

# VOLUMEN Y DIMENSIONES COMO PREDICTORES DEL PESO DE SEMILLA DE ESPECIES HERBÁCEAS DEL CENTRO DE LA PENÍNSULA IBÉRICA

por

ANA M. SÁNCHEZ, FRANCISCO M. AZCÁRATE, LAURA ARQUEROS & BEGOÑA PECO

Departamento de Ecología, Universidad Autónoma de Madrid. E-28049 Madrid

<begonna.peco @uam.es>

## Resumen

SÁNCHEZ, A.M., F.M. AZCÁRATE, L. ARQUEROS & B. PECO (2002). Volumen y dimensiones como predictores del peso de semilla en especies herbáceas del centro de la Península Ibérica. *Anales Jard. Bot. Madrid* 59(2): 249-262.

El peso de las semillas es un carácter clave para entender la biología reproductiva de las especies vegetales, pero se desconoce su valor para gran parte de las especies herbáceas de la cuenca mediterránea. En este trabajo se exponen datos de peso, dimensiones y volumen de las semillas de 118 especies herbáceas características del matorral y pastizal acidófilos mediterráneos del centro de la Península Ibérica. Esta información es empleada para elaborar modelos predictivos del peso a partir de las dimensiones mediante el uso de modelos de regresión lineal múltiple, teniendo en cuenta el efecto de la filogenia. Se elaboraron cinco grupos de modelos: uno con las especies del género *Trifolium*, otros tres corresponden a las familias representadas por un mayor número de especies (*Caryophyllaceae*, *Asteraceae* y *Poaceae*) y, por último, se elaboró un modelo general con una especie de cada una de las familias presentes en la muestra. Los modelos se valoran en función de la varianza absorbida, su significación respecto al anterior en complejidad y el esfuerzo invertido en la obtención de los datos requeridos en cada uno de ellos. Además, se comprobó la validez de los datos de dimensión de semilla obtenidos de la bibliografía para predecir el peso de las mismas. Las dos primeras dimensiones de la semilla son excelentes predictores del peso en el caso de *Trifolium* (Peso =  $-24,55 + 0,10D1 + 3,38D2$ ,  $r^2 = 0,94$ ) y *Asteraceae* (Peso =  $-20,90 + 1,19D1 + 1,67D2$ ,  $r^2 = 0,91$ ) y bastante satisfactorios en el caso del modelo general (Peso =  $-16,01 + 0,56D1 + 1,60D2$ ,  $r^2 = 0,69$ ).

Palabras clave: peso de semilla, dimensiones de semilla, volumen de semilla, modelos de regresión.

## Abstract

SÁNCHEZ, A.M., F.M. AZCÁRATE, L. ARQUEROS & B. PECO (2002). Seed dimensions and volume as predictors of seed weight in herbaceous species in the centre of the Iberian Peninsula. *Anales Jard. Bot. Madrid* 59(2): 249-262 (in Spanish).

Although seed weight is a key factor in understanding the reproductive biology of plant species, its value is unknown for a large proportion of the herbaceous species in the Mediterranean basin. This paper presents data on seed weight, dimensions and volume for 118 herbaceous species in acidic Mediterranean scrub and grassland in the centre of the Iberian Peninsula. This information is used to design predictive models of seed weight using multiple regression models, taking into account the phylogenetic effect. Five groups of models were designed: one using *Trifolium* species, three using the families represented by the largest number of species (*Caryophyllaceae*, *Asteraceae* and *Poaceae*); and finally a general model using one species from each of the families present in the sample. The models are rated according to the absorbed variance, their significance in relation to the previous in complexity and the effort required to obtain the data for each one. We also test the validity of seed dimension data taken from literature sources to predict seed weight. The two seed dimensions are excellent weight

predictors in the case of *Trifolium* (Weight =  $-24.55 + 0.10D1 + 3.38D2$ ,  $r^2 = 0.94$ ) and *Asteraceae* (Weight =  $-20.90 + 1.19D1 + 1.67D2$ ,  $r^2 = 0.91$ ) and are quite satisfactory in the case of the general model (Weight =  $-16.01 + 0.56D1 + 1.60D2$ ,  $r^2 = 0.69$ ).

Key words: seed weight, seed dimensions, seed volume, multiple regression models.

## INTRODUCCIÓN

El peso de semilla es una variable muy informativa de la estrategia seguida por una especie vegetal para su perpetuación en el tiempo (HARPER & *al.*, 1970). Esta variable está íntimamente relacionada con los mecanismos y capacidad dispersiva de la semilla (MATLACK, 1987; VENABLE & BROWN, 1988; JONGEJANS & SCHIPPERS, 1999), el riesgo de depredación (MARTÍN-AZCÁRATE & *al.*, 1998; ARQUEROS & *al.*, 1999), la capacidad de penetración en el suelo y el período de permanencia en el banco (BEKKER & *al.*, 1998), y el tamaño y capacidad competitiva de la plántula (HENDRIX & *al.*, 1991; HAIG, 1996; TURNBULL, 1999). Por ello, son cada vez más numerosos los trabajos en los que se analiza la presencia, éxito o abundancia de las especies vegetales de una comunidad en función del peso de sus semillas y del grado de adecuación de tal atributo a las condiciones ambientales dominantes en el sistema (FERNÁNDEZ ALÉS & *al.*, 1993; REES, 1995; EDWARDS & WESTOBY, 1996; ERIKSSON & JACOBSSON, 1998; JACOBSSON & ERIKSSON, 2000). Desde la perspectiva de la ecología de comunidades, la utilización de caracteres funcionales permite la extrapolación de las conclusiones extraídas a ámbitos más allá del área de distribución de la comunidad tratada, lo que está estimulando este tipo de enfoques como alternativa a los análisis florísticos (e.g., PRACH, 1997; LAVOREL & *al.*, 1999).

Para muchas especies de plantas el peso de semilla es un dato de difícil obtención. Este problema es particularmente grave para especies de semilla pequeña, como es el caso de la mayoría de las herbáceas anuales, para las que se requiere el uso de balanzas de alta precisión, si se desea pesar semillas de forma individual, y una inversión de tiempo nada despreciable. Si no se dispone de estas balanzas hay que pesar las semillas por grupos, lo que

incrementa el número de éstas que es necesario recolectar. La recolección de un número elevado de semillas de cada especie cuando tratamos con una comunidad de pastizal de anuales no es sencilla. La dificultad estriba en la rareza y pequeño tamaño de muchas de las especies, y en el corto período de tiempo durante el que las semillas permanecen maduras sobre la planta.

Es conocido que los atributos de una planta presentan en ocasiones correlaciones muy marcadas, lo que ha llevado a algunos autores a proponer modelos predictivos de ciertas variables a partir de otras de medida más sencilla (SHIPLEY & DION, 1992; CASTRO & *al.*, 1996). Para un conjunto de semillas de densidad aproximadamente constante, la masa puede ser estimada de forma sencilla como una función lineal del volumen. El volumen, que como tal es de difícil cálculo, es dependiente de la forma y dimensiones, variables que se pueden medir con cierta comodidad, y que incluso aparecen publicadas para muchas especies en diversas floras o publicaciones de fácil acceso (e.g., CASTROVIEJO, 1986-2000; VALDÉS & *al.*, 1987; MUÑOZ, 1995; GONZÁLEZ BERNÁLDEZ, 1997). La posibilidad de obtener estimas adecuadas del peso de semillas a partir de sus dimensiones puede ser de gran utilidad en estudios que impliquen un elevado número de especies, en los que la recolección de un número de semillas suficiente de cada especie para obtener su peso puede resultar inviable por limitaciones materiales o fenológicas. Este tipo de modelos también pueden ser de interés en trabajos en los que, sin ser necesariamente elevado el número de especies a considerar, no se tiene acceso fácil a semillas en buen estado, pero es sencillo conocer sus dimensiones (e.g., estudios sobre dieta, trabajos elaborados a partir de pliegos de herbario, etc.). Sin embargo, hasta el momento no existen estudios en los que se examine la aplicabilidad de tales modelos, ni orientaciones sobre

el número de dimensiones requeribles para construir modelos válidos.

