

Biología y estrategias de
conservación de
Anthemis chrysantha
(manzanilla de Escombreras)



**Biología y estrategias
de conservación
de *Anthemis chrysantha*
(manzanilla de Escombreras)**

*María José Vicente Colomer
Mayra Aguado López
Juan José Martínez Sánchez
José Antonio Franco Leemhuis
Encarnación Conesa Gallego
Sebastián Bañón Arias*

(Universidad Politécnica de Cartagena)

"Biología y estrategias de conservación de *Anthemis chrysantha* (manzanilla de Escombreras)"

Esta publicación forma parte del material de divulgación del proyecto "Acciones para la conservación en el litoral de Murcia de la manzanilla de Escombreras (*Anthemis chrysantha*), una especie en peligro de extinción", llevado a cabo por la Escuela Técnica Superior de Ingeniería Agronómica de la Universidad Politécnica de Cartagena, con el apoyo de la Fundación Biodiversidad, del Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, y de la Autoridad Portuaria de Cartagena.

Los estudios sobre la biología de *Anthemis chrysantha* llevados a cabo por los autores desde 2006 hasta 2010 fueron financiados por la Comunidad Autónoma de la Región de Murcia.

Autores

María José Vicente Colomer
Mayra Aguado López
Juan José Martínez Sánchez
José Antonio Franco Leemhuis
Encarnación Conesa Gallego
Sebastián Bañón Arias

(Universidad Politécnica de Cartagena)

Fotografías

**Archivo Grupo de Investigación
"Hortofloricultura Mediterránea"
Mayra Aguado López
Francisco Alcalde Acién**

Maquetación
BIOvisual, S.L.

Imprime
BIOvisual, S.L.

D.L.: **MU 1266-2015**

I.S.B.N.: **978-84-608-3605-6**

Con el apoyo de:



Índice



Prólogo	7	7.- Diversidad y estructura genética de las poblaciones españolas.....	67
1.- Situación de amenaza de <i>Anthemis chrysantha</i> e interés por su conservación.....	9	7.1.- Diversidad genética dentro de las poblaciones	70
2.- Sistemática de la especie.....	16	7.2.- Estructura genética de las poblaciones	71
3.- Concepto geográfico y geológico de las poblaciones españolas	18	8.- Estrategias para la conservación de <i>Anthemis chrysantha</i>	74
4.- Bioclimatología del litoral de Cartagena.....	22	8.1.- Conservación <i>in situ</i>	74
5.- Flora y vegetación del litoral de Cartagena: aspectos fitogeográficos y fitosociológicos.....	26	8.1.1.- Primeras introducciones	75
6.- Biología de <i>Anthemis chrysantha</i> ...	34	8.1.2.- Introducciones promovidas por la Fundación Biodiversidad, del Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, y la Autoridad Portuaria de Cartagena.....	79
6.1.- Descripción de la especie y ciclo de vida	34	8.2.- Conservación <i>ex situ</i>	86
6.2.- Dinámica poblacional.....	37	Bibliografía.....	92
6.3.- Heteromorfismo de aquenios.....	41		
6.3.1.- Caracterización morfológica	42		
6.3.2.- Caracterización anatómica	42		
6.4.- Mecanismos de dispersión: banco aéreo de semillas	45		
6.5.- Comportamiento germinativo.....	53		
6.6.- El papel del banco edáfico de semillas	57		

Prólogo



Cuando me he puesto a reflexionar sobre lo que podía o debía decir en estas líneas preliminares, no he podido encontrar otra razón más importante que el afecto para justificar el encargo de escribir unas palabras que precedan a este extraordinario libro. Aunque en estos momentos tenga la responsabilidad de gestionar la biodiversidad regional, incluida la flora protegida, ni mi posición en la jerarquía administrativa, ni mis conocimientos botánicos, motivarían suficientemente esta misión si no mediase una amistad de años con algunos de los autores.

La obra que ahora ve la luz en el marco del proyecto “Acciones para la conservación en el litoral de Murcia de la manzanilla de Escombreras (*Anthemis chrysantha*), una especie en peligro de extinción”, continúa la línea de trabajo iniciada hace tiempo por el Grupo de Investigación de Hortofloricultura Mediterránea de la Universidad Politécnica de Cartagena y que tan interesantes resultados está ofreciendo.

Se trata de investigaciones aplicadas dirigidas a la recuperación de especies de flora en peligro de extinción de la comarca de Cartagena, que incluyen tanto la producción de plántulas como su introducción en las áreas de presencia preexistente o en otras nuevas para garantizar la supervivencia y conectividad de las poblaciones. Y a estas acciones suman actividades de divulgación, como esta publicación, y de educación ambiental con el fin de dinamizar las poblaciones locales y potenciar la vinculación de sus habitantes a las especies protegidas autóctonas y a sus valores paisajísticos.

Precisamente esto es lo que diferencia a este grupo de investigación de otros: su compromiso con la conservación de las especies, con la tierra en la que viven y desarrollan su función docente e investigadora y, sobre todo, con sus vecinos. Un ejemplo paradigmático de esta línea de actuación es el trabajo de recuperación realizado al amparo de un Proyecto Europeo LIFE con *Astragalus nitidiflorus* o Garbancillo de Tallante, que ha conducido incluso a su declaración como planta del año 2016 por una prestigiosa Web dedicada a la naturaleza.

Anthemis chrysantha, conocida como manzanilla de Escombreras, especie objeto de este proyecto financiado con el apoyo de la Fundación Biodiversidad, del Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, y de la Autoridad Portuaria de Cartagena, es un endemismo iberoafricano de hábitat costero presente tan solo en el norte de Argelia y en Cartagena (Murcia).

Su singularidad radica no sólo en su escasez y su riesgo de extinción, sino también en la belleza de su floración. La existencia de dos poblaciones naturales, con un área de ocupación total que apenas alcanza las dos hectáreas, una situada en la Isla de Escombreras y la otra en la Punta de La Azohía en uno de los extremos del golfo de Mazarrón (ambas poblaciones, aunque con un alto número de individuos -en torno a 12.000 y 40.000, respectivamente- muy limitadas en términos de extensión, con áreas de alrededor de 1,5 y 0,5 hectáreas respectivamente), representa un reto para la conservación in situ porque con el esfuerzo realizado por este equipo científico la conservación ex situ está garantizada. Este es otro de los grandes éxitos de este equipo de investigación, su capacidad científico-tecnológica para reproducir in vitro -por difícil que parezca- cualquier tipo de planta silvestre.

El libro, enormemente práctico y escrito en un lenguaje sencillo y asequible a lectores no especialistas, lo cual no implica que no sea el resultado de investigaciones de gran profundidad y trascendencia científica, revisa la situación de la especie, su catalogación legal y científica, ubicación geográfica y ecosistémica, amenazas, biología, diversidad genética y poblacional, así como, lo que para los gestores resulta muy importante, las estrategias para la conservación.

Seguramente, sin haberlo pretendido del todo pues no era su objetivo principal, los autores han sentado las bases del futuro plan de recuperación de la especie, cuya aprobación constituye una obligación para la Administración Ambiental de la Región de Murcia.

Solo por este motivo, ya deberíamos reconocer que son acreedores de una deuda de gratitud casi imposible de saldar por nuestra parte, pero hay muchos más, entre los que podemos destacar su pasión por la naturaleza, su implicación en las cosas que hacen y la humildad con que las hacen, su contribución a la conservación de las especies de flora silvestre... Pero hay, sin embargo, otra razón que debe destacarse sobre todas las demás y que no puedo personalizar por no correr el riesgo de olvidar algún nombre; se trata no solo de su constante apoyo científico-institucional, sino también de su cooperación y ayuda desinteresada, que ha ido cristalizando con el tiempo en la consolidación de una inquebrantable amistad.

Juan Madrigal de Torres

Director de la Oficina de Impulso Socioeconómico del Medio Ambiente

Consejería de Agua, Agricultura y Medio Ambiente

1. Situación de amenaza de *Anthemis chrysantha* e interés por su conservación

Durante los últimos siglos, la influencia del ser humano ha contribuido en gran medida a que el ritmo al que desaparecen las especies vegetales alcance niveles alarmantes. La tasa de extinción se ha visto acelerada hasta valores de entre cien y mil veces la tasa natural (Ricketts et al., 2005), siendo difícil evaluar el impacto ecológico de la desaparición de tantas especies. Muchas otras se enfrentan en la actualidad a una creciente gama de amenazas, que va desde la fragmentación de su hábitat hasta presiones resultantes de la agricultura, silvicultura y expansión urbana. El cambio climático y la propagación de especies exóticas invasoras se convierten en problemas adicionales para especies cuya supervivencia pende ya de un hilo.

Tanto la alta tasa de desaparición de especies vegetales como el aumento de su nivel de amenaza hacen necesaria la adopción de programas de conservación que prevengan la pérdida de biodiversidad. El trabajo más importante en este sentido viene probablemente de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN), con la elaboración de su Lista

Roja. A este trabajo se une el esfuerzo de un gran número de científicos, incluyendo botánicos, taxónomos y ecólogos, que están trabajando para catalogar y describir la biología de especies vegetales en todo el mundo antes de que desaparezcan. Sin embargo, el material evaluado hasta ahora es solo una pequeña fracción de la biodiversidad existente y dista mucho de representar los conocimientos básicos necesarios (Escudero et al., 2002). Esta actividad es especialmente importante en las regiones que cuentan con una elevada diversidad biológica (con un número elevado de especies raras y comunes), los llamados puntos calientes de biodiversidad o hotspots, de manera que los mayores esfuerzos de conservación se están realizando en estas zonas. El objetivo es proporcionar un hábitat estable a largo plazo para tantas especies de plantas como sea posible. Para ello, es imprescindible educar a la población acerca de los valores intrínsecos, utilitarios y económicos de la biodiversidad y contar no solo con una legislación nacional que proteja el medio ambiente sino también con acuerdos internacionales que



Figura 1. *Anthemis chrysantha*, manzanilla de Escombreras, en floración.

establezcan marcos legales válidos para todos los países.

A nivel internacional, la Convención sobre Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Flora Silvestre y Fauna (CITES, 1975) prohíbe o limita el comercio de casi 28.000 especies de plantas raras en todo el mundo (Farnsworth, 2007) y, concretamente en Europa, el Convenio de Berna (1979) también trata sobre la Conservación de la Vida Silvestre y del Medio Natural (anexo I relativo a especies vegetales).

En España, a partir de la Ley 4/89 de Conservación de los Espacios Naturales y de la Flora y Fauna Silvestre y del Real Decreto 439/90, por el que se estableció

el Catálogo Nacional de Especies Amenazadas, las administraciones regionales se han visto obligadas a establecer planes de recuperación de especies amenazadas en sus respectivos ámbitos competenciales. Dicha ley fue derogada por la vigente Ley 42/2007 del Patrimonio Natural y de la Biodiversidad, que actualiza las herramientas y estrategias para la conservación de la biodiversidad. En el ámbito regional, Murcia cuenta desde el año 2003 con el Catálogo Regional de Flora Silvestre Protegida (Decreto 50/2003); en él se incluyen muchas especies que no se encuentran recogidas en el Catálogo Español de Especies Amenazadas.

En este contexto, investigadores de la Escuela de Ingeniería Agronómica de la Universidad Politécnica de Cartagena hemos estado estudiando desde el año 2006 la biología de algunas especies en peligro de extinción endémicas del sureste de España, entre ellas *Anthemis chrysantha* J. Gay (*Compositae*), conocida popularmente como manzanilla de Escombreras (Figura 1).

Anthemis chrysantha es un endemismo iberoafricano de hábitat costero presente tan solo en el norte de Argelia y en el sureste de España, en Cartagena (Murcia), siendo esta última localidad la única a nivel europeo. En Argelia se encuentra en la provincia de Mostaganem y en las Islas

Habibas y Kristel en la provincia de Orán (Battandier, 1988; Battandier y Trabut, 1902). En Cartagena, desde finales de los años 90 solo permanecen dos poblaciones naturales con un área de ocupación total que apenas alcanza las dos hectáreas. Una de las poblaciones se encuentra situada en la Isla de Escombreras (Figura 2), visible desde el puerto de la ciudad y de la que toma su nombre, y la otra en la Punta de La Azohía (Figura 3), en uno de los extremos del golfo de Mazarrón. Ambas poblaciones, aunque con un alto número de individuos (en torno a 12.000 y 40.000, respectivamente), son muy limitadas en términos de extensión, con áreas de alrededor de 1,5 y 0,5 hectáreas, res-



Figura 2. Isla de Escombreras, una de las dos localidades europeas donde crece *Anthemis chrysantha*.



Figura 3. Panorámica de La Punta de La Azohía, donde se encuentra la población más numerosa de *Anthemis chrysantha*.

pectivamente. Esta limitada distribución y su carácter endémico llevaron a la especie a ser clasificada inicialmente como *En Peligro* (Sánchez Gómez et al., 2002) y posteriormente como *En Peligro Crítico* (Sánchez Gómez et al., 2004) de acuerdo con las categorías de la UICN. Además, está catalogada como *En Peligro de Extinción* en el Catálogo Regional de Flora Silvestre Protegida de la Región de Murcia (Decreto 50/2003).

Las dos poblaciones cartageneras de la especie se encuentran dentro de zonas protegidas, y es que aproximadamente el 50% del territorio de la Región de Murcia cuenta con alguna figura de protección. Fruto de dos directivas europeas, la Directiva Aves y la Directiva Hábitats, se creó un entramado de espacios natu-

rales conocido como Red Natura 2000 que cuenta con dos tipos de espacios naturales: las Zonas de Especial Protección para las Aves (ZEPA) y los Lugares de Importancia Comunitaria (LIC). Así, el territorio regional posee 22 ZEPA y 50 LIC, además de 19 espacios que componen la Red de Espacios Naturales Protegidos y una gran cantidad de montes públicos. Concretamente, la población de La Punta de La Azohía se encuentra dentro del Espacio Natural Sierra de La Muela, Cabo Tiñoso y Roldán (Figura 4), en el que se pueden encontrar 11 tipos de hábitats de interés comunitario del anexo I de la Directiva Hábitats, siendo prioritario las zonas subestépicas de gramíneas y anuales (*Thero-brachypodietum*). Este Espacio ha sido designado ZEPA por las especies

halcón peregrino (*Falco peregrinus*) y búho real (*Bubo bubo*) y es LIC de la Red Natura 2000. Del mismo modo, la población de la Isla de Escombreras pertenece al Espacio Natural Islas e Islotes del Litoral Mediterráneo, dentro del cual hay cuatro tipos de hábitats comunitarios incluidos en el anexo I de la Directiva Hábitats, siendo LIC de la Red Natura 2000. Sin embargo, ambos espacios naturales están declarados sin figura de protección por la Ley 4/92 de Ordenación y Protección del Territorio de la Región de Murcia, si bien es cierto que la Orden de 15 de marzo de 2006 inició el procedimiento de aprobación del Plan de Ordenación de los Recursos Naturales de la Sierra de

la Muela, Cabo Tiñoso y Roldán (Murcia Natural, 2015).

Atendiendo a cada una de las poblaciones de *Anthemis chrysantha*, en la ficha de esta especie que aparece en el Atlas y Libro Rojo de la Flora Vascular Amenazada de España (Sánchez Gómez et al., 2004) se enumeran las principales amenazas específicas a las que se enfrenta. Así, comentan los autores de la ficha que en la Isla de Escombreras la principal amenaza es el exceso de nitrificación por la colonia de gaviotas nidificantes (*Larus cachinans*), así como la escasa distancia (decenas de metros) desde la isla al nuevo "macropuerto" de Escombreras que puede facilitar la entrada de especies de plantas invasoras o



Figura 4. Cabezo del Roldán visto desde la Muela con la Sierra de la Fausilla al fondo.



Figura 5. Ejemplares de *Anthemis chrysantha* de gran tamaño creciendo entre las fisuras de hormigón en la Isla de Escombreras.

más competitivas. Para la población de La Punta de La Azohía apuntan como principal amenaza el pisoteo de las plantas, pues la ladera donde crece la especie está dividida en dos por una senda muy transitada. No obstante, junto a estas amenazas se debe añadir la especulación urbanística para la población de La Azohía, ya que se encuentra muy próxima a las últimas casas del núcleo urbano. Además, en términos generales, también se deben considerar las sequías prolongadas y los desprendimientos de los acantilados por la erosión que causa la maresía, que pueden producirse en ambas poblaciones dada su geografía, y que sin duda constituyen una amenaza

para esta especie. Por otra parte, observaciones de campo demuestran que las plantas de *Anthemis chrysantha* que crecen en la Isla de Escombreras alcanzan un tamaño mucho mayor que las de la población de La Azohía, lo que implica un mayor éxito reproductivo, siendo probable que este hecho se deba al anteriormente mencionado exceso de nitrificación y este factor, lejos de ser una amenaza, sea una ventaja para la especie en la Isla de Escombreras (Figura 5).

Por todo ello, desde la Escuela Técnica Superior de Ingeniería Agronómica de la Universidad Politécnica de Cartagena se continúa trabajando en la recuperación de este endemismo amenazado. El conocimiento

acerca de la biología de la planta adquirido durante los últimos años, mediante estudios realizados por la propia universidad con el apoyo de la administración regional, será la base fundamental a la hora de llevar a cabo las medidas necesarias para la conservación de esta especie. Así, durante el año 2015 la Universidad Politécnica de Cartagena desarrolla el proyecto "Acciones para la conservación en el litoral de Murcia de la manzanilla de Escombreras (*Anthemis chrysantha*), una especie en peligro de extinción", que cuenta con el apoyo de la Fundación Biodiversidad, del Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, y de la Autoridad Portuaria de Cartagena. Este proyecto pretende aumentar el número de poblaciones viables de la especie en la costa de Cartagena con el objetivo de conectar ecológicamente las dos únicas poblaciones naturales que existen

en Europa, garantizando con ello la recuperación del estado poblacional y la disminución de la amenaza de extinción de esta especie. Entre las acciones del proyecto se encuentran acciones concretas para su conservación *in situ*, mediante la introducción de tres nuevas poblaciones de manzanilla en la costa de Cartagena: Cala del Bolete Grande, Punta de Aguilones y Algameca Chica; la producción de planta en vivero, necesaria para afrontar los trabajos de introducción de nuevas poblaciones; acciones para su conservación *ex situ*, a través de la recogida de semillas y almacenamiento en el Banco de Germoplasma de la Universidad Politécnica de Cartagena; así como acciones de concienciación social y promoción de su valor ecológico y del entorno en el que se desarrolla.

2. Sistemática de la especie

La familia de las compuestas (*Compositae* o *Asteraceae*) es una de las más extensas de las angiospermas, ya que cuenta con más especies descritas que cualquier otra familia de plantas: entre 24.000 y 30.000 según los distintos autores. Hay 1.100 géneros aceptados de esta familia (Heywood, 1977), pero se cree que existen entre 1.600 y 1.700 géneros distribuidos por todo el mundo excepto por la Antártida, particularmente en regiones semiáridas tropicales y subtropicales. Así, aproximadamente una de cada diez especies de plantas con flores pertenece a la familia de las compuestas.

Las compuestas se consideran como una familia monofilética (Funck, 2009), estando generalmente aceptado que constituyen una familia "natural" con límites bien establecidos y una uniformidad básica de la estructura floral impuesta a todos los miembros por la posesión común de caracteres tales como la agrupación de las flores en capítulos y las características especiales de los estambres y la corola (Zareh, 2005). Aunque la familia está bien definida, hay una gran variación entre sus miembros: la mayoría son arbustos perennes o subarbustos o hierbas rizomatosas perennes, pero también son frecuentes las hierbas anuales y bienales, creciendo

desde los bosques a los pastizales de alta elevación; sin embargo, son menos comunes en bosques tropicales húmedos y más comunes en áreas abiertas (Funck, 2009).

Anthemis L. (tribu *Anthemideae* Cass.) es el segundo género más extenso dentro de las compuestas, con más de 200 especies, siendo superado solo por el género *Artemisia* L., que cuenta con más de 500 especies (Oberprieler, 2001). El género *Anthemis* pertenece a la subfamilia *Asteroideae* y da nombre a la tribu *Anthemideae*, la cual agrupa 76 géneros y unas 1.200 especies, según Lisowski (1991), o bien 111 géneros con cerca de 1.800 especies según citas bibliográficas más actuales (Kubitzki, 2007). Distintos estudios sugieren que *Anthemis* pertenece a un clado de géneros predominantemente euroasiáticos y mediterráneos, compuesto por *Achillea* L., *Anacyclus* L., *Anthemis* L., *Matricaria* L., *Otanthus* Hoffmanns & Link., *Tanacetum* L. y *Tripeurospermum* Sch. Bip. (Francisco-Ortega et al., 1997; Watson et al., 2000; Oberprieler y Vogt, 2000).

El área geográfica donde se localiza el género *Anthemis* comprende la mayor parte de Eurasia occidental, la región del Mediterráneo y una pequeña parte de África oriental, pero el principal centro de diversidad se encuentra en el suroeste de



Figura 6. Fotografías de dos pliegos de *Anthemis chrysantha* J. Gay. Uno de ellos (A) pertenece al Herbario UPCT y es de un ejemplar recolectado en La Azohía por Martínez-Sánchez en 2007 (Aguado, 2012), mientras el otro (B) pertenece al Herbario del Museo de Historia Natural de París, y es de un ejemplar argelino recolectado en las Islas Habibas por Faure en 1934 y verificado por Oberprieler en 1997 (MNHN, 2015).

Asia, donde se concentran entre 150 y 210 especies de *Anthemis* descritas y todos los subgéneros y secciones actualmente aceptados han sido encontrados. Únicamente 62 especies de este género se distribuyen en Europa y tan solo 14 de ellas en la Península Ibérica, siendo una de estas últimas *Anthemis chrysantha*, un iberoafricanismo que solo crece en la costa noroeste de Argelia y en el sureste de España, en Cartagena (Murcia).

Entre los años 80 y 90 del siglo XX, dos autores, Fernandes (1983) y Oberprieler (1998), encontraron diferencias morfológicas entre el material español (Figura 6A) y argelino (Figura 6B). Posteriormente, Sánchez Gómez y colaboradores (2002),

tras el estudio del material de Cartagena y su comparación con material argelino, llegaron a la conclusión de que existen diferencias significativas suficientes como para reconocer al menos el rango de subespecie para las poblaciones españolas. Los ejemplares españoles se diferencian de los argelinos por presentar hojas generalmente más divididas, pedúnculos de los capítulos más largos (de hasta 6 cm), capítulos más grandes (de hasta 25 (30) mm de diámetro) y aquenios generalmente más largos y con corona más desarrollada. Por ello, estos autores citan al material español como *Anthemis chrysantha* subsp. *Jimenezii* (Pau) Sánchez Gómez M.A. Carrión & A. Hernández.

3. Contexto geográfico y geológico de las poblaciones españolas

La Península Ibérica abarca una extensión de 581.908 km² y cuenta con 5.800 km de costa, de los cuales 492.173 km² (el 84,7%) y 3.900 km, respectivamente, son territorio español (MECD, 2015). Claramente definida, la Península Ibérica constituye una unidad de características físicas similares, presentando una forma maciza y compacta y una complicada soldadura ístmica que, junto con su propio carácter peninsular y el hecho de ser uno de los extremos de Europa, han contribuido al aislamiento y la diferenciación de sus tierras. Sin embargo, la estratégica posición de la península, destacando sin duda su proximidad al continente africano, y su condición de nexo marino han influido en su evolución a todos los niveles. Así mismo, se trata de una de las regiones europeas con mayor riqueza de especies en muchos grupos taxonómicos (UNESCO, 1977) y la diversidad biológica que mantiene es muy alta en comparación con otros muchos paisajes del mundo (Pineda, 1997) debido a su peculiar historia biogeográfica, a la naturaleza de su clima mediterráneo y a su marcada heterogeneidad litológica con

suelos silíceos (más frecuentes en general en el oeste de la Península), calizos y arcillosos, estos últimos a veces con margas y yesos. Tampoco podemos olvidar el relieve de la Península Ibérica como factor que favorece la diversidad y como modelador del paisaje vegetal.

