigaciones para su elucidación.

DESCRIPCION DEL AREA

Se seleccionaron tres áreas diferentes en la ciudad de Lafayette, estado de Indiana (U.S.A.), para tomar muestras de *D. laciniata* (Tabla 1, Fig. 1). El área más occidental fue una en la cual se hizo una gran tala en 1969 e igualmente en la cual se presenta gran ocurrencia de bayas (beach), *Fagus grandifolia*. A propósito, esta fue el área que fue estudiada en último término.

El área más norteña estudiada se encuentra a ocho millas de la ciudad de Lafayette, siendo igualmente la zona más norteña en la cual se encuentra la especie antes de entrar en la zona de las praderas sobre la ruta 43.

Las primeras muestras fueron tomadas en los bosques de McCormick cerca a la ciudad universitaria.*El método usado en el muestreo de esta área fue como se explica a continuación.

TABLA 1.

Localización de las áreas y fechas (1970) en las cuales fueron coleccionadas las muestras de *D. laciniata*.

Abril 18.	Bosques de McCormick en West Lafayette, distrito territorial de Tippecanoe (Tippecanoe County), 58 especímenes.
Abril 23.	Bosques 800— Norte, aproximadamente a ocho millas de West Lafayette sobre la ruta 43, distrito territorial de Tippecanoe Country, 112 especímenes.
Abril 28.	Bosques de Rorhig, aproximadamente una milla al norte del sitio conocido como Rainsville en el distrito territorial Warren, 40 especímenes.

Los bosques de McCormick están comprendidos por un área dominada por robles, la cual está limitada por una hondonada hacia el extremo sur. Las muestras fueron tomadas a lo ancho de estos bosques; de la parte baja, los lados y la parte superior de la hondonada y a lo largo de la región húmeda hasta los límites con el campo de golf de la misma universidad. Este hábitat aparece muy variado y en consecuencia la variación observada en los especímenes recogidos en esta área tiene una lógica explicación.

Los bosques de Rorhig (en la zona occidental) están igualmente caracterizados por la variedad de terrenos. Esta área presenta una nueva pendiente, la cual conduce a un arroyo con terreno despejado y de suelo muy húmedo. Las muestras fueron tomadas a ambos lados de la carretera que cruza el área y en forma especial a lo ancho de dichos bosques.

*Purdue University.

MATERIALES Y METODOS

Unas veinte características fueron estudiadas para cada uno de los especímenes (Tabla 2). De éstas unas ocho exhibieron una variación significativa de una planta a otra (Tabla 3). Las longitudes de: las ramitas, los pétalos, los sépalos y del pedúnculo fueron tomadas con una regla graduada en centímetros. El grado de indentación de los bordes de las hojas fue juzgado subjetivamente comparando cada ejemplar con varios modelos (copias xerox) de fotografías patrones de *D. laciniata*. El grado de indentación fue juzgado teniendo como base una escala arbitraria de cero a seis; así: a la ausencia de indentación se le asignó el valor cero, mientras que los valores entre uno y cinco fueron asignados a grados cada vez mayores (Tablas 2 y 5), dejando el valor seis para los casos extremos, por cierto ausentes en este