Este trabajo tiene como objetivos:

- a) Elaborar modelos predictivos del peso de semilla, a partir de sus dimensiones, en especies herbáceas de pastizales y matorrales acidófilos del centro de la Península Ibérica, y validarlos. En rigor, estos modelos solo deben ser utilizados en el mencionado ámbito biogeográfico y ecológico.
- b) Valorar la relación entre esfuerzo de medición y calidad de las estimas para modelos progresivamente más complejos. Esta información pretende ser orientativa para la elaboración de modelos similares en otros ámbitos.
- c) Explorar las posibilidades de utilización de datos de dimensiones de la semilla extraídos de floras en la predicción del peso de las mismas.

El trabajo aporta también datos inéditos de las tres dimensiones principales y el volumen estimado de 118 especies herbáceas del pedimento de la Sierra de Guadarrama.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### *Recogida de semillas y medición de variables*

Todas las semillas fueron recolectadas en diversas localidades del pedimento meridional de la Sierra de Guadarrama, pertenecientes a la provincia de Madrid (Colmenar Viejo, Collado Villalba, Madrid, Pedrezuela, San Agustín de Guadalix y San Sebastián de los Reyes), todas ellas sobre sustratos ácidos (gneises, granitos y arcosas). Las semillas fueron recogidas de plantas que formaban parte de pastizales, con o sin dosel de *Quercus ilex* subsp. *ballota*; o de matorrales pioneros, dominados en este caso por caméfitos como *Lavandula stoechas* subsp. *pedunculata*, *Halimium umbellatum* subsp. *viscosum* o *Helychrisum stoechas*. La altitud de los puntos de recolección oscila entre los 700 y 900 m, su temperatura media anual es de unos 12-13 °C y su precipitación media anual varía

entre 450 y 600 mm, que se concentran en el período otoño-invierno-primavera.

Entre los años 1996 y 1999 se recogieron semillas de un total de 118 especies herbáceas comunes en ambos tipos de sistema, procurando tomarlas del mayor número posible de individuos. Se consideraron "semillas" los frutos monospermos indehiscentes que presentan muchas especies (tales como las cipselas de las compuestas o las cariopsis de las gramíneas), siguiendo por tanto una aproximación funcional a este concepto, en la línea de autores como BEKKER & al. (1998).

De igual modo que en THOMPSON & al. (1999), las semillas fueron secadas al aire y posteriormente pesadas utilizando una balanza de precisión  $10^{-5}$  g. Para algunas especies muy pequeñas fue necesario reunir las semillas en pequeños grupos de hasta 10 unidades. Para la mayoría de las especies se efectuaron al menos 30 pesadas, si bien en algunos casos para los que fue imposible la recolección de suficiente material el número de pesadas se redujo hasta un mínimo de 15. Finalmente, cada especie quedó caracterizada por un valor medio de peso de semilla, dato que se muestra en el Apéndice 1.

Para la medida de las dimensiones se utilizó un analizador de imágenes semiautomático (Leica Q500 Iwâ), que permitió alcanzar una precisión de  $10^{-3}$  mm. Para todas las semillas se midieron las tres dimensiones principales (*dimensión 1* o longitud máxima; *dimensión 2*, correspondiente a la dimensión máxima perpendicular a dim. 1; y *dimensión 3*, igual a la dimensión máxima perpendicular a dim. 1 y 2), utilizándose un mínimo de 30 unidades por especie. El volumen de cada especie se estimó mediante aproximación a formas geométricas básicas (esfera, elipsoide, cilindro, cono, pirámide, prisma y tetraedro), combinaciones y formas truncadas de las mismas, hasta un total de 25 formas geométricas, lo que requirió en muchos casos la medición de algunas dimensiones secundarias en las semillas. Los valores medios estimados para las dimensiones y volúmenes, junto con las desviaciones típicas, se muestran en el Apéndice 1. El tiempo invertido para obtener cada medida fue también registrado, de forma que,

al finalizar el proceso, se dispuso de un indicador del esfuerzo requerido para cada tipo de modelo, expresado en tiempo medio por especie.

#### *Estimación y validación de los modelos predictivos*

En rigor, para la realización de inferencia estadística debe partirse de una serie de observaciones completamente independientes (HURLBERT, 1984). Puesto que cualquier conjunto de táxones presenta una estructura filogenética compleja y jerarquizada, la utilización de táxones como unidades muestrales para la elaboración de modelos predictivos viola el mencionado requisito de independencia entre observaciones (FELSENSTEIN, 1985; HARVEY & al., 1995; HARVEY, 1996; MARTINS & HANSEN, 1996). Dicho de otra forma, si se pretende obtener un modelo que estime el peso de semilla a partir de un conjunto de especies como el manejado en este trabajo, la desigual representación de géneros, familias u órdenes sesga gravemente el resultado. El predominio de ciertas familias (Gramíneas, Cariofiláceas, Compuestas, Crucíferas) va en detrimento de la validez del modelo para el resto de especies, sin que ni siquiera se pueda considerar que el modelo es adecuado para estas familias.

Esto ha llevado a que diversos autores propongan una serie de métodos alternativos para solucionar este problema, haciendo posible la inferencia estadística a partir de conjuntos de especies. El método que ha contado con mayor aceptación es el propuesto por FELSENSTEIN (1985), que calcula contrastes para las variables en uso, es decir, diferencias entre pares de táxones, que a continuación se estandarizan en función de la distancia filogenética que les separa. Sin embargo, para aplicar este método es necesario disponer de información muy detallada del conjunto de especies examinado, con estimaciones robustas de sus relaciones filogenéticas. Dado que el problema fundamental consiste en que en los modelos no existan sesgos filogenéticos importantes, se optó por dos tipos de soluciones. Por una parte, se estimaron cuatro modelos por sepa-

rado sobre cuatro grupos de especies taxonómicamente afines y por ello con tipos de semilla relativamente homogéneos dentro de cada grupo. Para ello se utilizó el género *Trifolium* ( $n = 15$ ) y las familias *Caryophyllaceae* ( $n = 15$ ), *Asteraceae* ( $n = 18$ ) y *Poaceae* ( $n = 24$ ), para los que se disponía de un número suficiente de especies (réplicas). Por otra parte, se estimó un *modelo general*, en el que se incluyó una única especie elegida al azar por familia ( $n = 22$ ; tabla 1), de forma que cada una de estas observaciones pudiese ser considerada como independiente. Puesto que la vocación de este modelo es la estimación de pesos para especies pertenecientes a cualquier familia o género del ámbito de nuestro estudio, se incluyó también un representante de *Trifolium*, *Poaceae*, *Caryophyllaceae* y *Asteraceae*, de forma que el modelo resultase lo

TABLA 1

RELACIÓN DE TÁXONES ( $n = 22$ ) EMPLEADOS PARA LA ELABORACIÓN DE LOS MODELOS GENERALES DE PREDICCIÓN DEL PESO SECO DE LA SEMILLA INDIVIDUAL

Familia	Especie
APIACEAE	<i>Eryngium campestre</i>
ASTERACEAE	<i>Crepis capillaris</i>
BORAGINACEAE	<i>Myosotis discolor</i>
BRASSICACEAE	<i>Alyssum minutum</i>
CARYOPHYLLACEAE	<i>Herniaria hirsuta</i>
CISTACEAE	<i>Helianthemum ledifolium</i>
CONVOLVULACEAE	<i>Convolvulus arvensis</i>
CRASSULACEAE	<i>Crassula tillaea</i>
CYPERACEAE	<i>Scirpus setaceus</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Euphorbia exigua</i>
FABACEAE	<i>Trifolium strictum</i>
GERANIACEAE	<i>Geranium rotundifolium</i>
JUNCACEAE	<i>Juncus acutiflorus</i>
LILIACEAE	<i>Merendera pyrenaica</i>
PLANTAGINACEAE	<i>Plantago bellardii</i>
POACEAE	<i>Poa bulbosa</i>
POLYGONACEAE	<i>Rumex acetosella</i> subsp. <i>angiocarpus</i>
PRIMULACEAE	<i>Asterolinum linum-stellatum</i>
RANUNCULACEAE	<i>Ranunculus paludosus</i>
ROSACEAE	<i>Aphanes microcarpa</i>
RUBIACEAE	<i>Galium parisiense</i>
SCROPHULARIACEAE	<i>Veronica verna</i>

más general posible, aunque para estos táxones sea más adecuada la aplicación de sus modelos específicos.

