

2

TRABAJOS CIENTÍFICOS

RESPUESTA GERMINATIVA A LA TEMPERATURA Y AL ÁCIDO GIBERÉLICO EN ESPECIES PASCÍCOLAS PIRENAICAS

M.T. SEBASTIÀ, J. GARCÍA-PÉREZ Y A.M. PELACHO

Dept. Hortofructicultura, Botànica i Jardineria.

Escola Tècnica Superior d'Enginyeria Agrària. Univ. Lleida. 25006 Lleida (España)

RESUMEN

Se analiza la capacidad de germinación de semillas de especies de pastos subalpinos pirenaicos a diferentes temperaturas. Se propone que especies de zonas ecológicamente diferenciadas presentan distintos requerimientos para su germinación. Se recolectaron semillas de diecinueve especies y se observó su germinación a 5, 10, 15 y 20 °C durante cinco semanas; en siete de las especies se analizó además la respuesta al ácido giberélico. Para todas las temperaturas, las especies de los pastos secos presentaron tasas germinativas mayores que las especies mesofíticas. La mayor respuesta se obtuvo a 20 °C, pero incluso a esta temperatura la tasa de germinación fue, en general, baja. Esto indica que la dormición es común para el conjunto de las especies estudiadas, lo cual es confirmado por el efecto estimulante del ácido giberélico sobre la germinación. Las especies abundantes en la vegetación, sobre todo gramíneas, presentaron mayores respuestas de germinación, mientras que las menos abundantes, dicotiledóneas principalmente, presentaron mayor dormición. La germinación de las semillas de cubierta blanda se produjo en su mayoría durante las dos primeras semanas de tratamiento. En el resto de las especies la germinación fue constante o se observó en las últimas semanas.

Palabras clave: Semillas, dormición, especies mesofíticas, especies xerofíticas.

INTRODUCCIÓN

Las semillas constituyen órganos de las plantas que combinan la capacidad de multiplicación y diseminación, evitando las condiciones ambientales desfavorables y conservando la variabilidad genética de las especies (excepto cuando son apomíticas). La importancia de la semilla en el mantenimiento y perduración de las especies vegetales está relacionada con el aspecto adaptativo de muchas de sus características (Harper *et al.*, 1970; Sebastià, 1991a). En particular, la respuesta germinativa que presentan estos órganos fren-

te a diferentes factores del medio puede interpretarse como una forma de incrementar la probabilidad de sobrevivir en los ambientes desiguales e impredecibles del medio natural (Fenner, 1985).

La respuesta de las semillas a los factores ambientales presentes se ha visto seleccionada por la supervivencia de la especie bajo las condiciones ambientales en las que las plántulas se desarrollan. Una combinación adecuada de temperatura y humedad es crucial para determinar la germinación de las semillas en el suelo y destaca de entre todos los mecanismos, físicos y químicos, que regulan este proceso (Mayer y Poljakoff-Maybear, 1982).

Cada especie tiene un rango de temperaturas en que germina y puede establecer sus plántulas (Bradbeer, 1988). La temperatura regula la germinación de las semillas en condiciones naturales, determinando la capacidad y la tasa de germinación, eliminando la dormición primaria o secundaria, o induciendo la dormición secundaria (Brewley y Black, 1985). En el campo, la sensibilidad a la temperatura limita la germinación de las semillas a unos determinados momentos del año, influyendo así sobre el desarrollo fenológico de las plantas.

En los pastos subalpinos pirenaicos, la temperatura es un factor crítico limitante del crecimiento vegetal debido no sólo a la baja media anual que se registra (alrededor de los 5 °C), sino también a lo extremado de las temperaturas mínimas y a la irregularidad general de los factores climáticos de la zona (véase Vigo, 1983; Sebastià, 1991b). Por otro lado, la temperatura varía entre posiciones fisiográficas distintas, contribuyendo a la determinación de diferencias en los patrones de distribución de las especies (Sebastià, 1991b; Canals y Sebastià, 1992).

