

Control materno del comportamiento anual vs. bienal de la progenie a través del momento de dispersión de los aquenios en *Pallenis spinosa* (Asteraceae)

Fernando Bastida¹, Juan Francisco Peña¹, José Luis González-Andújar²

¹ Universidad de Huelva, Campus de La Rábida, Ctra. Palos s/n, 21819 Palos de la Frontera, Huelva

² Instituto de Agricultura Sostenible (CSIC), Alameda del Obispo s/n, 14080 Córdoba

 bastida@uhu.es

Resumen: Las plantas de *Pallenis spinosa* (Asteraceae) dispersan aquenios alados y ápteros escalonadamente desde otoño a principios de invierno. Realizamos dos experimentos para testar la hipótesis de que el momento de dispersión condiciona el comportamiento anual o bienal de la progenie. En un experimento en campo se evaluó el efecto de la precocidad de la cohorte y de la fertilización en el ciclo vital y la fecundidad. En un experimento en invernadero se estudió además el efecto del morfo de aquenio y de la población. La frecuencia de anuales aumentó significativamente con la precocidad de la cohorte y bajo fertilización. No se encontró efecto del morfo ni de la población sobre el tipo de ciclo vital, siendo este carácter dependiente en última instancia del crecimiento individual. Las plantas bienales mostraron una fecundidad 2,7-4,6 veces mayor que las anuales. Los resultados indican la existencia en la especie de un efecto materno directo sobre la historia vital de la progenie a través de un periodo de dispersión muy dilatado.

Palabras clave: bancos de rosetas, dispersión de semillas, heterocarpia, plantas bienales.

1. INTRODUCCIÓN

Pallenis spinosa (L.) Cass. es una Asterácea mediterránea descrita a veces como anual (Valdés et al., 1987) y a veces como anual a perenne (Blanca et al., 2011) que forma parte de comunidades nitrófilas viarias del Orden Onopordetalia acantho-nervosi. Es frecuente en los agro-ecosistemas del área mediterránea de la península Ibérica, donde vive en linderos de parcelas y márgenes de caminos. Esta especie es heterocárpica, produciendo dos tipos de aquenios en cada capítulo: aquenios periféricos alados y aquenios internos carentes de alas. Los aquenios de ambos morfos germinan rápidamente en condiciones favorables (González-Gregori, 2013). La floración tiene lugar desde mediada la primavera hasta principios de verano y los aquenios maduros no empiezan a abandonar las plantas madre hasta las primeras lluvias del otoño, prolongándose el periodo de dispersión hasta mediados de invierno (Macías et al., 2011), es decir, hasta mucho después de concluir el ciclo. La dispersión en los capítulos ocurre centrípetamente, de modo que los aquenios periféricos alados tienden a concluir la dispersión antes que los centrales ápteros (Macías et al., 2011). El dilatado periodo de dispersión sugiere que las distintas fracciones de la progenie, o cohortes, pueden diferir ampliamente en las condiciones ambientales que experimentan, lo cual podría condicionar su historia vital y, en última instancia, su aptitud biológica. Por ejemplo, en la especie norteamericana de clima templado *Campanula americana* se han descrito efectos maternos, mediados por la disponibilidad de luz y nutrientes, sobre el comportamiento anual o bienal de la progenie (Galloway, 2001). Sin embargo, un posible control del tipo de ciclo vital de la progenie a través del momento de dispersión de las semillas es una estrategia que, hasta donde llegan nuestros conocimientos, no ha sido descrita con anterioridad. El objetivo principal

