

TRABAJO FIN DE GRADO
BIOTECNOLOGÍA 2021-2022

Efecto de la temperatura y la salinidad en la germinación de *Moricandia foetida*, ejemplo de adaptación a un desierto mediterráneo

Effect of temperature and salinity on the germination of *Moricandia foetida*, an example of adaptation to a Mediterranean desert



Autora: María Prieto Flores

Tutora: Isabel Casilda Delgado Fernández

Cotutor: Francisco Gómez Mercado

Departamento de Biología y Geología
Área de Fisiología Vegetal

Agradecimientos

Hace cuatro años que llegué a Almería, ciudad que me ha dado la oportunidad de conocer personas increíbles, vivir experiencias inolvidables, adquirir nuevos conocimientos y, sobre todo, crecer como persona.

En primer lugar, agradecer a mis tutores, Isabel Casilda Delgado Fernández y Francisco Gómez Mercado por darme la oportunidad de realizar este trabajo y por su dedicación en ello, ya que sin su guía y ayuda no habría sido posible.

También quería agradecer a mis padres, tanto por su apoyo económico como emocional, y, junto a ellos, al resto de familiares por sus ánimos y confianza en mí. Gracias en especial a mi abuela, que en cada periodo de exámenes enciende sus velas para desearme suerte.

Por último, quería darles las gracias a aquellos compañeros de clase que se han convertido en grandes amigos. Con ellos, además de risas y buenos momentos, he compartido lágrimas y lamentos, pero nunca ha faltado su apoyo en los momentos de abandono. Ha sido un placer compartir y cerrar esta etapa con vosotros.

Resumen

En este trabajo nos propusimos determinar la viabilidad de las semillas de una planta endémica del desierto de Tabernas, *Moricandia foetida*, a través de los parámetros fisiológicos porcentaje de germinación, tiempo medio de germinación y velocidad de germinación. Se llevaron a cabo ensayos con diversos rangos de temperatura y salinidad para conocer el efecto de estos factores sobre la germinación y determinar el rango óptimo para este proceso. Como las semillas de esta planta permanecen en estado de latencia ante condiciones desfavorables, fue interesante realizar un ensayo posterior transfiriendo las semillas a agua destilada para determinar la capacidad de recuperación.

Aunque en el tratamiento control la germinación aumentó con la temperatura, los mejores porcentajes de germinación bajo condiciones salinas, se obtuvieron en el rango de temperatura más bajo (15/5°C), donde todos los tratamientos salinos superaron el 50%. Estos valores se vieron reducidos tanto por el aumento de la concentración salina como por el aumento de la temperatura. El tiempo medio de germinación osciló entre 4 y 10 días, tardando más en germinar aquellas semillas sometidas a bajas temperaturas y alta salinidad. La velocidad de germinación media se vio disminuida con el aumento de la salinidad. En cuanto al ensayo de recuperación, el número de semillas recuperadas en el tratamiento térmico menor incrementó con la salinidad. Sin embargo, en el resto de rangos de temperaturas se produjo lo contrario, los valores se vieron revertidos.

La conclusión general es que las condiciones térmicas óptimas para la germinación de las semillas de *M. foetida* en condiciones salinas se producen en el rango de temperatura más bajo (15/5 °C), correspondiente a condiciones invernales en su área de distribución. Interpretamos este hecho como una adaptación de la especie a germinar en la época en la cual la lluvia es más frecuente, la humedad más duradera y la salinidad más baja, lo que mejora las posibilidades de éxito de las plántulas en el desierto mediterráneo.

Palabras clave: *Moricandia foetida*, germinación, endemismo, desierto de Tabernas, salinidad, temperatura

Abstract

In this work we set out to determine the viability of the seeds of an endemic plant of the Tabernas desert, *Moricandia foetida*, through the physiological parameters: final germination percentage, mean time of germination and rate of germination. Assays were carried out with different ranges of temperature and salinity to determine the effect of these factors on germination and determine the optimal range for this process. Since these seeds remain dormant under unfavorable conditions, it was interesting to carry out a subsequent test by transferring them to distilled water in order to determine their recovery capacity.

Although germination increased with temperature in the control treatment, the highest final germination percentages under salinity conditions was obtained in the lower range of temperature (15/5°C), where all saline treatments exceeded 50%. These values were reduced by increasing temperature as well as increasing salinity. The mean time of germination ranged between 4 and 10 days, taking longer to germinate those seeds subjected to low temperatures and high salinity. The rate of germination was decreased with increasing salinity. Regarding the recovery test, the number of seeds recovered in the lower heat treatment increased with salinity. However, in the rest of the temperature ranges the opposite occurred, the values were reversed.

The general conclusion is that the optimal thermal conditions for the germination of *M. foetida* seeds under salinity conditions occur in the in the lower range of temperature, corresponding to winter conditions in its distribution area. This fact was interpreted as an adaptation of the species to germinate in the season in which rain is more frequent, humidity longer and salinity lower, which improves the chances of success of seedlings in the Mediterranean desert.

Key words: *Moricandia foetida*, germination, endemism, Tabernas desert, salinity, temperature

Índice

1. Introducción	5
1.1. Información general y elección de la especie de trabajo	5
1.2. Relaciones filogenéticas. Taxonomía	5
1.3. Descripción	7
1.3.1. Morfología	7
1.3.2. Distribución y ecología: el desierto de Tabernas	7
1.3.3. Estrategias adaptativas	9
1.3.4. Grado de amenaza	10
1.4. Fisiología	11
1.4.1. Germinación	11
1.4.2. Factores que afectan a la germinación	11
1.4.2.1. Humedad	11
1.4.2.2. Temperatura	12
1.4.2.3. Oxígeno	13
1.4.2.4. Luz	13
1.4.2.5. Salinidad	13
1.5. Estrategia germinativa en ambientes áridos	14
1.5.1. Características de las plantas halófitas	14
1.5.1.1. Efectos de la salinidad	15
1.5.1.2. Efectos de la temperatura	16
2. Objetivos	17
3. Materiales y métodos	18
3.1. Material vegetal	18
3.2. Extracción de semillas	18
3.3. Ensayos de germinación	18
3.3.1. Montaje de los ensayos	18
3.3.1.1. Preparación de las soluciones salinas	19
3.3.1.2. Esterilización	19
3.3.1.3. Siembra	19
3.3.1.4. Incubación	20
3.3.2. Diseño experimental	20
3.3.3. Toma de datos	21
3.3.4. Ensayos de recuperación	21
3.3.5. Índices fisiológicos medidos	21
3.3.5.1. Porcentaje de germinación	21
3.3.5.2. Tiempo de germinación	21
3.3.5.3. Velocidad de germinación	22
3.3.5.4. Porcentaje de recuperación	22
3.4. Representación gráfica y análisis estadístico de los resultados	22
4. Resultados	23
4.1. Porcentaje final de germinación	23
4.1.1. Germinación acumulada	24
4.2. Tiempo medio de germinación	25
4.3. Velocidad de germinación	26
4.4. Porcentaje de recuperación	28
5. Discusión	30
5.1. Porcentaje final de germinación	30
5.2. Tiempo medio de germinación	31
5.3. Velocidad de germinación	31
5.4. Porcentaje de recuperación	32
6. Conclusiones	33
7. Bibliografía	34

1. Introducción

1.1. Información general y elección de la especie de trabajo

Moricandia foetida Bourg. ex Coss. es una especie de la familia Brassicaceae. El nombre *Moricandia* fue concebido cuando Augustin Pyrame de Candolle separó este género de Brassica y hace honor a Moïse Étienne Moricand (1780-1854), botánico e investigador de las floras de América e Italia. El epíteto específico, *foetida*, proviene del latín, y quiere decir “fétida”, debido al desagradable olor de sus hojas, especialmente al secarse. *Moricandia foetida* fue descrita y publicada por Cosson en 1852 en el libro “Notes sur quelques plantes critiques, rares, ou nouvelles”, atribuyéndola al recolector E. Bourgaeau.

Se trata de una hierba anual de pequeño tamaño, con un porte máximo de 50 cm, que presenta hojas caulinares cordadas-amplexicaulas. Es fácil de confundir con otras especies del mismo género. Así, Kunkel (1993) en su primera obra sobre la flora del Desierto de Tabernas, la catalogó como *M. arvensis*, especie que se diferencia de *M. foetida* por tener las semillas dispuestas en dos filas por lóculo.

Un rasgo destacable de esta especie es la mixospermia, es decir, la capacidad de las semillas de secretar sustancias mucilaginosas al entrar en contacto con agua. El mucílago puede absorber agua y permitir, al secarse, que la semilla se adhiera a la superficie del suelo (Western, 2012). Por tanto, es una excelente capacidad adaptativa que posibilita la germinación en condiciones áridas y la resistencia de las semillas a ser arrastradas por la erosión hídrica. Este hecho puede jugar un papel relevante en la adaptación de la planta a la colonización de taludes de gran inclinación. Sería interesante seleccionar plantas que destaquen por esta adaptación para restaurar zonas semiáridas en riesgo de degradación (García-Fayos, 2015).

