

4

spartina

butlletí naturalista del delta del Llobregat.
El Prat de Llobregat 2001

ESTAT ACTUAL I DINÀMICA DE LES POBLACIONS DE TRENCADALLA (*KOSTELETZKYA* *PENTACARPOS* (L.) LEDEB.) AL DELTA DEL LLOBREGAT

Joan Pino (1,2) i Enric de Roa (3)

- (1) Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals (CREAF),
Facultat de Ciències, Universitat Autònoma de Barcelona. 08193-Bellaterra
E-mail: Joan.Pino@uab.es
- (2) Departament de Biologia Vegetal, Universitat de Barcelona,
Diagonal 645. 08028-Barcelona
- (3) Departament de Medi Ambient, Ajuntament del Prat de Llobregat
c. Major 2-4. 08820-El Prat de Llobregat
E-mail: deroa@aj-elprat.es



Keywords:

Kosteletzkya pentacarpos, Llobregat delta, population dynamics, matrix models

Abstract:**Current status and possible population trends of *Kosteletzkya pentacarpos* in the Llobregat Delta.**

A census and spatial location of adult individuals has been performed. Data on population demography has been recorded and used in prospective analysis of population trends. Demographical data have been recorded by wild population monitoring, complemented by experimental sowings. A matrix population model has been constructed and used to analyse the intrinsic population growth rate (λ_1) and its variation in relation to several demographical parameters. A total of 673 adults have been located in 10 populations growing in a 6.25 ha area. Populations annually increase by 5% and their dynamics are characterized by a temporary seed bank, rare and fluctuating adult introductions, and a great stability of adult populations. Viable seed production and adult mortality are important control factors of population increase. Ecological implications of these results are discussed and conservation measures for the species in the Llobregat Delta are suggested.

Paraules clau:

Kosteletzkya pentacarpos, delta del Llobregat, dinàmica de poblacions, models matricials.

Resum:

S'analitza l'estat actual i la possible evolució dels efectius de trencadalla (*Kosteletzkya pentacarpos*) a l'estany de la Ricarda (delta del Llobregat). L'estudi ha consistit en un cens i la localització dels efectius adults i en l'acumulació de dades demogràfiques per a la posterior anàlisi prospectiva de l'evolució de les poblacions. Les dades demogràfiques s'han recollit mitjançant un seguiment de les poblacions naturals, complementat amb sèmbres experimentals. Amb aquestes dades s'ha construït un model matricial, a partir del qual s'ha avaluat la taxa d'increment de les poblacions (λ_1) i la seva variació amb relació a determinats paràmetres demogràfics. S'han localitzat 673 adults en 10 poblacions repartides per una àrea de 6.25 ha. Les poblacions augmenten a una taxa del 5% anual i llur dinàmica es caracteritza per l'existència d'un banc de llavors temporal, una escassa i fluctuant incorporació de nous individus adults i una gran estabilitat del contingent ja existent. La producció de llavors viables i la pèrdua d'individus adults són factors importants de control de les poblacions. Es discuteixen finalment les implicacions ecològiques d'aquests resultats i se suggereixen mesures de conservació per a l'espècie al delta del Llobregat.



Palabras clave:

Kosteletzkya pentacarpos, delta del Llobregat, dinámica de poblaciones, modelos matriciales

Resumen:**Estado actual y dinámica de las poblaciones de *Kosteletzkya pentacarpos* (L.) Ledeb. en el delta del Llobregat.**

El estudio ha consistido en un censo y localización de los efectivos adultos y en la acumulación de datos demográficos para una posterior análisis prospectiva de la evolución de las poblaciones. Los datos demográficos se han recogido mediante un seguimiento de las poblaciones salvajes, complementado con siembras experimentales. Con estos datos se ha construido un modelo matricial, con el que se ha evaluado la tasa de incremento de las poblaciones (λ_1) y su variación en relación a determinados parámetros demográficos. Se han localizado 673 adultos en 10 poblaciones repartidas por un área de 6.25 ha. Las poblaciones aumentan a una tasa del 5% anual y su dinámica se caracteriza por la existencia de un banco de semillas temporal, una escasa y fluctuante incorporación de nuevos efectivos adultos y una gran estabilidad del contingente ya existente. La producción de semillas viables y la pérdida de efectivos adultos son importantes factores de control de las poblaciones. Se discuten finalmente las implicaciones ecológicas de estos resultados y se sugieren medidas de conservación para la especie en el delta del Llobregat.



Introducció

El gènere *Kosteletzkya* (*Malvaceae*) inclou entre 15 i 20 espècies d'Euràsia, Amèrica, Àfrica continental i Madagascar que es distribueixen majoritàriament per climes tropicals i subtropicals i ocupen ambients força contrastats (Monés 1998). Existeix una única espècie europea, la trencadalla (*K. pentacarpos*), que creix a diversos aiguamolls salabrosos de la conca mediterrània i de les mars Negra i Càspia, entre els 37°N i els 46°N de latitud i els 0° i els 54°E de longitud. Malgrat l'extensió de l'àrea de distribució (4.500.000 km²), és una espècie escassa i localitzada a determinats indrets, com ara als deltes del Volga i altres rius a la mar Càspia, al delta del Don a la mar Negra (Monés,1998), en algun punt indeterminat de Grècia (Rivas Goday i Mansanet,1958), Ístria, a Croàcia (Palau,1954) i a diverses localitats d'Itàlia (Pignatti,1982) i Còrsega (Jeanmonod et al.,1986). A la Península Ibèrica només ha estat detectada a quatre indrets dels Països Catalans: l'albufera de València (Costa et al.,1984), el delta del Llobregat (Sennen,1925; Bolòs i Bolòs,1950), la platja d'Algaraiens, a Menorca (Llorens,1979) i la Platjola de ses Cases, a Cabrera (Palau,1954).

Les úniques localitats que alberguen poblacions nombroses de *K. pentacarpos* són l'albufera de València i la mar Càspia (Monés,1998). A la resta de localitats, les poblacions són integrades per pocs exemplars, o fins i tot actualment hi ha dubtes sobre la presència de l'espècie. L'escàs nombre d'efectius totals i llur repartició per diverses poblacions relativament aïllades entre si fan que l'espècie sigui especialment vulnerable a les alteracions del medi, d'altra banda no gens rares als aiguamolls circummediterranis. A causa d'aquesta vulnerabilitat, *K. pentacarpos* ha estat inclosa a la Directiva 92/43 de la Unió Europea, relativa a la conservació dels hàbitats naturals i de la fauna i flora silvestres, com a espècie per a la qual convé delimitar àrees de protecció especial. També ha estat inclosa al Conveni de Berna sobre protecció de flora i fauna silvestres i al Pla d'Espais d'Interès Natural (PEIN, Decret 328/92 del Parlament de Catalunya) com a espècie mereixedora de mesures especials de protecció.

A Catalunya, l'espècie es localitza exclusivament a les vores de l'estany de la Ricarda, al delta del Llobregat. Sennen (1925) i, posteriorment, Bolòs i Bolòs (1950) trobaren algunes poblacions que sumaven entre 100 i 200 exemplars adults (Monés,1998). L'elevada localització de l'espècie a Catalunya i el nivell de protecció legal de què gaudeix a escala autonòmica i europea posen de manifest la necessitat de determinar l'estat de conservació i la possible evolució de les poblacions d'aquesta espècie al delta del Llobregat. Per aquest motiu es va engegar aquest estudi, encaminat a assolir els objectius següents:

- Determinar el nombre d'exemplars adults que integren les diverses poblacions naturals i localitzar amb suficient precisió les àrees que ocupen aquestes.
- Obtenir informació bàsica sobre la demografia de les diverses fases del cicle vital de l'espècie, a través de seguiments de les poblacions establertes i d'experiments complementaris.
- Construir, a partir de la informació demogràfica, un model matricial que permeti dur a terme una anàlisi prospectiva de l'evolució dels efectius poblacionals.
- Recollir informació utilitzable per a una gestió adequada de l'espècie i de l'hàbitat que ocupa.



Material i mètodes

Biologia de l'espècie

K. pentacarpos és un hemicriptòfit sufruticós, molt ramificat des de la base, que assoleix una alçada de fins a 2 m i un diàmetre de capçada de fins a prop d'1 m. La seva base és formada per un sistema de rels napiformes que acumulen reserves i un rizoma de creixement limitat (Palau,1954). A partir d'aquest rizoma s'originen les tiges aèries, en nombre de fins a 100, depenent de la mida de la planta. Les flors, molt nombroses, es disposen al llarg de les tiges, de forma aïllada a l'axil·la de les fulles i formen una panícula a l'extrem de les tiges.

Les tiges apareixen a final de maig i floreixen i fructifiquen al llarg de l'estiu, fins a la seva mort a final d'octubre (Monés,1998). Les flors, de color rosat, tenen un període de floració molt efímer (Palau,1954) i són típicament autocompatibles. Un cop fecundades, originen una càpsula que conté fins a 5 llavors reniformes. L'espècie sembla confiar exclusivament la seva reproducció a la producció i germinació de llavors. No hi ha evidències de multiplicació vegetativa, malgrat que fins i tot fragments de les tiges aèries són capaços d'arrelar en condicions de laboratori (Monés,1998).

