

Demografía y viabilidad de poblaciones periféricas del tomillo sanjuanero (*Thymus loscosii* Willk.), endemismo del Valle del Ebro

M.B. García

Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC). Apdo. 202 50080 Zaragoza

➤ Recibido el 13 de marzo de 2006, aceptado el 17 de julio de 2006.

Demografía y viabilidad de poblaciones periféricas del tomillo sanjuanero (*Thymus loscosii* Willk.), endemismo del Valle del Ebro. *Thymus loscosii* (Lamiaceae) es un endemismo del Valle del Ebro. Con la doble finalidad de explorar la dinámica de una especie catalogada como amenazada para la que la ley exige un "plan de manejo", y la situación de algunas poblaciones marginales, se investigó la demografía, reproducción, y dinámica poblacional de las localidades navarras, muy próximas al límite absoluto noroccidental de distribución de la especie. Las variables analizadas de forma aislada no indican problemas y la simulación de diversos escenarios ecológicos representados de distintos tipos de amenazas (predación, aumento de la mortalidad, imposibilidad de reclutamiento, reducción o fragmentación de las poblaciones...) mediante modelos estocásticos, señala que una pequeña reducción en la supervivencia de los individuos de gran tamaño tendría efectos más drásticos que la reducción del reclutamiento por vía sexual o clonal. Estos análisis de viabilidad poblacional (PVA) sugieren que de mantenerse las condiciones actuales no existe riesgo de extinción a 50 años vista para poblaciones de varios cientos de plantas, los tamaños poblacionales más pequeños censados en dicha Comunidad.

Palabras clave: planta catalogada, modelo matricial, PVA, estructura demográfica, reclutamiento, variabilidad espacial, riesgo de extinción

Demography and viability of peripheral populations of *Thymus loscosii*, an endemic plant of the Ebro Valley. In order to explore the performance of peripheral populations of a restricted plant, I studied the demography, reproductive biology, and the dynamics of some populations of *Thymus loscosii* (Lamiaceae), an endemic plant of the Ebro valley formerly considered as very endangered. Neither the variables analyzed in isolation nor the deterministic population models generated after assembling all the most important vital rates indicate problems. The stochastic models suggested no population extinction for the next 50 years if current sizes and vital rates persist. The ecological scenarios created to simulate the population response to different problems (predation, increase of mortality in a persistent or stochastic way, reduction of recruitment...), by means of population viability analysis (PVA), suggest that changes in survival of established plants would have a higher influence on population growth rate and extinction probability than changes in vital rates linked to recruitment.

Key words: threatened plant, matrix model, PVA, clonal reproduction, seedling recruitment, spatial variability, extinction risk

Introducción

La persistencia de las especies se basa en la de sus poblaciones, por lo que no es posible desarrollar una adecuada gestión de la biodiversidad sin tener una idea de su demografía, dinámica poblacional y/o metapoblacional (abundancia de individuos y poblaciones, y su evolución temporal; Schemske *et al.*, 1994). Los modelos analíticos demuestran que la probabilidad de extinción aumenta con la reducción del tamaño poblacional y sus fluctuaciones en el tiempo (por ej. Lande y Orzack, 1988; Menges, 1992; Vucetich *et al.*, 2000), por ello es interesante explorar la variabilidad temporal a la que están sometidas las especies catalogadas como amenazadas, y los tamaños poblacionales que permitan considerar a una población como viable, específicos para cada forma vital en el marco espacio-temporal donde se desarrolla.

En el caso de especies con un área de distribución no muy restringida, las condiciones ecológicas de dicho marco espacial pueden variar considerablemente entre poblaciones. Actualmente se considera que las periféricas están más desestructuradas y son más vulnerables que las centrales desde un punto de vista demográfico (p. ej. Nantel y Gagnon, 1999), al encontrarse más aisladas y en ambientes ecológicamente marginales. En este contexto, las poblaciones periféricas de especies amenazadas podrían estar sometidas a un doble riesgo. Curiosamente, a estas mismas poblaciones se les reconoce también un alto valor como almacenes de una importante diversidad genética, con un papel indiscutible en eventos de especiación, así como en la supervivencia y expansión de las especies durante los cambios climáticos (Safriel *et al.*, 1994; Hampe y Petit, 2005).

Thymus loscosii Willk. (Lamiaceae) es un tomillo endémico de la Depresión del Ebro (Península Ibérica; **Fig. 1**), que aparece en comunidades abiertas de matorral (romerales, etc.) sobre suelos carbonatados y poco evolucionados. Su límite de distribución noroccidental se encuentra en las proximidades del contacto entre Rioja, Alava y Navarra, extendiéndose de forma más abundante a lo largo del Valle del Ebro. Se trata de una de las pocas especies que fueron consideradas como “en peligro de extinción” en el inicial Catálogo Nacional de especies amenazadas (BOE Real Decreto 439/1990, de 30 de marzo), habiendo sido recientemente rebajada su categoría a 'de interés especial' (BOE del 5 de noviembre del 2002), lo que implica que es necesario elaborar el correspondiente “plan de manejo”.