Aparte de las cualidades comentadas, se trata de una especie de área restringida, endémica de la provincia de Almería, que habita típicamente en taludes de margas salinas. Esto la convierte en una planta objeto de estudio que contribuye a concienciar de la importancia de la conservación de las especies endémicas. También participaremos en la aportación de información sobre su biología reproductiva y sus condiciones de germinación (ya que actualmente hay pocas fuentes sobre estos temas) y se realizará una comprobación de la viabilidad del material vegetal silvestre.

1.2. Relaciones filogenéticas. Taxonomía

Moricandia (Brassicaceae) es un género que incluye ocho especies adaptadas a condiciones más o menos áridas distribuidas por las regiones Mediterránea, Irano-Turaniana y Saharo-Síndica (Saharo-Arábica). Históricamente, la identificación taxonómica de algunas poblaciones ha sido controvertida a causa de una falta de caracterización morfológica que permita establecer una evidente separación de taxones. Esto llevó a que se describieran numerosas especies, subespecies o incluso variedades (Schulz, 1936; Bolòs, 1948; Heywood, 1964; Maire, 1967).

En la Península Ibérica conviven tres especies: *M. arvensis*, especie circummediterránea que crece en campos agrícolas y ambientes ruderales. *M. foetida*, endémica de Almería, vive en margas salinas, ocasionalmente yesíferas y *M. moricandioides*, especie endémica ibérica que se halla sobre sustratos calcáreos y yesosos, bajo condiciones semiáridas y climáticamente más frías que *M. foetida*.

M. foetida es una especie diploide ($2n=28$) cuyos cromosomas de las células meristemáticas radiculares (Valdés Bermejo, 1971) presentan menor tamaño en proporción al resto de los cromosomas del cariotipo. Se pudo comprobar que en la metafase I intervienen catorce cromosomas bivalentes, y, en la metafase II, dos polos con catorce cromosomas cada uno. Se desarrolla, por tanto, una meiosis normal.

Las especies ibéricas de *Moricandia* fueron estudiadas más recientemente mediante marcadores ISSR (Jiménez & Sánchez-Gómez, 2012), lo que permitió evidenciar cierto grado significativo de diferenciación genética. El porcentaje de variación más elevado se atribuyó a las diferencias entre taxones (66,52%), mientras que el menor porcentaje (33,48%) se debía a la variación dentro de la población.

Los niveles de diversidad genética observados y el número de loci polimórficos en las poblaciones podrían ser explicados por la reproducción alógama de *Moricandia*, que permitiría prevenir la pérdida de alelos y diversidad genética a través de la deriva genética. Los taxones reducidos a poblaciones pequeñas, como es *M. foetida*, presentan menor diversidad que aquellos caracterizados por extensos tamaños de población con miles de individuos, al menos en el sureste de España.

Mediante la interpretación del patrón ISSR se observó una relación estrecha entre los taxones *M. moricandioides* subsp. *pseudofetida* y *M. moricandioides* subsp. *moricandioides*, además, ambos estaban relacionados con *M. foetida*. Sin embargo, mediante esta estrategia de muestreo, no se consiguió una representación clara del patrón filogenético entre los taxones estudiados. La hibridación, la introgresión y la especiación híbrida son las principales fuerzas evolutivas en Brassicaceae (Marhold & Lihová, 2006). *M. moricandioides* subsp. *pseudofetida* se confundió primeramente con *M. foetida* y después, se describió como un nuevo taxon (Sánchez-Gómez *et al.*, 2001).

Hay que destacar que dicho origen híbrido no está muy claro debido a los discrepantes resultados obtenidos en los diversos estudios. El número de marcadores compartidos entre estas especies no muestra un origen híbrido concluyente en los resultados ISSR de Jiménez & Sánchez-Gómez (2012), pero en otros artículos sí que se demuestra la naturaleza híbrida de las especies, ya que los parentales compartían un alto porcentaje de bandas (Wolfe *et al.*, 1998; Martín & Sánchez-Yélamo, 2000). Otro estudio anterior sugiere que los taxones estaban casi completamente aislados reproductivamente, ya que no se pudo recolectar semillas viables de cruces artificiales entre los parentales *M. moricandioides* y *M. foetida* (Sobrino, 1997).

Por otra parte, no existen híbridos naturales entre estos dos taxones, ni poblaciones simpátricas cerca de *M. moricandioides* subsp. *pseudofetida*. Los resultados ISSR determinan que dicho taxón posiblemente se formó tras un evento de especiación después del aislamiento de poblaciones debido a procesos bióticos o abióticos (Jiménez & Sánchez-Gómez, 2012).

Sin embargo, las diversas hipótesis sobre estas relaciones filogenéticas concluyen en que se requiere realizar más estudios con diversos tipos de marcadores moleculares y un muestreo masivo de poblaciones de *M. moricandioides* para aprobar la hipótesis del origen híbrido.

1.3. Descripción

1.3.1. Morfología

Es una hierba anual de 21-28 cm (excepcionalmente de 10-50 cm). Tallos erectos, a veces ramificados, con la base glabra. Las hojas son enteras o crenadas, con un color verde claro ligeramente azulado (glaucos). Además, son levemente crasas y pruinosas. Las hojas basales se caracterizan por ser laxamente arrosetadas, subsésiles y poseer forma obovada y dentada. Por otra parte, las hojas caulinares son cordado-amplexicaules y aquellas situadas en la parte superior son más agudas y pequeñas (Figura 1).

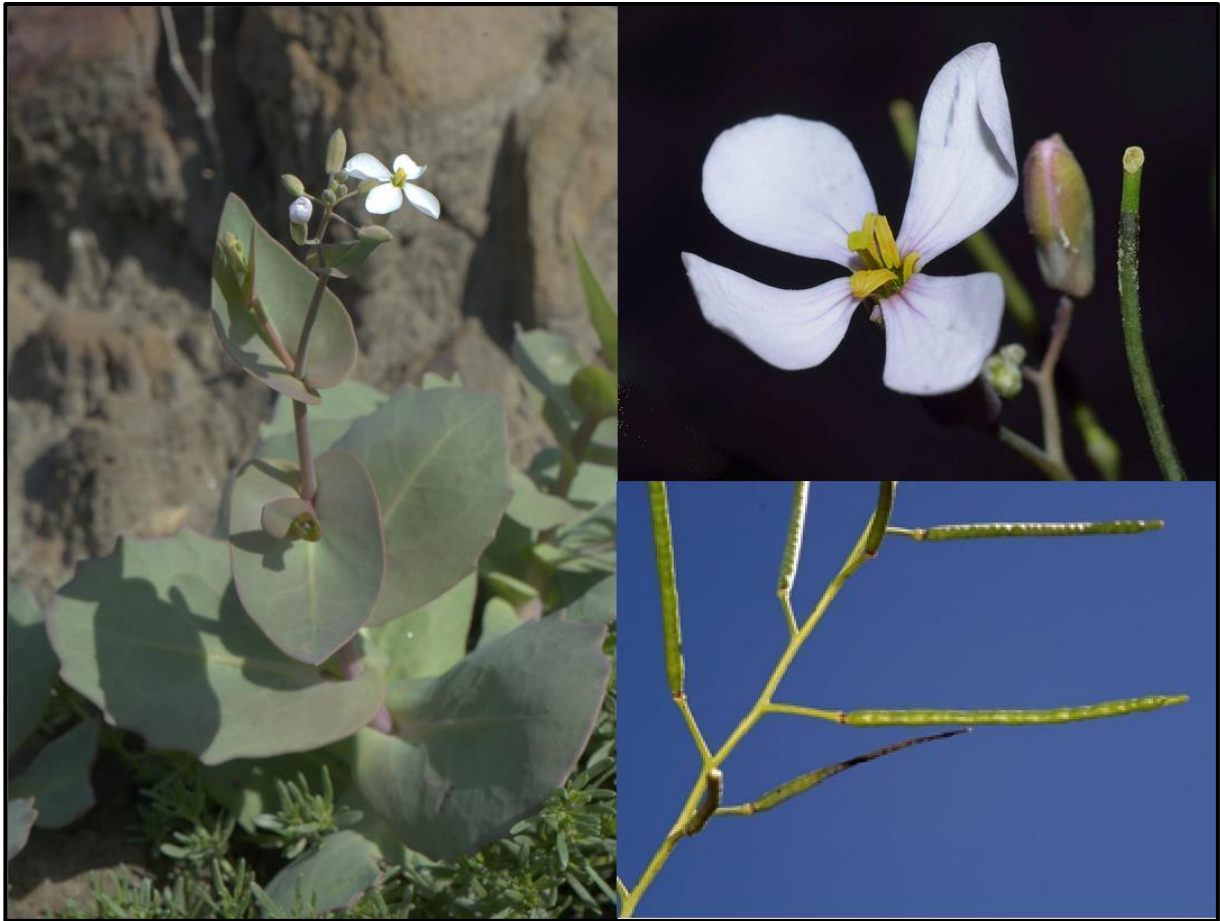


Figura 1. *Moricandia foetida*, porte, detalle de flor y frutos.

Flores en racimos, con sépalos obtusos, violáceos y pétalos (12 mm) violáceo-blanquecinos. Silicuas erecto patentes de 10-60 x 1,5-2 mm. Semillas uniseriadas, elipsoidales, de 1,5 mm, estrechamente aladas, de color marrón obscuro a negruzco (Sobrino, 1993).