La reproducció sexual es veu notablement afectada per diversos flagells, que redueixen extraordinàriament el nombre de llavors que produeix cada planta. Hi destaca el lepidòpter barrinador *Crociosema plebejana*, les erugues del qual s'alimenten de la medul·la esponjosa de les tiges de *K. pentacarpos*. La seva activitat comporta un desenvolupament tumorós d'aquestes, que acaben trencant-se. Això causa la pèrdua de quasi totes les flors, en part compensada per l'aparició de ramificacions laterals que n'originen de noves. També s'ha detectat un heteròpter, *Oxycarenus lavatae*, que s'alimenta del contingut de les llavors que encara no han quallat (Monés,1998). Finalment, les llavors es veuen afectades per diverses espècies de fongs sapròfits, com ara *Fusarium oxysporum* i *Alternaria* sp., que afecten la seva viabilitat.

Cens i localització de les poblacions naturals de la Ricarda

Des de l'any 1996 i especialment durant el 1997 i el 1998, s'ha dut a terme una prospecció intensiva de les maresmes de la Ricarda destinada a localitzar i censar les poblacions adultes de *K. pentacarpos* existents. Els individus localitzats han estat marcats amb etiquetes de plàstic numerades, per facilitar-ne el cens. Paral·lelament s'ha dut a terme la delimitació precisa de l'àrea que ocupen les diverses poblacions mitjançant sistemes de posicionament global (GPS).

Seguiment demogràfic

Les espècies iteròpares de gran longevitat presenten típicament cicles vitals llargs que es veuen afectats per variacions ambientals interanuals. D'altra banda, l'establiment de nous individus a partir de llavor acostuma a ser un procés rar i sovint episòdic, cosa que comporta una densitat de plàntules



i immaturs extraordinàriament fluctuant, normalment baixa, però molt elevada en certs moments. Per tal d'abordar amb prou precisió l'estudi demogràfic d'una espècie amb aquestes característiques, s'ha plantejat un seguiment a llarg termini, d'intensitat baixa i molts anys de durada, i que combina dues metodologies força contrastades:

- Seguiment de les poblacions de la Ricarda, i obtenció in situ de dades sobre llurs principals paràmetres demogràfics.
- Realització d'experiments complementaris de sembra a les maresmes de la Magarola, destinats a l'obtenció de dades sobre la demografia de les fases prereproductives sota diverses condicions ambientals.

Les poblacions naturals de la Ricarda

El seguiment de la dinàmica de les poblacions naturals s'ha dut a terme amb periodicitat anual, mitjançant preses de mostres puntuals que s'han concentrat els mesos de juliol i agost per al cas dels immaturs, i setembre i octubre per al cas dels adults. La presa de mostres sobre els adults s'inicià el 1995 amb la recollida puntual de dades sobre una submostra a l'atzar de les poblacions aleshores conegudes. A partir de 1996, coincidint amb una millora del cens i la localització de les poblacions, s'establí la metodologia d'estudi definitiva, consistent en un estudi demogràfic sobre individus marcats amb etiquetes. Des de 1996 fins avui s'han resseguit la totalitat de les poblacions inicialment conegudes (part de les poblacions 1 i 2), amb uns 100 exemplars. En anys posteriors es van anar incorporant a l'estudi demogràfic els nous reclutaments, així com també els adults d'edat més gran localitzats gràcies a un increment progressiu de la prospecció de la maresma. A partir de l'any 1997 també es va incorporar a l'estudi la població 3, descoberta aquell mateix any.

Les poblacions mostrejades han estat intensament resseguides a la recerca de nous individus i de possibles baixes els mesos de setembre i octubre de cada any. També s'ha mesurat el diàmetre basal de totes les plantes de les poblacions estudiades i s'ha anotat el nombre de tiges fructificades i no fructificades de cadascuna. A final del període reproductiu (octubre) s'ha obtingut la mitjana de fruits per tija, a partir d'una mostra d'entre 50 i 100 tiges escollides a l'atzar en cada població estudiada. Els fruits d'aquestes tiges han estat recollits per tal d'estimar la mitjana de llavors aparentment viables per fruit. La fecunditat (nombre de llavors aparentment viables) de cada individu s'ha pogut calcular, per tant, multiplicant el nombre de tiges fèrtils per la mitjana de fruits per tija i per la mitjana de llavors viables per fruit.

Els immaturs de les mateixes poblacions han estat objecte d'un seguiment demogràfic similar. Durant els mesos de juliol i agost dels diversos anys d'estudi s'han marcat amb etiquetes numerades tots els immaturs presents i s'ha fet un seguiment de llurs taxes de mortalitat, permanència a l'estat immatur i incorporació a l'estat adult.



Les poblacions introduïdes a la Magarola

Des de l'any 1995 s'han dut a terme diversos experiments a les maresmes de la Magarola, encaminats a complementar el coneixement sobre la demografia de les fases prereproductives. Es va triar aquest emplaçament per la seva proximitat (menys de 500 m) a l'àrea ocupada per les principals poblacions naturals. Per als experiments s'han fet servir llavors procedents d'un estoc de plantes cultivades al viver de l'Ajuntament del Prat (Monés & Masalles, 1994). S'han dut a terme experiments diferents per tal d'obtenir informació dels diversos compartiments demogràfics:

El banc de llavors del sòl

El comportament demogràfic del banc de llavors del sòl s'ha estudiat els anys 1995 i 1997 mitjançant l'enterrament de testos amb llavors a diverses profunditats i considerant punts amb i sense coberta vegetal. Per a cada any d'estudi s'han triat dues àrees adjacents de 10x10 m. Una d'elles ha estat deixada com a control mentre que a l'altra s'ha eliminat la coberta vegetal. A cada àrea s'han enterrat 36 testos de 10 cm de diàmetre i alçada amb 100 llavors cadascun. Les llavors s'han sembrat a 2 cm de profunditat en 18 d'aquests testos i a 10 cm de profunditat a la resta. Cada 6 mesos s'han extret 6 testos de cada profunditat i àrea d'estudi i s'han separat les llavors de la terra mitjançant sedassos.

La fase prereproductiva

El seguiment demogràfic de la germinació de llavors, la supervivència i la incorporació a l'estat adult (reclutament) dels nous individus s'ha dut a terme els anys 1995, 1997 i 1998 en parcel·les de 50x50 cm delimitades en nombre variable (18-24) segons els anys. Per tal d'avaluar l'efecte de la interferència de la coberta vegetal, a la meitat de les parcel·les s'ha eliminat la vegetació existent, mentre que les altres s'han deixat com a control. En totes s'ha mesurat el percentatge de llum incident que arriba a terra, mitjançant un radiòmetre de camp. Aquesta mesura ha estat considerada un indicador del grau d'interferència de la vegetació. A inicis d'any (gener) s'han sembrat 200 llavors a cadascuna de les parcel·les i s'han cobert amb una lleugera capa de restes vegetals. De gener a novembre s'han dut a terme, amb periodicitat mensual, un seguiment de les emergències i un etiquetat de totes les plàntules emergides a les diverses parcel·les. També s'ha fet un seguiment de la supervivència i del reclutament de les diverses cohorts marcades.

Modelització de la dinàmica de poblacions de *K. pentacarpos*

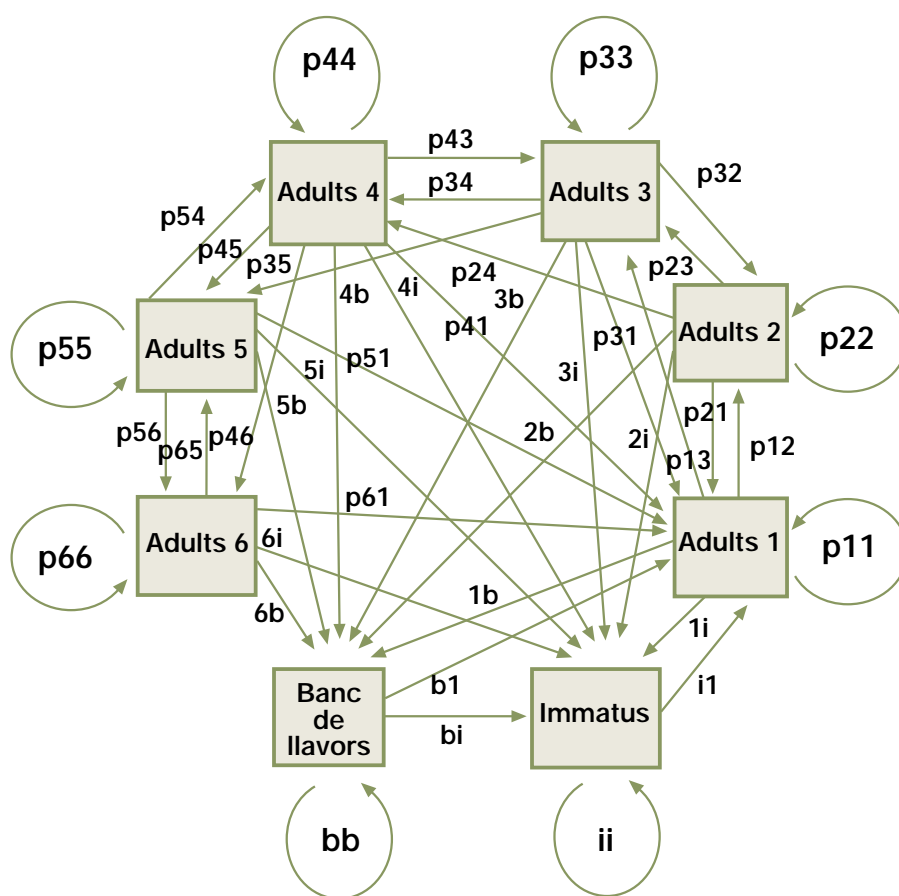
Un objectiu comú en molts estudis demogràfics és la implementació de les dades obtingudes en un model que permeti dur a terme una anàlisi prospectiva de les variacions en el nombre d'efectius (González-Andújar & Fernández-Quintanilla, 1991, Cousens & Mortimer, 1995). La modelització de la dinàmica de poblacions de *K. pentacarpos* al delta del Llobregat s'ha abordat mitjançant un model matricial que recull les dades generades al llarg de l'estudi. Els models matricials permeten un estudi acurat de la dinàmica de poblacions amb relació als diversos compartiments demogràfics, avaluant així llur importància relativa en l'increment o la disminució de les poblacions (Silvertown, 1987; Caswell, 1989).

