

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA DE *VIOLA CAZORLENSIS*. II. USO DE SUSTRATOS, REPRODUCCIÓN Y CONSUMO POR LOS HERBÍVOROS

por

CARLOS M.^a HERRERA *

Resumen

HERRERA, C. M.^a (1989). Biología y ecología de *Viola cazorlensis*. II. Uso de sustratos, reproducción y consumo por los herbívoros. *Anales Jard. Bot. Madrid* 47(1): 125-138.

El presente trabajo describe el uso de sustratos por *V. cazorlensis* en dos poblaciones de la Sierra de Cazorla (Jaén), así como el valor diferencial de cada uno de ellos en términos de éxito reproductivo. La especie no se halla confinada en los sustratos rocosos en ninguna de las localidades estudiadas. En el conjunto de las dos poblaciones, el 40 % de las plantas están en el suelo, el 39 % en lastras y el 21 % en paredes de roca. Todos los parámetros reproductivos examinados difieren significativamente en los diferentes sustratos. Las plantas del suelo y paredes tienen una producción de flores similar, superando ampliamente a las plantas de lastras. La tasa de cuajado de frutos aumenta en la dirección suelo-lastras-paredes. La producción efectiva de cápsulas aumenta en la dirección lastras-suelo-paredes. La mayor producción de *V. cazorlensis* en las paredes se debe a que los mamíferos herbívoros deprimen diferencialmente la reproducción de las plantas que ocupan distintos sustratos, actuando selectivamente en contra de las plantas del suelo. Los resultados se discuten en relación con la demografía de la especie y la persistencia de sus poblaciones.

Palabras clave: *Violaceae*, *Viola cazorlensis*, biología reproductiva, herbívoros, plantas rupícolas, predación de semillas.

Abstract

HERRERA, C. M.^a (1989). Biology and ecology of *Viola cazorlensis*. II. Substrate use, reproduction and herbivory. *Anales Jard. Bot. Madrid* 47(1): 125-138 (in Spanish).

Plant distribution among substrates and its reproductive correlates are examined for *Viola cazorlensis*, a reputedly chasmophilous species, in two populations of the Sierra de Cazorla (Jaén province, southeastern Spain). The species was not confined to rocky substrates. For the two populations combined, 40 % of the plants were rooted in the ground (sandy soils), 39 % in large, nearly horizontal rocks, and 21 % in cliffs. All reproductive aspects examined exhibited significant differences between substrates. Ground and cliff plants were similar in number of flowers produced per individual, and exceeded rock plants in this magnitude. The proportion of flowers setting fruit increased in the direction ground-rocks-cliffs. The number of fruits (capsules) eventually produced per individual increased in the direction rocks-ground-cliffs. The higher quality of cliffs as a substrate for *V. cazorlensis* depended on the fact that mammalian herbivores affected differentially plants in different substrates, heavily depressing capsule production by ground and rock plants. It is concluded that cliffs represent an "enemy-free space" for *V. cazorlensis*. Results are interpreted in relation to the demography of this species and the persistence of its populations.

Key words: *Violaceae*, *Viola cazorlensis*, chasmophilous plants, herbivory, reproductive biology, seed predation.

* Estación Biológica de Doñana. Apartado 1056. 41080 Sevilla.

INTRODUCCIÓN

Viola cazorlensis Gand. ha sido considerada tradicionalmente como una típica especie rupícola (MELCHIOR & CUATRECASAS, 1935; HEYWOOD, 1962; FERNÁNDEZ CASAS, 1972; FERNÁNDEZ CASAS & CEBALLOS, 1982; BLANCA & VALLE, 1986). Esta selección de hábitat, supuestamente tan restrictiva, se ha aducido a veces para interpretar su condición de endemismo de distribución limitada (MELCHIOR & CUATRECASAS, 1935; BLANCA & VALLE, 1986). Tras haber examinado más de 25 poblaciones de esta especie en la Sierra de Cazorla, resultó evidente que *V. cazorlensis* no se ajusta a la imagen de "perfecta chasmofita" presentada por MELCHIOR & CUATRECASAS (1935) cuando describieran por primera vez la ecología de esta especie hace más de medio siglo, ya que en muchas poblaciones las plantas crecían también sobre el suelo.

La presencia de *V. cazorlensis* en diversos sustratos proporciona una excelente oportunidad para comparar el éxito reproductivo de los individuos que ocupan sustratos diferentes y determinar si los sustratos rocosos están asociados con una mayor reproducción efectiva y son realmente los óptimos para la especie. El objetivo del presente trabajo es doble. Por una parte, se trata de describir cuantitativamente el uso de sustratos por *V. cazorlensis* y, por otra, examinar el valor diferencial de cada uno de ellos para los individuos de esta especie en términos de éxito reproductivo potencial y efectivo. Además, se analiza la influencia de los vertebrados herbívoros sobre la reproducción de *V. cazorlensis*. Los resultados muestran que *V. cazorlensis* es solo parcialmente rupícola, encontrando en ciertos sustratos rocosos un "espacio libre de enemigos" que permite un establecimiento duradero de las poblaciones basado en una mayor reproducción efectiva. La acción de los mamíferos herbívoros puede explicar en parte la amplia utilización de algunos sustratos rocosos por *V. cazorlensis*.