1.3.2. Distribución y ecología: el desierto de Tabernas

El área de distribución atribuida a este taxon varía considerablemente en las distintas fuentes consultados, lo que pone de manifiesto la existencia de dificultades en su identificación y delimitación taxonómica, además de la existencia de posibles errores de diversa naturaleza. Según Vizoso (2009), que nos parece la más acertada, se restringe a los Campos de Tabernas y Sorbas, alcanzando Huércal

Efecto de la temperatura y la salinidad en la germinación de *Moricandia foetida*, ejemplo de adaptación a un desierto mediterráneo

de Almería y Cuevas de los Úbedas. Sin embargo, Sobrino (1993) aceptó su presencia de las provincias de Almería, Córdoba, Granada y Murcia. Por su parte, Anthos (2022) admite localidades en Granada y numerosas en el levante almeriense y Murcia. En el mapa de la figura 2 representamos las citas aceptadas por GBIF (2022), entre las cuales hemos destacado en color rojo las que nos parecen más coherentes.

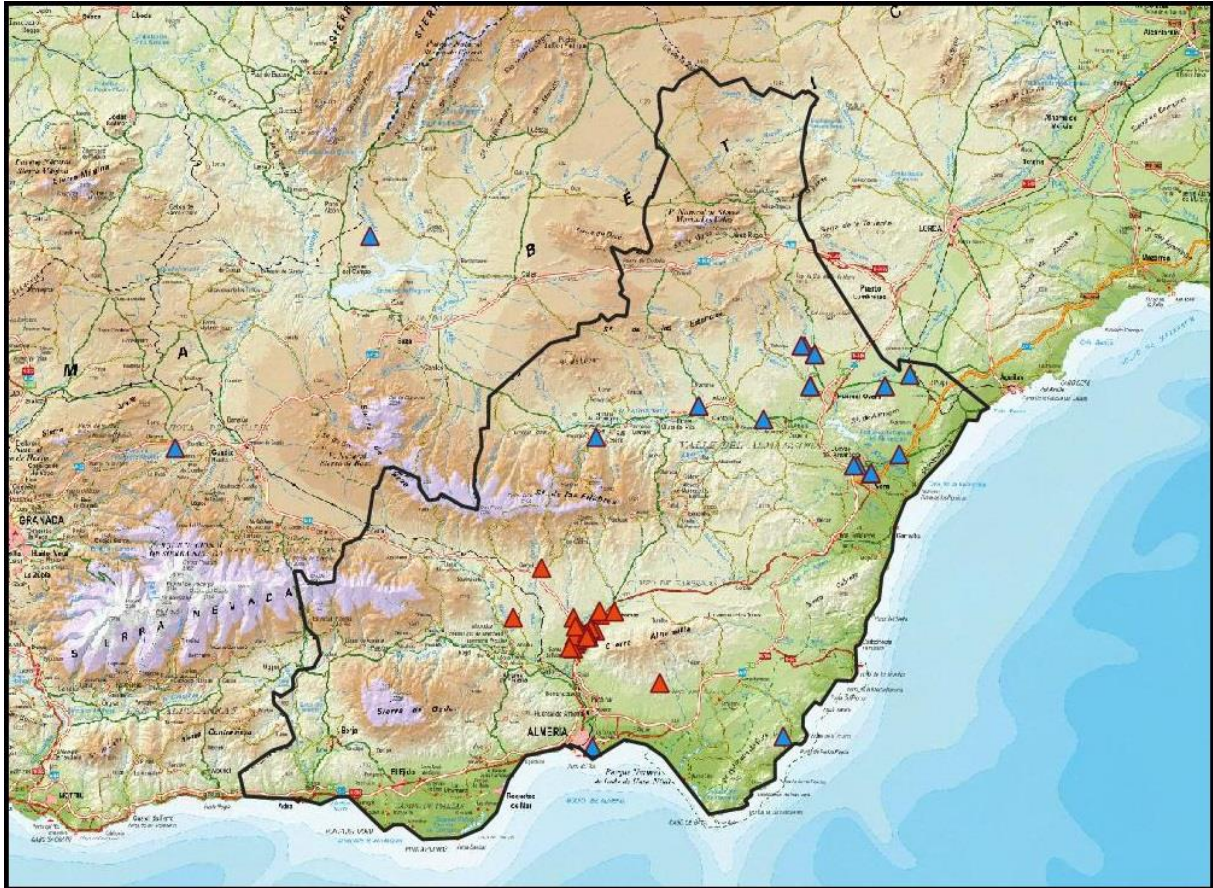


Figura 2. Mapa de distribución de *Moricandia foetida* según GBIF (2022). En rojo las localidades acordes con el área aceptada por Vizoso (2009). El resto en azul.

Los Campos de Tabernas, también conocidos en la actualidad como desierto de Tabernas, siguiendo la denominación que se le dio al espacio protegido “Paraje Natural del Desierto de Tabernas”, ocupan geográficamente una posición central de la provincia de Almería, limitados al oeste por Sierra Nevada y Sierra de Gádor, al norte por Sierra de los Filabres y al este por Sierra Alhamilla. Se trata de una depresión intramontañosa que sufre un marcado fenómeno de sombra de lluvias. La otra gran peculiaridad de este enclave es su origen geológico. Se trata de una cuenca marina donde fueron sedimentando un conjunto de materiales miocenos (calizas, arcillas, margas, arenas y yesos) que se depositaron en un ambiente marino/lacustre, inicialmente abierto y después cerrado que acabó desecándose. Los materiales más antiguos tienen unos 10 millones de años y son sedimentos depositados en el lecho marino, procedentes del arrastre de los cursos fluviales colindantes.

Normalmente formaban abanicos donde alternan capas de margas y arena. Estas turbiditas, materiales blandos y en algunos de sus episodios cargados de sales, han sido labradas por la erosión hídrica, forjándose el típico paisaje en taludes y cárcavas conocido como “bad-lands”. Sobre ellas descansan con frecuencia estratos de otros tipos de rocas que se formaron por acumulación de precipitados salinos al desecarse la cuenca (evaporitas), entre los que destacan los yesos. La combinación de estos dos factores (escasez de precipitaciones y suelos ricos en sales) determina un paisaje de escasa cobertura vegetal que ha motivado la etiqueta de “desierto”.

En lo concerniente al clima, de tipo mediterráneo cálido, con temperatura media anual de 17,9°C, presentando temperaturas mínimas absolutas en invierno, en torno a los 0°C y máximas absolutas que superan los 40°C. Por otro lado, las precipitaciones tienen un valor total de 239 mm anuales de media, presentando gran oscilación inter e intraanual. Se presentan en forma de lluvias torrenciales ocasionales y numerosas lluvias débiles. La estación más lluviosa es el invierno, seguida del otoño, caracterizándose el verano por la escasez de precipitaciones. Los valores medios de humedad oscilan entre el 51-52 % en los meses cálidos y el 65-66% en los meses más fríos (Lázaro *et al.*, 2004).

Estas condiciones ecológicas tan adversas para el desarrollo vegetal explican la rareza y originalidad de su flora, entre la que encontramos endemismos exclusivos (*Euzomodendron bourgaeum*, *Limonium tabernense*), endemismos murciano-almerienses (*Anthyllis terniflora*, *Astragalus pauciflorus*, *Diploaxis crassifolia*, *Helianthemum almeriense*, *Launaea lanifera*, *Herniaria fontanesii* subsp. *almeriana*, *Anabasis hispanica*), endemismos de área más o menos amplia (*Satureja canescens*, *Teucrium capitatum* subsp. *gracillimum*, *Serratula leucantha*), así como numerosos iberonorteafricanismos y disyunciones saharo-arábigas e irano-turánicas (*Caralluma europaea*, *Cynomorium coccineum*, *Eryngium ilicifolium*, *Frankenia corymbosa*, *Periploca laevigata* subsp. *angustifolia*, *Pteranthus dichotomus*, *Ifloga spicata*, *Salsola genistoides*, *Thymus hyemalis*, *Ziziphus lotus*, etc).

Las poblaciones más típicas de *M. foetida* colonizan cárcavas y taludes muy inclinados (bad-lands), sobre materiales muy poco cementados (principalmente arcillas y limos), habitualmente ricos en sales. Presentan espectaculares desarrollos en las primaveras más lluviosas, mientras que, en los años más secos, sus poblaciones son exiguas (Figura 3).

1.3.3. Estrategias adaptativas

M. foetida se comporta como un terófito primocolonizador de taludes margosos salinos, un ambiente tan hostil que apenas tiene competidores. Para conseguir implantarse en este hábitat, probablemente juegue un papel decisivo la capacidad de sus semillas de desarrollar una capa mucilaginosa en condiciones de humedad (mixospermia), lo que permite su adhesión al suelo (Grubert, 1974; Gutterman & Shem-Tov, 1997). Además, se trata de un mecanismo eficaz de reducción de la dispersión secundaria por el viento o las lluvias y de la depredación por hormigas (García-Fayos, 2015). A su vez, la duración y grado de humectación de la semilla, junto con la temperatura del suelo, determinan el tiempo de germinación. No ocurre de forma inmediata ya que las semillas están sometidas a una latencia innata. La combinación de estas estrategias de vida contribuye a la colonización de su peculiar hábitat (Hensen, 1999a).



Figura 3. Taludes de Tabernas con poblaciones excepcionales de *M. foetida* en una primavera muy húmeda (abril 2010). Abajo y a la derecha, taludes similares en condiciones normales.