El model proposat té un interval de projecció (temps transcorregut entre t i $t+1$) d'un any, i s'estén des del final del període de fructificació de l'any t fins al de l'any $t+1$. S'han considerat diversos estadis de mida o de desenvolupament que presenten una durada igual o superior a un any (*Fig. 1*):



Figura 1. Representació gràfica (a dalt) i matriu de transició associada (a baix) del cicle vital de *K. pentacarpus*, amb els diversos estadis i paràmetres considerats en el model (vegeu text). A la matriu es representen les transicions i taxes de producció dels diversos estadis des de l'any t (a dalt) a l'any $t+1$ (esquerra). Estadis de la matriu: BII, banc de llavors; Imm, immaturs; Ad1, adults classe 1; Ad2, adults classe 2; Ad3, adults classe 3; Ad4, adults classe 4; Ad5, adults classe 5; Ad6, adults classe 6.

Figure 1. Graphical representation (above) and transition matrix (below) of life-cycle of *K. pentacarpus*, with the life-cycle stages and parameters considered in the model (see text). In the matrix, transitions and production rates of the different stages from year t (above) to year $t+1$ (left) are represented. Matrix stages: BII, seedbank; Imm, seedlings; Ad1, adults of class 1; Ad2, adults of class 2; Ad3, adults of class 3; Ad4, adults of class 4; Ad5, adults of class 5; Ad6, adults of class 6.



	BII	Imm	Ad1	Ad2	Ad3	Ad4	Ad5	Ad6
BII	bb		1b	2b	3b	4b	5b	6b
Imm	bi	ii	1i	2i	3i	4i	5i	6i
Ad1	b1	i1	p11	p21	p31	p41	p51	p61
Ad2			p12	p22	p32			
Ad3			p13	p23	p33	p43		
Ad4				p24	p34	p44	p54	
Ad5					p35	p45	p55	p65
Ad6						p46	p56	p66



el banc de llavors del sòl, els immaturs i 6 classes d'adults definides a partir del diàmetre basal de la planta: (1), menys de 5 cm; (2), de 5 a 10 cm; (3), de 10 a 20 cm; (4), de 20 a 30 cm; (5), de 30 a 40 cm; i (6), més de 40 cm. El model està format, per tant, per una matriu de transició quadrada de 8 files i 8 columnes. Els paràmetres considerats poden ser agrupats en les categories següents:

Transicions dels estadis prereproductius

Es tracta de probabilitats de permanència dins un determinat estadi o de pas d'un estadi prereproductiu a un altre del cicle, amb valors que oscil·len entre 0 i 1. Les transicions considerades al model són la permanència a la reserva de llavors del sòl (*bb*) i a l'estadi d'immatur (*ii*) i les transicions de llavor a immatur (*bi*), de llavor a adult de classe 1 (*b1*) i d'immatur a adult de classe 1 (*i1*). Totes aquestes transicions han estat obtingudes mitjançant la fórmula genèrica següent:

$$(jk) = \frac{\text{individus que han passat a l'estadi } k \text{ a temps } t+1}{\text{individus a l'estadi } j \text{ a temps } t}$$

Els valors de les diverses transicions s'han obtingut a partir dels experiments realitzats a la Magarola, calculant la mitjana ponderada dels resultats obtinguts els diversos anys i en les diverses situacions. Això no obstant, també s'han fet servir les dades de reclutament dels immaturs de les poblacions naturals de la Ricarda per al càlcul de la transició des de l'estadi d'immatur a adult (*i1*).

Transicions dels estadis adults

Les probabilitats de permanència dins una classe adulta o de transició cap a altres classes s'han calculat a partir del seguiment demogràfic de les poblacions de la Ricarda. Atès que es tracta de probabilitats de transició com les anteriors, el càlcul s'ha fet a partir de la mateixa fórmula genèrica.

Taxes de producció dels estadis adults

En una matriu de transició no només hi ha probabilitats de trànsit o de permanència, amb valors d'entre 0 i 1, sinó també taxes de producció de nous individus que prenen valors iguals o superiors a 0. La complexitat del cicle biològic de *K. pentacarpos* comporta que les llavors produïdes pels adults puguin romandre al sòl o bé esdevenir immaturs o adults de la classe 1 l'any següent de la seva producció. Això explica les transicions d'adult a immatur i a adult de la classe 1. Cal, per tant, considerar tres tipus de taxes de producció: de llavors que resten al sòl, d'immaturs i d'adults de la classe 1. La taxa de producció de llavors que s'incorporen al banc (*jb*) per a cada classe de mida *j* s'ha obtingut de la fórmula genèrica següent:

$$(jb) = f_j \cdot F_j \cdot (bb)$$

on f_j i F_j corresponen, respectivament, a les taxes mitjanes de fertilitat (proporció d'individus fèrtils) i de fecunditat (nombre de llavors aparentment viables per individu fèrtil) de la classe de mida *j* per als diversos anys d'estudi, i (*bb*) correspon a la probabilitat de permanència de les llavors al sòl. De manera similar, la taxa de producció d'individus immaturs (*ji*) per a una determinada classe *j* s'ha calculat d'aquesta manera:

$$(ji) = f_j \cdot F_j \cdot (bi)$$



on (b_i) correspon a la probabilitat de transició de llavor del sòl a immatur. La taxa de producció d'adults de la classe 1 ($j1$) per a una determinada classe j s'hauria d'haver inferit a partir d'una fórmula semblant:

$$(j1) = f_j \cdot F_j \cdot (b1)$$

on $(b1)$ correspondria a la transició de llavor del sòl a adult de la classe 1. No obstant això, en aquest cas ha calgut sumar-hi, a més, les taxes d'incorporació de nous individus a partir d'adults d'altres classes que han vist reduïda llur mida. Aquests valors són els recollits a les transicions adultes de notació genèrica ($j1$), on j correspon a qualsevol classe de mida.

Anàlisi del model

L'interès dels models matricials rau en el fet que a partir d'ells es poden inferir diversos paràmetres demogràfics essencials com ara la taxa d'increment de la població, l'estructura de freqüències d'estadis a què convergeix la població i el valor reproductiu dels diversos estadis. Tots aquests paràmetres s'obtenen mitjançant la resolució de l'anomenada equació característica de la matriu (Caswell, 1989), a partir de la qual s'obtenen els valors propis d'aquesta. El valor propi intrínsecament més gran (λ_1) correspon, sota determinades condicions, a la taxa d'increment de la població per a l'interval de projecció considerat. Quan $\lambda_1 > 1$ els efectius de la població augmenten, quan $\lambda_1 = 1$ es mantenen estables i quan $\lambda_1 < 1$, disminueixen.

Canviant els diversos elements de la matriu es pot analitzar l'efecte de variacions dels corresponents paràmetres demogràfics sobre la taxa d'increment de la població λ_1 , cosa que es coneix com a anàlisi de la sensibilitat del model. En el cas de *K. pentacarpus* s'ha modificat la fecunditat dels adults per tal d'avaluar l'efecte de la producció de llavors viables sobre λ_1 . S'ha partit d'una matriu bàsica, amb taxes de producció calculades suposant una viabilitat de les llavors del 100%. A partir d'aquesta matriu se n'han calculat d'altres considerant taxes de viabilitat del 50, 25, 15 i 10%. De totes aquestes matrius s'ha obtingut λ_1 i s'ha representat respecte del percentatge de llavors viables.

