

## SIGNIFICADO ECOLOGICO DE LA HETEROCARPIA EN DIEZ ESPECIES DE LA TRIBU *BRASSICEAE*. EL CASO DE *FEZIA PTEROCARPA* PITARD (\*)

por

J. E. HERNANDEZ BERMEJO y M. CLEMENTE MUÑOZ

**Abstract.** The possible role of fruit walls (valvar and stylar) in relation to seed dispersal, dormancy and germination in the tribe *Brassicaceae* (*Cruciferae*) has been investigated through ten species belonging to the genera *Brassica*, *Cordylocarpus*, *Fezia*, *Guiraoa*, *Rapistrum*, *Rhynchosinapis*, *Sinapis* and *Trachystoma*. These were selected to cover different heterocarpic situation, in an attempt to interpret the physiological and ecological significance of heterocarpy.

*Fezia pterocarpa* Pitard showed the most significant differences in behaviour between the seeds from fruit portions. The germination requirements for this heterospermic species have been fully determined. The experimental results are discussed in relation to the prevailing conditions in the natural habitat and the possible seed dispersal strategy. The geographic area and phenological cycle are also taken into account.

**Resumen.** Como contribución al conocimiento del significado ecológico de la heterocarpi de las especies de la tribu *Brassicaceae* (familia *Cruciferae*) se analiza el papel obstaculizador de las paredes carpelares de valvas y rostros y el posible diferente comportamiento de sus semillas a la hora de dispersión y germinación. Para ello se han utilizado diez especies que presentan distintos desarrollos relativos entre ambas porciones del fruto, pertenecientes a los géneros *Brassica*, *Cordylocarpus*, *Fezia*, *Guiraoa*, *Rapistrum*, *Rhynchosinapis*, *Sinapis* y *Trachystoma*.

La única especie entre las estudiadas que ha manifestado diferencias significativas en la germinación de las semillas procedentes de las porciones estilar y valvar ha sido *Fezia pterocarpa* Pitard. Se determinan las condiciones óptimas de germinación de esta especie, comparándolas con las existentes en su hábitat natural. Considerando conjuntamente los datos obtenidos en laboratorio, el área geográfica de la especie, los factores ecológicos determinantes de la misma y su ciclo fenológico, se discute la estrategia de dispersión en el espacio y en el tiempo, conseguida por *F. pterocarpa*, gracias a su heterocarpi.

---

(\*) Trabajo presentado en el Simposio Conmemorativo de Lagasca, Sevilla, octubre 1976.

## INTRODUCCIÓN

La heterocarpia de la tribu *Brassicaceae* (familia *Cruciferae*) es un tema sobre el que varios botánicos se han definido y opinado. Existen algunos trabajos (VOJTENKO, 1968, 1970, 1974) que han abordado el problema de su significado ecológico y filogenético, pero el nivel de conocimiento actual se encuentra todavía falto de observaciones minuciosas dentro de los hábitats naturales y de experiencias planteadas con rigor matemático que definan el comportamiento de cada especie en correlación con los factores ambientales a los que responde y al valor adaptativo conseguido.

Muchos de los géneros de esta tribu presentan frutos con dos porciones claramente diferenciadas (rostro y valvas), y en cada una de éstas un número variable de semillas, que oscila entre cero y más de treinta. Este carácter plantea una serie de interrogantes acerca de su significado y función en la estrategia seguida por las diferentes especies en su dispersión en el espacio y en el tiempo.

Dentro de la tribu existe toda una gama de posibilidades en cuanto al desarrollo de valvas y rostros, así como en el número de semillas contenidas en ambas porciones. Entre el extremo de presentar rostros completamente reducidos y estériles (sin semillas) con valvas muy desarrolladas (*Eruca*, *Diplotaxis*, la mayoría de las especies de *Brassica*) hasta la situación contraria de rostros muy desarrollados con valvas reducidas y estériles (*Raphanus*), existe toda una amplia gama de casos intermedios con diferentes grados de desarrollo y número de semillas en las dos porciones. Las diferencias en este gradiente pueden ser incluso notables dentro de un mismo género (*Rhynchosinapis*, *Trachystoma*).

Puesto que se ha comentado en muchas ocasiones el papel que esta diferenciación podía jugar en la dispersión escalonada de las semillas a través de la apertura y caída diferencial de las dos porciones, hemos pretendido acercarnos hacia la más exacta comprobación de esta hipótesis planteando varias experiencias de campo y laboratorio dirigidas a poner de manifiesto el grado de obstaculización desempeñado por las paredes carpelares de las dos porciones del fruto en la germinación de las semillas, el tipo de dehiscencia diferencial y el posible distinto comportamiento germinativo (heterospermia fisiológica) de las semillas con-

tenidas en valvas y rostros. Se han elegido para ello diez especies heterocárpicas de forma que estuviesen representadas casi todas las posibles modalidades en el desarrollo relativo entre ambas porciones. Una de ellas, *Fesia pterocarpa* Pitard, especie endémica marroquí nos ha llamado especialmente la atención por el original modelo de comportamiento manifestado. Nuestro trabajo se ha centrado principalmente en esta especie, determinándose las condiciones físicas requeridas para su germinación, las de su hábitat natural y la relación entre ambas y el ciclo vegetativo de la planta.

### M A T E R I A L

Las diez especies escogidas, pertenecientes a ocho géneros, lo fueron intentando que estuvieran representadas diferentes situaciones con respecto al desarrollo relativo entre rostros y valvas, siempre y cuando ambas porciones contuvieran semillas fértiles. Las diez especies utilizadas han sido :

#### **Brassica barrelieri** (L.) Janka subsp. **oxyrrhina** (Cosson) Maire

Especie anual de tallos con más de 50 cm, silicua de 60 × 2,5 mm, con rostro casi tan largo como la región valvar, generalmente conteniendo dos semillas. Sur de España, Portugal y Norte de Africa. El material empleado se recolectó sobre terrenos de textura gruesa, bien drenados, en la provincia de Huelva.

#### **Guiraoa arvensis** Cosson

Anual, con tallos erectos simples o racemosos de más de 60 cm. El segmento inferior del fruto es cilíndrico y tan delgado como el pedicelo, bilocular, con una semilla en cada lóculo; el superior es subgloboso con ocho prominentes costillas, dos de las cuales son aladas, bilocular con 1-2 semillas, y atenuado en pico cónico. Se trata de una especie endémica del levante español, desde Alicante hasta Almería. El material utilizado procede de la primera de estas provincias.

