

**DEMOGRAFÍA, DISPERSIÓN Y GERMINACIÓN  
DE SEMILLAS EN LINARIA TURSIKA VALDÉS  
& CABEZUDO (SCROPHULARIACEAE),  
ESPECIE ENDÉMICA DEL PARQUE  
NACIONAL DE DOÑANA  
(SO ESPAÑA) (\*)**

B. VALDÉS & Z. DÍAZ LIFANTE

Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Facultad de Biología.

Universidad de Sevilla, Apdo. 1095, 41080 Sevilla.

(Recibido el 17 de Octubre de 1995)

**Resumen.** *Linaria tursica* Valdés & Cabezudo (Scrophulariaceae) es una planta anual efímera, endémica de los sistemas dunares costeros del Parque Nacional de Doñana (Huelva), que forma poblaciones con un alto número de individuos, pero de escasa cobertura, debido al tamaño exiguo de las plantas. Se exponen diversos aspectos de la biología de este endemismo, como la densidad poblacional, distribución espacial, dinámica de la población, y dispersión de semillas. Asimismo se han llevado a cabo experimentos de germinación, para ver los efectos de la luz y oscuridad, temperatura, escarificación y sustrato natural. Se ha detectado una alta incidencia de la herbivoría de plantas por parte de *Chrysomela gypsophilae* Küst, a la cual *L. tursica* parece haberse adaptado debido en parte a la capacidad del hipocótilo de producir nuevos tallos.

**Summary.** *Linaria tursica* Valdés & Cabezudo (Scrophulariaceae) is an ephemeral annual plant endemic of the coastal dune systems of Doñana National Park (Huelva province, SW Spain), which forms populations with a high number of plants, allowed by their scarce coverage. Several biological aspects of this species are studied, including population density and dynamics, spatial distribution of the plants and seed dispersal. Germination experiments have been undertaken to test the effect of light, darkness, temperature, scarification and natural substrate. The predation effects of *Chrysomela gypsophilae* Küst is studied, the plants being adapted to herbivory by the high capacity of the hypocotyl to produce new stems.

---

(\*) Este trabajo se ha realizado en el marco del convenio suscrito entre la Universidad de Sevilla y la Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, para la elaboración de los "Planes de Recuperación de las Especies Amenazadas de la Flora Silvestre de Andalucía".

## INTRODUCCIÓN

*Linaria tursica* Valdés & Cabezudo (*Scrophulariaceae*) es un endemismo de los sistemas dunares costeros del Parque nacional de Doñana (Huelva, SO España) (VALDÉS, 1987; DOMÍNGUEZ & al., 1993) que se extienden desde la desembocadura del río Guadalquivir hasta el pueblo de Mazagón a 30 Km al SE de Huelva. Caracteriza, junto con las especies anuales *Loeflingia baetica* Lag., *Malcolmia lacera* (L.) DC., *Arenaria algarbiensis* Welw. y *Vulpia fontquerana* Melderis, las comunidades terofíticas descritas como *Linario donyanae-Loeflingietum baeticae* Rivas-Martínez, Castroviejo, Costa & Valdés-Bermejo (COSTA & al., 1978), típicas de las arenas móviles en zonas abiertas y soleadas, que se desarrollan entre las formaciones subarbusculares de *Halimio halimifolii-Stauracanthetum genistoidis* Rivas-Martínez, Costa, Castroviejo & Valdés Bermejo (RIVAS MARTÍNEZ & al., 1980). Forma extensas poblaciones en áreas deprimidas, conocidas localmente como "corrales", los cuales separan frentes consecutivos de dunas. También ocupan la parte superior de las dunas fijas, especialmente entre Matalascañas y Mazagón, y penetran hacia las dunas estabilizadas del interior, protegidas siempre de la influencia directa de los vientos marinos.

*L. tursica* es una planta pequeña, anual y glabra, que presenta 1-5(-7) tallos fértiles decumbentes o suberectos, que alcanzan una longitud de hasta 12 (-18) cm, y 1-7(-13) tallos estériles decumbentes o ascendentes, de hasta 3 (-3,5) cm de longitud. Las escasas hojas que posee son estrechamente obovadas, las más inferiores triverticiladas y las restantes alternas. La inflorescencia es un racimo, generalmente más largo que el tallo, con 2-8(-19) flores pequeñas (4,5-5 mm, incluyendo el espolón recto), que son de color azul-violáceo pálido, con nervios oscuros y espolón y paladar anaranjados. Las cápsulas son pequeñas (1,6-2,4 mm) y producen una media de 52 semillas reniformes, negras, ligeramente reticuladas, de 0,4-0,5 x 0,3-0,4 mm.

Se han realizado observaciones sobre diferentes aspectos de la biología de esta especie, como la dinámica de poblaciones, dispersión de las semillas y germinación de las mismas, cuyos resultados se incluyen en este trabajo. Con ello se pretende conseguir información acerca del comportamiento natural de esta rara especie con vistas a su conservación. Estos estudios forman parte de un proyecto para la recuperación de diversas plantas amenazadas en Andalucía.

## MATERIAL Y MÉTODOS

*Área de estudio.* Las observaciones se llevaron a cabo en las cuatro poblaciones siguientes, todas ellas del Parque Nacional de Doñana (provincia de Huelva):

1, Matalascañas. Zona interna de las dunas costeras fijas que se extienden entre Matalascañas y Mazagón, 500 m al NO de Matalascañas, c. 20 m sobre el nivel del mar.

2, Corralillo Oscuro. Segundo frente de dunas móviles al SE de Matalascañas, a 12-13 m sobre el nivel del mar.

3, Bajo de la Pensión. Segundo frente de dunas móviles, aproximadamente 500 m al E de Corralillo Oscuro, y a 11 m sobre el nivel del mar.

4, Corral de los Aldeanos. Esta población cubre una amplia zona deprimida en la parte interna del tercer frente de dunas móviles, muy cerca de la Reserva Biológica de Doñana, 1 Km al E de Matalascañas, entre 9 y 13 m sobre el nivel del mar.

El clima de la zona de estudio es de tipo mediterráneo, con el período de lluvias fundamentalmente centrado en otoño. La precipitación media anual, correspondiente a la Reserva Biológica, es de 416,6 mm, la temperatura media mensual 16,27 °C, y la media de las mínimas 9,82 °C. En relación a otras áreas de Andalucía Occidental, es una zona francamente seca.

*Demografía.* Los estudios sobre la demografía poblacional se llevaron a cabo en las poblaciones 1, 2, 3 y 4. Las medidas de la densidad de población se tomaron en 1993 y 1994, en ambas ocasiones en el mes de abril, es decir, coincidiendo con el final del período vegetativo. Para ello se procedió a contar el número de plantas existentes en parcelas de 1 m<sup>2</sup>. Se seleccionaron tres parcelas (1, 2 y 3), una en cada una de las poblaciones 1, 2 y 3, respectivamente, y cuatro parcelas (4a, 4b, 4c y 4d) distantes entre 10 y 30 m unas de otras en la población 4. Los valores obtenidos corresponden a la máxima densidad de población, ya que las mediciones se efectuaron en el centro de las mismas. Asimismo se realizaron mediciones de la mínima distancia existente entre dos plantas en las 4 poblaciones, en transectos lineales de 1 m.