També s'han testat els possibles canvis sobre λ_1 deguts a variacions en la mortalitat. S'ha simulat la pèrdua d'un 5, 10, 20, 30 i 40% dels efectius adults cada 1, 2, 3, 5 i 10 anys mitjançant un model més complex que l'anterior, consistent en un producte matricial variable:

$$P = A^{n-1} \cdot A'$$

On A correspon a la matriu bàsica i n a la periodicitat en anys en què té lloc la pèrdua d'efectius. Variant l'exponent n s'aconsegueix modelitzar la dinàmica de les poblacions per a diverses periodicitats de pèrdua d'efectius. A' és la matriu que recull el procés de pèrdua d'aquests efectius i s'ha construït canviant les probabilitats de transició dels adults de la matriu bàsica. El model P s'ha calculat per a les matrius obtingudes considerant que la taxa de viabilitat de les llavors és del 25, 50 i 100%. En tots els models s'ha calculat la taxa d'increment de la població normalitzada a un interval de temps d'un any (λ'_1), mitjançant la fórmula següent:

$$\lambda'_1 = \lambda_1^{1/n}$$

on n és la periodicitat, en anys, de la pèrdua d'efectius.



Resultats

Cens i localització de les poblacions naturals

Les poblacions naturals de *K. pentacarpos* es concentren als entrants de l'estany de la Ricarda, que es caracteritzen per llur pendent escàs i inundació periòdica. En aquestes àrees, les poblacions ocupen la zona de contacte entre comunitats vegetals diverses, com ara els mosaics de canyissars poc vigorosos (*Scirpetum maritimi-littoralis* Br. Bl.1931) i jonqueres halòfiles (*Spartino-Juncetum maritimi* O. Bolòs1962) i, sobretot, els límits entre les comunitats helofítiques abans esmentades i les dunes fòssils ocupades per pinedes de pi pinyer.

El cens efectuat fins a 1998 (*Taula 1*) dóna un total de 673 exemplars repartits en 10 poblacions, tot i que els efectius es concentren majoritàriament (>77%) en 4 d'aquestes (1, 3, 4, i 7). El 90'5% de la població (609 exemplars) es localitza a la riba nord, mentre que a la sud, molt més humanitzada, només s'han trobat 64 adults. Cal destacar també l'elevada localització geogràfica de l'espècie, ja que la totalitat de les poblacions es reparteixen per una àrea de 250x250 m (6'25 ha).

Taula 1. Nombre i percentatge sobre el total d'efectius de les poblacions adultes de les vores de la Ricarda a final de 1998.

Table 1. Number and percentage of individuals in the adult populations of the Ricarda lagoon at the end of 1998.

Població	Efectius (nombre)	Efectius (%)
Riba N		
1	148	21.99
2	10	1.49
3	58	8.62
4	72	10.70
5	51	7.58
6	3	0.45
7	250	37.15
8	17	2.53
Riba S		
9	19	2.82
10	45	6.69
Total	673	100.00



Seguiment de les poblacions naturals

Dinàmica de poblacions

La *Taula 2* resumeix la dinàmica conjunta de la part de les poblacions 1 i 2 seguida des de l'inici de l'estudi (1996) fins a 1998. És interessant destacar la gran estabilitat dels efectius establerts, derivada de la baixa mortalitat detectada (només s'ha trobat un individu mort en els diversos anys d'estudi). Aquesta escassa mortalitat comporta un elevat temps de reemplaçament. La incorporació de nous efectius a l'estat adult és relativament escassa (4 exemplars el 1997 i 7 el 1998), però, a causa de la baixa mortalitat, ha estat suficient per assegurar una taxa d'increment poblacional de prop del 5% anual.

Taula 2. Resum de la dinàmica de poblacions conjunta de la part de les poblacions 1 i 2 seguida des de l'any 1996.

Table 2. Summary of the dynamics of the part of population 1 and 2 monitored from 1996.

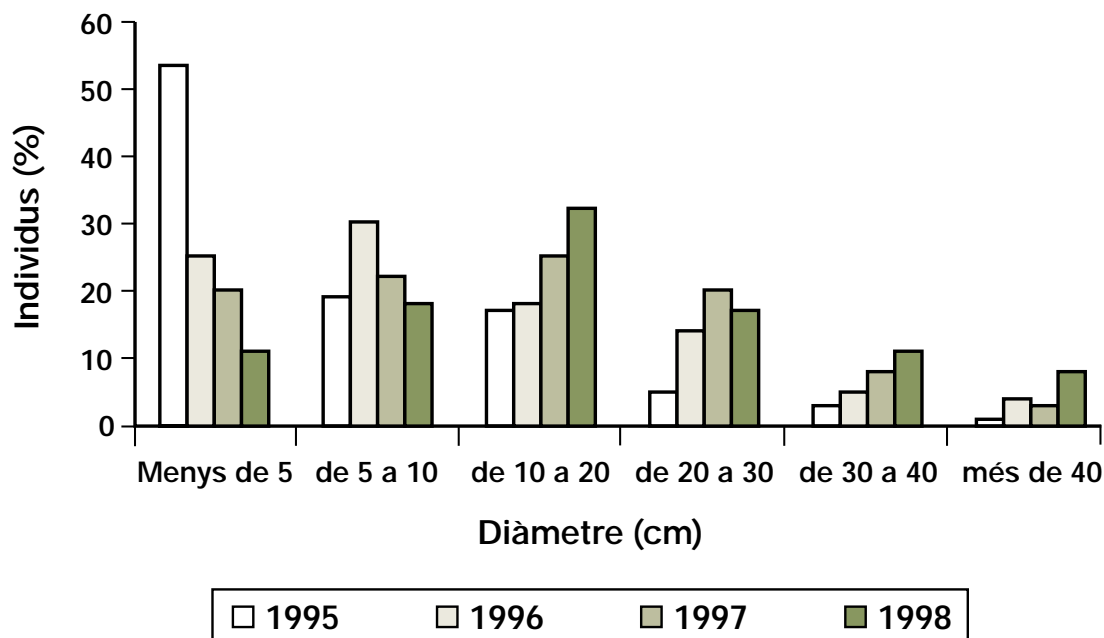
a) Adults el 1996	101
b) Adults el 1997	104
c) Adults el 1998	111
d) Reclutats el 1997	4
e) Reclutats el 1998	7
f) Morts el 1997	1
g) Morts el 1998	0
h) Taxa mitjana de mortalitat $(f+g)/(a+b)$	0.0049
i) Taxa mitjana d'increment $(a+b)/(b+c)$	1.048
j) Temps esperat (anys) per al total reemplaçament de la població $2/(1-h)$	408.16

Estructura de mides

A efectes de representació de les dades, els adults han estat classificats segons el diàmetre basal de la planta. Es representen aquí el total d'individus mostrejats els diversos anys. Al llarg de l'estudi es detecta una tendència clara a la disminució de la freqüència de les classes de mida més petites en benefici de les més grans (*Figura 2*). Això es relaciona amb un augment generalitzat del diàmetre dels individus i un escàs reclutament de nous adults. A la *Taula 3* es presenten les probabilitats de transició anuals entre les diverses classes de mida, calculades per al període 1996-1998. Aquestes probabilitats constitueixen una mesura indirecta de la taxa de creixement dels individus, la qual és relativament elevada per a una espècie de les dimensions i de les característiques demogràfiques de *K. pentacarpos*.



Figura 2. Frequència de les diverses classes de mida, definides a partir del diàmetre màxim de la soca, dels adults de *K. pentacarpos* per als diversos anys d'estudi.
 Figure 2. Frequency of each size class, defined from maximum shoot diameter, of adult plants of *K. pentacarpos* for the different years of study.



Taula 3. Mitjana (anys 1996-1998) de les probabilitats de transició des de l'any t (a dalt) a l'any t+1 (esquerra) per a les diverses classes de mida dels adults de *K. pentacarpos*.
 Table 3. Mean (years 1996-1998) of transition probabilities from year t (above) to t+1 (left) for each adult size class in *K. pentacarpos*

t+1	t					
	Ad1	Ad2	Ad 3	Ad4	Ad5	Ad6
Ad1	0.35	0.08				
Ad2	0.44	0.36				
Ad3	0.12	0.49	0.54	0.21		
Ad4		0.06	0.45	0.45	0.31	
Ad5			0.02	0.32	0.56	0.17
Ad6				0.03	0.14	0.83

Fertilitat i fecunditat

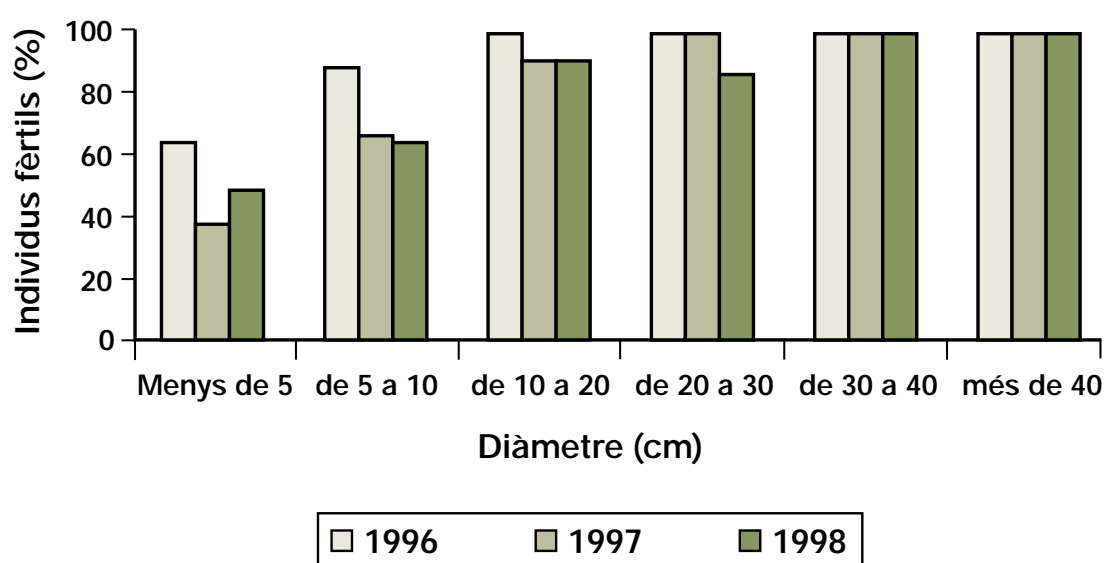
La probabilitat de fructificació (fertilitat) i el nombre de llavors aparentment viables per planta fèrtil (fecunditat) depenen, en darrer terme, del nombre de tiges aèries desenvolupades per la planta i de la proporció de les que arriben a florir i fructificar. El fet que una tija arribi a fructificar depèn molt estretament del seu grau d'afectació per part dels nombrosíssims flagells que suporta la planta, i en particular del tortrícid *Crociosema plebejana*, ja que totes les tiges són, en principi, floríferes.