Se plantea la hipótesis de que la germinación de las especies pascícolas que crecen en ambientes contrastados presentará diferente dependencia de la temperatura. Las especies xerofíticas presentarán mayor capacidad de germinación directa tras su recolección y más respuesta germinativa a temperaturas bajas que las mesofíticas, debido a su distribución en ambientes secos y expuestos donde la nieve desaparece antes y se recibe pronto la cantidad de radiación suficiente para iniciar el desarrollo, lo cual permite una floración y una diseminación más tempranas (Sebastià, 1991b; Bañeres y Sebastià, 1992). Estas mismas especies, por su situación, presentan más riesgo de sequía en el verano, por lo que su establecimiento rápido puede ser ventajoso.

Los mecanismos de dormición de las especies de los lugares más húmedos y frescos serán más potentes, para así evitar la germinación inmediata tras la diseminación, muchas veces tardía, que llevaría a las plántulas a enfrentarse con los riesgos invernales.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se recogieron semillas de diecinueve especies típicas de los pastizales subalpinos del Pirineo calizo oriental. Las localidades muestreadas fueron la Serra del Montgrony, el Pla de Rus junto al Puigllançada, la Serra Pedregosa en el Cadí oriental y la Serra del Port del Compte.

Las especies ensayadas pueden reunirse en cuatro amplios grupos, según sus afinidades ecológicas (Tutin *et al.*, 1964; Bolòs y Vigo, 1984; Sebastià, 1991b): especies xerofíticas (la cañuela *Festuca gautieri*, *Globularia cordifolia*, el rabo de gato *Sideritis hysopifolia*, la jarilla *Helianthemum nummularium*); especies xeromesofíticas (el llantén *Plantago media*, el trébol *Trifolium montanum*, el clavel *Dianthus monspessulanum*, el cardo azul *Eryngium bourgatii*); especies mesofíticas (la cañuela *Festuca nigrescens*, *Agrostis capillaris*, el cedacillo *Briza media*, las gencianas *Gentiana acaulis* y *G. verna*, *Carex caryophyllea*); y especies mesohigrofíticas (el cervuno *Nardus stricta*, la primavera *Primula elatior* ssp. *intricata*, *Endressia pyrenaica*, *Phyteuma hemisphaericum*, el trébol blanco *Trifolium repens*).

Las semillas, recolectadas durante el mes de septiembre y parte de octubre, fueron almacenadas durante 30-60 días en un lugar seco y a temperatura ambiente. Posteriormente se lavaron con una solución jabonosa diluida y se enjuagaron con abundante agua, realizándose un último enjuague con agua destilada. Se colocaron 25 semillas de cada especie en una placa de Petri de 9 cm de diámetro con un papel de filtro en su base y se añadieron 3 ml de agua destilada (excepto *Eryngium bourgatii*, de semillas mayores, donde se añadieron 4 ml). Se observó su germinación bajo fotoperíodo de 16h de luz y temperatura constante de 5, 10, 15 y 20 °C, durante 5 semanas. Se utilizaron cuatro réplicas por especie para cada temperatura; en *Nardus stricta*, *Festuca nigrescens* y *Briza media*, con menos semillas disponibles, se realizaron tres repeticiones. En las dos últimas especies únicamente se siguió la germinación a dos temperaturas, 10 y 20 °C. Por otra parte, se estudió la germinación de siete especies en una solución al 0,1% de ácido giberélico, a 10 y 20 °C. Como prueba de la germinación se consideró la aparición de la radícula.

RESULTADOS

a) Respuesta a la temperatura

En general, las tasas de germinación obtenidas fueron muy bajas (Figura 1), aumentando con el incremento de temperatura, siendo máximas a 20 °C, excepto para los dos tréboles analizados, *Trifolium montanum* y *T. repens*; estas dos especies, junto con *Festuca gautieri*, fueron las únicas que presentaron alguna capacidad germinativa a 5 °C.

