

CARACTERÍSTIQUES DEMOGRÀFIQUES DE DUES ESPÈCIES ARVENSES PRÒPIES DE TIPUS DE CULTIU DIFERENTS

R.M. MASALLES, F.X. SANS & J. PINO

*En homenatge al professor Oriol de Bolòs,
que ens ha ensenyat a treballar amb il·lusió
i a decidir amb prudència, i ens ha animat a
aplicar noves tècniques per a saber cada cop
més de les plantes.*

ABSTRACT

Comparison of demographic attributes of two weeds growing in different crop types

Demographic performance of two weeds growing in different crop types are analysed in this paper. *Diplotaxis erucoides* (*Cruciferae*) is a semelparous annual that grows in both irrigated and non-irrigated arable fields. *Rumex obtusifolius* (*Polygonaceae*) is an iteroparous perennial weed, which recently has colonised irrigated and harvested crops such as orchards and alfalfa crops. The different agronomic practices select, in both cases, contrasting life history strategies. *D. erucoides* has only one, and early, reproductive period and high seed output and reproductive effort. In contrast, several and later reproductive periods, lower seed output and reproductive effort are the main life history attributes of *R. obtusifolius*.

The demographic response of *D. erucoides* varies depending upon the unfavourableness of the environment. Under environmental conditions not exceeding its physiological tolerance, *D. erucoides* reacts through phenotypic plasticity, displaying intraspecific differences in life-span and reproductive output. However, in arable fields where mechanical disturbance can remove all individuals before reproduction, or when the environment is unfavourable (i.e. frost, drought or high tillage frequency), widespread mortality can occur and persistence depends upon high fecundity, low emergence rates and high year-to-year seed survival.

The demographic strategy of *R. obtusifolius* depends on the maintenance of an adult-stable population with low mortality rates both. The continuous seed production and the vegetative multiplication contribute to the stability of population size. The demographic performance of *R. obtusifolius* is size-dependent. The increase of fecundity with size coincides with the decrease in the reproductive effort. Young adults devote high proportion of resources to reproduction. In the more

aged-individuals the resources are canalised to maintain the vegetative structure, particularly the subterranean one, which plays an important role in the competitive ability and vegetative multiplication.

Key words: *Diplotaxis erucoides*, *Rumex obtusifolius*, Life history, Arable crop, Harvest crop.

RESUM

En aquest article es comparen els atributs demogràfics de dues espècies arvenses que tenen el seu òptim a diferents tipus de conreu. L'una és *Diplotaxis erucoides* (*Cruciferae*), una herba anual monocàrpica que viu al conreus llaurats freqüentment, tant de secà com de regadiu. L'altra és *Rumex obtusifolius* (*Polygonaceae*), una planta policàrpica perenne que ha colonitzat recentment alguns conreus de regadiu periòdicament segats. En ambdós casos les tècniques agronòmiques condicionen, de manera general, estratègies vitals marcadament contraposades. L'estratègia semèlpara de *D. erucoides*, amb un únic i precoç episodi reproductiu i amb elevades taxes de producció de llavors per individu i d'assignació de recursos a la reproducció, contrasta amb l'estratègia iteròpara de *R. obtusifolius*, caracteritzada per presentar diversos episodis reproductius, més tardans, i una producció de diàspores per individu i una assignació de recursos a la reproducció més baixos.

La durada del cicle biològic i la capacitat reproductora de *D. erucoides* varien en funció de l'ambient. L'esforç reproductiu, en canvi, es manté constant. Si les condicions ambientals són molt dràstiques a causa de glaçades i sequera, o bé de llaurades molt freqüents, per exemple, es pot produir una mortalitat total. En aquest cas la persistència de l'espècie queda assegurada en disposar d'un banc de llavors permanent.

L'estratègia de *R. obtusifolius* consisteix en mantenir una població adulta estable, amb baixes taxes de mortalitat. Els petits increments poblacionals s'expliquen per l'aportació continuada de llavors i per processos de multiplicació vegetativa. Els canvis en els principals paràmetres demogràfics de *R. obtusifolius* van associats al creixement, al llarg del qual augmenta la fecunditat però disminueix l'assignació de recursos a la reproducció. Els adults joves destinen una bona part dels seus recursos a la colonització i a mida que es van fent més grans els recursos es canalitzen cap al manteniment de la seva estructura vegetativa, particularment la subterrània, que té un important paper en la capacitat competitiva i en la multiplicació vegetativa.

1. Prefaci

Els estudis fitocenològics basats en la metodologia sigmatista, tradicionals a casa nostra, han conduït a un coneixement profund, gairebé exhaustiu, de les comunitats i del paisatge vegetal català. Fins i tot la cartografia de la vegetació ha pres una notable volada aprofitant, d'una banda, aquest coneixement de les comunitats i del territori i, de l'altra, les possibilitats dels Sistemes d'Informació Geogràfica. Avui sabem quina és l'estructura i la composició florística de les comunitats vegetals que es fan a Catalunya a més de la seva distribució, a grans trets, en l'espai i en el temps, i tenim moltes dades sobre la seva ecologia i la seva fenologia. També hem après coses sobre les apetències ecològiques i fitocenològiques de moltes de les plantes de la nostra flora, fins el punt que podem generalitzar i acabar explicant, de vegades més intuitivament que no pas experimentalment, el perquè de la composició i de la distribució de les comunitats, així com les vies que segueix la successió vegetal a molts indrets. Només l'esquema sintaxonòmic, sempre canviant i permanentment perfectible, esdevé cau de raons dins d'aquest panorama on sembla que tot és al seu lloc.

Tots aquests coneixements no permeten, però, explicar la persistència o la desaparició d'una espècie concreta en un ambient o comunitat determinats o bé ponderar els factors, intrínsecs i ambientals, que determinen el seu èxit o el seu fracàs. Els estudis sobre la biologia i l'ecologia de les espècies exigeixen un treball intensiu més que no pas extensiu, força allunyat de la metodologia sigmatista però que no pot ignorar els coneixements que proporciona la fitocenologia. En aquest cas el marc de referència ja no són les comunitats sinó les poblacions vegetals i, des d'aquesta perspectiva, l'èxit o el fracàs d'una determinada espècie es relaciona amb l'augment o la disminució dels efectius de les seves poblacions. Passant als aspectes metodològics, els estudis d'aquesta mena es basen en l'anàlisi minuciosa d'un nombre molt elevat d'individus que, sovint, s'han de seguir durant períodes llargs de temps per tal que els resultats siguin prou consistents des d'un punt de vista estadístic.

Els estudis de biologia de poblacions topen, però, amb entrebancs seriosos. Per exemple, cal un coneixement precís dels factors ecològics que més directament actuen sobre les poblacions estudiades, així com de la variació al llarg del temps d'aquests paràmetres. D'altra banda, l'estudi de les espècies perennes, de vida llarga, és més difícilment abordable. Aquestes dificultats resten pràcticament obviades quan s'estudien poblacions de plantes arvenses, amb cicles vitals relativament curts i que ocupen ambients on el principal factor ecològic són els tractaments agrícoles (llaurades, segues, adobaments, irrigació, tractaments amb plaguicides) que han de suportar. L'article present resumeix una part del treball amb plantes arvenses dut a terme pels autors, en el camp de la demografia vegetal, d'ençà de la segona meitat dels anys 80.

2. Introducció

Les característiques biològiques i demogràfiques de les espècies manifesten, en bona part, les condicions de l'hàbitat on han evolucionat (STEARNS, 1992; BAZZAZ, 1996) fins al punt que s'han proposat diversos models que preconitzen els atributs biològics ideals de les espècies en relació amb les condicions de l'hàbitat (COHEN, 1966, 1976; STEARNS, 1977; BELL, 1980). Entre els factors ambientals, la intensitat i la freqüència de les pertorbacions tenen un pes molt important en aquest procés evolutiu (LAW, 1981).