1.3.4. Grado de amenaza

Vizoso (2009) la considera como Vulnerable, sin embargo, no aparece en otros documentos de flora amenazada como Bañares *et al.* (2004), Cabezudo *et al.* (2005) o Moreno (2008). Probablemente debido a la problemática interpretación taxonómica de la especie, ya que su reducida área (endemicidad) la convierte automáticamente en una especie con un cierto grado de amenaza.

Algunos factores de amenaza para esta y otras especies de la zona son de origen antropogénico, como el aprovechamiento extractivo y minero, la construcción de infraestructuras, o el turismo, que conllevan un grave deterioro del medio.

Ciertas circunstancias climáticas y bióticas propias de la zona (precipitaciones esporádicas e imprevisibles, temperaturas extremas, vientos intensos, hormigas cosechadoras, paso de ganado) pueden suponer factores de amenaza para esta especie (Hensen, 1999a, b). Pero, sin duda, los factores

de origen antropogénico (actividades mineras, turismo, motociclismo, construcción de infraestructuras) suponen en la actualidad los auténticos riesgos para la conservación de la flora tabernense.

1.4. Fisiología

1.4.1. Germinación

Las semillas, una de las etapas del ciclo vital de las plantas superiores más resistentes a las condiciones ambientales extremas, pueden sobrevivir y conservar su capacidad de germinación durante muchos años, a la espera de unas condiciones adecuadas para iniciar la germinación (Gutterman, 2002). La germinación de semillas es la primera etapa crítica en la vida de las plantas, debe ocurrir bajo las condiciones óptimas, ya que provoca el paso de las semillas de la vida latente a la activa. Se trata de un proceso irreversible, determinante de si la planta continúa su desarrollo o muere. A menudo las semillas deben esperar largos periodos de tiempo, sobreviviendo bajo temperaturas muy altas, así como expuestas a elevadas concentraciones de salinidad, como las que se acumulan cerca de la superficie del suelo en los desiertos durante el verano caluroso y seco (Trabelsi & Kherraze, 2020).

La definición de germinación comprende una serie de acontecimientos que tiene su origen con la imbibición de la semilla y activación de varios procesos metabólicos (incremento de la actividad respiratoria y movilización de nutrientes). Tras esto, tiene lugar el alargamiento de la radícula, y, finalmente, la fragmentación de los tegumentos de la semilla. En el ámbito práctico, como el dado en el laboratorio, se puede definir como la rotura de tegumentos debida al alargamiento de la radícula (si carece de tegumentos, se trata del alargamiento apreciable de la radícula) (Bacchetta *et al.*, 2008).

Para que se produzca la germinación en laboratorio deben tenerse en cuenta el estado de la semilla (viva, madura y sin dormición, en este último caso debería establecerse un pretratamiento para eliminar las inhibiciones germinativas) y los factores ambientales (humedad, luz, temperatura y oxígeno).

La información sobre la germinación de esta especie es muy escasa, existiendo pocos estudios sobre ello. Los ensayos de Pardo (1996) determinaron que *M. foetida* germina bien a las temperaturas de 15, 20, 25 y 30 °C, obteniéndose porcentajes próximos al 100 % a la temperatura más alta ensayada, mientras que a 15 °C se obtuvo un valor muy bajo. Según esta fuente, presenta un periodo de latencia comprendido entre los 3 y 5 días y alcanza la capacidad germinativa máxima durante la primera semana.

1.4.2. Factores ambientales que afectan a la germinación

1.4.2.1. Humedad

Las semillas maduras de las plantas silvestres no germinan hasta que el tiempo es húmedo o lluvioso. La cantidad de agua que necesitan varía de una especie a otra, en cualquier caso, no debe superar un valor umbral que llevaría a la inhibición de la germinación, y a su vez, al estado de anoxia del embrión. Dependiendo de las especies, la germinación puede ocurrir o activarse una vez que la humedad ambiental se pone en contacto con las semillas, mientras que, en otras, solo ocurre cuando la semilla se encuentra completamente sumergida en agua. En el caso de que los tegumentos sean

impermeables al agua, la germinación ocurrirá cuando esta impermeabilidad desaparezca (Bacchetta *et al.*, 2008).

Para las plantas del desierto, el agua del suelo es una señal ambiental crucial que desencadena la germinación, pero las especies de ambientes áridos pueden germinar con potenciales osmóticos mucho más bajos que otras no adaptadas a estas circunstancias (Aljasmí *et al.* 2021).

La reducción en la imbibición de agua durante el proceso germinativo da lugar a desórdenes metabólicos, como la alteración de la actividad enzimática, que provoca una disminución en la hidrólisis y utilización de reservas como proteínas, lípidos y carbohidratos (Ahmed & Bano, 1992).

Para que las semillas vuelvan a un metabolismo activo es necesario que sus tejidos se rehidraten, permitiendo el movimiento de las sustancias del endospermo, que actúan como fuente de energía de la plántula hasta que posea capacidad fotosintética. En la mayoría de las semillas, un exceso de agua es desfavorable para la germinación ya que dificulta la llegada de oxígeno hasta el embrión. (Pérez García & Martínez-Laborde, 1994).

El agua llega al embrión a través de las paredes celulares de la cubierta seminal. La rehidratación de las semillas causa una rotura de tegumentos que permite el crecimiento de la radícula. Por lo general, el agua del suelo no puede ser empleada totalmente; está más o menos retenida por los coloides, dependiendo del tipo de suelo. La penetración del agua en la semilla tiene lugar a favor de un gradiente de potencial hídrico, ya que el de la semilla es muy bajo. Con el aumento de la presión osmótica del suelo, como puede ser la introducción de NaCl, se obstaculiza de forma considerable la germinación. Es por ello, que en los ensayos de germinación realizados en laboratorio debe emplearse agua destilada o desmineralizada, para conseguir condiciones reproducibles (Bacchetta *et al.*, 2008).

1.4.2.2. Temperatura

La temperatura es un factor decisivo en la germinación, ya que influye sobre los enzimas que regulan la velocidad de las reacciones bioquímicas en las semillas después de ser rehidratadas, además de que la actividad enzimática presenta máximos y mínimos de temperatura, existiendo una temperatura óptima. La temperatura óptima será aquella en la que se consigue el máximo porcentaje de germinación en el menor tiempo posible. Por debajo de la temperatura mínima la germinación no se produce y por encima de la máxima se anula el proceso. (Pérez García y Martínez-Laborde, 1994).

La temperatura es el principal factor ambiental responsable de los cambios en los estados de latencia de las semillas (Baskin & Baskin, 2014). La necesidad de la temperatura requerida para la iniciación del crecimiento del embrión es menor que para el crecimiento vegetativo de la planta. La mayoría de las semillas parecen germinar mejor a temperaturas comprendidas entre 15 y 20 °C (Pérez García & Martínez-Laborde, 1994).

Se trata de un parámetro que depende de cada especie, así como de su origen geográfico, por lo que pueden presentarse valores muy variables de temperaturas óptimas. Los resultados que se obtienen en el análisis de la germinación a temperatura constante y en un rango variable pueden ser muy distintos, tanto en la velocidad como en el número de semillas germinadas.

1.4.2.3. Oxígeno

La disponibilidad de oxígeno es indispensable para que ocurra la germinación, ya que el embrión necesita suficiente oxígeno para obtener energía y aumentar su actividad metabólica. La cantidad necesaria varía dependiendo de cada especie. Generalmente, las especies terrestres requieren mayores concentraciones de oxígeno que las acuáticas.

El oxígeno disuelto en el agua de inmersión debe poder llegar hasta el embrión para que ocurra la germinación. En algunas ocasiones los propios componentes de la cubierta seminal pueden reducir la capacidad de la difusión del oxígeno llegando a ser un obstáculo para la germinación (Pérez García y Martínez-Laborde, 1994).

Es un parámetro difícil de controlar en el laboratorio de un banco de germoplasma, ya que se necesitan instrumentos específicos y costosos. Sin embargo, para nuestras condiciones de laboratorio, no se trata de un factor crítico para los ensayos de germinación.

1.4.2.4. Luz

La luz facilita la germinación de muchas semillas, proceso denominado fotosensibilidad positiva. Por el contrario, hay semillas que germinan en condiciones de oscuridad, es lo que se denomina fotosensibilidad negativa. Hay semillas que germinan tanto a la luz como en la oscuridad.

El tiempo de disponibilidad de luz (fotoperiodo) y el tipo de luz son dos variables muy importantes en la germinación.

Los procesos biológicos y fisiológicos desencadenados por la acción de la luz están gobernados por un pigmento denominado fitocromo. Este pigmento está localizado, en las semillas, en el eje embrionario y concretamente, en la zona compuesta por el hipocotilo y la radícula. El sistema fotorreceptor puede adoptar dos estructuras dependiendo del tipo de luz percibida. Dichas estructuras permiten o inhiben la germinación. La activación del fitocromo ocurre siempre en semillas hidratadas, en semillas secas está de forma no activa. (Bacchetta *et al.*, 2008).

En algunas especies, la luz es el único factor que controla la germinación. Sin embargo, en otras especies, el control está también bajo la combinación de la salinidad y la temperatura. En condiciones salinas, la falta de luz puede inhibir parcial o totalmente la germinación de las semillas.