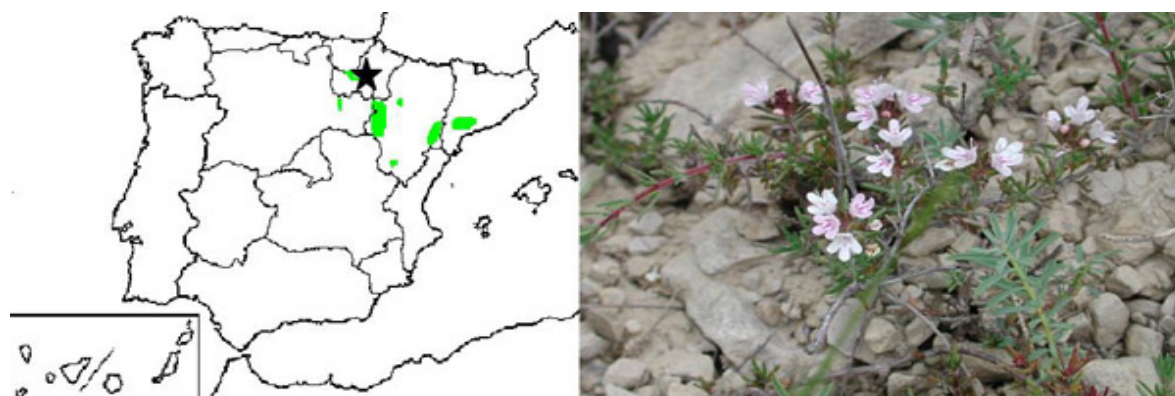


Figura 1. Área de distribución de *Thymus loscosii* en la Península Ibérica, obtenido a partir de http://www.mma.es/secciones/biodiversidad/especies_amenazadas/catalogo_especies/flora/pdf/FL40.pdf (localización del área de estudio mediante una estrella), y aspecto de una planta (foto: F. Valladares).

Aunque los últimos estudios de la especie tanto en Aragón como Cataluña no indican que se encuentre en una situación de amenaza inminente (más de 30 poblaciones en cada comunidad autónoma, Goñi y Guzmán, 1999; Bosch *et al.*, *en prensa*), se trata de un taxon de singular hábitat y reducida distribución mundial, localizado en un área de intensa actividad humana, y por tanto a tener en consideración en los planes de gestión. La antropización del medio natural conlleva uno de los factores con mayor responsabilidad en la pérdida de biodiversidad: la fragmentación de hábitats y la consiguiente reducción y aislamiento de poblaciones (Wilcove *et al.*, 1998), cuyos efectos negativos se han constatado a distintos niveles como la fecundidad, dispersión, establecimiento de plántulas y tasas de crecimiento y mortalidad (ver por ejemplo, Young y Clarke, 2000).

Con la doble finalidad de explorar la dinámica de una especie de reducida distribución y confirmar o desestimar el posible mal funcionamiento de las poblaciones marginales de *T. loscosii*, se investigó la demografía, reproducción, y dinámica poblacional de algunas de ellas, explorando mediante análisis de viabilidad poblacional su vulnerabilidad tanto en las condiciones actuales como en hipotéticos escenarios ecológicos que incluyesen distintos factores negativos (reducción del tamaño poblacional por fragmentación del hábitat, aumento de la mortalidad de individuos establecidos, fracaso reproductivo vía sexual y/o asexual, etc).

Demografía

Durante la floración del 2001 se visitaron todas las poblaciones navarras, tras recopilar la información de herbarios y comunicaciones de botánicos y naturalistas conocedores de la flora de dicha Comunidad, con el fin de comprobar sobre el terreno su existencia y estado actual (**Tabla 1**). El tamaño poblacional, estimado a partir del área ocupada y la densidad media osciló entre 8.000, para el conjunto de la población de Arás, y 200.000 en la de Viana-San Martín.

Tabla 1. Localización en coordenadas UTM y algunas características generales de las poblaciones navarras: precipitación anual (mm) y evapotranspiración potencial (mm; obtenidos a partir de Nogués y Martínez-Rica 2004), densidad (calculada a partir de 20-40 m dispuestos a lo largo de varios transectos), tamaño poblacional estimado, y éxito reproductivo según la intensidad del cuajado de frutos y de semillas por fruto no predado.

Localidad	UTM	Precipitación / ETP	Densidad (indiv./m ²)	N estimada	% Frutos/flores (n)	Semillas/fruto (±dt)
Vega a Fitero	30TWM9254	435 / 983	4.0	87295	51.4 (276)	1.5 ± 0.7
Baños de Fitero	30TWM9057	429 / 1023	2.7 - 17.5	9697		
Viana-papelera	30TWN4705 30TWN4805	445 / 999	3.5	31500	64.5 (709)	1.3 ± 0.6
Viana-SMartín	30TWN5009	493 / 976	5.3	262500		
Arás	30TWN5214	649 / 877	4.8 - 6.1	8867	56.4 (1034)	1.5 ± 0.8

La estructura poblacional se determinó en 3 poblaciones (Vega a Fitero, Baños de Fitero y Viana-San Martín) a partir del tamaño de los individuos contenidos en varios transectos (tamaño estimado según la superficie oval proyectada por los diámetros mayor y menor, restándosele la proporción de área necrosada). Los histogramas de la **Fig. 2** muestran una considerable variabilidad entre poblaciones espacialmente próximas. En todos los casos las plantas en estado vegetativo son más abundantes que los adultos con flores, y ello no parece relacionado con la frecuencia de individuos jóvenes puesto que las plantas de pequeño tamaño no son las más abundantes.