***Cordylocarpus muricatus*** Desf.

Anual, con tallos ramosos de 15 a 60 cm de largo. Silicuas de 18 a 25 mm, con un rostro de unos 8 mm conteniendo una semilla. Especie endémica del Norte de Africa (Marruecos y Argelia). Material procedente de multiplicación a partir de semillas recolectadas en Beni Snassen, y conservadas en el Banco de Germoplasma del Departamento (GÓMEZ-CAMPO, 1972).

***Fezia pterocarpa*** Pitard

Anual, con tallos erectos entre 10 y 40 cm de longitud. Silicuas con valvas de unos 7 mm de longitud y rostros alados de 5-6 mm de ancho (incluidas las alas). Endemismo marroquí. Vive sobre terrenos arcillosos y denudados entre Fez y Taza. Material recogido en varias localidades de su área (Ain Kansara, Mezquitem, Ain Zorah, col de Zhazha, Pont de Sebou).

***Rapistrum rugosum*** (L.) All.

Anual, con tallos erectos de hasta 150 cm. Silicuas polimorfas de 4-10 mm de longitud, con artejo inferior persistente y rostro globoso a ovoide subgloboso, rugoso, de 2.5 a 5 mm de ancho y pico filiforme. Europa meridional, Macaronesia, Asia occidental hasta Irán y Norte de Africa. Material recolectado en Loeches (Madrid).

***Rhynchosinapis hispida*** (Cav.) Heywood

Anual o vivaz, de unos 80 cm de altura. Silicua de 35-50 mm, rostro recto de 15-18 mm con 1-2 semillas. Norte y Centro de España. Material recolectado en el Puerto de Malagón, sobre El Escorial (Madrid).

***Rhynchosinapis longirostra*** (Boiss.) Heywood

Anual, de unos 60 cm de altura. Silicuas péndulas con pedicelos curvados, de 35-50 mm de longitud, con rostro tres veces más largo que la porción valvar. Endémica del Sur de España. Material recolectado en Despeñaperros (Jaén).

**Sinapis alba** L.

Anual, con tallos de hasta 1 m. Silicuas con 20-40 mm de longitud, subcilíndricas o comprimidas, a menudo torulosas, con rostro aplanado de 10-30 mm de longitud, conteniendo 0-2 semillas. Europa, Asia, Norte de Africa, Macaronesia. Naturalizada en América, Japón y Africa del Sur. Material empleado procedente de Alcalá de Henares (Madrid).

**Trachystoma aphanoneurum** Maire et Weiller

Anual, de 15-50 cm. Silicuas erectas o algo recurvadas de 25-50 mm × 15-20 mm, con valvas y rostros más o menos de la misma longitud. Endemismo marroquí. Material procedente de multiplicación a partir de semillas recolectadas en el Oued Cherrath.

**Trachystoma balli** O. E. Schulz

Anual, de hasta 80 cm de altura. Silicuas algo flexuosas de 40-120 mm × 2,5-3 mm, con la parte valvar muy reducida, con 0-3 semillas; valvas planas o un poco cóncavas de 2-10 mm de longitud. El rostro contiene de 10 a 15 semillas. Endemismo marroquí. Material procedente de multiplicación a partir de semillas recolectadas en Taliouine.

## MÉTODOS

*Experiencias en invernadero*

Mediante tiestos de 10 cm de Ø, con tierra esterilizada, colocando las semillas y/o frutos a 0,5 cm de profundidad. Colocación al tresbolillo con línea periférica de tiestos sin siembra para atenuar el efecto de borde. Se efectuaron siembras de rostros y valvas enteros y de semillas libres procedentes de valvas y rostros, con todas las especies empleadas.

*Experiencias en cámara climática*

Utilizando cajas Petri, papel de filtro y agua destilada, se realizaron varias pruebas de germinación con *Fezia pterocarpa*, controlando las

condiciones ambientales (termo y fotoperíodo) mediante cámara climática. Las temperaturas utilizadas fueron, según los casos, de 8, 12, 16, 21 y 26 °C, y el fotoperíodo de doce horas luz/doce horas oscuridad, o bien en ausencia total de luz.

#### *Detección de inhibidores hidrosolubles*

A través del lavado de semillas durante periodos continuos de veinticuatro, cuarenta y ocho y noventa y seis horas, en matraces Erlenmeyer con tubo de salida.

#### *Siembras en medios nutritivos*

Cultivo «in vitro» (GARCÍA-TORRES, 1972) mediante agar y solución de nutrientes formada por: 200 mg/l  $\text{NO}_3\text{NH}_4$ , 100 mg/l  $\text{SO}_4\text{Mg}\cdot 7\text{H}_2\text{O}$ , 100 mg/l  $(\text{PO}_4\text{H}_2)_2\text{Ca}\cdot\text{H}_2\text{O}$ , 10 mg/l  $\text{PO}_4\text{H}_2\text{K}$ , 10 mg/l  $\text{PO}_4\text{HK}_2$ , 50 mg/l  $\text{FeC}_6\text{H}_5\text{O}_7\cdot 3\text{H}_2\text{O}$ . Siembra en condiciones estériles por tratamiento en autoclave de los tubos con el medio de cultivo y desinfección de las semillas con hipoclorito cálcico al 3,5 por 100 durante veinte minutos.

#### *Tratamiento con giberelinas*

Las semillas procedentes de rostros y valvas de *Fezia pterocarpa* recibieron un tratamiento de  $\text{GA}_3$  de 100 mg/l de concentración, aplicado en riego de placas y preparado mediante disolución de 0,1 g de  $\text{GA}_3$  en 0,3 cm<sup>3</sup> de alcohol, enrasando con agua destilada hasta 100 cm<sup>3</sup>.

#### *Microscopía electrónica de barrido*

La estructura superficial y sección de la testa de semillas de rostros y valvas de *Fezia pterocarpa* fueron observadas y fotografiadas mediante microscopio electrónico de barrido, de 200 Å de resolución. El montaje, sin tratamiento previo, se hizo sobre porta de bronce con pegamento conductor de plata, metalizando a un vacío de 0,1 tor., aplicando tensión de 1.2 Kw y corriente de metalización de 20 mA durante cuatro minutos para las preparaciones de estructura superficial y cuatro

minutos y medio para las de sección. La semilla quedó recubierta con una capa de oro-paladio de 400 Å de espesor.