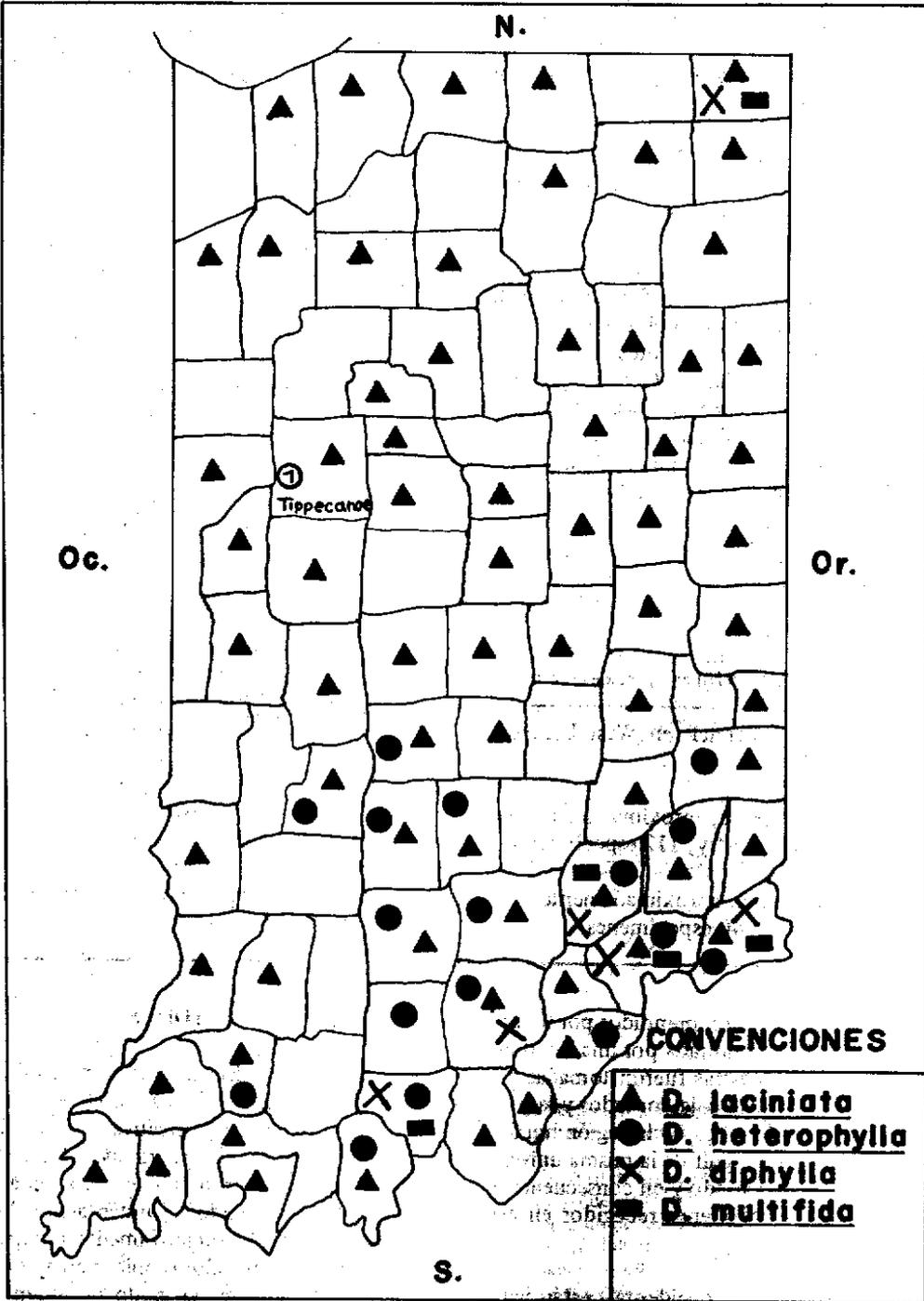


Figura 2. Distribución del género *Dentaria* en el estado de Indiana (U.S.A.) según Deam (1940).

(1) Area particular de estudio.

TABLA 2.

Características evaluadas en cada espécimen de *D. laciniata* en este estudio.

HOJA (RAMITAS):

1. Longitud desde el pecíolo al centro de la ramita. 2. Anchura— el punto más ancho incluyendo los lóbulos o dientes de la hoja. 3. Radio: longitud/anchura de la hoja. 4. Pubescencia en las márgenes de la hoja. 5. Pubescencia en las láminas. 5a. densidad, 5b. longitud.

PECIOLO: 6. Longitud. 7 Radio: longitud/ anchura.

GRADO DE INDENTACION DEL BORDE DE LAS HOJAS: 8. Ausencia de indentación (0) 8a. Ligera indentación (1) 8b. Indentación intermedia (2) 8c. Indentación laciniada (3). 8b. Indentación relativamente marcada (4) 8e. Indentación máxima (5). 9. Número total de segmentos foliares.

INFLORESCENCIA (Flores): 10. Número de flores por inflorescencia. 11. Grados de coloración. 11a. Ausencia de color. 12. Longitud de los sépalos— en las flores más maduras. 13. Longitud de los pétalos. Idem. 14. Radio: Longitud del pétalo/longitud del sépalo.

PEDUNCULO (Medida): 15. Primera longitud (Medida desde la inserción de los pecíolos hasta la inserción de la flor más madura). 16. Segunda longitud (medida desde la inserción de la flor más madura hasta la flor más joven). 17. Radio de las longitudes del pecíolo (longitud/anchura).

TALLO (Disposición de las Hojas): 18. En forma espiralada o alterna. 19. Distancia entre Pecíolos de especímenes con hojas alternas. 20. Números de hojas (dos, raro; tres, muy frecuente y cuatro, solo en algunos ejemplares de los bosques de McCormick).

proyecto. La pubescencia de los especímenes fue medida con un micrómetro ocular. La densidad de pubescencia pareció ser uno de los factores más variables y fue estimada en función del número de pelos por unidad de área (en mm²) sobre la superficie de la hoja (Tabla 3).

La disposición de las hojas en el tallo fue igualmente de importancia como factor variable. La condición verticilada fue juzgada en forma subjetiva. Ahora bien, allí donde los pecíolos parecían presentar una condición alterna, se hicieron mediciones con el fin de encontrar la distancia entre la

TABLA 3.

Características utilizadas finalmente en el estudio de variación en *Denaria laciniata*, en orden descendente de importancia (relativa).