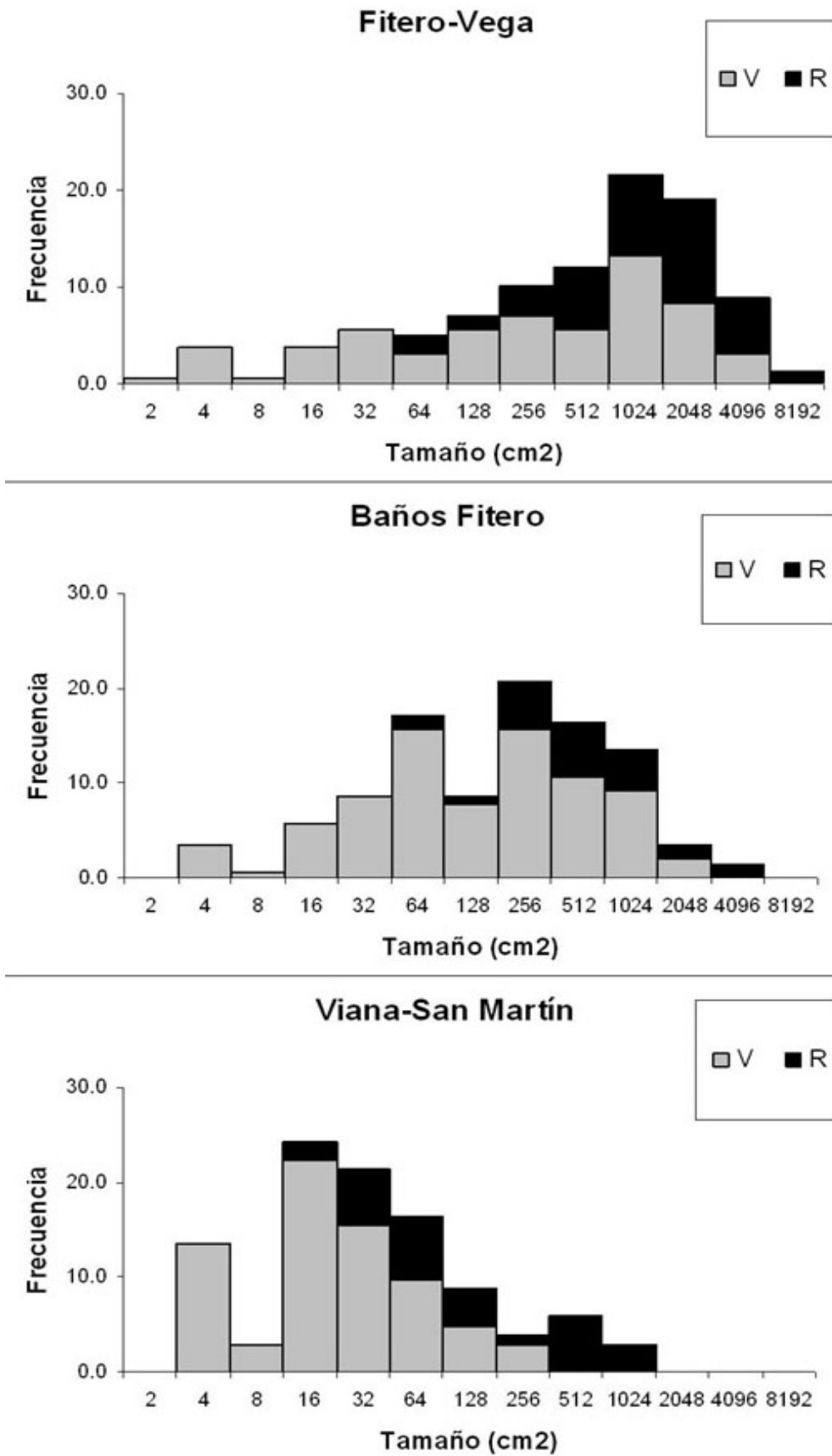


Figura 2. Proporción de ejemplares (unidades independientes) con y sin flores (R y V respectivamente) en tres poblaciones representativas de un gradiente de aridez (Fitero-Vega, n=158; y Viana-San Martín, n=103, y Baños Fitero, n=140). La escala del eje de abscisas corresponde a una función potencial de 2.

Reproducción y reclutamiento

Un hecho que llamó la atención durante el censo de las poblaciones fue la escasez de plántulas recién germinadas, lo que en una especie de larga vida no tiene por qué ser un signo de alarma si se demuestra que el reclutamiento ocurre de forma masiva en eventos estocásticos, o si la especie se reproduce principalmente de forma asexual. Para tener una idea más clara de las razones e implicación de esta escasez de plántulas, en tres poblaciones consideradas representativas de un gradiente climático (de mayor a menor aridez: Baños de Fitero, Viana-papelera, y Arás, ver **Tabla 1**) se estimó ese mismo año el éxito de reproducción sexual y la intensidad de la reproducción asexual. Para determinar la variabilidad entre años se realizó un nuevo censo de plántulas al año siguiente en una de las poblaciones.

Tras analizar numerosas inflorescencias bajo lupa binocular para determinar cuántas flores habían fructificado (*fruit set*) y cuántas semillas habían desarrollado los frutos, no pudo concluirse que la falta de plántulas fuese atribuible a un fracaso reproductivo (cuajado de frutos superior siempre al 50%, **Tabla 1**) ni a la predación predispersiva (sólo un 3% - 6% de las semillas registradas en los frutos analizados, según poblaciones). Aunque no parecen existir grandes diferencias entre las tres poblaciones analizadas en cuanto a la proporción de flores que cuajaron frutos, y de óvulos que se transformaron en semillas (**Tabla 1**), un test de frecuencias confirma que sí las hay (*Likelihood ratio test*: $\chi^2 = 18,8$ y $22,4$ respectivamente; $n = 2019$ y 6707 ; $p < 0,001$ en ambos casos).

Para conocer la tasa de germinación de la especie y examinar la posibilidad de dormancia, se realizaron siembras a mano antes de las lluvias de otoño del 2001, utilizándose lotes de 50 unidades en cada siembra (Baños de Fitero: 6; Viana: 10; Arás: 8) y un total de 1200 semillas. Dos meses tras las siembras otoñales todavía no se había detectado ninguna plántula, y los niveles de germinación registrados en primavera fueron siempre inferiores al 2%. En Baños de Fitero se realizó una revisión de las siembras al cabo de dos años y no se registró ninguna nueva plántula a pesar de que ese año fue el único en que se observaron plántulas de origen natural dentro de las parcelas de monitorización (no registradas en los dos años anteriores, por lo que se podría considerar como un 'buen año' para la germinación). Estos últimos resultados indican, de forma provisional, que la especie no mantiene un importante banco de semillas, aunque no se puede desestimar el papel de una posible predación postdispersiva.