La Región de Murcia se sitúa en el sureste de la Península Ibérica, dentro del ámbito de las Sierras Béticas, ocupando una superficie relativamente pequeña (11.313 km²) que representa el 2,24% de la superficie nacional. No obstante, el territorio regional es singular por su gran variedad paisajística y en él se pueden observar grandes contrastes topográficos y diversos elementos de relieve. La mayor parte de la superficie regional se sitúa por debajo de los 600 m de altitud (el 65% del territorio); las superficies situadas entre el nivel del mar y los 200 m ocupan el 21,9% del territorio, las que están entre los 200 y 400 m alcanzan el 22,9% y las ubicadas entre los 400 y 600 m constituyen el 20,4%. Las superficies con altitudes comprendidas entre 600 y 800 m se reducen al 17%, y entre los 800 y 1.000 m al 9%.



Figura 7. Costa de Mazarrón vista desde la Torre de Santa Elena en la Punta de la Azohía.

Por encima de los 1.000 m y hasta alcanzar los 2.000 m la representación superficial es del 18,3% (Atlas Global de la Región de Murcia, 2015). En general, se trata de

una región bastante accidentada y con un diseño costero escarpado, aunque existen algunas zonas con líneas más suaves, como la costa de Mazarrón (Figura 7; Mas, 1986).



Figura 8. Panorámica del litoral de Cartagena, tomada desde Cala Salitrona en dirección Cartagena.



Figura 9. Rambla de Boletes, en la Sierra de la Muela.

En particular, entre La Azohía y La Punta de Aguilones, donde crece *Anthemis chrysantha*, la costa es muy accidentada (Figura 8), presentando acantilados de gran belleza y un reducido número de calas con playas formadas en la desembocadura de ramblas de gran envergadura (Figura 9). Se trata de una costa formada por calizas y dolomías del Triásico, pertenecientes al complejo Alpujarride, y en la que las playas están formadas por aluviones cuaternarios. La Isla de Escombreras, junto con las Islas de las Palomas y Terrosa, son estratigráficamente iguales a la costa (Murcia Natural, 2015).

Desde un punto de vista edáfico, las poblaciones cartageneras de *Anthemis chry-*

santha crecen en zonas con poco suelo (litosoles) e incluso, cuando la roca madre queda expuesta por la pérdida de suelo, se observan plantas en las fisuras de las rocas. Los resultados de un análisis de pH real y potencial, conductividad eléctrica (CE), carbonato cálcico (CaCO_3), fósforo (P) asimilable, nitrógeno (N) total, carbono orgánico (CO), proporción entre carbono y nitrógeno (C/N), porcentajes de arcilla, limo y arena y capacidad de intercambio catiónico (CIC) llevados a cabo en poblaciones de la especie (Aguado, 2012; Tabla 1) indican que los suelos son moderadamente alcalinos, no salinos, calcáreos, con un considerable contenido en fósforo asi-

milable (lo que implica que son bastante fértiles) y con un alto contenido en carbono, que afecta positivamente a la capacidad de intercambio catiónico, al nitrógeno total, a la relación carbono-nitrógeno y a

otras propiedades tales como la capacidad y actividad microbiológica. En cuanto a la proporción arcilla-limo-arena se trata de suelos de tipo medio, con textura franco arcillo arenosa.

Muestra	1	2	3	Media	Desviación
pH real	8,24	8,12	8,33	8,23	0,11
pH potencial	7,53	7,60	7,60	7,58	0,04
CE _{1:5} (dS.m ⁻¹)	0,54	0,37	0,50	0,47	0,09
CaCO ₃ (%)	34,33	32,37	39,07	35,25	3,44
P asimilable (mgP.kg ⁻¹)	39,6	33,1	38,9	37,19	3,59
N Total (g.kg ⁻¹)	2,46	2,11	1,98	2,19	0,25
CO (g.kg ⁻¹)	36,21	51,27	65,23	50,90	14,51
C/N	14,73	24,24	32,89	23,95	9,08
Arcilla (%)	23,45	24,52	13,52	20,50	6,07
Limo (%)	29,84	26,91	22,06	26,27	3,93
Arena (%)	46,71	48,57	64,42	53,23	9,73
CIC (mEq.100 g ⁻¹)	15,80	12,80	46,90	24,17	18,88

*Tabla 1. Características de tres muestras representativas de suelo donde se localiza la población natural de *Anthemis chrysantha* en La Azohía (Aguado, 2012).*

4. Bioclimatología del litoral de Cartagena

La bioclimatología es la disciplina que estudia la influencia del clima en la distribución de las plantas y las comunidades vegetales en las que se integran, siendo fundamentales para esta distribución los valores numéricos de la temperatura y de la precipitación.

La principal característica del clima mediterráneo es la existencia de un verano seco, pero en general se caracteriza por precipitaciones escasas e irregulares, que suelen producirse en forma de chubascos más o menos violentos. El clima mediterráneo presenta variaciones, de modo que se puede diferenciar entre mediterráneo continental o de interior, marítimo o costero y subdesértico o estepario. Por otra parte, según los intervalos de precipitación se puede establecer también una división por ombrotipos. Así, se habla de ombrotipo árido cuando la precipitación es inferior a los 200 mm anuales, semiárido cuando la precipitación oscila entre los 200-350 mm anuales, de ombrotipo seco en un rango de 350-600 mm, de ombrotipo subhúmedo entre los 600-1.000 mm, de ombrotipo húmedo cuando oscila entre los 1.000-1.600 mm y de hiperhúmedo cuando se superan los 1.600 mm.

La mayor parte de la Región de Murcia presenta las características del clima mediterráneo con ombrotipo semiárido, pues en él se incluye la práctica totalidad de la mitad sur provincial y el eje del Segura penetrando hacia el interior, llegando a ocupar más de la mitad del territorio regional (Figura 10). Éste es uno de los ombrotipos que recibe menos precipitación, por lo que el único tipo de formación arbórea que se puede encontrar en él es el pinar de pino carrasco (*Pinus halepensis*). En la franja costera, con temperaturas muy benignas y libre de heladas, son típicos del semiárido los cornicales (*Periploca angustifolia*), palmitares (*Chamaerops humilis*), lentiscales (*Pistacia lentiscus*) y coscojares (*Quercus coccifera*; Carrillo et al., 2010). Con diferencias entre años, la precipitación es baja en toda la Región, aproximadamente de 300 a 350 mm anuales, pero con frecuencia concentrada en periodos como primavera (abril) y otoño (octubre) y veranos predominantemente secos. Con respecto a la temperatura, la Región de Murcia presenta una media anual de 18°C, con veranos calurosos (máximos absolutos de 40°C) e inviernos suaves (11°C de temperatura media en enero y diciembre). La

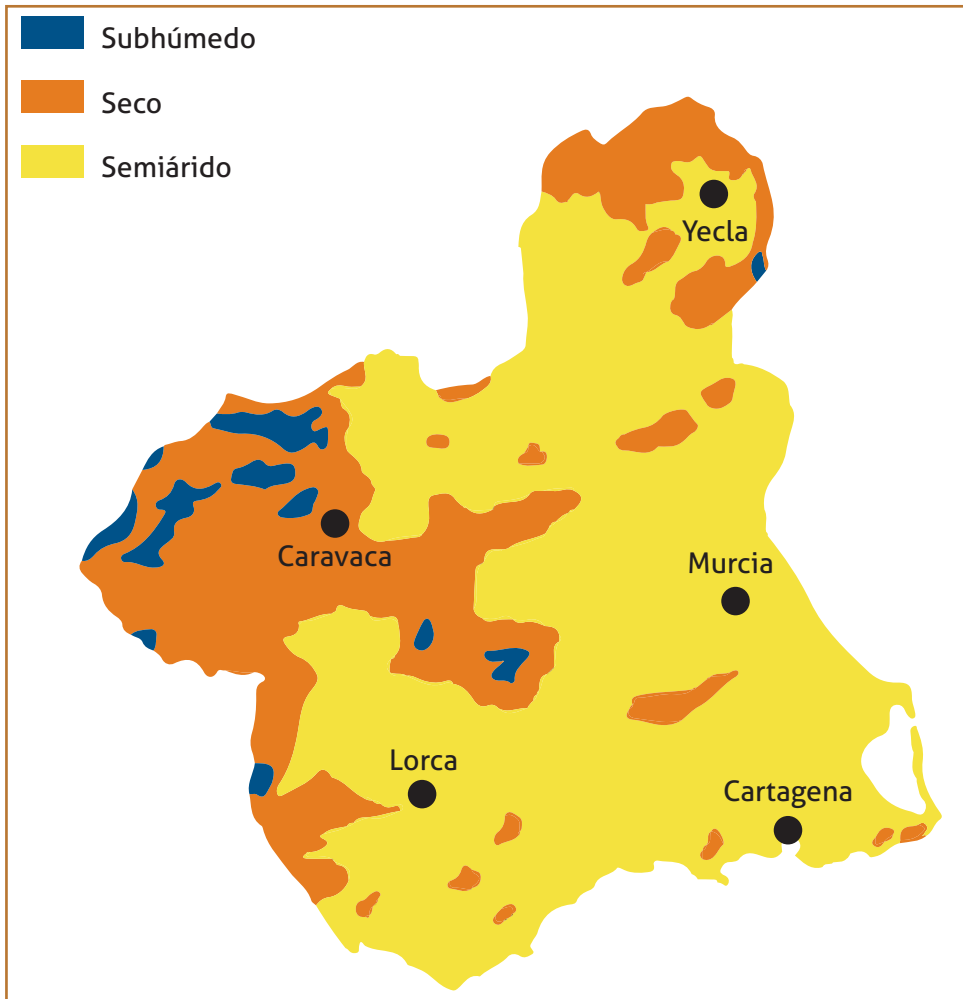


Figura 10. Ombrotipos del clima mediterráneo existentes en la Región de Murcia. Tomado de Guerra y colaboradores (2015).

influencia marina hace que la costa cartagenera tenga unas temperaturas estivales inferiores a la media de la región y unas temperaturas invernales algo más suaves.

Las distintas formaciones vegetales que aparecen en un territorio dado entre determinadas altitudes son los llamados pisos de vegetación y los rangos termoclimáti-

cos que los determinan se denominan pisos bioclimáticos, que a su vez se pueden dividir en horizontes. La Región de Murcia cuenta con una gran variedad de ambientes, por lo que se pueden reconocer la mayoría de los pisos bioclimáticos (Figura 11) que aparecen en la Región Mediterránea: horizonte inferior del piso termomediterráneo.

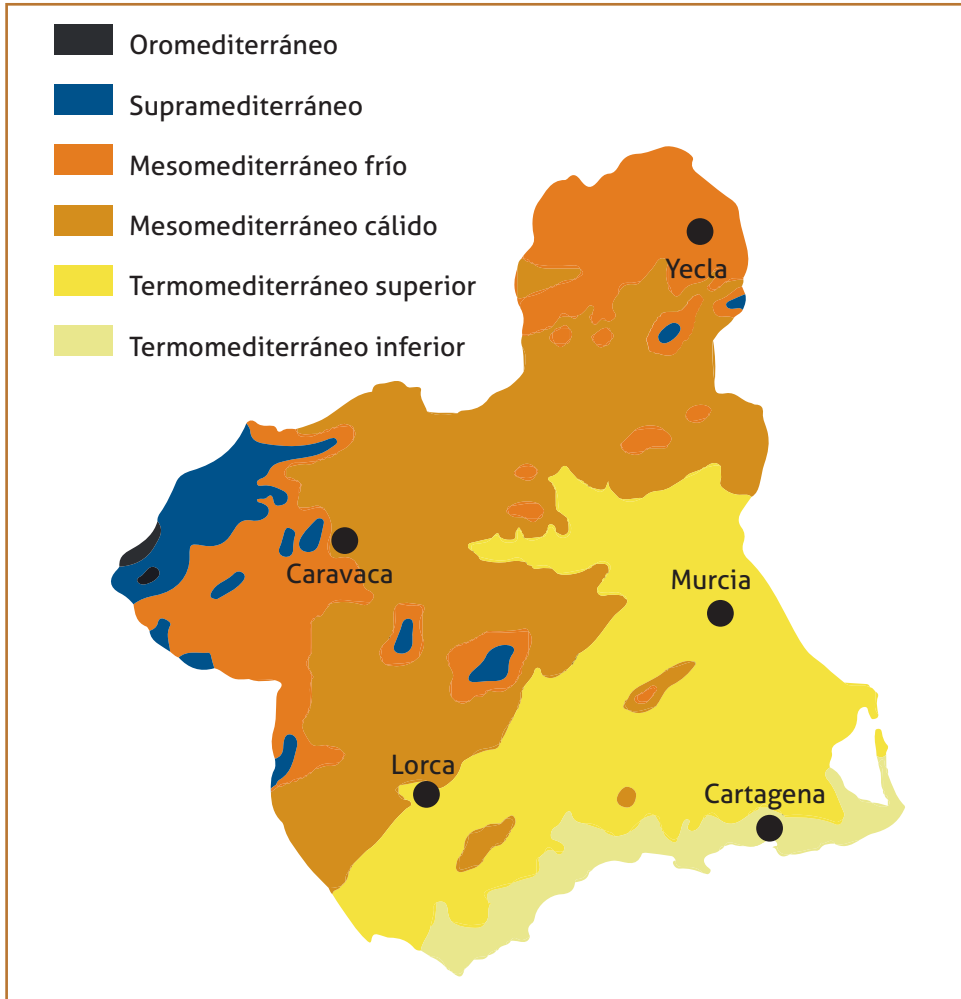


Figura 11. Pisos de vegetación de la Región de Murcia. Tomado de Guerra y colaboradores (2015).

rráneo (una estrecha banda cerca del mar y, puntualmente, algunas zonas interiores, en el cual las heladas son improbables), termomediterráneo superior (en cotas bajas hasta 300-400 m de altitud, muy extendido por el tercio sur regional, pudiendo penetrar hacia el interior a través de las depresiones que forman la cuenca de los

ríos), mesomediterráneo (generalizado por encima de los 400 m de altitud, llegando hasta los 1000-1300 m), supramediterráneo (se da sobre todo por el noroeste regional) y oromediterráneo (ciertas áreas cumbreñas, por encima de los 1.700 m). Existe un sexto piso de vegetación dentro de la Región Mediterránea, el crioromedi-



Figura 12. Ejemplar de cornical (*Periploca angustifolia*), detalle de la flor y el fruto.

terráneo, pero en toda la Península Ibérica solo se presenta en Sierra Nevada, por encima de los 2.700-3.000 m (Alcaraz et al., 2008).

Desde Cala Reona (Cartagena) hasta Águilas (límite con la provincia de Almería), franja costera en la que quedan comprendidas las áreas de ocupación de *Anthemis chrysantha*, se da el piso bioclimático termomediterráneo inferior, también llamado inframediterráneo o litoral según Alcaraz y colaboradores (2008). Corresponde a la zona libre de heladas, por lo que suele ser más propio de orientaciones sur donde, además, los vientos marinos amortiguan las oscilaciones térmicas, por lo que nunca se alcanzan temperaturas extremadamente cálidas o frías. En general, ocupa zonas

áridas con matorrales abiertos y espartizales. La vegetación resultante es generalmente bastante abierta, destacando entre las especies más típicas de la zona los cornicales (*Periploca angustifolia*; Figura 12), artos (*Launaea arborescens*), *Enneapogon persicus*, *Lycium intricatum*, *Teucrium lanigerum* y la propia *Anthemis chrysantha*. Además de los cornicales y los tomillares, los espartizales están muy extendidos en estas zonas, por lo que el paisaje vegetal del piso litoral se observa en muchas ocasiones con el tono amarillento del esparto (*Stipa tenacissima*), salpicado por las masas verde oscuro del cornical (Alcaraz et al., 2008).

5. Flora y vegetación del litoral de Cartagena: aspectos fitogeográficos y fitosociológicos

La Región de Murcia está encuadrada en el ámbito territorial de la Cuenca Mediterránea, un punto caliente de diversidad vegetal en el mundo. En esta región del planeta se presentan cerca de 25.000 especies de plantas vasculares, valor que representa algo menos del 10% de la fitodiversidad mundial. En la España peninsular y balear se estima que existen unas 8.000 especies de plantas vasculares, de las que 1.950 especies se encuentran en la Región de Murcia. Para comparar la diversidad específica entre territorios se suele emplear un índice especies/área, que suele denominarse riqueza areal. La Cuenca Mediterránea presenta una riqueza areal de 1,1 especies por cada 100 kilómetros cuadrados, la Península Ibérica 1,6 y la Región de Murcia 17,7. Aunque la interpretación de esta comparación debe limitarse por el efecto de la escala, queda de manifiesto que el territorio murciano supone una discontinuidad positiva para la biodiversidad.

Las causas de esta elevada diversidad tienen un factor físico por la existencia de

un rango altitudinal de algo más de 2.000 m en el que aparecen zonas prácticamente sin heladas y otras donde éstas son muy frecuentes, así como un rango de unos 400 mm de precipitación anual y una compleja orografía que condicionan los diferentes microclimas existentes. Además, existe una gran diversidad de materiales litológicos que origina, por diferentes factores, la rica tipología edáfica murciana. Por último, tendremos también un factor estocástico e histórico (Martínez-Sánchez et al, 2008).

No obstante, los grandes grupos de plantas vasculares tienen una representación muy desigual en la región murciana. Las plantas con flores (angiospermas) abarcan prácticamente toda la flora vascular, con más de 1.900 especies de las que más de 1.500 son dicotiledóneas, frente a tan solo 22 especies de gimnospermas presentes en la región. Más del 50% de la flora murciana se engloba en 8 familias, siendo la familia de las compuestas la que tiene mayor número de representantes, con 255 especies y subespecies (11,5%), seguida



Figura 13. Jara de Cartagena (*Cistus heterophyllus* subsp. *carthaginensis*), detalle de la flor.

de gramíneas (180 especies; 9,2%), leguminosas (163 especies; 8,8%), labiadas (102 especies; 5,2%), cariofiláceas (101 especies; 5,2%) y crucíferas (100 especies; 5,1%). En el rango de género destacan *Silene*, con 29 especies, *Teucrium* con 27 y *Centaurea* con 22 (Atlas Global de Murcia, 2015). En esta región se dan numerosas especies con un pequeño rango geográfico, el llamado, aunque de manera no rigurosa, componente endémico. Dentro de este componente endémico la mayoría son elementos de distribución ibérica (19%) como *Ferula loscosii* y elementos iberoafricanos (12,7%), algunos de los cuales presentan en Murcia la única población ibérica, como la propia manzanilla de Escombreras (*Anthemis chrysantha*)

y el araar (*Tetraclinis articulata*) o la jara de Cartagena (*Cistus heterophyllus* subsp. *carthaginensis*; Figura 13), con tan solo un individuo no reproductivo localizado fuera de la región, en la provincia de Valencia. Otras 5 especies son estrictamente exclusivas de la Región de Murcia: *Teucrium terciae*, *Limonium album*, *Astragalus nitidiflorus*; Figura 14), *Limonium carthaginense* y *Teucrium carthaginense*, siendo los tres últimos endemismos exclusivos de Cartagena (Martínez-Sánchez et al, 2008).



Figura 14. Garbancillo de Tallante (*Astragalus nitidiflorus*), detalle de la inflorescencia.

Haciendo uso de criterios florísticos o geográficos es posible realizar otra división del territorio que no sea la tradicionalmente administrativa. La fitogeografía es la rama de la geografía que estudia la distribución de las plantas sobre la superficie de la Tierra, según la cual las zonas caracterizadas por tener un determinado componente de flora pueden ser delimitadas en lo que se conoce como provincias florísticas. Así, varias provincias florísticas que comparten parte de su flora pueden constituir una región florística y, de manera similar, varias regiones florísticas pueden compartir elementos de la flora y agruparse para formar un reino florístico. La Región de Murcia, como el resto de España, pertenece al Reino Holártico,

participando de la Región Mediterránea, subregión Mediterránea-Occidental. De las diversas provincias florísticas reconocidas en la actualidad, en la Región de Murcia se encuentran la Bética, la Murciano-Almeriense, la Mediterránea-Ibérica-Central y la Catalano-Provenzal-Balear. Desde el rango de provincia se pasa al de subprovincia, sector, subsector y superdistrito (Alcaraz et al., 2008). Considerando esta división, la costa de Cartagena pertenece a la provincia Murciano-Almeriense, al sector Almeriense, al subsector Almeriense-Oriental y al superdistrito Sierra de Cartagena. El sector Almeriense se caracteriza por presentar en sus zonas litorales el piso litoral desértico y por ser uno de los más ricos en endemismos propios y elementos

iberomagrebíes únicos en el continente europeo. El subsector Almeriense-Oriental está representado en la región con cinco superdistritos diferenciados por particularidades de su flora, vegetación y sistemas de hábitats; de ellos, la Sierra de Cartagena es un área muy peculiar, con numerosas especies y hábitats exclusivos (Alcaraz et al., 2008).

Desde el punto de vista fitosociológico, es decir, estudiando las agrupaciones de plantas, sus interacciones y su dependencia frente al medio, encontramos tres paisajes vegetales bien diferenciados en la Región de Murcia (Martínez-Sánchez et al, 2008). Por un lado están los paisajes áridos y las estepas salinas, territorios con una cu-

bierta vegetal escasa y dominados por matorrales gramínoideos de albardín o esparto y en los que también se pueden encontrar especies endémicas de Murcia y Almería como la escobilla (*Salsola genistoides*) y la boja negra (*Artemisia barrelieri*), o de distribución ibérica como *Anabasis hispanica*. En ellos, las comunidades gipsícolas, con preferencia por los suelos yesíferos, están bien caracterizadas por la presencia de especies exclusivas como zamarrillas (*Teucrium balthazaris*, *T. libanitis*), jarillas (*Helianthemum squamatum*) y otras (*Herniaria fruticosa*, *Santolina viscosa*, etc.). En este tipo de paisaje se encuadran también las ramblas, donde se instalan formaciones vegetales freatófilas subsalinas o toleran-



Figura 15. Adelfas (*Nerium oleander*) en la Rambla del Cabezo Negro, en la Sierra de la Muela.

tes a la salinidad, entre las que podemos destacar los adelfares (*Nerium oleander*; Figura 15), tarayales (*Tamarix africana*, *T. boveana*, *T. canariensis*) y carrizales (*Phragmites australis*).

Otra tipología de paisaje vegetal en la Región de Murcia es la originada en los espacios de alta y media montaña, que constituyen la principal reserva de ecosistemas forestales de la región y en los que aparecen matorrales de diverso porte y cobertura y, más raramente, bosques en el sentido clásico del término. En los matorrales mejor conservados dominan especies como la coscoja (*Quercus coccifera*), el lentisco, (*Pistacia lentiscus*; Figura 16), espinos negros (*Rhamnus lycioides*), enebros (*Juniperus oxycedrus* subsp. *oxycedrus*)

y otros vegetales denominados nobles, cuya alteración da lugar a formaciones de menos porte, más abiertas, como jarales (*Cistus*), romerales (*Rosmarinus officinalis*, *Cistus clusii*), tomillares y espartales, en función de los diferentes condicionantes ambientales de la zona. Entre los bosques propiamente dichos predomina el pinar de pino carrasco favorecido por la acción del hombre. En estos ambientes destacan, por su singularidad, los sabinares de sabina albar (*Juniperus thurifera*), los carrascales (*Pinus halepensis*), los bosques autóctonos de pino salgueño (*Pinus nigra* subsp. *clusiana*) y los jarales (*Cistus laurifolius* y *C. populifolius*).

Finalmente, en las sierras costeras y prelitorales de Murcia encontramos las



Figura 16. Ejemplar de lentisco (*Pistacia lentiscus*) con el Cabezo de la Fuente al fondo, en el Parque Regional de Calblanque, Monte de las Cenizas y Peña del Águila.

representaciones más genuinas del matorral mediterráneo de origen iberoafricano de toda Europa y en las que aparece *Anthemis chrysantha*, dentro del término de Cartagena. La vegetación en las sierras costeras, aún presentando un origen común, es diversa y responde al gradiente de aridez existente entre las porciones más occidentales y áridas de Águilas-Mazarrón (200 mm anuales de precipitación media) y las más orientales y algo lluviosas de Cartagena (300 mm) y Cabo de Palos (350 mm de precipitación). De hecho, cerca de este cabo aún se encuentran pequeños rodales de vegetación de gran valor como algunas manchas de encina (*Quercus ro-*

tundifolia) o brezo blanco (*Erica arborea*) conviviendo con matorrales como la aliaga (*Calicotome intermedia*), mientras que los pinares de pino carrasco (*Pinus halepensis*) son frecuentes en estas zonas, ocupando preferentemente las umbrías y vaguadas de las sierras. Estos carrascales aparecen acompañados de palmitos (*Chamaerops humilis*; Figura 17), lianas (*Rubia peregrina*, *Clematis flammula*, *Smilax aspera*, *Lonicera implexa*), adelfillas (*Bupleurum gibraltaricum*), etc. En las zonas más lluviosas, el paisaje se caracteriza por la presencia de un matorral esclerófilo con palmitos (*Chamaerops humilis*), lentiscos (*Pistacia lentiscus*), acebuches (*Olea europaea* var.