ÁREA DE ESTUDIO Y MÉTODOS

El presente estudio se llevó a cabo en dos poblaciones de *Viola cazorlensis* situadas en la Sierra de Cazorla (Jaén), en las localidades conocidas como Cruz de Quique y Puerto de los Arenales, distantes entre sí 3,7 km en línea recta. La localización exacta de las mismas, así como la elevación y tamaño de las poblaciones locales de *V. cazorlensis*, se dan a conocer en HERRERA (1988: tabla 1). En ambas localidades, el sustrato es un mosaico constituido por lastras de roca caliza de extensión variable y escasa inclinación, paredes rocosas de dimensiones variables y amplias extensiones de suelo arenoso. En el estrato arbóreo predominan *Pinus nigra* Arnold y *P. pinaster* Aiton, y en el arbustivo, *Echinospartum boissieri* (Spach) Rothm., *Rosmarinus officinalis* L., *Fumana ericoides* (Cav.) Gand., *Lavandula latifolia* Medicus y *Juniperus phoenicea* L.

Los datos analizados en este trabajo se tomaron los días 4-6 de junio de 1987. En esas fechas, la floración de *V. cazorlensis* había terminado completamente en las dos poblaciones, casi todos los frutos (cápsulas) habían alcanzado el tamaño definitivo, y en las plantas más precoces se había iniciado la diseminación de las semillas maduras. En cada localidad se estableció una parcela, que fue de 130 × 40 m

en la Cruz de Quique y de 100 × 25 en el Puerto de los Arenales. En cada parcela se examinaron todas las plantas de *V. cazorlensis* presentes, tomando para cada una de ellas los siguientes datos:

1. Tamaño. Estimado mediante la mayor dimensión lineal de la proyección de la planta sobre el sustrato.
2. Tipo de sustrato en que crecía. Se distinguieron tres tipos de sustratos: *a*) suelo arenoso ("suelo", en lo sucesivo); *b*) lastras de roca más o menos horizontales carentes de suelo en su superficie ("lastras", en lo sucesivo); *c*) taludes rocosos más o menos verticales, entendiéndose por tales aquellos cuya altura sobre el suelo en el punto más alto excedía de 1,5 m ("paredes" en lo sucesivo). En las lastras y las paredes, las plantas de *V. cazorlensis* estaban enraizadas en grietas de la roca.
3. Asociación con otras plantas. Se anotó si el ejemplar de *V. cazorlensis* crecía al abrigo de un matorral o en estrecho contacto con él.
4. Efecto de los herbívoros. Se distinguía con claridad cuando una planta había sido comida recientemente por un mamífero, ya que en estos casos una fracción variable de su parte aérea estaba reducida a un "césped" pegado al suelo, de altura homogénea y con señales indudables de corte. La intensidad de la acción de los herbívoros se estimó mediante una escala semicuantitativa de 0 (sin señales de consumo por herbívoros) a 4 (> 75 % de la superficie de la planta afectada). Los valores de 1, 2 y 3 corresponden a plantas afectadas en 0-25 %, 25-50 % y 50-75 % de su superficie, respectivamente.
5. Producción total de flores. En aquellas plantas que no mostraban señales de herbívoros, se estimó el número total de flores producidas en el período de floración precedente, sumando el número de cápsulas en desarrollo y las flores pasadas secas que no habían llegado a desarrollar cápsulas. Estos datos proporcionan una estima fiable de la producción de flores (véase más adelante), ya que en *V. cazorlensis* no se produce una abscisión de la flor cuando ésta no da lugar al desarrollo de una cápsula.
6. Número de cápsulas presentes, en desarrollo o maduras. Terminada la floración, el recuento de cápsulas es representativo de la producción real durante la temporada de estudio.

Con objeto de verificar la fiabilidad de los recuentos de flores realizados *a posteriori* (apartado 5 anterior), se aplicó el mismo método a un grupo de 29 plantas marcadas individualmente en la Cruz de Quique que habían sido seguidas continuamente durante el período de floración precedente. Las cifras así obtenidas se compararon con las producciones de flores deducidas de las observaciones efectuadas durante la época de floración (23 abril-20 mayo). La correlación entre las cifras obtenidas durante la floración y *a posteriori* (4-6 junio) es casi perfecta ($r = 0,9981$, $N = 29$). Solo en tres plantas hay discrepancia entre ambas cifras, y en estos casos la diferencia es solo de una flor. El número de flores obtenido durante la época de floración explica el 99,6 % de la variación en el número de flores obtenido *a posteriori*. Estas últimas cifras pueden pues considerarse estimas virtualmente exactas de la producción real de flores.

El número de cápsulas se ha utilizado en este trabajo como medida de éxito reproductivo. El número de semillas es el parámetro realmente relevante, pero no me pareció oportuno, a falta de más información sobre la situación reproduc-

tiva de la especie en el área, hacer una recolección extensiva de cápsulas para contar las semillas contenidas. Para obtener siquiera una información preliminar, se hizo un muestreo muy limitado en la Cruz de Quique, recogiendo cápsulas de plantas que crecían sobre cada uno de los sustratos, y contando el número de semillas contenidas en cada una.

A lo largo de todo el trabajo, las medias se presentan ± 1 desviación típica, los tamaños de muestra se designan por la letra N, y para los grados de libertad en las pruebas estadísticas se emplea la abreviatura g.l.