I. Densidad de pubescencia, medida en términos del número de tricomas por unidad de área *en mm)z utilizando una escala arbitraria de seis.	
Densidad	Valor Arbitrario
0-2.0	0
2.1 - 4.0	1
4.1 - 6.0	2
6.1 - 8.0	3
8.1 - 10.0	4
10.1 - 12.0	5
> 12.1	6
II. Disposición de las hojas en el tallo: alternas o espiraladas.	
III. Otras: Radio: Longitud del pétalo/longitud del sépalo, grado de indentación del borde de la hoja, radio: longitud/ ancho de las ramitas y radio: longitud del pecíolo/long. de la lámina (de la ramita).	

inserción del par de hojas más distante. Si esta distancia no era superior a tres milímetros, los pecíolos eran catalogados como verticilados. La Figura 2 indica esquemáticamente el método utilizado en estas mediciones.

RESULTADOS

Análisis de la Variación. Las seis características que pudieron ser medidas con base en una escala dada, o en forma absoluta, fueron separadas de acuerdo con las áreas de muestreo. A cada población le fueron calculadas estadísticamente la media (X) la variación (S^2) y la desviación estándar (S). Cada una de estas variables fue comparada en las tres poblaciones (Tabla 4). Hechos los cálculos sólo dos de las seis características fueron suficientemente significativas (dentro de un nivel del .05) como para garantizar la colocación de los especímenes dentro de sub-poblaciones. Dos de

TABLA 4. Algunos datos sobre el análisis estadístico de las características evaluadas en el presente estudio de variación en *D. laciniata*.

	Bosques de McCormick	Bosques de Rorhig	Bosques al Norte de Lafayette
L/An			
X	9.77	9.42	9.27
²			
S	10.54	6.47	7.38
S	3.25	2.57	2.71
LP/L			
X	1.22	1.26	1.26
²			
X	0.013	0.011	0.011
S	0.152	0.105	0.109
Densidad de Pubescencia			
X	4.35	4.86	2.63
²			
S	5.60	6.56	4.04
Grado de Indentación			
X	2.59	2.62	2.75
²			
S	1.71	1.66	1.57
S	1.31	1.30	1.25

P/S			
X	2.48	2.58	2.67
²			
S	1.67	0.186	0.148
S	0.409	0.435	0.382
Radio del Pendúnculo (Longitud/ancho)			
X	1.513	1.60	1.46
²			
S	1.72	1.63	0.991
S	1.31	1.28	0.30

las características utilizadas: densidad de pubescencia y disposición de las hojas en el tallo mostraron una diferencia significativa en por lo menos dos de las tres poblaciones estudiadas dentro del nivel antes mencionado. Estas mismas diferencias, densidad de pubescencia en la lámina de la hoja y disposición de las hojas fueron entonces trazadas en un diagrama (Fig. 3) contra las características que mostraron las menores diferencias entre las poblaciones (ancho de la hoja, por ejemplo).

Otras características comparadas con densidad de pubescencia fueron: longitud del pecíolo, grado de indentación de las hojas y finalmente con los radios entre las longitudes de los sépalos y los pétalos. La disposición de las hojas en el tallo fue trazada contra el grado de indentación de las mismas (Figs. 4, 5 y 6). La Tabla 5 registra los porcentajes del grado de indentación y la disposición de las hojas en el tallo respectivamente, para las tres poblaciones estudiadas.

TABLA 5. Frecuencias de distribución de las poblaciones de *D. laciniata*, de acuerdo con el grado de indentación de las hojas y la distribución de las mismas en el tallo.

	Bosques de McCormick	Bosques de Rorhig	Bosques Sonn 800-N
Grado de Indentación			
O	0	1.1o/o	0
E	3.44	0	0
Al			
Distribución en el tallo			
O	12.06o/o	13.33o/o	14.28o/o
E	8.62o/o	2.22o/o	0.89o/o
Al			

2			
E	12.06o/o	26.66o/o	20.53o/o
Al	12.06o/o	11.11o/o	12.50o/o
3			
E	12.06o/o	22.22o/o	16.96o/o
Al	12.06o/o	2.22o/o	9.82o/o
4			
E	12.06o/o	6.66o/o	6.25o/o
Al	8.62o/o	0.o/o	8.92o/o
5			
E	3.44o/o	11.11o/o	6.25o/o
Al	3.44o/o	2.22o/o	3.57o/o
TOTAL			
E	51.72o/o	82.22o/o	64.82o/o
Al	48.27o/o	17.77o/o	35.71o/o

Debe anotarse que los especímenes de *Dentaria* coleccionados en los bosques de Rorhig estaban próximos al final de su ciclo de florecimiento. Muchos de los especímenes encontrados, pero no coleccionados, habían igualmente dado fruto y perdido sus pétalos. Debe, entonces, suponerse que los especímenes coleccionados en esta área no representan una muestra al azar de la población total sino más bien los últimos ejemplares florecidos en dicha área. Debido al hecho de que la característica más significativa tenida en cuenta al estudiar estas muestras fue densidad de pubescencia y que las muestras de los bosques de Rorhig no diferían en tal aspecto de las muestras de los de McCormick, en donde fueron tomadas precisamente las primeras, la suposición mencionada antes fue rechazada.