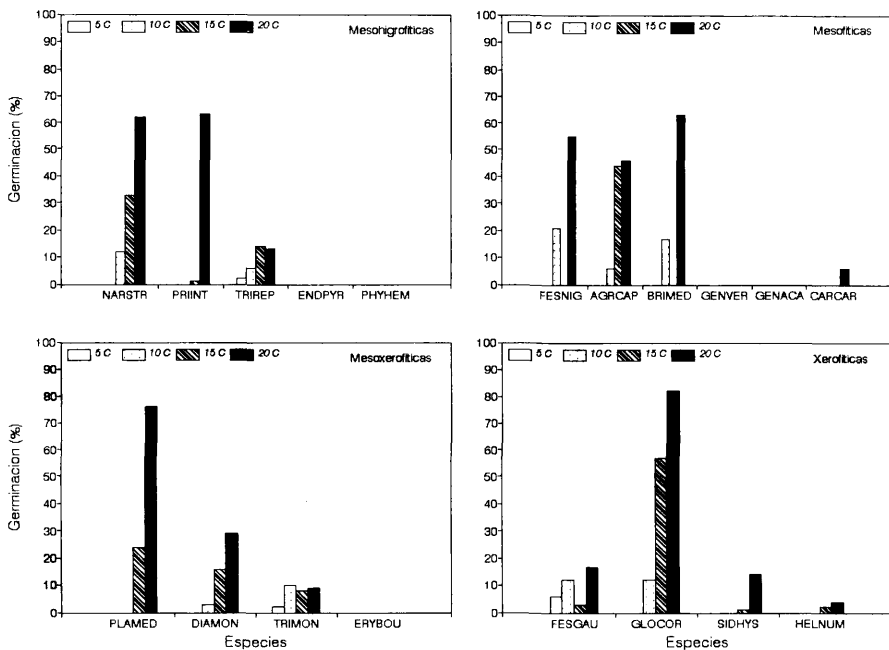


Figura 1.- Respuestas germinativas de las distintas especies ensayadas, según el tipo de medios en el que se desarrollan habitualmente. De izquierda a derecha y de arriba abajo, especies mesoxerófitas: PLAMED, *Plantago media*, DIAMON, *Dianthus monpessulanus*, TRIMON, *Trifolium montanum*, ERYBOU, *Eryngium bourgatii*. Especies xerofíticas: FESGAU, *Festuca gautieri*, GLOCOR, *Globularia cordifolia*, SIDHYS, *Sideritis hyssopifolia*, HELNUM, *Helianthemum nummularium*. Especies mesohigrófitas: NARSTR, *Nardus stricta*, PRIINT, *Primula intricata*, TRIREP, *Trifolium repens*, ENDPYR, *Endressia pyrenaica*, PHYHEM, *Phyteuma hemisphaericum*. Especies mesofíticas: FESNIG, *Festuca nigrescens*, AGRCAP, *Agrostis capillaris*, BRIMED, *Briza media*, GERVER, *Gentiana verna*, GENACA, *Gentiana acaulis*, CARCAR, *Carex caryophylllea*.

Figure 1.- Germinating response of the different species assayed, according to the usual environmental conditions of development. Left to right and bottom/up, mesoxerophytic species: PLAMED, *Plantago media*, DIAMON, *Dianthus monpessulanus*, TRIMON, *Trifolium montanum*, ERYBOU, *Eryngium bourgatii*. Xerophytic species: FESGAU, *Festuca gautieri*, GLOCOR, *Globularia cordifolia*, SIDHYS, *Sideritis hyssopifolia*, HELNUM, *Helianthemum nummularium*. Mesohydrophytic species: NARSTR, *Nardus stricta*, PRIINT, *Primula intricata*, TRIREP, *Trifolium repens*, ENDPYR, *Endressia pyrenaica*, PHYHEM, *Phyteuma hemisphaericum*. Mesophytic species: FESNIG, *Festuca nigrescens*, AGRCAP, *Agrostis capillaris*, BRIMED, *Briza media*, GERVER, *Gentiana verna*, GENACA, *Gentiana acaulis*, CARCAR, *Carex caryophylllea*.

En algunos casos la escarificación por vía húmeda es un método efectivo para permitir la germinación de algunas leguminosas (Olea *et al.*, 1989).

Las mayores tasas de germinación se alcanzaron en las gramíneas y en dos dicotiledóneas de tendencia xerofítica, *Plantago media* y *Globularia cordifolia*. Las especies xerofíticas en conjunto presentaron mayores índices de germinación, y además esta respuesta estuvo más diversificada entre temperaturas (Figura 1).