La modelización se llevó a cabo mediante la utilización de modelos de regresión lineal múltiple por pasos. Para cada subconjunto de datos se estimaron tres modelos de complejidad creciente, en los que se incorporaron sucesivamente la dimensión 1, dimensión 2 y dimensión 3. La significación de la inclusión de cada nueva variable se valoró con el estadístico  $F$ , comparando las varianzas absorbidas por modelos de complejidad creciente. Solo se estimaron parámetros si la  $p$  asociada a esta  $F$  era significativa ( $< 0,05$ ) (CRAWLEY, 1993). Finalmente, se estimaron cinco nuevos modelos utilizando el volumen como variable independiente, que se valoraron mediante comparación con sus respectivos modelos nulos.

Se asumió que la relación entre el peso y el volumen es de tipo lineal y pasa por el origen, siendo por tanto la pendiente una estima de la densidad media de las semillas. No podemos asumir, sin embargo, que el peso mantenga una relación lineal con las dimensiones de la semilla. Por ello, y con el fin de obtener estimaciones no sesgadas de los parámetros, las regresiones sobre dimensiones se estimaron tras la transformación logarítmica de las variables, lo que permitió convertir leyes de potencia (e.g.,  $\text{Peso} = a\text{Longitud}^b$ ) en relaciones lineales ( $\log \text{Peso} = \log a + b \log \text{Longitud}$ ), y por tanto utilizar modelos de regresión lineal.

Para la validación de los modelos se utilizó el subconjunto de especies ( $n = 29$ ) que no había sido utilizado para la elaboración de ninguno de ellos. Puesto que se pretendía simular el resultado de la aplicación de los modelos en un estudio real, se prefirió incluir a la totalidad de las especies, quedando por ello algunos géneros o familias más representados que otros (tabla 2). La validación solo fue posible para el modelo general, puesto que en los específicos de género y familia la necesidad de contar con un tamaño muestral mínimo para la estimación de los modelos obligó a usar la totalidad de las especies disponibles. Debe esperarse, sin embargo, que la validez de los modelos específicos sea mayor que la

del modelo general, puesto que sus datos de origen y universo de aplicación tienden a ser más homogéneos. Para la validación con datos procedentes de fuentes bibliográficas se utilizaron dos floras de uso generalizado (CASTROVIEJO, 1986-2000; VALDÉS & *al.*, 1987). De estas fuentes se tomaron las dimensiones 1 y 2 para aquellas especies no empleadas en la elaboración de los modelos. En los casos en que la medida venía dada por un intervalo, se tomó el punto medio del mismo. Si existía información en ambas floras, se tomó la media entre los dos datos. Como se muestra en la tabla 2, la dimensión 1 pudo obtenerse en 20 casos, y la 2 en 11. En todas las validaciones realizadas se empleó como indicador de la calidad de las predicciones el coeficiente de correlación de Pearson ( $r$ ) entre los pesos observados y los estimados.

La estimación de modelos progresivamente más complejos (con 1, 2 ó 3 variables y, finalmente, con el volumen) supone un incremento gradual en el esfuerzo de medición requerido, solo justificable si supone una mejora aceptable en la capacidad predictiva de los modelos. La valoración de este aspecto se realizó en función de la absorción de varianza de cada modelo y del tiempo medio necesario para obtener la información requerida para cada especie.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La absorción de varianza de los modelos obtenidos es considerablemente alta a excepción del caso de las Cariofiláceas (tabla 3). Además, los resultados de la validación del modelo general (tabla 4) suponen una confirmación de la utilidad de los mismos, incluso en el caso en el que el grupo de especies empleado para la modelización es más heterogéneo.

Cuanto menor es la redundancia existente entre las tres dimensiones de las semillas, mayor es el número de variables requerido para predecir con precisión el peso. Así, en el caso del género *Trifolium*, en el que predominan las semillas redondeadas (MUÑOZ, 1995), el modelo con una dimensión explica un 82 %

TABLA 2

RELACIÓN DE TÁXONES EMPLEADOS PARA LA VALIDACIÓN DE LOS MODELOS A PARTIR DE DATOS PROPIOS ( $n = 29$ ) Y BIBLIOGRÁFICOS ( $n = 20$  PARA LA DIMENSIÓN 1 Y  $n = 11$  PARA LA DIMENSIÓN 2)  
 [Las columnas "Dimensión 1" y "Dimensión 2" se refieren a medidas extraídas de CASTROVIEJO & al. (1986-2000)  
 (Fuente 1) y VALDÉS & al. (1987) (Fuente 2)]

Familia	Especie	Dimensión 1 (mm)	Dimensión 2 (mm)	Fuente
APIACEAE	<i>Thapsia villosa</i>	14,05		2
BORAGINACEAE	<i>Echium plantagineum</i>	2,75	2,1	2
	<i>Myosotis personii</i>	0,9	0,65	2
	<i>M. stricta</i>	0,9	0,6	2
BRASSICACEAE	<i>Capsella bursa-pastoris</i>	0,975	0,5	1, 2
	<i>Lepidium heterophyllum</i>	1,925	1	1, 2
	<i>Teesdalia coronopifolia</i>	1,05	0,825	1, 2
CISTACEAE	<i>Xolantha guttata</i>	0,65	0,45	1, 2
CYPERACEAE	<i>Carex divisa</i>	3,85		2
	<i>C. muricata</i>			
FABACEAE	<i>Astragalus pelecinus</i>	2,4	2,25	1
	<i>Ononis spinosa</i>			
	<i>Ornithopus compressus</i>			
GERANIACEAE	<i>Erodium ciconium</i>			
	<i>E. cicutarium</i>			
JUNCACEAE	<i>Juncus bufonius</i>	0,4		2
	<i>J. capitatus</i>	0,275		2
LILIACEAE	<i>Asphodelus albus</i>			
	<i>Dipcadi serotinum</i>	4,9	2	2
PLANTAGINACEAE	<i>Plantago coronopus</i>			
	<i>P. lagopus</i>			
	<i>P. lanceolata</i>			
RANUNCULACEAE	<i>Ranunculus paludosus</i>	1,9	1,75	1, 2
ROSACEAE	<i>Aphanes microcarpa</i>	0,75		1, 2
RUBIACEAE	<i>Sherardia arvensis</i>	3,7		2
SCROPHULARIACEAE	<i>Linaria spartea</i>	0,65		2
	<i>Parentucellia latifolia</i>	0,39		2
	<i>Petrorhagia nanteuilii</i>	1,75	1,15	1, 2
	<i>Veronica arvensis</i>	1,3		

del peso. En las Asteráceas el predominio de formas cónicas y cilíndricas en las semillas (la primera dimensión es muy diferente de la segunda y la tercera, que son muy similares) hace que la inclusión en el modelo de la segunda dimensión suponga un incremento considerable de la calidad del mismo, no ocurriendo así en el caso de la tercera. Siguiendo la misma lógica, en el caso de las Poáceas, en las que las tres dimensiones de las semillas

son muy diferentes, la incorporación sucesiva de las variables va acompañada siempre de incrementos importantes del valor de  $r^2$ . Salvo en este último caso, observamos que, dada la similitud entre la segunda y la tercera dimensión, el incremento del valor predictivo de los modelos relacionados con la tercera dimensión de las semillas es muy reducido.

En general, los modelos elaborados a partir del volumen de las semillas son los que expli-

can una mayor proporción de la varianza del peso (tabla 3) y se comportan de una manera más robusta en la validación (tabla 4). Sin embargo, no suponen grandes incrementos en la cantidad de varianza absorbida salvo en el caso del modelo general. La mayor diversidad de formas dentro de este grupo de especies hace que el cálculo del volumen de una manera individualizada suponga una mejora importante con respecto al modelo general basado en las tres dimensiones. El caso de las Caryofiláceas resulta llamativo por la baja calidad del modelo obtenido. Probablemente, la forma y superficie irregulares que presentan las semillas de esta familia haya dificultado una estimación correcta del volumen, con la consiguiente merma en su utilidad para predecir el peso.