### *Experiencias de campo*

Poblaciones espontáneas de *Rhynchosinapis hispida* (Puerto de Malagón, Madrid), *Rhynchosinapis longirostra* (Despeñaperros, Jaén), *Sinapis alba* (Alcalá de Henares, Madrid) y *Rapistrum rugosum* (Loeches, Madrid) fueron marcadas (30 individuos de cada población con todos sus frutos maduros e íntegros) con etiquetas plastificadas, anotando a lo largo de períodos de quince días el estado de cada uno de los frutos, desde la base al ápice, hasta la desaparición total de los mismos.






En el caso de *Fezia pterocarpa* se realizó una exploración de su área de distribución anotándose nuevas localidades, observando las particularidades ecológicas de su hábitat, estado fenológico de sus poblaciones y recogiendo muestras de los suelos sobre los que se establecen.

## RESULTADOS






### *Función de la heterocarpiya en la diseminación de la tribu Brassiceae*

Se resume en el cuadro 1 la interpretación de los resultados procedentes de los ensayos de germinación con las diez especies de *Brassiceae* utilizadas. Además de esta información podemos añadir la procedente de nuestras observaciones de campo. Según estas últimas, *Cordylocarpus* y *Rapistrum* pierden primero el rostro indehisciente, permaneciendo las valvas sin abrir durante mucho tiempo sobre la planta seca, que resulta incluso arrancada y transportada por los agentes naturales sin que se haya producido la caída y dehiscencia total de las valvas; *Sinapis*, *Rhynchosinapis*, *Fezia* y *Brassica* actúan casi de forma contraria, siendo sus valvas más o menos fácilmente dehiscentes y permaneciendo el rostro indehisciente unido a la planta a través del esqueleto valvar durante algún tiempo: éste resulta también transportado en ocasiones junto con las ramas secas de la planta, en su dispersión en el espacio.

CUADRO 1

	Diferente comportamiento entre la semilla de valvas y rostro	Papel obstaculizador de la germin. de las paredes de:		Comportamiento de valvas y rostros semiabiertos
		Valvas	Rostros	
<i>Brassica barretii</i> (L.) Janka <i>oxyrrhina</i> (Cosson) Maire .....	muy dudoso	ninguno, por total dehiscencia de valvas	< Si **	= cerrados
				
<i>Cordylocarpus muricatus</i> Desf ... ..	No	Si ** >	Si **	intermedios muy variables
				
<i>Fizia pterocarpa</i> Pitard .....	Si *	No	< Si **	≈ abiertos
				
<i>Guiraoa arvensis</i> Cosson .....	No	Si ** <	Si **	-
				
<i>Rapistrum rugosum</i> (L.) All. ....	muy dudoso	Si ** >	Si **	intermedio
				



<i>Rhynchosinapis hispida</i> (Cav.) Heywood...	No	=	No	intermedio	
<i>Rhynchosinapis longirostra</i> (Boll.) Heywood.....	No	poco apreciable <	Sí **	intermedio	
<i>Sinapis alba</i> L.....	No	Sí ** <	Sí **	= cerrados	
<i>Trachystoma aphanoneurum</i> Maire et Weiller.....	No	Sí ** =	Sí **	intermedio muy variable	
<i>Trachystoma ballii</i> O. E. Schulz.....	No	Sí ** <	Sí **	= cerrados	

Comportamiento germinativo de las semillas de rostros y valvas de diez especies de *Brassicaceae*; papel obstaculizador de las paredes carpelares en rostros y valvas. Experiencia realizada en invernadero con 18 tiestos/especie y 25 semillas/tiesto, con valvas y rostros cerrados y semillas libres procedentes de ambas porciones, estilar y valvar (fecha exp.: II-75). \* P  $\leq$  0.050, \*\* P  $\leq$  0.001.

### *El caso de Fezia pterocarpa Pitard*

Atraídos por el diferente comportamiento germinativo de las semillas de valvas y rostros observado en *Fezia pterocarpa*, única especie en la que de forma clara y significativa se observó heterospermia, se planteó la necesidad de realizar una nueva comprobación mediante siembra de 200 semillas procedentes de valvas y 200 de rostros. La germinación, siempre baja, fue tan sólo apreciable en el caso de la semilla extraída de rostros, que presentó un porcentaje de germinación del 10 por 100 frente a los valores inferiores a 0,5 por 100 observados en rostros cerrados, valvas cerradas y en la semilla procedente de valvas. Las diferencias fueron altamente significativas ( $P \leq 0,02$  por 100).

Como de cualquier forma estos porcentajes resultaban demasiado pequeños, seguramente por causa general de las condiciones de siembra utilizadas en tiestos e invernadero, que además provocaban cierta heterogeneidad en el diseño de la experiencia, decidimos repetirla en placas Petri, sobre papel de filtro, en condiciones de esterilidad y con oscuridad y temperatura controladas, a 21 °C, en cámara climática. Los resultados fueron ahora más satisfactorios (Fig. 1) obteniéndose una germinación de la semilla de rostros diez veces más grande que la valvas, con diferencias altamente significativas ( $P \leq 0,001$ ). La germinación de la semilla de rostros se obtiene de forma vigorosa, sin apenas escalonamiento, comenzando a las veinticuatro horas de la siembra y prolongándose sólo, de forma continua, a lo largo de unos diez o doce días.

Ante las grandes dificultades manifestadas en la germinación de la semilla de la porción valvar, se iniciaron varias experiencias para determinar la posible existencia de algún factor físico o químico capaz de romper su dormición. Inicialmente se pensó en la presencia de algún agente inhibidor de naturaleza química capaz de ser eliminado mediante lavado continuo con agua. A este efecto se sometieron conjuntos de 30 semillas de valvas a veinticuatro, cuarenta y ocho y noventa y seis horas de lavado, obteniéndose porcentajes de germinación que, aunque levemente superiores a los conseguidos en los testigos sin tratamiento, no resultaron lo suficientemente grandes como para considerar significativas sus diferencias.

Mejores resultados se obtuvieron mediante la siembra «in vitro» de las semillas de rostros y valvas, con medio de cultivo formado por agar

y solución de nutrientes minerales, y sometidas a un ciclo de doce horas luz/doce horas noche. Estas pruebas de germinación se efectuaron ya con material procedente de dos temporadas: la del 74, que habíase venido utilizando hasta el momento, y la del 75, a los pocos meses de su recolección. La germinación (Fig. 2) de la semilla de rostros fue total, mientras que la de valvas mostró por vez primera porcentajes de germinación elevados con diferencias poco (material del 75) o nada (semillas del 74) significativas con respecto a las de los rostros.