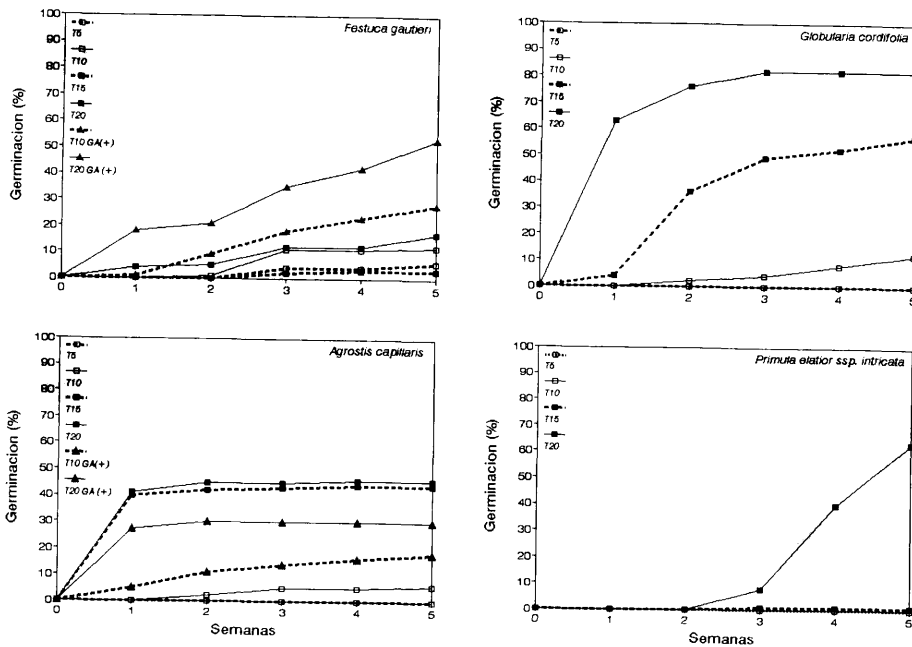


Figura 2. Vigor de las semillas de dos especies de gramíneas, una xerofítica, *Festuca gautieri*, en la parte superior, y una mesofítica, *Agrostis capillaris*; abajo, de dos especies de dicotiledóneas, una xerofítica, *Globularia cordifolia* en la parte superior, y una mesofítica, *Primula elatior*, abajo, medida como la velocidad en que las semillas germinan a lo largo de varias semanas, tras ser sometidas a distintos tratamientos de temperatura (T) y, para algunas temperaturas, de ácido giberélico (GA+).

Figure 2.- Seed vigour of two different graminea species. Above, the xerophytic *Festuca gautieri*, and below, the mesophytic *Agrostis capillaris*, and two dicotyledon species. Above, the xerophytic *Globularia cordifolia*, and below, the mesophytic *Primula elatior*, measured as seed germination speed over several weeks at different temperature (T) treatments, and, for some temperatures, gibberelic acid treatment (GA+).

El comportamiento germinativo de las gramíneas en relación con su afinidad ecológica resultó ser inverso al del resto de las especies. Las gramíneas de tendencia mesofítica (*Nardus stricta*, *Festuca nigrescens*, *Agrostis capillaris*, *Briza media*) alcanzaron unos porcentajes de germinación bastante elevados, mientras que *Festuca gautieri*, la gramínea xerofítica, presentó poca respuesta, aunque parecida para todas las temperaturas analizadas (Figuras 1 y 2). En cambio, las dicotiledóneas de tendencia xerofítica germinaron en mayor porcentaje que las mesofíticas (Figura 1), muchas de las cuales no germinaron en absoluto bajo ninguna de las temperaturas ensayadas.

La velocidad de germinación también resultó ser especie-dependiente. Algunas semillas blandas, como las gramíneas mesofíticas o *Globularia cordifolia*, alcanzaron rápidamente una elevada germinación (Figura 2). Otras de semilla con cubierta más dura, como *Primula elatior* o la gramínea xerofítica *Festuca gautieri*, tardaron más en germinar (Figura 2).