La reproducción clonal se determinó en todas las plantas contenidas en varios transectos establecidos en cada población, a partir de la proporción de ejemplares que tenían 'ramets' enraizados a unos centímetros de la planta madre (que posteriormente pueden llegar a independizarse de ella), y el número de éstos producido por cada planta. Las tasas más elevadas se obtuvieron en la población más norteña y de menor evapotranspiración potencial (Arás, **Fig. 3** y **Tabla 1**), y coincide con la de mayor tasa de mortalidad de plantas establecidas, lo que sugiere una mayor tasa de renovación poblacional. En el extremo opuesto se encontraría la población más al Sur, Baños de Fitero, donde la menor tasa de mortalidad se ve acompañada de una menor producción de vástagos clonales.

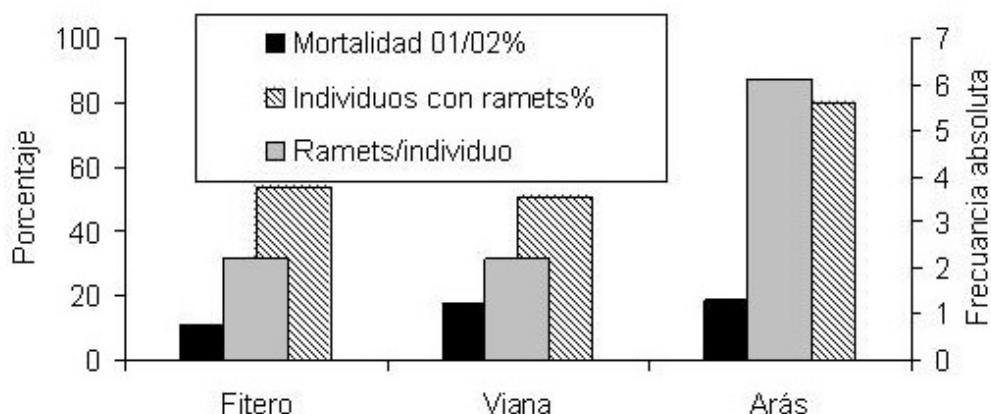


Figura 3. Porcentaje de individuos que murieron entre los años 2001 y 2002 ($n=141$, 40 y 37 en Fitero, Viana y Arás respectivamente), de plantas que han producido al menos un "ramet", y número medio de 'ramets' emitidos por aquéllas que se han reproducido clonalmente ($n= 72$, 74 y 72 respectivamente; eje derecho de la gráfica).

Dinámica poblacional en las condiciones actuales

La monitorización individualizada en la población de Baños de Fitero permitió estimar tasas de mortalidad y reclutamiento durante 3 años consecutivos (2001-2003). Para ello se dispusieron 8 parcelas de 1 m² repartidas en dos transectos, y se realizaron mapas con la posición espacial de los individuos contenidos, revisándose anualmente la supervivencia, tamaño (superficie proyectada según los ejes mayor y menor) y producción de semillas y/o "ramets", en cada uno de ellos (n=143). Se encontró que la mortalidad y el reclutamiento variaron considerablemente en el tiempo: entre 2001-2002 murieron el 10.7% de los ejemplares sin que se registrase ninguna plántula de origen natural en el interior de las parcelas, mientras que entre 2002-2003 la mortalidad descendió al 3.2%, encontrándose 15 plántulas en las parcelas de seguimiento. La producción de 'ramets' que se independizaron fue, sin embargo, muy similar ambos años (5 y 4 nuevos clones respectivamente).

Estas tasas vitales, desglosadas según tamaños de plantas, e integradas en modelos matriciales de proyección, permiten obtener distintos parámetros matemáticos de gran interés biológico. Así, los individuos en seguimiento se agruparon en clases en función del tamaño mínimo para la reproducción y un número mínimo de individuos por clase: **P** (pequeños): hasta 20 cm² de superficie; **M** (medianos): hasta 100 cm²; **G** (grandes): hasta 500 cm²; y **XG** (extragrandes): superior a 500 cm². A partir de dichas clases se generó un gráfico de ciclo vital completo para cada par de años consecutivos (**Fig. 4**), base de las matrices de proyección utilizadas en los modelos tanto determinísticos como estocásticos. Dicho diagrama se compone de una serie de nodos (las clases elegidas) y flechas que los conectan (correspondientes a la probabilidad de transición de un individuo medio de cada clase a cualquiera de las restantes clases). Un gráfico de ciclo vital se corresponde directamente con un conjunto de ecuaciones (número inicial de individuos dentro de cada clase y las probabilidades de transición entre todas ellas), que pueden ser escritas de una forma más simple: $n_{t+1}=A*n_t$, donde n_t y n_{t+1} son dos vectores columna (una columna y n filas), cuyos elementos son el número de individuos que contiene cada clase en el tiempo t y en $t+1$, y A es la matriz de transición o proyección (n columnas y filas), que contiene todas las tasas de supervivencia de individuos dentro de la misma clase, transición entre clases, y reclutamiento a través de semillas que germinan y se convierten en plántulas, o *ramets* independizados, por parte de las distintas clases utilizadas. Para una explicación detallada del método puede consultarse Caswell (2001).