Por lo general, las cámaras de germinación utilizan lámparas fluorescentes que aportan gran cantidad de luz roja, pero poca de luz roja lejana (inhibitoria de la germinación).

1.4.2.5. Salinidad

La salinidad es otro factor condicionante de la germinación de las semillas. Las plantas que crecen en suelo salino están sujetas a un elevado riesgo de mortalidad causado por el estrés y otros factores abióticos asociados (Ungar, 1991). Por ello, existen diversas adaptaciones para tolerar altos niveles de salinidad: capacidad para germinar en condiciones de salinidad, capacidad mantenerse en el suelo tolerando estos niveles sin perder la viabilidad e incluso, capacidad para completar todo su ciclo de vida en un ambiente salino (Khan *et al.*, 2002)

La salinidad inhibe la germinación de las semillas de dos maneras: causando la inhibición completa, si la salinidad supera el límite de tolerancia de la especie, o retrasando el proceso

germinativo hasta que la concentración de sal en el suelo disminuya (Ungar, 1995). La germinación y el establecimiento de plántulas son las etapas más críticas en el ciclo biológico de las plantas, solo aquellas capaces de superar la primera fase pueden sobrevivir en territorios salinos. (Donohue *et al.*, 2010).

Por lo general, el porcentaje de germinación se ve reducido con el aumento de la salinidad. No obstante, la tolerancia a la salinidad varía con la especie y está influida por la combinación de diversos factores: temperatura, humedad y luz (Noe & Zedler, 2000; Baskin & Baskin, 2014). Los valores óptimos de estas variables determinan el momento de germinación (Naidoo & Naicker, 1992; Gutterman *et al.*, 1995).

1.5. Estrategia germinativa en ambientes áridos

1.5.1. Características de las plantas halófitas

Las plantas halófitas son aquellas capaces de crecer y reproducirse bajo considerables concentraciones salinas. Esto es posible gracias a mecanismos fisiológicos que permiten su adaptación en ambientes salinos. El principal de estos es el ajuste osmótico, que permite la tolerancia a la salinidad gracias a la absorción y compartimentación controlada de iones (Na^+ , K^+ y Cl^-) y la síntesis de compuestos orgánicos denominados “solutos compatibles”. A nivel celular, las H^+ - ATPasas de la membrana plasmática y el tonoplasto constituyen la fuerza motriz de protones transmembrana empleada por los transportadores secundarios (Flowers & Colmer, 2008).

Las halófitas se distribuyen en distintos hábitats salinos, las anuales y las hierbas perennes normalmente predominan en las regiones templadas, mientras que en las zonas subtropicales abundan los arbustos perennes.

Existen dos niveles de estrategia de supervivencia: el mantenimiento del ciclo de vida (referido a estrategias ecológicas) y el mantenimiento del linaje durante el tiempo evolutivo. En el primer nivel, las plantas anuales desarrollan mecanismos de latencia de las semillas, lo que les permite sobrevivir a inundaciones, sequías, salinidad y temperaturas extremas (Ungar, 1995). La latencia innata, forzada o inducida evita que la semilla se desarrolle si las condiciones son desfavorables para la supervivencia de la plántula (Khan & Ungar, 1996).

Las halófitas son aquellas plantas capaces de sobrevivir y completar su ciclo biológico soportando un cierto nivel de salinidad. Según Abrol *et al.* (1988) se consideran moderadamente halófilas las que sobreviven por encima de $8 \text{ dS}\cdot\text{m}^{-1}$ (88 mM) y fuertemente halófilas las que toleran más de $16 \text{ dS}\cdot\text{m}^{-1}$ (175 mM) de salinidad.

La mayoría de dicotiledóneas muestran un crecimiento óptimo bajo concentraciones de 50 a 250 mM de NaCl (Flowers *et al.*, 1986). Los datos de Yeo (1983) indican que estas pueden crecer a tasas semejantes a las glicófitas, aunque emplean la energía en la acumulación y compartimentación de los iones necesarios para el ajuste osmótico.

Entre las halófitas con mayor tolerancia a la salinidad destacan las especies *Suaeda aralocapsica* (Wang *et al.*, 2008) y *Limonium vulgare* (Woodell, 1985), que pueden soportar hasta 1,5 M de NaCl. Tan solo existen unas 50 halófitas capaces de germinar con una salinidad superior a la del agua de mar (500 a 600 mM). Las especies capaces de sobrevivir y reproducirse bajo condiciones de sal próximas o

mayores de 200 mM constituyen solo el 1 % de la flora mundial (Flowers & Colmer, 2008; Gul *et al.*, 2013). Gómez Mercado *et al.* (2014) encontraron poblaciones de *Arthrocnemum macrostachyum* y *Sarcocornia fruticosa* creciendo en suelos con concentraciones salinas de alrededor de 200 dS·m⁻¹ (2,1 M). Semillas de *Limonium tabernense* alcanzaron porcentajes de germinación superiores al 6% en una solución 400 mM (Delgado *et al.*, 2016).

Otro rasgo destacable de las semillas de estas plantas es su capacidad de recuperación, resultando viables después de haber sido inhibidas por la salinidad cuando en su entorno se vuelve escasamente o nada salino (Khan & Ungar, 1997; Delgado *et al.*, 2016).

1.5.1.1. Efectos de la salinidad

La germinación de halófitos, en general, disminuye con el aumento de la salinidad. La salinidad es un factor determinante para la germinación de las plantas halófilas, siendo el periodo más crítico en el ciclo de vida de los halófitos (Khan & Gulzar, 2003). La salinidad inhibe la germinación de las halófitas de dos maneras, causando una inhibición completa en los procesos de germinación más allá de los límites de tolerancia de la especie, o bien, retrasando la germinación de las semillas en salinidades que causan algo de estrés a las semillas, pero no impiden la germinación (Khan *et al.*, 2002).

En la germinación de semillas de especies distribuidas en regiones desérticas subtropicales, la carencia de agua conduce a una alta salinidad, que, junto con la alta temperatura, causa una elevada pérdida de viabilidad en las semillas. Las halófitas requieren de una cantidad crítica de humedad para su germinación. Dicho valor es variable según la especie y su hábitat: algunas plantas de ambientes áridos son capaces de germinar con potenciales osmóticos más bajos en comparación con especies de ambientes húmedos (Evans & Etherington, 1990; Allen *et al.*, 2000).

Los estudios de Demir y Ermis (2003) con plántulas de tomate demostraron que los iones Na⁺ y Cl⁻ absorbidos bajo estrés salino contribuyen al mantenimiento de un potencial hídrico más bajo, lo que conlleva un aumento en la absorción de agua. Estos efectos osmóticos negativos también fueron compensados en especies como el amaranto (Moosavi *et al.*, 2009), triticale (Yagmur & Kaydan, 2008) o pimienta (Demir & Mavi, 2008).

El crecimiento puede verse disminuido por niveles de salinidad superiores a los óptimos, lo que se debe a la reducción de la fijación de carbono, a cambios en la asignación de biomasa entre la raíz, el tallo y las hojas, lo que altera el equilibrio de la fotosíntesis y la respiración (Ball, 1988; Lovelock & Ball, 2002), a la caída en la turgencia (Clipson *et al.*, 1985; Rozema, 1991; Balnokin *et al.*, 2005) por las altas concentraciones de iones en el apoplasto (Harvey *et al.*, 1981; James *et al.*, 2006), o un cambio en la elasticidad de la pared celular (Touchette, 2006). Otra posibilidad se relaciona con el ajuste osmótico, por la incapacidad de acumular y distribuir suficientes nutrientes o sintetizar solutos orgánicos (Britto & Kronzucker, 2006) o las demandas energéticas de compartimentar iones (Yeo, 1983).

1.5.1.2. Efectos de la temperatura

Varios factores (agua, temperatura, luz), junto con la salinidad interactúan en la interfases del suelo, regulando la germinación de las semillas de los halófitos. Pueden incluso actuar conjuntamente con la variación estacional de la temperatura para determinar el patrón temporal de la germinación.

Efecto de la temperatura y la salinidad en la germinación de *Moricandia foetida*, ejemplo de adaptación a un desierto mediterráneo

La variación en la temperatura bajo condiciones salinas tiene efectos diferenciales en la germinación de las halófitas (El-Keblawy & Al-Rawai 2005) y esta variación podría tener distintos efectos en cada una de las regiones ecológicas del mundo.

La germinación de semillas tolerantes a potenciales osmóticos bajos también depende de la temperatura ambiental o de incubación (Zia & Khan, 2004; Rasool *et al.*, 2017; Rasheed *et al.*, 2019).

Diversos estudios en especies halófitas de desiertos cálidos subtropicales como *S. imbricata* (El-Keblawy *et al.*, 2007), *Haloxyton salicornicum* (El-Keblawy & Al-Shamsi, 2008), *Suaeda vermiculata* (El-Keblawy *et al.*, 2018) y *Salsola drummondii* (El-Keblawy *et al.*, 2020) han informado que, bajo condiciones salinas, se obtienen mejores resultados de germinación con temperaturas menores. Los estudios de *P. pallida* (Aljasmi *et al.*, 2021) indican la capacidad de emergencia de las plántulas para germinar en aquellos años en los que las precipitaciones ocurren tempranamente, cuando las temperaturas son bajas o moderadas. No obstante, la germinación varía con diversos valores de temperaturas según las especies.