En un análisis de la varianza considerando el efecto de la temperatura, el gremio (especies gramíneas o no) y el tipo de hábitat en que se desarrollan, se encontraron diferencias significativas en la respuesta germinativa en función de la temperatura y del gremio (gramíneas o no gramíneas), aunque no según el tipo de hábitat por sí solo.

b) Respuesta al ácido giberélico

De las siete especies sometidas al tratamiento con ácido giberélico sólo una, *Eryngium bourgatii*, no presentó ninguna respuesta bajo ninguna de las condiciones ensayadas; para que esta especie con semillas duras pudiera germinar se requeriría tal vez una escarificación mecánica, como se ha mostrado en otras especies de similar comportamiento (Pelacho y Mingo-Castel, 1984). *Agrostis capillaris* no presentó una respuesta clara al tratamiento con ácido giberélico. Este tratamiento estimuló la germinación en el resto de las especies (Figura 3)

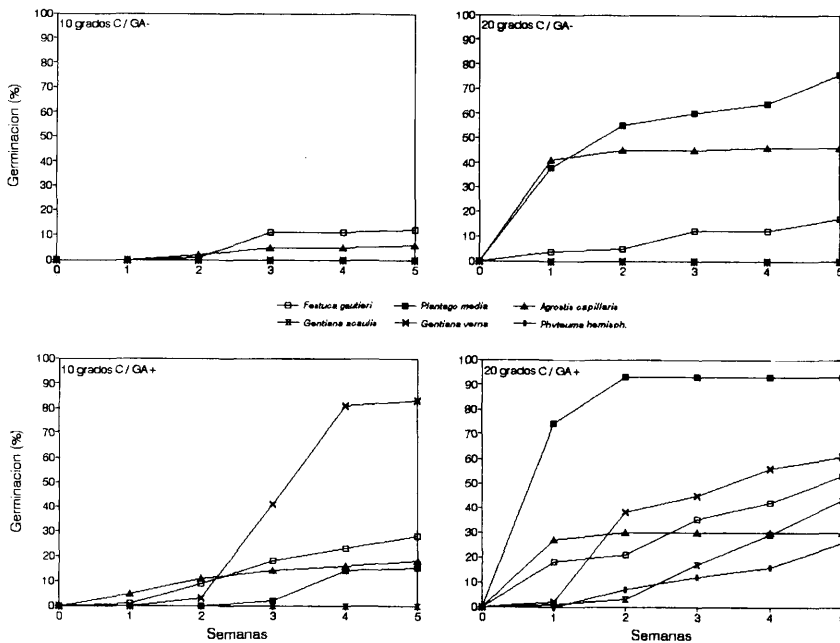


Figura 3. Respuesta germinativa y velocidad de germinación de varias especies sometidas a dos tratamientos de temperaturas, con y sin ácido giberélico.

Figure 3. Germinating response and speed of several species under two temperature treatments, with and without gibberellic acid.

algunas de las cuales, como *Gentiana verna*, *Gentiana acaulis* y *Phyteuma hemisphaericum*, no habían germinado bajo ninguna de las temperaturas analizadas en el tratamiento con agua destilada.

DISCUSIÓN

La baja tasa de germinación que presentaron globalmente las especies analizadas (Figura 1) puede relacionarse con la presencia de mecanismos de dormición, que constituyen una vía por la que las plantas evitan la germinación inmediata en un medio cuyas condiciones en ese momento pueden ser desfavorables al establecimiento de las plántulas (Fenner, 1985). Este hecho se ve confirmado por el incremento de la germinación que se produjo en la mayoría de los casos con el ácido giberélico (Figura 3).

Bajo las condiciones ambientales del piso subalpino, parecen deseables mecanismos que retrasen la germinación hasta asegurar la llegada del buen tiempo. La extensión de la germinación a lo largo de un cierto período puede tener valor para asegurar la supervivencia de la especie (Mayer y Poljakoff-Maybear, 1982), y esto es aplicable tanto para los casos en que existen mecanismos para retardar la germinación de una parte de las semillas, como para aquellas especies de germinación poco vigorosa, que presentan una curva de germinación escalonada para cualquier temperatura, repartiendo las germinaciones a lo largo del tiempo de duración de los ensayos. *Festuca gautieri*, gramínea sometida a condiciones muy rigurosas de intemperie y perturbación geomorfológica en su ambiente natural, presentó las dos estrategias mencionadas (Figura 2). Estas características de hábitat pueden ser la causa de la diferencia de comportamiento en cuanto a la germinación con el resto de las gramíneas analizadas.