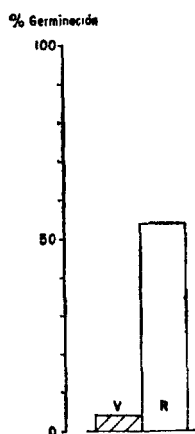


Fig. 1. Porcentaje de germinación de las semillas de valvas (V) y rostros (R) de *Fesia pterocarpa* Pitard, en condiciones de oscuridad continua y 21° C de temperatura. Germinación en placa Petri con material de la temporada 74 (fecha exp.: V-75).

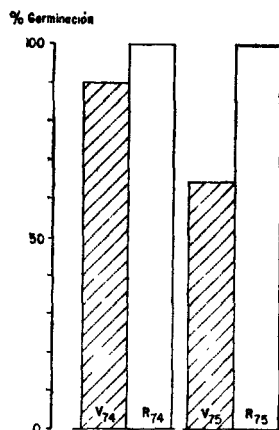


Fig. 2. Porcentajes de germinación de las semillas de valvas y rostros de *F. pterocarpa*, procedentes de las temporadas 74 y 75, obtenidos mediante siembra «in vitro» en solución de nutrientes y agar, bajo condiciones de iluminación artificial en cámara climática, con fotoperíodo de doce horas luz/doce horas noche, y 21° C de temperatura (fecha exp.: XI-75).

Con objeto de detectar si la germinación conseguida en la semilla de valvas era debida al concurso de la luz o al efecto del cultivo en agar (quizás por acción química de alguno de los nutrientes utilizados), se decidió volver de nuevo al método de las placas Petri, comparando la

germinabilidad de la semilla de las temporadas 74 y 75 bajo oscuridad continua y bajo fotoperíodo de doce horas luz/doce horas oscuridad, siempre a 21 °C. Los resultados (Cuadro 2) muestran el efecto significativamente estimulante de la luz sobre la semilla de valvas. Además y como experiencia paralela simultáneamente planteada se analizó en primera aproximación el efecto de diferentes temperaturas, utilizando las de 16, 21 y 26 °C. Los resultados (Cuadro 2) indican la bondad de la menor de estas tres temperaturas.

En una segunda aproximación y ahora con material de la temporada 76 se amplió el espectro de temperaturas utilizadas a 8, 12, 16, 21 y 26 °C. Los tantos por ciento de germinación obtenidos se recogen en la figura 3. Como en ella se observa, la semilla de rostros germinó mejor a 12 °C y oscuridad, mientras que la de valvas lo hizo a 16 °C y con la participación de la luz.

Tratando las semillas de ambas procedencias con ácido giberélico ( $GA_3$ ) los problemas de falta de germinabilidad desaparecen totalmente (Fig. 4) siempre y cuando las temperaturas sean óptimas, alcanzándose valores del 100 por 100 a 16 y 21 °C, y decayendo algo con 26 °C.

En una última experiencia de laboratorio se comparó la germinación de las semillas de valvas y rostros procedentes de las tres temporadas de las que llegamos a disponer de material (74, 75 y 76), jugando a la vez con condiciones de luz y oscuridad y con las dos temperaturas más óptimas encontradas (12° y 16°). De esta forma se consiguió, a la vez que asegurar una vez más la pretendida heterospermia de *F. pterocarpa* y el concurso activo de la luz en la germinación de la semilla de valvas, comparar el posible tiempo de maduración y/o envejecimiento conseguido a lo largo de los tres años. Los resultados se recogen en la figura 5. Como en ella se aprecia, de nuevo volvió a verificarse el comportamiento manifestado en anteriores experiencias y además se observó la existencia de un cierto tiempo de maduración, ya que los mayores porcentajes obtenidos fueron los de la temporada del 74 y los menores los del 76, y aun dentro de éstos, la germinación fue algo más vigorosa que la conseguida dos meses antes con el mismo material y análogas condiciones. Hubo también diferencias apreciables en función de la localidad, dentro del material de la última temporada, seguramente por haber sido recolectado en diferentes momentos de madurez.

La semilla de rostros presenta ya a simple vista una diferencia con respecto a la de valvas: su mayor volumen y peso (100 semillas de val-

CUADRO 2

		% germ. Luz (12 horas/12 horas)																			
		80	V - 75 (21°)		**																**
		63	V - 74 (21°)																		
		% germ. Oscuridad																			
temp. ↓	0	V - 74 (16°)	V - 74 (16°)																		
	3	V - 74 (21°)	—	V - 74 (21°)																	
	3	V - 74 (26°)	—	—	V - 74 (26°)																
temp. ↓	20	V - 75 (16°)	*																		
	13	V - 75 (21°)	—																		
	0	V - 75 (26°)	—	—																	
temp. ↓	60	R - 74 (16°)	**																		
	40	R - 74 (21°)	**																		
	17	R - 74 (26°)	*																		
temp. ↓	33	R - 75 (16°)	—																		
	17	R - 75 (21°)	—																		
	13	R - 75 (26°)	—																		

Porcentajes de germinación de las semillas de valvas y rostros de *F. pterocarpa* a diferentes temperaturas. Efecto de la luz sobre las semillas de la porción valvar (fecha exp.: XI-75). \*  $P \leq 0.05$ . \*\*  $P \leq 0.001$ .

vas pesan, al mes de su recolección,  $50,2 \pm 1,5$  mg, mientras que 100 de rostros  $62,8 \pm 2,1$ ). Esta característica está muy posiblemente relacionada con la misión de escalonamiento en el tiempo que los rostros desempeñan.

Con objeto de definir todavía más la heterospermia manifestada por

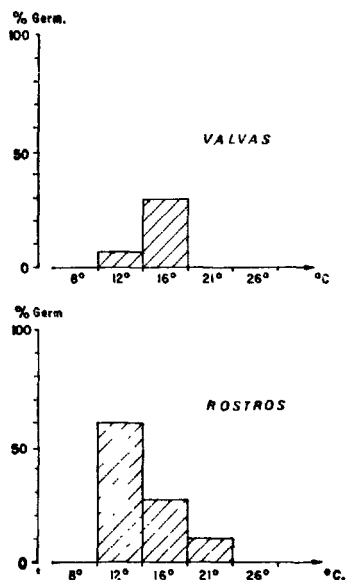


Fig. 3. Porcentaje de germinación en función de la temperatura, de las semillas de valvas y rostros de *F. pterocarpa* procedentes de material recolectado en 1976 (Mezquitem). La semilla de valvas se hizo germinar a la luz (doce horas/doce horas), y la de rostros en obscuridad (fecha exp.: VII-76).