Figura 17. Ejemplares de palmito (*Chamaerops humilis*) en las inmediaciones del Barranco de Morteral, en la Sierra de la Muela.

sylvestris; Figura 18), bayón (*Osyris lanceolata*), escobones (*Ephedra fragilis*), espinos negros (*Rhamnus lycioides*, *R. oleoides*), algarrobos (*Ceratonia siliqua*), etc. Sin embargo, por la degradación resultado de la acción antrópica o por la presencia de factores ecológicos menos favorables (suelos poco evolucionados), se instalan espartizales (*Stipa tenacissima*). En ellos, abundan otras gramíneas como el lastón (*Brachypodium retusum*), *Dactylis hispanica*, *Avenula murcica*, etc., y geófitos como el ajo negro (*Allium melananthum*), y, entre los propios espartos suelen aparecer tomillares (*Thymus*, *Helianthemum*, *Teucrium*, etc.).

Además de estas formaciones, los cornicales de *Periploca angustifolia* (Figura 19) se presentan por toda la costa, habitando sustratos de distinta naturaleza, siempre y cuando estén orientados al mediodía y los suelos sean incipientes, formando matorrales claros, a veces dispersos, de cornical, bayón, lentisco y acebuche. En localidades de la sierra de Cartagena aparecen especies tan singulares como el araar o sabina mora (*Tetraclinis articulata*), formando pequeños bosquetes que son únicos en todo el continente europeo, y los artales (*Maytenus senegalensis* subsp. *europaeus*), que suelen convivir formando mosaicos con



Figura 18. Ejemplar de acebuche (*Olea europaea* var. *sylvestris*) en la Rambla de Bocaoria, en la Sierra de la Muela.



Figura 19. Plantas de *Anthemis chrysantha*, muy vistosas en plena floración, entre otras especies de su hábitat.

los cornicales, ocupando aquellas zonas de mayor profundidad y humedad. Esta comunidad está constituida por un matorral espinoso, más o menos denso, dominado por arto acompañado por arbustos como lentiscos, espinos negros o palmitos; por degradación, sin embargo, es sustituido por retamares espinosos de aliaga. Los mejores ejemplos se pueden localizar en la Peña del Águila, San Ginés de la Jara y en la Sierra de la Fausilla.

En este tipo de paisaje litoral es donde crece *Anthemis chrysantha* (Figura 19), concretamente en prados de especies anuales prácticamente monoespecíficos, en claros de matorrales y tomillares halonitrófilos.

Es una especie que se encuentra en ambientes soleados y con una gran influencia de la maresía, en litosuelos cercanos al mar y, más raramente, sobre arenas. Las principales especies que se encuentran junto a ella en este tipo de hábitat son: *Asteriscus maritimus*, *Ferula communis*, *Frankenia corymbosa*, *Limonium cossonianum*, *Lotus edulis*, *Lycium intricatum*, *Salsola oppositifolia*, *Mesembryanthemum nodiflorum*, *Sedum sediforme*, *Silene secundiflora* y *Sonchus tenerrimus* (Sánchez Gómez et al., 2004).

6. Biología de *Anthemis chrysantha*

6.1. Descripción de la especie y ciclo de vida

Anthemis chrysantha (Figura 20) es una planta anual de invierno que puede alcanzar hasta 30 cm de altura, posee hojas carnosas de color verde-grisáceo, ampliamente ovaladas, 1-2 pinnatisectas, con lóbulos obtusos o redondeados que presentan generalmente una forma oblonga e incluso obovada (Tutin et al., 1980). Como indica el mismo nombre de la familia a la que pertenece esta especie, sus flores se conocen como “flores compuestas”, es decir, inflorescencias compuestas por decenas de flores diminutas dispuestas

en un disco o capítulo floral. En el caso de *Anthemis chrysantha*, las inflorescencias tienen pedúnculos de hasta 6 cm de longitud y presentan unas 100-130 flores amarillas dispuestas en un disco bastante convexo, de forma hemisférica y redondeado en el ápice, con un diámetro de 12 a 25 mm. En todo el capítulo floral se disponen flores tubulares, hermafroditas, llamadas flósculos, excepto en la periferia, en la última fila basal, donde las flores son liguladas femeninas (Figura 21). El total de flores que presentan lígulas (estructura parecida a un pétalo) es de 8-10 flores por capítulo.



Figura 20. Ejemplar de *Anthemis chrysantha* en floración.



Figura 21. Detalle de un capítulo de *Anthemis chrysantha*: las flores tubulares ocupan todo el disco excepto la última fila basal que presenta flores liguladas.



Figura 22. Aquenios de *Anthemis chrysantha*: uno más alargado de color claro, casi blanco (izquierda) y otro marrón oscuro (derecha).

Su fruto se denomina aquenio (Figura 22), un tipo de fruto seco e indehisciente que se comporta biológicamente como una semilla, tiene forma obcónica y es de pequeño tamaño (menos de 2 mm de longitud y entre 0,15-0,30 mg de peso; Aguado et al. 2011). En el fruto se pueden observar diez costillas granulares y un borde denticulado, e incluso a veces un corto papus o vilano (0,3-0,5 mm de longitud; Tutin et al., 1980). Cada capítulo de *Anthemis chrysantha* contiene entre 100-130 aquenios dispuestos en 7-12 filas, con brácteas receptaculares

entre ellos que son más largas que los frutos (Aguado et al. 2011; Figura 23).

Atendiendo al ciclo de vida de esta planta anual de invierno (Figura 24), el periodo de emergencia comienza con las primeras lluvias otoñales que se producen en septiembre u octubre, dependiendo del año, y se prolonga hasta principios de primavera si las condiciones de humedad son favorables. Durante este período, la emergencia de las plántulas es gradual, ya que cada vez que se produce un episodio de lluvia los aquenios recién diseminados encuentran en el suelo



Figura 23. Corte longitudinal de un capítulo de *Anthemis chrysantha* en el que se observa la disposición de los aquenios entre las brácteas receptaculares, con aquenios más claros en las filas superiores del capítulo y aquenios más oscuros en las inferiores.

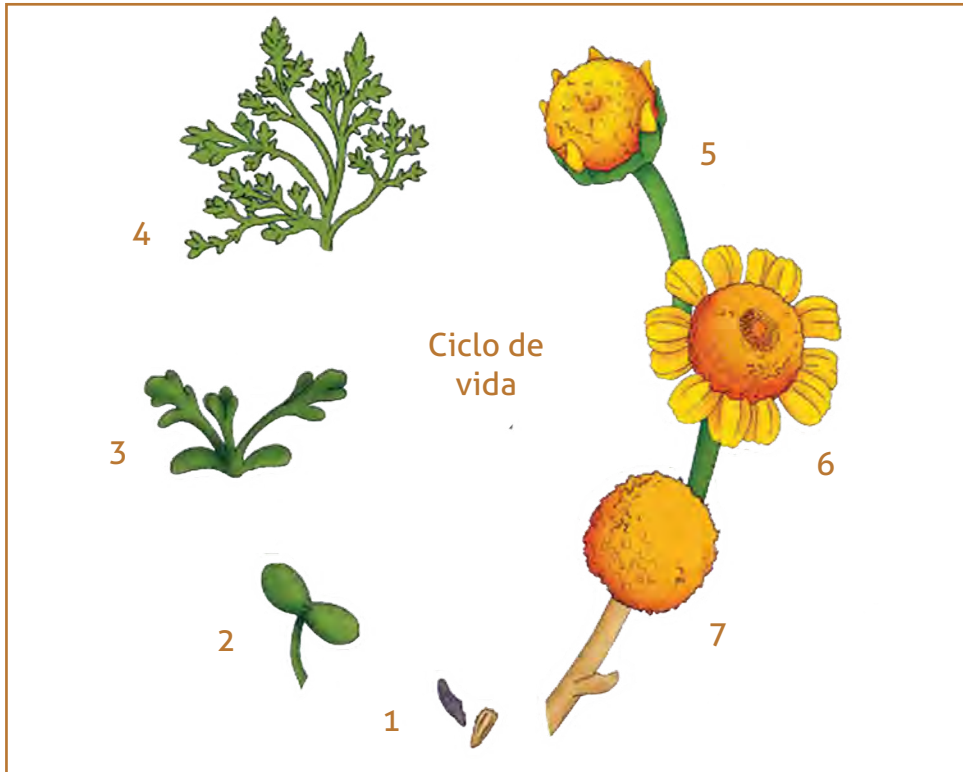


Figura 24. Ilustración del ciclo de vida de *Anthemis chrysantha* realizada por Alexandra Rubio Rosique.

la humedad necesaria para poder germinar (Figura 25). A primeros de marzo empieza el periodo de floración, que se prolonga hasta finales de mayo. El número de capítulos por planta oscila desde tan solo un capítulo, en las plantas de escaso desarrollo, hasta más de 300 en las plantas de gran tamaño. Los aquenios maduran mayoritariamente en el mes de junio, tras lo cual las plantas mueren con todas sus semillas maduras pero sin dispersarlas, permaneciendo los "esqueletos" de las plantas en el hábitat durante varios meses (Figura 26).

6.2. Dinámica poblacional

El ciclo de vida de *Anthemis chrysantha* está perfectamente adaptado al ambiente semiárido en el que crecen sus poblaciones, donde la distribución de las lluvias y su cantidad total anual influyen en la densidad de planta, en su supervivencia y, en definitiva, en la producción de aquenios, lo que da lugar a que las poblaciones de la especie estén sujetas a grandes fluctuaciones a lo largo del tiempo.

En un estudio de dinámica poblacional llevado a cabo desde el año 2006 hasta 2009 (Aguado et al., 2012a) se comprobó



Figura 25. Plántulas de *Anthemis chrysantha* en distintos estados de desarrollo.



Figura 26. Una vez la planta de *Anthemis chrysantha* ha fructificado se seca y su esqueleto permanece en el terreno durante varios meses.

Parámetros	Cohorte 2006	Cohorte 2007	Cohorte 2008	Cohorte 2009
Aquenios por capítulo	110,3±3,84	127,1±5,21	47,3±8,96	137,9±4,69
Capítulos por planta	8,6±0,52	2,4±0,09	1,4±0,05	3,1±0,11
Plantas por m ²	20,9±4,15	82,6±16,80	30,2±8,71	44,4±8,19
Aquenios en los capítulos por m ²	19.834,1±3.928,85	24.870,5±5.054,77	2.032,1±586,22	16.469,6±3.232,44

Tabla 2. Número de capítulos por planta, plantas por metro cuadrado y aquenios por metro cuadrado de *Anthemis chrysantha*, en la población de La Azohía (muestreos en junio), durante las cohortes 2006–2009 (Aguado et al., 2012a).

que el número de aquenios por capítulo, el número de capítulos por planta y la densidad de plantas fue variable con los años, lo que afectó a la producción final de aquenios en cada uno de los años estudiados (Tabla 2). Así, mientras en el año 2007 se alcanzaba la mayor producción de aquenios por metro cuadrado (cerca de 25.000), en 2008 la producción disminuía drásticamente hasta alcanzar apenas los 2.000 aquenios por metro cuadrado. La alta densidad de plantas y de aquenios en la cohorte de 2007 pudo explicarse por la alta producción en la cohorte anterior y por la distribución regular de las precipitaciones durante el ciclo de vida de esa cohorte (Figura 27B), tanto durante la temporada de crecimiento (otoño-invierno) como en el período de floración (febrero-abril). Sin embargo, aunque en la cohorte de 2008 la lluvia de otoño fue suficiente para el establecimiento de las plantas, la sequía ocurrida durante el periodo de floración (Figura 27C) provocó una alta tasa

de mortalidad de las plantas antes de que llegaran a fructificar, lo que disminuyó significativamente la densidad final de plantas y, por tanto, la producción de aquenios en la cohorte de 2008. Todo ello, además, condicionó el surgimiento de la siguiente generación. Estos resultados pusieron de manifiesto que las fluctuaciones de las poblaciones de esta especie están relacionadas con las variaciones interanuales de la precipitación media anual y de su distribución a lo largo del año.

Este estudio también mostró que el número de capítulos producido por una planta de *Anthemis chrysantha* depende de la densidad de plantas, como se ha observado en otras especies de compuestas (Ruiz de Clavijo y Jiménez, 1998), aunque en el caso de *Anthemis chrysantha* depende solo de un umbral muy alto de densidad de plantas. De hecho, únicamente en las cohortes de los años con buena precipitación, como por ejemplo en la cohorte de 2007, una densidad de plantas muy

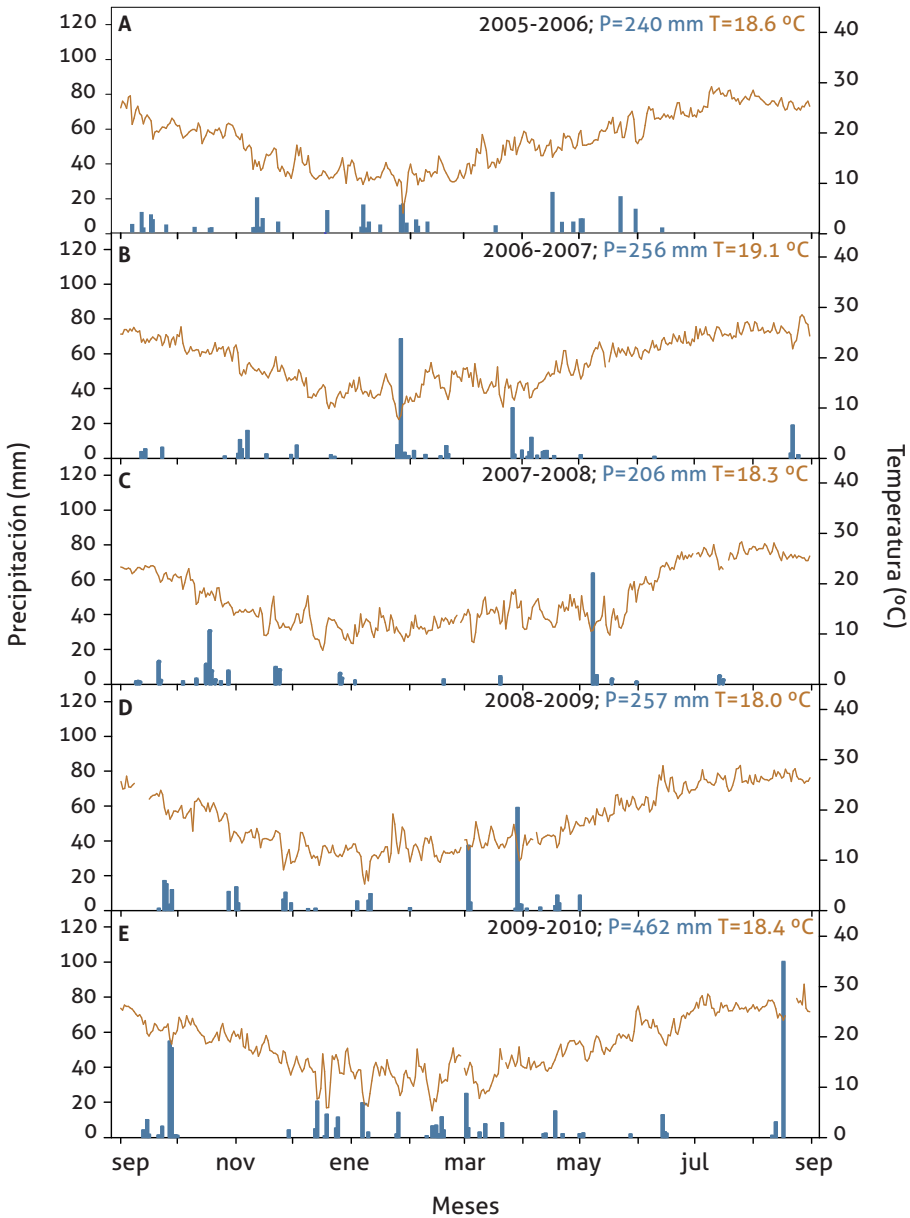


Figura 27. Precipitación (barras) y temperatura media (líneas) diarias de septiembre desde 2005 hasta agosto de 2006 (A), septiembre de 2006 a agosto de 2007 (B), septiembre de 2007 a agosto de 2008 (C), septiembre de 2008 a agosto de 2009 (D) y septiembre de 2009 a agosto de 2010 (E) en el área estudiada. P es la precipitación total y T es la temperatura media para cada periodo (Aguado et al., 2012b).

alta dio lugar a una baja producción de capítulos por planta (Tabla 2). No obstante, la densidad de plantas no es el único factor que afecta a la formación de los capítulos, ya que también influye la cantidad de precipitación anual y su distribución, fundamentalmente durante la primavera. De hecho, en la cohorte de 2008, en la que las lluvias de primavera fueron escasas, la densidad de plantas fue baja pero sin embargo las plantas produjeron pocos capítulos (Tabla 2). Con la excepción de los pobres resultados de la cohorte 2008, en el estudio se puede observar que la menor producción de capítulos por planta se ve compensada por un mayor número de plantas por metro cuadrado lo que, en definitiva, mantiene un cierto equilibrio en la producción de achenios año a año.

Las fluctuaciones de las poblaciones son un hecho que resulta común en especies de plantas anuales que crecen en hábitats impredecibles, donde la cantidad de agua disponible es muy variable espacial y temporalmente (Brown, 2002). Para aumentar el éxito reproductivo en este tipo de hábitats, es frecuente que las plantas desarrollen estrategias ecológicas que les permitan sobrevivir bajo un clima adverso. En el caso de *Anthemis chrysantha*, las plantas presentan distintas estrategias de supervivencia que afectan a diferentes aspectos de la biología reproductiva tales como la morfología y el comportamiento

germinativo de los achenios, los mecanismos de dispersión y la formación de bancos de semillas.

6.3. Heteromorfismo de achenios

Algunas especies, muchas de ellas de la familia de las compuestas, producen dos o más tipos de semillas o frutos dentro de una sola planta que difieren en la forma y en el tamaño. En el caso de *Anthemis chrysantha*, a simple vista apenas se detectan diferencias morfológicas entre los achenios, pero si se observan bajo un microscopio estereoscópico se pueden distinguir dos tipos de achenios (ver figura 22): unos alargados, casi blancos (achenios blancos de aquí en adelante), y otros de color marrón oscuro y de consistencia más dura que los primeros (en lo sucesivo achenios oscuros). Además, ambos tipos de achenios tienen una disposición diferente en el capítulo: en las filas de la parte superior se disponen los achenios blancos y en las filas de la base los oscuros (ver figura 23). Finalmente, la última línea basal del capítulo se compone de achenios procedentes de las flores liguladas (solo 8-10 por capítulo), que son similares a los achenios blancos pero frecuentemente están vacíos. El porcentaje de achenios blancos y oscuros en un capítulo es de alrededor del 70 y 30%, respectivamente (Aguado et al., 2011).

Características morfológicas	Aquenios		Semillas	
	Blancos	Oscuros	De aquenios blancos	De aquenios oscuros
Longitud del papus (mm)	0,36±0,02	0,50±0,03	-	-
Longitud (mm)	1,33±0,02	1,39±0,02	1,09±0,01	1,09±0,01
Anchura (mm)	0,68±0,01	0,75±0,02	0,48±0,01	0,50±0,01
Peso (mg)	0,142±0,004	0,313±0,012	0,110±0,002	0,116±0,003

Tabla 3. Características morfológicas de los dos tipos de aquenios y semillas de *Anthemis chrysantha* (Aguado et al., 2011).

6.3.1. Caracterización morfológica

Aunque el heteromorfismo de los aquenios de *Anthemis chrysantha* no resulta tan evidente como el de otras especies del mismo género, en *Anthemis chia* los aquenios difieren en la presencia o ausencia del ala (Imbert, 2002) y en *Anthemis arvensis* son de tamaño muy diferente (Baskin y Baskin, 1998), la caracterización morfológica de aquenios blancos y oscuros puso al descubierto algunas diferencias entre los dos tipos (Aguado et al., 2011a). Para la caracterización se seleccionaron al azar cincuenta aquenios de cada tipo y se obtuvieron los siguientes parámetros: peso del aquenio, longitud y anchura y longitud del papus. A continuación, en cada aquenio se retiró el pericarpio para determinar el peso, la longitud y anchura de la semilla. Los resultados obtenidos (Tabla 3) indicaron que los aquenios oscuros son más grandes y pesados,

con significancia estadística, que los aquenios blancos. Sin embargo, las semillas procedentes de los aquenios oscuros tan solo fueron más anchas que las semillas de los aquenios blancos, mostrando valores similares para el resto de los parámetros medidos.

6.3.2. Caracterización anatómica

Las diferencias entre los dos tipos de aquenios no son solo morfológicas, sino que también existen claras diferencias anatómicas entre ellos. Bajo un microscopio electrónico de barrido se puede observar que el pericarpio de los aquenios oscuros es más grueso y más fuerte que el de los aquenios blancos (Figuras 28 y 29), encontrando las diferencias más pronunciadas en la capa intermedia del mismo (mesocarpio). En los aquenios oscuros, el mesocarpio está formado por 2-3 filas externas de células escleróticas con paredes

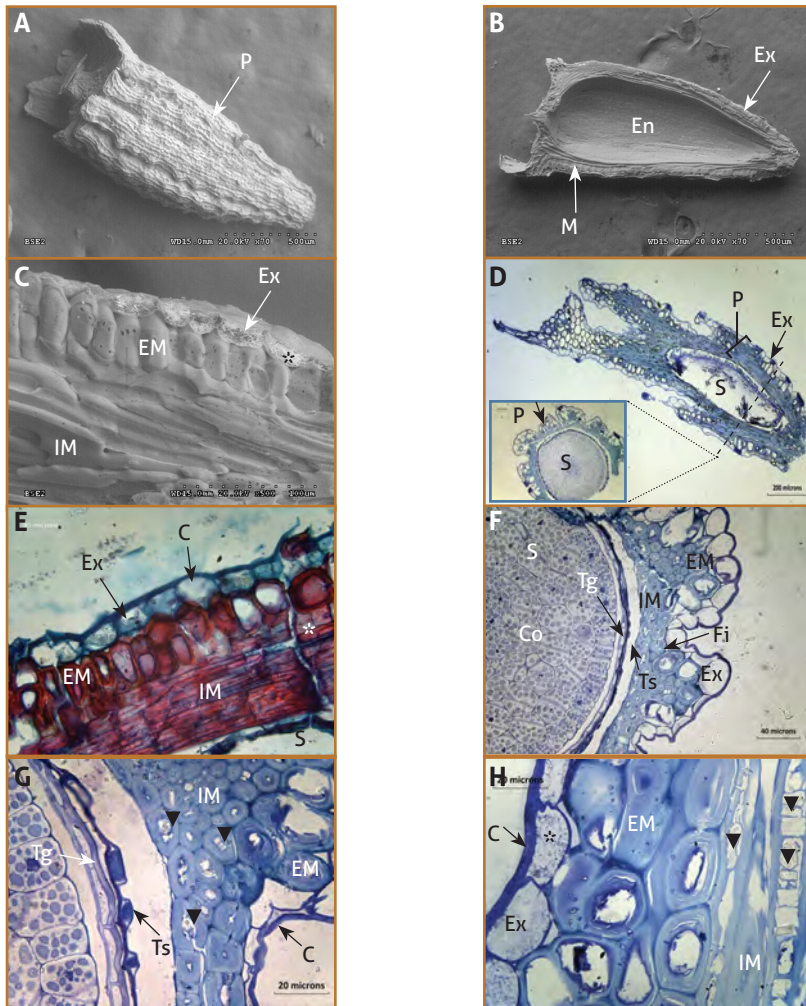


Figura 28. Aqueños oscuros de *Anthemis chrysantha* observados bajo un microscopio electrónico de barrido (en las micrografías A, B y C) y por microscopía de luz (en las micrografías D, E, F, G y H). A. Morfología externa del pericarpio que muestra las costillas y los espacios intercostales. B. Sección longitudinal. C. Sección longitudinal con detalle del pericarpio que muestra el exocarpio y el mesocarpio externo e interno. Los asteriscos indican microcristales en suspensión. D. Sección longitudinal. Caja: detalle de una sección transversal. Ambas secciones teñidas con azul de toluidina. E. Sección longitudinal teñida con safranina-verde rápido. Los asteriscos indican microcristales en suspensión. F. Sección transversal teñida con azul de toluidina, se observan el mesocarpio externo e interno en las costillas y en los espacios intercostales. G. Sección transversal teñida con azul de toluidina. La punta flecha muestra cristales en forma de cubo. H. Sección longitudinal del pericarpio teñida con azul de toluidina. Los asteriscos indican microcristales en suspensión. La punta de flecha muestra cristales en forma de cubo situados en filas a lo largo de la célula. Abreviaturas: P, pericarpio; Ex, exocarpio; M, mesocarpio; EM, mesocarpio externo; IM, mesocarpio interno; En, endocarpio; Fi, fibras (esclerenquima); S, semilla; TS, testa; TG, tegumento; C, cutícula; ES, espacios intercelulares; TR, traqueidas; Co, células cotiledón (Aguado et al., 2011).