No obstante lo anterior otras diferencias fueron bastante marcadas; una de ellas, disposición de las hojas, se encontró tener en alto grado de condición espiralada en los ejemplares de los bosques de Rorhig (Fig. 5); mientras que los ejemplares de los bosques de McCormick mostraron el más alto grado de condición alterna en las hojas (Fig. 4).

Es posible que esta diferencia haya sido debida a un efecto fenológico, aunque no hay suficientes datos como para suponer que tal condición no afectaría finalmente las conclusiones establecidas de acuerdo con nuestros datos. Las gráficas 4, 5 y 6 que comparan el grado de indentación y la disposición de las hojas, son bastante interesantes puesto que éstas muestran claramente las diferencias de distribución entre las poblaciones de McCormick y Rorhig. En la población de McCormick la gráfica no muestra una distribución normal como sería de esperarse ocurriera para todos los ejemplares tomados simultáneamente; por el contrario todos los valores, desde cero hasta cinco, fueron frecuentes y aquellos desde uno hasta cuatro se presentaron en más o menos iguales proporciones. Algo más curioso aún, la forma alterna de las hojas fue casi tan frecuente como la forma

espiralada. El opuesto fue también cierto para las muestras tomadas en los bosques de Rorhig. En éstas la forma espiralada fue mucho más frecuente que la forma alterna y la mayoría de los especímenes presentaban poca indentación del borde de las hojas, tal como lo demuestra la preponderancia de los valores 1, 2 y 3 respectivamente.

Los especímenes de los bosques Norte (800-N-75-E) muestran valores intermedios en cuanto a disposición de las hojas se refiere y una tendencia a tener ligeramente un mayor grado de indentación del borde de las hojas que los especímenes de las otras dos poblaciones. Una característica frecuentemente observada en los especímenes que presentaban la condición espiralada fue la presencia de ejemplares con solo dos hojas aunque, según la clasificación de Deam, las demás características de dichos ejemplares correspondían a las de *D. laciniata*. Estos ejemplares de dos hojas fueron encontrados en las tres áreas estudiadas y en proporciones más o menos iguales. En cambio es curioso anotar que los tres especímenes con cuatro hojas fueron encontrados en los bosques de McCormick. Por lo demás se encontró que la presencia bien fuera de dos o cuatro hojas no tenía relación directa con el grado de indentación, densidad de pubescencia ni con ninguna de las características utilizadas en el análisis de variación en este trabajo.

CONCLUSIONES Y DISCUSION

Como inicialmente se indicó, este proyecto tuvo como objeto medir el grado de hibridación introgresiva en *D. laciniata* Muh.; hecho que finalmente iría a ser mucho más ambicioso de lo que se podría reportar en este proyecto.

Debido a que los sitios en los cuales las plantas fueron coleccionadas están fuera del rango de distribución de otras especies de *Dentaria* (Fig. 4), Deam (1940), es posible suponer que la variación que medimos en este experimento no sea propiamente el resultado de hibridación. En efecto, Deam sugiere que *D. laciniata* no hibridiza con otras especies de su género y que la variación que se encuentra en esta especie sería el resultado de genes mutantes. Igualmente sostiene Deam que algunos de los raros ejemplares de *Dentaria* serían el resultado de una reversión a formas ancestrales. De otra parte Farwell (1930), nombreó variedades de *D. laciniata* teniendo en cuenta las variaciones en el número de hojas, disposición de éstas en el tallo y la forma de las ramitas. La utilización de las mencionadas variaciones sugiere que las formas que exhiben dichos caracteres han sufrido una suficiente segregación genética y son perfectamente entrecruzables. De acuerdo con este esquema de clasificación la variedad *Opposita* presenta hojas angostas; la variedad *alterna* es la forma intermedia en cuanto a la forma de las hojas se refiere y la variedad *Latifolia* exhibe ramitas que son anchas y oblongas para esta especie.

Las muestras con las cuales trabajamos pertenecían todas a una sola especie, *Dentaria laciniata*. La densidad de pubescencia y la disposición de las hojas fueron las características

de más variabilidad en las poblaciones comparadas, aunque no mostraron tener mucha relación con otras características estudiadas. Ahora bien la densidad de pubescencia fue, en último término, la característica más importante para el estudio de la variación en este caso. Así por ejemplo, las muestras tomadas en los bosques de McCormick y Rorhig respectivamente presentaron densidades de pubescencia dos veces mayores que las de las muestras tomadas en los bosques del Norte de Lafayette (Fig. 3). Si, como sugiere Deam, estas poblaciones están mutando, esto explicaría las marcadas diferencias en los valores hallados, para la mayoría de las características, en las muestras de los bosques Norte si se comparan con los correspondientes de las otras dos poblaciones. Otros factores tales como edad de los especímenes o errores de procedimiento, justificarían las diferencias encontradas.