De esta forma se generaron dos matrices de transición, cada una de ellas correspondiente a un par de años consecutivos (2001-2002 y 2002-2003), de las que se obtuvo el correspondiente autovalor dominante (λ) o *tasa finita asintótica de crecimiento poblacional*, que define la tendencia determinística de la población según las condiciones concretas de cada intervalo de tiempo. También se calculó la matriz media, y la media geométrica de las anteriores lambdas. Estos modelos permiten también evaluar la sensibilidad de un sistema a un cambio de una tasa vital o elemento matricial (reproducción, supervivencia dentro de la misma clase, transición a otra clase...) a través de un análisis de elasticidad (sensibilidad proporcional; de Kroon *et al.*, 1986), al cuantificar el cambio proporcional que se produce en lambda cuando el resto de las tasas permanecen constantes.

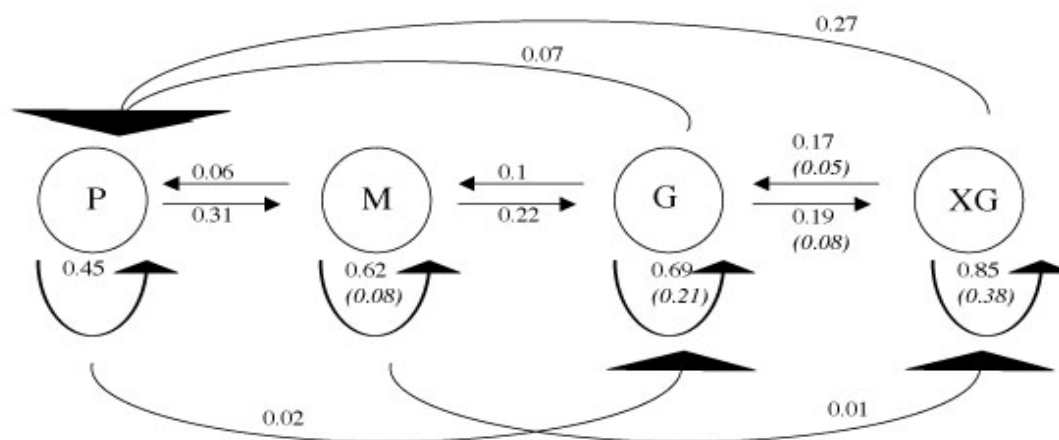


Figura 4. Diagrama vital correspondiente a la matriz media de transición (2001-2003) para la población 'Baños de Fitero'. Clases: P: pequeños, M: medianos, G: grandes, XG: extragrandes. Los valores que acompañan a las flechas corresponden a las probabilidades de transición. Entre paréntesis y en cursiva aparecen los valores de elasticidad cuando fueron ≥ 0.05 .

La **Fig. 4** recoge todas las transiciones registradas entre clases de distintos tamaños en el periodo 2001-2003. Durante el primer año de seguimiento se proyectó un declive poblacional del 7,2% ($\lambda_s = 0,93$), mientras que el segundo año fue en general mejor que el primero y se proyectó un incremento del 14,6% ($\lambda_s = 1,15$). De forma simplificada puede hablarse por tanto de un año 'malo' seguido de otro 'bueno'. La media geométrica fue 1,031, lo que significa que, en conjunto, las tasas vitales registradas en la población proyectaron un incremento del 3,1%.

Las elasticidades (**Fig. 4**) indican que la supervivencia y permanencia dentro de la misma clase de los individuos de mayor tamaño (**G** y **XG**) son las tasas más influyentes en la lambda, al acaparar un 21% y un 38% del total de "importancia". Las transiciones en las que se incluye el reclutamiento, por el contrario (flechas dirigidas a la clase **P**) son muy bajas, nunca superando el 5%.

Viabilidad poblacional en distintos escenarios ecológicos

Al disponer de más de una matriz de transición fue posible generar modelos estocásticos para analizar la viabilidad poblacional (PVA: siglas provenientes de *Population Viability Analysis*). La comparación de los resultados obtenidos en las condiciones actuales con los de simulados escenarios ecológicos representativos de distintos factores que reducen el tamaño poblacional, la supervivencia y/o el reclutamiento, de forma aislada o conjunta, proporciona una visión general del impacto relativo de cada factor. Para realizar dicha comparación se variaron las tasas de mortalidad y fecundidad, en función de supuestas y plausibles amenazas:

- *Desaparición completa del reclutamiento vía sexual.* Supondría que ningún año se producirían plántulas, pero sí vástagos clonales. Esta situación podría producirse por depredación persistente de órganos florales, frutos o semillas; nulo éxito reproductivo por la desaparición de los polinizadores; cambio en las condiciones ambientales que supusiese un fracaso absoluto en la fertilización o germinación, etc.
- *Desaparición del reclutamiento vía reproducción vegetativa.* Supondría que sólo apareciesen nuevos individuos a partir de semillas. Podría ser consecuencia de una depredación selectiva de brotes jóvenes y tiernos del año, de una incapacidad de enraizamiento de los latiguillos por una perturbación de la vegetación o el suelo, etc. Se trata de un factor menos plausible que el anterior, pero que por comparación permitirá evaluar cuál de los dos tipos de reproducción es más importante para la persistencia de la especie.
- *Reclutamiento nulo.* Se pretende investigar si la población podría persistir al umbral temporal establecido en la simulación (50 años) en caso de no producirse ninguna nueva incorporación, ni sexual ni asexual.
- *Aumento de la mortalidad en un 10%, con/sin reclutamiento.* Este escenario ejemplificaría un cambio global importante que supusiese un incremento en la mortalidad de los individuos establecidos durante los años que dura la simulación estocástica. Para agravar la situación, se incorpora el factor de 'nulo reclutamiento'.
- *Aumento de la mortalidad en un 10% ó 25% de forma esporádica (eventos azarosos cada 2 ó cada 10 años) y nulo reclutamiento en dichos años con mayor mortalidad.* Las fluctuaciones entre años son un hecho natural que sólo puede ser detectado mediante largas series temporales de seguimiento. Puesto que este estudio abarca sólo 3 años, es difícil que se hayan capturado situaciones catastróficas o extremadamente benignas. Para incluir la primera posibilidad se generaron simulaciones con distintos aumentos de la mortalidad (10% y 25%) y distintas probabilidades de ocurrencia (50% y 10% de los años). Para agravar la situación, se asumió que los años de mayor mortalidad suponían también un completo fracaso reproductivo.