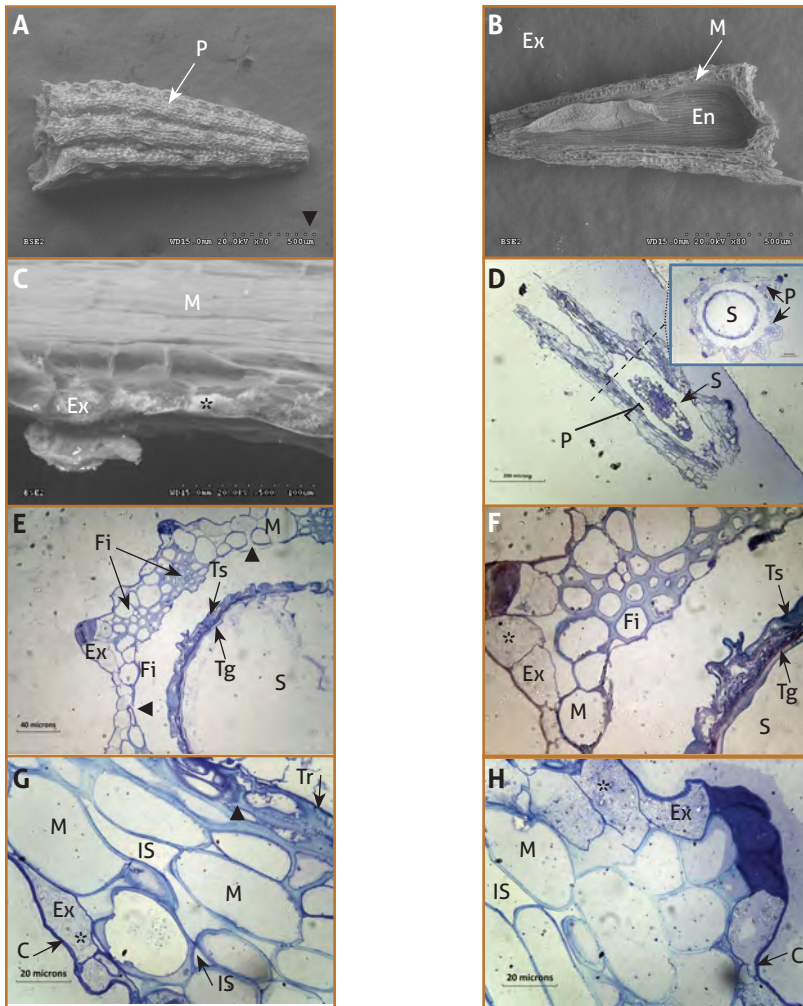


Figura 29. Aqueños blancos de *Anthemis chrysantha* observados bajo un microscopio electrónico de barrido (en las micrografías A, B y C) y por microscopía de luz (en las micrografías D, E, F, G y H). A. Morfología externa del pericarpio que muestra las costillas y los espacios intercostales. B. Sección longitudinal. C. Sección longitudinal con detalle del pericarpio que muestra el exocarpio y el mesocarpio. Los asteriscos indican microcristales en suspensión. D. Sección longitudinal. Caja: detalle de una sección transversal. Ambas secciones teñidas con azul de toluidina. E. Sección transversal teñida con azul de toluidina. La punta de flecha negra muestra los espacios intercostales. F. Sección transversal teñida con azul de toluidina con detalle de una costilla. G. Sección longitudinal del pericarpio teñida con azul de toluidina. Los asteriscos indican microcristales en suspensión. H. Sección longitudinal de una costilla teñida con azul de toluidina. Los asteriscos indican microcristales en suspensión. Abreviaturas: P, pericarpio; Ex, exocarpio; M, mesocarpio; EM, mesocarpio externo; IM, mesocarpio interno; En, endocarpio; Fi, fibras (esclerénquima); S, semilla; TS, testa; TG, tegumento; C, cutícula; ES, espacios intercelulares; TR, traqueidas (Aguado et al., 2011).

lignificadas de gran espesor y 8-10 filas internas de células con pocos espacios intercelulares (Figuras 28E y 28H); todo ello hace que esta capa intermedia del pericarpio esté altamente reforzada. Sin embargo, en el caso de los aquenios blancos el mesocarpio es mucho más delgado y tiene un solo tipo de células voluminosas que dejan espacios intercelulares (Figuras 29E y 29H; Aguado et al., 2011).

En general, en las compuestas la diferencia en el peso de los aquenios se debe principalmente a diferencias en el tamaño de las semillas, aunque en algunas especies la diferencia también es debida a la estructura del pericarpio (Venable y Levin, 1985; Beneke et al., 1992; Imbert et al., 1999). Este es el caso de *Anthemis chrysantha* puesto que, al no haber diferencias significativas en el peso de las semillas de los aquenios blancos y oscuros (Tabla 3), podemos deducir que el mayor peso de los aquenios oscuros se debe a la estructura reforzada de su pericarpio, como se observa en las imágenes tomadas con microscopio electrónico de barrido (Figuras 28 y 29).

El heteromorfismo descrito en los aquenios de *Anthemis chrysantha* afecta a características tales como la capacidad de dispersión, la latencia de las semillas, la depredación, la germinabilidad y la competencia de las plántulas, como trataremos de describir en los sucesivos apartados.

6.4. Mecanismos de dispersión: banco aéreo de semillas

Ya se ha comentado en el ciclo de vida de la especie que los aquenios, una vez maduran en el mes de junio, no se dispersan sino que se mantienen protegidos durante los meses de verano en los capítulos secos de los esqueletos de las plantas muertas, constituyendo un banco aéreo de semillas (Figura 30). Esta estrategia reduce los riesgos ambientales a los que se pueden ver expuestas las semillas, pues generalmente, tras su dispersión, las semillas son cosechadas (Figura 31) y consumidas por insectos, aves y otros animales, muy activos en la época estival (Gutterman y Guinott, 1994).

El banco aéreo de *Anthemis chrysantha*, en años en los que la disponibilidad de agua no supone un factor limitante, puede llegar a contar con más de 24.000 aquenios por metro cuadrado contenidos en los capítulos de las plantas secas (ver tabla 2). Además, se trata de un banco aéreo transitorio de semillas, dado que el tiempo de retención de los aquenios en las plantas muertas es inferior a un año (Aguado et al., 2012a).

Transcurrido el verano, los aquenios de *Anthemis chrysantha* comienzan a dispersarse con las primeras lluvias de otoño. La dispersión de los aquenios se produce de manera gradual, con cada episodio de precipitación; las gotas de lluvia golpean



Figura 30. Plantas de *Anthemis chrysantha* en el mes de junio, cuando ha concluido la fructificación y las plantas mueren tras completar su ciclo de vida.



Figura 31. Detalle de los capítulos secos de *Anthemis chrysantha*, de los que las hormigas intentan obtener los achenios protegidos dentro de ellos, consiguiéndolo en ocasiones.

las brácteas de los capítulos secos y cata-pultan los aquenios hacia el suelo. Esta es una forma especial de dispersión por medio del agua (hidrocoria) que se denomina ombrohidrocoria. De hecho, la estructura del esqueleto de las plantas secas indica una adaptación para la dispersión por ombrohidrocoria: capítulos secos y endurecidos, que están en posición boca arriba, al final de largos pedúnculos, con los aquenios protegidos por brácteas receptaculares (éstas dificultan la puesta en libertad de los aquenios por gravedad o viento, pero pueden catapultarlos cuando son golpeadas por las gotas de lluvia). La ombrohidrocoria es común en plantas que habitan zonas áridas, donde la lluvia tiene un papel determinante para la vida vegetal (Gutterman, 1990).

A pesar de que inicialmente se puede pensar que el papus es una estructura que favorece la dispersión de las diásporas por el viento a grandes distancias (Llorens et al., 2009), hemos comprobado que el viento no es uno de los principa-

les agentes de dispersión primaria de los aquenios de *Anthemis chrysantha* y es probable que tampoco tenga importancia en la dispersión secundaria (Aguado et al., 2012a). De hecho, los aquenios de esta especie no tienen un papus adaptado a la estrategia de dispersión por el viento, como demuestra su corta longitud (ver apartado de morfología de los aquenios), como ocurre en otras especies de *Anthemis* (Gutterman, 1990; Chehregani y Mahanfar, 2007). Además, los aquenios son pequeños, lo cual reduce sus posibilidades de dispersión secundaria.

La principal época de dispersión de los aquenios es durante el otoño, disminuyendo la cantidad de aquenios del banco aéreo hasta casi en un 80% hacia el mes de diciembre (Tabla 4). Posteriormente, durante el invierno se reduce gradualmente el número de aquenios que se van dispersando desde los capítulos, puesto que la mayoría ya han sido liberados (de diciembre a marzo solo se dispersa entre el 3 y el 17% del banco aéreo inicial; Ta-

	Muestreos	Cohorte 2006	Cohorte 2007	Cohorte 2008	Cohorte 2009
Aquenios por capítulo	Junio	110,3±3,84	127,1±5,21	47,3±8,96	137,9±4,69
	Diciembre	18,6±3,17	24,2±3,94	15,4±2,42	26,1±4,57
	Marzo	3,2±1,33	20,0±2,68	7,0±1,65	6,9±1,30

Tabla 4. Contenido medio de aquenios por capítulo de *Anthemis chrysantha* en los meses de junio, diciembre y marzo, tras su dispersión progresiva por acción de la lluvia, en la población de La Azohía, durante las cohortes 2006–2009 (Aguado et al., 2012a).

bla 4). No obstante, en el mes de marzo, cuando una nueva cohorte de plantas ya está en flor, aún es posible observar algunos aquenios en los capítulos secos de la cohorte anterior (Figura 32).

El hecho de que la dispersión de los aquenios de *Anthemis chrysantha* se produzca de manera escalonada a lo largo del tiempo propicia que su germinación también sea gradual, a modo de pulsos coincidentes con los episodios de precipitación. De esta forma, queda garantizada la dispersión de los aquenios en un momento óptimo para germinar debido a la

humedad que van a encontrar en el suelo. Este tipo de germinación fraccionada es otra estrategia de esta singular especie que se ha observado también en especies anuales de zonas desérticas y que les permite persistir en entornos en los que la supervivencia varía enormemente año a año (Pake y Venable, 1996).

La cantidad de lluvia es un factor determinante en el número de aquenios de *Anthemis chrysantha* que se dispersan con cada episodio de lluvia (Aguado et al., 2012a). Aunque una cantidad mínima de lluvia es capaz de dispersar aquenios,



Figura 32. Esqueletos de plantas de *Anthemis chrysantha* varios meses después de su muerte, cuando, tras las lluvias de otoño e invierno, han dispersado la práctica totalidad de sus aquenios.

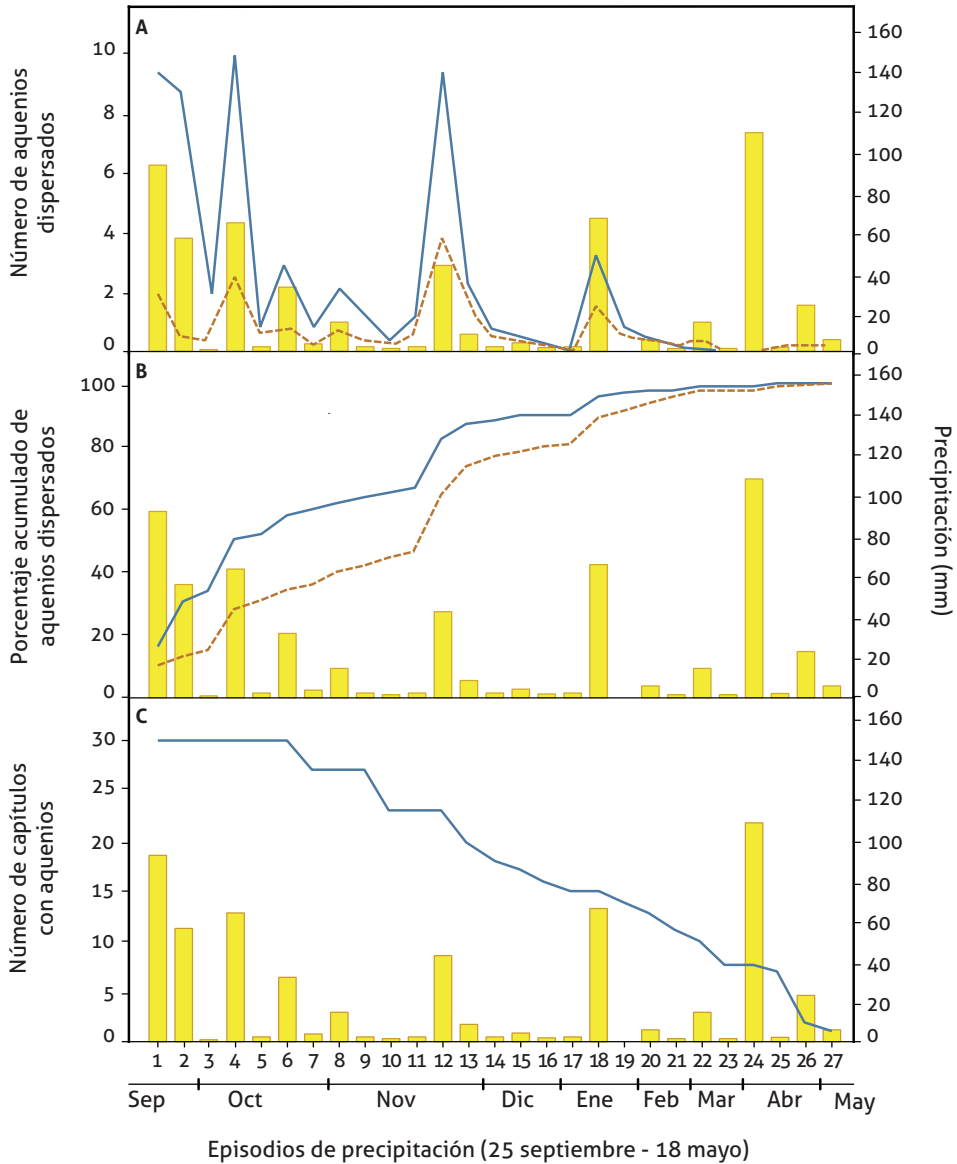


Figura 33. (A) Precipitación (barras) y número de achenios diseminados en cada episodio de lluvia durante el periodo de tiempo estudiado (25 de septiembre a 13 de mayo). (B) Precipitación (barras) y porcentaje acumulado de achenios liberados en cada episodio de lluvia. (C) Precipitación (barras) y número de capítulos con achenios en cada episodio de lluvia. La línea sólida representa los achenios blancos y la línea cortada los achenios oscuros (Aguado et al., 2012a).

los principales sucesos de dispersión se producen con altas precipitaciones (> 40 mm; Figura 33). De este modo, cuando las lluvias sean poco intensas la fracción del banco aéreo que se disperse también lo será y, por tanto, solo germinará una pequeña porción del banco de semillas, quedando el resto a la espera de mejores oportunidades de germinación.

Por otro lado, la dosis mínima de agua necesaria para que los achenios de *Anthemis chrysantha* germinen es de 10 mm, con la que se alcanza entre el 1 y el 8% de germinación, aunque la dosis a la que se consigue una elevada germinación (más

del 80%) es de 20 mm, que es el umbral típico de muchas especies anuales que habitan en ambientes áridos.

El acoplamiento de la dispersión de los achenios y su germinación reduce la posibilidad de que se produzca una dispersión secundaria de los mismos y, por lo tanto, reduce las distancias del flujo de genes. Potencialmente, esto también promueve el aislamiento de las poblaciones en el espacio (Klak et al., 2004). Este hecho puede ser una de las razones de que esta especie sea un endemismo local con una distribución geográfica tan restringida. Realmente, alrededor del 75% de los achenios



Figura 34. Emergencia de plántulas de *Anthemis chrysantha* bajo la sombra de la planta madre.



Figura 35. Detalle de un capitulo de *Anthemis chrysantha* donde los aquenios blancos de las filas superiores ya han sido dispersados.

de *Anthemis chrysantha* dispersados en un episodio de lluvia intensa caen bajo la sombra de la planta madre (Figura 34) y la fracción restante queda dispersada muy cerca de ella (Aguado et al., 2012a). Este tipo de dispersión, que alcanza distancias tan reducidas (el 50% de las semillas quedan dispersadas a menos de 10 cm y el 99% a menos de 1 m), se conoce como atelecoria y es propio de aquellas especies que, como *Anthemis chrysantha*, dispersan sus semillas por la acción de la lluvia, ya que ambos mecanismos están relacionados.

Tanto la dispersión temporal como la espacial pueden influir en la biología de una

población. Si la dispersión temporal puede promover una germinación gradual, la dispersión espacial no solo determinará la distribución de una especie, sino también la variabilidad ambiental encontrada por sus semillas y plántulas y, en última instancia, la probabilidad de reclutar nuevos adultos en la población (Gómez et al., 2004). La atelecoria promueve la persistencia en áreas donde las condiciones, aunque variables, son propicias para la germinación y el establecimiento (Tanowitz et al., 1987), siendo un mecanismo que permite a las semillas permanecer en un hábitat en el que la especie es competitiva (Van Rheede y Van Rooyen, 1999)

pero, por el contrario, previene la posible ampliación de la distribución de la especie (Tanowitz et al., 1987).

Considerando que *Anthemis chrysantha* cuenta con dos tipos de aquenios y que éstos se disponen de manera diferente dentro del capítulo, se puede conocer su patrón de dispersión. Así, los aquenios blancos se dispersan desde el primer momento, con las primeras lluvias, pues se encuentran en las filas superiores del capítulo, ocupando la mayor parte de él (Figura 35); sin embargo, los negros, que están dispuestos en las filas basales, se dispersan más tarde, por lo que permanecen más tiempo formando parte del banco aéreo transitorio de la especie.

6.5. Comportamiento germinativo

Los caracteres morfológicos de cada tipo de aquenio y las diferencias anatómicas entre ellos están relacionados con el diferente comportamiento germinativo que exhibe cada tipo de aquenio. Para comprobar el efecto de la luz y la temperatura en la germinación de cada tipo de aquenio, se ensayaron dos condiciones de luz (fotoperiodo de 12 horas de luz/12 horas de oscuridad; oscuridad total), y cinco regímenes de temperatura de incubación (cuatro constantes: 10, 15, 20 y 25°C; un régimen de temperatura alterna a 12°C en la oscuridad y 20°C en luz). Tras 30 días de incubación en cámaras de germinación de aquenios recién re-

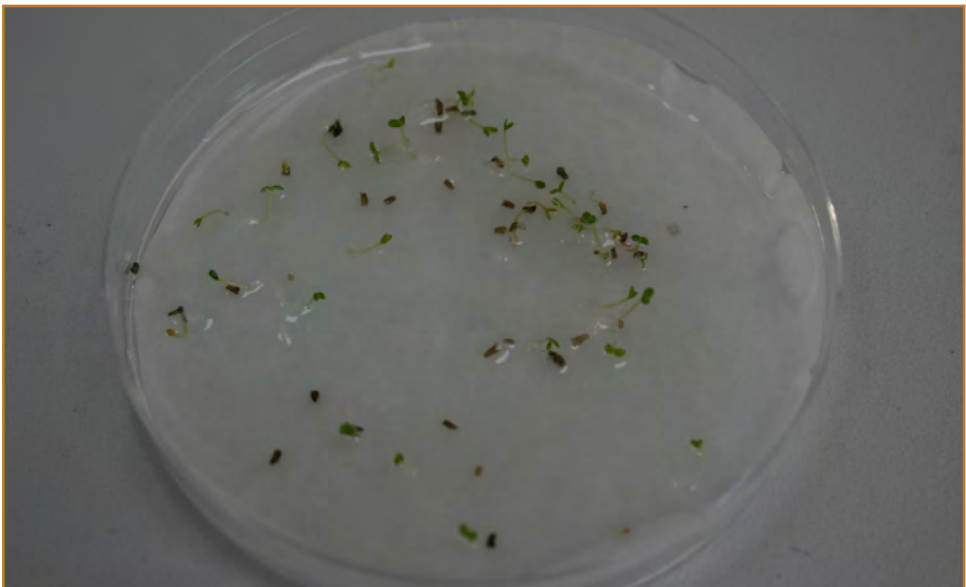


Figura 36. Detalle de una placa donde se pueden observar aquenios blancos germinados y aquenios oscuros sin germinar.

colectados, los aquenios blancos germinaron en altos porcentajes en muchas de las condiciones ensayadas, mientras que los aquenios oscuros fueron totalmente incapaces de germinar en todas las condiciones de luz y temperatura (Figura 36). El mayor porcentaje de germinación de los aquenios blancos se consiguió a la temperatura alterna de 12/20°C, tanto en luz (89% de germinación), como en oscuridad total (72%), con un tiempo medio de germinación de 5-7 días (Figura 37; Tabla 5). El porcentaje de germinación a una temperatura constante (dentro del rango de 10 a 25°C) fue menor que a la temperatura alterna 12/20°C, aunque también fue relativamente alto (entre 51- 68%).

Simultáneamente a estos ensayos, se estudió el efecto en la germinación de la estratificación previa de los aquenios, fría (a 5°C) y cálida (a 25°C), durante dos meses en oscuridad, y del almacenamiento en seco a temperatura ambiente durante el mismo periodo de tiempo. No obstante, ninguno de estos tratamientos previos logró la germinación de los aquenios oscuros a ninguna de las temperaturas de incubación ensayadas. Por el contrario, cuando los aquenios blancos se estratificaron a 5°C, la germinación fue muy alta (90%) durante el periodo de estratificación. En general, ninguno de estos tres tratamientos previos mejoró el porcentaje de germinación de los aquenios blan-

cos cuando la temperatura de incubación era óptima. Sin embargo, cuando la temperatura de incubación era de 15°C, el almacenamiento previo de los aquenios blancos en seco o la estratificación cálida mejoraron la germinación.

El hecho de que los aquenios blancos germinaran en altos porcentajes a temperaturas de 12/20°C y a 5°C sugiere que *Anthemis chrysantha* puede germinar tanto en otoño como en los meses más fríos de invierno. Esta suposición se confirma con las observaciones de campo que demuestran que las plantas emergen desde finales de septiembre a marzo, siendo este periodo de germinación típico de las especies anuales de invierno. Además, la capacidad de germinar en un rango de temperaturas medias es común en otras especies compuestas (Baskin y Baskin, 1998; Schütz et al., 2002).