Els agrosistemes constitueixen un dels hàbitats més pertorbats (BAZZAZ, 1983) però el tipus, la intensitat i la freqüència de les pertorbacions són molt diferents d'un conreu a un altre. Així, els fruiterars de secà, els cereals i els horts, que es llauen freqüentment, són ambients caracteritzats per l'abundància d'espai i de recursos. Les comunitats arvenses que s'hi fan són dominades per espècies anuals i el manteniment de les seves poblacions depèn, en bona part, de la producció de llavors. En canvi, els conreus d'alfals i molts dels fruiterars de regadiu només es segueixen, raó per la qual són hàbitats molt més estables colonitzats per comunitats arvenses més estructurades; ací dominen, en general, les espècies perennes i vivaces que es mantenen principalment degut a la capacitat competitiva dels individus.

Diversos models teòrics prediuen els atributs òptims de les espècies anuals, semèlpares, que viuen en hàbitats molt pertorbats (SYMONIDES, 1988). Els més importants son la ràpida transició cap a la reproducció (KING & ROUGHGARDEN, 1982), l'elevada assignació de recursos a la reproducció (BAZZAZ, 1983), la dormició de les llavors i la presència d'un banc de llavors permanent i ben constituït (COHEN, 1966; LEON, 1985) i/o l'existència de mecanismes efectius de disseminació en l'espai (VENABLE & LAWLOR, 1980; VENABLE & BROWN, 1988). A més, la semelparitat sol anar acompanyada d'una elevada supervivència dels individus juvenils (SILVERTOWN, 1987). En el cas de les plantes iteròpares d'ambients més estables, l'elevada mortalitat juvenil es compensa amb una longevitat més gran dels adults (PINO, 1995). La reproducció és relativament tardana i depèn de l'assoliment d'una mida mínima. L'assignació de recursos a la reproducció és més petita que en el cas de les plantes semèlpares i els bancs de llavors acostumen a ser temporals, degut a la manca de dormició de les llavors (THOMPSON & GRIME, 1979). La majoria de les plantes arvenses, encara, presenten una notable plasticitat fenotípica que ha estat reconeguda com un important atribut que pot afavoreix la seva persistència en hàbitats pertorbats (BRADSHAW, 1965; SCHLICHTING & PIGLIUCCI, 1995).

En aquest article s'analitzen els atributs demogràfics més significatius (la supervivència, el moment i la freqüència de la reproducció, la fecunditat i l'assignació de recursos a la reproducció) de dues espècies arvenses amb cicles vitals diferents i que tenen el seu òptim en diferents tipus de conreus. L'una és *Diploaxis erucoides*, una planta anual semèlpara que viu als conreus llaurats freqüentment, tant si són de secà com de regadiu. El fet que desaparegui dels conreus tan bon punt cessen les llaurades reflecteix la seva dependència de les pertorbacions per al manteniment de les seves poblacions (SANS & MASALLES, 1992). L'altra és *Rumex obtusifolius*, una herba iteròpara que ha colonitzat recentment els conreus de regadiu periòdicament segats (MASALLES & SANS, 1988). L'objectiu és respondre a les qüestions següents: De quina manera pertorbacions diferents seleccionen espècies amb cicles vitals diferents? Quins són els principals atributs biològics d'aquestes espècies, capaces de colonitzar i de persistir amb èxit en ambients tan diferents? Aquests atributs biològics, s'ajusten als models teòrics atribut-ambient generalment acceptats?

3. Material i mètodes

3.1. Les espècies

Diploaxis erucoides (L.) DC. és una crucífera anual molt freqüent als conreus llaurats, tant de secà (en comunitats de l'aliança *Diploaxion erucoidis* Br. Bl. 1931) com de regadiu (de l'aliança *Panico-Setarion* Sissingh 1946), als erms recents i a les vores de camins de la regió mediterrània. El seu cicle vital és el típic d'una anual d'hivern, amb les llavors que germinen a la tardor i les plàntules que passen l'hivern en fase de roseta. La planta s'estira ràpidament i desenvolupa una tija florífera

ramificada al final de l'hivern, amb nombroses flors agrupades en raïms que només produeixen síliques ben formades si han estat pol·linitzades per insectes (SANS & BONET, 1993). Ben avançada la primavera mor, després de la disseminació de les llavors. Les cohorts emergides a la primavera, coincidint amb pluges estacionals, tenen un cicle més curt; no tarden tant a florir i fructifiquen entre final de juny i principi de juliol.

Rumex obtusifolius L. és una poligonàcia perenne característica dels herbassars higronitròfils de tendència eurosiberiana (de l'aliança *Arction* R. Tx. 1937). Durant els darrers decennis ha colonitzat els regadius no llaurats de les planes lleidatanes (de l'aliança *Panico-Setarion* Sissingh 1946) on forma part d'una comunitat arvense dominada per hemicriptòfits i geòfits (MASALLES & SANS, 1988). *R. obtusifolius* és un hemicriptòfit amb la part subterrània formada per una rel napiforme i un rizoma curt i ramificat (PINO, 1995). Als nusos del rizoma es formen rels caulogèniques que acumulen reserves. Les tiges aèries, que normalment apareixen als extrems del rizoma, porten una panícula ramificada de flors poc vistoses, agrupades en verticil·lastres, de pol·linització anemòfila (CAVERS & HARPER, 1964). El fruit és una núcula que, en germinar, origina un individu juvenil amb una roseta de tres o quatre fulles que pot trigar alguns anys a florir. Els adults manifesten un cicle fenològic estacional, amb una fase de roseta que va de la tardor a la primavera i una fase reproductiva estival. A mesura que els adults envelleixen llur estructura subterrània es pot fragmentar (PINO *et al.*, 1995) originant nous individus mitjançant un simple mecanisme de multiplicació vegetativa.

3.2. La zona d'estudi

L'anàlisi dels atributs biològics de *D. eruroides* i *R. obtusifolius* s'ha dut a terme a partir de les dades recollides en dos estudis realitzats a la Depressió Central catalana entre 1987 i 1994. El clima és mediterrani de tendència continental (BOLÒS & VIGO, 1984), amb una gran amplitud tèrmica diària i anual i precipitacions de 350-400 mm anuals que es concentren a la primavera i a la tardor. Segons la classificació de Thornthwaite, basada en els valors d'evapotranspiració, el règim climàtic és semiàrid i mesotèrmic, sense excés d'aigua (LISO & ASCASO, 1969).

La biologia de *D. eruroides* s'ha estudiat en un conreu d'ametllers del terme municipal d'Arbeca (Les Garrigues) i la de *R. obtusifolius* en un conreu d'alfals de regadiu del municipi d'Agramunt (L'Urgell). La situació concreta, les característiques culturals i les condicions ambientals durant el període d'estudi es detallen a SANS (1991) i PINO (1995) respectivament.

Els fruiterars de secà es caracteritzen per la seva variabilitat en el contingut d'aigua del sòl, fruit del règim de precipitacions, i per les llaurades. Ambdós confereixen a aquests agrosistemes una certa impredecibilitat que es reflecteix en l'estratègia de vida de les males herbes que hi creixen. La comunitat arvense que hi trobem, adscribible a l'associació *Diplotaxietum eruroidis* Br.-Bl. 1931, és dominada al llarg de l'any per anuals de desenvolupament vernal com ara *Diplotaxis eruroides*, *Lolium rigidum*, *Anacyclus clavatus* i *Papaver rhoeas* o bé estival com ara *Chenopodium album* i *Amaranthus blitoides*.

L'alfals és un cultiu perenne que dura entre 5 i 6 anys i es sega cada 30-40 dies entre els mesos de maig i octubre. Durant aquest període, que coincideix amb l'eixut estival, es rega per inundació cada 15-30 dies i s'adoba de tant en tant. El reg i l'adobat, per una banda, i les segues com a única pertorbació destacable, per l'altra, comporten una elevada disponibilitat de recursos i unes condicions ambientals relativament més estables que als fruiterars de secà. La comunitat arvense que colonitza aquests conreus correspon a l'associació *Setario-Rumicetum obtusifolii* Masalles & Sans 1988 i es caracteritza per la coexistència de nombroses plantes anuals pròpies de l'aliança i d'un conjunt de perennes, capaces de rebrotar després de les segues, que arriben a ser dominants en el cas del conreu d'alfals. Entre aquestes cal destacar *Rumex obtusifolius*, *R. crispus*, *Bromus catharticus*, *Picris echioides* i *Taraxacum officinale*.

3.3. La presa de mostres

Diploptaxis erucoïdes. La biologia de poblacions de *D. erucoïdes* s'ha estudiat entre l'octubre de 1987 y el setembre de 1989 en tres parcel·les de 5 × 5 m sotmeses a diferents règims de pertorbació. A cadascuna d'aquestes parcel·les es van instal·lar 12 quadrats permanents de 25 × 25 cm, dins dels quals es van marcar mensualment amb etiquetes plastificades tots els individus. En aquest treball es presenten només les dades corresponents a les cohorts emergides després de les llaurades de la tardor de 1987 i de la primavera de 1988.

La supervivència i el moment de l'adquisició dels atributs reproductius (reclutament) s'ha avaluat mitjançant el seguiment fenològic mensual de cadascun dels individus. Per a l'estudi de la fecunditat i de l'assignació de recursos a la reproducció es van marcar entre 24 i 33 individus de les cohorts més nombroses, que són les de l'octubre del 1987 i les d'abril i maig del 1988. Es va comptar, amb periodicitat mensual, el nombre de síliques de cadascun dels individus. El nombre mitjà de llavors per síliqua es va estimar a partir de la recol·lecció d'entre 60 i 100 síliques per cohort, a cadascuna de les quals es va comptar el nombre de llavors ben formades. La fecunditat dels individus corresponents a les cohorts menys nombroses s'ha estimat a partir de l'altura, ja que aquest paràmetre està significativament correlacionat amb el nombre de llavors (SANS & MASALLES, 1997).

L'assignació de recursos a la reproducció s'ha calculat a partir de la distribució de la biomassa seca en llurs compartiments vegetatiu (rel, tiges i fulles) i reproductiu (flors i fruits). El pes sec es va obtenir mitjançant la dessecació a 60°C durant 48 h. Com a unitat de mesura s'ha fet servir l'esforç reproductiu, que correspon al quocient entre biomassa reproductiva i biomassa vegetativa. El tipus de creixement indeterminat de *D. erucoïdes* fa, però, que no hi hagi un moment òptim de recol·lecció, atesa la floració i fructificació continuada i la pèrdua constant de biomassa per senescència. Per aquest motiu s'ha optat per fer una única mesura al final del cicle i estimar la biomassa reproductiva a partir del nombre total de flors i fruits i de llur biomassa mitjana (SANS & MASALLES, 1994). La biomassa vegetativa s'ha calculat sumant el material vegetal recollit a final del cicle i el material caigut a terra durant el cicle.

Rumex obtusifolius. L'estudi de la biologia de poblacions de *R. obtusifolius* s'ha dut a terme entre els anys 1992 i 1994 en una finca comercial d'alfals que es va sembrar el 1990. Com en altres espècies perennes, les particularitats del cicle vital de *R. obtusifolius* han fet necessari el seguiment simultani de poblacions d'individus juvenils i de plantes adultes.

El seguiment demogràfic dels juvenils s'ha dut a terme en 32 quadrats permanents de 25 × 25 cm. Cada 4-6 setmanes, després de cada sega durant l'època de producció de farratge, es van localitzar tots els individus mitjançant coordenades cartesianes; d'aquesta manera es va poder prescindir d'etiquetes que haurien estat arrencades per la segadora. El seguiment fenològic de cadascun dels individus ha permès calcular la supervivència i la part de la població que assoleix la floració (reclutament). També es va mesurar, per a cadascun dels individus, l'amplada del limbe de la fulla més gran, que presenta una correlació significativa amb la biomassa total de la planta (PINO *et al.*, 1997). El comportament demogràfic dels adults de *R. obtusifolius* s'ha estudiat mitjançant el seguiment d'una població de 600 individus adults distribuïts en 8 parcel·les d'1.5 × 1 m. Cada any, abans de l'inici del període reproductiu, s'ha mesurat el diàmetre basal màxim de cada individu i s'ha comptat el nombre d'adults morts.

Les segues de l'alfals coincideixen amb el període reproductiu de *R. obtusifolius* i això proporciona una pauta per al seguiment periòdic de la reproducció. Just abans de cada sega s'han comptabilitzat els adults amb panícules fructificades. La fecunditat s'ha determinat mesurant el diàmetre basal de totes les panícules fructificades de cada planta, aprofitant que aquesta mesura està molt correlacionada amb el nombre de llavors produïdes per la panícula (PINO, 1995). Per a calcular l'assignació de recursos a la reproducció s'han recol·lectat, també abans de cada sega, individus de mides diverses a cadascun dels quals s'han separat rels, tiges, fulles, flors i fruits. L'esforç reproductiu de cada individu s'ha calculat, semblantment a *D. eruroides*, com la relació entre la biomassa reproductiva i la vegetativa.

Anàlisi estadística de la supervivència. La comparació de la forma de les corbes de supervivència de cohorts que difereixen en el moment d'emergència ha permès discernir si el patró de supervivència és característic de l'espècie o bé depèn de les condicions ambientals (BOUTIN & HARPER, 1991; SANS & MASALLES, 1997). L'existència d'un patró intrínsec s'ha analitzat comparant les cohorts al llarg de tot el seu temps de vida com si haguessin emergit al mateix moment. Per tal d'avaluar si la supervivència depèn de les condicions ambientals d'un període determinat s'han comparat, només, els fragments de les corbes que coincideixen en el temps i que, per tant, pertanyen a cohorts d'edat diferent. La comparació de la forma de les corbes de supervivència s'ha dut a terme mitjançant el test Logrank de Peto & Peto (PYKE & THOMPSON, 1986). A més, els efectes de l'edat i de la mida sobre la supervivència i l'adquisició dels atributs reproductius de cada cohort de *R. obtusifolius* s'han analitzat mitjançant la construcció de taules de contingència y l'aplicació de l'anàlisi loglineal i del coeficient d'associació parcial de Goodman i Kruskal (PINO *et al.*, 1997).

4. Resultats

4.1. Supervivència

Prenent com a referència els tipus de corbes de supervivència definits per DEEVEY (1947), el patró general de supervivència de *D. erucoïdes* als fruiterars de secà és assimilable al tipus I. En general, la mortalitat és baixa durant el període vegetatiu i augmenta de forma gradual a partir de l'inici del període reproductiu, quan els individus acaben el seu cicle (SANS & MASALLES, 1994). Si es comparen les corbes de supervivència de les cohorts emergides la tardor de 1987 es constata que són significativament diferents per la seva forma i que, en conseqüència, la mortalitat no depèn de factors intrínsecs ($\chi^2 = 89.52$; graus de llibertat, g.d.l. = 2; $P < 0.0001$). Això és particularment evident a la figura 1a, on s'observa que la mortalitat augmenta de manera notable a partir del febrer, indepen-

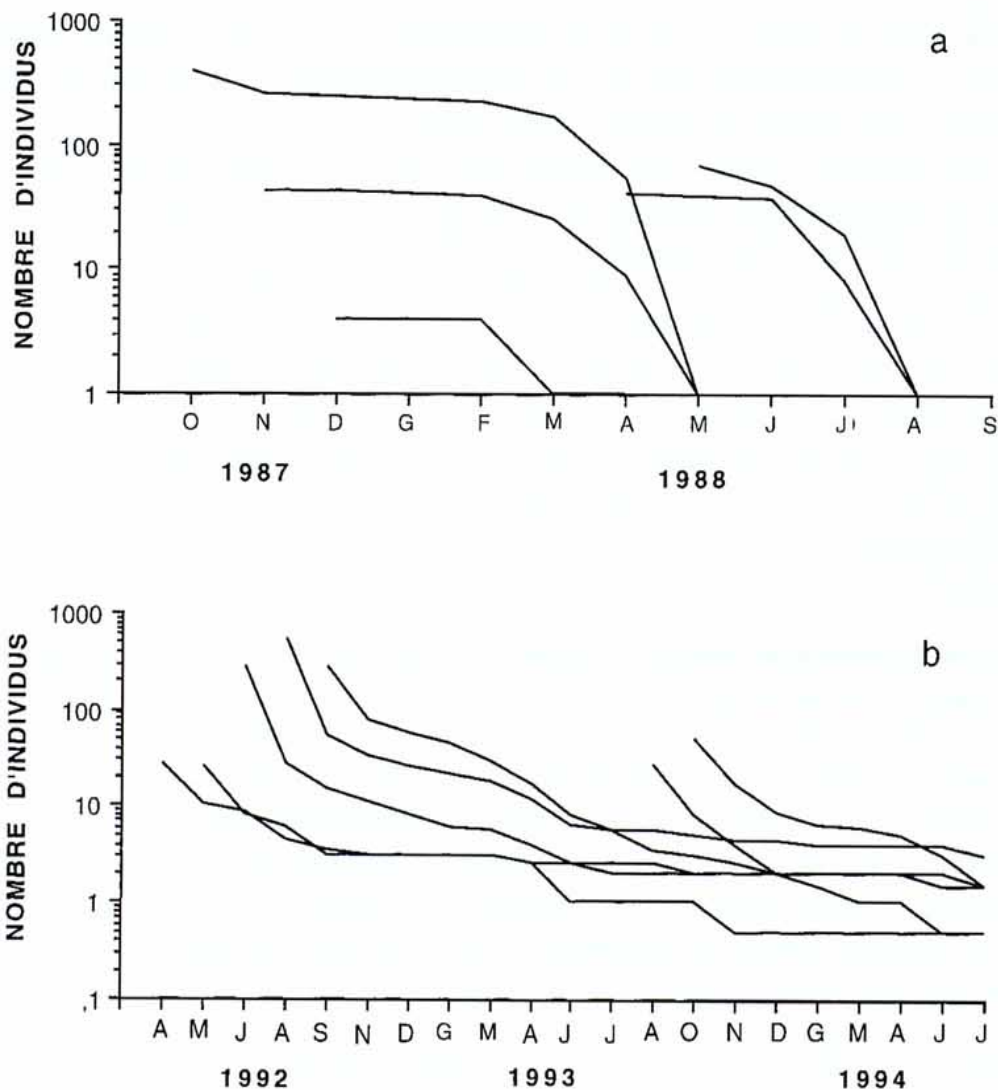


Figura 1. Corbes de supervivència de diferents cohorts de *Diplotaxis erucoïdes* (a) i *Rumex obtusifolius* (b) en fruiterars de secà i conreus d'alfals, respectivament.

Survivorship curves for different cohorts of *Diplotaxis erucoïdes* (a) and *Rumex obtusifolius* (b) in almond tree groves and alfalfa crops respectively.

dentment del moment d'emergència. En canvi, no hi ha diferències significatives quan es compara el seu període de coexistència ($\chi^2 = 1.62$; g.d.l. = 2; $P < 0.45$). També les corbes de supervivència de les cohorts de primavera de 1988 són diferents les unes de les altres ($\chi^2 = 16.65$; g.d.l. = 3; $P < 0.0008$) però, en canvi, no es detecten diferències quan es considera el període juliol-agost ($\chi^2 = 1.32$; g.d.l. = 3; $P = 0.72$). Si es comparen les cohorts d'abril i de maig, que són quantitativament les més importants, el test mostra que hi ha diferències significatives ($\chi^2 = 16.27$; g.d.l. = 1; $P < 0.0001$), però no detecta diferències durant el període que va del maig a l'agost ($\chi^2 = 0.12$; g.d.l. = 1; $P = 0.73$).

El patró de supervivència dels immaturs de *R. obtusifolius* és assimilable al tipus III de Deevey, amb mortalitat decreixent al llarg de la vida dels individus (figura 1b). La mortalitat de les plàntules, encara amb cotilèdons, és de l'ordre del 90% durant el primer mes de vida, mentre que la mortalitat anual dels adults voreja el 5% (PINO, 1995). La comparació per parelles de les corbes de supervivència mostra que la major part no difereixen entre elles per al test logrank (PINO *et al.*, 1997). En canvi, el test detecta diferències significatives entre la majoria de les corbes quan es compara el període de coexistència. Aquests resultats mostren que la supervivència dels immaturs és relativament independent del moment d'emergència i, per tant, ha d'estar relacionada amb factors com l'edat o la mida dels individus, tal com reflecteix l'anàlisi loglinear (PINO *et al.*, 1997). Ara bé, aquests dos factors no tenen la mateixa influència en el destí dels individus. Quan es compara la supervivència de juvenils d'edat i mida diverses (figura 2) s'observa

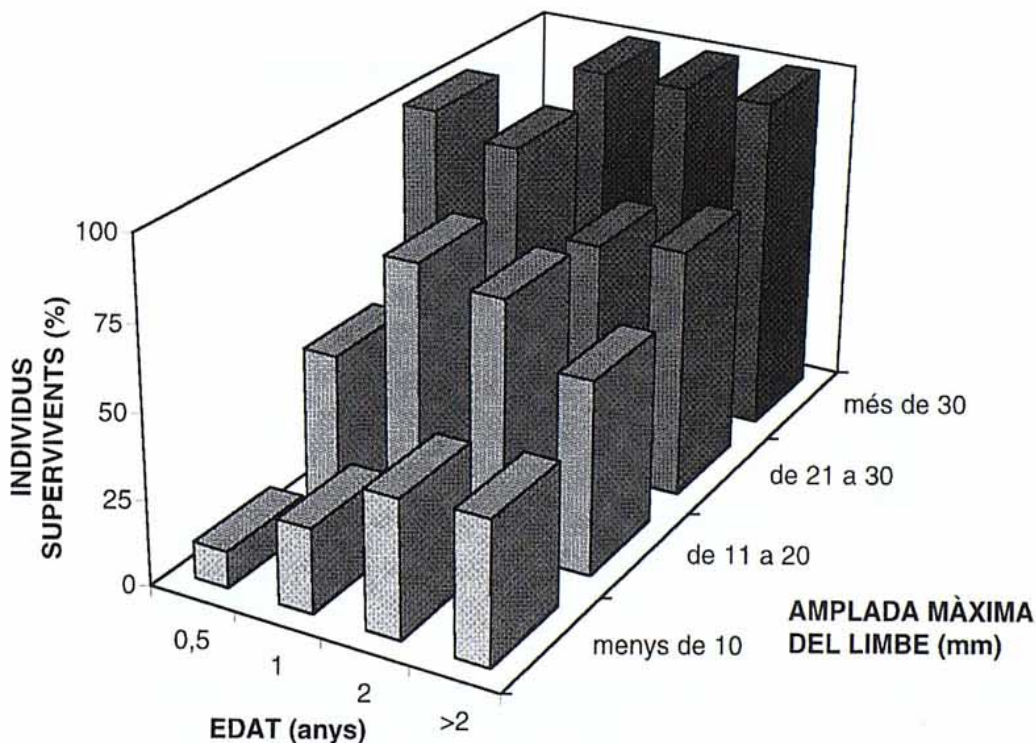


Figura 2. Proporció d'individus supervivents de *Rumex obtusifolius* en relació amb l'edat i la mida. La proporció d'individus supervivents amb més de 30 mm d'amplada del limbe i amb 0,5 anys d'edat és nul·la.

Survival rates of *Rumex obtusifolius* related to age and size. Survival rate of *R. obtusifolius* with more than 30 mm leaf lamina width and 0.5 years old is zero.

que, en general, augmenta en incrementar-se la mida de les plantes, sigui quina sigui llur edat. En canvi, per a cada mida, no hi ha cap relació clara entre edat i supervivència. El test de Goodman i Kruskal indica que la mida dels individus té un efecte tres cops més important que l'edat en la supervivència dels immaturs (PINO *et al.*, 1997).

4.2. Reclutament

Tots els individus supervivents de les cohorts de *D. erucoïdes* s'incorporen a l'estadi adult entre 2 i 5 mesos després de l'emergència (figura 3a). Les que

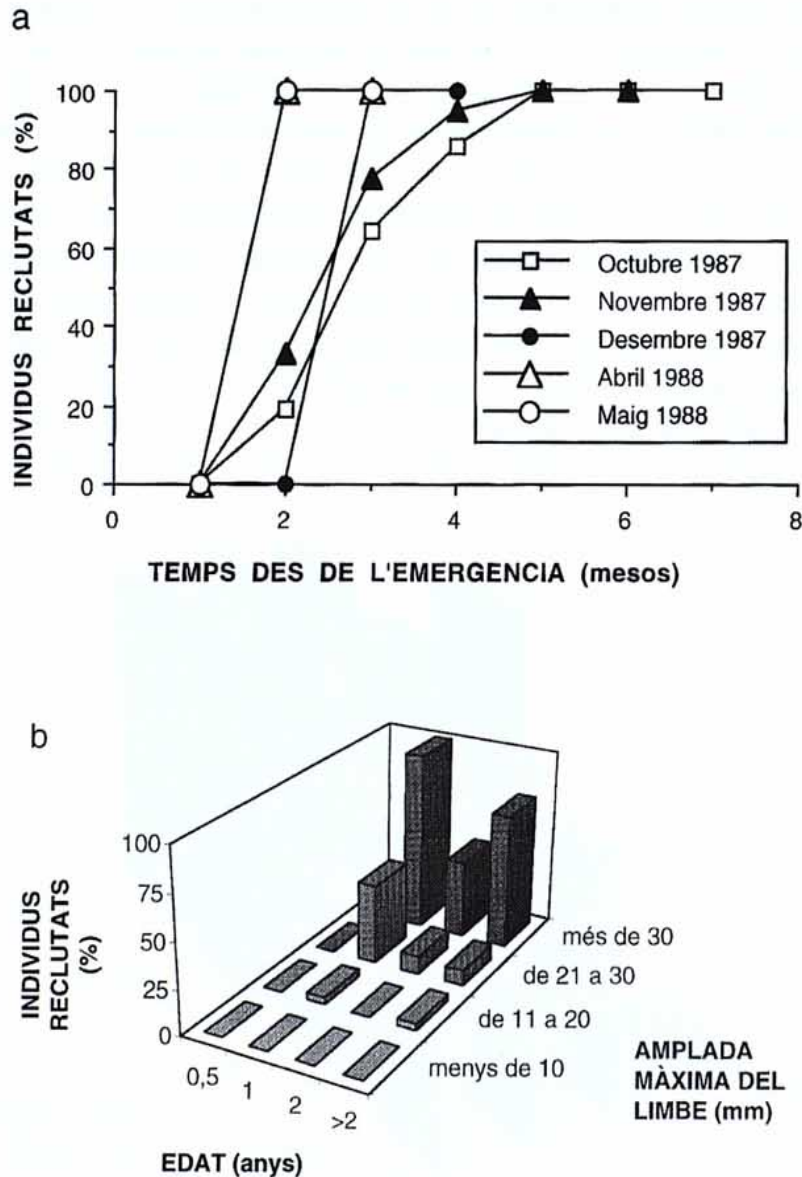


Figura 3. Taxes de reclutament acumulades de diverses cohorts de *Diplotaxis erucoïdes* (a) i proporció d'individus reclutats de *Rumex obtusifolius* (b) en relació amb la seva edat i mida. La proporció d'individus de *R. obtusifolius* reclutats amb més de 30 mm d'amplada del limbe i amb 0,5 anys d'edat és nul·la.

Accumulated recruitment rates for several cohorts of *Diplotaxis erucoïdes* (a) and recruitment rates of *Rumex obtusifolius* (b) related to age and size. Recruitment rate of *R. obtusifolius* with more than 30 mm leaf lamina width and 0.5 years old is zero.

tenen un període vegetatiu més llarg són les cohorts de tardor, que no comencen a florir fins al març de l'any següent. Les plàntules germinades a la primavera, en canvi, floreixen a finals de la mateixa estació i, per tant, llur període vegetatiu és extremadament curt.

El reclutament és, en canvi, un esdeveniment rar a *R. obtusifolius*. Menys d'un 5% dels immaturs assoleixen anualment l'estat adult, i la major part es mantenen com a immaturs durant dos anys o més (PINO, 1995). Factors com ara l'edat i la mida tenen un efecte significatiu sobre la probabilitat de reclutament dels immaturs. Tot i així, el pas a l'estat adult està més relacionat amb la mida que amb l'edat de les plantes (figura 3b). Per a individus de més d'un any, el reclutament només es produeix en plantes de més de 175 mg de pes sec (20 mm d'amplada màxima de limbe), amb una probabilitat que augmenta amb la mida. En canvi, dins de cada mida no hi ha cap relació clara entre edat i supervivència. Segons el test de Goodman i Kruskal, l'efecte de la mida sobre el reclutament equival a dues vegades el de l'edat (PINO, 1995).

4.3. Comportament reproductiu

D. erucoides és una espècie monocàrpica amb un únic, per bé que dilatat, període reproductiu després del qual la planta mor (figura 3a). Com a la majoria d'espècies vegetals, la fecunditat depèn de la mida de la planta adulta. En el cas de *D. erucoides*, un dels factors que determinen la mida final de la planta és el moment d'emergència (SANS & MASALLES, 1994). Les plantes autumnals, amb un període vegetatiu més llarg, assoleixen mides més grans que les de primavera, que completen llur cicle en només dos mesos. Això es reflecteix en la seva producció de llavors (figura 4). Les cohorts emergides a la tardor produeixen entre 11272 i 4415 llavors per planta, mentre que les de primavera passen de les 4284 quan l'emergència té lloc el mes d'abril a 550 si han nascut el mes de juny; la fructificació és nul·la a la cohort del mes de juliol.

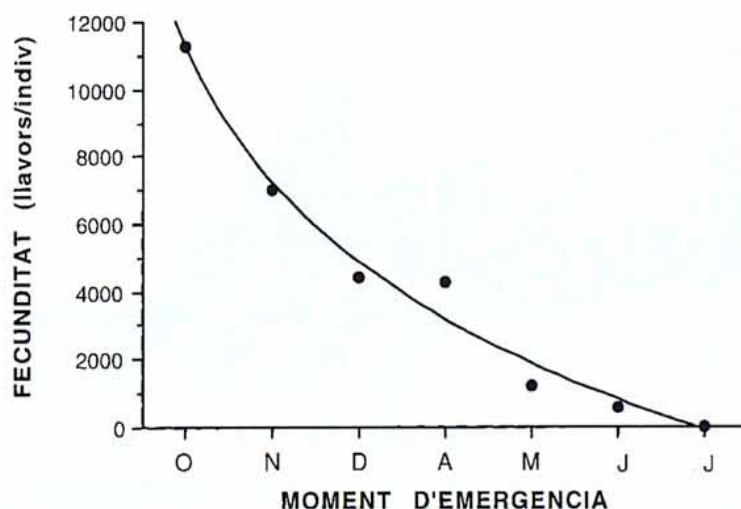


Figura 4. Fecunditat mitjana de diverses cohorts de *Diplotaxis erucoides* en relació amb el moment d'emergència.

Mean fecundity for several cohorts of *Diplotaxis erucoides* related to emergence time.

D. eruroides presenta una significativa relació lineal positiva entre biomassa vegetativa i biomassa reproductiva que s'ajusta al model de SAMSON & WERK (1986). A la figura 5a s'ha representat la variació de l'esforç reproductiu en relació amb la biomassa vegetativa. Tot i les diferències de fecunditat, es pot observar que l'esforç reproductiu s'incrementa amb la mida per a plantes fins de 2 g de pes sec, mentre que per a plantes més grans s'estabilitza al voltant del 40%.

R. obtusifolius és una espècie perenne i policàrpica que, als conreus d'alfals, és capaç de florir i fructificar entre dues segues consecutives i pot tenir diversos episodis reproductius per any. A la figura 6a es recull la proporció d'adults de diverses mides que fructifiquen a cada sega del conreu. En general, la freqüència de fructificació és màxima al començament del període reproductiu, que coincideix

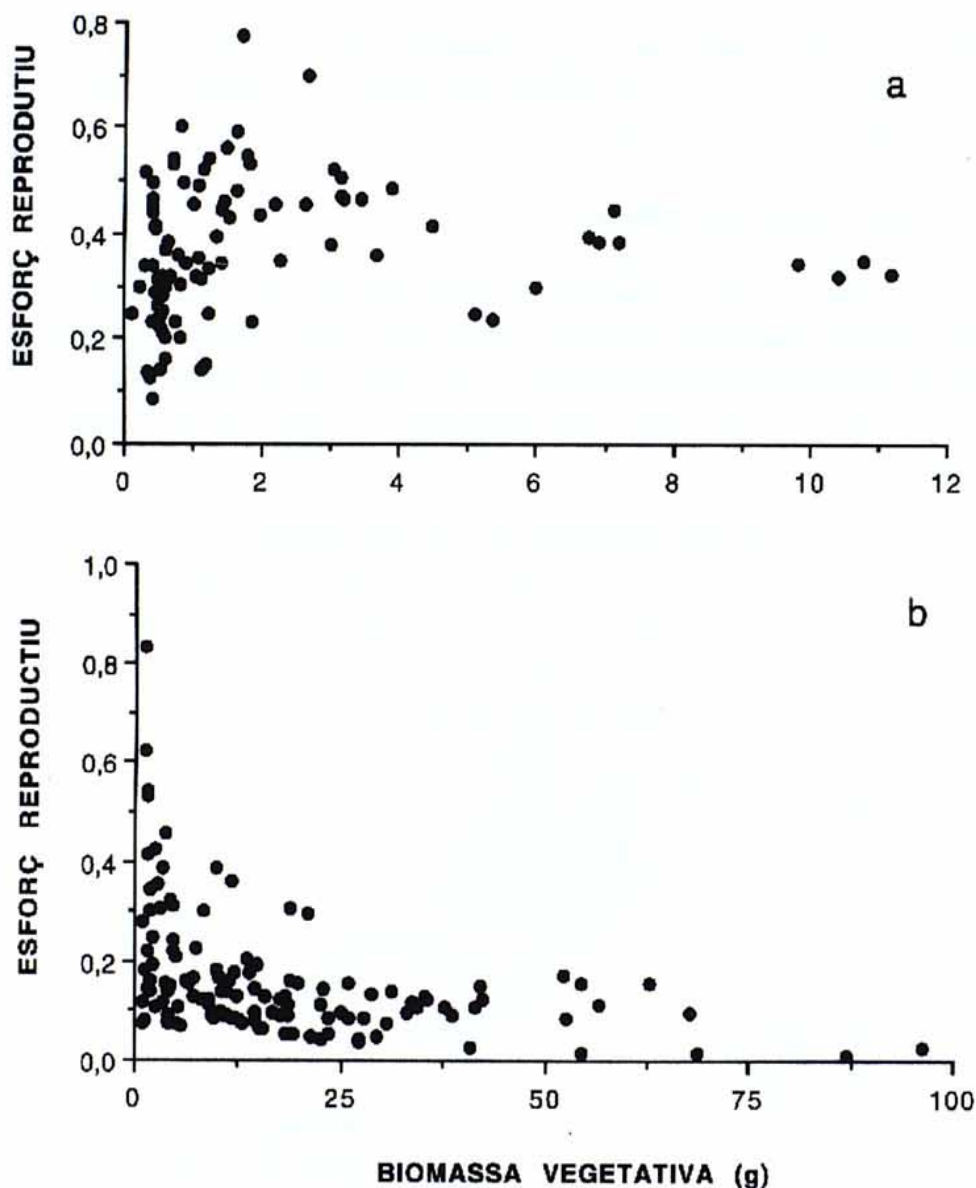


Figura 5. Esforç reproductiu, calculat com el quocient entre la biomassa reproductiva i vegetativa, de *Diplotaxis eruroides* (a) i *Rumex obtusifolius* (b) en relació amb la biomassa vegetativa dels individus.

Reproductive effort, calculated as the ratio between reproductive and vegetative biomass, of *Diplotaxis eruroides* (a) and *Rumex obtusifolius* (b) related to vegetative biomass.

amb la segona sega del conreu, i posteriorment decreix de forma gradual. El patró reproductiu al llarg de les segues depèn de la mida de la planta. El 70% dels adults més petits fructifiquen dos cops, el 60% tres cops i només el 20% quatre cops. En canvi, prop del 90% de les plantes més grosses fructifiquen quatre cops per any.

La producció de llavors per individu augmenta significativament amb la mida i oscil·la entre les 600 i les 7000 per planta i any (PINO, 1995). No assoleix, per tant, els valors de *D. erucoides* tot i que *R. obtusifolius* és una planta de dimensions molt més grans. La producció de llavors és més elevada a l'inici del període reproductiu, on es concentra el 80% del total anual (PINO *et al.*, 1993), i en segues posteriors decreix de forma sostinguda i significativa (figura 6b).

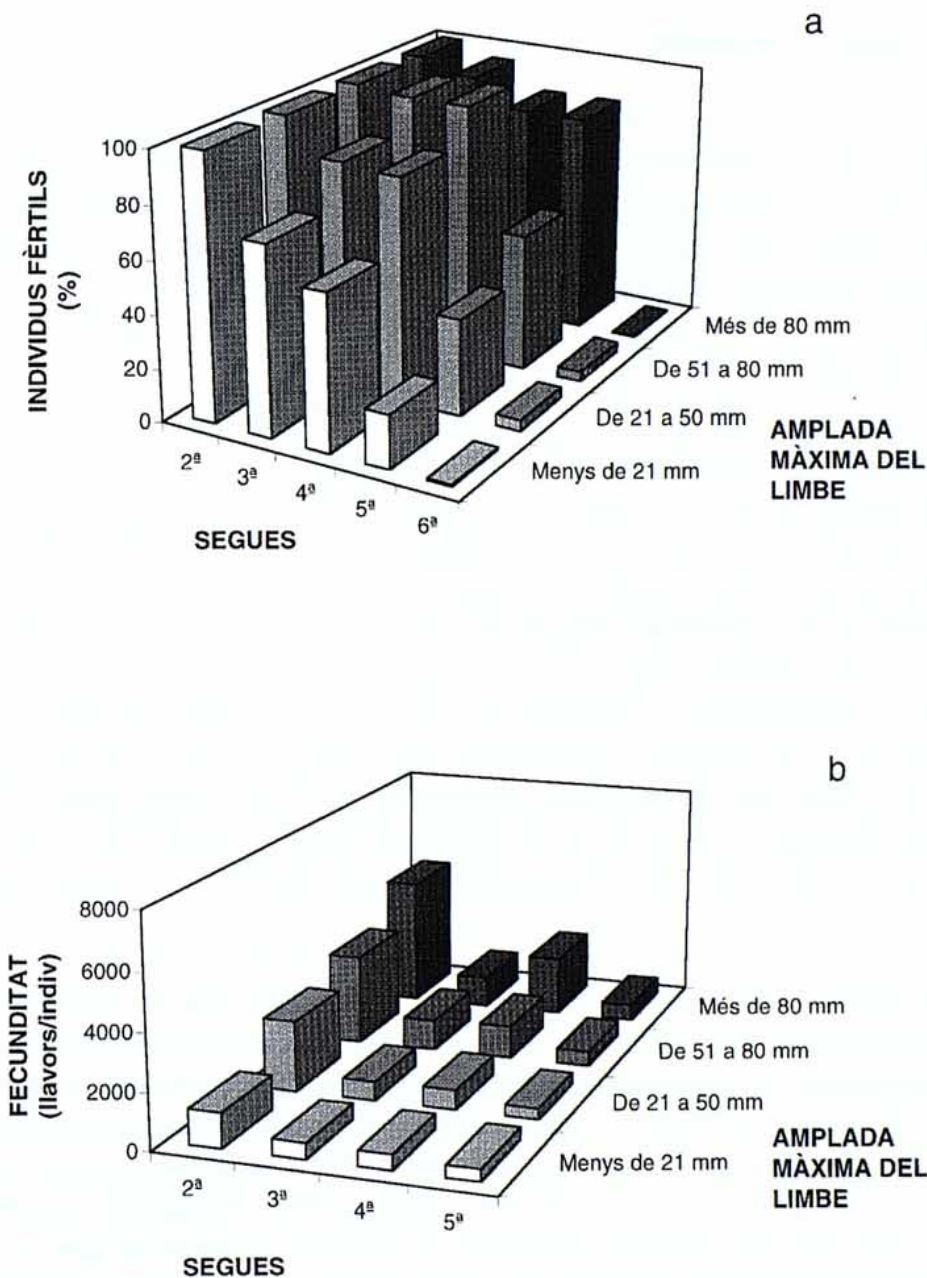


Figura 6. Proporción d'individus fèrtils (a) i fecunditat mitjana (b) de *Rumex obtusifolius* per cadascuna de les classes de mida i per cada sega del conreu d'alfals.

Fertility rates (a) and mean fecundity (b) of *Rumex obtusifolius* for each size and each alfalfa crop harvest time.

Com en el cas de *D. eruroides*, *R. obtusifolius* presenta una significativa relació lineal positiva entre la biomassa vegetativa i la biomassa reproductiva dels individus que, a més, es manté constant per als diversos episodis reproductius d'un any (PINO, 1995). La variació de l'esforç reproductiu segons la biomassa vegetativa per a plantes recol·lectades en diverses segues s'ha representat a la figura 5b. En aquest cas, l'esforç reproductiu disminueix amb la mida de la planta seguint un model exponencial negatiu. Per a plantes amb un pes sec fins de 10 gr l'esforç reproductiu arriba al 80% i disminueix en augmentar la mida de l'individu, mentre que per a plantes més grans l'esforç reproductiu s'estabilitza al voltant del 10%.

5. Discussió i conclusions

L'abundància d'espai obert i la poca interferència intra i interespecífica expliquen l'elevada supervivència dels individus juvenils de *D. eruroides*. En canvi, *R. obtusifolius* presenta una mortalitat prereproductiva molt elevada perquè la competència és més gran. Aquest tipus de comportament és freqüent a les espècies que colonitzen ambients estables, com és ara *Plantago lanceolata* (ANTONOVICS & PRIMACK, 1982), *Ranunculus repens* i *R. acris* (SARUKHÁN & HARPER, 1973) i *Viola sororia* (SOLBRIG *et al.*, 1980).

La comparació de les corbes de supervivència de les cohorts de *D. eruroides* emergides en moments diferents demostra que la seva supervivència depèn de les condicions ambientals. La variació de la longevitat mitjana de les diverses cohorts es pot interpretar com una resposta plàstica a les condicions ambientals (SANS & MASALLES, 1994). Un patró de variació semblant s'ha trobat en altres anuals que viuen en llocs pertorbats com ara *Poa annua* (LAW *et al.*, 1977), *Veronica* sp. (BOUTIN & HARPER, 1991), *Senecio vulgaris* (KADEREIT & BRIGGS, 1985) i *Capsella bursa-pastoris* (HARPER & WHITE, 1974). Contràriament, la supervivència de *R. obtusifolius* és independent del moment d'emergència perquè, als conreus d'alfals, la presència durant bona part de l'any d'un estrat de vegetació relativament homogeni redueix les oscil·lacions climàtiques (temperatura, radiació). La longevitat dels individus depèn, en aquest cas, molt més de la mida que de l'edat.

Un dels atributs biològics més crítics per a la colonització d'hàbitats pertorbats és la durada del període prereproductiu. En aquest sentit, la capacitat de *D. eruroides* d'adquirir ràpidament els atributs reproductius amb independència de la mida li confereix un important valor de supervivència en aquesta mena d'ambients (SANS & MASALLES, 1994). Contràriament, la durada del període prereproductiu de *R. obtusifolius* és molt més llarga, superior als dos o tres anys en alguns casos, i es relaciona amb l'adquisició d'una mida mínima per fer front al cost reproductiu. Aquest comportament és típic d'espècies que colonitzen ambients amb una forta competència (WERNER, 1975; GROSS, 1981; LOTZ, 1990) i respon a la necessitat de retardar la reproducció fins el moment en que l'individu tingui prou recursos per a assumir-la sense que hi hagi repercussions importants, principalment pel que fa a la supervivència (BELL, 1980).

Les diverses tècniques agronòmiques condicionen, de manera general, estratègies vitals marcadament contraposades. Als fruiterars de secà, l'aplicació de llaurades freqüents selecciona espècies semèlpares i precoces, capaces de completar el seu cicle entre dues pertorbacions. Als conreus d'alfals, en canvi, la no remoció del sòl i l'eliminació periòdica de la part aèria per les segues determinen la selecció d'espècies iteròpares, principalment hemicriptòfits i geòfits que rebroten i fructifiquen entre dues segues consecutives gràcies a l'acumulació de reserves a les estructures subterrànies. L'estratègia semèlpara de *D. erucoides*, amb un únic i precoç episodi reproductiu i amb elevades taxes de producció de llavors per individu i d'assignació de recursos a la reproducció, contrasta amb l'estratègia iteròpara de *R. obtusifolius*, caracteritzada per presentar diversos episodis reproductius, més tardans, i amb menors produccions de diàspores per individu i assignació de recursos a la reproducció.

KLEMOW & RAYNAL (1983) distingeixen dues estratègies demogràfiques principals que asseguren la persistència de les espècies anuals en hàbitats impredecibles. Una d'elles es basa en la plasticitat fenotípica (BRADSHAW, 1965) i l'altra en un conjunt de caràcters com és ara l'elevada fecunditat, les baixes taxes d'emergència i l'elevada supervivència de les llavors al sòl (COHEN, 1976). En el cas de *D. erucoides* els nostres resultats mostren que la seva resposta demogràfica varia en funció de l'ambient. Si les condicions ambientals no superen el seu líndar de tolerància, *D. erucoides* respon de manera plàstica. Aquesta plasticitat fenotípica, que té un important valor de supervivència, es manifesta per variacions de la longevitat i la capacitat reproductiva. L'esforç reproductiu, en canvi, es manté constant, i només la limitació dels pol·linitzadors o l'acusat stress hídric de finals de la primavera o l'estiu poden comportar una disminució de la proporció dels recursos que es dediquen a la reproducció (SANS & MASALLES, 1994). És com si la fracció dels recursos que es destinen a la reproducció estés fixada genèticament (KAWANO & MIYAKE, 1983; FENNER, 1985). Si les condicions ambientals són molt dràstiques a causa de glaçades i sequera, o bé de llaurades molt freqüents, per exemple, es pot produir una mortalitat total. En aquest cas la persistència de l'espècie queda assegurada en disposar d'un banc de llavors permanent (IZQUIERDO, 1990) que té un important paper esmorteïdor de possibles fluctuacions poblacionals (COHEN, 1976; SILVERTOWN, 1988).

L'estratègia de *R. obtusifolius* consisteix en mantenir una població adulta estable, amb baixes taxes de mortalitat. Els petits increments poblacionals van associats a l'aportació continuada de llavors, ja que el banc de llavors del sòl és marcadament temporal (PINO 1995), i a processos de multiplicació vegetativa. Els canvis en els principals paràmetres demogràfics de *R. obtusifolius* van associats al creixement, al llarg del qual augmenta la fecunditat però disminueix l'assignació de recursos a la reproducció. Els adults joves destinen una bona part dels seus recursos a la colonització i a mesura que es van fent més grans els recursos es canalitzen cap al manteniment de la seva estructura vegetativa, particularment la subterrània, que té un important paper en la capacitat competitiva i en la multiplicació vegetativa. La reducció de l'esforç reproductiu amb la mida, també constatat en diverses

espècies perennes (KAWANO *et al.*, 1982; HARA *et al.*, 1988), pot ser el resultat de restriccions estructurals com ara l'acumulació de teixits de suport i de reserva (HARTNETT, 1990).

Bibliografia

- ANTONOVICS, J. & PRIMACK, R.B. 1982 - Experimental ecological genetics in *Plantago*. VI. The demography of seedling transplants of *Plantago lanceolata*. *J. Ecol.*, 70: 55-75.
- BAZZAZ, F.A. 1983 - Characteristics of populations in relation to disturbance in natural and man-modified ecosystems. In *Disturbance and Ecosystems. Components of response*. (MOONEY, H.A. & GORDON, M., eds.): 259-275. Springer-Verlag, Berlin.
- BAZZAZ, F.A. 1996 - *Plants in changing environments*. Cambridge University Press, Cambridge.
- BELL, G. 1980 - The costs of reproduction and their consequences. *Am. Nat.*, 116: 45-76.
- BOLÒS, O. DE & VIGO, J. 1984 - *Flora dels Països Catalans*, 1. Edit. Barcino, Barcelona.
- BOUTIN, C. & HARPER, J.L. 1991 - A comparative study of the population dynamics of five species of *Veronica* in natural habitats. *J. Ecol.*, 79: 199-221.
- BRADSHAW, A.D. 1965 - Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Adv. Genet.*, 13: 115-155.
- CAVERS, P.B. & HARPER, J.L. 1964 - Biological flora of the British Isles. *Rumex obtusifolius* L. and *R. crispus* L. *J. Ecol.*, 52: 737-766.
- COHEN, D. 1966 - Optimizing reproduction in a randomly varying environment. *J. Theor. Biol.*, 12: 119-129.
- COHEN, D. 1976 - The optimal timing of reproduction. *Am. Nat.*, 110: 801-807.
- DEEVEY, E.S. 1947 - Life tables for natural populations of animals. *Q. Rev. Biol.*, 22: 283-314.
- FENNER, M. 1985 - The allocation of minerals to seeds in *Senecio vulgaris* plants subjected to nutrient shortage. *J. Ecol.*, 74: 385-392.
- GROSS, K.L. 1981 - Predictions of fate from rosette size in four "biennial" plant species: *Verbascum thapsus*, *Oenothera biennis*, *Daucus carota* and *Tragopogon dubius*. *Oecologia (Berlin)*, 48: 209-213.
- HARA, Y., KAWANO, S. & HAGAI, Y. 1988 - Optimal reproductive strategy of plants with special reference to the modes of reproductive resource allocation. *Pl. Sp. Biol.*, 3: 43-59.
- HARPER, J.L. & WHITE, J. 1974 - The demography of plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 5: 419-463.
- HARTNETT, D.C. 1990 - Size-dependent allocation to sexual and vegetative reproduction in four clonal composites. *Oecologia (Berlin)*, 84: 254-259.
- IZQUIERDO, J. 1990 - *Posada a punt de la tècnica d'anàlisi del banc de llavors d'un sòl agrícola*. M. Sc. thesis. Escola Tècnica Superior d'Enginyers Agrònoms de Lleida. Universitat de Lleida, Lleida.
- KADEREIT, J.M. & BRIGGS, D. 1985 - Speed of development of radiate and non-radiate plants of *Senecio vulgaris* L. from habitats subject to different degrees of weeding pressure. *New. Phytol.*, 99: 155-169.
- KAWANO, S., HIRATSUKA, A. & HAYASHI, K. 1982 - The productive and reproductive biology of flowering plants. V. Life history characteristics and survivorship of *Erythronium japonicum*. *Oikos*, 38: 129-149.
- KAWANO, S. & MIYAKE, S. 1983 - The productive and reproductive biology of flowering plants. X. Reproductive energy allocation and propagule output of five congeners of the genus *Setaria* (Gramineae). *Oecologia*, 57: 6-13.
- KING, D. & ROUGHGARDEN, J. 1982 - Multiple switches between vegetative and reproductive growth in annual plants. *Theor. Popul. Biol.*, 21: 194-204.

- KLEWOW, K.M. & RAYNAL, D.J. 1983 - Population biology of an annual plant in a temporally variable habitat. *J. Ecol.*, 71: 691-704.
- LAW, R. 1981 - The dynamics of a colonizing population of *Poa annua*. *Ecology*, 62: 1267-1277.
- LAW, R., BRADSHAW, A.D. & PUTWAIN, P.D. 1977 - Life history variation in *Poa annua*. *Evolution*, 31: 233-246.
- LEON, J.A. 1985 - Germination strategies. In *Evolution: an essay in honour of John Maynard Smith*. (GREENWOOD, P.J., HARVEY, P.H. & SLATKIN, M., eds.). Cambridge University Press. Cambridge.
- LISO, M. & ASCASO, A. 1969 - Introducción al estudio de la evapotranspiración y clasificación climática de la cuenca del Ebro. *Anales Estac. Experim. Aula Dei*, 10: 5-505.
- LOTZ, L.A.P. 1990 - The relation between age and size at first flowering of *Plantago major* in various habitats. *J. Ecol.*, 78: 757-771.
- MASALLES, R.M. & SANS, F.X. 1988 - La végétation des vergers de la Plaine du Segre (Catalogne). II. Aperçu phytosociologique. *Annales ANPP*, 3(2): 411-417.
- PINO, J. 1995 - *Biologia y dinàmica de poblacions de Rumex obtusifolius L. en conreus d'alfals (Medicago sativa L.) a la Plana d'Urgell*. Tesi doctoral inèdita. Universitat de Barcelona.
- PINO, J., HAGGAR, J., SANS, F.X., MASALLES, R.M. & SACKVILLE-HAMILTON, R.N. 1995 - Clonal growth and fragment regeneration of *Rumex obtusifolius* L. *Weed Res.*, 35: 141-148.
- PINO, J., SANS, F.X. & MASALLES, R.M. 1993 - Effect of periodical removal on *Rumex obtusifolius* in mediterranean alfalfa crops. In *Proc. 4th International Conference I.F.O.A.M. on non chemical Weed Control* (THOMAS, J.M., ed.): 299-304. Dijon.
- PINO, J., SANS, F.X. & MASALLES, R.M. 1997 - *Rumex obtusifolius* L. survival in mediterranean alfalfa crops: effect of extrinsic and environmental factors. *Can. J. Bot.* 75: 939-945.
- PYKE, D.A. & THOMPSON, J.N. 1986 - Statistical analysis of survival and removal rate experiments. *Ecology*, 67: 240-245.
- SAMSON, D.A. & WERK, K.S. 1986 - Size-dependent effect in the analysis of reproductive effort in plants. *Am. Nat.*, 127: 667-680.
- SANS, F.X. 1991 - *Estudis sobre la dinàmica de poblacions de la flora arvensis en conreus arboris de secà a la comarca de les Garrigues*. Tesi doctoral inèdita. Universitat de Barcelona.
- SANS, F.X. & BONET, A. 1993 - Producción de frutos y semillas en *Diplotaxis eruroides* (L.) DC. sometida a diferentes tratamientos de polinización. *Collect. Bot.*, 22: 49-54.
- SANS, F.X. & MASALLES, R.M. 1992 - Incidence of tillage on an olive grove weed community. *Fol. Bot. Misc.*, 8: 215-229.
- SANS, F.X. & MASALLES, R.M. 1994 - Life-history variation in the annual arable weed *Diplotaxis eruroides* (Cruciferae). *Can. J. Bot.*, 72: 10-19.
- SANS, F.X. & MASALLES, R.M. 1997 - Demography of an arable weed *Diplotaxis eruroides* (L.) DC. in Central Catalonia. *Can. J. Bot.*, 75: 85-96.
- SARUKHÁN, J. & HARPER, J.L. 1973 - Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. I. Population flux and survivorship. *J. Ecol.*, 61: 675-716.
- SCHLICHTING, C.D. & PIGLIUCCI, M. 1995 - Lost in phenotypic space: Environment-dependent morphology in *Phlox drummondii* (Polemoniaceae). *Int. J. Plant Sci.*, 156(4): 542-546.
- SILVERTOWN, J. 1987 - *Introduction to plant population ecology*. (Second ed.). Longman Scientific & Technical. New York.
- SILVERTOWN, J. 1988 - The demographic and evolutionary consequences of seed dormancy. In *Plant Population Ecology*. 28th Symposium of the British Ecological Society. (DAVY, A.J., HUTCHINGS, M.J. & WARKINSON, A.R., eds.): 205-219. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- SOLBRIG, O.T., NEWELL, S.J. & KINCAID, D.T. 1980 - The population biology of the genus *Viola*. I. The demography of *Viola sororia*. *J. Ecol.*, 68: 521-546.

- SYMONIDES, E. 1988 - On the ecology and evolution of annual plants in disturbed environments. *Vegetatio*, 77: 21-31.
- STEARNS, S.C. 1977 - The evolution of life-history traits: A critique of the theory and a review of the data. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 8: 145-172.
- STEARNS, S.C. 1992 - *The evolution of life-histories*. Cambridge University Press. Cambridge.
- THOMPSON, K. & GRIME, J.P. 1979 - Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *J. Ecol.*, 67: 893-921.
- VENABLE, D.L. & BROWN, J.S. 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. & LAWLOR, L. 1980 - Delayed germination and dispersal in desert annuals: escape in space and time. *Oecologia (Berlin)*, 46: 272-282.
- WERNER, P.A. 1975 - Predictions of fate from rosette size in teasel (*Dipsacus fullonum* L.). *Oecologia (Berlin)*, 20: 197-201.

Rebut / Received: III-1997