La dinámica poblacional se estudió desde diciembre de 1993 hasta abril de 1994 en cinco parcelas: 1, 3, 4a, 4b y 4c. Todas las plántulas que fueron apareciendo en cada parcela se marcaron mediante etiquetas de plástico duro de 10 x 0,4 cm clavadas en el suelo. La parcela 1 se marcó el 2 de enero de 1994, la 4a el 10 de diciembre de 1993, y la 3, 4b y 4c el 21 de diciembre de 1993. Se efectuaron observaciones cada dos semanas hasta el 19 de abril de 1994, anotándose cada vez el número de plántulas y de plantas adultas, así como las plantas muertas o ramoneadas.

*Dispersión de semillas.* La dispersión de las semillas se observó directamente en el campo, en las poblaciones 2 y 4. Por otra parte se comprobó la mínima distancia de dispersión alcanzada de forma espontánea por la planta, sin la intervención de ningún agente externo, como por ejemplo el viento, en plantas de la población 4 transplantadas y cultivadas en un invernadero experimental.

Para ello se dispusieron bajo las plantas discos de cartulina blanca engomada, a fin de fijar las semillas dispersadas.

*Germinación de semillas.* Los experimentos sobre la germinación de las semillas se efectuaron en el otoño de 1994. Se estudió el efecto de la luz, temperatura, escarificación y sustrato natural, para saber si las semillas presentan en la germinación algún tipo de condicionamiento a estos factores. Para ello se recolectaron muestras de semillas de la población 2 en Mayo de 1993 y Mayo de 1994, y se conservaron en bolsas de papel a la temperatura ambiental del laboratorio. Se efectuaron observaciones en un período de 45 días por experimento.

Las semillas recolectadas en 1993, es decir, de más de un año de antigüedad, fueron sometidas a un pretratamiento de imbibición en agua destilada durante 24 horas, tras el cual se dejaron secar a temperatura ambiente. Se consideró una situación control, con semillas recolectadas en 1993 y no tratadas. Las semillas de 1994, es decir, de menos de un año de antigüedad, no recibieron pretratamiento.

Las semillas se incubaron en cámaras de germinación, en tres condiciones diferentes. Dos de ellas fueron mantenidas a dos temperaturas constantes (15/15, 25/25 °C) y una tercera a temperaturas alternas [15 °C (8h) and 25 °C (16 h)], bajo el mismo régimen de fotoperíodo (16 h luz). Se escogieron temperaturas de 15 y 25 por representar extremos del rango de temperaturas que cabe esperar en las poblaciones naturales durante la época óptima de germinación. Un régimen adicional de oscuridad se consideró a 15/25 °C, para lo cual las semillas se sembraron en placas de Petri, que fueron selladas y cubiertas con papel de aluminio. Con ello se pretendía completar el efecto que la ausencia de luz pueda tener sobre la germinación en semillas enterradas.

Para cada temperatura se aplicaron dos tipos de tratamiento: siembra en sustrato natural y escarificación; al mismo tiempo un lote adicional de semillas no tratadas se consideró como control. Tanto las semillas del tratamiento control como las del tratamiento de escarificación se dispusieron en placas de Petri de 8 cm de diámetro, que contenían dos capas de papel de filtro humedecido con 3 ml de agua destilada. La escarificación de las semillas se llevó a cabo pinchando ligeramente la cubierta seminal con una fina aguja hasta perforarla, al día siguiente de ser humedecidas. El efecto del sustrato natural en la germinación de las semillas se investigó sembrando semillas en placas de Petri que contenían un sustrato de 20 g de arena procedente de la población original, humedecida con agua destilada.

Para cada tratamiento se realizaron cuatro réplicas, cada una con 25 semillas.

		Población		
		1	2	4
Abril 1993	Nº individuos/m <sup>2</sup>	44	–	33,34,26
	Nº tallos fértiles/planta	2,00±1,93	3,50±1,08	3,00±1,24
	Longitud tallos fértiles (cm)	3,47±1,16	5,13±1,39	5,56±1,31
	Nº flores/tallo	2,61±0,91	3,33±1,53	3,26±1,36
Abril 1994	Nº individuos/m <sup>2</sup>	169	148	19,96,61,75
	Nº tallos fértiles/planta	1,10±0,32	1,00±0,00	2,20±0,92
	Longitud tallos fértiles (cm)	2,89±0,88	2,44±0,67	4,09±1,20
	Nº flores/tallo	1,82±0,60	1,60±0,70	2,50±1,36

Cuadro 1. Densidad máxima poblacional en 3 poblaciones de *L. tursica* en abril de 1993, y abril de 1994, y grado de desarrollo de las plantas. La densidad se expresa como número de individuos por m<sup>2</sup>, en las zonas de mayor densidad de la población. El grado de desarrollo de la planta se expresa mediante el número y longitud de los tallos fértiles, así como por el número de flores por tallo existentes en 10 plantas de cada población estudiada (media ± desviación típica).

## RESULTADOS

### Demografía

Esta pequeña especie anual forma extensas poblaciones de hasta 4000 m<sup>2</sup>. Los límites de las poblaciones son en ocasiones difíciles de precisar, especialmente para aquéllas que se desarrollan en los “corrales”, en donde a menudo contactan. El número de plantas por población puede ser muy alto, y no ha sido evaluado con exactitud. Este número varía de un año a otro, como se deduce de los datos que se indican a continuación. En el cuadro 1 se muestra la densidad de población, o número de plantas por m<sup>2</sup> para 1993 y 1994. También se indica en este cuadro el número y tamaño de tallos fértiles por planta, así como el número de flores por tallo. En abril de 1993, al final del ciclo vegetativo, el número de plantas por m<sup>2</sup> osciló entre 26 y 44, con un valor medio de 32,8 (s.d.=7,2, n=5 parcelas, cuadro 1). En abril de 1994 la densidad de la población fue significativamente mayor ( $p<0,01$ ), con 61 a 169 individuos por m<sup>2</sup> y un valor medio de 119,8 individuos por m<sup>2</sup> (s.d.=48,2, n=6 parcelas, cuadro 1). Existen marcadas diferencias tanto en el número y tamaño de los tallos fértiles, como en el número de flores por tallo entre los años 1993 y 1994 (cuadro 1), aunque no son estadísticamente significativas.