Por otra parte, la exposición de los aquenios blancos de *Anthemis chrysantha* a la luz parece mejorar la germinación en la mayoría de las temperaturas de incubación ensayadas (Figura 37). Este mecanismo de germinación mediado por la luz puede favorecer la germinación de las semillas situadas cerca de la superficie, en las zonas de perturbación del suelo, mientras que puede restringir la germinación de las semillas enterradas en el suelo, dando muy poca probabilidad de éxito a la emergencia de estas últimas plántu-

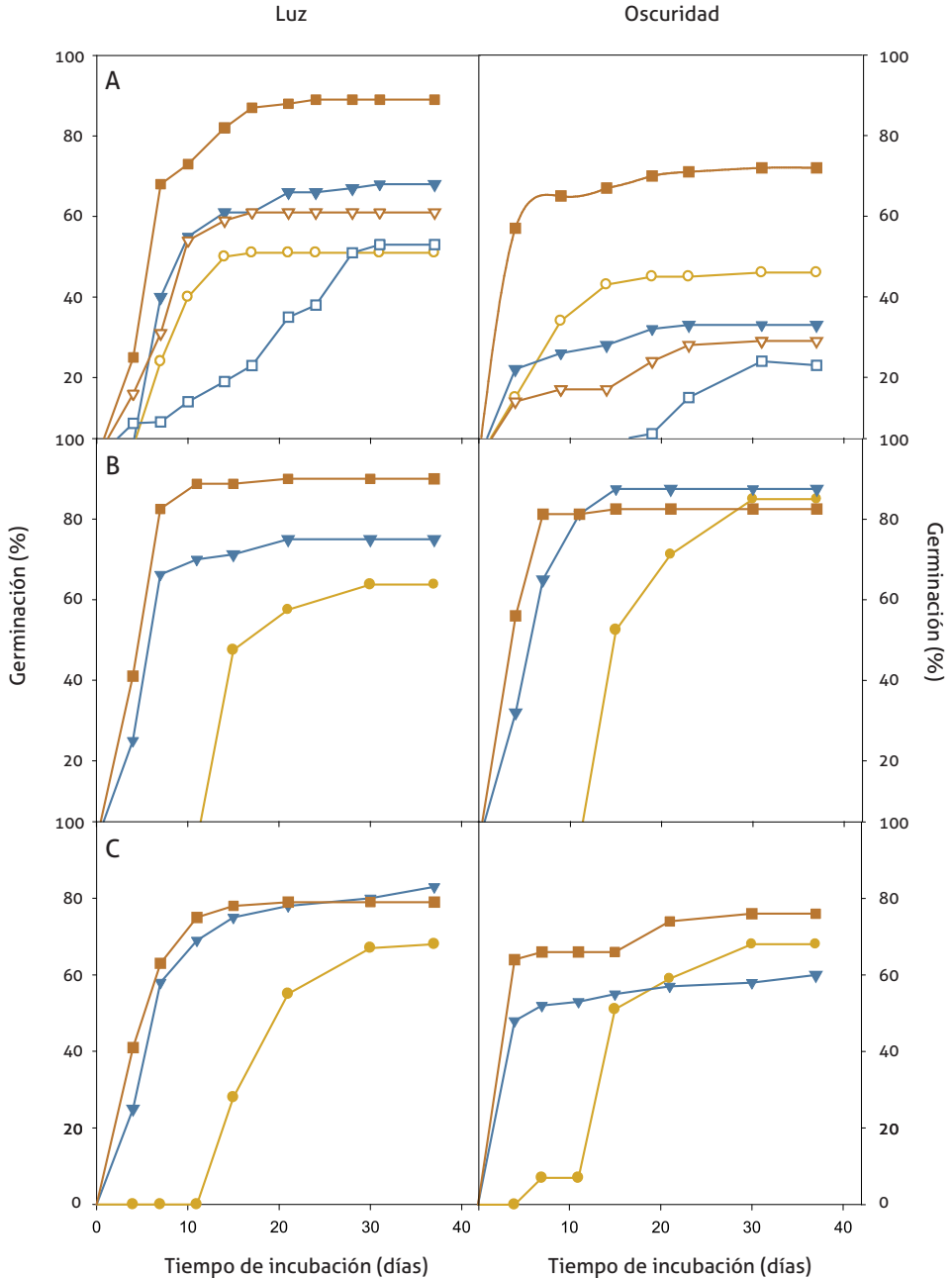


Figura 37. Germinación de los achenes blancos recién recolectados (A), tras una estratificación caliente (B) y tras un almacenamiento en seco (C), a 5 °C (círculos cerrados), 10 °C (círculos abiertos), 15 °C (triángulos cerrados), 20 °C (triángulos abiertos), 25 °C (cuadrados abiertos) y 12/20 °C (cuadrados cerrados), en condiciones de luz (izquierda) y oscuridad (derecha; Aguado et al., 2011).

T (°C)	Aquenios frescos		Aquenios estratificados en caliente		Aquenios almacenados en seco	
	Luz	Oscuridad	Luz	Oscuridad	Luz	Oscuridad
5	-	-	17,39±0,25	18,74±0,32	20,38±1,29	16,99±0,58
10	9,37±0,45	7,42±0,53	-	-	-	-
15	9,22±0,91	6,35±0,26	6,72±0,33	6,94±0,13	8,29±0,50	5,78±0,69
20	7,87±0,91	9,48±1,35	-	-	-	-
25	18,72±1,43	16,58±1,22	-	-	-	-
12/20	7,28±0,72	5,35±0,19	5,26±0,48	4,57±0,32	6,54±0,12	6,41±1,08

Tabla 5. Tiempo medio de germinación (días) de los aquenios blancos recién recolectados, estratificados en caliente y almacenados en seco, tras ser incubados bajo diferentes condiciones de luz y temperatura (Aguado et al., 2011).

las. Sin embargo, la oscuridad no inhibe la germinación de los aquenios blancos de esta especie cuando las temperaturas son óptimas (72 y 90% de germinación a 12/20 y 5°C, respectivamente; Figura 37), lo que es contrario a lo esperado en la mayoría de las especies que tienen semillas pequeñas (Grime, 1979; Milberg et al., 2000).

Anteriormente se ha mencionado la incapacidad de los aquenios oscuros recién recolectados para germinar en cualquiera de las condiciones de luz y temperatura ensayadas. En las compuestas, la no germinación de algunos tipos de aquenios puede ser debido a la presencia de inhibidores en los tejidos circundantes (Beneker et al., 1993), a un pericarpio grueso (McEvoy, 1984; Tanowitz et al., 1987) o a

la existencia de latencia innata (Negbi y Tamari, 1963), según citan Sun y colaboradores (2009). En el caso de *Anthemis chrysantha*, el espesor y la estructura del pericarpio de cada tipo de aquenio juegan un papel primordial en el proceso de germinación, debido fundamentalmente a diferencias en el tiempo de imbibición de agua por parte del aquenio para la rehidratación de las semillas. Así, en ensayos de absorción de agua con aquenios de cada tipo recién recolectados, después de 36 horas de inmersión las semillas de los aquenios oscuros no incrementaron significativamente su peso, mientras que las semillas de los blancos lo hicieron en un 72%. Fueron necesarios 14 días de imbibición para que las semillas de los aquenios oscuros aumentasen un 34%

su peso inicial (Aguado et al., 2011). Por tanto, los aquenios oscuros no son impermeables al agua pero sí tienen una tasa muy lenta de absorción, por lo que solo cuando las condiciones de humedad del suelo son muy altas y prolongadas, el agua penetra en la semilla. Sin embargo, las condiciones de saturación del suelo son raras en el hábitat semiárido donde crece *Anthemis chrysantha*. Por otro lado, si se escarifican los aquenios oscuros en la zona basal se obtiene un porcentaje de germinación a la temperatura óptima en torno al 72%, mientras que si se escarifican en la zona apical el porcentaje de germinación apenas llega al 39% (Aguado et al., 2011). Esto indica que el pericarpio de los aquenios oscuros también representa una limitación mecánica a la aparición de la radícula. De todo ello se puede concluir que la causa de la latencia que presentan los aquenios oscuros debe buscarse en el espesor de su pericarpio, que físicamente impide la imbibición de agua y la germinación, como también ocurre en otras especies de la misma familia (McEvoy, 1984; Tanowitz et al., 1987).

En definitiva, la diferente capacidad de germinación de los aquenios blancos (dependiente de la temperatura) y la latencia absoluta de los aquenios oscuros asegura que no todos los aquenios dispersados a la vez germinarán al mismo tiempo, lo que es otra estrategia adaptativa de esta

especie que le permite espaciar su descendencia, separando sus genotipos en el tiempo y en el espacio (Venable, 1985). Los resultados de este estudio nos indican que las estrategias de adaptación ecológica de *Anthemis chrysantha* son similares a las de la mayoría de especies que tienen semillas heteromórficas (Brändel, 2004; Sun et al., 2009), especialmente las de hábitats secos (Gutterman, 1993).

6.6. El papel del banco edáfico de semillas

El retraso en la dispersión y germinación que presentan los aquenios oscuros de *Anthemis chrysantha* constituye un modo de reproducción muy seguro y una reserva de los mismos en el suelo que aumenta la probabilidad de persistencia de las poblaciones de la especie. Estos aquenios que permanecen latentes en el suelo forman lo que se conoce como banco edáfico de semillas, que en el caso de esta especie es de tipo persistente. Por definición, un banco edáfico transitorio es aquel en el que todas las semillas germinan o pierden la viabilidad dentro del mismo año en el que se producen, mientras que en los bancos edáficos considerados persistentes ninguna semilla, o una fracción variable, germina durante el primer año y las semillas restantes conservan la viabilidad durante años adicionales (Fenner y Thompson, 2005).

Los bancos de semillas pueden llegar a tener una importancia vital en el mantenimiento de poblaciones en ambientes muy extremos, por constituir un reservorio de semillas a partir del cual se vaya produciendo el reclutamiento de nuevo individuos en las épocas más favorables para la especie (Baskin y Baskin 1978). Así mismo, otorgan a las poblaciones una notable capacidad de respuesta frente a perturbaciones ecológicas (incendios) y una buena estabilidad genética al ir produciéndose una germinación simultánea de semillas de distintas edades y el posterior cruzamiento de las plantas reclutadas mediante estas germinaciones (Harper, 1977).

Con el objetivo de caracterizar el banco edáfico de semillas de *Anthemis chrysantha*, se llevó a cabo un muestreo del suelo de la población natural de La Azohía durante cinco años consecutivos de cohor-

tes (2006-2010), en dos momentos diferentes: en el mes de mayo, después de la germinación y emergencia de plántulas, y en octubre, después de los primeros episodios de dispersión debido a la lluvia (Aguado et al., 2012b). El contenido de achenios se evaluó de forma indirecta a partir de la emergencia de plántulas (Ferrandis et al., 2001). Para ello, en el mes de octubre de cada año, las muestras de suelo recogidas en mayo y octubre se esparcieron formando una capa de 0,5 cm de profundidad sobre una cama de turba estéril en el interior de bandejas de plástico (Figura 38). La emergencia de plántulas de *Anthemis chrysantha* se registró desde el momento de la siembra del suelo hasta 18 meses después, de tal forma que se abarcaron dos periodos de germinación sucesivos.

Cohorte	Mayo	Octubre
2006*	1.143,26 ± 157,96	5.631,06 ± 604,59
2007	1.211,37 ± 190,87	6.199,26 ± 771,69
2008	2.096,94 ± 289,97	1.145,69 ± 162,37
2009	564,52 ± 111,11	1.370,00 ± 266,31
2010	1.361,80 ± 217,30	4.542,31 ± 657,68

Tabla 6. Estimación del número de achenios por metro cuadrado contenidos en el suelo de la población de *Anthemis chrysantha* en La Azohía, en los muestreos de mayo y octubre de las cohortes 2006-2010. Datos calculados a partir de la emergencia de plántulas durante dos periodos de emergencia.

*Muestras mantenidas solo durante el primer periodo de emergencia (Aguado et al., 2012b).



*Figura 38. Bandejas con muestras de suelo (arriba) de la población de *Anthemis chrysantha* en La Azohía; detalle de los cotiledones emergiendo después de dos años (abajo; Aguado, 2012).*

Aunque se observaron fuertes fluctuaciones en el número de aquenios contenidos en el suelo al comparar las muestras de mayo y octubre, en las muestras de mayo se encontró una cantidad menor, con valores que oscilaron desde 564 a 2.096 aquenios por metro cuadrado (Tabla 6).

El hecho de que en las muestras de suelo recogidas en mayo se observase emergencia de plántulas nos está indicando que *Anthemis chrysantha* forma un banco edáfico de semillas persistente, puesto que los aquenios contenidos en las muestras de mayo proceden al menos de la fructificación de la población en el verano anterior y, por tanto, se han mantenido viables en el suelo durante un periodo mínimo de 12 meses hasta su germinación. Otro resultado que confirma la idea de un banco edáfico persistente es que en todas las muestras de suelo, a pesar de que la mayoría de las plántulas emergieron durante el primer periodo de germinación después del muestreo, una pequeña proporción de aquenios permanecieron latentes y germinaron durante el segundo periodo de germinación. Además, según nuestras estimaciones, esta fracción persistente del banco edáfico de *Anthemis chrysantha* es de gran tamaño, entre 1.000 y 2.000 aquenios por metro cuadrado en casi todos los años estudiados (Aguado et al., 2012b), comparable en

magnitud a la de otras especies como las *Cistaceae*, una familia cuyas semillas forman grandes bancos en ecosistemas mediterráneos (Ferrandis et al., 1999).

El muestreo llevado a cabo en el mes de octubre, cuando ya había comenzado la dispersión de aquenios desde el banco aéreo en las plantas secas, nos indica la recuperación del banco edáfico, que alcanza valores de hasta 4.500 a 6.000 aquenios por metro cuadrado. Con las lluvias de otoño e invierno, muchos de los aquenios contenidos en el suelo germinan, lo que agota el banco de semillas del suelo a finales de la primavera. Por lo tanto, la dinámica del banco de semillas de *Anthemis chrysantha* oscila entre valores mínimos al final de la primavera (después de la germinación; Figura 33) y valores máximos a principios de otoño (cuando se inicia la dispersión; Figura 39). Hay numerosos trabajos que demuestran que el banco edáfico de semillas permite a las especies formar nuevas cohortes de plantas incluso si la producción de semillas ha fallado el año anterior (Pake y Venable, 1996; Gutterman, 2000, Fox et al., 2006). Esto lo hemos podido comprobar en *Anthemis chrysantha* gracias a la ocurrencia de una primavera extremadamente seca durante el período de estudio. La figura 39 muestra una ruptura en la dinámica "normal" del banco edáfico causada por una caída en los valores de la

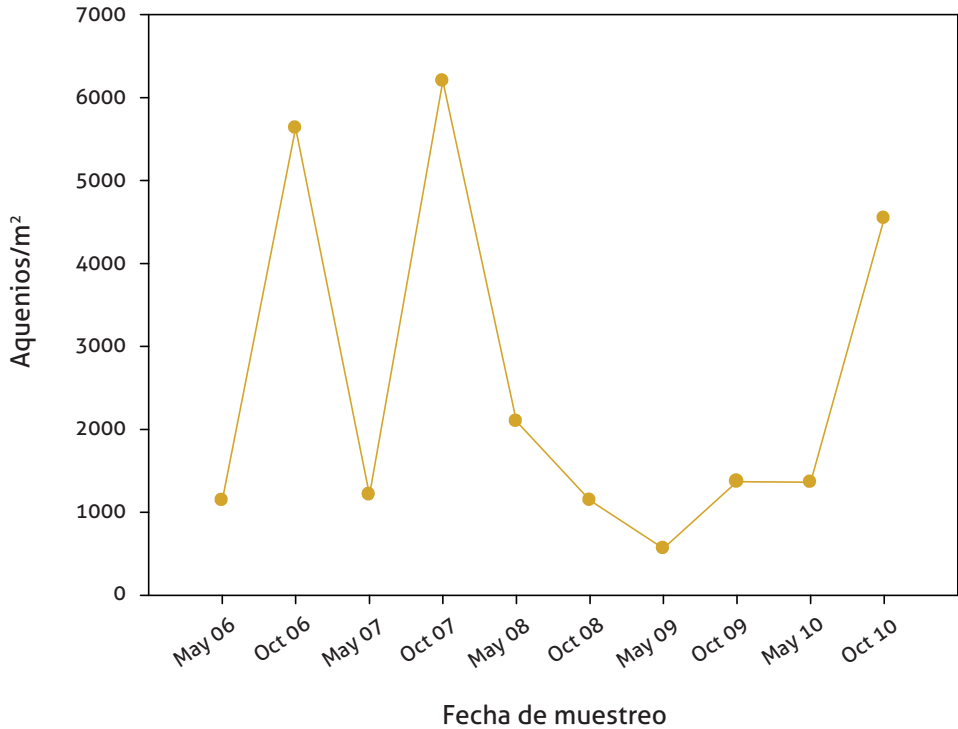


Figura 39. Dinámica del banco edáfico natural de semillas de *Anthemis chrysantha* durante los años 2006-2010 (Aguado, 2012).

densidad de aqueños en el suelo, desde octubre de 2008 a octubre de 2009, recuperados en mayo de 2010. Este hecho se explica por la escasez de precipitaciones que se dieron en la primavera de 2008: solo 9,3 mm cayeron durante el período de floración de la especie en comparación con 49,7, 81,4, 126,9 y 102,6 mm en el mismo período de 2006, 2007, 2009 y 2010, respectivamente (ver figura 27). Tal es así que la floración y la fructificación y, en consecuencia, el éxito reproductivo se vieron afectados por este período (como ya se comentó en el apartado de dinámi-

ca poblacional; Tabla 2), lo que impidió la recarga de aqueños del banco edáfico en octubre de 2008. Sin embargo, la emergencia de plántulas a partir de octubre de 2008 a marzo de 2009, procedentes de la fracción permanente de aqueños en el banco edáfico, permitió la creación de una nueva cohorte anual de plantas (la cohorte 2009 en la tabla 2), que creció coincidiendo con una época de floración húmeda y fue capaz de recuperar los valores "normales" de densidad de aqueños del banco edáfico en mayo de 2010.

A pesar de este período seco que afecta a la dinámica del banco edáfico de *Anthemis chrysantha*, el tamaño de la población no muestra oscilaciones significativas entre la mayoría de los cinco años estudiados, como se puede observar en la tabla 2 de dinámica poblacional, lo que nos sugiere que el banco edáfico de la especie podría estabilizar la dinámica de la población amortiguando las oscilaciones en su tamaño para alcanzar un equilibrio estable (MacDonald y Watkinson, 1981; Pacala, 1986; Kalisz y McPeck, 1993). Todo ello

confirma la idea de que la formación de un banco edáfico de semillas es una buena estrategia de supervivencia para *Anthemis chrysantha*, al igual que ocurre en otras especies anuales de invierno (Venable y Brown, 1988; Arroyo et al., 2006; Copete et al., 2009), resultando esencial para garantizar su conservación, ya que permite el restablecimiento y mantenimiento de las poblaciones después de años con pobre producción de achenios sin la necesidad de una fuente externa de semillas (Baskin y Baskin, 1978; Copete et al., 2009).

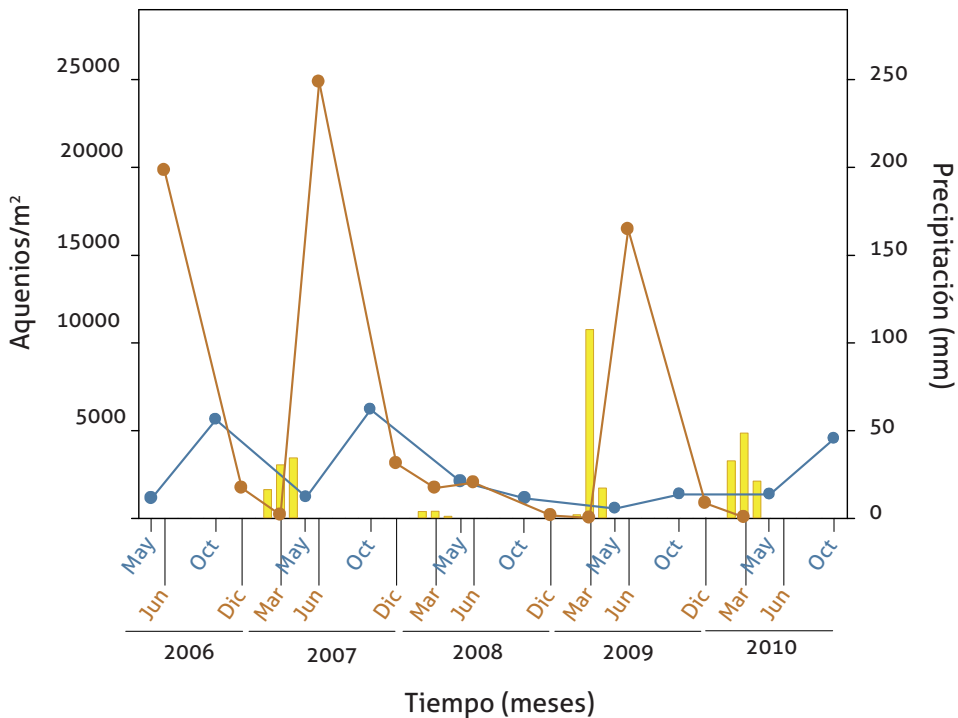


Figura 40. Dinámica del banco edáfico (círculos azules) y del banco aéreo de semillas (círculos marrones) de *Anthemis chrysantha*. En barras, la precipitación que se produjo de febrero a abril durante el periodo de estudio, que fue la que afectó a la producción de achenios (Aguado et al., 2012b).

No obstante, este importante papel del banco edáfico en años "malos" puede ser minimizado en años "buenos" por el papel del banco aéreo transitorio, como se observa en la figura 40, donde se representa la dinámica de ambos bancos de semillas. A pesar de que el banco aéreo persiste en las plantas muertas durante varios meses, ya se ha comentado con anterioridad que el principal período de dispersión de aquenios es durante el otoño, disminuyendo el banco aéreo hasta alrededor de un 80% en el mes de diciembre (ver tabla 4), con una correlación positiva entre la dispersión de los aquenios y la intensidad de la lluvia durante este período (ver figura 40). Por lo tanto, en años con buen éxito reproductivo, el banco aéreo transitorio (hasta 24.000 aquenios por metro cuadrado) puede ser la fuente principal de aquenios que establece la siguiente cohorte. Sin embargo, en años secos (como fue el caso de 2008) el banco aéreo no se forma debido a fallos reproductivos y el establecimiento de la nueva cohorte depende en su totalidad de las reservas del banco edáfico (Figura 40).

Con el objetivo de determinar la persistencia en el suelo de los dos tipos de aquenios (blancos y oscuros), se llevó a cabo un ensayo de enterramiento de lotes de cada tipo de aquenios (en bolsas de nailon; Figura 41) a modo de banco artificial durante un periodo de dos años, en el

que sucesivamente después de cada estación se exhumaba un lote de aquenios para estudiar su viabilidad y el comportamiento germinativo. Los resultados obtenidos en este ensayo también demostraron la capacidad de *Anthemis chrysantha* para formar un banco edáfico persistente, ya que una gran proporción de los aquenios enterrados seguían siendo aparentemente viables (Tabla 7) y fueron capaces de germinar después de dos ciclos fenológicos completos enterrados en el suelo (Tabla 8).

Por otro lado, el comportamiento de los dos tipos de aquenios enterrados en el banco artificial demuestra que los aquenios oscuros son los responsables en gran medida de la fracción permanente del banco edáfico en la población natural: de los aquenios blancos enterrados, tan solo el 14% de los aquenios exhumados después de un año de enterramiento mantenían su viabilidad (Tabla 7), mientras que más del 80% de los aquenios oscuros exhumados permanecían viables después del mismo periodo; al cabo de dos años de enterramiento, apenas un 10% de los aquenios blancos exhumados eran viables frente al 86% de los oscuros.

Las pruebas de germinación realizadas con los aquenios aparentemente sanos exhumados periódicamente desde el banco artificial muestran que las estaciones afectan a la dormición de éstos (Tabla



Figura 41. Imágenes del ensayo de enterramiento de los dos tipos aquenios de *Anthemis chrysantha*. A. Saco de nailon etiquetado en cuyo interior se encuentran los aquenios mezclados con suelo del hábitat. B. Bandeja con drenaje en la que se entierran los sacos. C. Tamiz usado para recuperar los aquenios tras su enterramiento. D. Detalle de los dos tipos de aquenios tras la exhumación.