Las variaciones fueron mayores mientras más pequeñas eran las poblaciones analizadas, aunque esto sería de esperarse, ya que para una población dada uno esperaría un rango

mayor de características de una población grande que de una pequeña no obstante que el error estándar sería mayor en la población pequeña.

Es de anotar que cuando se trabaja con poblaciones pequeñas o con poblaciones que difieren en tamaño en cuanto a número de individuos se refiere, el tratamiento estadístico se hace difícil.

De todo lo anterior nosotros concluimos que todos los individuos analizados presentaron ligeras variaciones debidas a expresiones fenotípicas de una fuente genética común. Deberán hacerse, por lo tanto, trabajos posteriores con esta especie para poder sacar conclusiones de mayor peso, especialmente en aquellas áreas en las cuales otras especies de *Dentaria* podrían potencialmente hibridizar con *D. laciniata* (al menos experimentalmente). Sería igualmente útil cultivar la especie en condiciones de laboratorio (invernadero) con el objeto de estudiar el papel del medio ambiente en la variación fenotípica en esta especie.

BIBLIOGRAFIA

- Anderson, E. *Introgressive Hybridization*. New York John Wiley and Sons, 1949. 109 pp.
- *Plants Man and Life*, Berkeley University of California Press, 1969. 251 pp.
- Benson, L. *Plant Taxonomy Methods and Principles*. New York Ronald Press Company, 1962. 494 pp.
- Briggs, D., and Walters, S. M. *Plant variation and Evolution*. New York World University Library. McGraw Hill, 1969. 256 pp.
- Deam, Ch. C. *Flora of Indiana*. New York Wn Burford Co., 1940. 1236 pp.
- Doyon, D. *Distribution of the species of the Genus Dentaria in Quebec*, Naturaliste Canadien 93(3)161-169, 1966.
- Farwell, O. A. *Botanical Gleanings in Michigan* (VII) American Midland Naturalist 30: 58-62, 1930.
- Harriman, N. A. *The Genus Dentaria L. (Cruciferae) In eastern North America*, Ph.D.Thesis, Vanderbilt University, 1965.
- Robinson, L. R., and Merritt, L. F. *Gray's New Manual of Botany*. New York. American Book Company, 1968. 256 pp.