RESULTADOS

Distribución y tamaño de las plantas

La distribución de las plantas de *V. cazorensis* entre los tres tipos de sustrato considerados se muestra en la tabla 1. La especie no se encuentra confinada en los sustratos rocosos en ninguna de las dos poblaciones estudiadas. Existen diferencias significativas entre las dos poblaciones en cuanto a su presencia relativa en los tres sustratos (Chi-cuadrado = 31,9, g.l. = 2, $P < 0,001$). La proporción de plantas en el suelo es mayor en el Puerto de los Arenales (61,6%) que en la Cruz de Quique (33,3%). En las paredes rocosas se encuentra el menor porcentaje de individuos en ambas localidades. Para el conjunto de las dos localidades, el 40,4% de las plantas crecen en el suelo, el 38,6% sobre lastras y el 21,1% en paredes de roca.

TABLA 1

DISTRIBUCIÓN DE LAS PLANTAS DE *VIOLA CAZORENSIS*
ENTRE TRES TIPOS DE SUSTRATO

Localidad	N	Proporción de individuos (%)		
		Suelo	Lastra	Pared
Cruz de Quique	378	33,3	43,9	22,8
Puerto de los Arenales . . .	125	61,6	22,4	16,0
Total	503	40,4	38,6	21,1

N = Número de plantas examinadas en cada localidad.

Si consideramos en conjunto las dos localidades y los tres sustratos, el tamaño medio de las plantas de *V. cazorensis* es de $12,4 \pm 7,4$ cm (N = 503). La variación en tamaño se ha examinado mediante un análisis de varianza bifactorial, usando localidad y sustrato como factores. Los resultados revelan que hay diferencias significativas entre localidades en el tamaño medio de las plantas (F = 12,56, g.l. = 1,496, $P = 0,0004$). No existen, sin embargo, diferencias significativas de tamaño entre las plantas que crecen sobre diferentes sustratos (F = 0,33, g.l. = 2,496, $P = 0,72$). La interacción entre el sustrato y la localidad tampoco es significativa (F = 0,36, g.l. = 2,496, $P = 0,70$), lo que indica que la diferencia entre localidades en tamaño medio es similar en las plantas de los tres sustratos conside-

rados. Por este motivo, los datos de las dos poblaciones estudiadas se han combinado en una sola muestra para el resto de los análisis efectuados en este apartado.

Aunque no existan diferencias entre sustratos en cuanto al tamaño medio de las plantas, las distribuciones de frecuencias de los tamaños son diferentes en los tres sustratos (fig. 1). Cada una de las tres distribuciones de frecuencias difiere significativamente de las otras dos (prueba de Kolmogorov-Smirnov; $P < 0,01$ en

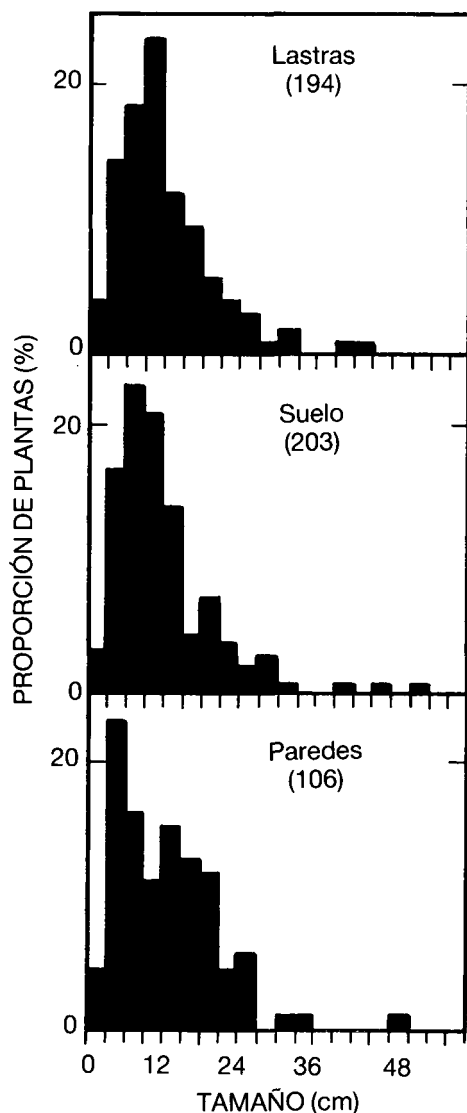


Fig. 1.—Distribuciones de frecuencias de tamaño de *Viola cazorlensis* según el tipo de sustrato (las dos poblaciones combinadas). El tamaño muestral para cada distribución se indica entre paréntesis.

las tres comparaciones). La representación proporcional de las clases de tamaño inferiores es mayor entre las plantas que crecen en paredes, intermedia entre aquellas que crecen sobre el suelo y menor entre las que ocupan lastras. Las poblaciones locales de *V. cazorlensis* son pues internamente heterogéneas en cuanto a la estructura de tamaños, viniendo determinadas las diferencias por el tipo de sustrato.

Producción de flores

En este apartado se consideran solo aquellas plantas que en las fechas del estudio no mostraban ninguna señal de haber sido comidas por herbívoros, resultando por ello fiable el recuento de flores producidas.

La variación del número de flores producidas por planta se ha examinado en primera instancia mediante un análisis de varianza bifactorial, usando la localidad y el sustrato como factores. Los resultados muestran una heterogeneidad significativa entre sustratos en cuanto a producción de flores ($F = 3,82$, g.l. = 2,294, $P = 0,023$), no así entre localidades ($F = 0,57$, g.l. = 1,294, $P = 0,45$). La interacción sustrato \times localidad no es tampoco significativa ($F = 1,06$, g.l. = 2,294, $P = 0,35$). Para el resto de los análisis de este apartado se han combinado los datos de las dos poblaciones, habida cuenta de que las diferencias entre sustratos en producción de flores son similares en ambas.