8). Así, los aquenios enterrados de *Anthemis chrysantha* expuestos a las variaciones estacionales de temperatura exhiben un ciclo condicional anual de dormición/no-dormición: su entrada en una dormi-

ción secundaria es inducida por las bajas temperaturas del invierno (para evitar la germinación en meses secos y calurosos) y salen de la dormición condicional con las altas temperaturas del verano (para

	Tipo de akenio	
	Blancos	Oscuros
Otoño 1 ^{er} año	50,4±2,8	93,5±2,3
Invierno 1 ^{er} año	39,5±3,7	95,3±1,3
Primavera 1 ^{er} año	42,1±2,2	82,3±7,0
Verano 1 ^{er} año	21,5±7,1	87,0±4,0
Otoño 2 ^o año	14,2±8,2	81,0±3,8
Invierno 2 ^o año	6,6±2,7	68,5±9,5
Primavera 2 ^o año	10,4±2,0	86,6±3,7
Verano 2 ^o año	9,9±2,4	85,0±4,4

Tabla 7. Porcentajes de akenios exhumados aparentemente viables de *Anthemis chrysantha* que se obtuvieron después de cada estación a lo largo de dos años de ensayo (Aguado et al., 2012b).

que estén listos para germinar con las primeras lluvias de otoño). Este ciclo condicional de dormición/no-dormición se ha encontrado también en otras especies anuales facultativas de invierno (Roberts y Nielson, 1982; Baskin y Baskin, 1989, 2000; Copete et al., 2009).

En conclusión, *Anthemis chrysantha* tiene la capacidad para formar bancos edáficos persistentes que desempeñan un papel fundamental en el mantenimiento de las poblaciones anuales de esta especie en su hábitat impredecible, con ocasionales años secos. La formación del banco edáfico se ve favorecida por la producción de akenios heteromórficos con diferente comportamiento germinativo, hecho que

garantiza que algunos de ellos permanezcan en el banco edáfico por un determinado periodo de tiempo. No obstante, *Anthemis chrysantha* es una planta facultativa anual de invierno y el éxito anual de sus poblaciones es particularmente sensible a la lluvia de primavera; cuando la primavera es seca la población no alcanza el éxito reproductivo y años secos consecutivos podrían agotar su banco edáfico de semillas. Por lo tanto, la persistencia de esta especie amenazada depende en última instancia de la frecuencia de años con una primavera húmeda.

	Tipo de aquenio	
	Blancos	Oscuros
Otoño 1 ^{er} año	1,2±1,2	1,4±0,7
Invierno 1 ^{er} año	3,0±1,1	0,8±0,4
Primavera 1 ^{er} año	13,0±3,2	7,5±2,0
Verano 1 ^{er} año	76,4±15,5	50,5±6,5
Otoño 2 ^o año	27,8±10,5	23,8±5,1
Invierno 2 ^o año	4,1±3,1	2,7±1,4
Primavera 2 ^o año	30,5±8,0	23,2±6,8
Verano 2 ^o año	90,7±5,1	54,0±11,8

Tabla 8. Porcentaje de germinación de los aquenios exhumados aparentemente viables después de cada estación a lo largo de dos años de ensayo (Aguado et al., 2012b).

7. Diversidad y estructura genética de las poblaciones españolas

En especies amenazadas de conservación prioritaria, el conocimiento de la variación genética entre poblaciones es esencial para el diseño de las herramientas de gestión más adecuadas, especialmente en las decisiones relacionadas con la creación de nuevas poblaciones o con la restauración de poblaciones que han sufrido un daño importante (Fleishman et al., 2001). Además, conservar la diversidad genética de las especies en peligro de extinción es uno de los principales objetivos de las estrategias de conservación, ya que la supervivencia a largo plazo y la evolución de las especies dependen del mantenimiento de la suficiente variabilidad genética dentro y entre poblaciones para soportar nuevas presiones de selección provocadas por los cambios ambientales (Barrett y Kohn, 1991). Estudios empíricos han demostrado que la eficacia biológica (fitness) de las plantas está correlacionada positivamente con altos niveles de variación genética dentro de la especie (Fischer et al., 2003). Del mismo modo, se han observado correlaciones positivas entre el tamaño de la población,

la fitness de las plantas y la diversidad genética dentro de la población (Leimu et al., 2006), tendiendo a ser más fuerte la correlación para especies raras que para especies comunes.

Para determinar la variabilidad genética dentro y entre poblaciones existen diferentes técnicas moleculares que estudian la variación a nivel del ADN. Entre estas técnicas se encuentran los marcadores moleculares Inter-Secuencias Simples Repetitivas (ISSR), desarrollados por Zietkiewicz y colaboradores en 1994. Los ISSRs son marcadores semiarbitrarios amplificados por la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) a partir de la presencia de un único cebador de 14-22 nucleótidos de longitud y de secuencia tipo microsatélite, es decir repeticiones en tándem de secuencias de 2 a 6 nucleótidos. Cuando dos regiones microsatélites repetidas se presentan en el ADN molde dentro de una distancia de 100 a 2500 pb (o más, dependiendo de las condiciones de la PCR) y con una orientación invertida, el cebador complementario a ellas puede inducir la amplificación del fragmento de ADN in-

termedio. En una sola reacción de PCR los cebadores ISSR producen múltiples fragmentos de ADN que, una vez visualizados mediante electroforesis en geles de agarosa y tinción con bromuro de etidio, constituyen el patrón de bandas característico de cada uno de los individuos analizados. El polimorfismo entre individuos de la misma población puede detectarse en base a la presencia/ausencia del elemento genómico reconocido por el cebador y a la longitud del fragmento intermedio amplificado (Zietkiewicz et al., 1994).

Con el objetivo de obtener información para contribuir al mejor manejo y conser-

vación de las poblaciones de *Anthemis chrysantha* en España, se llevó a cabo un estudio de los niveles de diversidad genética dentro y entre las poblaciones españolas de la especie utilizando marcadores ISSR (Aguado, 2012).

El material utilizado para este estudio incluyó un total de 65 individuos de *Anthemis chrysantha*: 41 procedentes de la población de La Azohía, la más numerosa, y 24 de la Isla de Escombreras. EL ADN de todos los individuos muestreados se amplificó con 8 cebadores ISSR (UBC primers set # 9, University of British Columbia, Vancouver) que generaron un total de 79

Cebador	Secuencia (5' - 3')	Temperatura de anillamiento (°C)	Nº de bandas escogidas	Nº de bandas polimórficas
UBC 825	(AC) ₈ T	49,2	8	5
UBC 826	(AC) ₈ C	53,3	9	7
UBC 840	(GA) ₈ (CT)T	48,2	12	7
UBC 850	(GT) ₈ (CT)C	55,2	12	12
UBC 855	(AC) ₈ (CT)T	57,1	8	5
UBC 857C	(AC) ₈ (CT)GC	63,6	12	11
UBC 857G	(AC) ₈ (CT)GG	63,4	10	9
UBC 864	(ATG) ₇	58,1	8	6
Media	-	-	9,87	7,75
Total	-	-	79	62

Tabla 9. Cebadores ISSR utilizados en el estudio de la diversidad genética de *Anthemis chrysantha* y análisis del patrón de bandas ISSR generado (Aguado, 2012).

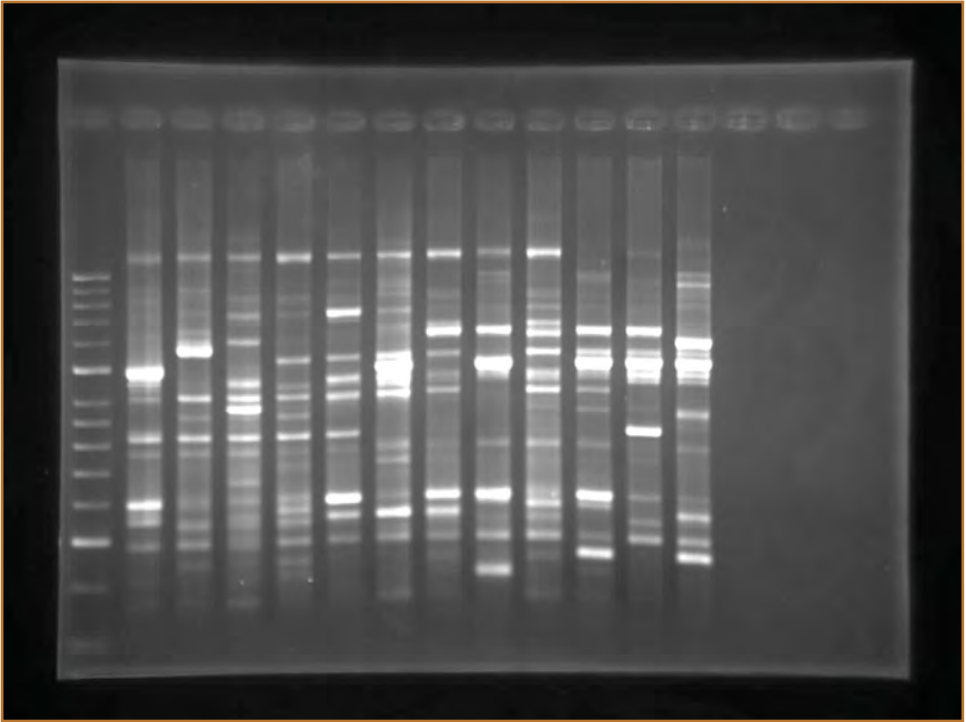


Figura 42. Resultados ISSR-PCR obtenidos del análisis del ADN de individuos de *Anthemis chrysantha* amplificados con el cebador UBC 850. Carril 1: marcador de peso molecular de 100 pb; carril 2-13: individuos procedentes de la población de la Azohía (Aguado, 2012).

bandas, con tamaños que oscilaron entre los 300 y los 1500 pares de bases (Figura 42), correspondiendo a una media de 9,87 bandas por cebador (Tabla 9).

Con los genotipos individuales para cada población se conformó una matriz de datos de presencia/ausencia, que fue analizada con el programa POPGENE versión 1.32 (Yeh et al., 1997) bajo el supuesto de equilibrio de Hardy-Weinberg. La diversidad genética dentro y entre poblaciones fue medida con los siguientes estadísticos: porcentaje de bandas polimórficas (P), número de alelos por locus (Ao), nú-

mero efectivo de alelos por locus (A_e), heterocigosidad esperada (H_e) o diversidad genética de Nei's (1973) e índice de Shannon (SI) (Lewontin, 1972). Asimismo, para cada loci se obtuvieron los parámetros de diversidad de Nei, descomponiendo la variación total (HT) en la correspondiente a la variación entre poblaciones (DST) y dentro de poblaciones (HS). A partir de estos valores se calculó el coeficiente de diferenciación genética (GST), la distancia genética entre poblaciones (D) de Nei (1972) y el número de migrantes, esto último como $N_m = (1/GST - 1)/4$ (Slatkin y

Barton, 1989). Una medida adicional de la partición de la variación genética se obtuvo con el análisis jerárquico de la varianza molecular (AMOVA), utilizando el programa GENALEX 6 (Peakall y Smouse, 2006).

7.1. Diversidad genética dentro de las poblaciones

De las 79 bandas amplificadas, 62 de ellas fueron polimórficas al menos en alguno de los 65 individuos analizados, lo que da un porcentaje de bandas polimórficas (P) a nivel de especie del 78,45% (Tabla 10), siendo para la población de la Azohía del 68,35% y para la Isla de Escombreras del 62,03%. El número efectivo de alelos por locus (Ae) a nivel de especie fue 1,625 y dentro de las poblaciones 1,521. La heterocigosidad esperada (He) a

nivel de especie de acuerdo al equilibrio de Hardy-Weinberg fue 0,342, mientras que dentro de las poblaciones fue 0,289 (Tabla 10), siendo la población de la Isla de Escombreras la que tuvo menor variación genética.

A nivel de especie, todos los parámetros de diversidad genética obtenidos (P: 78.48%, Ae: 1.6251, He: 0.3427, SI: 0.4917) muestran que *Anthemis chrysantha* tiene una alta variación genética, siendo el valor estimado de la diversidad genética de Nei (0,342) más elevado que la media de los valores obtenidos en otras especies anuales (0,13) (Nybom, 2004). Aunque las especies con rangos geográficos pequeños tienden a mantener menos diversidad genética que las especies con una distribución geográfica extensa

	Población		Media	Especie
	La Azohía	I. Escombreras		
PPB (%)	68,35	62,03	65,19 ±4,47	78,48
AO	1,6835 ± 0,4681	1,6203 ± 0,4884	1,6519 ± 0,0447	1,7848 ± 0,4136
Ae	1,5658 ± 0,4168	1,4965 ± 0,4133	1,5312 ± 0,0490	1,6251 ± 0,3685
HE	0,3051 ± 0,2160	0,2724 ± 0,2195	0,2888 ± 0,0231	0,4127 ± 0,0317
SI	1,7848 ± 0,4136	1,6251 ± 0,3685	0,3427 ± 0,1899	0,4917 ± 0,2668

Tabla 10. Variabilidad genética dentro de las poblaciones españolas de *Anthemis chrysantha*, detectada mediante el análisis ISSR. P, porcentaje de bandas polimórficas; Ao, número de alelos observados por locus; Ae, número de alelos efectivos por locus; He, diversidad genética de Nei o heterocigosidad esperada (asumiendo equilibrio de Hardy-Weinberg); SI, índice de Shannon (Aguado, 2012).

(Hamrick y Godt, 1989), las excepciones no son insólitas (López-Pujol et al., 2002; Luan et al., 2006). Los resultados obtenidos en esta especie son consistentes con algunos rasgos de su historia de vida, como el tamaño poblacional y el sistema de cruzamiento. *Anthemis chrysantha* crece en áreas pequeñas (menos de 2 ha) pero forma grandes poblaciones (entre 12.000 - 40.000 individuos) y, según la teoría de genética de poblaciones, las poblaciones más grandes tienden a mantener mayor diversidad alélica que las pequeñas (Hedrick, 1985; Ellstrand y Elam, 1993). Por otro lado, el tipo de polinización es un factor importante en la explicación de los niveles de variabilidad genética, tanto a nivel de especie como de población (Nybom y Bartish, 2000), siendo las especies autógamas las menos diversas y las alógamas las que presentan mayor diversidad. Así, el sistema de cruzamiento es una característica que, entre otras como la dispersión de semillas y las formas de vida, determina la influencia de la fragmentación del hábitat en la estructura genética de una población (Young et al., 1996). En *Anthemis chrysantha* no hemos estudiado en detalle este aspecto, pero se le supone una polinización cruzada. La especie está descrita como generalista (Sánchez Gómez et al., 2004), sus capítulos contienen entre 100 y 130 flores y el periodo de floración es muy largo; sin

embargo, no podemos descartar un sistema de cruzamiento mixto con diferencias en las tasas de polinización cruzada entre distintos tipos de flores, como se ha documentado en muchas especies compuestas con aquenios heteromórficos (Cheptou et al., 2001; Gibson y Tolimson, 2002).

Teniendo en cuenta el tamaño de las poblaciones y la alta variación genética encontrada tanto a nivel de especie como de poblaciones, es posible que las poblaciones de *Anthemis chrysantha* en España tengan un buen fitness y potencial evolutivo (Leimu et al., 2006). De hecho, esta especie cuenta con numerosas estrategias adaptativas que incrementan su éxito reproductivo y aseguran su mantenimiento en el ambiente impredecible donde habita la especie.

7.2. Estructura genética de las poblaciones

Todos los estadísticos de diversidad genética obtenidos en este estudio nos indican que la gran mayoría de la variabilidad genética total de *Anthemis chrysantha* ocurre dentro de las poblaciones, con una baja, aunque significativa, variabilidad entre ellas. Tanto el valor obtenido para el coeficiente de diferenciación genética (G_{st}) de 0,1573 (Tabla 11) como los resultados del análisis AMOVA (Tabla 12), con un índice de fijación Φ_{ST} de 0,177, muestran que, del total de la diversidad genéti-

Diversidad genética de Nei	
HS	0,2888 (0,0231)
HT	0,3427 (0,1899)
HS/HT	0,8427
GST	0,1573
Nm	1,342

Tabla 11. Diferenciación genética dentro y entre poblaciones de *Anthemis chrysantha*. HS, diversidad genética intrapoblacional; HT, diversidad genética total; HS/HT, tasa de diversidad genética intrapoblacional; GST, coeficiente de diferenciación genética; Nm, flujo génico estimado a partir de GST; desviación estándar entre paréntesis (Aguado, 2012).

ca, un 18% aproximadamente es atribuible a diferencias *entre* las poblaciones y el resto, un 82%, a diferencias *dentro* de las poblaciones. Estos resultados parecen ser un patrón común en las plantas alógamas, mientras que en las autógamias y en las plantas clonales es más probable que ocurra lo contrario (Cole, 2003; Nybom, 2004).

Los valores bajos de los estadísticos G_{ST} (0,1573) y Φ_{ST} (0,177) nos indican que hay una elevada conectividad genética entre las poblaciones de *Anthemis chrysantha*, lo que podría estar explicado por la existencia de niveles altos de flujo génico o por una reciente fragmentación de la especie (Caujapé-Castells, 2006). Especies con un potencial limitado de flujo de genes muestran mayor diferenciación entre las poblaciones que aquellas especies con niveles más altos de flujo génico

(Hamrick et al., 1991). En genética de poblaciones, el flujo génico es el principal componente de la estructura poblacional, ya que determina hasta que punto se comporta cada población de una especie como una unidad evolutivamente independiente. Si existen niveles de flujo génico elevados entre las poblaciones ($N_m > 1$), teóricamente el flujo génico supera los efectos de la deriva génica y previene la diferenciación local, de modo que las poblaciones evolucionan juntas. En el caso de *Anthemis chrysantha*, el número de migrantes por generación estimado a partir de los datos ISSR es superior a uno ($N_m = 1.342$), lo que sugiere que todavía hay una cierta cantidad de flujo génico entre las poblaciones españolas de la especie y que la deriva genética no ha tenido gran influencia en ellas hasta el momento. No obstante, considerando la estrategia de

Origen de variación	d.f.	SSD	MSD	Componente de variación	Porcentaje	ΦST	P
Entre poblaciones	1	81,178	81,178	2,324	18%	0,177	
Dentro poblaciones	63	681,960	10,825	10,825	82%		0,001

Tabla 12. Análisis de la varianza molecular (AMOVA) dentro y entre las poblaciones de *Anthemis chrysantha*, después de 9999 permutaciones al azar. Las estadísticas incluyen los grados de libertad (d.f.), suma de cuadrados (SSD), desviación cuadrática media (MSD), índice de fijación (ΦST), porcentaje de la varianza total y la probabilidad (P) (Aguado, 2012).

dispersión de semillas que posee *Anthemis chrysantha* (la mayoría de los aqueños se dispersan bajo la sombra de la planta madre o en inmediata vecindad y se descarta la dispersión secundaria), dicho flujo génico solo podría producirse a través del polen, lo que resulta improbable ya que la distancia entre las dos poblaciones de Cartagena (> 17 km) es superior al radio de acción de los polinizadores. Por lo tanto, puesto que un flujo efectivo de genes es más que improbable, la conectividad genética entre las dos poblaciones españolas debe ser el resultado de un aislamiento genético reciente causado por la fragmentación del hábitat. Es posible que las dos únicas poblaciones que existen en la actualidad estuvieran conectadas en el pasado y que el aislamiento haya sido reciente (la población de La Muela, situada entre ambas, no se ha detectado desde 1996), de forma que que no haya transcurrido tiempo suficien-

te para que esta especie muestre más divergencia genética entre las poblaciones restantes.

A la vista de los resultados de este estudio, parece claro que la pérdida de hábitat y la reducción del tamaño poblacional son los principales riesgos de extinción local a los que se enfrenta *Anthemis chrysantha*. Por ello, tanto el mantenimiento del tamaño efectivo de las poblaciones naturales como la creación de nuevas poblaciones, con el fin de conectar las poblaciones remanentes aisladas, son estrategias fundamentales para la conservación y evolución de la especie. Del mismo modo, las estrategias de conservación para esta especie deben incluir técnicas complementarias de conservación ex situ para abarcar la mayor diversidad genética posible en las dos poblaciones naturales.

8. Estrategias para la conservación de *Anthemis chrysantha*

La dramática pérdida de biodiversidad que sufre nuestro entorno desde hace décadas está convirtiendo la conservación de la misma en una cuestión de cada vez mayor relevancia para la sociedad. La protección de la flora silvestre se torna un aspecto clave en nuestros planes para el futuro no solo porque seamos más conscientes de su importancia ecológica, científica y ética, sino también como fuente de alimentos, resinas o principios activos medicinales. Sin embargo, estos recientes cambios en nuestra actitud no impiden que la actividad humana siga ocasionando un progresivo deterioro (Iriundo, 2001). Según datos del World Conservation Monitoring Centre, el 12,5% del total aproximado de 250.000 especies vegetales conocidas se encuentra en peligro de extinción (Walter y Gillett, 1998). La situación en nuestro país se revela muy similar, con el 12% de un total de en torno a 10.000 especies en situación de peligro, atendiendo a los datos del Ministerio de Medio Ambiente en 1999. Estas cifras demuestran que la necesidad de tomar medidas para la conservación de la flora

silvestre es incluso más urgente de lo que pensábamos.

La conservación se realiza a través de un campo de acciones complejas y articuladas y las técnicas de conservación *in situ* y *ex situ* resultan fundamentales para la protección de las especies. Es sabido que el mecanismo más efectivo y eficiente para la conservación es la protección de los hábitats, pero está reconocido que las técnicas de conservación *ex situ* constituyen componentes críticos en un programa de conservación global (Conway, 1988; Ashton, 1987).

8.1. Conservación *in situ*

La conservación *in situ* de la diversidad biológica se realiza en las áreas en que ésta ocurre naturalmente, procurando mantener la diversidad de los organismos vivos, sus hábitats y las interrelaciones entre los organismos y su ambiente (Spellerberg y Hards, 1992). Este tipo de conservación es eficaz cuando el número de individuos es suficientemente elevado pero encuentra una limitación frente al problema de la fragmentación de hábitats

y a la consecuente reducción de poblaciones, resultando inadecuado si el número de ejemplares es demasiado pequeño, ya que en este caso se camina hacia la deriva genética. La conservación de ejemplares de una especie es diferente de la conservación de la diversidad de esa especie, pero ambos objetivos requieren que se conserve el ambiente. Del mismo modo, en ambos casos son necesarios planes de monitoreo y de manejo específicos que permitan el mantenimiento de la diversidad genética a través del tiempo.

Una de las herramientas de conservación *in situ* más utilizadas en el caso de especies amenazadas es la introducción de poblaciones, pues si aumentamos el número de poblaciones debe aumentar la probabilidad de persistencia de la especie en un periodo de tiempo determinado (Colas et al., 2008). Se denomina introducción a la dispersión deliberada de organismos en el campo con el fin de establecer una nueva población (introducción), restablecer una población desaparecida (reintroducción) o aumentar una población con un tamaño crítico (reforzamiento).

Aunque el objetivo principal de una introducción es, como se ha dicho, incrementar el número de poblaciones, su fin último es el establecimiento de poblaciones viables y autosostenibles (Menges, 2008) y ha sido utilizada como estrategia para prevenir la extinción de plantas du-

rante al menos 100 años. El éxito de una introducción requiere el conocimiento de la taxonomía, la biología reproductiva, la demografía, la horticultura y la ecología de la especie introducida (Armstrong y Seddon, 2007). Además, para comprender la razón de un posible fracaso en el establecimiento de una población tras una introducción, es crucial comparar de manera simultánea la dinámica poblacional de la poblaciones naturales y de las introducidas (Colas et al., 2008). Por desgracia, la mayoría de intentos de introducciones que se han llevado a cabo han fracasado y las causas siguen siendo desconocidas (Ren et al., 2010).