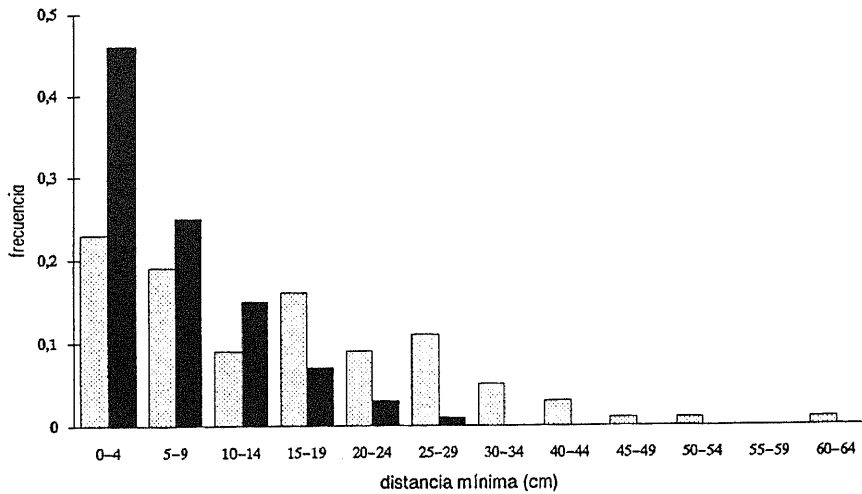


Fig. 1. Distribución de la distancia existente entre dos plantas en 1993 (74 mediciones, en gris), y 1994 (94 mediciones, en negro) en las cuatro poblaciones estudiadas.

El valor medio para la distancia mínima entre dos plantas fue de 15,4 cm en 1993, y 7,4 cm en 1994. En la fig. 1 se muestra globalmente para las cuatro poblaciones la distribución de frecuencias para esta distancia en 1993 y 1994. La distancia mínima más frecuente entre dos plantas en 74 mediciones realizadas fue 0-4 cm, seguida por 5-9 y 15-19 cm en 1993. En 1994 la distancia mínima entre 95 pares de plantas fue de menos de 5 cm en casi el 50% de ellas.

En las figs. 2 y 3 se representa la variación en el número de plantas producidas entre diciembre de 1993 y abril de 1994 en intervalos de dos semanas, en cinco parcelas de 1 m<sup>2</sup>. Se incluye también el porcentaje de plantas en floración, para representar de este modo la incidencia de la variación en el número de plantas sobre la prolificidad de la población.

En tres parcelas (3, 4b y 4c) se detectaron de una a tres larvas de *Chrysomela gypsophylae* Küst, y en una ocasión dos adultos de este coleóptero, indicándose su presencia en las figs. 2b, 3b y 3c por medio de flechas. Se ha detectado a este insecto comiendo plantas de *L. tursica* en dos períodos, entre el 21 de diciembre de 1993 y el 8 de febrero de 1994 (sólo larvas), y a finales de marzo (larvas y adultos). La presencia de las larvas o de los adultos en estas parcelas dió como resultado la aparente reducción del número de plantas, desde un número inicial de plántulas de 112 hasta sólo 13 plantas adultas en la parcela 3 (fig. 2b), de 115 a 38 en la parcela 4b (fig. 3b), y de 119 a 32 en la parcela 4c (fig. 3c).

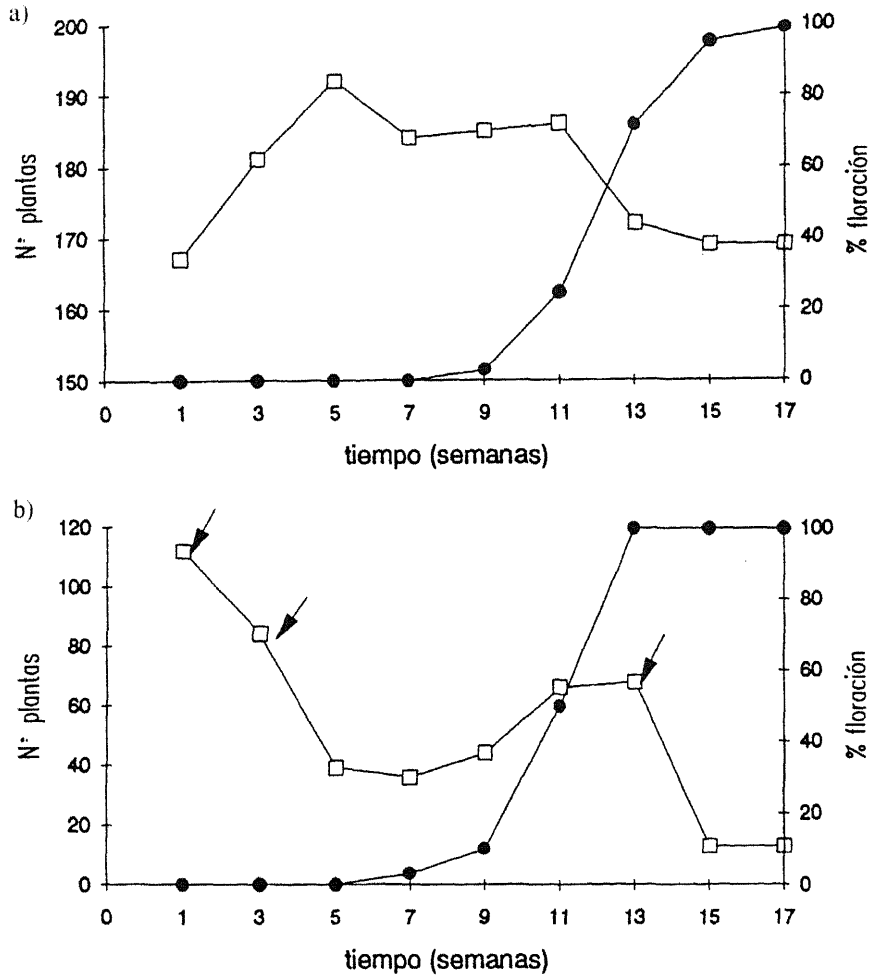
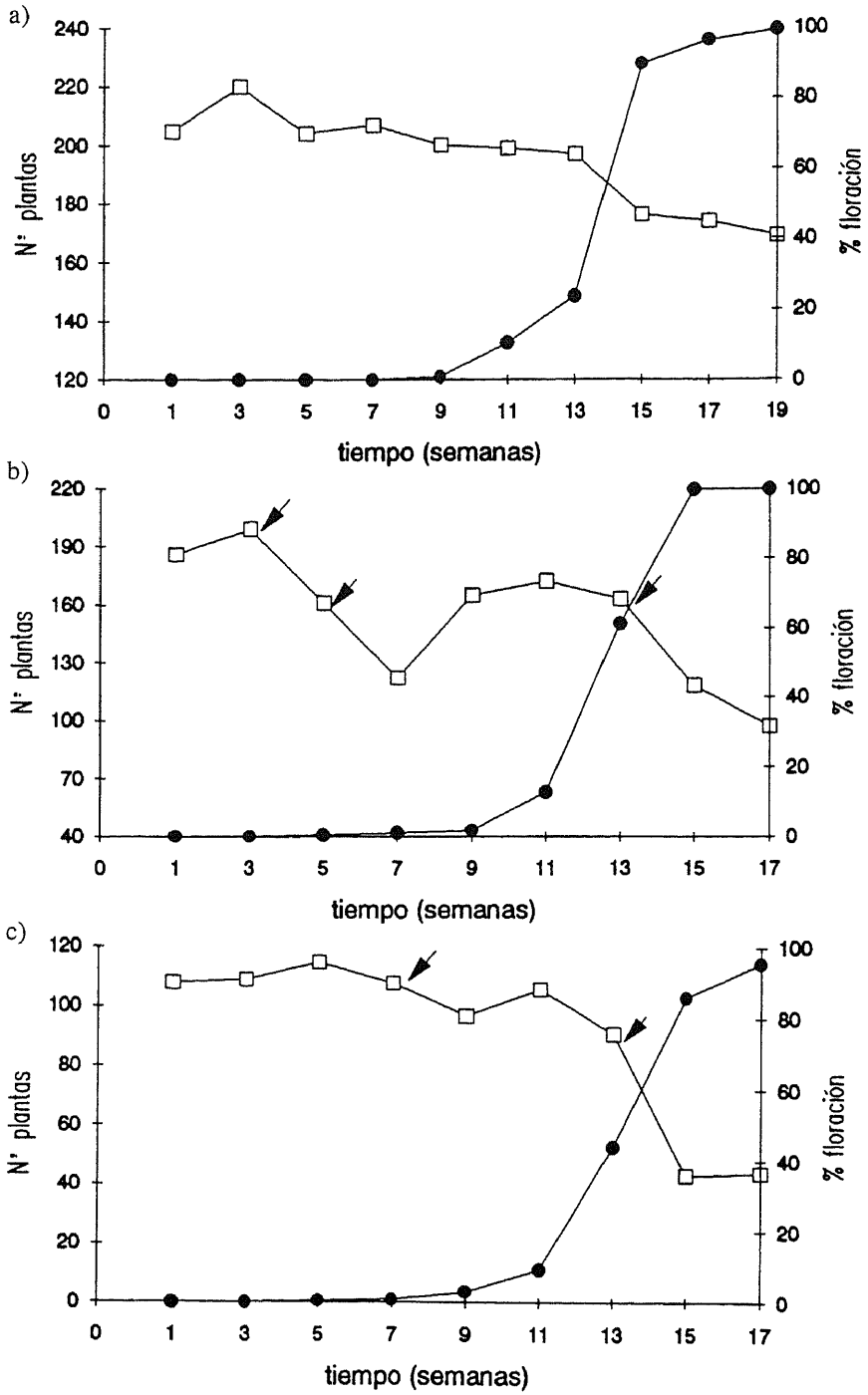