Al comparar los modelos obtenidos para los diferentes grupos de especies, se observa que los del género *Trifolium* son los que alcanzan valores más altos de absorción de varianza. Esto no es de extrañar, ya que este es el grupo de nivel taxonómico más bajo, y por lo tanto es esperable que sus especies presenten un mayor parecido en cuanto a la forma y densidad de sus semillas. La estimación del volumen para cada especie supone la eliminación de la posible variabilidad residual asociada a la forma. Una vez obtenido el volumen, la desviación de los modelos debe estar fundamentalmente relacionada con diferencias en la densidad entre especies. No obstante, la influencia de esta variable parece ser reducida, dados los altos valores de absorción de va-

TABLA 3

SIGNIFICACIÓN Y PARÁMETROS ESTIMADOS PARA LOS MODELOS PREDICTIVOS DEL PESO SECO DE LA SEMILLA INDIVIDUAL (en mg) A PARTIR DE SUS DIMENSIONES (en  $\mu\text{m}$ ) O VOLUMEN (en  $\text{mm}^3$ ) [En los modelos elaborados a partir de dimensiones la variable dependiente es el *logaritmo neperiano* del peso. El valor de  $p$  es el correspondiente al estadístico F para los grados de libertad indicados. En los modelos estimados a partir de una sola variable independiente (Dimensión 1 o Volumen), la comparación se realiza con el modelo nulo, mientras que en los modelos sobre 2 ó 3 variables independientes, F se estima comparando el modelo previo a la inclusión de cada nueva variable. Los coeficientes de regresión (b) y el intercepto (Interc.) solo se muestran para los modelos significativos para  $p < 0,05$  (D1: Dimensión 1; D2: Dimensión 2; D3: Dimensión 3; V: Volumen;  $r^2$ : absorción de varianza)]

	Modelos	$r^2$	F (g.l.)	$p$	Interc.	$b_{D1}$	$b_{D2}$	$b_{D3}$	$b_V$
Modelo General $n = 22$	lnD1	0,52	21,60 (1,20)	<,001	-14,58	1,84			
	lnD1 + lnD2	0,68	11,8 (1,19)	,003	-16,01	0,56	1,60		
	lnD1 + lnD2 + lnD3	0,69	0,75 (1,18)	0,60	-	-	-	-	
	V	0,94	332,9 (1,21)	<,001					0,87
<i>Caryophyllaceae</i> $n = 15$	lnD1	0,61	20,39 (1,13)	<,001	-16	2,09			
	lnD1 + lnD2	0,63	0,54 (1,12)	0,53	-	-	-	-	
	lnD1 + lnD2 + lnD3	-	-	-	-	-	-	-	
	V	0,58	19,22 (1,14)	<,001					1,43
<i>Asteraceae</i> $n = 18$	lnD1	0,77	53,14 (1,16)	<,001	-14,69	1,73			
	lnD1 + lnD2	0,91	23,99 (1,15)	<,001	-20,90	1,19	1,67		
	lnD1 + lnD2 + lnD3	0,93	4,62 (1,14)	0,05	-21,46	1,05	1,21	0,72	
	V	0,93	216,5 (1,17)	<,001					0,81
<i>Trifolium</i> ( <i>Fabaceae</i> ) $n = 15$	lnD1	0,82	60,20 (1,13)	<,001	-23,71	3,23			
	lnD1 + lnD2	0,94	23,11 (1,12)	<,001	-24,55	0,10	3,38		
	lnD1 + lnD2 + lnD3	0,95	2,93 (1,11)	0,12	-	-	-	-	
	V	0,99	2514 (1,14)	<,001					1,19
<i>Poaceae</i> $n = 24$	lnD1	0,26	7,54 (1,22)	0,012	- 9,30	1,06			
	lnD1 + lnD2	0,61	19,13 (1,21)	<,001	-15,01	0,1	2,0		
	lnD1 + lnD2 + lnD3	0,88	45,85 (1,20)	<,001	-18,07	0,93	0,45	1,12	
	V	0,91	231,3 (1,23)	<,001					1,27

TABLA 4

VALIDACIÓN DE LOS MODELOS GENERALES A PARTIR DE DATOS PROPIOS Y DE MEDIDAS TOMADAS DE BIBLIOGRAFÍA  
(D1: Dimensión 1; D2: Dimensión 2; V: Volumen; r: coeficiente de correlación de Pearson entre los valores observados y los predichos)

Modelo	Datos propios (n = 29)			Datos bibliográficos	
	D1	D1 + D2	Volumen	D1 (n = 20)	D1 + D2 (n = 11)
r (p)	0,81 (< 0,001)	0,91 (< 0,001)	0,96 (< 0,001)	0,92 (< 0,001)	0,88 (< 0,001)

rianza obtenidos incluso en el modelo general, en el que es esperable encontrar la máxima heterogeneidad interespecífica.

Los resultados obtenidos en la predicción del peso a partir de datos de dimensiones obtenidos de la bibliografía (tabla 4) confirman este procedimiento como una interesante alternativa a la medición directa. Esto es especialmente llamativo teniendo en cuenta las limitaciones inherentes al uso de este tipo de

datos, especialmente las relacionadas con la variabilidad intraespecífica que afecta a los atributos considerados (THOMPSON, 1984).

Atendiendo a la relación entre la calidad de los resultados y el esfuerzo invertido, consideramos que en general la obtención de una tercera dimensión y el cálculo del volumen son dos procesos que, además de su elevado coste en tiempo, suponen un incremento escaso en la precisión de los modelos (fig. 1). En el

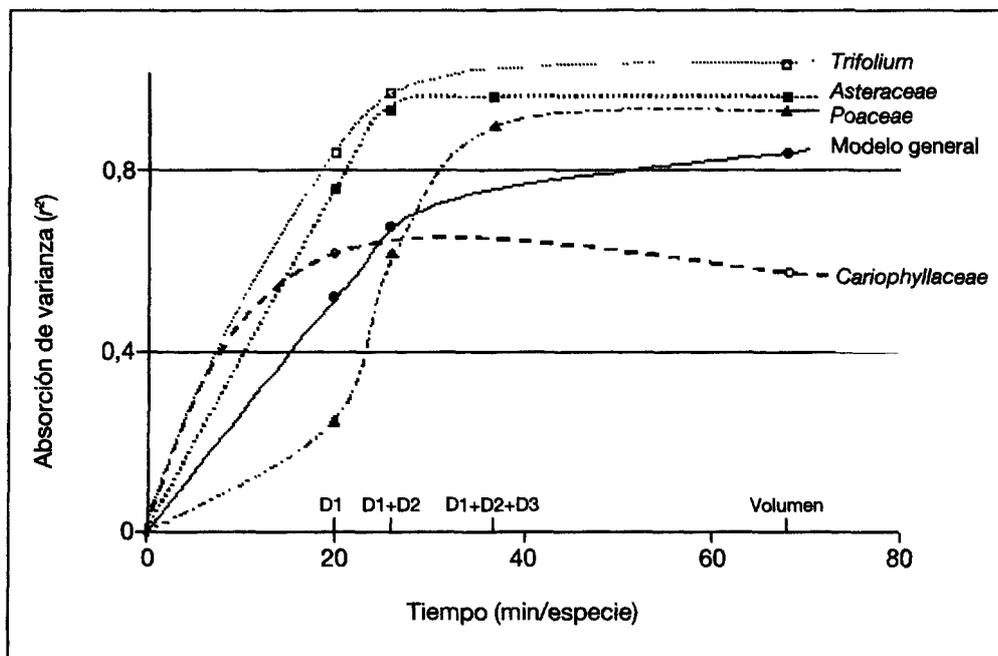


Fig. 1.—Evolución de la absorción de varianza de las cinco series de modelos estimados en función del esfuerzo invertido, estimado como tiempo empleado en la medición de las variables independientes para cada especie.

caso de la tercera dimensión la medición resulta lenta, ya que es preciso recolocar las semillas una vez individualizadas, normalmente en posiciones poco estables. Su medición solo nos parece precisa en el caso de las Gramíneas y en el de las Cariofiláceas si se pretende estimar el volumen. En cuanto a la estima del volumen de las semillas mediante aproximación a formas geométricas básicas, a pesar de ser un reflejo más real de la forma de las semillas, tampoco supone una mejora sustancial en la precisión de los modelos salvo en el modelo general, en el que las formas de las semillas representadas en la muestra son muy heterogéneas.

En resumen, los modelos obtenidos en el presente trabajo pueden facilitar la estima del peso de semilla de especies herbáceas del centro peninsular, ya sea a partir de datos bibliográficos o de medidas tomadas por el propio investigador. No hay que olvidar, sin embargo, que estos modelos proporcionan solo una estima, por lo que deberán ser empleados con precaución cuando los objetivos del trabajo requieran un alto grado de precisión. Si por el contrario el investigador pretende un estudio comparativo a nivel de comunidad estos modelos pueden ser de gran utilidad. Permitirán, por ejemplo, la ordenación de las especies en función del peso de sus semillas o la agrupación de las medidas estimadas en categorías (MAZER, 1989). También será posible la caracterización del rango de variación de esta variable en comunidades o floras específicas (LORD & al., 1995), para las especies de un determinado microambiente o régimen de perturbación (FERNÁNDEZ ALÉS & al., 1993), etc. En ámbitos distintos al de este trabajo los resultados obtenidos podrían ser orientativos para la elaboración de modelos similares, en los que la medición de dos dimensiones lineales tal vez sea suficiente para la obtención de estimas precisas del peso de las semillas.

#### AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido financiado por el proyecto CICYT (AMB99-0382). Agradecemos a Catherine Levassor su ayuda en los trabajos de campo.

#### REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARQUEROS, L., F.M. AZCÁRATE & B. PECO (1999). Factors explaining time foraging costs in the harvester ant *Messor barbarus* L. *EURECO'99: VIII European ecological congress on the European dimension in ecology*: 100. Halkidiki.
- BEKKER, R.M., J.P. BAKKER, U. GRANDIN, R. KALAMEES, P. MILBERG, P. POSCHLOD, K. THOMPSON & J.H. WILLEMS (1998). Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity. *Funct. Ecol.* 12(5): 834-842.
- CASTRO, I., M.A. CASADO, L. RAMÍREZ-SANZ, J.M. DE MIGUEL, M. COSTA & F. DÍAZ PINEDA (1996). Funciones de estimación de la biomasa aérea de varias especies del matorral mediterráneo del centro de la Península Ibérica. *Orsis* 11: 107-116.
- CASTROVIEJO, S. (coord.) (1986-2000). *Flora iberica*. Vols. 1-8. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid.
- CRAWLEY, M.J. (1993). *GLIM for ecologists*. Blackwell Science, London.
- EDWARDS, W. & M. WESTOBY (1996). Reserve mass and dispersal investment in relation to geographic range of plant species: phylogenetically independent contrasts. *J. Biol.* 23: 329-338.
- ERIKSSON, O. & A. JAKOBSON (1998). Abundance, distribution and life histories of grassland plants: a comparative study of 81 species. *J. Ecol.* 86: 922-933.
- FELSENSTEIN, J. (1985). Phylogenies and the comparative method. *Am. Nat.* 125: 1-15.
- FERNÁNDEZ ALÉS, R., J.M. LAFARGA & F. ORTEGA (1993). Strategies in Mediterranean grassland annuals in relation to stress and disturbance. *J. Veg. Sci.* 4: 313-322.
- GONZÁLEZ BERNÁLDEZ, F. (1986). *Gramíneas pratenses de Madrid*. Madrid.
- HAIG, D. (1996). The pea and the coconut: seed size in safe sites. *Trends. Ecol. Evol.* 11: 1-2.
- HARPER, J.L., P.H. LOVELL & K.G. MOORE (1970). The shapes and sizes of seeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1: 327-357.
- HARVEY, P.H. (1996). Phylogenies for ecologists. *J. Anim. Ecol.* 65: 255-263.
- HARVEY, P.H., A.F. READ & S. NEE (1995). Why ecologists need to be phylogenetically challenged. *J. Ecol.* 83: 535-536.
- HENDRIX, S., E. NIELSEN, T. NIELSEN & M. SCHUTT (1991). Are seedlings from small seeds always inferior to seedlings from large seeds? Effects of seed biomass on seedling growth in *Pastinaca sativa* L. *New Phytol.* 119: 299-305.
- HURLBERT, S.H. (1984). Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecol. Monogr.* 54: 187-211.
- JAKOBSON, A. & O. ERIKSSON (2000). A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants. *Oikos* 88: 494-502.
- JONGEJANS, E. & P. SCHIPPERS (1999). Modeling seed dispersal by wind in herbaceous species. *Oikos* 87: 362-372.
- LAVOREL, S., C. ROCHETTE & J.D. LEBRETON (1999). Functional groups for response to disturbance in mediterranean old fields. *Oikos* 84: 480-498.

- LORD, J., J. EGAN, T. CLIFFORD, E. JURADO, M. LEISHMAN, D. WILLIAMS & M. WESTOBY (1997). Larger seeds in tropical floras: consistent patterns independent of growth form and dispersal mode. *J. Biog.* 24: 205-211.
- MARTÍN-AZCÁRATE, F., L. ARQUEROS & B. PECO (1998). Seed selection by harvester ants in mediterranean grass and scrublands. *VII International Congress of Ecology*: 277. Firenze.
- MARTINS, E.P. & T.F. HANSEN (1996). The statistical analysis of interspecific data: a review and evaluation of phylogenetic comparative methods. In: E.P. Martins (ed.), *Phylogenies and the comparative method in animal behaviour*: 22-75. Oxford.
- MATLACK, G.R. (1987). Diaspore size, shape, and fall behavior in wind-dispersed plant species. *Am. J. Bot.* 74: 1150-1160.
- MAZER, S.J. (1989). Ecological, taxonomic, and life history correlates of seed mass among Indiana dune angiosperms. *Ecol. Monogr.* 59(2): 153-175.
- MUÑOZ, A.F. (1995). Morfología de las semillas de las especies del género *Trifolium* de la Península Ibérica. *Lazaroa* 15: 131-144.
- PRACH, K., P. PYSEK & P. SMILAUER (1997). Changes in species traits during succession: a search for pattern. *Oikos* 79: 201-5
- REES, M. (1995). Community structure in sand dune annuals: Is seed weight a key quantity? *J. Ecol.* 83: 857-863.
- SHIPLEY, B. & J. DION (1992). The allometry of seed production in herbaceous angiosperms. *Am. Nat.* 139: 467-483.
- THOMPSON, J.N. (1984). Variation among individual seed masses in *Lomatium grayi* (Umbelliferae) under controlled conditions: magnitude and partitioning of the variance. *Ecology* 65: 626-631.
- THOMPSON, K., K.J. GASTON & S.R. BAND (1999). Range size, dispersal and niche breadth in the herbaceous flora of central England. *J. Ecol.* 87: 150-155.
- TURNBULL, L.A., M. REES & M.J. CRAWLEY (1999). Seed mass and the competition/colonization trade-off: a sowing experiment. *J. Ecol.* 87: 899-912.
- TUTIN, T.G., W.H. HEYWOOD, N.A. BURGESS, D.M. MOORE, D.H. VALENTINE, S.M. WALTERS & D.A. WEBB (eds.) (1964-1980). *Flora Europaea*. 5 vols. Cambridge.
- VALDÉS, B., S. TALAVERA & E. FERNÁNDEZ-GALIANO (eds.) (1987). *Flora vascular de Andalucía Occidental*. Barcelona.
- VENABLE, L. & J.S. BROWN (1988). The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *Am. Nat.* 131(3): 360-384.
- ZAR, J.H. (1996). *Biostatistical analysis*, ed. 3. Englewood Cliffs, New Jersey.

Editado por Gonzalo Nieto Feliner  
Aceptado para publicación: 22-XI-2001

APÉNDICE 1  
 RELACIÓN DE LAS ESPECIES EMPLEADAS EN LA ELABORACIÓN DE LOS MODELOS Y DE LAS VARIABLES MEDIDAS PARA CADA UNA DE ELLAS  
 [Nomenclatura según CASTROVIEJO & al. (1986-1999), o TUTIN & al. (1964-1980) para las especies aún no incluidas en la obra anterior]