El número más alto de flores por planta se observa entre aquellas que crecen en el suelo y paredes de roca (tabla 2, A), cuyos valores medios no difieren significativamente. Las plantas que crecen sobre lastras producen aproximadamente la mitad de flores que las que crecen en el suelo o en las paredes, siendo la diferencia significativa (tabla 2, A). Dado que no existen diferencias entre sustratos en cuanto al tamaño medio de las plantas, los resultados anteriores indican que el potencial reproductivo de los individuos de *V. cazorlensis* depende intrínsecamente del sustrato que ocupen. Esta idea queda corroborada por los resultados de un análisis de covarianza en el que se ha usado el número de flores como variable dependiente, los sustratos como categorías, y el tamaño de las plantas como variable independiente ($F = 3,82$, g.l. = 2,294, $P = 0,023$). A igualdad de tamaño, las plantas que crecen sobre el suelo o en paredes superan en potencial reproductivo a las que ocupan lastras.

Las diferencias entre sustratos, en lo que se refiere a la producción media de flores por planta, son debidas a la actuación conjunta de dos factores: la frecuencia de floración y la producción media de flores por parte de las plantas que efectivamente florecen (tabla 2, A.1 y A.2). El porcentaje de individuos fértiles es significativamente más alto en el suelo que en las paredes o lastras. El número de flores producido por las plantas fértiles es más alto en el suelo y en las paredes que en las lastras.

Cuajado de frutos

En este apartado se considera la posibilidad de que plantas que crezcan sobre diferentes sustratos tengan un éxito reproductivo diferencial en términos de la proporción de flores que cuajan frutos (cápsulas). Para ello, se tienen aquí en cuenta solamente aquellas plantas que no mostraban señales de haber sido comidas por herbívoros y que además habían producido al menos una flor. Para

TABLA 2

PARÁMETROS REPRODUCTIVOS DE *VIOLA CAZORLENSIS* EN DISTINTOS SUSTRATOS

	Sustrato		
	Suelo	Lastra	Pared
A. Número medio de flores por planta . .	3,4 ± 3,5 ^a (105)	1,7 ± 2,7 ^b (106)	3,5 ± 5,4 ^a (90)
A.1. Porcentaje de plantas que producen flores (%)	79,0 ^a (105)	58,5 ^b (106)	61,1 ^b (90)
A.2. Flores producidas por las plantas fértiles	4,3 ± 3,3 ^a (83)	2,8 ± 3,1 ^b (62)	5,7 ± 5,9 ^a (55)
B. Porcentaje de flores que producen frutos (%)	53,6 ± 36,9 ^a (83)	66,8 ± 40,0 ^b (62)	74,0 ± 35,9 ^b (55)
C. Número medio de frutos por planta . .	1,3 ± 1,9 ^a (203)	0,8 ± 1,4 ^b (194)	2,1 ± 3,6 ^c (106)
C.1. Plantas comidas por los herbívoros	0,8 ± 1,3 ^a (98)	0,4 ± 0,9 ^a (87)	0,5 ± 1,1 ^a (16)
C.2. Plantas no comidas por los herbívoros	1,8 ± 2,2 ^a (105)	1,1 ± 1,6 ^b (107)	2,4 ± 3,9 ^a (90)

Las dos poblaciones, combinadas. Las medias se muestran ± 1 desviación típica; los tamaños de muestra, entre paréntesis. En cada renglón, las cifras que tienen el mismo superíndice no difieren significativamente ($P > 0,05$; prueba de Chi-cuadrado para A.1, de Student-Newman-Keuls para el resto).

cada planta se calculó el tanto por ciento de flores que habían cuajado frutos (p), transformando estas cifras a continuación mediante la expresión $\arcsen(p^{0,5})$ (ver SOKAL & ROHLF, 1981: 427). A los valores resultantes se aplicó un análisis de varianza, usando localidad y sustrato como factores.

Ni el efecto de la localidad ($F = 0,13$, g.l. = 1,198, $P = 0,72$) ni el de la interacción localidad × sustrato ($F = 1,13$, g.l. = 2,197, $P = 0,32$) son significativos; sí lo es el efecto del sustrato ($F = 5,43$, g.l. = 2,197, $P = 0,005$), demostrándose que el éxito de cuajado de frutos varía según el lugar en el que crece la planta. El porcentaje de flores que cuajan frutos es mínimo en las que crecen en el suelo, intermedio en las que ocupan lastras y máximo en las de paredes (tabla 2, B). Los valores medios para las plantas de lastras y paredes no difieren significativamente entre sí y son diferentes de la media para las plantas del suelo (tabla 2, B). A igualdad de número de flores, por tanto, los individuos que crecen sobre sustratos rocosos (lastras y paredes) llegan a producir más cápsulas que los que crecen en el suelo.

Producción de frutos

Para el análisis de la producción de frutos se han tenido en cuenta todas las plantas examinadas ($N = 503$), con independencia de que mostrasen o no indicios de haber sido comidas por herbívoros. Un análisis de varianza bifactorial (localidad y sustrato como factores) del número de cápsulas por planta indica que hay un efecto significativo del sustrato ($F = 7,04$, $P = 0,001$), pero no de la población ($F = 0,01$, $P = 0,93$). Como el término de interacción sustrato × población no

resulta significativo ($F = 1,84$, $P = 0,16$), se han combinado los datos de las dos poblaciones en una sola muestra.