Fig. 2. Variación en el número de plantas (cuadrados) y porcentaje de floración (círculos) en las parcelas 1 y 3. Los recuentos se han efectuado a intervalos de dos semanas: a, parcela 1; desde el 2 de enero al 19 de abril de 1994. b, parcela 3; desde el 21 de diciembre al 19 de abril de 1994. Las flechas indican predación observada por larvas de *Chrysomela gypsophylae* Küst.

Las figs. 2b, 3b y 3c muestran que tras el primer período de herbivoría las poblaciones pueden recuperarse. Esto es debido a que las larvas pueden destruir todas las partes aéreas de las plantas. Pero el sistema radical y frecuentemente la mayor parte del hipocótilo permanecen intactos bajo el suelo, fuera del alcance de las larvas, momento en el que no se aprecia la presencia de estas





Año recolección		15/15 °C	15/25 °C	25/25 °C
1993*	luz + control	16,0 ± 5,6	4,0 ± 3,2	0,0 ± 0,0
	luz + escarificación	12,0 ± 10,3	80,0 ± 12,0	9,0 ± 13,2
	luz + arena	39,0 ± 22,7	99,5 ± 0,5	25,0 ± 20,4
	oscuridad + control	–	7,0 ± 6,0	–
	oscuridad + arena	–	72,0 ± 18,3	–
1993	luz + control	30,0 ± 22,3	19,0 ± 13,6	0,0 ± 0,0
	luz + arena	–	23,0 ± 5,0	0,0 ± 0,0
1994	luz + control	88,0 ± 9,8	2,0 ± 2,0	0,0 ± 0,0
	luz + escarificación	91,0 ± 6,0	11,0 ± 6,0	0,0 ± 0,0
	luz + arena	92,0 ± 5,6	48,0 ± 18,8	0,0 ± 0,0
	oscuridad + control	–	6,0 ± 4,0	–

Cuadro 2. Experimentos de germinación efectuados durante el otoño de 1994, con semillas recolectadas en Mayo de 1993 y 1994. Se indican los porcentajes de germinación (media ± desviación típica) para cuatro réplicas de 25 semillas cada una, a 15/15 °C, 15/25 °C y 25/25 °C, obtenidos en condiciones de fotoperíodo de 16 h luz (luz), y de oscuridad continua (oscuridad), durante 45 días, en los experimentos control (semillas no tratadas), y de escarificación (semillas pinchadas), ambos llevados a cabo en placas de Petri con papel de filtro humedecido con agua destilada, y en los experimentos de siembra sobre sustrato de arena húmeda. \*: semillas con pretratamiento de imbibición.

plantas y pasan desapercibidas al observador. El hipocótilo produce nuevos tallos hipocotilares, tanto fértiles como estériles, y de este modo muchas plantas se recuperan. En la parcela 3 (fig. 2b), 46 plantas de 76 comidas por larvas se recuperaron gradualmente desde el 8 de febrero al 21 de marzo de 1994. En la parcela 4c (fig. 3c), 70 de las 77 plantas comidas se recuperaron en ese mismo período. En la parcela 4b (fig. 3b), la herbivoría fue muy baja, pero fue igualmente seguida de recuperación de parte de las plantas. Cuando la actividad de *Chrysomela* tiene lugar en una fase tardía del desarrollo de las plantas, estando éstas en plena floración y fructificación, la población no se recupera, ya que ha cesado la formación de nuevos tallos hipocotilares. El efecto de la actividad del insecto no ha sido el mismo en las tres parcelas, ya que depende en gran medida del tiempo que pasa *Chrysomela gypsophilae* alimentándose.

Fig. 3. Variación en el número de plantas (cuadrados) y porcentaje de floración (círculos) en las parcelas 4a, 4b y 4c. Los recuentos se han efectuado a intervalos de dos semanas: a, parcela 4a, desde el 10 de diciembre al 19 de abril de 1994. b, parcela 4b, desde el 21 de diciembre al 19 de abril de 1994. c: parcela 4c, desde el 2 de enero al 19 de abril de 1994. Las flechas indican predación observada por larvas de *Chrysomela gypsophilae* Küst.