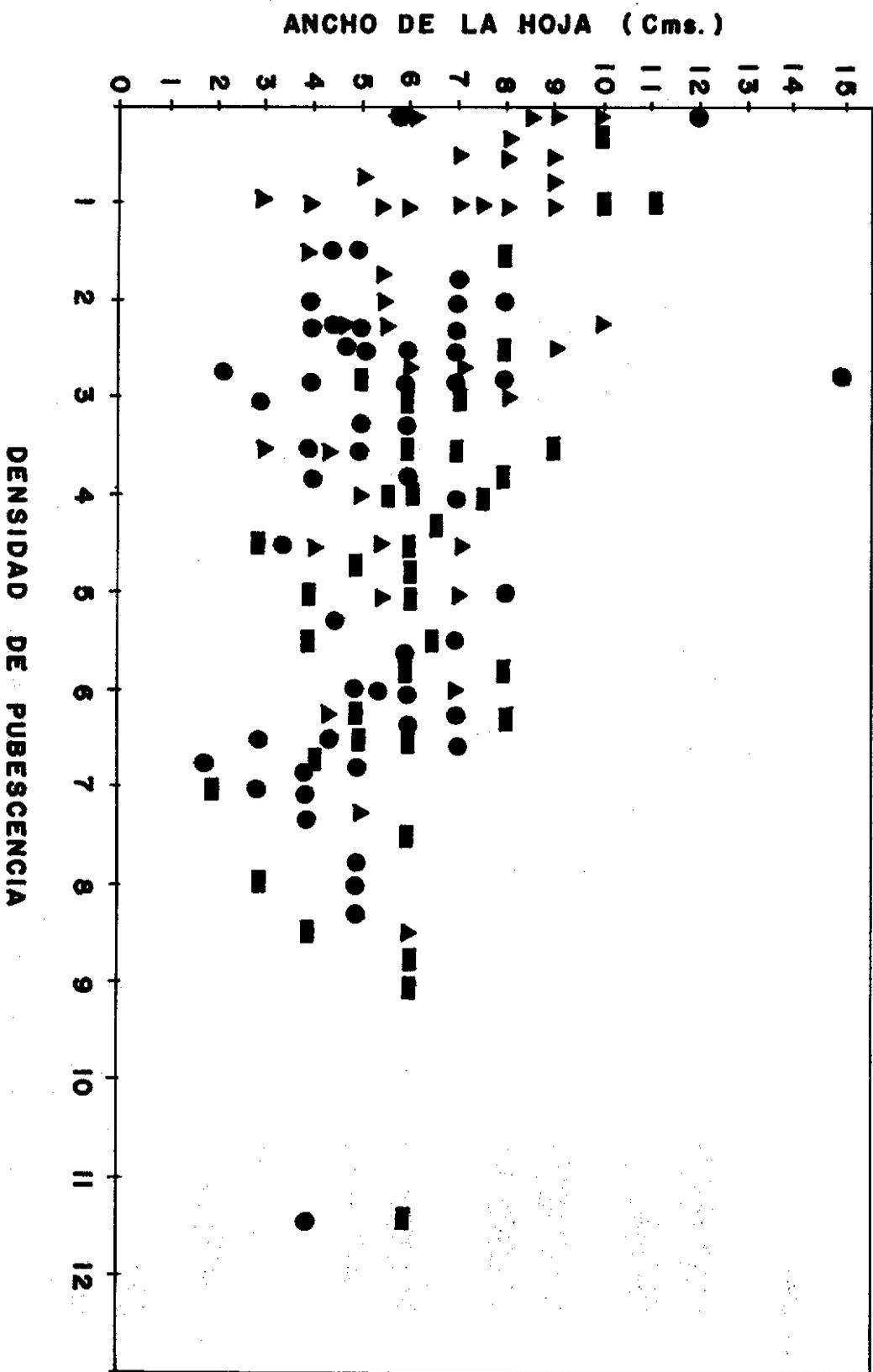


Figura 3. Densidad de pubescencia vs. ancho de la hoja en la población total de especímenes de *Dentaria* estudiados en este trabajo. Convenciones: Ejemplares de los bosques de McCormick, bosques de Rorhig y bosques 800-N 75-E (West Lafayette).