Las plantas que crecen en paredes rocosas producen el número más elevado de cápsulas, las que crecen sobre el suelo son intermedias y las que ocupan lastras producen el número más bajo (tabla 2, C). El promedio para cada sustrato difiere significativamente de los otros dos. Existe por consiguiente una gradación en cuanto a reproducción efectiva de las plantas que ocupan distintos sustratos.

Producción de semillas

Como se indicó en el apartado Métodos, solo se realizó un muestreo preliminar para determinar el número de semillas contenido en cada cápsula y su posible relación con el tipo de sustrato. El número medio de semillas maduras por cápsula es de $9,0 \pm 4,1$ para las plantas del suelo ($N = 7$ cápsulas), $11,0 \pm 5,7$ para las de lastras ($N = 11$), y $14,2 \pm 5,3$ para las de paredes ($N = 18$). Las diferencias observadas no alcanzan significación estadística ($F = 2,85$, $P = 0,072$), aunque este resultado debe considerarse provisional en tanto no se disponga de un mayor número de datos.

Incidencia de los herbívoros

El consumo parcial de las plantas de *V. cazorlensis* por los mamíferos durante el período de desarrollo de las cápsulas implica la pérdida de un importante porcentaje de éstas antes de su maduración (el consumo de flores tiene una importancia despreciable). En los tres sustratos, las plantas afectadas por los mamíferos herbívoros producen menos cápsulas que las no afectadas (tabla 2, C.1 y C.2). La relación entre consumo por herbívoros y producción de cápsulas se ha examinado en mayor detalle mediante un análisis de varianza, usando localidad, sustrato y nivel de consumo por herbívoros como factores, y producción de cápsulas como variable dependiente. Si mantenemos constantes los efectos de localidad y sustrato, el nivel de consumo por herbívoros tiene un efecto significativo sobre la producción de cápsulas ($F = 22,84$, $P < 0,0001$).

Comparando las cifras medias reales de producción de cápsulas en cada sustrato (tabla 2, C) con los valores medios esperados en el supuesto de que no hubiese incidencia de herbívoros (tabla 2, C.2), puede obtenerse una estima del tanto por ciento de cápsulas que éstos eliminan. Estos porcentajes son 29,3 % para las plantas del suelo, 25,9 % para las plantas de lastras, y 11,8 % para las plantas de paredes. Para el conjunto de las dos localidades y los tres sustratos, los mamíferos herbívoros habían consumido a comienzos de junio el 26,4 % del total de cápsulas.

Las diferencias entre sustratos en depresión reproductiva causada por los herbívoros son debidas a la diferente susceptibilidad de las plantas que crecen en distintos lugares. En la figura 2 se representan las distribuciones de frecuencias de los índices de incidencia de los mamíferos herbívoros, por separado para los tres sustratos y las dos localidades estudiadas. Analizando simultáneamente las tres variables (sustrato, población y consumo por herbívoros) mediante una tabla de contingencia en tres dimensiones, resulta que el índice de consumo por herbívoros no es independiente del sustrato (si mantenemos constante el efecto de la localidad; Chi-cuadrado = 40,59, g.l. = 8, $P < 0,0001$). En ambas localidades, la inci-

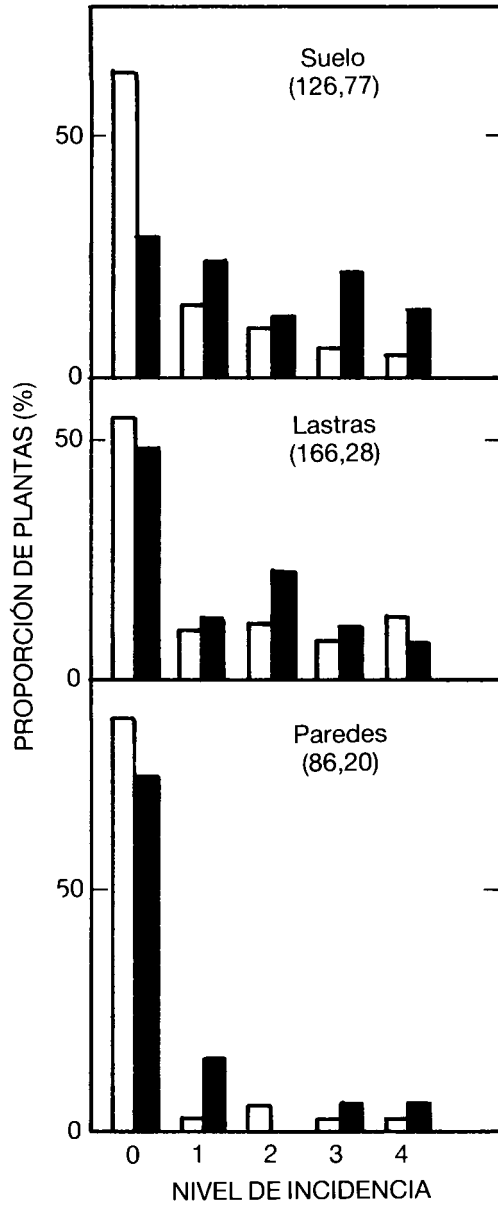


Fig. 2.—Incidencia de los mamíferos herbívoros sobre *Viola cazorlensis* (evaluada durante los días 4-6 de junio de 1987). Los niveles de incidencia, que van desde 0 (sin señales de herbívoros) hasta 4 (más del 75% de la planta afectada), se describen en el texto. Las columnas rellenas corresponden a la población del Puerto de los Arenales; las columnas sin rellenar, a la de la Cruz de Quique. Los tamaños muestrales se indican entre paréntesis (primera cifra, Cruz de Quique; segunda cifra, Puerto de los Arenales).