de este trabajo fue testar la hipótesis de que 1) el momento de dispersión de los aquenios condiciona el tipo de ciclo vital que experimenta la progenie. Además, teniendo en cuenta que los dos morfos de aquenio germinan rápida y completamente en condiciones favorables, planteamos la hipótesis de que 2) no existen diferencias intrínsecas entre morfos que determinen el tipo de ciclo de la progenie. Por último, como en las plantas bienales facultativas la floración parece ocurrir si se alcanza un tamaño mínimo (Silvertown, 1984), planteamos la hipótesis de que 3) el crecimiento vegetativo individual condiciona en última instancia el tipo de ciclo vital. Para testar estas hipótesis se realizaron dos experimentos complementarios, en campo y en invernadero.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1. Experimento en campo. Entre noviembre de 2014 y noviembre de 2016 se realizó un experimento en una parcela experimental del Campus de La Rábida de la Universidad de Huelva. El propósito del experimento fue evaluar el efecto del momento de dispersión de los aquenios, a través del establecimiento de tres fechas de siembra seleccionadas para abarcar todo el periodo de dispersión de la especie (noviembre, diciembre y febrero), y la disponibilidad de nutrientes (adición de nitrato amónico 33% o sin adición) sobre la historia vital de las plantas (ciclo anual o bienal) y su fecundidad. Se establecieron parcelas elementales de 1 x 0.75 m siguiendo un diseño en bloques (3 x 1.5 m) al azar con 12 repeticiones. En cada parcela se sembró un número elevado de aquenios obtenido de varios capítulos completos previamente recolectados en una población local de *P. spinosa*. No se hizo distinción entre morfos de aquenio. La siembra se realizó de modo previo a episodios lluviosos y cuando fue necesario se aplicó riego por aspersión durante los 2-3 días siguientes a la siembra para facilitar la rápida germinación. En cada parcela se marcaron inicialmente 50 plántulas. Se llevaron a cabo escardas periódicas para mantener baja la competencia con otras especies. Para limitar la interacción entre las plantas marcadas, al comienzo de la primavera se realizó un aclareo dejando de 15 a 20 plantas por parcela. Se realizaron censos mensuales de supervivencia hasta fin de ciclo. Se midió el diámetro de la roseta al final de primavera del primer y segundo año y se contó el número de capítulos producidos por las plantas anuales y bienales.

2.2. Experimento en invernadero. Con el objetivo principal de testar la existencia de un efecto directo del morfo de aquenio en el comportamiento anual o bienal de *P. spinosa*, se llevó a cabo en 2015/2016 un experimento en umbráculo utilizando macetas de 1 l con sustrato de turba, arena y vermiculita en proporción 1:1:1, disponiendo una planta por maceta. Además del factor morfo se analizó la influencia en el tipo de ciclo de la fecha de germinación (tres cohortes según fecha de siembra: 4 de noviembre, 16 de diciembre y 5 de febrero), la disponibilidad de nutrientes (adición de nitrato amónico 33%, o sin adición) y la población (dos poblaciones, la población local y una población de Priego, provincia de Córdoba). El diseño del experimento fue en bloques al azar con 17 repeticiones y un total de 408 macetas iniciales. Se realizó riego periódico por aspersión para no limitar la disponibilidad hídrica. El experimento se mantuvo hasta mediados de verano. Entre otras variables, en cada planta superviviente se determinó el diámetro final de la roseta y la ocurrencia de floración.

2.3. Análisis estadísticos. Las hipótesis asociadas a cada uno de los dos experimentos se testaron mediante modelos lineales mixtos, tratando el bloque como factor aleatorio. Para la variable respuesta floración/ausencia de floración se utilizaron modelos generalizados con distribución

binomial y función de enlace logit. La fecundidad, estimada por el número de capítulos producidos por planta, se trató como variable continua y se analizó previa transformación logarítmica. Se establecieron inicialmente modelos completos incluyendo los factores principales e interacciones (Tabla 1). Finalmente se seleccionó el modelo adecuado más reducido vía eliminación progresiva de términos no significativos de sucesivos modelos ajustados por máxima verosimilitud. Los análisis se realizaron usando el paquete lme4 (Bates et al., 2015) en el entorno estadístico R (R Core Team, 2017).