Especie	Tipo	Peso seco* (mg)	Dimensión 1 ( $\mu\text{m}$ )	Dimensión 2 ( $\mu\text{m}$ )	Dimensión 3 ( $\mu\text{m}$ )	Volumen ( $\text{mm}^3$ )
<i>Agrostis castellana</i> Boiss. & Reut.	Cariopsis	0,26433 $\pm$ 0,03910	2199,34 $\pm$ 143,99	557,50 $\pm$ 48,52	557,50 $\pm$ 48,52	0,360 $\pm$ 0,0637
<i>A. pourrtylla</i> Willd.	Cariopsis	0,19000 $\pm$ 0,04482	945,01 $\pm$ 97,43	298,56 $\pm$ 35,41	255,34 $\pm$ 21,54	0,122 $\pm$ 0,036
<i>Aira caryophylla</i> L.	Cariopsis + l/p**	0,16000 $\pm$ 0,03493	1835,18 $\pm$ 184,07	439,26 $\pm$ 56,74	331,68 $\pm$ 51,15	0,094 $\pm$ 0,028
<i>Alopecurus arundinaceus</i> Poiret	Cariopsis	0,42818 $\pm$ 0,18071	1639,47 $\pm$ 385,30	987,27 $\pm$ 422,67	493,64 $\pm$ 106,82	0,265 $\pm$ 0,079
<i>Alyssum minutum</i> DC.	Semilla	0,32176 $\pm$ 0,06227	957,48 $\pm$ 84,26	404,56 $\pm$ 55,24	367,55 $\pm$ 79,47	0,075 $\pm$ 0,020
<i>Andryala integrifolia</i> L.	Aquenio + rec***	0,18500 $\pm$ 0,05649	1130,07 $\pm$ 125,97	424,04 $\pm$ 42,17	424,04 $\pm$ 42,17	0,152 $\pm$ 0,040
<i>Anthemis arvensis</i> L.	Aquenio + rec	0,72167 $\pm$ 0,31423	1973,07 $\pm$ 257,19	1009,28 $\pm$ 190,20	1009,28 $\pm$ 190,20	1,013 $\pm$ 0,386
<i>Anthoxanthum aristatum</i> Boiss.	Cariopsis	0,22462 $\pm$ 0,05237	1692,76 $\pm$ 155,50	557,92 $\pm$ 68,98	557,92 $\pm$ 68,98	0,165 $\pm$ 0,050
<i>Aphanes microcarpa</i> (Boiss. & Reut.) Rothm.	Aquenio	0,13077 $\pm$ 0,03926	733,45 $\pm$ 42,32	491,30 $\pm$ 49,25	245,65 $\pm$ 24,62	0,047 $\pm$ 0,011
<i>Asphodelus albus</i> Miller	Semilla	3,13818 $\pm$ 1,02809	3741,47 $\pm$ 1240,36	3741,47 $\pm$ 1240,36	2157,51 $\pm$ 215,998	19,088 $\pm$ 0,901
<i>Asterolinon linum-tellatum</i> (L.) Duby	Semilla	0,29033 $\pm$ 0,10216	1048,00 $\pm$ 108,07	855,85 $\pm$ 90,82	427,93 $\pm$ 45,41	0,159 $\pm$ 0,056
<i>Astragalus pelecinus</i> (L.) Barneby	Semilla	1,09348 $\pm$ 0,12648	1681,30 $\pm$ 122,73	1504,82 $\pm$ 57,91	601,93 $\pm$ 23,17	0,800 $\pm$ 0,098
<i>Avena barbata</i> Pott ex Link	Semilla	3,70038 $\pm$ 0,59049	5985,13 $\pm$ 57,95	1075,45 $\pm$ 98,65	1075,45 $\pm$ 98,65	1,827 $\pm$ 0,381
<i>Bellis perennis</i> L.	Aquenio + rec	0,28500 $\pm$ 0,11315	1433,74 $\pm$ 121,37	652,42 $\pm$ 69,23	540,25 $\pm$ 59,74	0,374 $\pm$ 0,096
<i>Briza maxima</i> L.	Cariopsis	1,7375 $\pm$ 0,25947	3823,34 $\pm$ 195,26	2822,18 $\pm$ 171,60	665,76 $\pm$ 90,83	2,364 $\pm$ 0,187
<i>Bromus hordeaceus</i> L.	Cariopsis	0,61357 $\pm$ 0,11842	4253,31 $\pm$ 540,38	860,78 $\pm$ 166,74	215,19 $\pm$ 41,68	0,433 $\pm$ 0,176
<i>B. tectorum</i> L.	Cariopsis	2,34353 $\pm$ 0,46934	8273,93 $\pm$ 476,42	1333,91 $\pm$ 112,53	444,63 $\pm$ 37,51	2,593 $\pm$ 0,467
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik.	Semilla	0,07067 $\pm$ 0,03923	948,39 $\pm$ 43,097	550,92 $\pm$ 41,96	275,46 $\pm$ 20,98	0,076 $\pm$ 0,013
<i>Carex divisa</i> Hudson	Aquenio	0,35500 $\pm$ 0,12469	1565,84 $\pm$ 101,06	999,15 $\pm$ 81,01	749,36 $\pm$ 60,76	0,613 $\pm$ 0,076
<i>C. muricata</i> L.	Aquenio	1,59857 $\pm$ 0,43965	2842,16 $\pm$ 234,66	1647,21 $\pm$ 120,72	772,13 $\pm$ 56,59	1,316 $\pm$ 0,255
<i>Cariina corymbosa</i> L.	Aquenio + rec	0,28500 $\pm$ 0,05903	1893,96 $\pm$ 326,99	927,49 $\pm$ 42,75	309,16 $\pm$ 14,25	0,426 $\pm$ 0,073
<i>Cerastium glomeratum</i> Thuill	Semilla	0,06167 $\pm$ 0,04237	553,29 $\pm$ 54,61	481,52 $\pm$ 56,30	240,76 $\pm$ 28,15	0,022 $\pm$ 0,006
<i>C. ramosissimum</i> Boiss.	Semilla	0,04844 $\pm$ 0,04434	570,11 $\pm$ 35,81	497,75 $\pm$ 53,65	157,15 $\pm$ 85,71	0,013 $\pm$ 0,002
<i>C. semidecandrum</i> L.	Semilla	0,03889 $\pm$ 0,07835	474,64 $\pm$ 75,73	418,33 $\pm$ 63,91	209,17 $\pm$ 31,95	0,019 $\pm$ 0,008
<i>Chamaemelum nobile</i> L. (All.)	Aquenio + rec	0,16000 $\pm$ 0,057,27	1274,78 $\pm$ 81,83	420,11 $\pm$ 74,63	420,11 $\pm$ 74,63	0,204 $\pm$ 0,075
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	Semilla	0,35300 $\pm$ 0,18237	1433,67 $\pm$ 150,89	652,72 $\pm$ 61,80	540,27 $\pm$ 47,23	0,374 $\pm$ 0,123
<i>Crassula tillaea</i> Lest.-Garl.	Semilla	0,01092 $\pm$ 0,0639	478,00 $\pm$ 33,96	200,32 $\pm$ 21,18	200,32 $\pm$ 21,18	0,010 $\pm$ 0,002

APÉNDICE 1 (continuación)