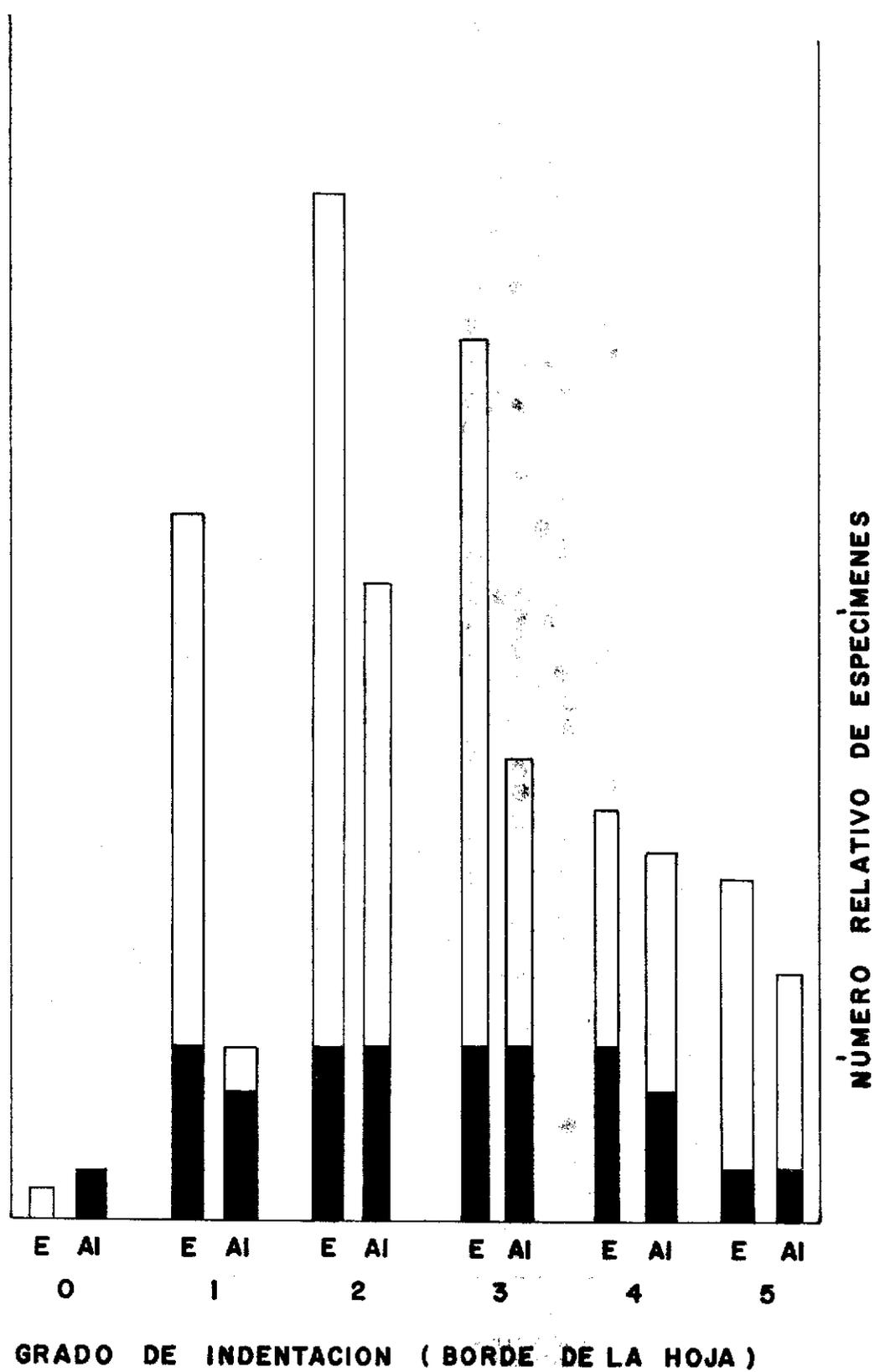


Figura 4.

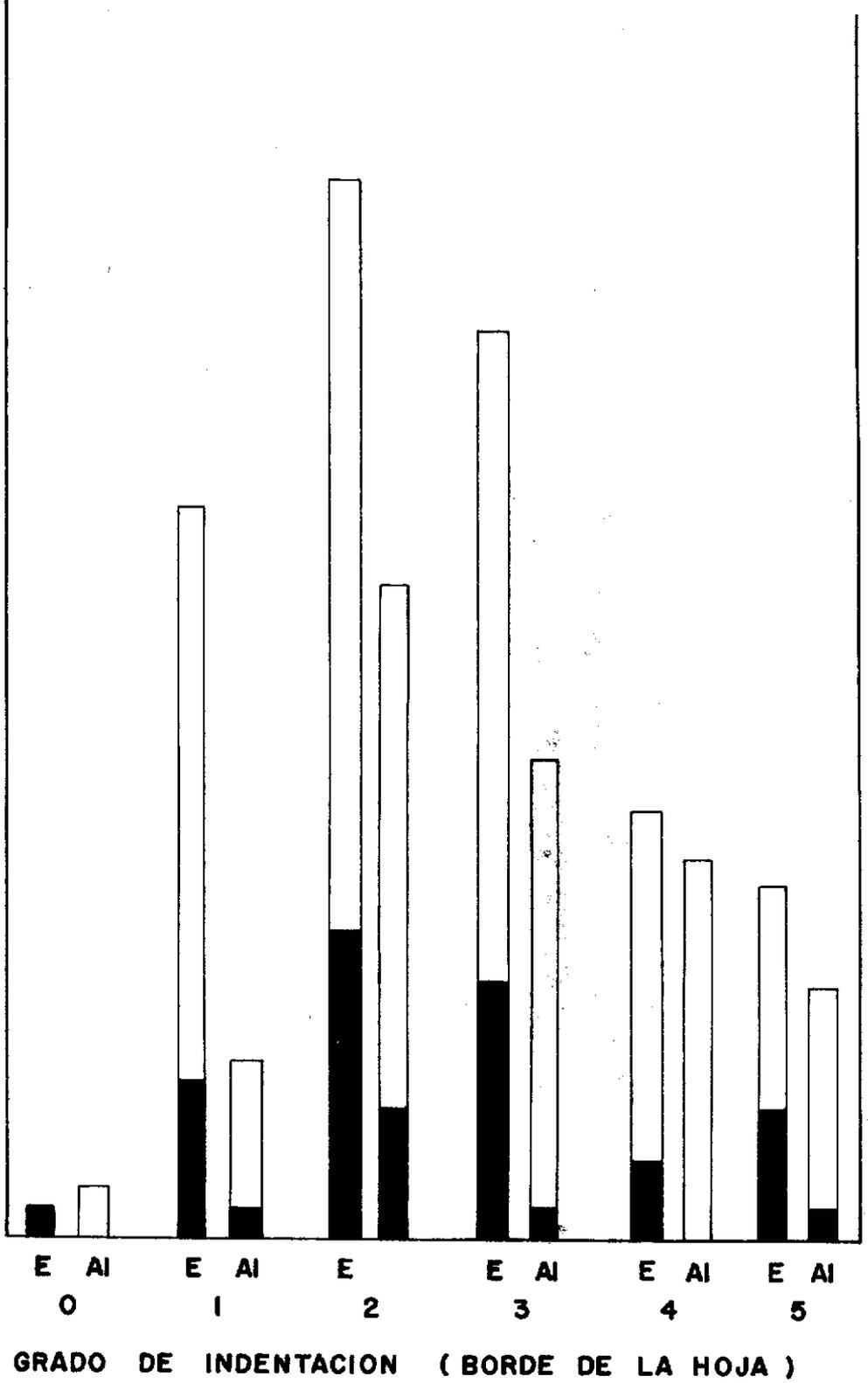


Figura 5.