dencia de los herbívoros sobre las plantas que crecen en paredes es mucho menor que sobre aquellas que ocupan el suelo y las lastras (fig. 2). El porcentaje de plantas afectadas por la acción de los ungulados es de 13-25 % en las paredes, 44-50 % en las lastras y 35-70 % en el suelo. Para los tres sustratos, la incidencia de los herbívoros es mayor en el Puerto de los Arenales que en la Cruz de Quique.

Asociación con otras plantas

A menudo, las plantas de *V. cazortensis* que crecen sobre el suelo o lastras se hallan al abrigo de ejemplares de otras especies. Esas plantas desarrollan sus tallos en el interior de los densos matorrales espinosos de *Echinopartum boissieri* o bajo *Fumana ericoides*, *Lavandula latifolia*, *Rosmarinus officinalis* o *Juniperus phoenicea*, que podrían defenderlas de la acción de los mamíferos herbívoros o influir de otra forma en su reproducción.

Las plantas que crecen sobre suelo o lastras, protegidas por el matorral, producen más cápsulas ($1,6 \pm 2,1$, $N=78$) que las no defendidas ($0,93 \pm 1,56$, $N=319$) ($t=2,92$, $P=0,004$). Esto puede deberse a que son menos comidas por los herbívoros o a que, cuando éstos las comen, las consecuencias negativas son menores, o a que de la asociación con otra planta se deriva un efecto favorable que no tiene que ver de modo inmediato con el consumo por herbívoros, o a una combinación de estas causas.

El 64,1 % de las plantas defendidas escapan a la acción de los herbívoros, mientras que solo el 50,8 % de las no defendidas se ve libre de ella (Chi-cuadrado = 4,47, g.l. = 1, $P=0,034$). Este resultado confirma la primera posibilidad. Para examinar las otras dos posibilidades, se efectuó un análisis de varianza, usando como factores la asociación con otras plantas y la incidencia de los herbívoros, y, como variable, el número de cápsulas producidas. La interacción entre los dos factores no es significativa ($F=1,38$, $P=0,24$), lo que descarta la segunda posibilidad: cuando las plantas llegan a ser comidas, la reducción del número de cápsulas es similar para las plantas defendidas y las no defendidas. Existe un efecto significativo del factor defensa sobre el número de cápsulas cuando se mantiene constante el factor consumo por herbívoros ($F=6,08$, $P=0,014$). Ello indica que, con independencia del efecto de los herbívoros, la reproducción efectiva de las plantas asociadas a individuos de otras especies es intrínsecamente superior a la de las plantas que crecen solas. La mayor producción de cápsulas entre las plantas defendidas se debe a su mayor producción de flores ($3,2 \pm 3,1$ flores en las defendidas frente a $2,3 \pm 3,3$ en las no defendidas), ya que, cuando se corrigen las medias del número de cápsulas por el número de flores, la diferencia deja de ser significativa ($F=0,11$, $P=0,74$; análisis de covarianza). A su vez, la mayor producción de flores de las plantas defendidas se debe a su mayor tamaño medio ($14,7 \pm 7,6$ cm en las defendidas frente a $10,4 \pm 6,2$ cm en las no defendidas), ya que, cuando se corrigen las medias del número de flores por el tamaño, la diferencia deja de ser significativa ($F=0,18$, $P=0,67$; análisis de covarianza).

En resumen, las plantas de *V. cazortensis* que crecen al abrigo de ejemplares de otras especies en el suelo o en lastras tienen una reproducción efectiva más alta que las que crecen solas, porque son comidas por los mamíferos con menos frecuencia, y, al ser de mayor tamaño, producen un número más elevado de flores y, por tanto, de cápsulas.