La mejor germinación en condiciones de altas temperaturas está relacionada con procesos ecofisiológicos como el aumento de la permeabilidad de membrana, la actividad de proteínas de membranas y enzimas de citosol (Bewley & Black, 1994).

La germinación de especies halófitas se ve afectadas por la interacción de la temperatura y salinidad. Cada especie tiene un rango óptimo de temperatura, y cualquier aumento o disminución puede inhibir el proceso germinativo. Dicha inhibición se ve aumentada progresivamente con el incremento de la salinidad.

En muchos casos, la germinación de halófitas se produce después de grandes lluvias, que llevan consigo la disminución de la temperatura y la salinidad del suelo (Gul *et al.*, 2013).

2. Objetivos

Este trabajo se propone como objetivo general determinar cómo afecta la salinidad y la temperatura a la germinación de las semillas de una planta endémica del desierto de Tabernas: *M. foetida*.

En los hábitats naturales áridos, las plantas están sometidas a condiciones ambientales estresantes y heterogéneas, como las altas temperaturas, la salinidad y la sequía. Es interesante estudiar cómo las plantas autóctonas y endémicas responden a estos factores en la fase de germinación para entender las estrategias de adaptación al entorno desértico.

Para la consecución de dichos objetivos generales se plantearon los siguientes objetivos específicos:

1. Determinar la temperatura óptima para la germinación de las semillas de *M. foetida*.
2. Determinar el rango de tolerancia a la sal de este endemismo.
3. Evaluar el grado de tolerancia al estrés salino y al estrés térmico durante la germinación de las semillas. Estimar el grado de repercusión de los dos parámetros (salinidad y temperatura) en cada uno de los índices fisiológicos que estiman el éxito en la germinación.

El impacto ambiental del cambio climático supondrá aumentos de las temperaturas y sequías frecuentes, que traerá consigo excesos de salinidad en los suelos. Estos sucesos afectarán a la productividad mundial de la tierra (Ouhamdouch & Bahir, 2017) y podrían provocar la pérdida de tierras de cultivo irrigadas (Haj-Amor *et al.*, 2020). Es por ello indispensable implementar y desarrollar cultivos no convencionales adaptados a suelos salinos y *M. foetida* podría ser una opción en la restauración de suelos, ya que, como se ha comprobado, en condiciones favorables es capaz de germinar soportando una elevada cantidad de sal.

3. Material y métodos

3.1. Material vegetal

Como material vegetal se recolectaron silicuas de *M. foetida* en el Paraje Natural Desierto de Tabernas durante la primavera de 2021.

3.2. Extracción de semillas

Los frutos se dejaron secar en el laboratorio durante el tiempo necesario para que se deshidrataran y se abrieran de forma más o menos espontánea, facilitando la extracción.

Para extraer y limpiar las semillas se emplearon los siguientes materiales: lancetas, pinzas, colador y recipiente de almacenamiento.

Las silicuas se dejaron secar en bandejas de papel de filtro con el fin de lograr su apertura y con ello la caída de las semillas. En cuanto a las silicuas no abiertas, se empleó la lanceta para hacer una hendidura en un extremo, a partir del cual se separaron las valvas, usando las pinzas o manual y cuidadosamente. Las semillas fueron retiradas y depositadas en un recipiente donde se almacenaron. Debido a su pequeño tamaño y peso, fue inevitable la caída de algunas semillas sobre la bandeja, por ello, fue necesario trasladar estas semillas a un colador para eliminar otros restos vegetales. Las semillas obtenidas se dispusieron en un recipiente de almacenamiento que fue introducido en una cámara frigorífica a una temperatura aproximada de 8 °C para su adecuada conservación, evitando así la proliferación de microorganismos que pudieran poner en juego la conservación y viabilidad de las semillas.

3.3. Ensayos de germinación

El material necesario para los ensayos de germinación es el siguiente:

- NaCl concentrado
- Balanza
- Matrices
- Agua destilada esterilizada
- Lejía
- Frascos esterilizados para las soluciones
- Vasos de precipitado
- Placas de Petri de 90 mm de diámetro esterilizadas
- Discos de papel de filtro esterilizados (90 mm de diámetro)
- Pinzas
- Lancetas
- Pipetas
- Portaobjetos
- Mechero
- Lupa binocular
- Autoclave
- Cámara de refrigeración

El material fue esterilizado en autoclave antes de su uso, para evitar posibles contaminaciones de hongos (agua, frascos, discos de papel de filtro, pinzas, lancetas y pipetas).

3.3.1. Montaje de los ensayos

3.3.1.1. Preparación de las soluciones salinas

Como fuente de salinidad utilizamos NaCl por ser Cl^- y el Na^+ los iones más comunes y abundantes en los suelos salinos y, además, probablemente se trata de los más nocivos para la germinación.

Para nuestro estudio empleamos tratamientos con distintas concentraciones de sal: 0 mM, 25 mM, 50 mM, 100 mM y 150 mM.

Para el tratamiento testigo o control (0 mM de NaCl), se emplea agua destilada esterilizada. Sin embargo, para el resto de tratamientos se prepararon soluciones de 25, 50, 100 y 150 mM de NaCl en matraces de 250 ml de capacidad, siendo el procedimiento para su preparación el siguiente:

- Solución 25 mM de NaCl: Se pesan, con ayuda de una balanza de precisión 0,3652 g de NaCl, se vierte en el interior del matraz y enrasamos con agua destilada esterilizada hasta 250 ml
- Solución 50 mM de NaCl: Se pesan, con ayuda de una balanza de precisión 0,7305 g de NaCl, se vierte en el interior del matraz y enrasamos con agua destilada esterilizada hasta 250 ml
- Solución 100 mM de NaCl: Se pesan, con ayuda de una balanza de precisión 1,461 g de NaCl, se vierte en el interior del matraz y enrasamos con agua destilada esterilizada hasta 250 ml
- Solución 150 mM de NaCl: Se pesan, con ayuda de una balanza de precisión 2,191 g de NaCl, se vierte en el interior del matraz y enrasamos con agua destilada esterilizada hasta 250 ml

Las soluciones preparadas fueron trasladadas a frascos esterilizados donde se almacenaron y utilizaron en los diversos tratamientos salinos.

3.3.1.2. Esterilización

Antes de realizar la siembra en placa de las semillas, fue necesario llevar a cabo un proceso de esterilización. Para ello, se utilizó una solución de agua y lejía a partes iguales, adicionando 20 mL de cada una a un vaso de precipitados, donde se sumergieron completamente las semillas durante 10 minutos. Tras esto, se eliminó la solución haciendo pasar el contenido del vaso por un colador, las semillas retenidas se lavaron con abundante agua destilada esterilizada y, posteriormente se depositaron en otro vaso con agua destilada estéril, se dejó actuar durante 5 minutos con el fin de eliminar restos de lejía. Una vez transcurrido este tiempo se realizó un último lavado con agua destilada esterilizada y se dejaron las semillas en una placa de Petri cerca de la llama del mechero.

En este proceso ha de tenerse en cuenta que las semillas lavadas no podrán volver a almacenarse, ya que al entrar en contacto con medio húmedo se produce mucílago, esta capa gelatinosa hace que las semillas se compacten unas con otras y sea difícil su separación. Por ello, se lavó aproximadamente el número de semillas que vamos a utilizar, 500 para cada tratamiento.

3.3.1.3. Siembra

Se realizaron 4 ensayos a distintas temperaturas, para cada uno se empleó un total de 20 placas de Petri, ya que cada tratamiento salino consta de 4 repeticiones. En cada placa se sembraron 25

Efecto de la temperatura y la salinidad en la germinación de *Moricandia foetida*, ejemplo de adaptación a un desierto mediterráneo

semillas, por lo que se necesitó un total de 500 semillas para cada ensayo. Tras acabar cada uno de estos, se realizó un ensayo de recuperación, que requirió la misma cantidad de discos y placas.

El primer paso en la siembra fue colocar un disco de papel de filtro esterilizado en cada placa, para ello, fue importante hacerlo cerca de la llama del mechero y empleando las pinzas. Después, se añadieron 5 ml de cada solución a las 4 placas correspondientes al mismo tratamiento. Fue necesario numerar cada placa, así como indicar la concentración salina.

Posteriormente se colocaron las semillas previamente lavadas, empleando de nuevo las pinzas, pasándolas por la llama y trabajando con la placa próxima a ésta, para evitar cualquier tipo de contaminación. Las semillas se alinearon en 5 filas de 5 semillas cada una (25), separadas entre sí para facilitar el posterior recuento y retirada de semillas germinadas (Figura 4).