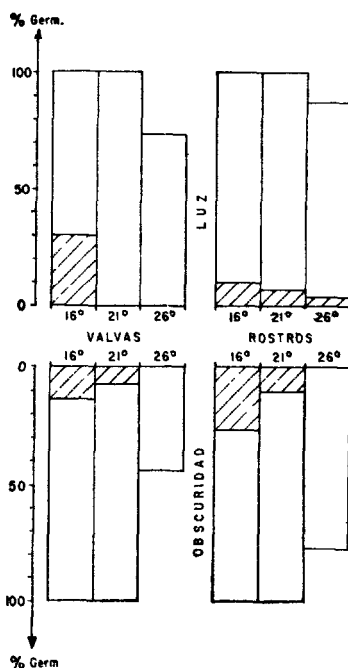


Fig. 4. Efecto del ácido giberélico ( $GA_3$ ) a 16, 21 y 26° C, luz y obscuridad sobre la semilla de valvas y rostros de *F. pterocarpa* (columnas sombreadas: % de germinación de los testigos sin tratamiento de  $GA_3$ ; cuando falta, el porcentaje fue nulo; columnas sin sombrar: porcentajes de germinación obtenidos mediante tratamiento con  $GA_3$ ). Material recolectado en la temporada 76, en Mezquitem (fecha exp.: VII-76).

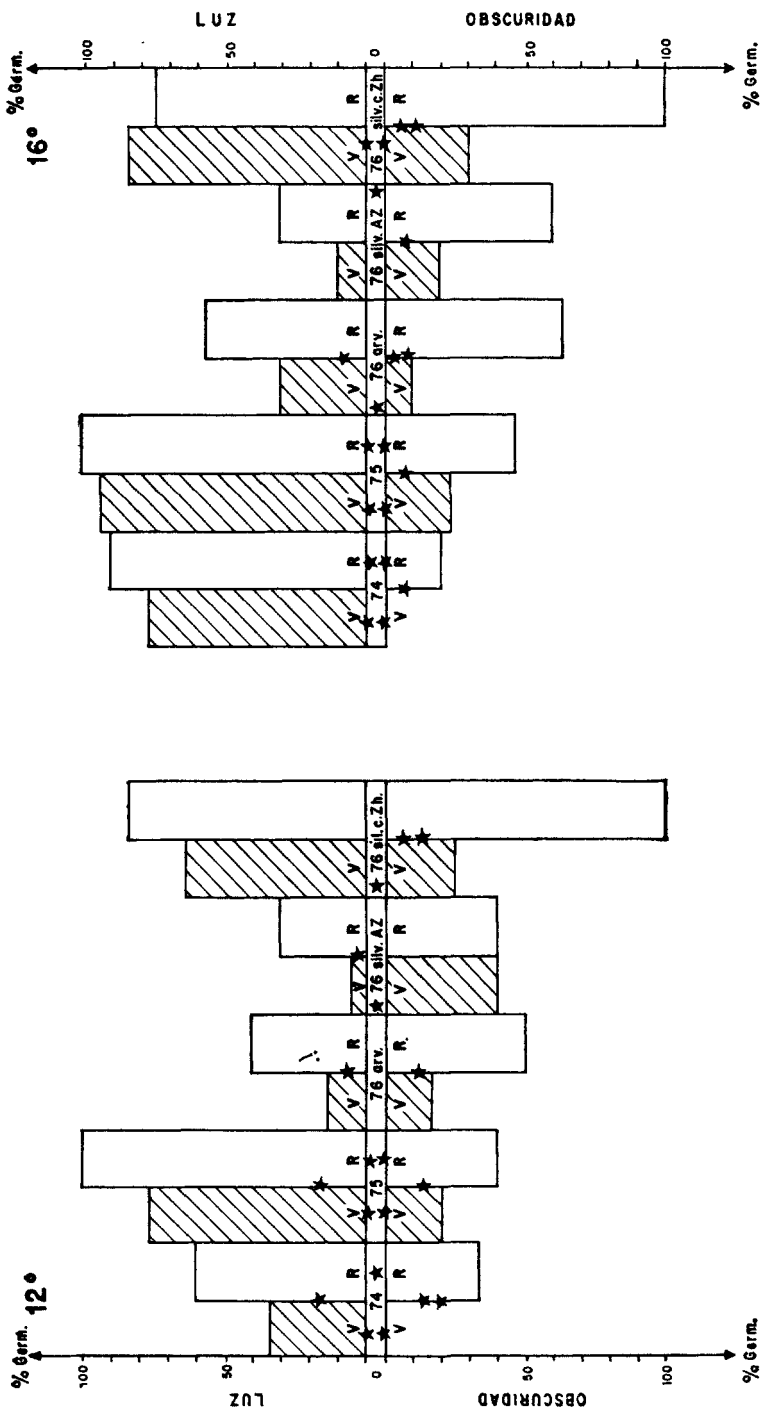


Fig. 5.—Porcentajes de germinación de las semillas de valvas y rostros de *F. pterocarpha* a 12 y 16° C. con luz (doce horas/doce horas) y oscuridad continua. Se comparan los % de germinación del material recogido en tres temporadas sucesivas (74, 75 y 76), y el de tres poblaciones distintas del último año (arvense, Mezquitem; silvestre, Ain Zorah y silvestre, col de Zhazha). \*  $P \leq 0.05$ . \*\*  $P \leq 0.001$  (fecha exp.: IX-76).

*Fezia pterocarpa* se observó con microscopio de barrido la estructura de la testa (en vista superficial y en corte transversal) de las semillas albergadas en las porciones estilar y valvar. En las fotografías 2 y 3 se puede comprobar la gran similitud existente entre ambas. Aunque los huecos intercelulares formados entre las paredes de las células son mayores en la semilla de rostros que en la de valvas, las diferencias no pueden considerarse suficientemente significativas como única explicación de su distinto comportamiento fisiológico.