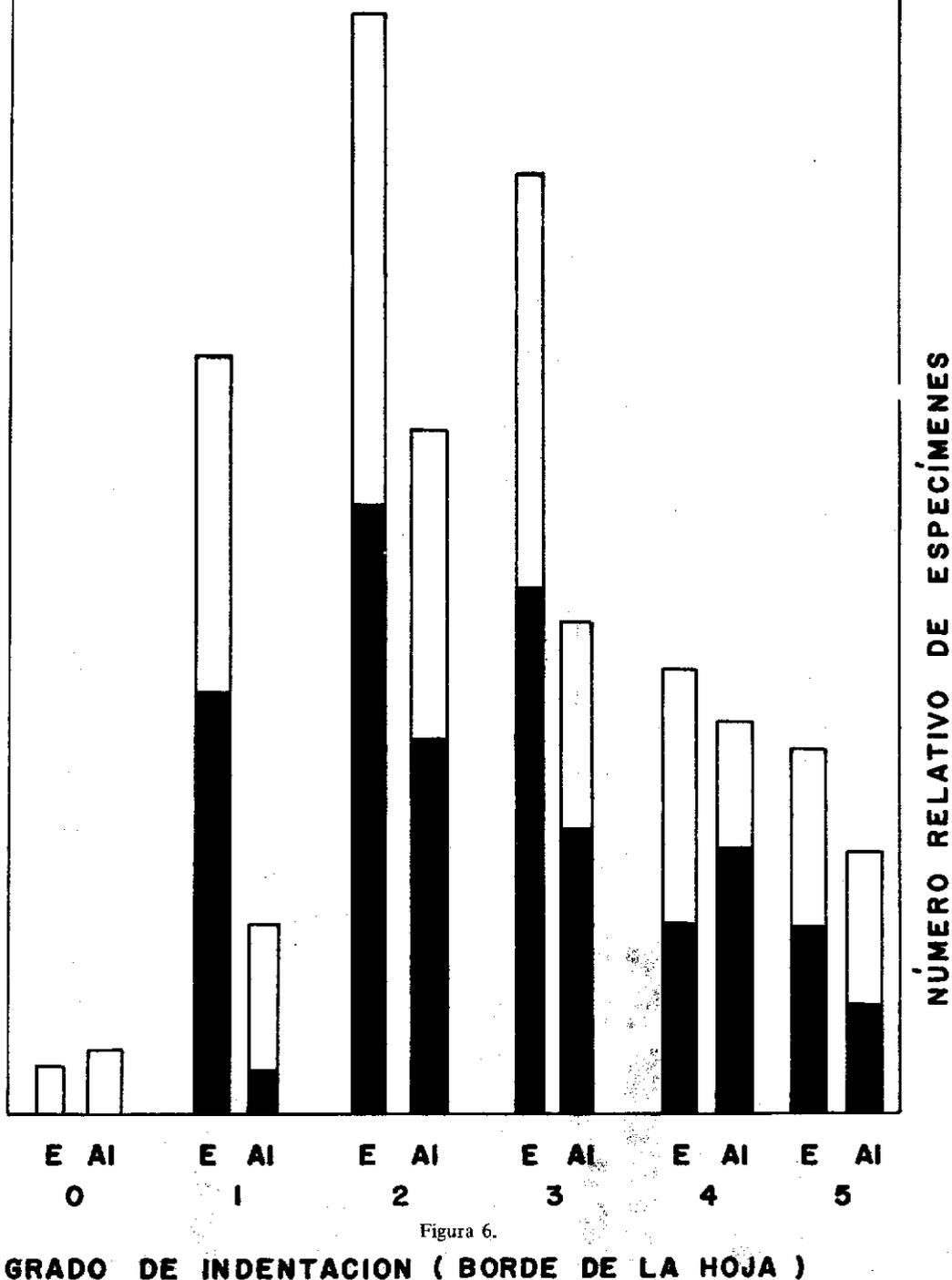


Figura 6.

GRADO DE INDENTACION (BORDE DE LA HOJA)

Figuras 4, 5 y 6. Relación grado de indentación del borde de la hoja (escala 0-5) vs. posición de las hojas en el tallo: (E) en espiral o (AI) alternas. La altura de cada barra representa el número relativo de especímenes estudiado en cada caso de acuerdo con el grado de indentación de la hoja; en tanto que la parte sombreada indica las proporciones de especímenes con hojas en espiral o alternas en cada caso. Fig. 4: especímenes de los bosques de McCormick. Fig. 5. Idem bosques de Rorhig. Fig. 6. Idem. Bosques 800-N 75-E (W. Lafayette).