Dado que el número de individuos que configura una población es un factor crucial en las posibilidades de supervivencia, se decidió también evaluar todos los anteriores escenarios con distintos tamaños poblacionales: desde el actual (N=8.000) hasta una reducción tan drástica como el 99% (N=80), pasando por una reducción también muy severa (90%) pero que mantendría poblaciones de varios cientos de individuos (N=800). Esta reducción podría ser la consecuencia de una fragmentación por el establecimiento de cultivos, creando grupúsculos de plantas aisladas, o desaparición del hábitat por otros cambios en el uso del suelo.

Cada simulación se compone de 100 trayectorias estocásticas (réplicas) de 50 años de duración, y las trayectorias se realizaron eligiendo al azar una matriz completa (original o modificada para incluir el efecto del factor investigado), a la que se asignó una determinada probabilidad de ocurrencia a lo largo de la serie temporal proyectada. La tasa estocástica de crecimiento se calculó analíticamente como $\log \lambda_s = (\log N_0 - \log N_t) / t$ (Caswell, 2001), siendo N_0 y N_t los tamaños poblacionales iniciales y finales. La probabilidad de extinción de la población se calculó como el porcentaje de casos en que el tamaño poblacional fue $N < 1$. Los resultados se muestran en la **Fig. 5**.

El incremento de la mortalidad no tendría demasiada trascendencia si ocurriese de forma esporádica (eventos espaciados en el tiempo, con una probabilidad cada 10 años), incluso a niveles moderadamente altos (10%-25% de los individuos muertos el año del evento). El reclutamiento sexual tendría una trascendencia menor que el asexual, y el reclutamiento, por cualquier modalidad, se muestra menos importante que la supervivencia de los individuos ya establecidos, como ya predecían los

análisis de elasticidad de los modelos determinísticos. La supervivencia de los individuos establecidos es, por tanto, la clave de la dinámica poblacional de esta especie.

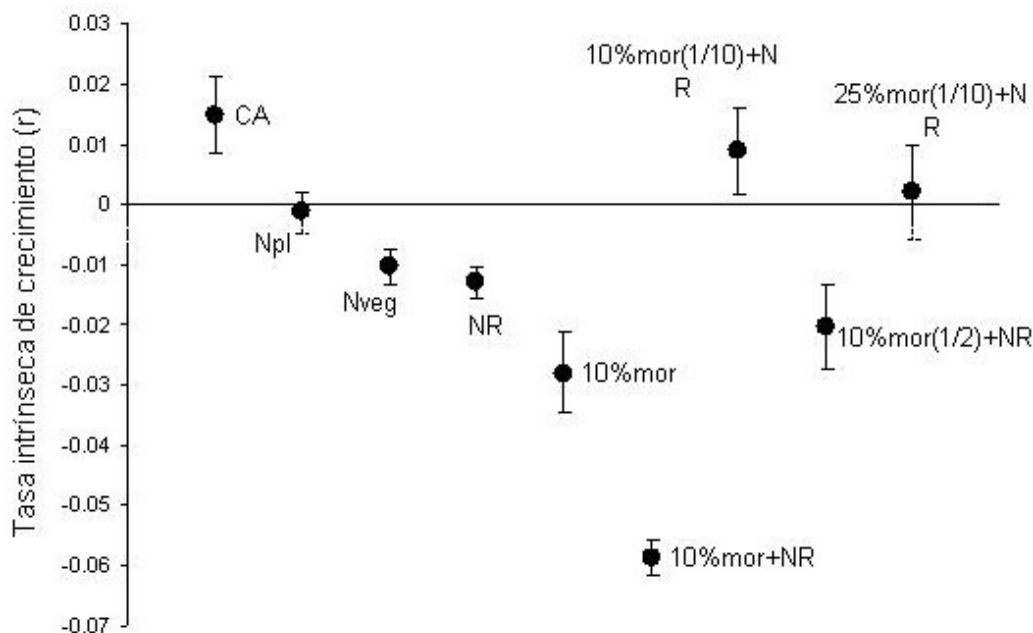


Figura 5. Media \pm desviación típica de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r , siendo $r = \ln \lambda_t$) resultante en las simulaciones estocásticas a 50 años vista. CA: continuación de las condiciones actuales, Npl: nulo reclutamiento a través de plántulas, Nveg: nulo reclutamiento a través de 'ramets', NR: nulo reclutamiento tanto por vía sexual como asexual, 10% mor: incremento del 10% en la mortalidad general, 10% mor+NR: incremento del 10% en la mortalidad general junto con nulo reclutamiento, 10% mor(1/2)+NR: incremento del 10% de la mortalidad general cada 2 años junto con nulo reclutamiento, 10% mor(1/10)+NR: incremento del 10% de la mortalidad cada 10 años junto con nulo reclutamiento, 25% mor(1/10)+NR: incremento del 25% de la mortalidad general cada 10 años junto con nulo reclutamiento