DISCUSIÓN

Sobre el carácter rupícola de V. cazorlensis

V. cazorlensis ha sido considerada por todos los autores como una especie típicamente rupícola. MELCHIOR & CUATRECASAS (1935, p. 135) afirman que "la *Viola cazorlensis* es una perfecta chasmofita que enraíza en el suelo relativamente húmedo existente en las hendiduras de los peñascos o peñas calizas" y que la especie "tiene especiales exigencias de planta rupícola". HEYWOOD (1962, p. 69) indica que la especie se encuentra "generally on more or less shaded limestone cliffs, but occasionally in screes at high altitudes". FERNÁNDEZ CASAS (1972, p. 35), por su parte, menciona "roquedos de poca inclinación o repisas de roca vertical, preferentemente en lugares algo umbrosos". BLANCA & VALLE (1986, p. 23) indican que "vive en grietas de rocas calizas... donde se acumula cierta cantidad de suelo, en lugares algo frescos y evitando la fuerte insolación estival propia de estas zonas; la podemos encontrar desde paredones verticales a roquedos más o menos horizontales". Todas las afirmaciones anteriores son erróneas en la medida en que intentan generalizar sobre el hábitat de *V. cazorlensis* basándose en las condiciones en que viven *solo una fracción de los individuos*. Si bien es cierto que algunas plantas efectivamente ocupan lugares sombreados en sustratos rocosos de inclinación variable, no lo es menos que las anteriores descripciones no son aplicables de forma general a la especie. Los resultados del presente estudio revelan que en las dos poblaciones examinadas una elevada proporción de los individuos de *V. cazorlensis* crecía enraizada en el suelo. Condiciones similares a las aquí descritas tienen lugar en otras poblaciones de la Sierra de Cazorla, lo que indica que el uso del suelo por esta especie es un fenómeno generalizado en la región. Debe concluirse, por tanto, que *V. cazorlensis* es solo parcialmente rupícola, en el mismo grado que puedan serlo otras especies de la región a las cuales no se las considera normalmente como tales, a pesar de ocupar sustratos rocosos muy a menudo (p. ej., *Amelanchier ovalis* Medicus, *Juniperus phoenicea* L. y *Taxus baccata* L.). Puedo afirmar también que la mayoría de los individuos de *V. cazorlensis* ocupa precisamente lugares donde la insolación es particularmente intensa y se producen condiciones de extrema aridez durante el verano. La unanimidad con que los autores anteriormente citados han descrito erróneamente el hábitat de *V. cazorlensis* debe quizá ser atribuible a lo limitado de sus observaciones de campo y a la influencia del estudio de MELCHIOR & CUATRECASAS (1935) sobre quienes posteriormente han tratado de esta especie.

Valor reproductivo diferencial de los distintos sustratos

El tamaño de los individuos de *V. cazorlensis* no depende significativamente del sustrato en que las plantas crecen. Suelo, lastras y paredes han de ser considerados, por tanto, equivalentes para la especie en cuanto a las posibilidades de crecimiento vegetativo. Los sustratos no son equivalentes, sin embargo, en lo relacionado con la reproducción, ya que todos los parámetros reproductivos estudiados difieren significativamente entre los sustratos. Las plantas del suelo y paredes son similares en lo que se refiere a producción de flores, superando ampliamente a las plantas de lastras. El éxito de cuajado de frutos y el número de semillas por

cápsula (con las salvedades señaladas anteriormente) aumentan en la dirección suelo-lastras-paredes. La producción efectiva de cápsulas aumenta en la dirección lastras-suelo-paredes.

Dos conclusiones principales se deducen de los anteriores resultados. La primera de ellas es que, para una planta de *V. cazorensis*, el crecer sobre uno u otro sustrato tiene importantes consecuencias desde el punto de vista de su reproducción. La reproducción efectiva es más alta en las plantas que crecen en paredes rocosas, intermedia en aquellas que enraízan en el suelo y mínima en las que ocupan lastras. Para los individuos de esta especie, distintos sustratos tienen diferente valor, y es particularmente destacable que el valor de las lastras de roca sea inferior al del suelo. Aun admitiendo que *V. cazorensis* debe poseer "adaptaciones" (*sensu* GOULD & VRBA, 1982) morfológicas o fisiológicas que le permiten comportarse como rupícola, los resultados de este trabajo indican que el sustrato rocoso no es, *per se*, el hábitat óptimo para esta especie.

Para *V. cazorensis*, las paredes rocosas tienen un valor reproductivo superior al del suelo solo como consecuencia de la acción negativa de los mamíferos herbívoros sobre las cápsulas en desarrollo. En las paredes, la incidencia de los herbívoros sobre las plantas es mucho menor que en el suelo, por lo que llega a madurar un mayor porcentaje de las cápsulas formadas. Si no existiesen allí tales herbívoros o fuesen mucho menos abundantes, la producción de cápsulas en las paredes y en el suelo no sería diferente (tabla 2, C.2). En otras palabras, el que las paredes sean un mejor hábitat para *V. cazorensis* que el suelo se debe exclusivamente al hecho de que hay mamíferos herbívoros que deprimen diferencialmente la reproducción, actuando selectivamente en contra de las plantas del suelo.

La estructura de tamaños es diferente para los colectivos de plantas que ocupan distintos sustratos. El porcentaje de plantas pequeñas aumenta en la dirección lastras-suelo-paredes (fig. 1). Suponiendo que las plantas más pequeñas son individuos jóvenes, el resultado anterior puede interpretarse en el sentido de que el tanto por ciento de individuos de las clases de edad inferiores aumenta en la dirección lastras-suelo-paredes. Estas diferencias en estructura de edades sugieren que las posibilidades de regeneración natural de las poblaciones de *V. cazorensis* aumentan en la dirección antes indicada, siendo mínimas en las lastras y máximas en las paredes. Inferir estructuras demográficas a partir de estructuras de tamaño, puede conducir a veces a conclusiones erróneas (HARPER, 1977), pero en el presente caso tal inferencia viene apoyada por elementos de la biología reproductiva. Las semillas de *V. cazorensis* carecen de mecanismos especiales de diseminación y la dispersión tiene lugar a distancias muy pequeñas de la planta madre (el carácter mixógeno de sus semillas contribuye aún más a ello; C. M.^a HERRERA, *inéd.*). Suponiendo niveles similares de supervivencia de las semillas, cabría esperar que el reclutamiento proporcional de individuos jóvenes en cada sustrato guardase una relación directa con la producción de semillas en ese sustrato. Los resultados verifican esta predicción. Las diferencias entre sustratos en la importancia numérica relativa de las plantas pequeñas son consistentes con las diferencias en producción de semillas.