3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En el experimento en campo, la mayoría de las 995 plantas que alcanzaron la floración o sobrevivieron hasta el final se comportó como estrictamente anual (22,7%) o bienal (63,8%). No obstante, se constataron otras historias vitales, incluyendo un 11,6% de plantas que florecieron el primer año y rebrotaron con las primeras lluvias del otoño siguiente, llegando a florecer de nuevo en el segundo año. Estas plantas estuvieron principalmente localizadas en bloques expuestos a condiciones ambientales particularmente favorables. Por otro lado, un 2,9% de las plantas se mantuvo en estado de roseta después del segundo año. En los análisis, estos dos grupos de plantas se trataron como anuales y bienales, respectivamente. El experimento en campo demostró que la probabilidad de comportamiento anual dependió positivamente, de modo muy significativo, de la precocidad de establecimiento y de la fertilización (Tabla 1). Así, un 64,7% de las plantas de la cohorte temprana se comportó como anual, disminuyendo esta frecuencia hasta el 0,4% para la cohorte más tardía (Fig. 1a). La fertilización incrementó la frecuencia de anuales desde el 17,7% hasta el 51,0% (Fig. 1b). El tamaño final de la roseta también mostró una dependencia positiva muy significativa (Tabla 1) tanto de la precocidad como de la adición de fertilizante, sugiriendo que el comportamiento anual/bienal es en última instancia dependiente del tamaño que alcanza la planta en la época de floración. Las plantas de la cohorte precoz, intermedia y tardía registraron diámetros medios de las rosetas en la primavera del primer año de $10,9 \pm 3,7$, $7,6 \pm 3,3$ y $4,9 \pm 2,2$ cm, respectivamente. La fertilización supuso un incremento del diámetro medio de las rosetas, desde $6,8 \pm 3,5$ hasta $8,4 \pm 4,2$ cm en el conjunto de las cohortes. La fecundidad varió muy significativamente con la precocidad y con el tipo de ciclo, observándose además una interacción significativa entre fertilización y tipo de ciclo (Tabla 1). Las plantas fueron más fecundas cuanto más precoz fue la cohorte, y las bienales mostraron una fecundidad media entre 2,6 y 4,7 veces mayor que las anuales (Fig. 1c). La mayor fecundidad de las plantas bienales permite compensar la mortalidad adicional que experimentan durante el segundo año de vida en comparación con las anuales (De Jong et al., 1987). En el conjunto de plantas, la fertilización solo incrementó la fecundidad media de las plantas bienales (Fig. 1d). La supervivencia de las tres cohortes establecidas en el experimento de campo fue de al menos el 65% en todas las fases del ciclo vital (Tabla 2).

El experimento de invernadero demostró que ni el morfo de aquenio ni la población condicionaron la probabilidad de floración, resultando únicamente significativos los efectos de la precocidad de establecimiento y de la fertilización (Tabla 1), estos últimos en concordancia con los resultados del experimento de campo. Un 90,0% de las plantas de la cohorte temprana floreció, descendiendo esta frecuencia hasta el 39,8% en la cohorte tardía (Fig. 2a). La fertilización incrementó la frecuencia de floración desde el 28,6% hasta el 95,0% (Fig. 2b). La probabilidad de floración apareció en última instancia condicionada por el tamaño alcanzado por las plantas al comienzo de la época de floración. Las plantas que alcanzaron al menos 10 cm de diámetro de

roseta tuvieron una probabilidad de florecer superior al 90% (Fig. 2c). Los resultados indican que los aquenios alados, por el hecho de completar la dispersión antes que los aquenios ápteros y, por tanto, de germinar antes, dan lugar a una mayor frecuencia de plantas anuales que los ápteros, sin que este comportamiento se deba a factores intrínsecos de cada morfo. Un efecto materno directo similar ha sido recientemente descrito en *Anacyclus clavatus* (Afonso et al., 2014).

Tabla 1. Efectos testados mediante modelos lineales mixtos sobre la probabilidad de florecer (experimento en invernadero), y sobre la probabilidad de ciclo anual, tamaño final de la roseta en el primer año y fecundidad (experimento en campo). Las marcas indican las variables e interacciones incluidas en cada caso en los modelos iniciales y en color negro se indican las retenidas en los modelos reducidos finales. ***: $p < 0.001$, ns: no significativo

Variable explicativa	Experimento en campo			Experimento en invernadero	
	Variable respuesta			Variable respuesta	
	Prob. de florecer año 1	Tamaño roseta	Fecundidad	Prob. de florecer año 1	Prob. de florecer año 1
Cohorte	■ ***	■ ***	■ ***	■ ***	
Fertilización	■ ***	■ ***	■ ns	■ ***	
Cohorte*fert	□	□	□		
Morfo de Aquenio				□	
Población				□	
Cohorte*morfo				□	
Ciclo (anual/bienal)			■ ***		
Fertilización*ciclo			■ ***		
Cohorte*ciclo			□		
Cohorte*fert*ciclo			□		
Tamaño roseta					■ ***