La proporció d'individus que arriben a fructificar (fertilitat) s'incrementa amb la mida de la planta (*Figura 3*), ja que una mida més gran comporta un nombre més gran de tiges floríferes i, consegüentment, una probabilitat més elevada que almenys una tija aconseguixi produir fruits. En general, s'observa una certa tendència a la disminució de la fertilitat al llarg dels diversos anys d'estudi, ja que per a la majoria de classes de mida els valors van ser màxims el 1996 i descendiren durant el 1997 i sobretot el 1998.

Figura 3. Taxa de fertilitat de les poblacions de *K. pentacarpos* estudiades amb relació a les diverses classes de mida definides.

Figure 3. Fertility rates of *K. pentacarpos* populations in relation to size classes



El nombre de tiges totals i de tiges fèrtils augmenta amb la mida dels individus, i això determina també un increment de la fecunditat. El nombre total de tiges i el de tiges fèrtils per individu de cada classe de mida presenten, al llarg dels anys, una tendència clarament regressiva que podria reflectir un envelliment de les poblacions (dades no mostrades). En canvi, la fecunditat (*Figura 4*) no segueix la mateixa tendència i va ser notablement més elevada l'any 1997 que els anys 1996 i 1998.

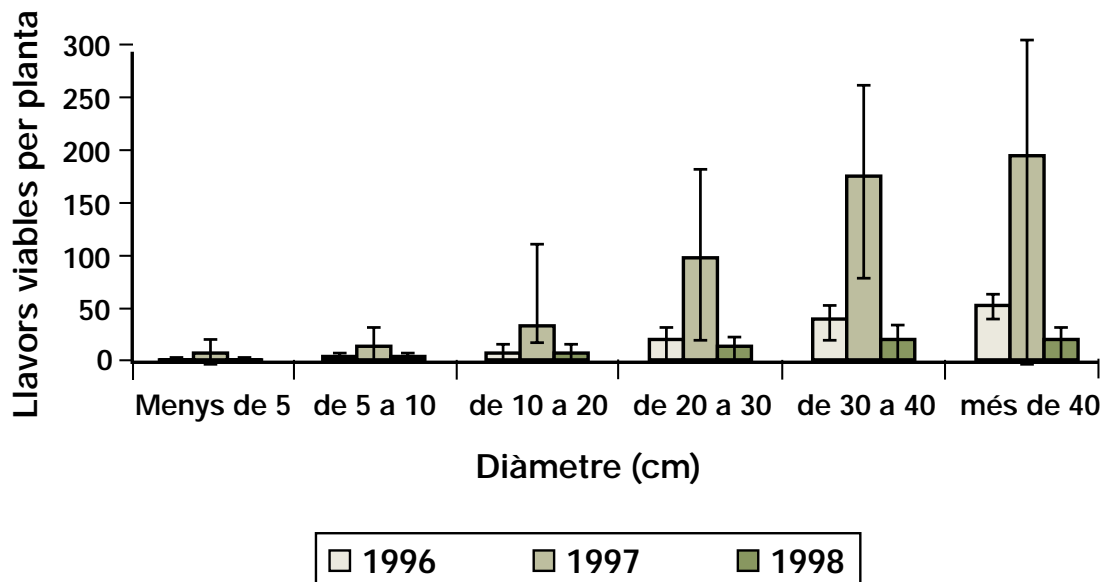
Seguiment de les poblacions introduïdes a la Magarola

El banc de llavors del sòl

Les llavors enterrades prop de la superfície als diversos experiments havien desaparegut quasi totalment un any després, ja que es van recuperar, de mitjana, un 0'34% de llavors a les parcel·les descobertes i un 0'17% a les cobertes. Les llavors enterrades a més profunditat, en canvi, s'havien mantingut en una proporció força més elevada: un 40'7% a les parcel·les descobertes i un 58'8% a les cobertes.



Figura 4. Fecunditat dels adults de *K. pentacarpos* a la població estudiada amb relació a les diverses classes de mida definides.
 Figure 4. Fecundity of adult plants of *K. pentacarpos* in relation to size classes.



Les poblacions d'immatures

L'emergència de plàntules es concentra entre els mesos d'abril i juny i, al llarg dels diversos anys d'estudi, mostra un patró força variable en funció de la pluviositat. A la *Figura 5* es mostren les dades obtingudes per als anys 1997 i 1998. L'any 1997, amb una primavera molt plujosa, el nombre d'emergències va ser relativament similar a les parcel·les amb i sense coberta vegetal, tot i que la germinació s'inicià abans a les parcel·les descobertes. En canvi, les emergències es van concentrar a les parcel·les amb coberta vegetal durant l'any 1998, amb una primavera molt seca. Durant aquest any, la germinació va ser també més tardana i s'inicià al juny.

La supervivència de les plàntules al llarg del seu primer any de vida mostra una relació no lineal amb el grau de cobertura vegetal, mesurat a partir del nivell de radiació incident que arriba a terra (*Figura 6*). En general, la supervivència és més elevada en situacions de cobertura vegetal intermèdia, que comporten una interferència de la llum de prop del 50%, mentre que es redueix de forma brusca tant en situacions d'exposició directa (absència de cobertura vegetal) com d'excessiva interferència per part de la vegetació. Aquesta relació es manté relativament constant pels diversos anys.

La incorporació de nous individus a l'estat adult és un fet rar i lligat a determinats episodis. A la Magarola només han arribat a l'estadi adult 14 immatures de tots els que van germinar en els diversos experiments duts a terme des de 1995 (que són més de 800), i tots ells ho van fer l'any 1997, caracteritzat per una pluviositat elevada durant el període de germinació.



Figura 5. Emergències per m2 enregistrades a les maresmes de la Magarola en condicions de competència i no competència per part de la vegetació els anys 1997 i 1998.

Figure 5. Seedlings per m2 in the Magarola marshes under competition and no competition with established vegetation in 1997 and 1998.