Todos los análisis anteriores se han realizado partiendo del tamaño ($N=8.000$) y estructuras poblacionales (frecuencia de las distintas clases) registradas actualmente en la población de Baños de Fitero. Dado el gran tamaño de la población y la escasa fluctuación poblacional registrada en un periodo tan corto de monitorización, es lógico que no se hayan producido extinciones en ninguno de los casos durante los 50 años que duraron las simulaciones. Al reducir el tamaño poblacional en un intento de simular "fragmentos" de pequeño tamaño, aparece de nuevo una baja vulnerabilidad, ya que sólo se proyectan probabilidades de extinción en tres de los 18 escenarios previstos. Un aumento anual de mortalidad al 10% para grupúsculos de 80 individuos supondría un 7% de riesgo de extinción por razones de estocasticidad ambiental, probabilidad que subiría al 100% si dicho aumento de la mortalidad se combinase con el ausencia total de reclutamiento. Este último escenario también resulta en una alta probabilidad de extinción (58%) en el caso de poblaciones con 800 plantas.

Discusión y conclusiones

Situación actual de la especie en poblaciones periféricas

T. loscosii constituye uno de esos claros ejemplos en los que la ley va por delante del conocimiento. Cuando en 1990 se incluyó en el Catálogo Nacional de Especies amenazadas sin duda no se disponía de suficiente información para ello, quizás en parte por vivir en medios antropizados poco interesantes desde un punto de vista botánico. Sólo en la Comunidad de Aragón, en pleno centro de su área de distribución, se han registrado 34 poblaciones donde se estima crecen millones de individuos (Goñi y Guzmán, 1999).

Las poblaciones navarras de *T. loscosii*, fragmentadas y en ocasiones constituidas por varios grupos próximos de plantas desconectados por los cultivos, se estima contienen entre 8.000 y más de 200.000 plantas, lo que encaja dentro del rango registrado en Aragón y Cataluña tanto por tamaños como densidades de individuos (Goñi y Guzmán, 1999; Blanché *et al.*, 2002). Los estudios teóricos predicen que las poblaciones pequeñas están sometidas a un mayor riesgo de regresión y

extinción como consecuencia de su mayor vulnerabilidad ante problemas genéticos, fluctuaciones demográficas, y ambientales (Shaffer, 1981; Willcox, 1986). No puede considerarse, sin embargo, que las poblaciones navarras sufran mayor riesgo por el hecho de tener pequeño tamaño o ser comparativamente menores que las vecinas de Aragón, más centrales, a pesar de localizarse próximas al límite noroccidental absoluto de la especie.

Algunos estudios comparativos entre poblaciones centrales y marginales han confirmado en ocasiones las expectativas teóricas, al constatar una reducción en la fertilidad y reclutamiento, o una inferior tasa de crecimiento poblacional (ver por ej. Nantel y Gagnon 1999; García *et al.*, 2000; Dorken y Eckert, 2001). Los datos recogidos en este estudio, sin embargo, no indican diferencias para el cuajado de frutos ni la producción media de semillas por fruto entre las poblaciones marginales navarras y las catalanas (Orellana *et al.*, 2005). Y aunque no existen datos sobre la dinámica de la especie en otras poblaciones, los resultados obtenidos tampoco indican un declive en la estudiada. Toda esta información, en conjunto, no permite apoyar la clásica visión sobre la supuesta peor condición (menor tamaño y/o densidad) y mal funcionamiento de las poblaciones marginales en comparación con las centrales, puesta en entredicho en una reciente revisión sobre el tema (Sagarin y Gaines, 2002).

Claves de la dinámica en la especie, y riesgos proyectados

El interés de los análisis de viabilidad poblacional (PVA) no radica en los valores resultantes tomados de forma aislada, que en ningún caso deben ser tenidos en cuenta como una predicción, sino en la comparación de los resultados correspondientes a los distintos escenarios ecológicos, ya que de esta forma emergen los factores a los que la población es más vulnerable (Coulson *et al.*, 2001).

El reclutamiento por vía sexual ha sido muy escaso durante el periodo de monitorización, y las diferencias observadas entre años en la población estudiada en detalle sugieren que posiblemente se trate de una especie de reclutamientos esporádicos, muy dependiente del régimen pluviométrico anual, tan impredecible en ambientes mediterráneos. Por otro lado, las elasticidades asociadas a cada transición según los modelos determinísticos proporcionan un mensaje simple: dicho reclutamiento no tiene una gran trascendencia en la dinámica poblacional, ya que lo que más afectaría a la tasa de crecimiento es la reducción de la supervivencia de individuos establecidos de gran tamaño. Si, por ejemplo, se produjese una fuerte depredación por una plaga, la trascendencia del fenómeno no sólo dependería del tamaño de plantas a las que atacase, sino también, y por orden decreciente, de que su efecto implicase una reducción de la supervivencia (aumento en la mortalidad), fertilidad vía asexual (menor éxito en el establecimiento de latiguillos), o sexual (descenso en la frecuencia de semillas viables liberadas). La mayor sensibilidad de una especie a la supervivencia respecto de la fertilidad es típica de especies leñosas y/o longevas, y se debe a que a mayor duración de la vida media de las plantas, menor es la necesidad de reemplazamiento de los individuos más ya establecidos.

Se puede considerar, por tanto, que el tomillo sanjuanero tiene una dinámica de tipo remanente (Eriksson, 1996), cuya estrategia vital está más relacionada con la resiliencia de las poblaciones existentes (gracias a la baja mortalidad de los individuos establecidos), situadas en enclaves donde la competencia intra e interespecifica es escasa, que con el reclutamiento de nuevos individuos. Este patrón es típico de especies localizadas en suelos desequilibrados y hábitat marginales, donde los factores abióticos son mucho más limitantes que los bióticos (Eriksson, 1996; García y Zamora, 2003; Forbis y Doak, 2004).