Tabla 2. Tasas de supervivencia observadas en el experimento de campo para las distintas fases del ciclo vital de *P. spinosa*

Cohorte	Tasa de supervivencia (%)		
	global hasta floración de las anuales (fin abr. 2015)	de las bienales al verano (may. a oct. 2015)	de las bienales hasta floración (nov. 2015 a may. 2016)
Temprana	89,3	84,3	95,6
Intermedia	75,8	78,6	84,9
Tardía	91,4	64,7	88,2

En conclusión, el estudio indica que las plantas de *P. spinosa* modulan la historia vital de su progenie a través de un dilatado periodo de dispersión de aquenios que germinan rápidamente. La estrategia de generación de bancos de rosetas, asociada al comportamiento bienal, en lugar

de bancos de semillas, se ve favorecida en condiciones de elevada mortalidad de las semillas y de supervivencia de rosetas suficientemente alta. La primera puede estar mediada por depredadores de semillas, particularmente hormigas granívoras que son abundantes en comunidades pioneras mediterráneas en las que la producción de semillas es elevada y predecible en el tiempo (Wolff and Debussche, 1999). En los hábitats inestables característicos de la especie, incluyendo linderos y márgenes de camino, la frecuencia e intensidad de perturbaciones es menor que en las parcelas cultivadas adyacentes, posibilitando la supervivencia de las rosetas.

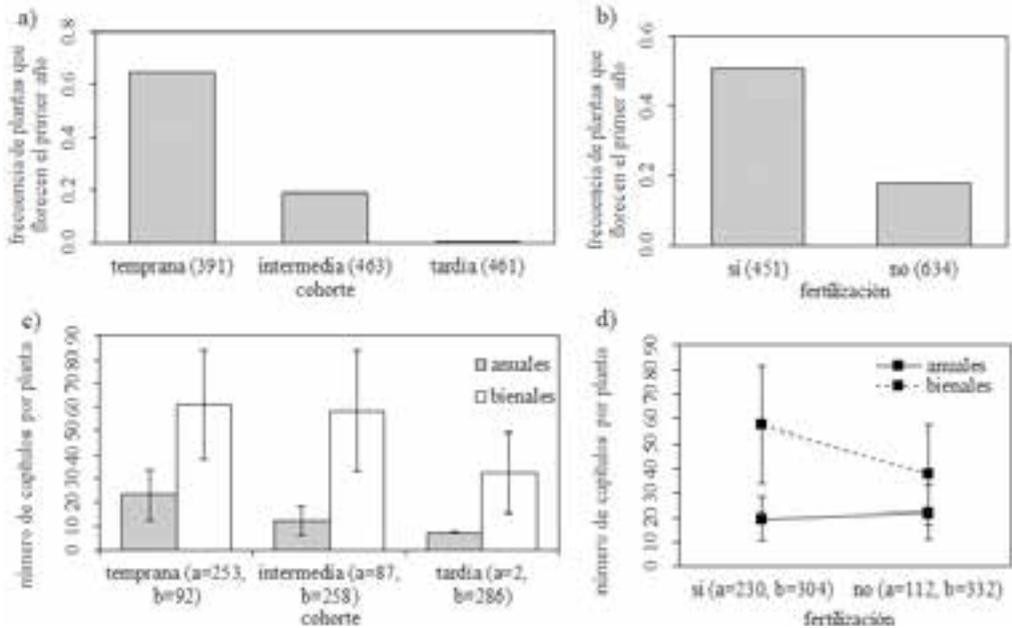


Figura 1. Experimento en campo: frecuencia de plantas anuales según a) precocidad de la cohorte y b) tratamiento de fertilización, y fecundidad de las plantas anuales y bienales en función de c) la cohorte y d) el tratamiento de fertilización. En c) y d) se indican valores medios (columnas) y desviaciones estándar (líneas verticales). Entre paréntesis se indica el número de plantas, a: anuales, b: bienales.