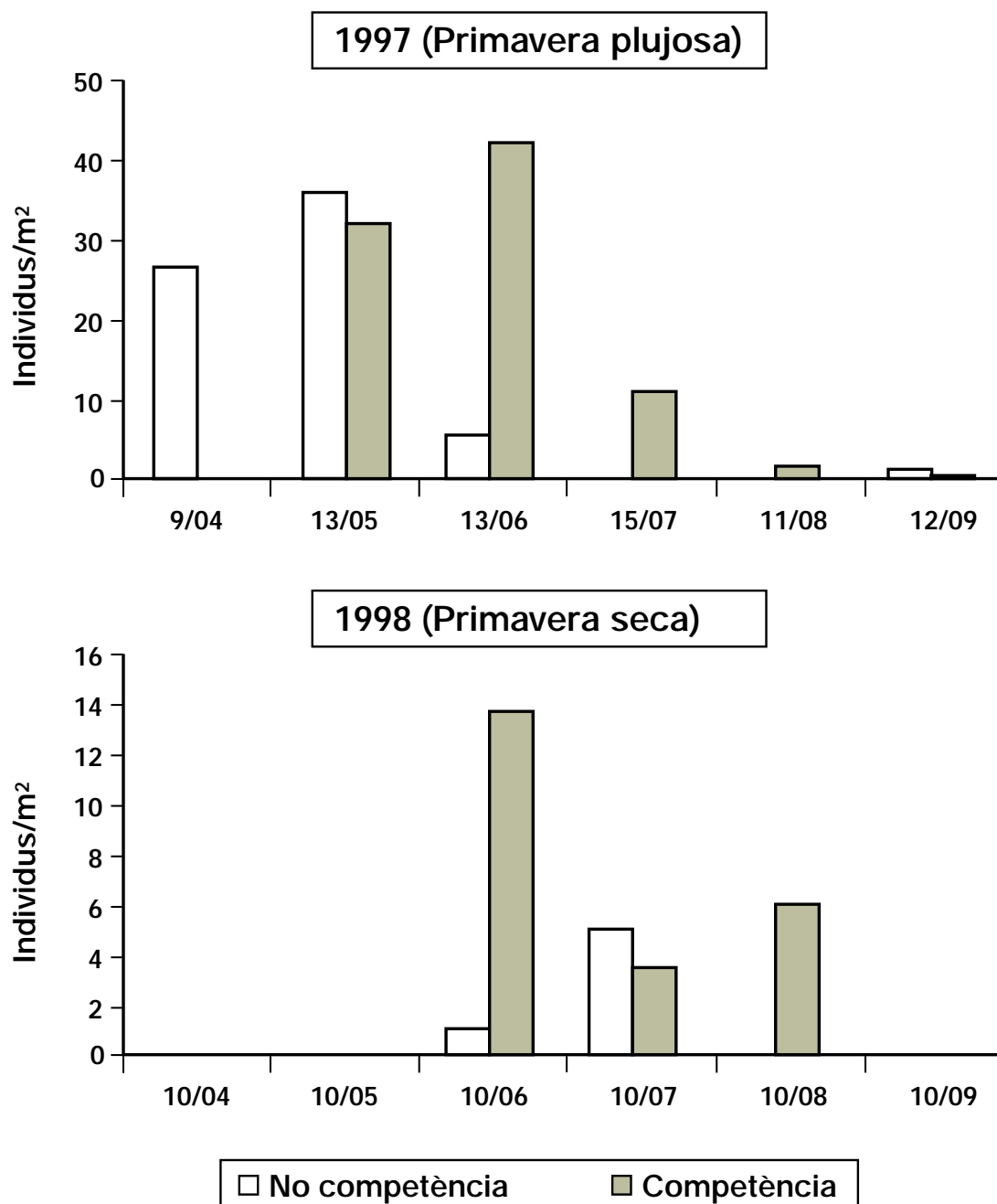
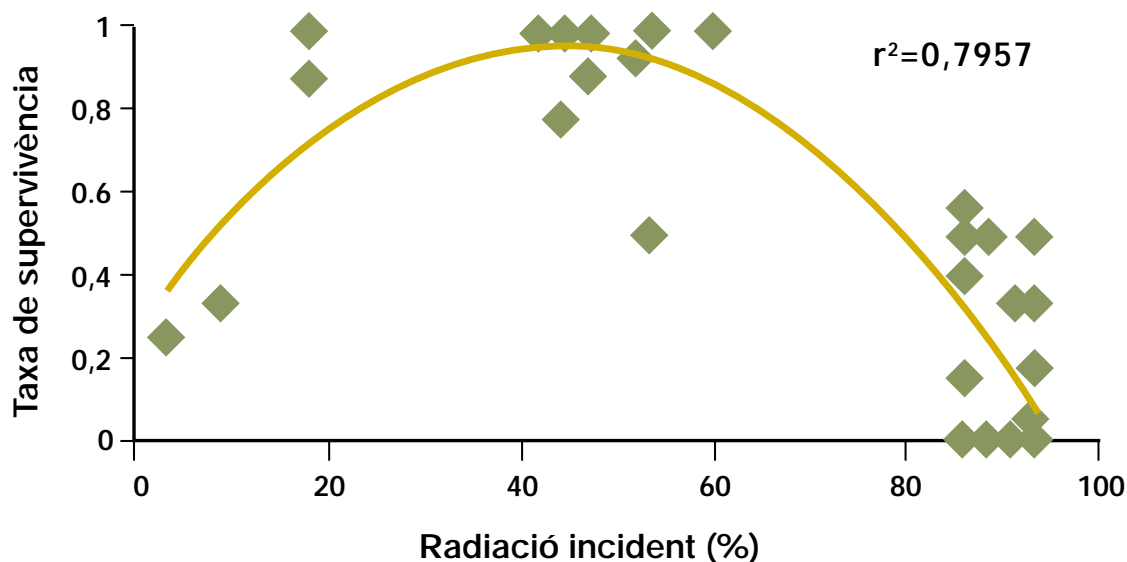


Figura 6. Relació entre la taxa de supervivència de les diverses cohorts sembrades a les maresmes de la Magarola i el percentatge de llum incident que reben. La línia i el coeficient de correlació (r^2) corresponen a un ajustament polinòmic.
 Figure 6. Relationship between survivorship rate and incident light rate for the cohorts sown in the Magarola marshes. The graphic and r^2 correspond to polynomial fitting.



Anàlisi del model demogràfic

La *Figura 7* representa la matriu de transició bàsica del model, construïda suposant que el 100% de les llavors produïdes pels adults són viables. Cal destacar la precarietat de les fases pre-reproductives, amb una escassa permanència de les llavors al banc (0'3%), però també de pas a l'estadi immatur (9%) i adult (0'2%). De manera similar, els immaturs presenten una mortalitat anual

Figura 7. Matriu de transició bàsica del model de *K. pentacarpus* al delta del Llobregat, calculada suposant que la taxa de viabilitat de les llavors és del 100%. Només s'han representat les transicions >0.

Figure 7. Basic transition matrix of the model of *K. pentacarpus* in the Llobregat Delta, calculated assuming a seed viability of 100%. Only positive transitions have been

	BII	Imm	Ad1	Ad2	Ad3	Ad4	Ad5	Ad6
BII	0.0034		0.0069	0.0198	0.0920	0.1520	0.2650	0.3040
Imm	0.0920	0.1120	0.2250	0.6550	3.0380	4.9880	8.7250	10.0130
Ad1	0.0018	0.0280	0.5230	0.0900	0.0500	0.0800	0.1400	0.1600
Ad2			0.2600	0.3600				
Ad3			0.1360	0.4900	0.5400	0.2100		
Ad4				0.0700	0.4500	0.4500	0.3100	
Ad5					0.0100	0.3200	0.5600	0.1600
Ad6						0.0100	0.1300	0.8400



elevada (86%) i només un 3% assoleixen l'estat adult. Aquesta escassa incorporació de nous efectius queda compensada, no obstant això, per l'elevada longevitat de les classes adultes, reflectida pel fet que només la classe adulta 1 mostra una supervivència lleugerament inferior a 1.

La reducció del percentatge de llavors viables determina una disminució de λ_1 (Figura 8), que assoleix valors d'1'087 quan la taxa de viabilitat és del 50 % i d'1'049 quan aquella és del 25%. Aquests valors s'acosten als observats al seguiment de les poblacions naturals, cosa que fa pensar que la taxa de viabilitat de les llavors produïdes els diversos anys és generalment molt inferior al 100%. L'augment de la mortalitat adulta, tant en intensitat com en freqüència, pot comportar una disminució important de λ_1 . Els efectes són més acusats com menor és la taxa de viabilitat de les llavors (Figura 9): quan es perd un 20% dels efectius almenys cada 2 anys, les poblacions disminueixen per a una taxa de viabilitat de les llavors del 25%. Per a una taxa de viabilitat del 50% i del 100%, cal perdre aquesta proporció dels efectius cada any, cosa que resta lluny del que s'ha observat a les poblacions naturals fins al moment.

Figura 8. Relació entre la taxa d'increment de la població (λ_1) i el percentatge de llavors viables, obtinguda a partir de canvis en el model bàsic de *K. pentacarpos*. L'equació i l'índex de correlació corresponen a una regressió logarítmica.

Figure 8. Relationship between the intrinsic rate of population increase (λ_1) and seed viability (in percentage), obtained from changes in the basic model of *K. pentacarpos*. The equation and the correlation index correspond to a logarithmical regression.