Al no haberse detectado ningún factor de riesgo natural importante que ponga en peligro la supervivencia de las poblaciones de tamaños actuales, excepto su sensibilidad a un aumento de la mortalidad de plantas de medio-gran tamaño, parece lógico centrarse en la preservación del hábitat como una medida suficiente para asegurar la persistencia de la especie. Desde un punto de vista demográfico puede concluirse, por tanto, que las poblaciones de varios cientos de individuos de esta especie se muestran viables a medio plazo si se mantienen las condiciones ambientales que modelan las actuales tasas de supervivencia y reclutamiento.

Agradecimientos

Este estudio fue financiado mediante un convenio CSIC-Diputación Foral de Navarra. J.C. Báscones, P. Catalán, D. Guzmán, J. Peralta, J. Puente y P. Uribe fueron de gran ayuda en la localización de las poblaciones, así como la compañía de Clara, Carlos e Irene para la toma de datos en los áridos sitios donde vive el tomillo sanjuanero. D. Guzmán realizó las siembras en 2 poblaciones. El estudio se inició en la Estación Biológica de Doñana (CSIC), continuó en la Universidad de Sevilla, y finalizó en el Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC).

Referencias

- Blanché, C., Molero, J., Rovira, A. M., Simon, J., Bosch, M., López, J. y Orellana, M. R. 2002. *Establiment del Pla de recuperació ex situ i in situ de Thymus loscosii*. Informe inédito. Departament de Medi Ambient de la Generalitat de Catalunya y la Fundació Bosch i Gimpera de la Universitat de Barcelona.
- Bosch, M., Molero, J., Rovira, A., Simon, J., López-Pujol, J., Orellana, M.R. y Blanché C. . Recovery plans for Delphinium bolosii and Thymus loscosii: results from three-year studies and conclusions. *Bocconeia*. *En prensa*
- Caswell, H. 2001. *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation*. Segunda edición. Sunderland, Sinauer Associates.
- Coulson, T., Mace, G. M., Hudson, E. y Possingham, H. 2001. The use and abuse of population viability analysis. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 219-221.
- Dorken, M.E. y Eckert, C.G. 2001. Severely reduced sexual reproduction in northern populations of a clonal plant, *Decodon verticillatus* (Lythraceae). *Journal of Ecology* 89:339-350
- Eriksson, O. 1996. Regional dynamics of plants: a review of evidence for remnant, source-sink and metapopulations. *Oikos* 77:248-258.
- Forbis, T. A., y Doak D. F. 2004. Seedling establishment and life history trade-offs in alpine plants. *American Journal of Botany* 91:1147-1153.
- García, D., y Zamora, R. 2003. Persistence, multiple demographic strategies and conservation in long-lived Mediterranean plants. *Journal of Vegetation Science* 14:921-926.
- García, D., Zamora, R., Gómez, J. M., Jordano, P. y Hódar, J. A. 2000. Geographical variation in seed production, predation and abortion in *Juniperus communis* throughout its range in Europe. *Journal of Ecology* 88:436-446.
- Goñi, D. y Guzmán, D. 1999. *Estudios para la conservación de Thymus loscosii Willk.* Informe inédito. Gobierno de Aragón.
- Hampe, A. y Petit, R 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters* 8:461-467.
- Kroon, de H., Plaisier, A., Groenendaal, J. van, y Caswell, H. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67:1427-1431.
- Lande, R., y Orzack, S. H. 1988. Extinction dynamics of age-structured populations in a fluctuating environment. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences, USA* 85:7418-7421.
- Menges, E. S. 1992. Stochastic modeling of extinction in plant populations. En *Conservation Biology: the theory and practice of nature conservation preservation and management* (eds. Fiedler, P. L. y Jain, S. K.), pp. 253-275, Chapman and Hall, New York.
- Nantel, P. y Gagnon, D. 1999. Variability in the dynamics of northern peripheral versus southern populations of two clonal plant species, *Helianthus divaricatus* and *Rhus aromatica*. *Journal of Ecology* 87:748-760.
- Nogués, D., y Martínez-Rica, J. P. 2004. Factors controlling the spatial species richness pattern of four groups of terrestrial vertebrates in an area between two different biogeographic regions in northern Spain. *Journal of Biogeography* 31:629-640.
- Orellana, M. R., Rovira, A. M., Blanché, C. y Bosch, M. 2005. Pollination and reproductive success in the gynodioecious endemic Thymus loscosii (Lamiaceae). *Canadian Journal of Botany* 83:183-193.
- Safriel, U. N., S. Volis y Kark, S. 1994. Core and peripheral populations and global climate change. *Israel Journal of Plant Sciences* 42:331-345.
- Sagarin, R. D. y Gaines, S. D. 2002. The 'abundant centre' distribution: to what extent is it a biogeographical rule? *Ecology*

Letters 5:137-147.

Schemske, D.W., Husband, B.C., Ruckelshaus, M.H., Goodwillie, C., Parker, I.M. y Bishop, J.G. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75: 584-606.

Shaffer, M. L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. *Bioscience* 31:131-134.

Vucetich, J. A., Waite, T. A., Qvarnemark, L. y Ibargüen, S. 2000. Population variability and extinction risk. *Conservation Biology* 14:1704-1714.

Wilcove, D. S., Rothstein, D., Dubow, J., Phillips, A. y Losos, E. 1998. Quantifying threats to imperiled species in the United States. *BioScience* 48:607-615.

Wilcox, B. A. 1986. Extinction models and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 1:46-48.

Young, A. G. y Clarke, G. M., editors. 2000. *Genetics, demography, and viability of fragmented populations*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.