Para intentar comprender detalladamente la estrategia de diseminación de *Fezia pterocarpa* se planteaba la necesidad de correlacionar los datos conseguidos en laboratorio con la observación directa de las poblaciones naturales, de su fenología y de las características físico-químicas de su hábitat. Con este motivo se decidió realizar una exploración de su área de distribución natural, comprendida a lo largo de la franja de Taza, hasta los meridianos de Fez y Meknes.

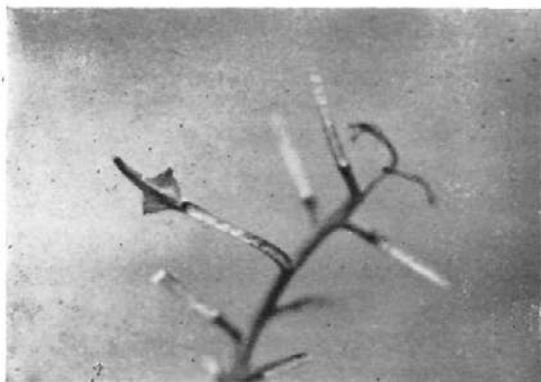
En la figura 6 se recopila la información existente sobre las localidades conocidas de la especie, indicándose además las nuevas citas aparecidas en el transcurso de nuestro recorrido entre Ain-Zorah y Taza. Como se observa, los límites septentrionales y meridionales del área están constituidos por las cadenas del Rif y Medio Atlas, respectivamente. Al Este, la brusca desertización del clima, bien patente ya a la longitud de Guercif, impide seguramente el avance de *F. pterocarpa*, mientras que al Oeste de Meknes es el carácter contrario, esto es, la influencia atlántica, la que limita el área. Así enmarcada, la región presenta una pluviometría media anual de unos 500 mm, de distribución mediterránea (sequía y altas temperaturas coinciden en el estío) y coeficientes pluviotérmicos de Emberger

$$\left( \frac{P}{2 \left[ \frac{(M+m)}{2} (M-m) \right]} \times 100 \right)$$

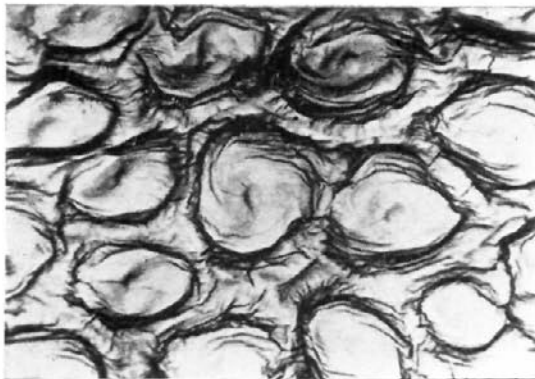
de valores próximos a 40.

Dentro de este área la planta aparece generalmente sobre laderas de fuertes pendientes, arcillosas, sometidas a intensa erosión. Se comporta pues como especie pionera y agresiva experimentando grandes explosiones demográficas cuando alcanza terrenos recién roturados para el secano cereal, que resultan rápidamente colonizados por ella, al verse

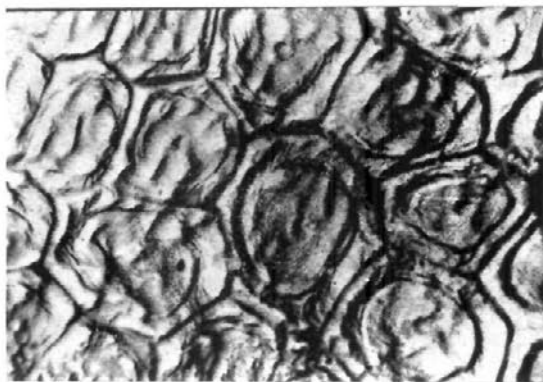




Fot. 1. Frutos de *Fezia pterocarpa* Pitard. Obsérvese la dehiscencia de valvas, y los rostros indehiscientes.



Fot. 2. Estructura superficial de la testa en la semilla procedente de valvas, de *Fezia pterocarpa*. Fotografía con microscopio de barrido, 1.000 x.



Fot. 3. Estructura superficial de la testa en la semilla procedente de rostros, de *Fezia pterocarpa*. Fotografía con microscopio de barrido, 1.000  $\times$ .



Fot. 4. Plantas de *Fezia pterocarpa* Pitard, nacidas en primavera. Obsérvese la naturaleza arcillosa del suelo, sometido a fuertes cambios de volumen, con agrietamiento continuo, que da lugar a un intenso dinamismo muy relacionado con la estrategia de dispersión utilizada por la especie.