Como puede observarse en las figs. 2a y 3a, en las parcelas 1 y 4a no se detectaron ni larvas ni adultos del coleóptero. Estas plantas se desarrollan bajo condiciones normales durante todo el período vegetativo. El número de plantas se incrementó hasta finales de enero (parcela 1) o finales de diciembre (parcela 4a), debido a la germinación de nuevas semillas y al establecimiento de nuevas plántulas. Entre el 85 y el 90% de las plantas completaron su ciclo vegetativo y produjeron flores y frutos con semillas maduras.

### Dispersión de semillas

Tras la fecundación, las cápsulas tardan de 7 a 10 días en madurar y de 3 a 5 días en dispersar todas las semillas. La dehiscencia tiene lugar por la apertura de las cápsulas por seis valvas, las cuales se separan de arriba a abajo. Las semillas se liberan de la placenta y caen cuando los tallos son movidos por el viento. Los pedicelos son rígidos y vibran con la más ligera brisa, lo cual parece facilitar la dispersión de las semillas.

En los tallos, las cápsulas están siempre situadas de 0,5 a 4 cm por encima del nivel del suelo. En los ensayos efectuados en el invernadero, todas las semillas de una misma cápsula caen pasivamente dentro de una pequeña área circular o elíptica, cuyo diámetro o eje más largo osciló entre 1,5 y 7 cm. Si se trata de la última cápsula, terminal en los tallos, esto significa que las semillas pueden caer a 0,75-3,5 cm del extremo de los tallos. Como las cápsulas se desarrollan a lo largo del tallo, la mayoría de las semillas caen dentro del área cubierta por cada planta.

### Germinación de semillas

*Germinación de semillas y desarrollo de las plántulas en condiciones naturales.* La germinación de las semillas tiene lugar desde finales de octubre hasta finales de diciembre, tras las lluvias otoñales. Al final de diciembre de 1993, habían aparecido en las cinco parcelas de 1 m<sup>2</sup> el 89,4% del total de las plántulas que finalmente se asentaron. Un porcentaje adicional de germinación tuvo lugar también en enero de 1994, pero después de esta fecha no se observaron nuevas plántulas. Las plántulas siguen un patrón de distribución espacial por grupos, similar al de las plantas adultas, con aproximadamente el 50% de ellas creciendo muy próximas entre sí en pequeñas áreas, y las restantes distribuyéndose más o menos al azar.

Tras la germinación, la radícula se hunde en el suelo y produce una raíz axonomorfa delgada y ramificada. El eje del tallo crece para producir un

hipocótilo de 0,5 a 2 cm, con cotiledones estrechamente oblongo-elípticos y obtusos en el ápice. Las plántulas permanecen durante varias semanas sólo con los dos cotiledones, pero al cabo de dos meses la mayoría de las plántulas tienen ya uno o dos pares de pequeñas hojas opuestas sobre el tallo principal y de uno a cuatro pequeños tallos hipocotilares con hojas triverticiladas.

*Germinación en condiciones de laboratorio.* En el cuadro 2 se exponen los porcentajes de germinación obtenidos en los tratamientos aplicados a las semillas en las tres condiciones de temperatura consideradas.

Con respecto al efecto de la temperatura, en el caso de semillas de más de un año y prehumedecidas antes de la siembra, los porcentajes fueron más elevados a 15/25 °C que a 15/15 °C, tanto para las semillas escarificadas como para las sembradas en arena húmeda. A ambas temperaturas los porcentajes fueron muy bajos en las condiciones control. En las semillas de más de un año y no prehumedecidas el porcentaje fue más alto a 15/15 °C, aunque alcanzó valores relativamente bajos que no difieren significativamente del obtenido a 15/25. En los ensayos realizados con semillas no prehumedecidas de menos de un año los porcentajes más elevados se obtuvieron siempre a 15/15 °C. En los tres tipos de semillas la germinación alcanzó valores muy bajos o nulos a 25/25 °C, alcanzándose el valor más alto (25%) en semillas pretratadas y sembradas en arena húmeda.

La escarificación favoreció la germinación de forma estadísticamente significativa ( $p < 0,05$ ), con respecto al control, sólo en el caso de semillas prehumedecidas, aunque esto sólo en condiciones de temperatura de 15/25 °C. En el caso de semillas no prehumedecidas de menos de un año, la escarificación no supuso ventaja alguna en la germinación tanto a 15/15 como a 15/25 °C.

En semillas prehumedecidas, la siembra en arena húmeda favoreció la germinación, en relación al control, de forma estadísticamente significativa a 15/25 (luz u oscuridad;  $p < 0,05$ ), y también, aunque sin diferencias estadísticamente significativas, a 15/15 y 25/25 °C. En semillas no prehumedecidas de menos de un año la siembra en arena no difirió de los otros tratamientos a 15/15 °C; a 15/25 °C favoreció significativamente la germinación en semillas de 1994, pero no en las de 1993.

La germinación en oscuridad absoluta se produce de forma favorable sólo si la siembra se efectúa en arena húmeda, alcanzándose porcentajes muy bajos en papel de filtro humedecido. Aunque el porcentaje obtenido en oscuridad es inferior al obtenido a la luz, ambos casos en arena, la diferencia no es significativa. Las plántulas desarrolladas en oscuridad tenían un mes después de la siembra un hipocótilo de casi 2 cm de longitud, y no habían formado todavía los cotiledones.