El conocimiento de la demografía de las especies raras es un requisito esencial para su conservación (HARVEY, 1985). El presente estudio ha demostrado que *V. cazorensis* se reproduce con éxito, pero que la acción de los mamíferos herbívoros, a través de una importante destrucción de las cápsulas en desarrollo,

parece tener un papel central en la demografía de la especie. Frenando la regeneración natural en el suelo y las lastras (los hábitat más abundantes en términos de superficie disponible), los herbívoros deben de haber producido en tiempos históricos una disminución de los tamaños poblacionales de *V. cazorlensis* y una progresiva concentración de las plantas en las paredes rocosas. El valor de estos lugares para *V. cazorlensis* reside en su carácter de "espacios libres de enemigos" (JEFFRIES & LAWTON, 1984) más que en un mayor potencial reproductivo, que es similar al que posee el suelo. Los matorrales de otras especies también constituyen refugios donde las plantas de *V. cazorlensis* que crecen en el suelo consiguen alcanzar un mayor éxito reproductivo, circunstancia que resalta también el destacado papel de los herbívoros en la demografía de esta especie. Estaríamos ante un ejemplo de distribución entre hábitats dependiente de un reclutamiento diferencial originado por la acción de los herbívoros (LOUDA, 1982a, 1982b, 1983; HERRERA, 1984).

En las dos poblaciones estudiadas, los mamíferos herbívoros que se comen las plantas de *V. cazorlensis* y sus cápsulas son cabras domésticas. En otras localidades de la región son ungulados "silvestres" (sobre todo *Capra pyrenaica* y *Ovis musimon*). La densidad de ungulados domésticos debe de haber sido bastante alta en la región durante los últimos dos siglos, decreciendo de forma importante en los últimos 30 años, en que han sido reemplazados por poblaciones de ungulados "silvestres" (algunos de ellos introducidos), que en la última década han alcanzado densidades muy altas. Este hecho tiene una influencia negativa en las poblaciones de ciertas especies vegetales, como en *Atropa baetica* Willk. (HERRERA, 1987). En el caso de *V. cazorlensis*, los resultados del presente trabajo permiten afirmar que el incremento en la presión de herbívoros que viene experimentando la Sierra de Cazorla en el último decenio debe de estar acentuando la concentración de plantas en los microhábitats seguros (paredes), que actuarán como refugios, mientras las poblaciones que ocupan el suelo y las lastras rocosas van lentamente desapareciendo de aquellos lugares donde aún persisten.

AGRADECIMIENTOS

M. Carrión me ayudó, con su acostumbrada eficacia, en el trabajo de campo. Dori leyó el manuscrito y me hizo sugerencias. La Agencia de Medio Ambiente autorizó mis estudios en Cazorla y me brindó importantes facilidades.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BLANCA, G. & F. VALLE (1986). Las plantas endémicas de Andalucía Oriental. I. *Monogr. Flora Veget. Bética* 1: 1-53.
- FERNÁNDEZ CASAS, J. (1972). Notas fitosociológicas breves, II. *Trab. Dep. Bot. Univ. Granada* 1: 21-57.
- FERNÁNDEZ CASAS, J. & A. CEBALLOS (1982). *Plantas silvestres de la Península Ibérica. Rupícolas*. Madrid.
- GOULD, S. J. & E. S. VRBA (1982). Exaptation - a missing term in the science of form. *Paleobiology* 8: 4-15.
- HARPER, J. L. (1977). *Population biology of plants*. Academic Press, London.
- HARVEY, H. J. (1985). Population biology and the conservation of rare species. In: J. White (Ed.), *Studies on plant demography*: 111-123. London.

- HERRERA, C. M.^a (1984). Seed dispersal and fitness determinants in wild rose: combined effects of hawthorn, birds, mice and browsing ungulates. *Oecologia (Berl.)* 63: 386-393.
- HERRERA, C. M.^a (1987). Distribución, ecología y conservación de *Atropa baetica* Willk. (Solanaceae) en la Sierra de Cazorla. *Anales Jard. Bot. Madrid* 43(2): 387-398.
- HERRERA, C. M.^a (1988). Biología y ecología de *Viola cazorlensis*. I. Variabilidad de caracteres florales. *Anales Jard. Bot. Madrid* 45(1): 233-246.
- HEYWOOD, V. H. (1962). The flora of the Sierra de Cazorla, S.E. Spain. I. *Feddes Rep.* 64: 28-73.
- JEFFRIES, M. J. & J. H. LAWTON (1984). Enemy free space and the structure of ecological communities. *Biol. J. Linnean Soc.* 23: 269-286.
- LOUDA, S. M. (1982 a). Distribution ecology: variation in plant recruitment over a gradient in relation to insect seed predation. *Ecol. Monogr.* 52: 25-41.
- LOUDA, S. M. (1982 b). Limitation of the recruitment of the shrub *Haplopappus squarrosus* (Asteraceae) by flower – and seed-feeding insects. *J. Ecol.* 70: 43-53.
- LOUDA, S. M. (1983). Seed predation and seedling mortality in the recruitment of a shrub, *Haplopappus venetus* Blake (Asteraceae), along a climatic gradient. *Ecology* 64: 511-521.
- MELCHIOR, H. & J. CUATRECASAS (1935). La *Viola cazorlensis*, su distribución, sistemática y biología. *Cavanillesia* 7: 133-148.
- SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF (1981). *Biometry*, 2.^a edición. San Francisco.

Aceptado para publicación: 13-X-1988