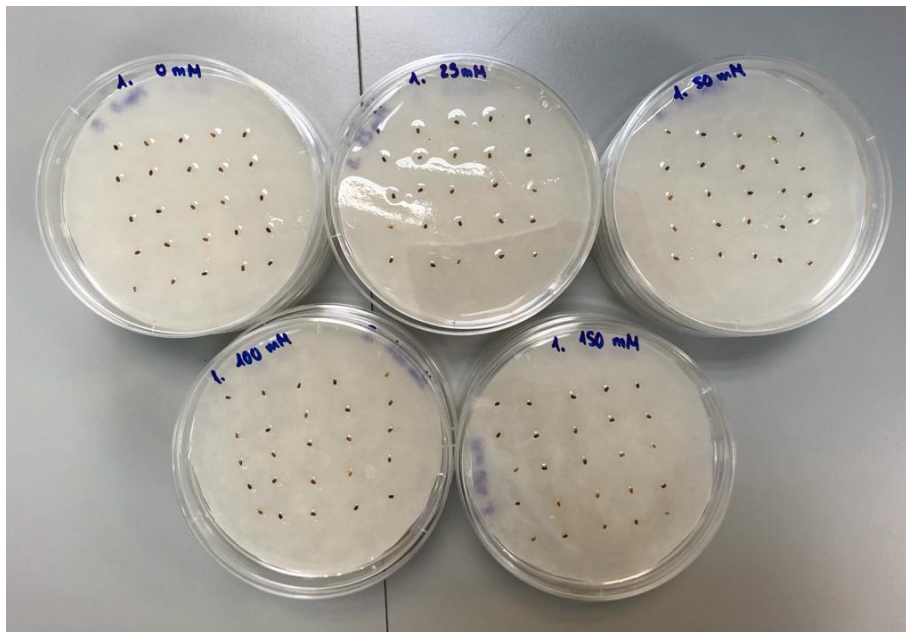


Figura 4. Placas sembradas con semillas de *M. foetida* bajo distintas concentraciones de sal.

3.3.1.4. Incubación

Una vez realizada la siembra, se llevaron las placas a la cámara de germinación Hotcold-GL de SELECTA. Esta fue programada con unas condiciones de fotoperíodo de 14/10h (horas de luz y oscuridad, respectivamente) y contaba con iluminación interior mediante lámparas fluorescentes ($25 \mu\text{mol/m}^2 \text{ s}^{-1}$, 400-700 nm), sin humedad relativa. Para cada ensayo se ajustó la temperatura según los periodos de luz/oscuridad, correspondientes.

3.3.2. Diseño experimental

Para examinar el efecto de la temperatura y salinidad en la germinación de las semillas, se montaron cuatro ensayos con diferentes valores. Como se ha indicado anteriormente, se evaluaron unas concentraciones salinas de 0, 25, 50, 100 y 150 mM. En cuanto a las condiciones de temperatura, se programó la cámara de cultivo para los siguientes rangos de temperatura: 15/5°C, 20/10°C, 25/15°C

y 30/25°C. Siendo el primer valor de temperatura el correspondiente al periodo de iluminación (día) y el segundo al periodo de oscuridad (noche).

Estos rangos de salinidad y temperatura fueron escogidos por su semejanza a las condiciones ambientales de la zona en la que se distribuye nuestra planta. En cada ensayo se sembraron 4 placas de 25 semillas.

El experimento se mantuvo 24 días, observando y anotando las semillas germinadas en los días alternos. Se consideraron germinadas las semillas que presentaban una radícula emergida de más de 2 mm (El-Keblawy *et al.*, 2020).

3.3.3. Toma de datos

Una vez comenzado el ensayo, se comprobó el correcto funcionamiento de la cámara para cada experimento. En los días alternos, se comprobó la germinación en cada placa, anotando las semillas germinadas. Estas fueron sacadas de la placa (empleando las pinzas junto a la llama del mechero) para evitar la toma de agua, espacio o posibles inhibidores químicos o enzimáticos secretados por las semillas al germinar. Este proceso se realizó en el menor tiempo posible para evitar la alteración del ritmo circadiano de las semillas y la contaminación de las mismas.

3.3.4. Ensayos de recuperación

Para determinar si las distintas concentraciones de sal afectan a la viabilidad de las semillas de *M. foetida*, tras finalizar cada ensayo, es decir, el periodo de germinación, se llevó a cabo un nuevo ensayo de recuperación. Para ello, se prepararon y rotularon de nuevo 4 placas correspondientes a cada tratamiento salino realizado, se colocó el disco de papel de filtro esterilizado y se añadieron únicamente 5 ml de agua destilada esterilizada. Por último, se sembraron en una nueva placa aquellas semillas que no germinaron en los tratamientos salinos. Las placas se mantuvieron en la cámara de cultivo bajo las mismas condiciones de temperatura del ensayo de germinación.

Una vez puesto en marcha cada ensayo de recuperación, se tomó nota de la germinación de las semillas y se mantuvo el ensayo durante un total de 24 días. Se admitió la germinación de las semillas cuando emergió la radícula unos 2 mm.

3.3.5. Índices fisiológicos medidos

Para estimar el éxito de la germinación, se calcularon los siguientes índices fisiológicos:

3.3.5.1. Porcentaje de germinación

El porcentaje de germinación (FGP) fue calculado para cada réplica, se trata de la relación entre el número de semillas germinadas y el total de semillas multiplicado por 100 (Bacchetta *et al.*, 2008):

$$\text{FGP} = 100 \times \frac{\text{Número de semillas germinadas}}{\text{Número total de semillas}}$$

Se calcularon los porcentajes finales de cada ensayo y se realizó la media de las 4 repeticiones en las mismas condiciones de germinación.

3.3.4.2. Tiempo medio de germinación

El tiempo medio de germinación (MTG) es la relación entre el número de semillas germinadas cada día y el número total de semillas germinadas al final del ensayo (Bacchetta *et al.*, 2008):

$$MTG = \sum i(n_i \times d_i) / N$$

n_i : número de semillas germinadas en el día “d”

d_i : número de días desde el inicio del test de germinación

N : número total de semillas germinadas al final del ensayo

Cuando más bajo sea el valor de este parámetro (nº de días), más rápida habrá sido la germinación.

3.3.4.3. Velocidad de germinación

La velocidad de germinación (RG) Ha sido estimada mediante el índice modificado de Timson de velocidad de germinación (Khan & Ungar, 1997):

$$RG = \Sigma G / t$$

G : porcentaje de semillas germinadas en el intervalo de dos días

t : periodo total de germinación

El valor máximo de este índice es 50 (%/día). Cuanto mayor sea su valor, más rápida habrá sido la germinación.

3.3.4.4. Porcentaje de recuperación

El porcentaje de recuperación (RP) es la capacidad que presentan las semillas para recuperar su viabilidad al volver del ambiente salino a otro carente de salinidad.

$$RP = [(a-b)/(c-b)] \times 100$$

Donde:

a es el número total de semillas germinadas en la solución salina más aquellas que recuperaron la germinación en agua destilada;

b es el número total de semillas germinadas en la solución salina;

c es el número total de semillas puestas en germinación (Zia & Khan, 2004).

3.4. Representación gráfica y análisis estadístico de los resultados

Los datos fueron anotados en una hoja Excel, programa donde también se calcularon los parámetros y se realizaron los gráficos de los diversos tratamientos.

Los resultados de los índices FGP, MTG, RG y RP, no tienen una distribución normal (test de Kolmogorov-Smirnov), ni fueron normalizables mediante las transformaciones habituales, por lo que hubo que recurrir a una estadística no paramétrica. Concretamente, el efecto de la temperatura y la salinidad sobre los índices calculados se estimó mediante la prueba de Kruskal Wallis. Los resultados se representaron mediante diagramas de caja y bigotes y para las comparaciones por pares se utilizaron los valores de significación ajustada mediante la corrección de Bonferroni. En los gráficos de barras, las comparaciones por pares de temperatura para cada tratamiento salino se sometieron al test U de Mann-Whitney. Estos análisis se hicieron mediante el programa IBM SPSS Statistics 27.

4. Resultados

4.1. Porcentaje final de germinación

La figura 5 muestra el resultado de los ensayos de germinación de las semillas de *M. foetida* expresados en porcentaje. El porcentaje más alto de germinación (81 %) se alcanzó en la serie control y a la temperatura más alta (30-20 °C), lo que pone de manifiesto que, en ausencia de salinidad, el aumento de temperatura beneficia la germinación. Pero en presencia de salinidad la tendencia se invierte, y no solo disminuye la germinación al aumentar la salinidad dentro de cada tratamiento térmico, sino que, a mayor temperatura, para el mismo tratamiento salino, la germinación disminuye.