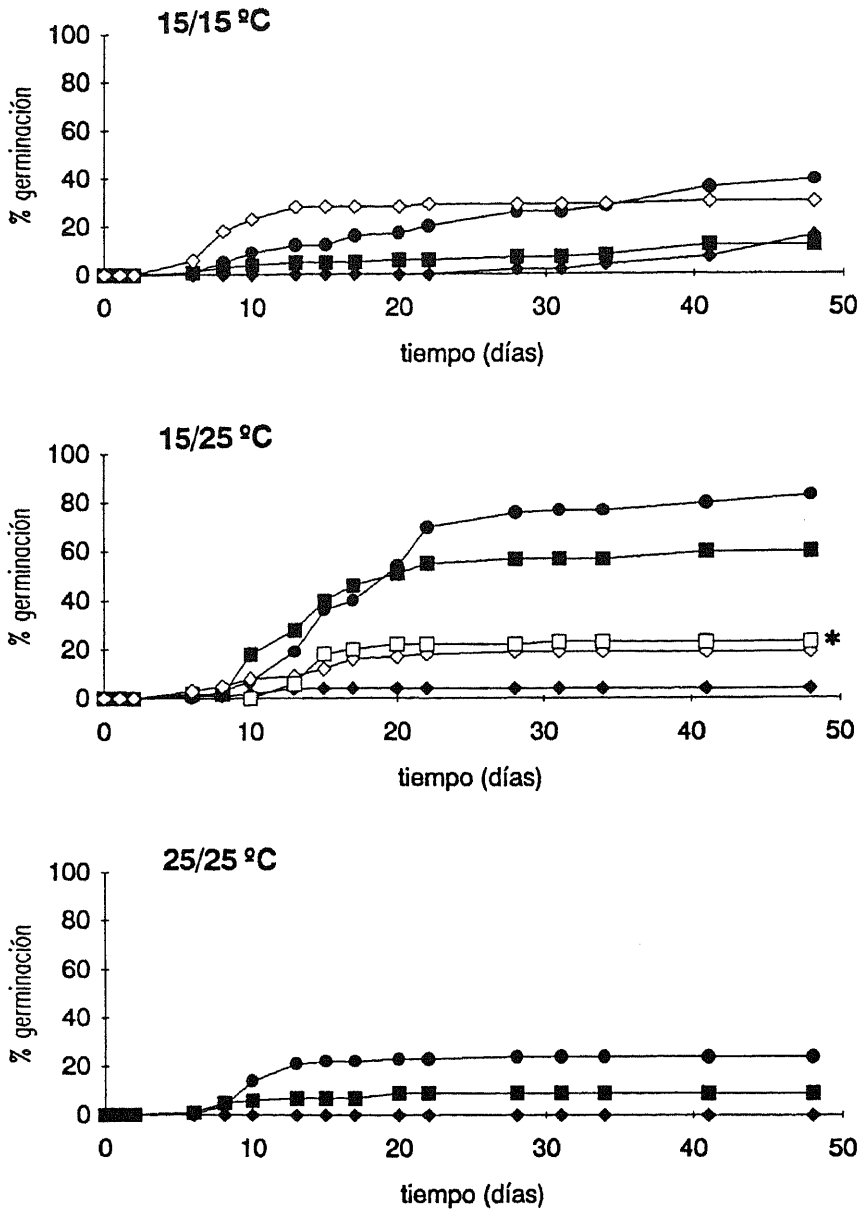


Fig. 4. Curvas de germinación de semillas de *L. tursica*, recolectadas en 1993 y sembradas en 1994. Se cultivaron en cámaras de cultivo en condiciones de 15/15 °C, 15/25 °C y 25/25 °C, con un fotoperíodo de 16h luz. Se representa el porcentaje de germinación obtenido, en un período de 48 días contados desde el día de la siembra (\*: en esta réplica la siembra se efectuó el día 8), para cada tipo de tratamiento efectuado: escarificación manual (cuadrados), siembra en arena humedecida (círculos) y control (rombos). Los símbolos negros representan semillas que recibieron pretratamiento de imbibición y posterior desecación; los símbolos claros representan semillas no pretratadas.

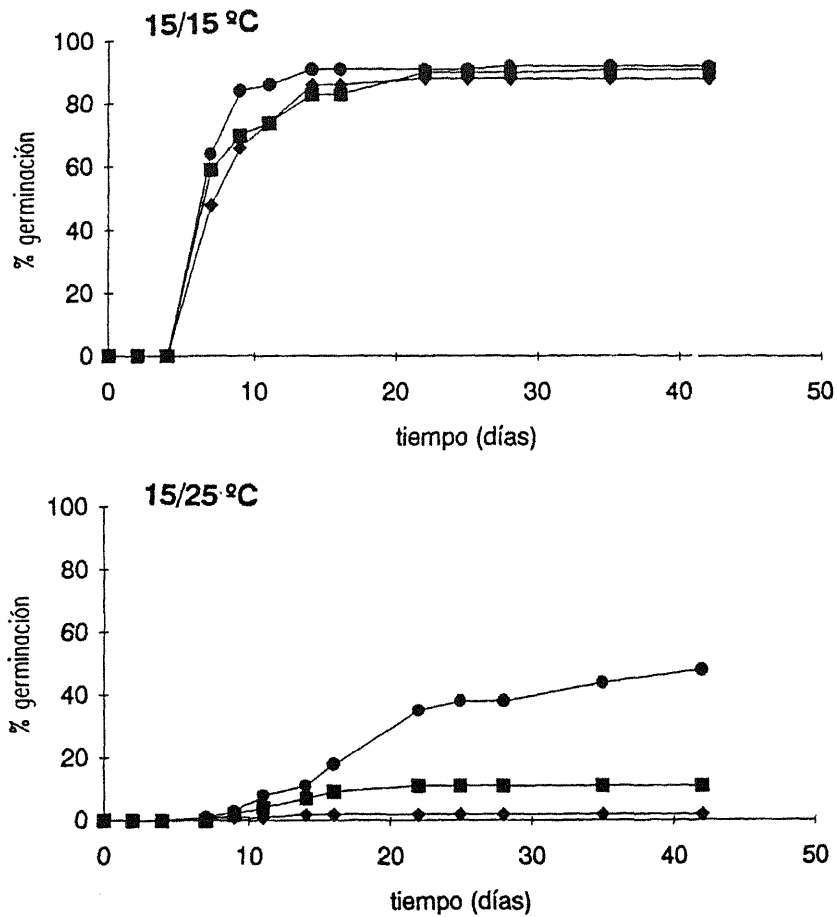


Fig. 5. Curvas de germinación de semillas de *L. tursica*, recolectadas en 1994 y sembradas el mismo año. Las semillas, no pretratadas, se cultivaron en cámaras de cultivo en condiciones de 15/15 °C y 15/25 °C, con un fotoperíodo de 16h luz. Se representa el porcentaje de germinación obtenido, en un período de 42 días contados desde el día de la siembra, para todo tipo de tratamiento efectuado: escarificación manual (cuadrados), siembra en arena humedecida (círculos) y control (rombos).

En las figs. 4 y 5 se muestran las curvas de germinación obtenidas, representándose el porcentaje de ésta acumulado, calculado para el total de semillas sembradas en cada tratamiento (100 semillas). Esta figura refleja globalmente lo anteriormente indicado por separado para cada uno de los tratamientos aplicados. En las semillas no prehumedecidas, tanto de 1993 como de 1994, la temperatura más óptima para germinar es 15/15, mientras que para

las prehumedecidas es la de 15/25, aunque la germinación se produce de forma más lenta en éstas que en aquéllas. De esta forma, el tiempo necesario para alcanzar el 50% de germinación es de 2 a 5 días en las semillas no prehumedecidas, frente a los 19-21 días para las que fueron prehumedecidas.

Aunque en las semillas no prehumedecidas los porcentajes de germinación a la temperatura más óptima (15/15 °C) fueron similares tanto si las semillas no fueron tratadas, como si se escarificaron o si se sembraron en arena húmeda, en este último caso la germinación se inició antes. En las semillas prehumedecidas a 15/25 °C la velocidad de germinación fue similar en el caso de semillas escarificadas y sembradas en arena húmeda, aunque el porcentaje final fue significativamente ( $p < 0,05$ ) superior en este último caso.