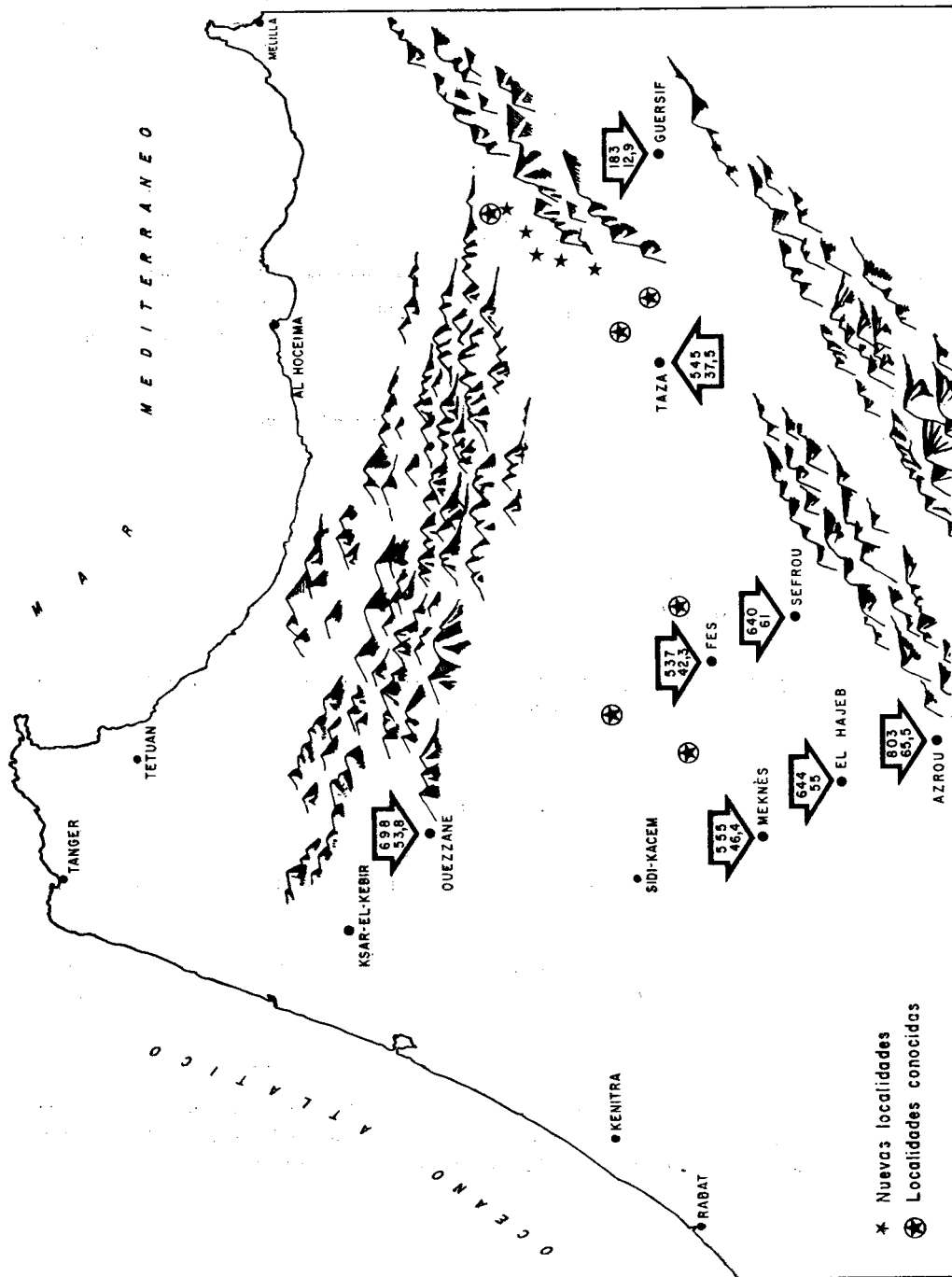


Fig. 6. Area de distribución de *F. pterocarpa*. Se indican las localidades ya conocidas y las nuevas citas observadas en nuestro trabajo. Las cifras enmarcadas corresponden, la superior a la pluviometría anual y la inferior al índice pluviotérmico de Emberger.

CUADRO 3

— Textura: arcillosa fina

I.S.S.S: Arena gruesa (2-0,2 mm)	= 0,3 ‰	U.S.D.A Arena gruesa (2-0,2 mm)	= 0,3 ‰
Arena fina (0,2-0,02 mm)	= 9 ‰	Arena fina (0,2-0,05 mm)	= 3,5 ‰
Limo (0,02-0,002 mm)	= 25 ‰	Limo (0,05-0,002 mm)	= 30,5 ‰
Arcilla (< 0,002 mm)	= 65 ‰	Arcilla (< 0,002 mm)	= 65 ‰

— Humedad de saturación = 175 ‰

— Conductividad eléctrica del extracto de saturación (a 25°) = 1,8 mmhos/cm

— pH H<sub>2</sub>O (extracto 1:5) = 9,68

— Materia orgánica = imperceptible

— CO<sub>2</sub>Ca = 40 ‰

— C. I. C. (m. e./100 g. tierra) = 42

— C. I. C. (m. e./100 g. arcilla) = 102

— Porcentaje de saturación por sodio = 26 ‰

Análisis edafológico de los substratos sobre los que se establece *Fezia pterocarpa* Pitard. (Ain Zorah, 1976).

CUADRO 4

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
temperatura (°C)....	9,7	11	13,3	15,1	17,8	21,9	25,3	25,5	22,6	18,6	14,2	10,7
pluviometría (mm) ..	82	67	79	63	33	9	3	2	19	54	69	105

Distribución de temperaturas y pluviometría en la región de Fez. Se encuadran los meses en los que las lluvias y temperaturas son óptimas para la germinación de las semillas de *F. pterocarpa* (generaciones de otoño-invierno y primavera-verano).

libre de la competencia con otras especies. Los suelos sobre los que se establece están pues sometidos a un intenso dinamismo, siendo característica de éstos el continuo agrietamiento experimentado (Fot. 4) tras los frecuentes cambios de humedad, y debido a la abundancia de elementos finos, principalmente arcillas montmorilloníticas (como se deduce de la interpretación de los datos del Cuadro 3) capaces de sufrir grandes cambios de volumen en función del grado de humedad existente.

### DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

#### *Función de la heterocarpia en la diseminación de la tribu Brassiceae*

A través de los resultados obtenidos en la dehiscencia, obstaculización de las paredes carpelares a la germinación, comportamiento de la semilla libre, y atendiendo a las dos porciones del fruto, estilar y valvar, hemos observado la existencia de los siguientes modelos de dispersión:

A) Los rostros, indehiscentes, facilitan la apertura de las valvas (dehiscentes) por acción mecánica, conseguida en forma de palanquín, al rozar aquellos con otras ramas de la misma u otras plantas, animales, e incluso con el aire. De esta forma se consigue la liberación de la semilla de valvas que germina fácilmente y asegura la persistencia de la población. Los rostros caen finalmente o incluso pueden ser arrastrados durante algún tiempo con el resto de la planta seca, unidos a ella a través del esqueleto valvar. De esta forma consiguen la diseminación en el espacio y en el tiempo (la semilla es obstaculizada casi siempre en su germinación por las paredes del rostro, siendo preciso el transcurso de un cierto tiempo hasta que la semilla consigue liberarse). Este comportamiento es el observado en *Rhynchosinapis longirostra*, *Rhynchosinapis hispida*, *Brassica barrelieri* subsp. *oxyrrhina* y *Sinapis alba*.

Una variación dentro de este modelo, con valvas tardíamente dehiscentes y rostros persistentes e indehiscentes, es el que aparece en *Feszia pterocarpha*, especie en la que pese a ser liberada la semilla de las valvas, ésta presenta unas determinadas exigencias ambientales para conseguir su germinación. Analizamos este caso más adelante.

B) Las valvas son indehiscentes y persistentes, mientras que los rostros son caedizos y también indehiscentes. Aunque en ambos casos las paredes carpelares obstaculizan la germinación de las semillas, las

de los rostros la consiguen antes que las de las valvas. Estas últimas adoptan por consiguiente el papel de agentes de dispersión en el tiempo y también algo en el espacio, al resultar generalmente arrastradas junto con la planta seca. Los rostros no obstante, también participan en la diseminación espacial estando provistos a este fin de rugosidades o alas. Este es el caso de *Rapistrum rugosum* y *Cordylocarpus muricatus*.