Especie	Tipo	Peso seco* (mg)	Dimensión 1 ( $\mu\text{m}$ )	Dimensión 2 ( $\mu\text{m}$ )	Dimensión 3 ( $\mu\text{m}$ )	Volumen ( $\text{mm}^3$ )
<i>Crepis capillaris</i> (L.) Wallr.	Aquenio + rec	0,18167 $\pm$ 0,03086	1804,20 $\pm$ 141,38	446,29 $\pm$ 45,43	446,29 $\pm$ 45,43	0,191 $\pm$ 0,045
<i>C. vesicaria</i> L.	Aquenio + rec	0,58828 $\pm$ 0,14035	4087,54 $\pm$ 309,17	470,589 $\pm$ 45,91	352,942 $\pm$ 34,43	0,359 $\pm$ 0,073
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	Cariopsis	0,09700 $\pm$ 0,03197	1172,87 $\pm$ 159,99	599,06 $\pm$ 75,59	346,32 $\pm$ 37,79	0,127 $\pm$ 0,069
<i>Dactylis glomerata</i> L.	Cariopsis	0,37034 $\pm$ 0,06705	1848,04 $\pm$ 136,95	637,080 $\pm$ 71,12	509,664 $\pm$ 56,89	0,318 $\pm$ 0,070
<i>Dipcadi serotinum</i> (L.) Medicus	Semilla	1,55300 $\pm$ 0,48287	3754,68 $\pm$ 310,47	1634,45 $\pm$ 194,32	967,35 $\pm$ 98,52	1,658 $\pm$ 0,475
<i>Echium plantagineum</i> L.	Mericarpo	2,38804 $\pm$ 1,59286	2387,67 $\pm$ 246,20	1818,75 $\pm$ 175,67	1193,83 $\pm$ 123,10	1,377 $\pm$ 0,434
<i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Hér.	Mericarpo	2,29200 $\pm$ 0,06340	3376,54 $\pm$ 19,03	995,87 $\pm$ 36,89	995,87 $\pm$ 36,89	1,755 $\pm$ 0,122
<i>E. cicutarium</i> (L.) L'Hér.	Mericarpo	1,44500 $\pm$ 0,25353	4309,31 $\pm$ 340,17	955,71 $\pm$ 57,36	955,71 $\pm$ 57,36	1,154 $\pm$ 0,202
<i>Eryngium campestre</i> L.	Mericarpo	0,65500 $\pm$ 0,3214	1805,45 $\pm$ 210,37	954,32 $\pm$ 69,57	645,45 $\pm$ 95,45	0,582 $\pm$ 0,113
<i>Euphorbia exigua</i> L.	Semilla	0,14750 $\pm$ 0,02816	1126,88 $\pm$ 51,63	791,57 $\pm$ 83,32	791,57 $\pm$ 83,32	0,374 $\pm$ 0,082
<i>Festuca ampla</i> Hackel	Cariopsis	0,90952 $\pm$ 0,28025	4150,57 $\pm$ 502,30	1024,61 $\pm$ 87,67	409,84 $\pm$ 35,07	0,920 $\pm$ 0,202
<i>F. rothmaleri</i> (Litard) Mark., Dann.	Cariopsis	0,87880 $\pm$ 0,13292	5603,01 $\pm$ 354,43	921,69 $\pm$ 118,04	460,85 $\pm$ 59,02	0,741 $\pm$ 0,195
<i>Filago lutescens</i> Jordan	Aquenio + rec	0,01640 $\pm$ 0,08287	687,49 $\pm$ 44,46	288,71 $\pm$ 30,80	144,36 $\pm$ 15,39	0,009 $\pm$ 0,002
<i>Galium parisiense</i> L.	Mericarpo	0,15767 $\pm$ 0,12500	789,19 $\pm$ 59,20	529,79 $\pm$ 45,90	529,79 $\pm$ 45,90	0,118 $\pm$ 0,027
<i>Geranium rotundifolium</i> L.	Mericarpo	1,30200 $\pm$ 0,15566	1870,41 $\pm$ 391,55	1311,90 $\pm$ 249,45	1311,90 $\pm$ 249,45	1,812 $\pm$ 0,545
<i>Hedynois cretica</i> (L.) Dum. Coursset.	Aquenio + rec	1,18767 $\pm$ 0,34103	6131,46 $\pm$ 356,32	675,82 $\pm$ 71,59	675,82 $\pm$ 71,59	1,486 $\pm$ 0,347
<i>Helianthemum ledifolium</i> (L.) Mill.	Semilla	0,18065 $\pm$ 0,03785	958,29 $\pm$ 94,00	671,94 $\pm$ 67,68	671,94 $\pm$ 67,68	0,115 $\pm$ 0,029
<i>Hemaria hirsuta</i> L.	Aquenio	0,04767 $\pm$ 0,04730	534,43 $\pm$ 43,08	442,22 $\pm$ 50,70	442,22 $\pm$ 50,70	0,056 $\pm$ 0,015
<i>Hypochoeris glabra</i> L.	Aquenio + rec	0,77808 $\pm$ 0,18084	3073,46 $\pm$ 399,51	561,54 $\pm$ 57,63	561,54 $\pm$ 57,63	0,516 $\pm$ 0,154
<i>H. radicata</i> L.	Aquenio + rec	0,65519 $\pm$ 0,06483	5140,09 $\pm$ 306,20	539,44 $\pm$ 39,08	539,44 $\pm$ 39,08	0,784 $\pm$ 0,107
<i>Juncus acutiflorus</i> Ehrh. ex Hoffm.	Semilla	0,03600 $\pm$ 0,01623	466,34 $\pm$ 158,25	310,12 $\pm$ 143,85	310,12 $\pm$ 143,85	0,023 $\pm$ 0,010
<i>J. bufonius</i> L.	Semilla	0,02859 $\pm$ 0,07514	457,65 $\pm$ 54,18	304,58 $\pm$ 33,66	304,58 $\pm$ 33,66	0,023 $\pm$ 0,007
<i>J. capitatus</i> Weigel	Semilla	0,02080 $\pm$ 0,08602	415,86 $\pm$ 37,65	255,82 $\pm$ 27,29	255,82 $\pm$ 27,29	0,009 $\pm$ 0,002
<i>Leontodon taraxacoides</i> (Will.) Mérat subsp. <i>longirostris</i> Finch & P.D. Sell	Aquenio + rec	0,24385 $\pm$ 0,05021	3225,97 $\pm$ 310,35	486,84 $\pm$ 36,16	486,84 $\pm$ 36,16	0,405 $\pm$ 0,086
<i>L. tuberosus</i> L.	Aquenio + rec	0,50889 $\pm$ 0,08157	3965,87 $\pm$ 367,69	622,73 $\pm$ 102,50	622,73 $\pm$ 102,50	0,835 $\pm$ 0,282
<i>Lepidium heterophyllum</i> Benth.	Semilla	1,37967 $\pm$ 0,15144	1996,66 $\pm$ 94,76	1087,35 $\pm$ 53,69	1087,35 $\pm$ 53,69	1,241 $\pm$ 0,152
<i>Linaria spartea</i> (L.) Willd.	Semilla	0,01980 $\pm$ 0,07549	500,45 $\pm$ 55,38	336,64 $\pm$ 60,28	85,59 $\pm$ 21,76	0,014 $\pm$ 0,004
<i>Logfia gallica</i> (L.) Cooson & Germ.	Aquenio + rec	0,02253 $\pm$ 0,08082	716,40 $\pm$ 46,46	296,80 $\pm$ 31,74	296,80 $\pm$ 31,74	0,034 $\pm$ 0,008

<i>Logfia minima</i> (Sm.) Dumort	Aquenio + rec	0,02141±0,12452	769,18±61,79	311,21±25,57	311,21±25,57	0,040±0,009
<i>Melica ciliata</i> L.	Cariopsis	0,409±0,03994	1803,12±81,41	673,920±53,38	673,920±53,38	0,216±0,038
<i>Merendera pyrenaica</i> (Pourret) P. Faur.	Semilla	2,04033±0,54671	1739,37±191,07	1468,65±171,72	1468,65±171,72	2,012±0,566
<i>Mibora minima</i> (L.) Desv.	Pedrezuela?	0,09667±0,07681	960,78±49,70	471,18±29,50	314,12±19,67	0,075±0,012
<i>Microcyprum tenellum</i> (L.) Link	Cariopsis	0,54636±0,06425	4274,01±276,66	1070,44±93,12	535,22±46,56	0,492±0,122
<i>Moenchia erecta</i> (L.) P. Gaertner, B. Meyer & Scherb.	Semilla	0,04145±0,06527	569,77±60,32	448,30±49,14	448,30±49,14	0,042±0,012
<i>Molinertella laevis</i> (Brot.) Rouy	Cariopsis	0,02880±0,03	1179,21±60,59	290,21±28,15	145,11±14,07	0,026±0,006
<i>Myosotis discolor</i> Pers.	Mericarpo	0,20167±0,02755	1231,33±58,46	832,88±66,92	832,88±66,92	0,452±0,086
<i>M. personii</i> Rouy	Mericarpo	0,07632±0,05267	947,15±48,78	632,59±71,36	632,59±71,36	0,201±0,046
<i>M. stricta</i> Link ex Roemer & Schul.	Mericarpo	0,11283±0,03230	1001,30±76,19	594,61±73,06	420,45±51,66	0,095±0,024
<i>Ononis spinosa</i> L.	Semilla	4,29200±0,85491	2464,14±285,98	2159,23±147,77	1079,86±205,63	2,073±1,029
<i>Ornithopus compressus</i> L.	Semilla	2,46867±0,76258	2767,47±285,87	1638,79±174,48	546,26±58,16	2,203±0,583
<i>Parentucellia latifolia</i> (L.) Carnel	Semilla	0,01763±0,05328	457,97±26,68	272,25±20,46	272,25±20,46	0,018±0,003
<i>Periballia involuocrata</i> (Cav.) Janka	Cariopsis	0,12385±0,03820	1228,54±166,92	506,992±43,81	253,496±21,91	0,050±0,012
<i>Petrorhagia nanteuilii</i> (Burnat) P.W. Ball & Heywood	Semilla	0,36533±0,48359	1372,83±137,05	932,20±101,02	310,73±33,67	0,173±0,047
<i>Plantago bellardii</i> All.	Semilla	1,12533±0,21212	1983,98±133,01	1070,47±122,77	1070,47±122,77	1,148±0,289
<i>P. coronopus</i> L.	Semilla	0,16000±0,05152	1084,09±100,02	644,36±71,65	429,58±47,66	0,161±0,043
<i>P. lagopus</i> L.	Semilla	0,39400±0,08857	1640,37±156,37	730,07±61,05	272,96±47,30	0,175±0,054
<i>P. lanceolata</i> L.	Semilla	0,81000±0,14688	1660,06±146,83	765,99±77,53	382,99±38,77	0,227±0,057
<i>Poa annua</i> L.	Cariopsis	0,15333±0,03925	1765,29±88,52	733,08±104,50	488,72±62,67	0,339±0,121
<i>P. bulbosa</i> L.	Cariopsis	0,08056±0,05763	2009,07225,03	630,14±105,03	315,07±52,52	0,144±0,057
<i>Polycarpon tetraphyllum</i> (L.) L.	Semilla	0,03033±0,06381	521,05±38,80	521,05±38,80	207,94±34,84	0,012±0,005
<i>Pulicaria vulgaris</i> Gaertner	Aquenio + rec	0,03667±0,07348	1198,22±104,94	291,52±56,95	291,52±56,95	0,091±0,040
<i>Ranunculus paludosus</i> Poirer	Aquenio	0,20714±0,04064	2543,73±235,76	1343,77±206,64	1343,77±206,65	0,618±0,221
<i>Rumex acetosella</i> L. subsp. <i>angiocarpus</i> (Murb.) Murb.	Aquenio	0,36433±0,07731	1242,54±66,07	877,56±64,67	877,56±64,67	0,505±0,086
<i>Sagina apetala</i> Ard.	Semilla	0,00889±0,19105	286,72±36,59	158,49±29,55	83,33±12,73	0,002±0,001
<i>Sanguisorba minor</i> Scop.	Aquenio	5,08400±5,45212	3419,23±301,02	2244,27±238,63	1683,20±178,97	4,584±1,446
<i>Scirpus setaceus</i> L.	Aquenio	0,05167±0,02236	901,85±53,65	590,72±72,65	590,72±72,65	0,050±0,015
<i>Scleranthus delorpii</i> Gren.	Aquenio + rec	0,27885±0,001	870,79±138,44	870,79±138,44	818,87±146,99	0,334±0,121
<i>Senecio jacobaea</i> L.	Aquenio + rec	0,19167±0,03705	1405,65±76,52	500,37±58,61	500,37±58,61	0,106±0,028
<i>Sherardia arvensis</i> L.	Mericarpo	1,55733±0,24488	2045,13±232,72	1181,36±148,84	1181,36±148,48	1,544±0,493
<i>Silene colorata</i> Poirer	Semilla	0,45067±0,06291	1395,06±123,48	1395,06±123,48	697,53±61,74	0,435±0,105
<i>S. dioica</i> (L.) Clairv.	Semilla	1,08533±0,23967	1243,25±102,41	941,05±144,77	391,41±64,87	0,241±0,063
<i>S. gallica</i> L.	Semilla	0,27033±0,05116	624,04±79,61	416,03±53,08	396,25±87,07	0,065±0,017