## DISCUSIÓN

En *L. tursica* el número de plantas por población es muy elevado, pero esta densidad fue más baja en 1993, con una media de 32,8 individuos por m<sup>2</sup>, que en 1994, con una media de 109 individuos por m<sup>2</sup>. Estas diferencias deben atribuirse a la abundante lluvia ocurrida en otoño de 1993, que favoreció la germinación de las semillas y el establecimiento de un número elevado de plántulas en 1994. En consecuencia la distancia mínima existente entre plantas fue menor en 1994 que en 1993. No obstante la ausencia de lluvias durante el invierno y la primavera de 1994, año extremadamente seco, se tradujo en un menor desarrollo de las plantas, tanto del número y tamaño de los tallos fértiles como del número de flores por tallo.

La alta densidad de plantas está favorecida por la escasa cobertura de las plantas de *L. tursica*. Las plantas producen pocos tallos y de escasa longitud, con pocas hojas y muy pequeñas, por lo que queda el suelo prácticamente visible bajo las plantas. Esto da como resultado una escasa competencia espacial intraspecífica. Las plantas pueden crecer y desarrollarse tan próximas unas de las otras que en ocasiones dos plantas pueden tomarse por una sola.

La presencia de *Chrysomela gypsophilae*, alimentándose en *L. tursica*, puede provocar la desaparición de todas las partes aéreas de parte de las plantas de una población. Se ha observado en la zona de estudio también sobre otra especie de *Linaria*, *L. viscosa*, también frecuente en las zonas arenosas del Parque Nacional de Doñana. La presencia de larvas y adultos de este insecto se ha observado en dos períodos, que podrían corresponder con dos períodos de su ciclo biológico. La capacidad de respuesta de las plantas de *L. tursica* a *C. gypsophilae* hace que la supervivencia de las poblaciones no esté amenazada por su presencia. Si la presencia del insecto tiene lugar en una fase temprana del desarrollo de las plantas, éstas pueden recuperarse gracias a la capacidad

de regeneración del hipocótilo. En un estadio avanzado del desarrollo, la planta no se recupera, pero ya la mayor parte de las plantas han florecido y producido suficientes semillas como para garantizar la supervivencia de la población.

En condiciones naturales la distribución de las plantas no se produce al azar. La mayoría de las plantas forman grupos, quedando las restantes en la población dispersas más o menos al azar entre estos grupos. Aproximadamente el 50% de las plantas crecen a una distancia de 0 a 9 cm unas de otras. Esta distribución por grupos podría ser una consecuencia del patrón de dispersión de las semillas.

La dispersión de semillas tiene lugar preferentemente desde comienzos de abril hasta finales de mayo en todas las poblaciones. Es llevada a cabo de forma pasiva, por la caída de las semillas desde las cápsulas maduras, por lo que, dada la escasa altura alcanzada por los tallos fértiles, las semillas se depositan a una distancia muy corta de la planta parental, dentro del área cubierta por ella. Esta deposición coincide en gran medida con lo indicado por NADEAU & KING (1991) en *Linaria vulgaris*, una especie perenne con tallos erectos de hasta 80 cm de longitud y semillas aladas, en la que el 95% de todas las semillas producidas se depositan dentro de un radio de 50 cm, presentándose una drástica reducción de la dispersión de semillas a 1,5 m de la planta.

No obstante, tras la deposición algunas semillas son dispersadas por el viento, junto con las partículas de arena; esta dispersión por viento se ha observado en el campo pero no se ha cuantificado. Muchas semillas quedan cubiertas por las arenas móviles, sobre las que se desarrolla *L. tursica*, pasando probablemente a formar parte del banco de semillas del suelo, como describen GRIME & al. (1993) para las semillas pequeñas y más o menos esféricas. Desde enero a marzo la movilidad de la arena en el sistema dunar del Parque es escasa; la lluvia mantiene la arena húmeda, e incluso el rocío es suficiente para estabilizar la arena. No se observó ningún desplazamiento de la arena en intervalos de dos semanas. Sin embargo, en abril y mayo, la temperatura es lo suficientemente alta como para secar el rocío de la mañana, de forma que el viento mueve la arena más activamente, con lo que quedan enterradas una cantidad considerable de semillas.

*L. tursica* es una planta cleistógama, con valores altos de eficacia reproductiva de 0,86 (VALDÉS & DÍAZ LIFANTE, 1996). En 1993 el número medio de frutos y semillas producidas por planta fue de 8,7 y 470, respectivamente. El número medio de plantas por m<sup>2</sup> fue de 32,8. Así, en la población 4, las plantas produjeron una media de 14417,6 semillas por m<sup>2</sup>, pero sólo se contabilizaron una media de 174,6 plántulas por m<sup>2</sup> durante el invierno de 1993-1994, es decir, sólo emergieron un 1,21% de las plántulas posibles. En 1994 el número medio de frutos y semillas producidos por planta fue considerablemente inferior (2,57 y 102,7, respectivamente); el número medio de plantas fue más

alto, 119,7 por m<sup>2</sup>, así que el número medio de semillas producidas por m<sup>2</sup> fue 12295. Parte de todas estas semillas se dispersan, otra parte se debe pudrir o perder por predación, pero aun así un número alto de ellas deben incorporarse al banco de semillas del suelo. Para muchas especies, la fracción durmiente de semillas es mucho más grande que la población activa en crecimiento, y puede llegar a ser extremadamente alta (SARUKHAN, 1974).

Se ha sugerido que como las plántulas de semillas pequeñas no pueden emerger con éxito desde un enterramiento profundo, han desarrollado un requerimiento de luz para la germinación (VENABLE & BROWN, 1988). De hecho, muchas especies con semillas pequeñas requieren luz para germinar (GROSS, 1984). Las semillas de *L. tursica* son pequeñas (0,4-0,5 x 0,3-0,4 cm), y su germinación es favorecida por la luz, en condiciones óptimas de temperatura, o al menos no muestran fotoinhibición. No obstante, en condiciones de oscuridad, a temperatura óptima, se ha obtenido un alto porcentaje de germinación (72%), observándose que en las plántulas el hipocótilo podía alargarse considerablemente. Así es posible que las semillas puedan germinar a cierta profundidad en el suelo, pero deberían realizarse experimentos específicos para comprobarlo. En *Linaria vulgaris* NADEAU & KING (1991) encontraron porcentajes de germinación más bajos en condiciones de oscuridad que en condiciones de luz, y que semillas sembradas a una profundidad superior a 2 cm no producían plántulas.

THANOS & al. (1989, 1991) señalaron que la germinación de las semillas de algunas plantas mediterráneas costeras se inhibe por efecto de la luz, mientras que en *Crithmum maritimum* se ve altamente promovida por la luz. Éste no es el caso en *L. tursica*, una auténtica especie mediterránea costera, que no muestra fotoinhibición.