Las especies con mayor respuesta a la temperatura (por lo menos a alguna de las ensayadas) son especies muy abundantes en los pastos muestreados, ya se trate de comunidades xerofíticas estables (como *Globularia cordifolia*) o de pastos mesofíticos (como *Festuca nigrescens*, *Agrostis capillaris*, *Nardus stricta*). En cambio, las especies menos abundantes presentaron un gran porcentaje de dormición (las gencianas, la primavera y *Phyteuma hemisphaericum*).

La capacidad de mantener la dormición por un largo período de tiempo se ha asociado con medios imprevisibles, y con formas de regeneración asociadas a perturbaciones locales casuales (Fenner, 1985). Esta última característica se cumple para muchas de las dicotiledóneas menos abundantes, que mantienen bajas poblaciones en los pastos, donde actúan como especies oportunistas transitorias mantenidas por perturbaciones locales, a menudo producidas por el ganado (Sebastià, 1991b). Bajo estas condiciones, las espe-

cies más competitivas (muchas veces gramíneas) desplazarán a las poco abundantes, que deberán buscar un sitio seguro en otra parte, como una nueva abertura de la vegetación debida a una perturbación local.

Muchos de los requerimientos de las semillas para romper la dormición se han relacionado con mecanismos que presentan las especies vegetales para reconocer los claros y aberturas (Fenner, 1985). De hecho, parece que los pastos constituyen comunidades muy dinámicas que cambian frecuentemente los patrones de distribución de las especies que los componen (Grubb *et al.*, 1982).

Tal como se postuló en un principio, las especies xerofíticas parecen presentar mejores respuestas germinativas que las mesofíticas a las temperaturas más bajas, aunque casi siempre el óptimo se produjo a temperaturas más elevadas (Figura 1). También se puede considerar la existencia de un comportamiento germinativo de las especies asociado a aspectos taxonómicos; una adaptación al medio de un ancestro común podría haber condicionado el comportamiento y el hábitat de las especies derivadas (Mazer, 1990). En este sentido, las dos umbelíferas analizadas *Endressia pyrenaica* y *Eryngium bourgatii*, presentaron una dormición muy fuerte, lo cual concuerda con estudios sobre otras especies de esta familia (Andersen, 1968), y puede estar relacionado con los requerimientos de vernalización de las umbelíferas (Grime *et al.*, 1981). Las dos especies de *Trifolium* también presentaron una respuesta similar entre ellas, pero no así las dos de *Festuca*, de hábitats muy diferenciados.

En cuanto a la velocidad en la respuesta germinativa de las semillas (Figura 2), está en relación con el vigor de la especie (Bradbeer, 1988), propiedad fisiológica determinada a su vez por el genotipo y modificada por el ambiente, que controla la capacidad de una especie de establecer plántulas rápidamente y la amplitud de la tolerancia de esa especie a un rango de factores ambientales (Perry, 1972).

CONCLUSIONES

La respuesta germinativa se ve modulada por la temperatura. La temperatura máxima ensayada, 20 °C, fue la que produjo mayor capacidad de respuesta, con pocas excepciones. La proporción de respuesta directa a la temperatura fue baja para la mayoría de las especies, siendo frecuente la dormición de las semillas, que se pudo eliminar parcialmente en los tratamientos con ácido giberélico. Las especies que se desarrollan en medios más impredecibles, o cuya perduración está más ligada a perturbaciones casuales, presentaron más mecanismos de dormición. Estas mismas especies tuvieron frecuentemente una respuesta germinativa más escalonada para una temperatura dada, como mecanismo conservativo.

AGRADECIMIENTOS

A M. Casals, E. Castelló y S. Guri por su ayuda en la recolección de algunas semillas utilizadas en este experimento. A Mariví por su colaboración en las tareas de laboratorio.