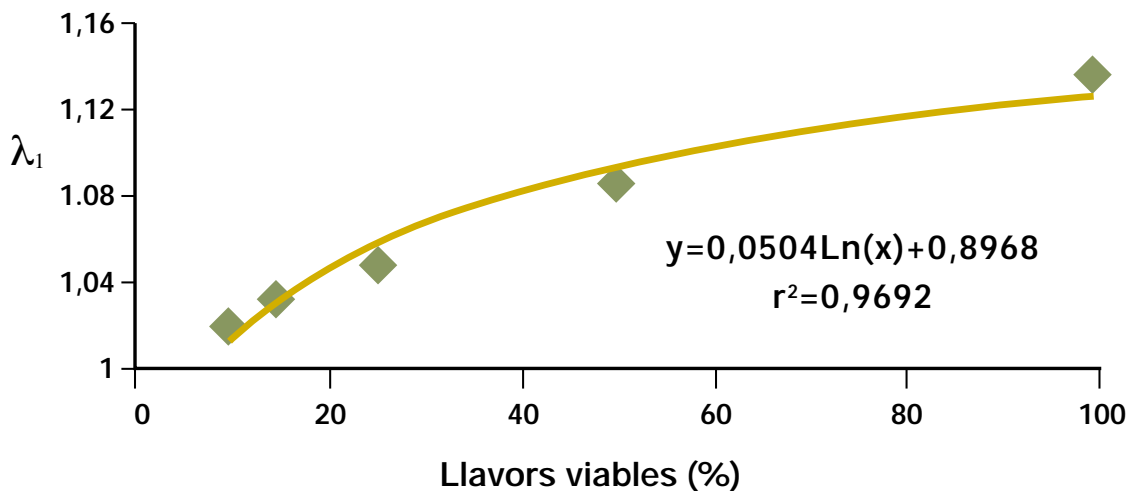
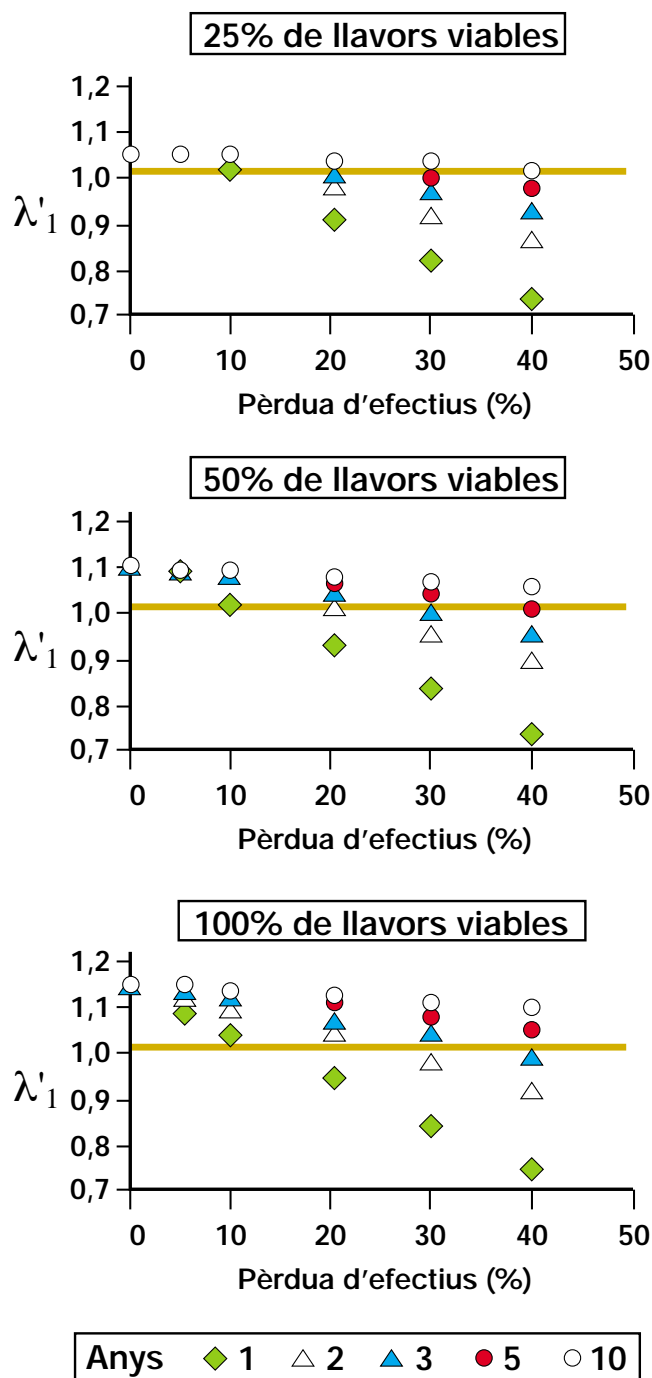


Figura 9. Per a una taxa de viabilitat de les llavors del 25%, del 50% i del 100%, representació dels canvis en (λ'_1) amb relació al percentatge de pèrdua d'efectius adults i a la periodicitat, en anys, amb què aquesta pèrdua es produeix. La línia marró assenyalada el valor de ($\lambda'_1=1$), corresponent a una població en equilibri.

Figure 9. For a seed viability rate of 25%, 50%, and 100%, changes in (λ'_1) in relation to the percentage and periodicity of adult mortality. The brown line corresponds to ($\lambda'_1=1$), the value at which the population is in balance.



Discussió

L'estudi realitzat posa de manifest l'alt grau de vulnerabilitat de les poblacions de *K. pentacarpos* del delta del Llobregat, derivat de l'escàs nombre d'efectius i de la seva localització extrema: 673 exemplars adults, tots ells localitzats en una superfície de 6'25 ha als marges del cos central de l'estany de la Ricarda. Aquesta localització es relaciona amb l'ocupació d'un hàbitat especial i escàs, les interdigitacions estany-maresma sotmeses a un nivell d'inundació molt fluctuant al llarg de l'any, que depèn de les aportacions d'aigua dolça i de la comunicació de l'estany amb el mar. La salinitat d'aquest ambient, malgrat oscil·lar al llarg de l'any, sempre és inferior a 10000 μ S. L'ocupació d'aquest hàbitat fluctuant podria relacionar-se no només amb unes exigències ecològiques estrictes per part de l'espècie, sinó també amb una escassa capacitat competitiva d'aquesta que la relegaria preferentment als ecotons, com també indiquen altres autors (Bolòs & Bolòs, 1950, Rivas Goday & Mansanet, 1958). Així, l'espècie no només ocupa el límit fluctuant entre els hàbitats inundats i els no inundats, sinó que també creix en zones de contacte entre diverses comunitats vegetals, on la interferència de les espècies dominants del paisatge (*Juncus maritimus*, *Phragmites communis* o fins i tot *Pinus pinea*) és menor.

Tot i aquesta localització, l'espècie no sembla trobar-se en regressió en aquests moments, sinó tot al contrari: les poblacions estudiades mostren un augment sostingut dels efectius des de 1995, amb una taxa d'increment del 5% anual que comportaria, en absència de mortalitat, la duplicació dels efectius cada 15 anys aproximadament. D'altra banda, el fet que l'estructura de mides de les poblacions estudiades tendeixi cap a un predomini de les mides grans sembla indicar que aquestes poblacions podrien tenir, en els seus inicis, una distribució dominada per plàntules i adults de mida petita, com s'observava encara a la presa de mostres de 1995. Això fa pensar que aquestes poblacions poden ser el resultat de polsos de germinació i establiment i que, per tant, la seva dinàmica podria ser molt més fluctuant a llarg termini, amb episodis de natalitat i de mortalitat. Les poblacions seguides entre 1995 i 1999 podrien trobar-se, per tant, en un període de certa estabilitat, posterior a episodis de natalitat. No obstant això, a final de 1999 s'ha detectat un augment del nombre d'adults en estat decreït i una disminució gradual del nombre de tiges per planta, que podrien indicar un proper episodi de mortalitat. Cal continuar el seguiment de les poblacions per tal de comprovar si efectivament es donen aquests episodis o, si bé la dinàmica a llarg termini és semblant a l'observada en aquest estudi.

L'anàlisi dels components del cicle vital indica que la dinàmica de poblacions de *K. pentacarpos* al delta del Llobregat presenta els trets característics de les espècies iteròpares que colonitzen ambients relativament estables i amb abundància de recursos (Werner & Caswell, 1977; Solbrig et al., 1980; Pino et al., 1997; Silva et al., 1991; Limnos, 1999): l'existència d'una reserva de llavors marcadament temporal, una escassa incorporació de nous individus al contingent d'adults i una elevada estabilitat d'aquest contingent.

Les llavors de *K. pentacarpos* formen reserves temporals prop de la superfície, mentre que a més profunditat originen bancs de llavors més permanents. La manca de remocions importants del sòl impedeix la incorporació (per enterrament) i la mobilització (per germinació) de llavors a aquest banc, per la qual cosa cal concloure que la reserva de llavors útil de l'espècie és la que temporalment es forma a la superfície. L'existència de bancs de llavors temporals és un fet corrent en comunitats on les perturbacions no són prou freqüents ni intenses fins al punt d'eliminar la vegetació establerta



(Grime et al, 1989, Thompson, 1992), i comporta que les emergències d'un any vinguin totes elles de les llavors produïdes l'any anterior.

La incorporació de nous efectius a la població es veu limitada per la germinació, força episòdica i limitada a certs moments favorables, i per l'escassa supervivència i taxa de reclutament dels immaturs. L'emergència de plàntules es concentra a la primavera, s'endarrereix en anys secs, i depèn en bona part del règim de precipitacions. Durant els anys secs, les zones cobertes concentren la major part de les emergències, mentre que en anys humits les diferències de germinació entre zones cobertes i descobertes es redueixen. El grau de cobertura vegetal determina la supervivència dels immaturs, ja sigui directament o bé a través del seu efecte sobre altres factors com ara la disponibilitat hídrica. Així, les diferències en les taxes de supervivència entre zones cobertes i descobertes s'accentuen els anys secs, cosa que indica un cert efecte de facilitació de la instal·lació de nous individus per part de la vegetació existent. En canvi, la mortalitat en àrees molt cobertes per la vegetació cal atribuir-la principalment a l'escassa intensitat de llum que arriba a terra.

El reclutament o pas a l'estat adult es manifesta com un dels colls d'ampolla de la dinàmica de poblacions de *K. pentacarpos*, en consonància amb la majoria d'espècies perennes de llocs estables i sotmesos a una forta competència per l'espai i els recursos (Silva et al., 1991; Pino et al., 1997; Limnos, 1999). Així, menys d'un 0'2% dels immaturs assoleixen l'estat adult dins del mateix any d'emergència, i un 3% durant els anys següents. Això fa que les poblacions adultes es mantinguin no tant per les noves incorporacions, sinó per l'elevada longevitat i l'escassa mortalitat dels individus.