8.1.1. Primeras introducciones

En el año 2010, una vez se había adquirido el conocimiento suficiente sobre la biología de *Anthemis chrysantha*, investigadores de la Escuela Técnica Superior de Ingeniería Agronómica de la Universidad Politécnica de Cartagena llevamos a cabo un ensayo de introducción de dos poblaciones de la especie en la costa de Cartagena. El litoral cartagenero, aun pareciendo extenso, no cuenta con muchas zonas que reúnan las condiciones necesarias para convertirse en nuevos núcleos poblacionales de esta especie. La elección de un lugar para introducir la especie requiere que éste posea determinadas características ecológicas para que



Figura 43. Panorámica de la zona elegida en La Podadera (arriba) para la introducción y detalle de una de las manchas formadas por plantas de Anthemis chrysantha en plena floración (abajo).

el hábitat sea similar al de las poblaciones naturales de la misma y, además, debe ser una zona de fácil acceso para posibilitar el desarrollo de los trabajos de introducción y del posterior seguimiento de la población. Finalmente, los propietarios han de dar su permiso. Teniendo en cuenta todas estas premisas, una de las introducciones se realizó en las proximidades de la Batería de La Podadera, situada en el extremo más meridional de la bocana del puerto de Cartagena (Figura 43) y de titularidad del Ministerio de Defensa, mientras que la otra se realizó en las proximidades de Cala Salitrona en Cabo Tiñoso (Figura 44), en terrenos de la Comunidad Autónoma de la Región de Murcia. En cada sitio se utilizó una técnica diferente de introducción: en la Podadera la técnica elegida fue la siembra de aquenios al comienzo del periodo de lluvias otoñales, mientras que en Cala Salitrona se optó por la plantación en primavera de ejemplares en estado de prefloración (Figura 45), de modo que la fructificación se diese en el área de introducción y la posterior diseminación de aquenios fuese gradual con los episodios de lluvia otoñales, que hacen posible además su germinación.

Los resultados obtenidos en este ensayo nos indicaron que ambas técnicas de introducción son adecuadas para la especie, ya que permitieron el establecimiento de sucesivas cohortes de plantas. Además, el

seguimiento de las nuevas poblaciones nos confirmó que la capacidad de esta especie para formar un banco edáfico de semillas resulta esencial para garantizar su conservación, ya que permite el restablecimiento de las poblaciones en años en los que la escasa precipitación primaveral produce un fallo reproductivo y por tanto no se producen semillas. Hasta la fecha, la población de La Podadera ha superado dos años extremadamente secos (2012 y 2014) gracias a la reserva de semillas del banco edáfico, pero la de Cala Salitrona cuenta con escasos ejemplares que difícilmente lograrán establecer una población a largo plazo debido, tal vez, a una menor idoneidad del suelo de la zona por su baja fertilidad natural.

Logren o no establecerse definitivamente las poblaciones introducidas en 2010, su valor para reflexionar sobre las técnicas utilizadas y el potencial de la especie, entre otros aspectos, resulta evidente. Se sabe que determinadas características de una especie, tales como la longevidad, la biología reproductiva, la capacidad de dispersión, la capacidad competitiva, la reproducción vegetativa, la persistencia del banco de semillas, la polinización por el viento, el tamaño de la planta, la tasa de crecimiento y la diversidad genética, pueden convertirla en buena o mala candidata para ser introducida en campo (Godefroid et al., 2011). Como se ha

venido mostrando, *Anthemis chrysantha* cuenta con varias ventajas adaptativas, como la producción de aquenios heteromórficos (con diferente comportamiento germinativo), el banco de semillas aéreo y la dispersión por ombrohidrocoria (que favorecen una germinación gradual de los aquenios en un ambiente óptimo), la atelecoria (que promueve la persistencia en las zonas donde las condiciones son favorables a la germinación y el establecimiento) y el banco edáfico de semillas (que le permite formar nuevas cohortes de individuos después de una producción fallida de semillas). Por todo ello, y considerando los resultados de estas primeras introducciones en campo, *Anthemis chrysantha* tiene muchos de los rasgos nece-

sarios para ser considerada una buena candidata para el uso de esta técnica de conservación.

Otro aspecto a discutir es la conveniencia de utilizar plantas o semillas para la introducción de la especie. En este sentido, numerosos trabajos han demostrado el beneficio de la utilización de plantas en lugar de semillas (Drayton y Primack, 2000; Jusaitis et al., 2004; Guerrant y Kaye, 2007; Menges, 2008), ya que la germinación es a menudo escasa y, en cualquier caso, da lugar a plántulas, que son el estado más vulnerable del ciclo de vida de las plantas. No obstante, como las poblaciones introducidas deben perpetuarse en el tiempo, cuando se trabaja con plantas anuales, aunque la introducción



Figura 44. Proximidades de Cala Salitrona donde se introdujo una población de *Anthemis chrysantha*.



Figura 45. Detalle de la plantación en Cala Salitrona de un ejemplar de *Anthemis chrysantha* en estado de prefloración.

se haga con plantas, siempre habrá cada año una fase crítica de reclutamiento de plántulas. En el caso de *Anthemis chrysantha*, esta técnica innovadora de introducir una especie anual utilizando planta en maceta aporta numerosas ventajas. Por un lado, si se introducen plantas jóvenes en estado de prefloración, la formación de un banco aéreo de semillas permitirá la liberación gradual de los achenios con los episodios de lluvia, mientras que el resto permanecerán en los capítulos de las plantas muertas esperando las condiciones favorables para la germinación. Sin embargo, si los achenios se siembran directamente, puede haber una pérdida de los efectos beneficiosos que presenta la reserva de achenios en el banco aéreo o,

en otras palabras, de la estrategia favorable en hábitats impredecibles de la germinación fraccionada en el tiempo. Así, dado el hábitat semiárido de la especie, en caso de falta de lluvias los achenios permanecerán en los capítulos resguardados de predadores, conservando intacta su viabilidad. Por otro lado, con una pequeña cantidad de semillas podemos criar en vivero un número suficiente de plantas para llevar a cabo la introducción. Una introducción mediante siembra obliga a partir de gran cantidad de semillas (no aconsejado en especies amenazadas), que quedarían a expensas de predadores y de condiciones climáticas adversas no favorables para la germinación o el establecimiento de plántulas o, en el peor

de los casos, de una lluvia escasa seguida de un periodo largo de sequía que podría estimular la germinación de casi todas las semillas introducidas con la muerte posterior de la mayoría de las plántulas. Un aspecto negativo de la utilización de plantas es que la introducción de un número bajo de individuos puede conducir a la pérdida de diversidad genética debido a la depresión endogámica o a la deriva genética post-introducción (Frankham et al., 2002; Pierson et al., 2007), siendo las poblaciones más pequeñas, en general, menos capaces de adaptarse a nuevos entornos (Redd et al., 2003). No obstante, este problema puede ser resuelto durante la fase de establecimiento de la población haciendo refuerzos periódicos. Por el contrario, dado que esta especie produce un alto número de achenios en su población natural, la siembra directa nos permite llevar a cabo introducciones a bajo coste con una alta diversidad genética. A la vista de todo lo expuesto, podemos sugerir que las introducciones de *Anthemis chrysantha* se hagan combinando ambas técnicas; en una primera fase, que tendría lugar en la primavera, se podría llevar a cabo la plantación de ejemplares en estado de pre-floración, y al otoño siguiente el reforzamiento de la población mediante la siembra de achenios.

8.1.2. Introducciones promovidas por la Fundación Biodiversidad, del Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, y la Autoridad Portuaria de Cartagena

Las alentadoras conclusiones de las primeras introducciones de *Anthemis chrysantha* llevaron a la Universidad Politécnica de Cartagena a embarcarse en el proyecto "Acciones para la conservación en el litoral de Murcia de la manzanilla de Escombreras (*Anthemis chrysantha*), una planta en peligro de extinción", que cuenta con el apoyo de la Fundación Biodiversidad, del Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, y de la Autoridad Portuaria de Cartagena. Este proyecto, de un año de duración (de enero a diciembre de 2015), pretende aumentar el número de poblaciones viables de la especie en la costa de Cartagena con el fin de mejorar la conectividad ecológica de las dos únicas poblaciones naturales que se encuentran en Europa, garantizando con ello la recuperación del estado poblacional y la disminución de su grado de amenaza. Por tanto, las acciones concretas para la conservación *in situ* de *Anthemis chrysantha* son el eje central de dicho proyecto, aunque en él tienen cabida también acciones de conservación *ex situ*, acciones de concienciación social y acciones para la promoción tanto del valor natural de la especie como de su hábitat.

En concreto, las acciones de conservación *in situ* contempladas en dicho proyecto son las siguientes:

Acción A) Producción de planta en vivero

Esta acción consiste en la producción de planta forestal de *Anthemis chrysantha* necesaria para los trabajos de introducción de las nuevas poblaciones. La producción de planta se lleva a cabo en los viveros de la Estación Experimental Agroalimentaria "Tomás Ferro" de la Escuela de Ingeniería Agronómica de la Universidad Politécnica de Cartagena (Figura 46). Para la producción de la planta se utiliza la semilla disponible en el banco de germoplasma de la Universidad Politécnica de Cartagena, reponiéndose el stock de

semillas conservadas en dicho banco en el momento en que las poblaciones naturales disponen de semilla madura.

Aunque en este proyecto no se pretende el desarrollo de técnicas demostrativas para la producción de planta de calidad, debido al hábitat costero de la especie que resulta inaccesible para los vehículos, se considera adecuado desarrollar ensayos con contenedores biodegradables, de modo que no sea necesario recuperar los contenedores y se aligere el intenso trabajo que es preciso realizar para plantar esta especie en su hábitat.



Figura 46. Mesa de cultivo con bandejas forestales donde crece *Anthemis chrysantha*.

Acción B) Reintroducción e introducción de poblaciones

Se proponen 3 parajes en base a las características del hábitat potencial de la especie. Los trabajos se llevan a cabo sobre rodales selectos de entre 3.000-5.000 m². Dependiendo de la ubicación del rodal, se distingue entre actuación de reintroducción o de introducción. En total se realizan actuaciones sobre 3 rodales, descritos a continuación.

Reintroducción: en la Punta de Aguilones (Figura 47), en el extremo sur de la Ensenada de Escombreras. En esta localización se ubicaba una población natural de *Anthemis chrysantha* que desapareció a finales del siglo veinte, coincidiendo con las obras de ampliación del puerto

de Cartagena. La reintroducción se lleva a cabo en terrenos custodiados por la Demarcación de Costas del Estado en la Región de Murcia.

Introducción: en la Algameca Chica (Figura 48), junto al extremo meridional de la bocana del puerto de Cartagena, de titularidad del Ministerio de Defensa, y en la Cala del Bolete Grande (Figura 49), situada entre el Portús y Cabo Tiñoso en el Espacio Natural Sierra de la Muela, Cabo Tiñoso y Roldan, en terrenos de la Comunidad Autónoma.

Los trabajos a realizar son los siguientes:

1º Plantación: se procede a la elección del micro-rodal (1 m²), donde se plantan 20 ejemplares. En cada rodal se seleccionan 100 micro-rodales. La plantación se



Figura 47. Zona elegida en la Punta de Aguilones para la reintroducción de *Anthemis chrysantha*.



Figura 48. Zona elegida en la Algameca Chica para la introducción de *Anthemis chrysantha*.

realiza de forma manual, en los meses de marzo-abril, con la planta en pre-floración (Figuras 50, 51 y 52).

2º Reforzamiento mediante siembra: se procede a la elección del micro-rodal (1 m²), donde se realiza una siembra de aproximadamente unas 1.000 semillas. En cada rodal, se seleccionan 25 micro-rodales. La siembra se realiza con semilla madura procedente de las poblaciones naturales de la especie. Esta semilla es dispersada en cada micro-rodal y, posteriormente, se remueve el terreno superficialmente mediante un rastrillo para su inclusión en el suelo de forma somera (Figura 53).

Teniendo en cuenta el carácter semiárido de la zona, para la supervivencia de esta especie es necesario disponer de un número mínimo de ejemplares en cada población (>1.500 ejemplares), de modo que en caso de sequías importantes siempre quede un número de ejemplares suficiente para producir semilla y garantizar la permanencia de la población (Figura 54).

8.2. Conservación *ex situ*

La conservación *ex situ* complementa la conservación *in situ* almacenando a largo plazo germoplasma representativo de las poblaciones de la especie, permitiendo un mejor conocimiento de las características



Figura 49. Zona elegida en la Cala del Bolete Grande para la introducción de *Anthemis chrysantha*.



Figura 50. Trasplante de ejemplares en prefloración de *Anthemis chrysantha* en micro-rodales selectos en la Cala del Bolete Grande.



Figura 51. Detalle del inicio del botón floral en uno de los ejemplares de *Anthemis chrysantha* introducidos en la Cala del Bolete Grande.



Figura 52. Desarrollo y floración de ejemplares de *Anthemis chrysantha* introducidos en la Algameca Chica.



Figura 53. Reforzamiento de la población introducida en la Cala del Bolete Grande mediante la siembra de achenios.



Figura 54. Seguimiento en otoño de la emergencia de plántulas de *Anthemis chrysantha* en la Punta de Aguilones.

anatómicas, fisiológicas y bioquímicas del material almacenado y proporcionando propágulos para su utilización en programas educativos, programas de mejora genética de especies cultivadas y en planes de reforzamiento, reintroducción o introducción (McNeely et al., 1990). No obstante, hay que tener en cuenta que, a causa de la falta de interacción individuo-ambiente, sólo una parte de la variabilidad genética del taxón se conserva. La conservación *ex situ* de especies amenazadas se lleva a cabo en forma de colecciones de plantas vivas y en bancos de germoplasma.

Las colecciones de plantas vivas constituyen el método tradicional de conservación *ex situ* de los recursos fitogenéticos y bajo esta denominación se pueden considerar los jardines botánicos y las colecciones de plantas en campo, aunque en el caso de especies amenazadas no se realiza la conservación en colecciones de campo (Iriondo, 2001). En el mundo hay unos 1.500 jardines botánicos (más de 500 desarrollan actividades de conservación) que albergan alrededor de 80.000 especies, de las cuales un 10% se encuentran en peligro de extinción (Miller et al., 1995), lo que pone de manifiesto la importante contribución de la red de jardines botánicos a la conservación de especies amenazadas. No obstante, el principal problema de este tipo de conservaciones es que la variabilidad intraespecífica es baja, a lo que se une que

los jardines botánicos tienen una distribución irregular por el mundo y un escaso soporte financiero.

Los bancos de germoplasma vegetales pueden definirse como centros de recursos de material vegetal vivo que poseen colecciones de material vegetal con el objeto de mantenerlas vivas y preservar sus características para el futuro beneficio de la humanidad y del ambiente. También se les llama centros de recursos fitogenéticos, pues las plantas son fuentes de características genéticas y, por tanto, fuentes de diversidad (Paintin et al., 1993). En los bancos de germoplasma se almacena, de una manera estable y controlada, el material genético contenido en células (polen), tejidos (meristemos) u órganos (frutos y semillas). Según el material vegetal se pueden considerar varias formas de conservación: bancos de polen, bancos de cultivo *in vitro*, bancos de esporas y bancos de semillas (Figura 55).

De todas estas opciones, la semilla es la forma más práctica y eficiente no sólo de almacenar sino también de recolectar, transportar y estudiar la diversidad vegetal, por tratarse de un estado compacto, resistente e independiente dentro del ciclo de vida de una planta. La longevidad de las semillas está ligada de forma directa e íntima con su tolerancia a la desecación. En relación con su potencial de almacenamiento, en los años 70 Roberts (1973)



Figura 55. Conservación de semillas, ultradeseccadas con gel de sílice, en la cámara fría del Banco de Germoplasma de la Universidad Politécnica de Cartagena.

dividió las semillas en dos grandes categorías: ortodoxas y recalcitrantes. Las primeras soportan un alto grado de desecación, manteniéndose viables con contenidos de humedad menores del 6%, mientras que las semillas recalcitrantes pierden rápidamente su viabilidad si son desecadas por debajo de determinados valores, que varían entre el 20 y el 60% dependiendo de la especie (Hong et al., 1996). Posteriormente, se identificó una tercera categoría de semillas cuyo comportamiento es intermedio entre las ortodoxas y las recalcitrantes (Ellis et al., 1990), que comprende semillas capaces de tolerar niveles de desecación hasta el 10% de contenido de humedad aproximadamente. Además, hoy día se piensa que existe una gradación

continua entre las semillas claramente ortodoxas y las altamente intolerantes a la desecación. Igualmente, se ha comprobado que puede existir variación dentro de las semillas de una misma especie, en relación con el origen geográfico y el año de recolección (Pritchard, 2004; Berjak y Pammenter 2008). Por suerte, la mayoría de las especies cultivables y forrajeras, así como muchas especies arbóreas, producen semillas ortodoxas y su conservación en bancos es la técnica *ex situ* más utilizada.

La conservación de semillas precisa mayores requerimientos técnicos que las colecciones de plantas; aun así, el almacenamiento de semillas a largo plazo constituye una operación relativamente simple y económica, permitiendo conservar una

alta diversidad genética en un espacio reducido, durante largos períodos de tiempo y con un mínimo riesgo de daños genéticos. Por ello, el almacenamiento en forma de semilla es el preferido para conservar el 90% de los seis millones de accesiones mantenidas *ex situ* en todo el mundo.

Las semillas ortodoxas poseen longevidades considerables aún en condiciones ambientales, ya que su actividad metabólica está drásticamente reducida por su bajo contenido de humedad interna (estado quiescente). Desde hace años se ha comprobado que, durante la desecación de las semillas ortodoxas, se produce un rápido incremento de la viscosidad del citoplasma, llegándose a un estado sólido amorfo o "vítreo" ("glassy state") en el que los constituyentes celulares sufren una fuerte inmovilización y se reducen los procesos de deterioro. Se piensa que algunos elementos que se acumulan en las semillas durante las últimas fases de la maduración (algunos oligosacáridos y proteínas) pueden contribuir a la estabilidad de este estado vítreo o a otro tipo de actividad protectora. Los daños causados en las semillas durante la desecación o el almacenamiento prolongado, si no son críticos, pueden ser reparados en las primeras etapas de la germinación, durante la imbibición de la semilla. El mantenimiento de los mecanismos de reparación de proteínas o ácidos nucleicos se considera un aspecto clave en

la supervivencia de las semillas después de largos períodos de almacenamiento. Así, las técnicas para su conservación se han ido mejorando durante décadas, llegando a desecar las semillas hasta un 3-7% de peso fresco, dependiendo de la especie, y a almacenarlas en recipientes herméticos, a bajas temperaturas, preferiblemente a -18°C o menos (FAO/IPGRI, 1994). Existen técnicas para conservar semillas recalcitrantes (muchas especies importantes de árboles tropicales y subtropicales), que no sobreviven a la desecación ni toleran temperaturas bajas, pero por lo general son de vida corta y cada especie requiere su propio método (Rao et al., 2007).

Una vez en los bancos de germoplasma, los procedimientos adecuados en el manejo de las semillas garantizan que éstas tengan una alta calidad y longevidad. El proceso básico para la incorporación de una accesión a un banco consiste en: adquisición del germoplasma, recepción y registro, limpieza (Figura 56), estimación de la viabilidad, secado de la semilla, envasado, almacenamiento y, finalmente, revisión periódica de la viabilidad. Cada uno de estos procedimientos es importante, sin embargo, como se ha comentado previamente, la desecación y el almacenado afectan a la longevidad de las semillas. Según las denominadas Reglas de Harrington, la longevidad de una semilla se duplica por cada cinco grados centígrados que se disminu-



Figura 56. Proceso de limpieza de semillas de *Anthemis chrysantha*.

ye su temperatura de conservación (un lote de semillas conservado a 5°C, vivirá ocho veces más que otro lote equivalente conservado a 20°C); del mismo modo, cada unidad porcentual que se rebaje en el contenido de humedad duplicará su longevidad (un lote de semillas con un contenido medio de humedad del 6% vivirá dieciséis veces más que otro con un contenido del 10%), considerando siempre que tanto la disminución de la temperatura de almacenamiento como la desecación de las semillas tienen sus límites.

El secado de las semillas puede hacerse en cámara de desecación o utilizando un agente desecante, como el gel de sílice. En cámara, generalmente, la humedad relativa oscila entre el 10 y el 20% y la temperatura entre los 15 y los 20°C. Cuando se

utiliza gel de sílice se habla de ultradesecación, pues la humedad relativa de la semilla desciende hasta el 5-10%. En cuanto a la temperatura de almacenamiento, se suele determinar en función del tiempo de conservación: cuando se pretende una conservación a largo plazo se almacenan a -18°C, mientras que una conservación a medio plazo no precisa condiciones tan exigentes. En relación a estos dos tipos de conservación, los bancos de germoplasma poseen dos tipos de colecciones; se habla de colección base de semillas, aquella en la que el material no es suministrable por el banco y cuya conservación es a largo plazo, y colección activa de semillas, cuyo material es principalmente para el suministro a otras entidades o particulares y el tiempo de conservación es medio.

Anthemis chrysantha, como la mayoría de especies mediterráneas, posee semillas ortodoxas que soportan perfectamente el secado y almacenamiento en frío; así, dentro del marco de proyecto "Acciones para la conservación en el litoral de Murcia de la manzanilla de Escombreras (*Anthemis chrysantha*), una planta en peligro de extinción" y como parte de las acciones concretas dirigidas a la conservación a largo medio-plazo de la mayor diversidad genética de la especie, se han almacenado semillas de ambas poblaciones naturales en el Banco de Germoplasma de la Universidad Politécnica de Cartagena. Una vez recolectadas en el mes de junio de 2015, las semillas de *Anthemis chrysantha* se ultrasecaron con gel de sílice hasta valores inferiores al 10% de humedad relativa y se almacenaron en tubos herméticos en las instalaciones del banco de germoplasma, a 5°C de temperatura y a 15% de humedad ambiental (Figura 57). Estos lotes de semillas permanecerán conservados para su uso en futuros estudios o introducciones en campo de la especie, así como para su mera conservación.



Figura 57. Semillas de *Anthemis chrysantha* preparadas para su conservación en el Banco de Germoplasma de la Universidad Politécnica de Cartagena. A. Jarra hermética con los tubos, también herméticos, que contienen semillas de la especie. B. Detalle de uno de los tubos, donde las semillas están separadas del gel de sílice por un algodón.

Bibliografía

- Aguado, M., 2012. Biological and Ecological Traits of *Anthemis chrysantha* J. Gay (*Asteraceae*), a Critically Endangered Species. Universidad Politécnica de Cartagena.
- Aguado, M., Martínez-Sánchez, J.J., Reig-Armiñana, J., García-Breijo, F.J., Franco, J.A., Vicente, M.J., 2011. Morphology, anatomy and germination response of heteromorphic achenes of *Anthemis chrysantha* J. Gay (*Asteraceae*), a critically endangered species. *Seed Sci. Res.* 21, 283–294.
- Aguado, M., Vicente, M.J., Miralles, J., Franco, J.A., Martínez-Sánchez, J.J., 2012a. Aerial seed bank and dispersal traits in *Anthemis chrysantha* (*Asteraceae*), a critically endangered species. *Flora*. 207, 275–282.
- Aguado, M., Vicente, M.J., Franco, J.A., Martínez-Sánchez, J.J., 2012b. The role of the soil seed bank in the unpredictable habitat of *Anthemis chrysantha* J. Gay, a critically endangered species. *Flora*. 207, 903–907.
- Alcaraz, F., Barreña, J.A., Clemente, M., González, A.J., López, J., Rivera, D., Ríos, S., 2008. Hábitats y sistemas de hábitats. In: Alcaraz, F., Barreña, J.A., Clemente, M., González, A.J., López, J., Rivera, D., Ríos, S. (Eds), *Manual de interpretación de los hábitats y sistemas naturales y seminaturales de la Región de Murcia*. Dirección General del Medio Natural Consejería de Desarrollo Sostenible y Ordenación del Territorio, Tomo 1, Región de Murcia.
- Armstrong, D.P., Seddon, P.J., 2007. Directions in reintroduction biology. *Trends Ecol. Evol.* 23, 20–25.
- Arroyo, M.T.K., Chacón, P., Cavieres, L.A., 2006. Relationship between seed bank expression, adult longevity and aridity in species of *Chaetanthera* (*Asteraceae*) in Central Chile. *Annals Bot.* 98, 591–600.
- Ashton, P.S., 1987. Biological considerations in in-situ versus ex-situ plant conservation. In: Bramwell, D., Hamann, O., Heywood, V.H., Synge, H. (Eds.), *Botanic Gardens and the World Conservation Strategy*. Academic Press, London, pp. 117–130.
- Atlas Global de la Región de Murcia. Disponible en: <http://www.atlasdemurcia.com>. Consulta: 2 septiembre 2015.
- Barrett, S.C.H., Kohn, J., 1991. The genetic and evolutionary consequences of small population size in plant: implications for conservation. In: Falk, D., Holsinger, K.E. (Eds), *Genetics and Conservation of Rare Plants*. Oxford University Press, New York, pp. 3–30.
- Baskin, J.M., Baskin, C.C., 1978. The seed bank in a population of an endemic plant species and its ecological significance. *Biol. Conserv.* 14, 125–130.
- Baskin, J.M., Baskin, C.C., 1989. Role of temperature in regulating timing of germination in soil seed reserves of *Thlaspi arvense* L. *Weed Res.* 29, 317–326.
- Baskin, J.M., Baskin, C.C., 1998. Seeds. Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. Academic Press, San Diego.
- Baskin, J.M., Baskin, C.C., 2000. Seed germination ecology of *Lesquerella lyrata* Rollins (*Brassicaceae*), a federally threatened winter annual. *Nat. Area. J.* 20, 159–165.
- Battandier, J.A., 1888. Dicotylédones In: Battandier, J., Trabut, L. (Eds.), *Typographie Adolphe Jourdan*. Libraire F. Savy Paris, Alger.
- Battandier, J. A., Trabut, L., 1902. *Flore Analytique e Synoptique de L'Algérie e de la Tunisie*. Giralt, Alger.
- Beneke, K., von Teichman, I., van Rooyen M.W., Theron, G.K., 1992. Fruit polymorphism in ephemeral species of Naquamaland. I. Anatomic differences between polymorphic diaspores of two *Dimorphotheca* species. *S. Afr. J. Bot.* 58, 448–455.
- Berjak, P., Pammenter, N.W., 2008. From *Avicennia* to *Zizania*: seed recalcitrance in perspective. *Ann. Bot.* 101, 213–228.