Los resultados obtenidos parecen señalar un efecto decisivo de la temperatura sobre la germinación. Ésta, junto con la humedad, son para WENT (1949) los principales factores que condicionan la germinación de semillas de plantas de clima desértico, y de este modo es un mecanismo adaptativo que asegura el desarrollo posterior de las plantas adultas. La escarificación previa no parece necesaria en el caso de semillas no prehumedecidas, si se da la temperatura más óptima para la germinación, de 15/15 °C. No obstante, el porcentaje de germinación obtenido en semillas de más de un año no pretratadas, no fue muy elevado, lo que podría señalar la existencia de un cierto grado de letargo en estas semillas. A temperaturas más elevadas las semillas presentan letargo, el cual se expresará en mayor o menor grado en función del sustrato. En el caso de semillas hidratadas y posteriormente desecadas, parece desencadenarse un proceso de letargo al fracasar el proceso de germinación por interrupción de la imbibición. Este letargo sólo es roto en condiciones de temperatura alternantes (15/25 °C), y si además se escarifican las semillas o se siembran



en arena. Como ya es sabido, en los ensayos de germinación de laboratorio los tratamientos de temperaturas alternantes pueden utilizarse para provocar la salida de un letargo (DRAPER, 1985).

Las semillas situadas en la capa más superficial del suelo se ven sometidas en los climas áridos a ciclos irregulares de hidratación y deshidratación. Cambios de este tipo pueden estar representados en la naturaleza por una lluvia casual, en una época distinta a la época de germinación. Estos procesos no parecen tener efectos negativos en la viabilidad de las semillas aletargadas, pero sí pueden tener influencia en la ruptura del letargo (BESNIER, 1989), o por el contrario en la entrada a un letargo secundario. Se ha observado en *L. tursica* que la testa de las semillas hidratadas y posteriormente desecadas cambia de aspecto, pasando de ser lisa en toda su superficie a presentar arrugas. De alguna forma, las semillas sometidas a estos tratamientos deben sufrir procesos fisiológicos tales que les hacen entrar en letargo, incrementándose la temperatura óptima de germinación. Dado el porcentaje de germinación elevado que se alcanza en algunas ocasiones, se piensa que las semillas no sufren daños irreversibles durante el período de tiempo al que se les sometió a hidratación y desecación. No obstante para que las semillas pretratadas germinen es necesario que sean escarificadas o sembradas en arena. Dado que la cubierta seminal de *L. tursica* es delgada y elástica, el efecto de estos tratamientos no debe ser el favorecer la entrada de agua y/o oxígeno a la semilla, sino quizás permitir la difusión de las sustancias inhibitoras generadas durante el letargo secundario hacia el exterior de las semillas. Este efecto específico de la escarificación en la germinación se ha demostrado en *Panicum virgatum* (ZHANG & MAUN, 1989) y *Avena fatua* (HSIAO & al., 1983).

El substrato natural influye positivamente en la germinación, lo cual lleva a pensar en la existencia de algún factor determinante de la germinación. Este factor no puede ser de naturaleza física, ni por escarificación por rozamiento con las partículas de arena, ni por estratificación, ya que no se enterraron en la arena, sino sólo se colocaron sobre ella. Debe tratarse más bien de un factor de naturaleza química o incluso un agente biótico, que altere la permeabilidad de las cubiertas seminales, permitiendo una más rápida o eficaz absorción de agua. Es necesario diseñar otros experimentos en este sentido para corroborar esta hipótesis.

**Agradecimientos.** Los autores desean expresar su agradecimiento a D. Arturo Comte (Madrid) por la identificación de *Chrysomela gypsophylae* Küst, al Dr. Félix Pérez (Madrid), por su orientación en el estudio de la germinación y a Silvana Maselli (Madrid) por su inestimable ayuda.

## BIBLIOGRAFÍA

- BESNIER, F. (1989) *Semillas. Biología y tecnología*. Mundi Prensa, Madrid.
- COSTA, M., S. CASTROVIEJO, S. RIVAS-MARTÍNEZ & E. VALDÉS-BERMEJO (1978) Sobre la vegetación de las dunas fósiles del Coto de Doñana. *Col. Phytosoc. (Lille)* **6**: 101-108.
- DOMÍNGUEZ, F., D. GALICIA & L. MORENO (1993) La *Linaria* más pequeña y escasa de la Península Ibérica. *Quercus*, Mayo: 20-21.
- DRAPER, S. R. (ed.) (1985) International Rules for seed testing. *Seed Sc. Techn.* **13**: 299-513.
- GRIME, J. P., J. G. HODESON, R. HUNT, K. THOMPSON, G. A. F. HENDRY, B. D. CAMPBELL, A. JALILI, S. H. HILLIEK, S. DÍAZ & M. J. W. BURKE (1993) Functional types: testing the concept in Northern England, in H. H. Shugart & F. I. Woodward (eds.) *GCTE Workshop on Plant Functional Types*. Charlottesville.
- GROSS, K. L. (1984) Effects of seed size and growth form on seedling establishment of six monocarpic perennial plants. *J. Ecol.* **72**: 369-387.
- HSIAO, A. I., G. I. MC INTYRE & J. A. HANES (1983) Seed dormancy in *Avena fatua*. I. Induction of germination by mechanical injury. *Bot. Gaz.* **144**: 217-222.
- NADEAU, L. B. & J. R. KING (1991) Seed dispersal and seedling establishment of *Linaria vulgaris* Miller. *Can. J. Plant Sci.* **71**: 771-782.
- RIVAS MARTÍNEZ, S., M. COSTA, S. CASTROVIEJO & E. VALDÉS-BERMEJO (1980) Vegetación de Doñana (Huelva: España). *Lazaroa* **2**: 5-189.
- SARUKHAN, J. (1974) Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. *J. Ecol.* **62**: 151-177.
- THANOS, C. A., K. GEORGHIOU & F. SKAROU (1989) *Glaucium flavum* seed germination, an ecophysiological approach. *Ann. Bot.* **63**: 121-130.
- , K. GEORGHIOU, D. J. DOUMA & C. J. MARANGAKI (1991) Photoinhibition of seed germination in mediterranean maritime plants. *Ann. Bot.* **68**: 469-475.
- VALDÉS, B. (1987) *Linaria tursica* Valdés & Cabezudo (*Scrophulariaceae*), in C. Gómez Campo (ed.), *Libro Rojo de las especies vegetales amenazadas en España Peninsular e Islas Baleares*: 414-415. I.C.O.N.A., Madrid.
- & DÍAZ LIFANTE (1996) Habitual autogamy in *Linaria tursica* Valdés & Cabezudo (*Scrophulariaceae*). *Flora* 191 (en prensa).
- VENABLE, D. L. & J. S. BROWN (1988) The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *Am. Nat.* **131**: 360-384.
- WENT, F. W. (1949) Ecology of desert plants. II. The effect of rain and temperature on germination and growth. *Ecology* **30**: 1-13.
- ZHANG, J. & M. A. MAUN (1989) Seed dormancy of *Panicum virgatum* L. on the shoreline sand dunes of Lake Erie. *Am. Midl. Nat.* **122**: 77-87.