## APÉNDICE 1 (continuación)

Especie	Tipo	Peso seco* (mg)	Dimensión 1 (µm)	Dimensión 2 (µm)	Dimensión 3 (µm)	Volumen (mm <sup>3</sup> )
<i>Silene scabriflora</i> Brot.	Semilla	0,31600±0,07849	703,04±75,80	626,24±68,73	527,28±56,85	0,149±0,037
<i>Spergula arvensis</i> L.	Semilla	0,16200±0,03689	872,31±63,97	872,31±63,97	654,24±47,98	0,265±0,057
<i>S. pentandra</i> L.	Semilla	0,13600±0,04376	1976,70±109,51	1976,70±109,51	299,47±9,89	0,127±0,012
<i>Spergularia purpurea</i> (Pers.) G. Don fil	Semilla	0,02055±0,04089	457,93±36,26	350,29±32,16	223,75±19,56	0,019±0,004
<i>Stipa lagascae</i> Roemer & Schul.	Semilla	5,87500±0,52607	8323,67±700,91	952,42±31,64	952,42±31,64	3,955±0,394
<i>Teesdalia coronopifolia</i> (J.P. Bergeret) Thell.	Semilla	0,22143±0,04335	1004,56±54,21	857,87±54,54	428,94±27,24	0,195±0,032
<i>Thapsia villosa</i> L.	Mericarpo + rec	5,98722±0,51019	21205,7±1020,0	6156,56±230,38	488,00±10,25	4,782±0,402
<i>Tolpis barbata</i> (L.) Gaertner	Aquenio + rec	0,09531±0,05714	1492,88±69,71	365,46±29,43	365,46±29,43	0,168±0,031
<i>Trifolium angustifolium</i> L.	Semilla	1,39900±0,39694	1662,21±178,31	1173,81±124,27	939,05±99,42	0,984±0,290
<i>T. arvense</i> L.	Semilla	0,29333±0,06582	981,06±68,03	728,41±55,31	728,41±55,31	0,275±0,053
<i>T. campestre</i> Schreber	Semilla	0,24633±0,03368	1264,81±60,18	832,73±40,27	416,37±20,13	0,231±0,028
<i>T. cernuum</i> Brot.	Semilla	0,24409±0,04294	1141,41±125,87	859,48±108,27	429,74±54,13	0,188±0,057
<i>T. dubium</i> Sibth.	Semilla	0,38400±0,11076	1096,29±138,87	819,66±100,55	409,83±50,28	0,201±0,071
<i>T. gemellum</i> Pourret ex Willd.	Semilla	0,46826±0,16604	1199,19±89,22	885,77±86,97	442,89±43,48	0,252±0,065
<i>T. gomeratum</i> Pourret ex Willd.	Semilla	0,45300±0,09872	1073,50±103,21	917,27±107,80	458,64±53,9	0,243±0,071
<i>T. hirtum</i> All.	Semilla	2,34400±0,52427	1809,96±131,61	1414,51±116,00	1414,51±116,00	1,920±0,385
<i>T. micranthum</i> L.	Semilla	0,31800±0,14584	1193,24±258,45	850,92±96,71	490,82±52,17	0,192±0,093
<i>T. ornithopodioides</i> L.	Semilla	0,74909±0,05822	1279,00±87,04	1048,21±101,97	524,10±50,99	0,372±0,078
<i>T. scabrum</i> L.	Semilla	0,56333±0,10063	1538,24±102,07	881,40±78,59	528,84±47,16	0,380±0,781
<i>T. striatum</i> L.	Semilla	1,56500±0,33706	1543,20±214,06	1274,85±120,23	1274,85±122,23	1,353±0,409
<i>T. strictum</i> L.	Semilla	0,24824±0,04990	1213,08±96,19	857,26±80,63	428,63±40,31	0,237±0,057
<i>T. subterraneum</i> L.	Semilla	6,22367±1,78038	2548,69±274,41	1966,53±239,48	1966,53±239,48	5,344±1,834
<i>T. suffocatum</i> L.	Semilla	0,19077±0,03083	798,26±69,63	680,19±65,05	264,45±55,07	0,075±0,019
<i>Veronica arvensis</i> L.	Semilla	0,12500±0,02909	1159,12±72,65	861,20±52,99	143,53±8,83	0,121±0,018
<i>V. verna</i> L.	Semilla	0,11290±1,70450	996,79±60,84	770,58±65,81	195,56±38,97	0,125±0,015
<i>Vulpia ciliata</i> Dumort.	Cariopsis	0,12000±0,03577	2942,72±152,32	488,61±198,08	206,04±23,15	0,200±0,326
<i>V. muralis</i> (Kunth) Nees	Cariopsis	0,09625±0,07164	2488,90±378,38	509,03±48,24	128,19±27,26	0,081±0,027
<i>V. myuros</i> (L.) C.C. Gmelin	Cariopsis	0,15400±0,00235	3950,82±59,69	537,76±59,69	179,25±19,89	0,202±0,052
<i>Xolantha guttata</i> (L.) Raf.	Semilla	0,04390±0,10965	603,57±61,25	406,06±47,81	406,06±47,81	0,053±0,016

\* El valor de peso seco corresponde a una semilla (media±desviación típica), estimado a partir de pesadas individuales o en grupos de hasta diez semillas. El peso seco de 102 especies de esta tabla también se incluye en el trabajo "Abundance and habitat segregation in Mediterranean grassland species: the importance of seed weight" (AZCARATE & al., *Journal of Vegetation Science*, en prensa). Dimensión 1: longitud máxima; Dimensión 2: longitud máxima perpendicular a la dimensión 1; Dimensión 3: longitud máxima perpendicular a las dimensiones 1 y 2.

\*\* (µg): lema y pálea, \*\*\* rec: receptáculo.