La producció de llavors per individu és força més baixa del que hom esperaria atès el nombre de flors i de fruits que es produeixen. Durant la primera part de l'estiu té lloc una elevada aborció de flors com a conseqüència de l'activitat de la larva de *Crociosema plebejana*, que trenca les parts superiors de les tiges. La pèrdua de flors és pràcticament total i obliga la planta a produir-ne una segona generació, menys nombrosa, a partir de ramificacions laterals de les tiges, i són aquestes flors les que arriben a desenvolupar fruits. A la tardor, en ple període de fructificació, es produeix una segona merma del procés reproductiu amb l'aborció de llavors als fruits, que pot ser deguda a causes abiòtiques (temperatura, stress hídric i salí), però que sembla més relacionada amb l'atac de diversos fongs paràsits i insectes depredadors. Com a resultat, cada fruit només produeix com a mitjana un 20% de les llavors que produiria en condicions normals. Si considerem totes les flors desenvolupades des de l'inici del període reproductiu, el nombre de llavors produïdes és inferior al 5% de les que s'haurien produït en condicions òptimes. Com posa de manifest l'anàlisi de la sensibilitat de λ_1 a canvis en la viabilitat de les llavors, l'evolució dels efectius de *K. pentacarpos* és modulada per l'efectivitat d'aquest procés reproductiu. Si es projecta l'evolució de les poblacions considerant que el 100% de les llavors produïdes són viables, els efectius es multipliquen per 10 cada 18 anys. Per a fecunditats 10 vegades superiors a les observades al camp, similars a les que es donarien en el cas que no hi hagués aborcions de flors ni de fruits, els efectius es doblarien cada 2 anys. Aquests resultats posen de manifest l'intens control que exerceixen els diversos flagells sobre les poblacions de *K. pentacarpos*.

L'anàlisi de la sensibilitat de λ_1 a canvis en la intensitat i freqüència de crisis demogràfiques dels adults posa de manifest la importància d'aquest compartiment en el manteniment de les poblacions. Les poblacions comencen a disminuir quan les pèrdues d'efectius són del 20% cada 2 anys, per a una



viabilitat de les llavors del 25%. Aquestes taxes de pèrdua són molt superiors a les observades fins ara. Tot i això, l'escenari de crisis periòdiques que es proposa per explicar la dinàmica de poblacions de l'espècie podria incloure pèrdues molt més importants, que podrien sobrevenir amb prou freqüència per mantenir les poblacions a uns nivells estables a llarg termini.

Els resultats obtinguts en l'estudi indiquen que la conservació de *K. pentacarpos* al delta del Llobregat passa per la preservació de les poblacions adultes i de llur capacitat reproductiva. És evident la importància de protegir aquest contingent de pertorbacions que podrien comportar un increment de la mortalitat (focs freqüents, pastura excessiva, etc). La fragilitat de les poblacions també es manifesta en la reduïda àrea de distribució de l'espècie. Atès que la dinàmica de les poblacions podria estar sotmesa a extincions i recolonitzacions periòdiques de certa importància, cal protegir no només les poblacions, sinó l'hàbitat i els processos ecològics dels marges de l'estany de la Ricarda. Per aquest motiu cal considerar la gestió hidrològica de l'estany de la Ricarda, incloent-hi el control dels fluxos d'entrada i sortida d'aigua i la seva variació estacional, en el futur pla de gestió de l'espècie.

Fotografia 1: Aspecte de la floració de *K. pentacarpos* (Foto: Ajuntament del Prat de Llobregat)
 Picture 1: View of *K. pentacarpos* flowers (Picture: El Prat de Llobregat Municipality)



Fotografia 2: L'hàbitat de *K. pentacarpos* al delta del Llobregat són els marges inundables de la Ricarda, on els canyissars i les pinedes formen un ecotò sinuós especialment idoni per a l'espècie. La totalitat d'efectius d'aquesta espècie al delta del Llobregat es concentren en una superfície de poc més de 6 ha als dos costats del cos central de l'estany. Una vista parcial d'aquesta zona es pot veure en aquesta foto aèria de l'hivern 2000/2001 (Foto: Ajuntament del Prat de Llobregat).

Picture 2: K. pentacarpos habitat in the Llobregat Delta are the flooded margins of the Ricarda lagoon, where the reedbeds and the pinewoods form an ecotone particularly good for this species. The whole population of this species in the Llobregat Delta is restricted to an area of little more than 6 ha on both sides of the main body of the lagoon. A partial view of this area can be seen in this aerial photograph taken during the winter 2000/2001. (Picture: El Prat de Llobregat Municipality).



Agraïments

Aquest estudi ha estat finançat per l'àrea d'Urbanisme i Medi Ambient de l'Ajuntament del Prat de Llobregat. Agraïm la bona disposició de l'equip tècnic de les Reserves Naturals del delta del Llobregat en la tramitació dels permisos d'estudi a la reserva de la Ricarda-ca l'Arana. També agraïm la col·laboració de l'empresa Inversiones EBYS, que ens va facilitar l'accés a la finca de la Ricarda. Molt especialment agraïm la col·laboració de Pau Esteban i Jordi Cañas, que han contribuït a fer senzilles coses que mai no ho han estat, i de Teresa Contreras i Enric Pino, que ens han prestat el seu ajut en els mostreigs de camp.



Bibliografia

- BOLÒS, A. & BOLÒS, O. 1950. *La vegetación de las comarcas barcelonesas*. Instituto Español de Estudios Mediterráneos. Barcelona.
- Caswell, H. 1989. *Matrix population models*. Sinauer associates Inc., Sunderland, Massachussets. 1ª ed.
- COSTA, M.; PERIS, J. B. & FIGUEROLA, R. 1984. *La vegetació de la devesa de l'albufera*. Monografies 01. Delegació de Medi Ambient i Espais Oberts, Ajuntament de València.
- COUSENS, R. & MORTIMER, M. 1995. *Dynamics of weed populations*. Cambridge University Press. 1ª ed.
- González-Andújar, J.L. & Fernández-Quintanilla, C. 1991. *Modelling the population dynamics of Avena sterilis under dry-land cereal cropping systems*. Journal of Applied Ecology 28: 16-27.
- GRIME, J. P.; HODGSON, J. G. & HUNT, R. 1989. *Comparative plant ecology. A functional approach to common British species*. Unwin Hyman, Londres.
- JEANMONOD, D.; BOCQUET, G. & BURDET, C. 1986. *Notes et contributions à la flore de Corse*. Candollea 41: 1-61.
- LIMNOS 1999. *Seguimiento y gestión de la vegetación acuática en las lagunas de Villafáfila (Zamora)*. Dirección General del Medio Natural, Junta de Castilla y León. Inèdit.
- LLORENS, LI. 1979. *Nueva contribución al conocimiento de la flora balear*. Mediterránea, 3: 101-122.
- MONÉS, J. 1998. *Estudi sobre la distribució, hàbitat i biologia de Kosteletzkya pentacarpos. Recerca de mètodes per a la seva reproducció, conreu i explotació*. Treball de final de carrera, Escola Superior d'Agricultura de Barcelona. Inèdit.
- MONÉS, J. & MASALLES, D. 1994. *Projecte de reproducció, multiplicació i reintroducció de la trencadalla (Kosteletzkya pentacarpos) al delta del Llobregat*. Spartina 1:3-12.
- PALAU, P. 1954. *Plantas de Baleares*. Collectanea Botanica 4: 207-214.
- PIGNATTI, S. 1982. *Flora d'Italia*. Vol II. Edagrícola, Bolonya.
- PINO, J.; SANS, F.X. & MASALLES, R.M. 1997. *Rumex obtusifolius L. en cultivos de alfalfa*. Biología de las malas hierbas de España (F. X. Sans y C. Fernández-Quintanilla, ed.), Phytoma-España y Sociedad Española de Malherbología, València. pp 103-117.



- RIVAS-GODAY, S & MANSANET, J. 1958. *Fitosociología de Kosteletzkya (Hibiscus) pentacarpa (L.) Ledeb, en los fangales de la albufera de Valencia*. Anales del Instituto Botánico A. J. Cavanilles, XVI: 511-517.
- SENNEN, F. 1925. *Le Kosteletzkya pentacarpa (L.) Ledeb en Espagne, suivi de réflexions et de quelques donées phytogéographiques*. Bulletin de la Societé Botanique de France. V. 72: 1078-1079.
- SILVA, J.F.; RAVENTÓS, J.; CASWELL, H. & TREVISAN, M.C. 1991. *Population reponses to fire in a tropical savanna grass, Andropogon semiberbis: a matrix model approach*. Journal of Ecology 79: 345-56.
- SILVERTOWN, J. 1987. *Introduction to plant population ecology*. Longman Scientific & Technical, New York.
- Solbrig, O.T.; Newell, S.J. & Kincaid, D.T. 1980. *The population biology of the genus Viola*. I. The demography of *Viola sororia*. Journal of Ecology 68: 521-46.
- THOMPSON, K. 1992. *The functional ecology of seed banks*. Seeds. The ecology of regeneration in plant communities. M. Fenner (ed.), C.A.B. International, Wallingford. pp 231-258.
- WERNER, P. & CASWELL, H. 1977. *Population growth rates and age versus stage-distribution models for teasel (Dipsacus sylvestris Huds.)*. Ecology 58: 840-849.