BIBLIOGRAFÍA

- ANDERSEN, R.N., 1968. *Germination and establishment of weeds for experimental purposes*. Weed Science Society of America. Urbana. Illinois (USA).
- BAÑERES, M.J.; SEBASTIÀ, M.T., 1992. Fenología de un pasto mesofítico subalpino del Pirineo oriental bajo condiciones topográficas contrastadas. *Actas de la XXXII Reunión Científica de la SEEP*, 146-151.
- BOLÒS, O. de; VIGO, J., 1984. *Flora dels Països Catalans*. Ed. Barcino. Barcelona (España).
- BRADBEER, J.W., 1988. *Seed dormancy and germination*. Chapman and Hall. Glasgow (UK).
- BREWLEY, J.D.; BLACK, M., 1985. *Seeds: Physiology of development and germination*. Plenum Press. New York (USA).
- CANALS, R.M.; SEBASTIÀ, M.T., 1992. Interés pastoral de comunidades vegetales pirenaicas sometidas a condiciones ambientales diversas. *Actas de la XXXII Reunión Científica de la SEEP*, 93-97.
- FENNER, M., 1985. *Seed ecology*. Chapman and Hall. London (UK).
- GRIME, J.P.; MASON, G.; CURTIS, A.V.; RODMAN, J.; BAND, S.R.; MOWFORTH, M.A.G.; NEAL, A.M.; SHAW, S., 1981. A comparative study of germination characteristics in a local flora. *J. Ecol.* **69**, 1017-1059.
- GRUBB, P.J.; KELLY, D.; MITCHLEY, J., 1982. The control of relative abundance in communities of herbaceous plants. En: *Community as a working mechanism*, 79-97. Ed. E.I. NEWMAN. Blackwell Scientific Publications. Oxford (UK).
- HARPER, J.L.; LOVELL, P.H.; MOORE, K.G., 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **1**, 327-356.
- MAYER, A.M.; POLJAKOFF-MAYBEAR, A., 1982. *The germination of seeds*. Pergamon Press. Oxford (UK).
- MAZER, S.J., 1990. Seed mass of Indiana dune genera and families: taxonomic and ecological correlates. *Evol. Ecol.* **4**, 326-357.
- OLEA, L.; POZO, J. de; VERDASCO, P.; PAREDES, J.; ANARTE, J.M., 1989. Eliminación de la dureza seminal en las leguminosas pratenses anuales autóctonas. *Actas de la XXIX Reunión Científica de la SEEP*.
- PELACHO, A.; MINGO-CASTEL, A.M., 1984. Estudios fisiológicos en *Euphorbia lathyris* L.: germinación y vernalización. *Anales INIA. Ser. Agr.* **25**, 13-29.
- PERRY, D.A., 1972. Interacting effects of seed vigour and environment on seedling establishment. En: *Seed ecology: Proceedings*, 311-323. Ed. W. HEYDECKER. University Park. Pennsylvania State Univ. Press. Pennsylvania (USA).
- SEBASTIÀ, M.T., 1991a. Característiques fenològiques, florals i reproductives de les pastures subalpines. *Ilerda*, **49**, 113-132.
- SEBASTIÀ, M.T., 1991b. *Els prats subalpins prepirinencs i els factors ambientals*. Tesis doctoral. Univ. Barcelona. Barcelona (España).

TUTIN, T.G.; HEYWOOD, V.H.; BURGESS, N.A.; MOORE, D.M.; VALENTINE, D.H.; WALTERS, S.M.; WEBB, D.A., 1964-80. *Flora Europaea*. Cambridge University Press. Cambridge (UK).

VIGO, J., 1983. *El poblament vegetal de la Vall de Ribes*. Acta Bot. Barcin. 35. Barcelona (España).

GERMINATING RESPONSE TO TEMPERATURE AND GIBBERELLIC ACID OF PYRENEAN GRAZING SPECIES

SUMMARY

Seed germination patterns of subalpine grassland species from the Pyrenees were analyzed under different temperatures. The hypothesis was that species from ecologically differentiated grasslands would have different germination requirements. To test this, seeds of 19 species were collected and their germination was studied under constant temperature of 5, 10, 15 and 20 °C for five weeks. The potential increasing effect of gibberellic acid on the germination of seven of the species was also investigated. Species from dry grasslands, which have extreme microclimatic conditions and low vegetation cover, showed higher germination rates than mesic species for all the temperatures considered. The increasing effect of gibberellic acid on the germination of mesic plants could be related to vernalization requirements. The low germination response of most of these species, even at 20 °C, suggests strong dormancy mechanisms. More abundant species, mainly graminoids, had higher direct germination responses, while less abundant species, mainly forbs, had more conservative responses, and higher dormancy. Seeds with soft teguments germinated during the first two weeks. The rest of the species had a constant germination rate, and some germinated only at the end of the experiment.

Key words: Seeds, dormancy, mesic species, xeric species.