C) Una variación sobre el caso anterior consiste en que al caer el rostro indehisciente se abren las valvas y se libera la semilla de éstas. Los rostros asumen pues, totalmente, la función de dispersión en el espacio y tiempo. Esta situación se presenta en *Guiraoa arvensis*.

D) Tanto los rostros como las valvas son bastante indehiscientes: las paredes carpelares impiden la germinación de la semilla en ambas porciones: el fruto se rompe en artejos y necesita destruirse parcialmente en el suelo para conseguir la germinación de sus semillas. Este es el caso de *Trachystoma ballii* y *Trachystoma aphanoneurum*.

#### *El caso de Fezia pterocarpa Pitard*

Entre todas las especies utilizadas ha sido únicamente *Fezia pterocarpa* la que ha manifestado diferencias de germinabilidad suficientemente significativas entre la semilla de rostros y la de valvas.

En esta especie, la semilla libre de rostros germina mucho mejor que la procedente de la porción valvar, comportándose esta última como fotosensible, ya que se consiguen % de germinación significativamente mucho más altos cuando la semilla es iluminada. Los tratamientos con ácido giberélico ( $GA_3$ ) sobre las semillas de valvas resuelven totalmente sus problemas de falta de germinabilidad, reemplazando la hormona al efecto estimulante de la luz.

Las semillas presentan un tiempo de maduración de unos pocos meses, después de los cuales: a) la semilla procedente de rostros germina perfectamente en la obscuridad, a temperaturas entre 12 y 21° C, con tal de que hayan sido liberadas de sus paredes carpelares: b) la semilla de valvas lo hace sólo cuando resulta expuesta a la luz, entre temperaturas de 16 y 21° C. Antes de conseguir esta maduración, las semillas germinan bastante peor y de forma más aberrante, aún en condiciones ambientales óptimas.

Este comportamiento de *Fezia pterocarpa* está estrechamente relacionado con el medio físico en que la planta vive dentro de su área.

Los suelos en los que se establece están sometidos a un intenso dinamismo y provocan el sucesivo enterramiento y desenterramiento de las semillas, dándose este último precisamente cuando llegan períodos de lluvia y aumenta el volumen de las arcillas montmorilloníticas, ascendiendo las semillas enterradas hacia la superficie de las grietas abiertas en épocas de sequía. Además, los períodos de lluvia coinciden con las dos temporadas del año en que las temperaturas son más adecuadas para la germinación (Cuadro 4): en el período octubre-diciembre, cuando se produce la germinación más vigorosa que da lugar a una generación que florece durante el suave invierno de la región de Taza (MAIRE, 1965), y en el período marzo-mayo donde vuelve a surgir una segunda generación, de primavera, menos cuantiosa pero que resuelve la continuidad de la especie especialmente en los años en que hayan faltado las lluvias otoñales en la temporada anterior. Hemos visto esta generación florecida en el mes de junio en varias localidades (Fot. 4).

Por si todo lo dicho no fuera suficiente solución de escalonamiento, la semilla de rostros germina tanto a la luz como en la más absoluta oscuridad, con un espectro de temperaturas todavía más amplio que el de valvas, siempre y cuando las paredes carpelares de la porción estilar hayan resultado alteradas tras una cierta permanencia en el suelo. De cualquier manera y además, el ciclo vegetativo de la especie es bastante rápido, llegándose desde la germinación a la maduración de frutos en dos o tres meses.

En conclusión, la especie cuenta con unos eficaces sistemas de dispersión, no sólo en el espacio sino especialmente en el tiempo, que posibilitan su supervivencia y triunfo en un nicho ecológico libre de la competencia de otras especies, caracterizado por substratos extremadamente arcillosos, sometidos a intensa erosión y sin apenas edafogénesis, a la vez que a un clima de tipo mediterráneo seco en el que pueden faltar las lluvias otoñales o primaverales.

#### *Agradecimiento*

Los autores desean agradecer a D. Rafael Espejo los análisis de suelos que desinteresadamente ha realizado, a D. José Andrés Guerrero su colaboración en los trabajos de laboratorio, a D. Luis Ayerbe sus orientaciones metodológicas, a D. Helios Sáinz y D.<sup>a</sup> Margarita Costa su compañía y ayuda durante la exploración del área marroquí

estudiada, a D.<sup>a</sup> María Estrella Tortosa y D.<sup>a</sup> María Albacete las fotografías por ellas conseguidas en el microscopio de barrido, y especialmente a D. César Gómez-Campo por su ayuda y valiosos consejos, así como por algunos datos fenológicos y corológicos sobre *Feszia pterocarpa* que él nos ha facilitado.

#### BIBLIOGRAFÍA

- Bengoechea, G. y Gómez-Campo, C. — 1975 — Algunos caracteres de la semilla en la tribu Brassiceae — Anal. Inst. Bot. Cavanilles, 32: 793-841.
- García-Torres, L. — 1972 — Cultivo de tejidos vegetales «in vitro» — Monografías de la Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos (Madrid), 13: 1-57.
- Gómez-Campo, C. — 1972 — Preservation of West Mediterranean Members of the Cruciferous Tribe Brassiceae — Biol. Conserv., 4: 355-360.
- Maire, R. — 1965 — Flore de l'Afrique du Nord — Lechevalier, París, 12: 152-403.
- Vojtenko, V. F. — 1968 — Formi heterokarpii v semejstve Brassicaceae Burn. i ij evoliutsionnaia otsenka — Botanicheskyi Jurnal (Akademiia nauk SSSR), 53: 1428-1440.
- Vojtenko, V. F. — 1970 — Ėkologo-geograficheskyi i filogeneticheskyi analiz heterokarpii v predelaj semejstva krestotsvetnij — Biulleteni m. o. v. l. isp. prirodni otd. biologii, 75: 77-84.
- Vojtenko, V. F. — 1974 — Osnobnie cherti dispersii heterokarpij semennogo rasmnojeniiia — Boprosy biologii semennogo rasmnojeniiia (Institut imeni i. n. Ulianove), 3: 67-90.

Departamento de Biología y Fisiología Vegetal  
Escuela T. S. de Ingenieros Agrónomos  
Universidad Politécnica  
Madrid