- BORM, 2003. Decreto nº 50/2003, de 30 de mayo por el que se crea el Catálogo Regional de Flora Silvestre Protegida de la Región de Murcia. Boletín Oficial de la Región de Murcia 131, 11615–11624.
- Brändel, M., 2004. Dormancy and germination of heteromorphic achenes of *Bidens frondosa*. *Flora* 199, 228–233.
- Brown, G., 2002. Community composition and population dynamics in response to artificial rainfall in an undisturbed desert annual community in Kuwait. *Basic Appl. Ecol.* 3, 145–156.
- Carrillo, F.A., Carrión, J.S., Fernández, S., 2010. Restauración Hidrológica y Forestal de la Región de Murcia. Confederación Hidrográfica del Segura. España.
- Caujapé-Castells, J., 2006. Brújula para botánicos desorientados en la genética de poblaciones, Exegen ediciones, Las Palmas de Gran Canaria, España.
- Chehregani, A., Mahanfar, N., 2007. Achene micro-morphology of *Anthemis* (Asteraceae) and its allies in Iran with emphasis on systematics. *Int. J. Agric. Biol.* 9, 486–488.
- Cheptou, P.O., Lepart, J., Escarre, J., 2001. Inbreeding depression under intraspecific competition in a highly outcrossing population of *Crepis sancta* (Asteraceae): evidence for frequency-dependent variation. *Ame. J. Bot.* 88, 1424–1429.
- Colas, B., Kirchner, F., Riba, M., Oliveri, I., Mignot, A., Imbert, E., Beltrame, C., Carbonell, D., Fréville, H., 2008. Restoration demography: a 10-years demographic comparison between introduced and natural populations of endemic *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). *J. Appl. Ecol.* 45, 1468–1476.
- Cole, C.T., 2003. Genetic variation in rare and common plants. *Ann. Rev. Ecol. Evol. S.* 34, 213–237.
- Copete, M.A., Herranz J.M., Ferrandis, P., 2009. Seed germination ecology of the endemic Iberian winter annuals *Iberis pectinata* and *Ziziphora aragonensis*. *Seed Sci. Res.* 19, 155–169.
- Conway, W., 1988. Can technology aid species preservation? In: Wilson, E.O., Peter, F. M. (Eds.), *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, DC, pp. 263–268.
- Drayton, B., Primack, R.B., 2000. Rates of success in the reintroduction by four methods of several perennial plant species in eastern Massachusetts. *Rhodora* 102, 299–331.
- Ellis, R.H., Hong, T.D., Roberts, E.H., 1990. An intermediate category of seed behaviour? I. Coffee. *J. Exp. Bot.* 41, 1167–1174.
- Ellstrand, N.C., Elam, D.R., 1993. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 24, 217–242.
- Escudero, A., Iriondo, J.M., Albert, M.J., 2002. Biología de Conservación, nuevas estrategias bajo diferentes perspectivas. *Ecosistemas* 3.
- FAO/IPGRI, 1994. Normas para Bancos de Genes. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Roma. International Plant Genetic Resources Institute, Roma.
- Farnsworth, E., 2007. Conservation and management of rare plant species. In: Sarkar, S. (Ed), *Encyclopedia of Earth*. Environmental Information Coalition, National Council for Science and the Environment). Cleveland, Washington, D.C.
- Fernandes, R., 1983. Identificación, tipificación, afinidades et distribución géographique de quelques taxa Européens du genre *Anthemis* L. *Revista de Biología (Lisboa)* 12 (3–4), 385–424.
- Fernner, M., Thompson, K., 2005. *The Ecology of Seeds*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Ferrandis, P., Herranz, J.M., Martínez-Sánchez, J.J., 1999. Effect of fire on hard-coated *Cistaceae* seed banks and its influence on techniques for quantifying seed banks. *Plant Ecol.* 144, 103–114.
- Ferrandis, P., De las Heras, J., Martínez-Sánchez, J.J., Herranz, J.M., 2001. Influence of a low-intensity fire on a *Pinus halepensis* Mill. forest seed bank and its consequences on the early stages of plants succession. *Israel J. Plant Sci.* 49, 105–114.

- Fleishman, E., Launer, A.E., Switky, K.R., Yandell, U., Heywood, J., Murphy, D.D., 2001. Rules and exceptions in conservation genetics: genetic assessment of the endangered plant *Cordylanthus palmettos* and its implications for management planning. *Biol. Conserv.* 98, 45–53.
- Francisco-Ortega, J., Santos-Guerra, A., Hines, A., Jansen, R. K., 1997. Molecular evidence for a Mediterranean origin of the Macaronesian endemic genus *Argyranthemum* (Asteraceae). *Am. J. Bot.* 84, 1595–1613.
- Frankham, R., Ballou, J.D., Briscoe, D.A., 2002. Introduction to Conservation Genetics. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fischer, M., Hock, M., Paschke, M., 2003. Low genetic variation reduces cross-compatibility and offspring fitness in populations of a narrow endemic plant with a self incompatibility system. *Conserv. Genet.* 4, 325–336.
- Fox, L.R., Steele, H.N., Holl, K.D., Fusari, M.H., 2006. Contrasting demographics and persistence of rare annual plants in highly variable environments. *Plant Ecol.* 183, 157–170.
- Funk, V.A., Susanna, A., Stuessy, T.F., Robinson, H., 2009. Classification of *Compositae*. In: Funk, V.A., Susanna, A., Stuessy, T., Bayer, R. (Eds), Systematics, evolution and biogeography of the *Compositae*. IAPT, Vienna, pp 171–189.
- Gibson, J.P., Tomlinson, A.D., 2002. Genetic diversity and mating system comparisons between rat and disc achene seed pools of the heterocarpic species *Heterotheca subaxillais* (Asteraceae). *Int. J. Plant Sci.* 163, 1025–1034.
- Godefroid, S., Piazza, C., Rossi, G., Buord S., Stevens, A.D., Aguraiuja, R., Cowell, C., Weekley, C.W., Vogg, G., Iriondo, J.M., Johnson, I., Dixon, B., Gordon, D., Magnanon, S., Valentin, B., Bjureke, K., Koopman, R., Vicens, M., Virevaire, M., Vanderborgh, T., 2011. How successful are plant species reintroductions? *Biol. Conserv.* 144, 672–682.
- Gómez, J.M., Valladares, F., Puerta-Piñero, C., 2004. Differences between structural and functional environmental heterogeneity caused by seed dispersal. *Funct. Ecol.* 18, 787–792.
- Grime, J.P., 1979. Plant strategies and vegetation processes. Wiley and Sons, New York.
- Guerra, J., Egea, J.M., Sánchez Gómez, P., Cano, M.J., Gallego, M.T., Jiménez, J.A., Jiménez, J.F., Orgáz, J.D., Bautista, J., Cánovas, J.L., Ríos, D., Alonso, M., López, D. Grupo de Investigación E005-07 Biología, Ecología y Evolución de Briófitos y Espermatófitos. Disponible en: <http://www.flora-portegida.es>. Consulta: 2 septiembre 2015.
- Guerrant, E.O., Kaye, T.N., 2007. Reintroduction of rare and endangered plants: common factors, questions and approaches. *Aust. J. Bot.* 55, 362–370.
- Gutterman, Y., 1990. Seed dispersal by rain ombrohydrochory in some of the flowering desert plants in the deserts of Israel and the Sinai peninsula. *Mitt. Inst. Allg. Bot. Hamburg* 23b, 841–852.
- Gutterman, Y., 1993. Seed germination in desert plants. Springer-Verlag, Berlin.
- Gutterman, Y., 2000. Environmental factors and survival strategies of annual plant species in the Negev Desert, Israel. *Plant Species Biol.* 15, 113–125.
- Gutterman, Y., Ginott, S., 1994. Long-term protected 'seed bank' in dry inflorescences of *Asteriscus pygmaeus*; achene dispersal mechanism and germination. *J. Arid Environ.* 26, 149–163.
- Hamrick, J.L., Godt, M.J.W., 1989. Allozyme diversity in plant species. In: Brown, A.H.D., Clegg, M.T., Kahler, A.L., Weir, B.S. (Eds), Plant population genetics, breeding and germplasm resources. Sinauer Associates Inc., Sunderland, MA, pp 43–63.
- Hamrick, J.L., Godt, M.J.W., Murawski, D.A., Loveless, M.D., 1991. Correlations between species traits and allozyme diversity: in implications for conservation biology. In: Falk, D.A., Holsinger K.E. (Eds.), Genetic and conservation of rare plants. Oxford University Press, New York, pp. 75–86.
- Harper, J.L., 1977. Population biology of plants. Academic Press, London.
- Hedrick, P.W., 1985. Genetics of populations. Boston, MA: Jones and Bartlett.

- Heywood, V.H., Humphries, C.J., 1977. *Anthemideae*. Systematic Review. In: Heywood, V.H., Harborne, J. B., Turner, B.L. (Eds.), *The Biology and Chemistry of the Compositae* 2, 851–898. London.
- Hong, T.D., Lington, S., Ellis, R.H., 1996. Seed storage behaviour: a compendium. *Handbooks for Genebanks*: No. 4. International Plant Genetic Resources Institute, Rome.
- Imbert, E., Escarré, J., Lepart, J., 1999. Differentiation among populations for life history, morphology, head traits and achene morph productions in the heterocarpic species *Crepis sancta* (Asteraceae). *I. J. Plant Sci.* 160, 543–552.
- Imbert, E., 2002. Ecological consequences and ontogeny of seed heteromorphism. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 5, 13–36.
- Iriondo, J.M., 2001. Conservación de germoplasma de especies raras y amenazadas (revisión). *Investigaciones Agrarias, Producción y Protección Vegetal* 16 (1), 5–24.
- Jusaitis, M., Polomka, L., Sorensen, B., 2004. Habitat specificity, seed germination and experimental translocation of the endangered herb *Brachycome muelleri* (Asteraceae). *Biol. Conserv.* 116, 251–266.
- Klak, C., Reeves, G., Hedderson, T., 2004. Unmatched tempo of evolution in Southern African semi-desert ice plants. *Nature* 427, 63–65.
- Kalisz, S., McPeck, M.A., 1993. Extinction dynamics, population growth, and seed banks. *Oecologia* 95, 314–320.
- Kubitzki, K., 2007. *The Families and Genera of Vascular Plants. Flowering Plants-Eudicots. Asterales*. Springer.
- Leimu, R., Mutikainen, P., Koricheva, J., Fischer, M., 2006. How general are positive relationships between plant population size, fitness and genetic variation? *J. Ecol.* 94, 942–952.
- Lewontin, R.C., 1972. The apportionment of human diversity. *Evol. Biol.* 6, 381–398.
- Lisowski, S., 1991. Les Asteraceae dans la flore d'Afrique Centrale (excl. *Cichorieae*, *Inuleae* et *Vernoniaeae*). Vol. 1. In: *Fragmenta Floristica et Geobotanica*. Ann. 36 (Suppl. 1). Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków. 627 pp.
- Llorens, L.L., Gil, L., Boira, H., 2009. Reproductive biology of *Launaea cervicornis*: A keystone species of the Balearic coastal shrublands. *Flora* 204, 456–462.
- Lopez-Pujol, J., Bosch, M., Simon, J., Blanche, C., 2002. Allozyme diversity and population structure of the very narrow endemic *Seseli farrenyi* (Apiaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 138, 305–314.
- Luan, S.S., Chiang, T.Y., Gong, X., 2006. High genetic diversity vs. low genetic differentiation in *Novelia insignis* (Asteraceae), a narrowly distributed and endemic species in China, revealed by ISSR fingerprinting. *Ann. Bot.* 98, 583–589.
- Martínez-Sánchez, J.J., Franco, J.A., Vicente, M.J., Muñoz, M., Bañón, S., Conesa, E., Fernández, J.A., Valdés, R., Miralles, J., Ochoa, J., Aguado, M., Esteva, J., López, J., Aznar, L., 2008. Especies silvestres mediterráneas con valor ornamental. Selección, producción viverística y utilización en jardinería. Servicio de Protección y Conservación de la Naturaleza. Dirección General de Patrimonio Natural y Biodiversidad. Consejería de Agricultura y Agua. Región de Murcia. 224 pp.
- Mas, J., Andrés, J.L., Fernández, J.C., Lillo, M., Gisbert, J., Capel, J., Alcaraz, F., Rivera, D., Ortiz, R., Esteve, M.A., Sánchez, P.A., Pérez, A., Pérez, I., 1986. Sureste Ibérico. El medio natural. Ediciones mediterráneo S.A, Murcia.
- MacDonald, N., Watkinson, A.R., 1981. Models of an annual plant population with a seedbank. *J. Theor. Biol.* 93, 643–653.
- McNeely, J.A., Miller, K.R., Reid, W.V., Mittermeier, R.A., Werner, T.B., 1990. *Conserving the World Biological Diversity*. IUCN, WRI, CI, WWF-US, The World Bank, Gland, Suiza, 193 pp.
- Ministerio de Educación, Cultura y Deporte (MECD). Gobierno de España. Disponible en: <http://www.mecd.gob.es>. Consulta: 2 septiembre 2015.

- Menges, E.S., 2008. Restoration demography and genetics of plants: When is a translocation successful? *Aust. J. Bot.* 56, 187–196.
- Milberg, P., Andersson, L., Thompson, K., 2000. Large-seeded species are less dependent on light for germination than small-seeded. *Seed Sci. Res.* 10, 99–104.
- Miller, K., Allegrretti, M.H., Johnson, N., Jonsson, B., 1995. Measures for Conservation of Biodiversity and Sustainable Use of its Components. In: Heywood, V.H. (Ed), *Global Biodiversity Assessment*. UNEP-Cambridge University Press, Cambridge, pp. 919–1061.
- MNHN. Muséum National D´Histoire Naturelle. Paris. Disponible en: www.mnhn.fr/fr. Consulta: 2 de septiembre de 2015.
- Murcia Natural. Dirección General de Medio Ambiente. Comunidad Autónoma de la Región de Murcia. Fecha actualización: 7 octubre 2010. Disponible en: <http://www.murcianatural.carm.es>. Consulta: 2 septiembre 2015.
- Negbi, M., Tamari, B., 1963. Germination of chlorophyllous and achlorophyllous seeds of *Salsola volkensis* and *Aellenia austrani*. *Isr. J. Bot.* 12, 124–135.
- Nei, M., 1972. Genetic distance between populations. *Am. Nat.* 106, 238–292.
- Nei, M., 1973. Analysis of genetic diversity in subdivided populations. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 70, 3321–3323.
- Nybom, H., 2004. Comparison of different nuclear DNA markers for estimating intraspecific genetic diversity in plants. *Mol. Ecol.* 13, 1143–1155.
- Nybom, H., Bartish, I., 2000. Effects of life history traits and sampling strategies on genetic diversity estimates obtained with RAPD markers in plants. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 3, 93–114.
- Oberprieler, C., 1998. The systematics of *Anthemis* L. (*Compositae*, *Anthemideae*) in W and C North Africa. *Bocconea* 9, 1–328.
- Oberprieler, C., Vogt, R., 2000. The position of *Castri-lanthenum* Vogt & Oberprieler and the phylogeny of Mediterranean *Anthemideae* (*Compositae*) as inferred from nrDNA ITS and cpDNA trnL/trnF IGS sequence variation. *Pl. Syst. Evol.* 225, 145–170.
- Oberprieler, C., 2001. Phylogenetic relationships in *Anthemis* L. (*Compositae*, *Anthemideae*) based on nrDNA ITS sequence variation. *Taxon* 50, 745–762.
- Pacala, S.W., 1986. Neighborhood models of plant population dynamics. 4. Single species and multispecies models of annuals with dormant seeds. *Am. Nat.* 128, 859–878.
- Painting, K.A., Perry M.C., Denning, R.A. y Ayad, W.G., 1993. Guía para la Documentación de Recursos Genéticos. Consejo Internacional de Recursos Fitogenéticos, International Plant Genetic Resources Institute (IPGRI), Universidad de San Carlos de Guatemala, Instituto de Ciencia y Tecnología, Roma, 295 pp.
- Pake, C. E., Venable, D.L., 1996. Seed banks in desert annuals: implications for persistence and coexistence in variable environments. *Ecology* 77, 1427–1435.
- Peakall, R., Smouse, P., 2006. Genalex 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Mol. Ecol. Notes* 6, 288–295.
- Pierson, S.A.M., Keiffer, C.H., McCarthy, B.C., Rogstad, S.H., 2007. Limited reintroduction does not always lead to rapid loss of genetic diversity: an example from the American Chestnut (*Castanea dentata*; *Fagaceae*). *Restor. Ecol.* 15, 420–429.
- Pineda, F., 1997. Conservación de la diversidad biológica y sistemas tradicionales del uso del territorio en el Mediterráneo. *Monograf. Jard. Bot. Córdoba* 5, 39–41.
- Pritchard, H.W., 2004. Classification of seed storage types for *ex situ* conservation in relation to temperature and moisture. pp. 139–161. In: Guerrant Jr., E.O., Havens, K., Maunder, M. (Eds.). *Ex situ Plant Conservaron: Supporting species survival in the wild*. Island Press, Covelo.

- Rao, N.K., Hanson, J., Dulloo, M.E., Ghosh, K., Novell, D. and Larinde, M., 2007. Manual para el manejo de semillas en bancos de germoplasma. Manuales para Bancos de Germoplasma N° 8. Bioersity International, Roma.
- Reed, D.H., Lowe, E.H., Briscoe, D.A., Frankham, R., 2003. Fitness and adaptation in a novel environment: effect of inbreeding, prior environment, and lineage. *Evolution* 57, 1822–1828.
- Ren, H., Ma, G., Zhang, Q., 2010. Moos is a key nurse plant for reintroduction of the endangered herb, *Primulina tabacum* Hance. *Plant Ecol.* 209, 313–320.
- Ricketts, T.H., Dinerstein, E., Boucher, T., Brooks, T.M., Butchart, S.H.M., Hoffmann, M., Lamoreux, J.F. *et al.*, 2005. Pinpointing and preventing imminent extinctions. *PNAS* 102, 18497–18501.
- Roberts, E.H., 1973. Predicting the storage life of seeds. *Seed Sci. Technol.* 1, 499–514.
- Roberts, H.A., Neilson, J.E., 1982. Seasonal changes in the temperature requirements for germination of buried seeds of *Aphanes arvensis* L. *New Phytol.* 92, 159–166.
- Ruiz de Clavijo, E., Jiménez, M.J., 1998. The influence of achene type and plant density on growth and biomass allocation in the heterocarpic annual *Catanache lutea* (Asteraceae). *Int. J. Plant Sci.* 159, 637–647.
- Sánchez Gómez, P., Carrión, M.A., Hernández, A., Jiménez, J., Vera, J., 2002. Aportaciones corológicas, nomenclaturales y taxonómicas par la flora del sureste ibérico. *Ann. Biol.* 24, 209–216.
- Sánchez Gómez, P., Carrión, M.A., Hernández, A., 2004. *Anthemis chrysantha* J. Gay. In: Bañares, A., Blanca, G., Güemes, J., Moreno, J.C., Ortiz, S. (Eds), Atlas y libro rojo de la flora vascular amenazada de España. Taxones prioritarios. Madrid, Dirección General de Conservación de la Naturaleza, pp. 136–137.
- Schütz, W., Milberg, P., Lamont, B.B., 2002. Seed dormancy, after-ripening and light requirements of four annual asteraceae in south-wetern Australia. *Ann. Bot.* 90, 707–714.
- Slatkin, M., Barton, N.H., 1989. A comparison of three indirect methods for estimating average levels of gene flow. *Evolution* 43, 1349–1368.
- Spellerberg, I.F., Haldes, S.R., 1992. *Biological Conservation*. Cambridge University Press.
- Sun, H.Z., Lu, J.J., Tan D.Y., Baskin J.M., Baskin C.C., 2009. Dormancy and germination characteristics of the trimorphic achenes of *Garhadiolus papposus* (Asteraceae), an annual ephemeral from the Junggar Desert, China. *S. Afr. J. Bot.* 75, 537–545.
- Tanowitz, B.D., Salopek, P.F., Mahall, B.E., 1987. Differential germination of ray and disc achenes in *Hemizonia increscens* (Asteraceae). *Am. J. Bot.* 74, 303–312.
- Tutin, T.G., Heywood, V.H., Burges, N.A., Moore, D.M., Valentin, D.H., Walters, S.M., Webb, A., 1980. *Flora Europaea*. Vol 5. Cambridge, UK, Cambridge University Press.
- UNESCO, 1977. *Mediterranean forest and maquis: ecology, conservation and management*. MaB technical notes 2. Unesco, France. pp 79.
- Van Rheede van Oudtshoorn, K., Van Rooyen, M.W., 1999. *Dispersal Biology of Desert Plants*. Springer, Berlin.
- Venable, D.L., 1985. The evolutionary ecology of seed heteromorphism. *Am. Nat.* 126, 577–595.
- Venable, D.L., Brown, S.J., 1988. The selective interactions of dispersal dormancy and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *Am. Nat.* 131, 360–384.
- Venable, D.L., Levin, D.A., 1985. Ecology of achene dimorphism in *Heterotheca latifolia*. I. Achene structure, germination and dispersal. *J. Ecol.* 73, 133–145.
- Walter, K.S., Gillett, H.J., 1998. 1997. IUCN Red List of Threatened Plants. Compiled by the World Conservation Monitoring Center. IUCN-The World Conservation Union, Gland, 862 pp.
- Watson, L.E., Evans, T.E., Boluarte, T., 2000. Molecular phylogeny and biogeography of tribe *Anthemideae* (Asteraceae), based on chloroplast *ndhF*. *Mol. Phylogenet. Evol.* 15, 59–69.

Yeh, F.C., Yang, R.C., Boyle, T.B.J., Ye, Z.H., Mao, J.X., 1997. POPGENE, the user-friendly shareware for population genetic analysis. Molecular Biology and Biotechnology Centre, University of Alberta, Canada.

Young, A., Boyle, T., Brown, T., 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation. Trends Ecol. Evol. 11, 413–418.

Zareh, M.M., 2005. Synopsis of the Family *Asteraceae* in Egypt. Review. Int. J. Agric. Biol. 5, 832–844.

Zietkiewicz, E., Rafalski, A., Labuda, D., 1994. Genome fingerprinting by simple sequence repeats (SSR)-anchored polymerase chain reaction amplification. Genomics 20, 176–183.

Con el apoyo de:

