

ESTRUCTURA POBLACIONAL Y BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE *COCHLEARIA ARAGONENSIS* SUBSP. *ARAGONENSIS* (*Cruciferae*) EN EL PARQUE NATURAL DE LA SIERRA Y LOS CAÑONES DE GUARA

David GUZMÁN OTANO¹

RESUMEN.—*Cochlearia aragonensis* subsp. *aragonensis* es una rara planta endémica presente en unos pocos macizos montañosos del valle del Ebro. Se han estudiado varios aspectos de su ciclo vital en algunas poblaciones, especialmente en Guara. En ella la densidad de ejemplares es variable, dependiendo de la altitud pero no de la densidad de individuos de otras especies. A lo largo de la estación el número de plántulas disminuye mucho, sobrevive tan solo un 15% de las que germinan. Aquellos individuos que no han alcanzado un estado mínimo y en el primer censo eran vegetativos tienen muchas posibilidades de morir sin reproducirse, al contrario que aquellos que sí lo han alcanzado y se reproducen a lo largo del verano, después de lo cual mueren. Es decir, es una planta semélpara que germina el año anterior a su reproducción.

Su tasa de fructificación puede considerarse normal, si bien varía entre poblaciones. Sus flores no producen néctar, pero para fecundarse necesitan insectos, aunque no dependen de ningún grupo en concreto. En alguna población se ha encontrado que las semillas pueden sobrevivir durante tres años.

Se propone catalogar esta planta como vulnerable según las nuevas categorías de la IUCN, ya que presenta una limitada área de ocupación y una ecología muy estenoica. Además, para el mantenimiento de sus poblaciones

¹ Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC). Apdo. 64. E-22700 JACA (Huesca).

es necesario que estas sean muy numerosas debido a varios cuellos de botella en su ciclo vital, el aislamiento de sus poblaciones y la falta de mecanismos especializados para su dispersión.

ABSTRACT.—*Cochlearia aragonensis* subsp. *aragonensis* is a rare, endemic plant that grows on a few mountain massifs from the Ebro valley. I have studied several aspects from its life history in Guara. Here, its density is very variable, depending on altitude but not on the number of individuals from other species. The number of seedlings decreases highly through the growing season, only 15% survive from germination to the end of the summer. Those individuals that have not reached a minimum state and that during the first census were vegetative have a high possibility to die without reproducing. On the other hand, those ones that do reach that minimum can reproduce along summer and die afterwards. In other words, *C. aragonensis* is a semelparous plant that germinates the year before its reproduction.

It has a normal fruit set, although it varies among populations. The flowers do not produce nectar and they need insects for pollination, but no specific group is responsible of it. I have found a three-year seed survivorship in one population.

I propose to place this plant under the IUCN vulnerable category, due to its limited area of occupancy and its restricted ecology. Furthermore, for the survival of the populations it needs big population sizes due to several bottlenecks on its life cycle, isolated populations and lack of specialised dispersal mechanism.

KEY WORDS.—Biological conservation, *Cochlearia aragonensis*, population structure, reproductive biology.

INTRODUCCIÓN

La conservación de la biodiversidad es uno de los campos donde más intensamente se trabaja dentro de las ciencias naturales. A pesar de un primer interés por las especies de fauna, más concretamente de vertebrados, con el tiempo se comenzó a prestar atención a otros grupos como la flora. Esta inquietud está cristalizando en una serie de normas legales que pretenden la protección de algunas de las especies más amenazadas, en el ámbito europeo (ANÓNIMO, 1992), estatal (ANÓNIMO, 1989; ANÓNIMO, 1990) o de las diferentes regiones.

Aragón es una de las comunidades con mayor riqueza florística y que, hasta el momento, ha invertido más en su protección. Fue una de las prime-

ras en crear mediante un decreto (ANÓNIMO, 1995) su listado de especies de flora amenazada, además de editar un libro sobre las estrategias que debían aplicarse para la conservación de las plantas en su territorio (SÁINZ OLLERO & *al.*, 1996). Últimamente también se ha aprobado un programa LIFE, cofinanciado por la Unión Europea, para la conservación de las especies vegetales aragonesas presentes en la Directiva Hábitats (GARCÍA & *al.*, 1998).

En este contexto de estudios para la conservación de plantas raras o endémicas en Huesca se podría resaltar la situación de *Cochlearia aragonensis* Coste & Soulié subsp. *aragonensis* (*Cruciferae*), destacado endemismo del noreste peninsular. Esta especie, de forma global, se encuentra clasificada como «rara» en el *Libro rojo de la flora amenazada en España* (GÓMEZ-CAMPO, 1987) y la subespecie *aragonensis* está catalogada como de «interés especial» en Aragón. Esta última también ha sido definida como «vulnerable» en la vecina comunidad de Navarra (ANÓNIMO, 1997) y recientemente incluida en el catálogo de flora amenazada de la Comunidad Autónoma Vasca como «rara» (ANÓNIMO, 1998). En Navarra la otra subespecie, *Cochlearia aragonensis* subsp. *navarrana* (P. Monts.) Vogt, ha sido considerada como «sensible».

La presencia en todas estas listas de plantas amenazadas pone de relieve el interés de su conservación. Pero, además, la localidad de la sierra de Guara tiene un valor especial. *C. aragonensis* fue encontrada por primera vez y descrita para la ciencia en la glera de la umbría de esta sierra (COSTE & SOULIÉ, 1911). Además, la población de la cara norte del Puntón o Tozal de Guara (2.077 m) es una de las más numerosas y, actualmente, la única en toda su área de distribución situada dentro de un espacio natural protegido.

Hasta ahora existe cierta información sobre esta especie. Recientemente se ha revisado la taxonomía del género en la península Ibérica (VOGT, 1987). En este trabajo, cuyo criterio se ha seguido en el tomo IV de *Flora iberica* (CASTROVIEJO & *al.*, 1993), se diferencian las plantas que crecen en la población navarra del monte Beriáin como subespecie nueva. El resto de las poblaciones se incluye en la típica. Sin embargo, la segunda edición del primer tomo de *Flora europaea* (TUTIN & *al.*, 1993) no refleja tal diferencia. Desde otro punto de vista MONTSERRAT & VILLAR (1974) han estudiado las comunidades donde se encuentra y han descrito la asociación *Aquilegio guarensis-Cochlearietum aragonensis*.

Cochlearia aragonensis subsp. *aragonensis* es una planta que crece en gleras de roca caliza en unos pocos macizos montañosos que rodean el valle del Ebro. Se ha encontrado en Huesca, en la sierra de Guara y sus alrededores, como en la peña Gratal; en las estribaciones del Moncayo, entre Soria y Zaragoza, y finalmente existen varias poblaciones en torno a las sierras de Codés y Lóquiz, situadas entre Álava y Navarra. La única población reconocida hasta el momento de la subespecie *navarrana* se localiza en el monte Beriáin (Navarra). Recientemente se han publicado sendos mapas con la localización de todas las poblaciones conocidas de los dos taxones (GUZMÁN, 1996; GUZMÁN & BENITO ALONSO, 1996).

Este estudio se ha realizado en la población situada en la gran glera de la umbría del Puntón de Guara, dentro del Parque Natural de la Sierra y Cañones de Guara, Nocito, término municipal de Nueno, cuadrícula UTM 30T YM 2886. También se compararán estos datos con los de otras poblaciones de la misma subespecie, concretamente las de Monte Peiró, Arguis (Huesca), 1.020 m s. n. m., 30T YM 0689; y sierra de Lóquiz, Gastiáin (Navarra), 1.080 m s. n. m., 30T WN 5932. Por último, también se han comparado ciertos aspectos de la biología reproductiva con plantas de la subespecie *navarrana*, en su única localidad conocida: Monte Beriáin, Huarte-Araquil (Navarra), 1.020 m s. n. m., 30T WN 8449.

La población guareense crece en una glera móvil de roca caliza. Un suelo bastante rico se halla cubierto por las piedras, lo que le permite retener parte de la humedad así como favorecer la condensación (MONTSERRAT & VILLAR, 1974). Esta pedriza presenta una exposición NNW y una pendiente entre 30° y 50°. La planta que nos ocupa forma parte de la asociación *Aquilegio guarensis-Cochlearietum aragonensis*, donde le acompañan otras especies glareícolas como *Aquilegia pyrenaica* subsp. *guarensis*, *Crepis pygmaea*, *Silene vulgaris* subsp. *glareosa*, *Rumex scutatus*, *Arrhenatherum elatius* subsp. *sardoum*, *Linaria alpina* subsp. *guarensis* o *Alyssum cuneifolium* subsp. *losanum* (MONTSERRAT & VILLAR, 1974).

Los mismos autores también apuntan que la superficie ocupada por las comunidades de *C. aragonensis* subsp. *aragonensis* en la glera de la umbría de Guara es de más de 1 km².

El objetivo principal de este trabajo es obtener información sobre el estado de la población y el ciclo vital de esta planta, con especial atención a su reproducción. Estos datos son necesarios para la evaluación de su *status* de conservación, así como útiles para valorar el conjunto de las poblaciones del taxón (SCHEMSKE & *al.*, 1994; FALK, 1992). Al mismo tiempo, esta información pretende ser un buen punto de partida para la concreción de medidas de gestión, si estas fueran necesarias. El trabajo se estructura en tres partes: en la primera se estudia la estructura de la población y en la segunda algunos aspectos de su reproducción; finalizando, y a modo de conclusión, se incluye una evaluación de su estado de conservación.

ESTRUCTURA POBLACIONAL

La estructura de la población nos puede dar cierta información, como un fotograma de su dinámica. Para estudiar la estructura poblacional de una planta se puede utilizar la edad, el tamaño o el estado reproductor de cada ejemplar. La edad es una característica difícil de evaluar en muchas plantas, especialmente en herbáceas; por ello frecuentemente se utilizan los otros dos criterios (OOSTERMEIJER & *al.*, 1994). Además, la edad y el comportamiento demográfico en vegetales no siempre están bien relacionados (HARPER, 1977).

Un diferente número de individuos en cada estado del ciclo vital tiene distinto significado en la dinámica de la población. Por ejemplo, la presencia equilibrada de individuos en todas sus etapas indica una posición estable, mientras que un bajo porcentaje de plántulas puede suponer un problema de regeneración. Una mayor proporción de ejemplares juveniles puede indicar un establecimiento reciente, y su rareza, un envejecimiento, etc. (OOSTERMEIJER & *al.*, 1994). Debido a la duración de este trabajo y a las características de la planta tratada, el estudio de la estructura de la población y su dinámica a lo largo de un año son los únicos planteamientos que nos permiten atisbar su tendencia demográfica.

Los objetivos concretos planteados en relación con la estructura son: 1) calcular la densidad de ejemplares; 2) conocer la proporción de los ejemplares de cada estado y tamaño en la población; 3) analizar su evolución

anual; 4) estudiar la supervivencia de las plántulas a lo largo de un verano, y 5) comprobar si la altitud y densidad de los ejemplares de otras especies afectan a las variables anteriores.

Material y métodos

Para estudiar la densidad de ejemplares y la estructura poblacional de *C. aragonensis* en la gran glera de la umbría del Puntón de Guara se realizó un muestreo estratificado con cuatro transectos de 20 m (GREENWOOD, 1996). Dos de ellos se localizan en la parte alta de la población, a 1.680-1.700 m s. n. m. (T1 y T2), y dos en su base, cerca del bosque, a 1.460 m s. n. m. (T3 y T4). Dentro de cada altitud se seleccionaron dos zonas, cada una de las cuales tenía diferente densidad de otras especies; T2 y T4 se colocaron en zonas con mayor densidad de otras especies que T1 y T3. Con este diseño se quieren observar diferencias entre altitudes y zonas con diversa densidad de plantas de otras especies.

Cada transecto se realizó a lo largo de 20 m, colocando cada 4 m un cuadrado de muestreo de 0,6 m de lado. Así se obtuvo un total de 20 cuadrados, cinco por cada transecto. Todos los cuadrados se marcaron con estacas de madera para su localización en posteriores visitas. En cada uno de los muestreos se contó el número total de ejemplares del cuadrado, su estado y tamaño, estimado como el número de ramas. Un número menor de plantas también se marcó con etiquetas para seguir su evolución a lo largo de la estación.

Debido a que las variables estudiadas no se ajustaban a una distribución normal y al bajo número de réplicas, se ha optado por utilizar pruebas no paramétricas en la mayor parte de los casos.

Resultados

Los transectos estudiados siguen una dirección NNW y la cobertura nunca fue superior al 20%; era menor del 5% en cuatro de los 20 cuadrados de muestreo. La pendiente osciló entre 30° y 40°. Las especies encontradas en los cuadrados de muestreo se muestran en la tabla I y han sido separadas según tuvieran en los transectos baja o alta densidad de individuos.

Tabla I. Número de cuadrados de muestreo en los que se encuentran las especies acompañantes (A, transectos con gran densidad de individuos de otras especies, total 10 cuadrados; B, transectos con escasa densidad de individuos de otras especies; total, 10 cuadrados).

	A	B	Total
<i>Arrhenatherum elatius</i> subsp. <i>sardoum</i>	9	1	10
<i>Aquilegia pyrenaica</i> subsp. <i>guarensis</i>	3	2	5
<i>Crepis pygmaea</i>	3	0	3
<i>Silene vulgaris</i> subsp. <i>glareosa</i>	3	0	3
<i>Alyssum cuneifolium</i> subsp. <i>losanum</i>	1	0	1
Ninguna especie	1	7	8

La densidad media de *C. aragonensis* subsp. *aragonensis* en las parcelas de muestreo es de 32,2 ejemplares/m², con un rango de 0 – 269,4. Considerando solo a los individuos reproductores, este valor baja a 9,44 ejemplares/m² (rango: 0 – 41,67). Ambas densidades resultan muy variables en la población, pues se observan diferencias significativas entre los cuadrados de los cuatro transectos (Tabla II). Los dos transectos localizados a mayor altitud tienen densidades significativamente mayores que los dos más bajos para las dos variables (Tabla II). Pero tales diferencias no aparecen entre los transectos localizados en zonas con diferente densidad de individuos de otras especies (Tabla II).

Tabla II. Diferencias en la densidad de ejemplares totales y reproductores entre los transectos realizados.

Diferencias entre los cuatro transectos					
Variable	Kruskall-Wallis	g. l.	p	n	
Densidad total	15,188	3	0,002	20	
Densidad de reproductores	14,241	3	0,003	20	
Diferencias entre transectos localizados a diferentes altitudes					
Variable	U de Mann-Whitney	χ^2	g. l.	p	n
Densidad total	2,000	13,648	1	< 0,001	20
Densidad de reproductores	6,500	11,235	1	0,001	20
Diferencias entre transectos localizados con diferente densidad de individuos de otras especies					
Variable	U de Mann-Whitney	χ^2	g. l.	p	n
Densidad total	58,000	0,379	1	0,538	20
Densidad de reproductores	68,000	1,924	1	0,165	20

Tabla III. Diferencias en el número de plántulas encontradas por cuadrado en los transectos estudiados.

Diferencias entre transectos localizados a diferentes altitudes						
Fecha	U de Mann-Whitney	χ^2	g. l.	p	n	
24-VI	5,500	11,982	1	0,001	20	
6-VIII	12,500	9,716	1	0,002	20	
4-IX	5,000	13,991	1	< 0,001	20	
Diferencias entre transectos localizados con diferente densidad de individuos de otras especies						
Fecha	U de Mann-Whitney	χ^2	g. l.	p	n	
24-VI	39,500	0,667	1	0,414	20	
6-VIII	46,000	0,111	1	0,740	20	
4-IX	55,000	0,173	1	0,678	20	

En la figura 1.a se observa que el número de plántulas presentes por cuadrado de muestreo es significativamente mayor en las parcelas situadas a mayor altitud durante las tres fechas de muestreo (Tabla III). Sin embargo, estas diferencias no se aprecian cuando se comparan zonas con diferente densidad de individuos de otras especies (Fig. 1.b y Tabla III). Como

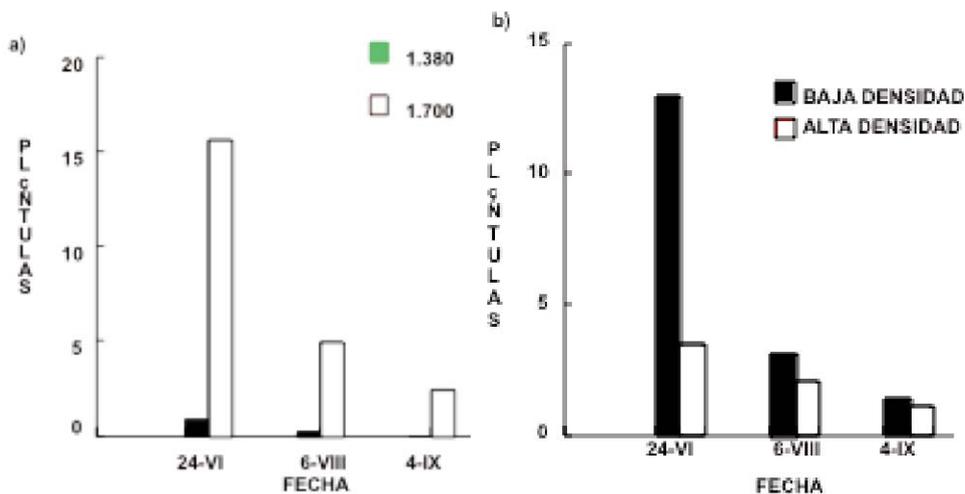


Figura 1. Evolución a lo largo de la estación del número de plántulas por cuadrado de muestreo de los transectos: a) a diferentes altitudes, 1.380 m y 1.700 m; b) en áreas con diferente densidad de ejemplares de otras especies.

era de esperar, debido a la mayor densidad, aparece mayor número de ejemplares rotos en la parte superior que en la inferior (Prueba de U de Mann-Whitney = 7,000; $\chi^2 = 11,662$; 1 g. l.; $p = 0,001$; $n = 20$) pero no hay diferencias entre zonas con diferente densidad de otras plantas (Prueba de U de Mann-Whitney = 42,000; $\chi^2 = 0,404$; 1 g. l.; $p = 0,525$; $n = 20$).

En la tabla IV se muestran las estructuras poblacionales por estados en las tres fechas de muestreo de todos los cuadrados. Así, podemos ver que la estructura es significativamente diferente conforme avanza la estación (χ^2 de Pearson = 79,265; $p < 0,001$; 4 g. l.). En conjunto, el número de plántulas descende conforme avanza la estación, mientras el número de reproductores presenta una ligera tendencia a aumentar a mediados de la estación, tendencia que no resulta significativa si se consideran las tres fechas. Por último, el número de individuos vegetativos disminuye significativamente; los pocos que aparecen en el primer muestreo prácticamente desaparecen en el segundo y lo hacen de forma total al final del verano. El porcentaje de plántulas encontradas en el primer censo que sobreviven hasta el último es de aproximadamente el 15%. El número de ejemplares de cada estado se muestra por separado en los cuatro transectos de la figura 2. La proporción entre plántulas y reproductores nos da una idea de la regeneración en la población. Estos valores se muestran en la tabla IV para las tres fechas de muestreo.

Tabla IV. Número de ejemplares de cada estado a lo largo de las tres fechas de muestreo.

Estado	Fecha			Kruskall-Wallis	p	g. l.	n
	24-VI	6-VIII	4-IX				
Plántula	164	50	24	7,091	0,029	2	60
Vegetativo	16	1	0	10,060	0,007	2	60
Reproductor	60	70	65	0,831	0,660	2	60
Total	240	121	89				
Plánt./reprod.	2,73	0,71	0,37				

En las tablas V y VI se observa la evolución de las plantas marcadas a lo largo de la estación. A pesar de que el número de ejemplares marcados (71 en el primer muestreo) es menor que el total de los presentes en los cuadrados, estos datos nos ayudan a interpretar lo que ocurre con las tenden-

cias descritas anteriormente. Cabe destacar que la mayor parte de los ejemplares marcados se mantiene en el mismo estado y unos pocos evolucionan pero en ningún caso se vuelve a estados anteriores.

Tabla V. Número de ejemplares marcados de cada estado el 24 de junio que cambian de estado el 6 de agosto.

24-VI	6-VIII		Reproductor	Muerto	Total
	Plántula	Vegetativo			
Plántula	6	0	1	22	29
Vegetativo	0	1	1	4	6
Reproductor	0	0	33	3	36

Tabla VI. Número de ejemplares marcados de cada estado el 6 de agosto que cambian de estado el 4 de septiembre.

6-VIII	4-IX		Reproductor	Muerto	Total
	Plántula	Vegetativo			
Plántula	3	0	0	3	6
Vegetativo	0	0	1	0	1
Reproductor	0	0	29	6	35

El tamaño de los individuos se estimó por el número de ramas que presentaban. Las plántulas, por definición, poseen solo los dos cotiledones y raramente crecen más. En el primer muestreo los vegetativos portan una media de 2,50 ramas (rango: 1-9, $n = 16$), mientras que los reproductores tienen 13,25 (rango: 1-50, $n = 63$), con tamaños muy diferentes (Prueba de U de Mann-Whitney = 121,000; $\chi^2 = 21,983$; 1 g. l.; $p < 0,001$; $n = 79$). En la segunda fecha no se pudo hacer la comparación, ya que solo quedaron dos vegetativos. Se observa que los reproductores marcados, pertenecientes a la clase más abundante, van creciendo conforme la estación avanza (Fig. 3); a pesar del solapamiento de sus tamaños, las diferencias son significativas (Prueba de Friedman = 12,982; $p = 0,002$; 2 g. l.; $n = 28$).

En la figura 4 se muestran las estructuras por tamaños de todos los individuos de las parcelas a lo largo de la estación. Los datos de la distribución

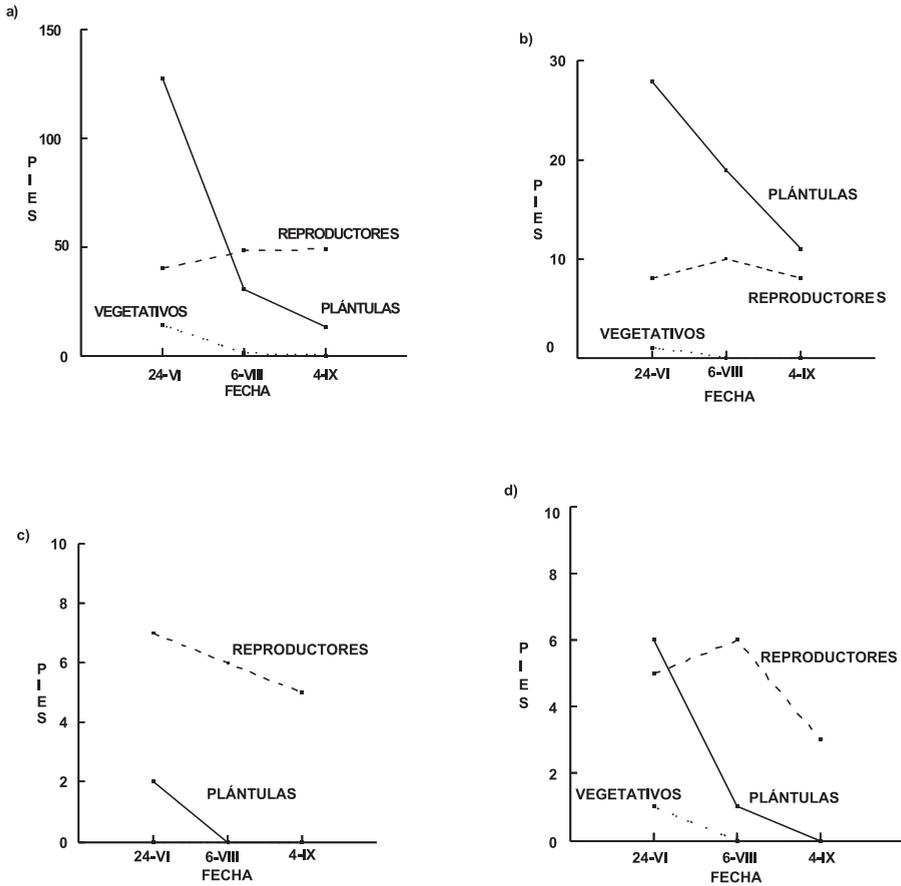


Figura 2. Evolución del número de ejemplares de cada estado en el total de los transectos: a) transecto 1; b) transecto 2; c) transecto 3, no aparecen vegetativos; d) transecto 4.

de estas muestras se adjuntan en la tabla VII. Se puede observar cómo en todos los casos se trata de distribuciones muy sesgadas a la derecha (sesgo > 0), es decir, con la mayor parte de los individuos pequeños y unos pocos muy grandes, y leptocúrticas o apuntadas (curtosis > 0), si bien van cambiando a lo largo de la estación. Además se ha calculado el porcentaje de ejemplares rotos, probablemente por el movimiento de la glera, que representa el 18,9% de los marcados.

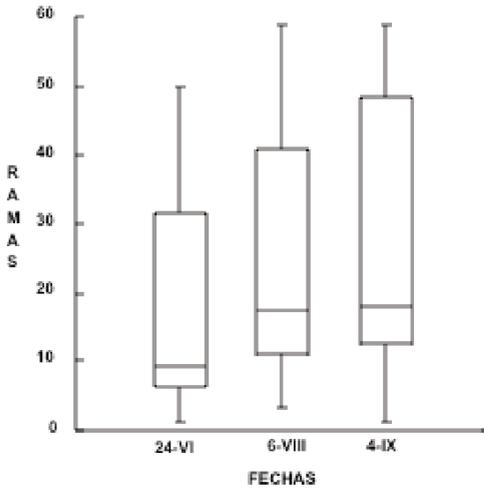


Figura 3. Evolución de los tamaños, estimados como el número de ramas por pie, en los ejemplares reproductores a lo largo de la estación. La línea central de cada «caja» indica la mediana, los límites inferior y superior de estas representan los percentiles 25 y 75 respectivamente. El rango ocupado dentro del segmento (bigotes) abarca aproximadamente el 90% de las observaciones (ELLISON, 1993).

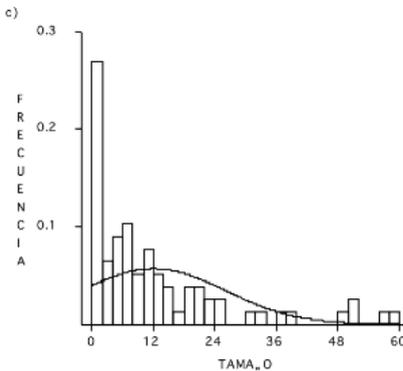
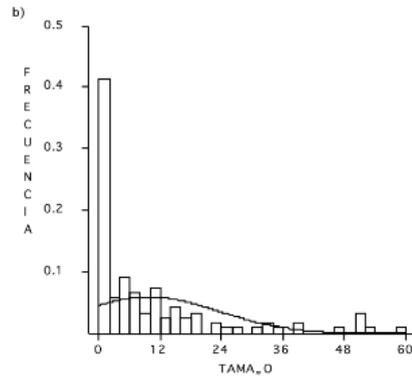
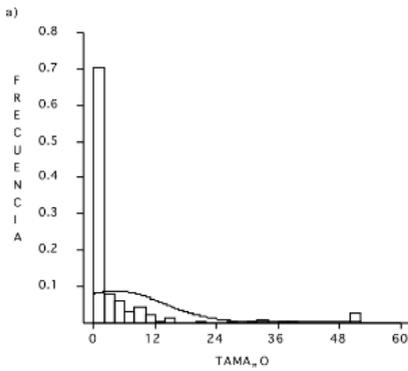


Figura 4. Estructura de tamaños a lo largo de la estación. Sobre el histograma se ha dibujado la curva que correspondería a una distribución normal con la media y la desviación típica de cada muestra. Fechas: a) 26-VI, b) 6-VIII, c) 4-IX.

Tabla VII. Datos sobre las distribuciones de tamaños (número de ramas) encontradas en los tres censos realizados para el conjunto de los cuadrados.

Fecha	24-VI	6-VIII	4-IX
Media	4,28	9,85	11,99
Desviación típica	9,22	13,52	13,96
Mediana	1	4	6,5
Sesgo (G1)	3,84	1,96	1,77
Curtosis (G2)	14,74	3,15	2,64

Discusión

La presencia de ejemplares de *C. aragonensis* subsp. *aragonensis* es general por la glera de la umbría de Guara; sin embargo, su densidad es muy variable. Con el objetivo de dar una estimación del tamaño poblacional se utilizará la media de la densidad calculada en los cuatro transectos; aunque esta provenga de un muestreo estratificado dirigido a estudiar diferencias entre zonas y no sea la más correcta, nos puede ser útil para este propósito. También se usará la superficie ya propuesta por MONTSERRAT & VILLAR (1974). Así pues, con una densidad media de 32,22 ejemplares/m² y un área de aproximadamente 1 km², obtendríamos una cifra total que rondaría los 32 millones de ejemplares. Calculando el número de reproductores, uno de los criterios utilizados por la IUCN (1994) en sus nuevas categorías de amenaza, por el mismo método se obtendría un valor orientativo de unos 9,5 millones de reproductores.

Se observa heterogeneidad en la población. En primer lugar la densidad, tanto total como de reproductores, es mayor en la zona alta de la glera, en torno a los 1.700 m s. n. m. Pero no solo la densidad varía sino que el número de plántulas en cada cuadrado es mayor, diferencias que se mantienen constantes en las tres fechas de estudio (Fig. 1.a). Ello hace pensar que la zona más favorable para esta planta, tanto para el desarrollo de los reproductores como para el de las plántulas, es la parte alta de la glera, a pesar de tener más pendiente y probablemente estar menos fijada, como apuntaría el hecho de que aquí hay más proporción de ejemplares rotos. Sin embargo, la presencia de ejemplares de otras especies no parece que sea

una causa que afecte ni a la densidad total y de reproductores ni al número de plántulas encontradas. Es muy probable que, en un medio en continua perturbación o explotación natural (MONTSERRAT & VILLAR, 1974) y con una muy baja densidad de plantas, la competencia interespecífica sea un factor muy poco importante.

La proporción de estados de la población varía a lo largo de la temporada de muestreo (Tabla IV). Los ejemplares considerados como plántulas no presentan diferencias ni de tamaño ni de morfología respecto a las obtenidas en el ensayo de germinación, por lo que consideramos que todas ellas han germinado durante este año. Analizando su evolución a lo largo de una estación (Fig. 2) se observa que el número de las plántulas iniciales disminuye bruscamente en todos los transectos, tanto entre el primer y segundo muestreo como entre este y el tercero. Dicho descenso no es debido a que evolucionen a otros estados, pues entre las marcadas tan solo una de 29 pasa a ser reproductora, aproximadamente el 3%, sino a una alta mortalidad (Tablas V y VI). En el total de los cuadrados de muestreo solo un 15% de las plántulas sobreviven a la primera estación; a ello habrá que añadir la mortalidad del invierno, que, sin duda, también será importante.

Los vegetativos tienen un comportamiento similar: del pequeño porcentaje inicial (menos del 7%, tabla IV) la mayor parte muere, aunque alguno pase a reproductor. Sin embargo, el número de reproductores permanece relativamente constante (Tabla IV). De los marcados, los pocos que mueren entre los primeros muestreos son compensados por ejemplares de otros estados que, con un posible retraso fenológico, alcanzan el estado reproductor (Tablas V y VI). La *ratio* entre plántulas y vegetativos es alta al principio, pero ya al final de la estación se acerca a valores más bajos y típicos de plantas perennes.

Este comportamiento de la población también se observa en la evolución de las estructuras de tamaños (Fig. 4). La media y la mediana del tamaño van aumentando conforme transcurre el verano, lo que es debido a que disminuye la proporción de las plántulas a la vez que se incrementa el número de individuos de mayor tamaño. Todo ello se refleja en los histogramas, con las distribuciones de tamaños algo menos sesgadas y apuntadas conforme avanza la estación.

En conjunto, parece que se trata de una especie semélpara: tras reproducirse por primera vez, muere. En la última visita, los ejemplares reproductores se encontraban ya secos y prácticamente muertos mientras se dispersaban sus semillas. Las plántulas que germinan al principio de la estación obtienen recursos y crecen, sobre todo la parte subterránea, durante este primer año; a pesar de todo, sufren una alta mortalidad, mayor del 80%. Aquellos ejemplares que empiezan la estación como reproductores tienen muchas posibilidades de sobrevivir hasta el final de ella y reproducirse, independientemente de su éxito. Pero los pocos ejemplares que al comenzar la estación no tienen un tamaño umbral (existen diferencias muy significativas entre el tamaño de los vegetativos y reproductores en el primer muestreo) mueren muy frecuentemente. Mientras que la disminución en el número de plántulas y vegetativos es más o menos constante a lo largo de la estación, aquellos ejemplares que han alcanzado un tamaño suficiente se reproducen hasta el final de la misma. También se observa que algunos de los ejemplares mayores tienen capacidad de volver a producir ramas secundarias portadoras de flores y, luego, frutos si accidentalmente se rompen.

Así pues, parecería confirmarse que se trata de una planta bienal que tras reproducirse muere. Los vegetativos de los primeros muestreos mueren por no haber alcanzado un tamaño o reserva de recursos mínimos y la elevada tasa de mortalidad de las plántulas también apunta en esa dirección, aunque excepcionalmente alguna pueda llegar a reproducirse en el primer año. Para estar totalmente seguros, faltaría seguir a las plántulas que acaban la estación para comprobar si efectivamente se reproducen al año siguiente o si permanecen en este estado durante más años. Esto último se ha observado en plantas semélparas que se creían bienales pero en las que el estímulo para la floración no era el segundo año sino la obtención de un tamaño mínimo (SILVERTOWN & LOVETT DOUST, 1993).

Un elevado riesgo de mortalidad favorece la reproducción a edades tempranas (SILVERTOWN & LOVETT DOUST, l. c.), frente a las plantas perennes iteróparas. Los ejemplares de mayor tamaño tienen más probabilidades de morir sin reproducirse en un medio tan móvil como las gleras; en este caso, casi uno de cada cinco ejemplares se ve afectado durante el verano.

Por ello la reproducción tiene lugar de una sola vez, aunque suponga la muerte del ejemplar, ya que las posibilidades de sobrevivir más tiempo en ese estado son bajas.

El crecimiento que se observa durante toda la estación, pero especialmente entre los dos primeros muestreos (Fig. 3), también refuerza la idea del tamaño umbral. Debido a los altos costos que se suponen a la reproducción y que, teóricamente, competirían con el crecimiento, solo aquellos ejemplares con un determinado estado mínimo (tamaño o reservas de recursos) son capaces de poder llevar a cabo ambas funciones. Este retraso de al menos un año en la reproducción para alcanzar un tamaño mínimo conllevaría un descenso en el crecimiento poblacional comparado con la estrategia de una anual, siempre y cuando no se compense con una mayor producción de semillas o supervivencia de las plántulas (SILVERTOWN & LOVETT DOUST, 1993; CRAWLEY, 1997).

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA

La reproducción es una fase fundamental en el ciclo vital de toda planta, pero especialmente cuando se trata de una especie semélpara, que realiza de una sola vez toda la inversión en la reproducción y después muere sin otra oportunidad de dejar más descendientes. Sin el reemplazo de los individuos que mueren en una población no es posible el mantenimiento de esta. Por ello, si hubiera problemas serios en la reproducción de la planta durante un periodo de uno o dos años podrían surgir dificultades en la conservación de las poblaciones. En una planta rara como *C. aragonensis* subsp. *aragonensis*, con poblaciones aisladas aunque abundantes, sería una situación crítica. Además, la reproducción sexual es la vía para mantener la variabilidad genética en una población y evolucionar frente a cambios en el medio.

Así pues, el fin de esta sección es describir la reproducción y aquellos aspectos que *a priori* puedan suponer problemas para el mantenimiento de la población. En concreto, los objetivos específicos son: 1) describir el éxito reproductivo de la población estudiada y compararlo con datos provenientes de otras localidades; 2) determinar la necesidad de polinizadores en

condiciones naturales; 3) analizar qué insectos son responsables de su polinización y en qué medida; 4) estudiar la viabilidad de sus semillas, y, por último, 5) comparar la variación en el tamaño del fruto, carácter utilizado para separar la subespecie típica de la *navarrana*.

Material y métodos

Para describir el éxito reproductivo se ha utilizado la tasa de fructificación (*fruitset*), calculada como el cociente entre el número de frutos obtenidos y el número de flores formadas. Siempre que fue posible, esta proporción se calculó en 10 ramas de cada individuo. Cuando la planta no alcanzaba este número de ramas, se observaron todas las disponibles.

La necesidad de polinizadores se ha determinado embolsando plantas completas con una tela que impedía el paso a todos los insectos, tanto a los que vuelan como a los que se acercan trepando por la planta, y al polen llevado por el viento. Este tejido se sujetaba en torno a la planta mediante un armazón de alambre anclado en la glera. Estos ejemplares se compararon con varios controles marcados junto a los primeros. El estudio se realizó en la población de Arguis, más accesible para el trabajo de manipulación que la situada en la umbría de Guara.

También en esta población se estudió la producción de néctar y el comportamiento de los polinizadores. Para comprobar lo primero, se observaron flores bajo lupa de ocho aumentos y se introdujo un microcapilar de 1 μ L de capacidad para cuantificarlo (RICHARDS, 1986). Como es posible que la cantidad de néctar se viera condicionada por las visitas de los polinizadores (ZIMMERMAN, 1988), se embolsaron durante 24 horas varias plantas, de forma que se impidió el acceso de los insectos, y se observó la producción de néctar de la misma manera. Con el objetivo de conocer qué insectos actúan como polinizadores, se siguió su comportamiento en un cuadrado de 1 m² dentro de la población y durante 30 minutos se observaron y anotaron todos los insectos que visitaban las flores de *C. aragonensis* y el número de plantas y flores que visitaban esta parcela. Tanto los datos del comportamiento de los polinizadores como los de producción de

néctar se comparan con los obtenidos de la misma manera para la subespecie *navarrana*, en el monte Beriáin.

Las características de estos censos fueron las siguientes: en Arguis había una densidad de 32 ejemplares por m² reproductores de *C. aragonensis* subsp. *aragonensis*. Durante el censo realizado el 16 de junio, entre las 11:00 y las 15:30 hora solar, la temperatura rondó entre 17 y 28 °C, con nubes y claros. Otras especies de plantas presentes en el cuadrado de estudio son *Silene vulgaris* y *Linaria* sp. Los censos que se realizaron en el monte Beriáin tuvieron lugar el 8 y 22 de junio de 9:30 a 12:30 y de 9:30 a 15:00 hora solar, respectivamente. Las condiciones atmosféricas fueron: temperatura entre 11° y 15 °C y nuboso, en el primero, y entre 24 y 25 °C con cielo despejado en el segundo. La densidad fue de 26 y 16 reproductores por m² respectivamente. Las plantas que acompañaban a *C. aragonensis* subsp. *navarrana* fueron: *Geranium robertianum*, *Vicia pyrenaica*, *Saxifraga trifurcata*, *Rumex scutatus*, *Galium lucidum* y *Arrhenatherum eliatum* subsp. *sardoum*.

La viabilidad de las semillas se estudió en el laboratorio con material recolectado en 1995. Se utilizaron semillas provenientes de dos poblaciones, Arguis y Lóquiz. Se prepararon cinco lotes de 50 semillas para cada población, aunque en uno de los lotes de Arguis solo se pudieron utilizar 27. Se pusieron en placas de Petri de cristal de 15 cm de diámetro sobre papel de filtro humedecido con agua destilada. Debido a que casi habían transcurrido tres años desde su recolección se trataron las semillas con ácido giberélico (GA3, diluido a 500 mg/L) para forzar su germinación. Así pues, lo que realmente se estudia es el porcentaje de semillas que sobrevive tras este periodo. Las placas de Petri se mantuvieron todas en las mismas condiciones de laboratorio. Antes de una semana de la germinación aparecieron algunas semillas afectadas por hongos, de forma que se eliminaron y se trataron las placas con lejía muy diluida. Este experimento se mantuvo hasta que después de un periodo de 20 días el número de semillas germinadas no aumentó más.

Un carácter relacionado con la reproducción y que se utiliza para separar las dos subespecies es la longitud del fruto; este se ha estudiado en los ejemplares en que se calculó la tasa de fructificación. Siempre que ha sido posible

se ha medido en 10 frutos elegidos al azar en cada ejemplar; en los casos en que no había este número de frutos disponible se han utilizado todos.

En el análisis de los datos se han usado las pruebas de estadística no paramétrica necesarias debido a que las variables analizadas no seguían distribuciones normales y al bajo número de réplicas disponible. Sin embargo, la longitud del fruto entre poblaciones sí que se ajustó a este tipo de distribución; por ello y para analizar a la vez la variación de este carácter debida al efecto de la población, así como las diferencias entre ejemplares dentro de una población, se utilizó un ANOVA jerárquico con los datos de cada individuo «anidados» dentro de cada una de las tres poblaciones analizadas. Cuando no se indique otra cosa los resultados se ofrecen como media \pm desviación típica.

Resultados

La tasa de fructificación de los ejemplares de *C. aragonensis* subsp. *aragonensis* en las tres poblaciones de las que se disponía de datos varía entre el $0,627 \pm 0,203$ (n = 5 ejemplares) de Arguis y el $0,266 \pm 0,112$ (n = 11) de Guara. La población de Lóquiz obtuvo un porcentaje de fructificación del $0,336 \pm 0,111$ (n = 9) (Fig. 5). Las poblaciones de Guara y Lóquiz no difieren en esta proporción (Prueba de U de Mann-Whitney = 29,000; $\chi^2 = 2,426$; 1 g. l.; p = 0,119; n = 20), pero sí hay diferencias entre Arguis y Lóquiz (Prueba de U de Mann-Whitney = 40,000; $\chi^2 = 5,444$; 1 g. l.; p = 0,020; n = 14) y entre Arguis y Guara (Prueba de U de Mann-Whitney = 51,000; $\chi^2 = 7,088$; 1 g. l.; p = 0,008; n = 16). A la hora de comparar los datos hay que tener en cuenta que la población navarra se muestreó en 1995.

Las plantas embolsadas para impedir el acceso de polinizadores y polen del exterior apenas obtuvieron frutos (tasa de fructificación, $0,006 \pm 0,011$, n = 12 ejemplares); las diferencias con las plantas control fueron muy significativas (Prueba de U de Mann-Whitney = 60,000; $\chi^2 = 11,724$; 1 g. l.; p = 0,001; n = 17).

Buscando néctar el 15 de junio se observaron 27 flores de siete plantas diferentes en Arguis. Con la lupa no se encontró nada y con el microcapilar

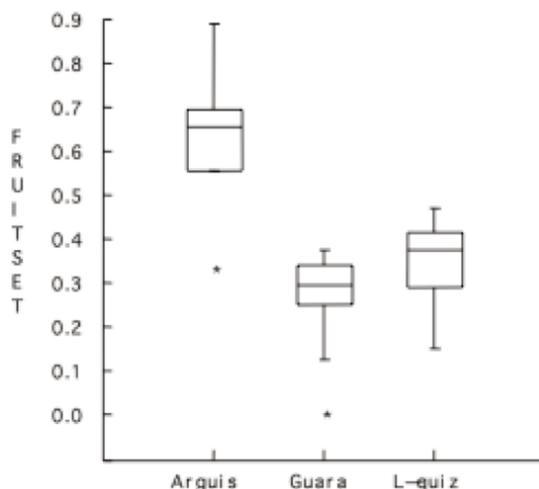


Figura 5. Proporción de frutos cuajados (*fruitset*) por individuo, en una muestra de un máximo de 10 ramas, en las tres poblaciones estudiadas. Los datos de Lóquiz son de 1995, mientras que los de Arguis y Guara corresponden a 1998.

Explicación del gráfico, igual que la figura 3.

tampoco pudo detectarse ninguna cantidad. Ese mismo día se embolsaron 46 flores en tres pies diferentes. Se regresó a las 24 horas, retirando las bolsas de tela y repitiendo el proceso de medida con idénticos resultados negativos. En la población de Beriáin, con la subsp. *navarrana*, también se buscó néctar con los mismos resultados negativos. En este caso la observación se realizó durante el 8 de junio en 25 flores de cinco plantas diferentes.

Los insectos o grupos de insectos que visitan las flores de *C. aragonensis* subsp. *aragonensis* en la población de Arguis se muestran en la tabla VIII con el número de flores y plantas visitadas. Para su comparación también se incluye la tabla IX con los mismos datos de censos similares de la subespecie *navarrana*. En las figuras 6.a y b se ve el porcentaje de visitas a flores y plantas de cada polinizador en ambas poblaciones.

Las semillas de Arguis tratadas en las cinco placas de Petri obtuvieron una tasa media de germinación del $0,214 \pm 0,064$; sin embargo, ninguna de

Tabla VIII. Número de visitas a flores y a plantas durante los censos de polinizadores de Arguis, 15-VI. Tiempo total 90 min. Observado polinizando fuera del censo: *Apis mellifera*.

INSECTOS	nº de flores	%	nº de plantas	%
Coleópteros	9	23,08	3	23,08
<i>Anthrax anthrax</i>	4	10,26	4	30,77
<i>Bombylius major</i>	17	43,59	2	15,38
<i>Syrphidae</i>	2	5,13	2	15,38
Dípteros, otros	7	17,95	2	15,38
TOTAL	39	100	13	

las semillas sembradas procedentes de Lóquiz germinó. Como puede observarse en la figura 7, donde se muestra el número acumulado de semillas que germinan, este aumenta hasta el 19 de junio en todas las placas; a partir de esa fecha ya no germinaron más semillas y el 13 de agosto se dio por finalizado el ensayo.

Los resultados obtenidos de la medición de los frutos se muestran en la tabla X y la tabla del ANOVA jerárquico en la XI. Hay diferencias muy significativas entre ejemplares dentro de poblaciones, así como entre poblaciones. La subespecie que crece en las tres poblaciones es la misma *C. aragonensis* subsp. *aragonensis*, si bien una de las localidades, Lóquiz, se halla bastante alejada geográficamente de las otras dos.

Tabla IX. Número de visitas a flores y a plantas durante los censos de polinizadores de Beriáin, 8-VI y 22-VI. Tiempo total, 180 min. Observado polinizando fuera del censo: *Bombylius major*.

INSECTOS	nº de flores	%	nº de plantas	%
Coleópteros	21	10,61	9	14,52
Dípteros, otros	116	58,59	35	56,45
<i>Syrphidae</i>	59	29,80	16	25,81
Ortóptero	1	0,51	1	1,61
Lepidóptero (polilla)	1	0,51	1	1,61
TOTAL	198	100	62	

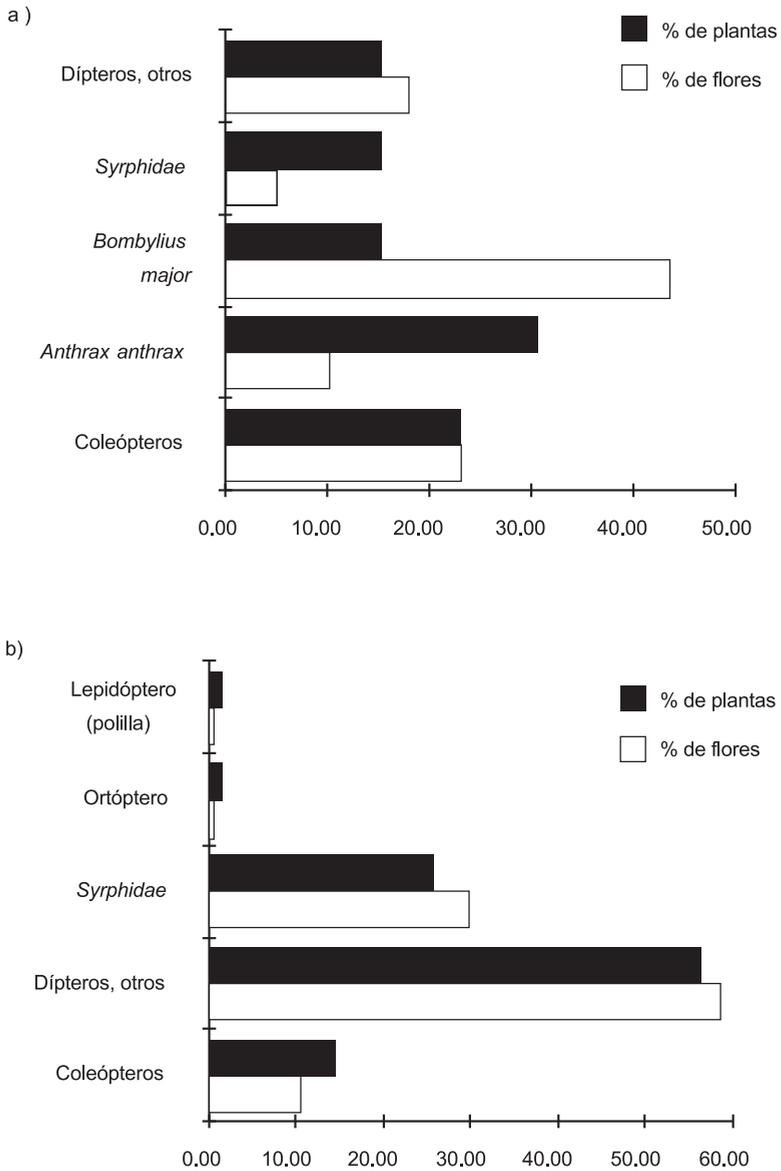


Figura 6. Porcentajes de plantas y flores visitadas por cada insecto o grupo.
 a) Arguis, plantas n = 13, flores n = 39. b) Monte Berriáin, plantas n = 62, flores n = 198.

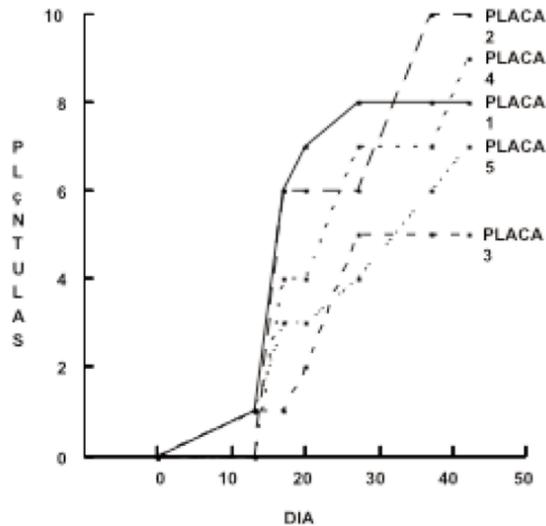


Figura 7. Número acumulado de semillas germinadas en cada placa de Petri procedentes de la población de Arguis; número inicial, 50, excepto en placa 5, que fue 27. El día 0 es el 8-V.

Discusión

En las tres poblaciones en las que se ha estudiado el éxito reproductivo de esta planta se ha encontrado bastante variabilidad. Destaca la tasa de fructificación obtenida en la población de Arguis, significativamente mayor que en Guara y Lóquiz, entre las cuales no hay diferencias significativas (Fig. 5). En su revisión (SUTHERLAND & DELPH, 1984) dan un valor medio de tasa de fructificación de $0,421 \pm 19,2$, $n = 316$ para las plantas hermafroditas y, más concretamente, de $0,221 \pm 0,136$ para las hermafroditas

Tabla X. Longitud en milímetros de los frutos en las tres poblaciones estudiadas.

Población	Guara	Arguis	Lóquiz
Media	2,872	3,010	4,519
Desviación típica	0,650	0,325	0,854
n (frutos)	207	150	400

Tabla XI. Tabla del ANOVA jerárquico de la longitud de los frutos.

Fuente	g. l.	SC	F	p
Entre poblaciones	2	157,495	388,963	< 0,001
Ejemplares dentro de población	37	2,796	6,906	< 0,001
Error	717	0,405		

autoincompatibles. El éxito reproductivo de la población de Guara estaría cerca del límite inferior de la primera muestra, considerando que es hermafrodita. No se ha estudiado su compatibilidad, pero el hecho de que necesite insectos para su polinización nos puede permitir compararla con el segundo de los valores. En ese caso parece encajar bien dentro de los valores encontrados por los autores anteriores. De cualquier forma, no parece ser un nivel excesivamente alto para una planta semélpara, cuya reproducción tiene lugar durante una sola estación. Algo similar se puede decir de la población de Lóquiz, mientras que el nivel alcanzado en Arguis resulta más tranquilizador. Teniendo en cuenta esta baja tasa de fructificación, para que el número de semillas producidas sea suficientemente alto cada planta tiene que formar numerosas flores.

El hecho de que las plantas a las cuales se ha impedido el acceso de los insectos polinizadores, así como de polen ajeno, apenas produzcan frutos nos indica la dependencia de la planta de un vector de polinización. El experimento realizado no permite discriminar si la baja fertilidad es debida a que las flores son autoincompatibles o a que sin serlo necesitan de la intervención de un agente para la polinización.

A pesar de que no se haya observado la producción de néctar en las flores de ambas subespecies, estas son visitadas por insectos de forma regular; es posible que busquen polen como recompensa o las flores mimeticen otras con un atractivo diferente. En ambas poblaciones destaca la importancia de los dípteros como polinizadores: en conjunto, este grupo es responsable de casi el 77% de las visitas a flores y plantas en Arguis y del 88% de las flores y el 82% de las plantas en Beriáin (Fig. 5.a y b). En la población oscense destaca la importancia de dos dípteros de gran tamaño como *Bombylius major* y *Anthrax anthrax* (entre los dos suman el 54% de las

visitas a flores y el 46% de las plantas), mientras que en Navarra el grupo más importante de dípteros son los *Syrphidae*. También es reseñable la visita de las flores por pequeños coleópteros que introducían su cuerpo en las flores probablemente para consumir polen. Por último, las observaciones de un ortóptero y un lepidóptero en la población navarra parecen anecdóticas y, posiblemente, no resultaran en polinizaciones efectivas.

Los censos de Beriáin fueron realizados en dos fechas diferentes y la comunidad de plantas que acompañan a *Cochlearia* se hallaba en diferente estado fenológico. Se observa una tendencia a que en la primera fecha la mayor parte de las flores de la población eran de esta especie y fueron visitadas por todo tipo de insectos, pero durante la segunda fecha ya había otras flores mayores y más vistosas abiertas, como *Saxifraga trifurcata*, *Galeopsis angustifolia* o *Geranium robertianum*, entre otras, por lo que se observaban los dípteros de mayor tamaño polinizándolas, mientras que las de *C. aragonensis* eran visitadas por dípteros menores.

La diferencia entre la viabilidad de las semillas de Arguis y Lóquiz es intrigante. Hay que tener en cuenta que ambos conjuntos de semillas tenían la misma edad, fueron recolectadas en junio de 1995, se conservaron en las mismas circunstancias: separadas del fruto y mantenidas en sobres de papel en laboratorio y puestas a germinar con las mismas condiciones. La primera conclusión que se desprende es que durante aquel año existió algún problema en la segunda población, pero no existen datos para llegar más lejos. La viabilidad de las semillas de Arguis, 21% después de tres años, parece suficientemente elevada como para no dar problemas en el mantenimiento de la población.

Para finalizar, cabe citar los resultados del análisis de la longitud de los frutos. Las diferencias que existen dentro de las poblaciones son muy significativas, así como las diferencias entre poblaciones, en concreto entre Lóquiz y las dos oscences, también lo son (Tabla XI). Esta variable es el criterio para diferenciar ambas subespecies de *C. aragonensis* y las tres poblaciones en las que se ha estudiado pertenecen a la misma subespecie. Si se encuentran diferencias de longitud dentro de poblaciones y además existen diferencias entre ellas, no parece que este sea el criterio más adecuado para separar poblaciones diferentes. Desgraciadamente no se tienen

datos de la población de Beriáin, la única de la subespecie *navarrana*, que permitan dar más luz sobre la validez de este carácter.

CONCLUSIÓN: ESTADO DE CONSERVACIÓN

En último lugar, y sintetizando toda la información anterior, intentaremos evaluar el estado de conservación de *Cochlearia aragonensis* subsp. *aragonensis* utilizando los criterios propuestos por la IUCN (1994). También se analizará más en concreto la situación de la población de Guara.

En el conjunto de la especie hay que considerar que hasta el momento se conoce un total de 13 poblaciones entre Álava, Huesca, Navarra, Soria y Zaragoza (GUZMÁN & BENITO ALONSO, 1996). Este número parece constante, ya que en los últimos diez años no se han tenido noticias ni de la aparición ni de la desaparición de ninguna de ellas. Todas se encuentran en un total de 19 cuadrículas UTM de 1 km de lado. A pesar de que este criterio claramente sobrestima el área de ocupación de una especie vegetal (GARCÍA & *al.*, 1998) y en ausencia de medidas detalladas que solo pueden hacerse con un exhaustivo trabajo de campo, se puede considerar que el área de ocupación máxima es de 19 km². También adolecemos de falta de datos acerca del tamaño de las poblaciones, exceptuando la estima aquí presentada para Guara. Teniendo en cuenta que esta es probablemente la mayor de las poblaciones conocidas, se puede aproximar que el número total de individuos será del orden de magnitud de decenas de millones.

Teniendo en cuenta los datos de su ecología, se puede hablar de una planta muy estenoica, limitada a unos medios muy concretos y no muy frecuentes en su área de distribución. Su ciclo vital, semélpara bienal, la hace dependiente de la reproducción sexual todos los años para el reclutamiento al año siguiente y la reproducción a los dos. El éxito reproductivo es variable y depende de la visita de insectos polinizadores para fructificar, si bien no parece que necesite ningún grupo en concreto (es visitada por varios grupos de dípteros y pequeños coleópteros). En alguna población, la larga viabilidad de las semillas puede tamponar esta dinámica, es decir, si en un año la producción de semillas falla el reclutamiento del año siguiente se ve compensado con las semillas viables que pueden mantenerse en el banco de

semillas, si bien esta característica no está presente en todas ellas. Al final del verano tan solo sobrevive un 15% de las plántulas que han germinado en el año. Por todo ello parece que se trata de una especie con varios cuellos de botella en su ciclo vital, por lo cual una alta densidad de individuos reproductores es necesaria para el mantenimiento de las poblaciones. Además, la dispersión de semillas entre los diferentes núcleos parece muy difícil. Aunque aquí no se ha estudiado este tema, no se observa ninguna adaptación para la diseminación de semillas a larga distancia.

En último lugar, las amenazas antrópicas no parecen demasiado serias, se trata de medios poco explotados y en varios casos poco accesibles. Ahora bien, se sabe que la extracción de áridos y la construcción de pistas se han realizado cerca de algunas poblaciones, aunque no en la de Guara.

Con todos estos datos, la planta encaja dentro de la categoría de Vulnerable (IUCN, 1994), por el criterio D2, es decir, población caracterizada por una aguda restricción en su área de ocupación (típicamente menos de 100 km²), en este caso 19 como máximo. Como refuerzo de este criterio habría que añadir la estenoicidad del taxón, así como la necesidad de grandes poblaciones de reproductores para sobrellevar todas las limitaciones de su ciclo biológico.

Con este diagnóstico cabe apuntar la necesidad de proteger los medios que ocupa para que en ellos se puedan mantener nutridas poblaciones como garantía de futuro y no pase a otras situaciones de mayor riesgo.

La población de Guara, en concreto, ocupa un área de aproximadamente 1 km², en una zona de difícil acceso dentro del Parque Natural. Además, el tamaño total de la población en 1998 era muy elevado, unas decenas de millones de individuos totales y unos millones de reproductores, tomando las debidas precauciones en la interpretación de los datos debido a la gran variabilidad en la densidad. Además, en la población se ha encontrado que hay plántulas germinadas a principio de la estación que sobreviven hasta su final, con lo que se ve que hay ejemplares para la reproducción en años venideros, si superan el filtro de los rigores del invierno.

A pesar de ello, se trata de una planta bienal con niveles de fertilidad no demasiado altos, el porcentaje de plántulas que sobrevive al primer verano

tan solo alcanza el 15% y la larga viabilidad de las semillas no se ha encontrado en todas las poblaciones. También se trata de una planta muy ligada a un medio específico: gleras calizas móviles, que en el Puntón de Guara no tienen apenas impactos antrópicos. Así pues, aunque esta localidad no parece que presente un riesgo inminente no habría que descuidar la protección de su medio, al igual que para el conjunto de la planta, con el fin de seguir conservando poblaciones numerosas donde crezca este interesante endemismo.

AGRADECIMIENTOS

El Instituto de Estudios Altoaragoneses (Diputación de Huesca) me concedió una ayuda a la investigación que hizo posible la materialización de este pequeño trabajo. L. Villar me facilitó la estancia en el Instituto Pirenaico de Ecología, donde lo he llevado a cabo. D. Manuel Montes Sánchez, director del Parque de la Sierra y Cañones de Guara, concedió el permiso para trabajar en la población de Guara. F. Fillat y D. Goñi me ofrecieron sus medios informáticos y su experiencia al manejarlos. J. L. Benito y M. Munárriz me acompañaron y ayudaron en parte del trabajo de campo. J. L. Benito y C. Pedrocchi hicieron oportunas correcciones en una primera versión del trabajo. M. B. García realizó valiosas aportaciones a la idea inicial.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANÓNIMO (1989). Ley 4/1989 de 27 de marzo de Conservación de los espacios naturales y de la flora y fauna silvestres. *BOE*, 74/1989.
- ANÓNIMO (1990). Real Decreto 439/1990 de 30 de marzo, Catálogo nacional de especies amenazadas. *BOE*, 92/1990.
- ANÓNIMO (1992). Directiva 92/43/CEE de 21 de mayo de Conservación de los hábitats naturales y de la fauna y flora silvestres. *DOCE*, 206 de 22-7-1992.
- ANÓNIMO (1995). Decreto 49/1995 de 28 de marzo, Catálogo de especies amenazadas de Aragón. *BOA*, 42/1995.
- ANÓNIMO (1997). Decreto Foral 94/1997, de 7 de abril, Catálogo de la flora amenazada de Navarra. *BON*, 47/1997.

- ANÓNIMO (1998). Orden 3471/1998, Catálogo vasco de especies amenazadas de la fauna y flora, silvestre y marina. *BOPV*, 141/1998.
- CASTROVIEJO, S.; AEDO, C.; GÓMEZ-CAMPO, C.; LAÍNZ, M.; MONTSERRAT, P.; MORALES, R.; MUÑOZ, F.; NIETO, G.; TALAVERA, S. & VILLAR, L. (eds.) (1993). *Flora iberica IV*. Madrid: Real Jardín Botánico, CSIC. 730 pp.
- COSTE, H. J. & SOULIÉ, J. A. (1911). Note sur le *Cochlearia aragonensis* (espèce nouvelle). *Bulletin de Géographie Botanique*, 21: 7-9.
- CRAWLEY, M. J. (1997). Life history and environment. In M. J. CRAWLEY (ed.), *Plant Ecology* (pp. 73-131). Oxford: Blackwell Science.
- ELLISON, A. M. (1993). Exploratory Data Analysis and Graphic Display. In S. M. SCHEINER & J. GUREVITCH (eds.), *Design and Analysis of Ecological Experiments* (pp. 14-45). New York London: Chapman & Hall.
- FALK, D. A. (1992). From Conservation Biology to Conservation Practice: Strategies for Protecting Plant Diversity. In P. L. FIELDER & S. K. JAIN (eds.), *Conservation Biology: The Theory and Practice of Nature Conservation, Preservation and Management* (pp. 397-431). New York & London Chapman & Hall.
- GARCÍA, M. B.; GUZMÁN, D.; GOÑI, D. & ASCASO, J. (1998). *Investigación y conservación de las especies de flora pirenaica amenazada (LIFE-Flora amenazada)*. Informe técnico para la DGA. Jaca, 1998.
- GÓMEZ-CAMPO, C. (1987). *Libro rojo de las especies vegetales amenazadas de España peninsular e islas Baleares*. Madrid: ICONA. 676 pp.
- GREENWOOD, J. J. D. (1996). Basic techniques. In W. J. SUTHERLAND (ed.), *Ecological Census Techniques: A Handbook* (pp. 11-110). Cambridge, Cambridge University Press.
- GUZMÁN, D. (1996). Asientos para un atlas corológico de la Flora occidental, 24. Mapa 730. *Cochlearia aragonensis* Coste & Soulié subsp. *navarrana* (P. Monts.) Vogt. *Fontqueria*, 43: 180.
- GUZMÁN, D. & BENITO ALONSO, J. L. (1996). Asientos para un atlas corológico de la Flora occidental, 24. Mapa 729. *Cochlearia aragonensis* Coste & Soulié subsp. *aragonensis*. *Fontqueria*, 43: 179.
- HARPER, J. L. (1977). *Population Biology of Plants*. London: Academic Press. 892 pp.
- IUCN (1994). Categorías de las listas rojas de la IUCN. Documento de Internet [<http://w3.iprolink.ch/iucnlib>].
- MONTSERRAT, P. & VILLAR, L. (1974). Les communautés endémiques à *Cochlearia aragonensis*, remarques géobotaniques et taxonomiques. *Doc. Phytosociologiques*, 7-8: 3-19.
- OOSTERMEIJER, J. G. B.; VAN'T VEER, R. & DEN NIJS, J. C. H. (1994). Population structure of the rare long-lived perennial *Gentiana pneumonante* in relation to vegetation and management in the Netherlands. *Journal of Applied Ecology*, 31: 428-438.

- RICHARDS, A. J. (1986). *Plant Breeding Systems*. London: George Allen & Unwin Ltd. 529 pp.
- SÁINZ OLLERO, H.; FRANCO MÚJICA, F. & ARIAS TORCAL, J. (1996). *Estrategias para la conservación de la flora amenazada de Aragón*. Zaragoza: Consejo de Protección de la Naturaleza de Aragón. 221 pp.
- SCHEMSKE, D. W.; HUSBAND, B. C.; RUCKELSHAUS, M. H.; GOODWILLIE, C.; PARKER, I. M. & BISHOP, J. G. (1994). Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology*, 75(3): 584-606.
- SILVERTOWN, J. W. & LOVETT DOUST, J. (1993). *Introduction to Plant Population Biology* (3rd ed.). Oxford: Blackwell Science. 210 pp.
- SUTHERLAND, S. & DELPH, L. F. (1984). On the importance of male fitness in plants: Patterns of fruit-set. *Ecology*, 65(4): 1093-1104.
- TUTIN, T. G.; BURGESS, N. A.; CHATER, A. O.; EDMONDSON, J. R.; HEYWOOD, V. H.; MOORE, D. M.; VALENTINE, D. H.; WALTERS, S. M. & WEBB, D. (eds.) (1993). *Flora europaea* (2nd ed.). Cambridge: Cambridge University Press. 581 pp.
- VOGT, R. (1987). Die Gattung *Cochlearia* L. (*Cruciferae*) auf der Iberischen Halbinsel. *Mitt. Bot. Staatssamml.*, 23: 293-421.
- ZIMMERMAN, M. (1988). Nectar Production, Flowering Phenology, and Strategies for Pollination. In J. LOVETT DOUST & L. LOVETT DOUST (eds.), *Plant Reproductive Ecology* (pp. 157-178). Oxford: Oxford University Press.