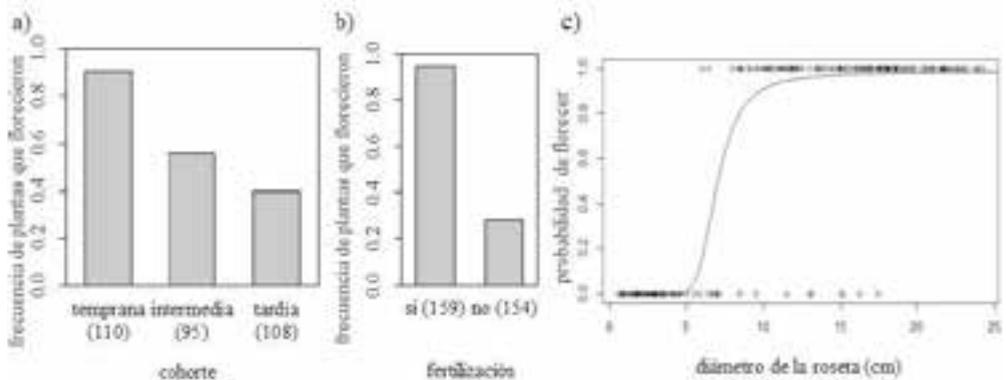


Figura 2. Experimento en invernadero: frecuencia de plantas que florecieron en función de a) la precocidad de la cohorte y b) el tratamiento de fertilización, y c) probabilidad de florecer en función del tamaño final de la roseta. En c) los puntos son valores observados y la línea es el modelo logístico ajustado. Entre paréntesis se indica el número de plantas.

4. REFERENCIAS

- Afonso A, Castro S, Loureiro J, Mota L, Cerca de Olivera J and Torices R (2014). The effects of achene type and germination time on plant performance and germination time in the heterocarpic *Anacyclus clavatus* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, 101, 892-898.
- Blanca G, Cabezudo B, Cueto M, Salazar C y Morales Torres C (2011, eds.). *Flora Vascular de Andalucía Oriental*. Universidades de Almería, Granada, Jaén y Málaga, Granada.
- Bates D, Maechler M, Bolker B and Walker BS (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67, 1-48.
- De Jong TJ, Klinkhamer PGL and Metz JAJ (1987). Selection for biennial life histories in plants. *Vegetation*, 70, 149-156.
- Galloway LE (2001). Parental environmental effects on life history in the herbaceous plant *Campanula americana*. *Ecology*, 82, 2781-2789.
- González-Gregori D (2013). Desarrollo de un modelo de germinación de semillas de las Asteráceas heterocárpicas *Pallenis spinosa*. Proyecto Final de Carrera de Ingeniería Técnica Agrícola, Universidad de Huelva. Documento no publicado.
- Macías FJ, González-Andújar JL, Menéndez J y Bastida F (2011). Caracterización de la dispersión de semillas en *Pallenis spinosa* (Asteráceas) mediante inferencia bayesiana. *Plantas invasoras, resistencias a herbicidas y detección de malas hierbas. Actas del XIII Congreso Nacional de Malherbología*. 22, 23 y 24 de noviembre, San Cristóbal de La Laguna. Ed. por Arévalo JR, Fernández S, López, F, Recasens J y Sobrino E, pp. 239-242. Universidad de la Laguna, San Cristóbal de La Laguna.
- Silvertown JW (1984). Death of the elusive biennial. *Nature*, 310, 271.
- Valdés B, Talavera S y Fernández-Galiano E (1987, eds.). *Flora Vascular de Andalucía Occidental*. 3 vols. Ed. Ketres, Barcelona.
- Wolff A. & Debussche, M (1999). Ants as seed dispersers in a Mediterranean old-field succession. *Oikos*, 84, 443-452.

Maternal control of annual vs. biennial life history of the progeny is mediated by achene release timing in *Pallenis spinosa* (Asteraceae)

Summary: Individual plants of *Pallenis spinosa* form winged and wingless achenes which are released in a staggered fashion from autumn up to early winter. We performed two experiments to test the hypothesis of a direct effect of dispersal timing on annual vs. biennial life history. In a field experiment we evaluated effects of cohort earliness and nutrient availability on life history and fecundity. In a greenhouse experiment we additionally tested for achene morph and population effects. Frequency of annuals significantly increased with cohort earliness and with nutrient addition. Achene morph and population did not show any effect on life history, this trait being ultimately size-dependent. Fecundity of biennials was 2.7-4.6 fold higher compared to annuals. Results indicate a direct maternal effect on the progeny's life history mediated by a staggered achene release pattern.

Keywords: biennial plants, heterocarpy, seed release, rosette bank.