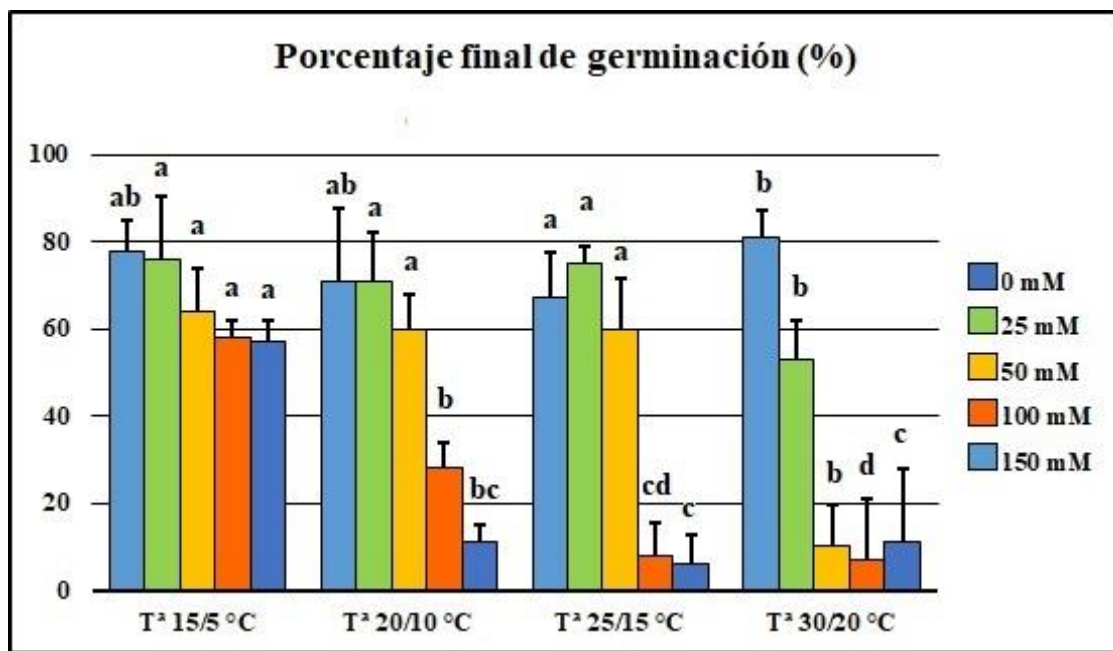


Figura 5. Diagrama de barras en el que se representa el porcentaje final de germinación (%) de las semillas de *M. foetida* para cuatro tratamientos térmicos. Se representa la serie control (0 mM) frente a cuatro tratamientos salinos (25 mM, 50 mM, 100 mM y 150 mM). Con letras iguales aquellos pares para los que no se ha encontrado diferencia significativa (test U de Mann-Whitney) en cada tratamiento salino. Las barras de error representan la desviación estándar. n = 4

La mejor germinación bajo condiciones salinas se apreció en el rango de temperaturas más bajo (15/5°C), donde todos los tratamientos salinos superaron el 50% de germinación final.

Para determinar si los distintos tratamientos térmicos y salinos tuvieron efecto sobre la germinación, se realizó un análisis mediante el test H de Kruskal-Wallis. Los resultados de esta prueba indican que hay diferencia significativa en la variable FGP para los factores temperatura y salinidad. El rango de temperatura de 15/5°C presentó los valores de FGP más altos y agrupados en el rango 50-80%, mientras que los demás ensayos muestran valores más ampliamente distribuidos. Por otra parte, los valores de FGP agrupados por salinidades, tienden a decrecer y a resultar tanto más dispersos cuanto más alta es la salinidad (Figura 6).

Efecto de la temperatura y la salinidad en la germinación de *Moricandia foetida*, ejemplo de adaptación a un desierto mediterráneo

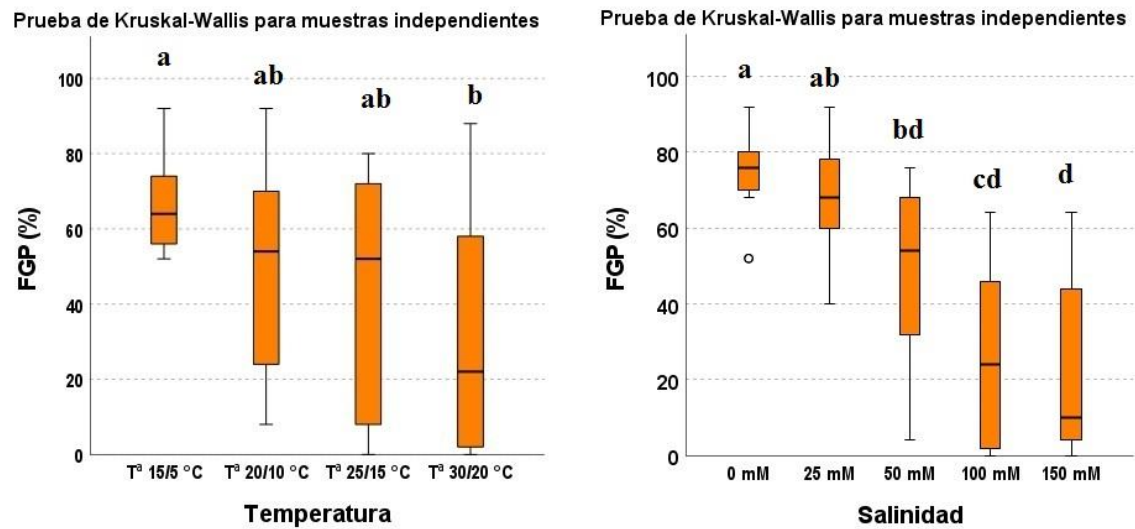


Figura 6. Diagrama de caja y bigotes en el que se representa la distribución de los valores de FGP (%) de las semillas de *M. foetida* en función de los rangos de temperatura y concentraciones salinas. La línea interior de la caja representa la mediana. La longitud de la caja es el rango intercuartílico (IQR). Asterisco (*): valores extremos, más de 3 IQR desde el final de la caja. Valores atípicos (°): 1,5 a 3 IQR. Se señalan con la misma letra los pares que no presentan diferencia significativa ($p < 0,05$) utilizando los valores de significación ajustada mediante la corrección de Bonferroni.

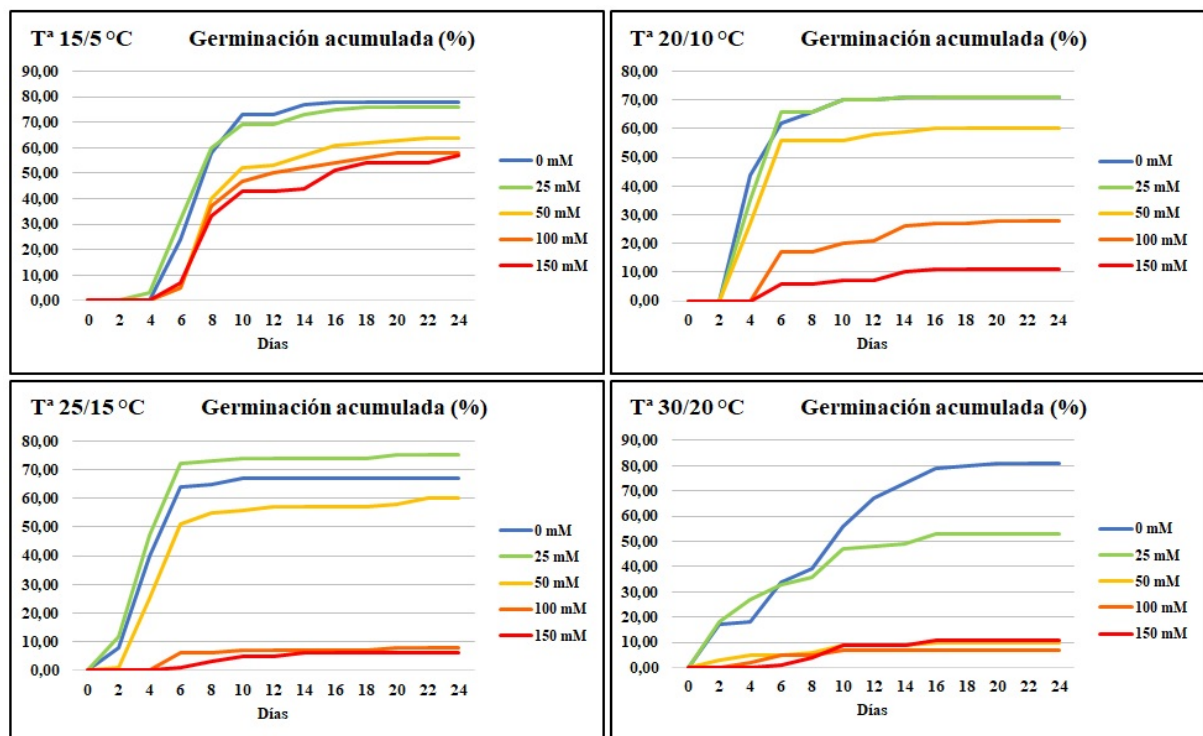


Figura 7. Porcentaje de germinación acumulada de las semillas de *M. foetida* a lo largo del tiempo para diferentes temperaturas y tratamientos salinos.

4.1.1. Germinación acumulada

La representación gráfica del porcentaje de germinación acumulada permite ver la evolución a lo largo del tiempo y estimar así el efecto de los distintos tratamientos térmicos y salinos (Figura 7).

En todos los casos, la germinación se produce primero en las semillas que no están sometidas a salinidad, alcanzando estas su máximo porcentaje de germinación a los pocos días, al igual que les ocurre a los tratamientos de 25 y 50 mM, exceptuando el máximo rango de temperaturas. A la temperatura más alta, incluso el tratamiento control se retrasa considerablemente, aunque al final se obtengan resultados finales similares a los de las otras temperaturas.

En general, esta representación gráfica de los resultados nos permite ver que la temperatura retarda la germinación, sin disminuirla severamente, mientras que la salinidad reduce el porcentaje de germinación, con un efecto que se ve drásticamente incrementado a partir de la salinidad 100 mM.

4.2. Tiempo medio de germinación

El tiempo medio de germinación de las semillas de *M. foetida* osciló generalmente entre 4 y 10 días, presentándose mayores tiempos en las temperaturas más bajas. El gráfico de la figura 8 muestra los resultados de la variable MTG (tiempo medio de germinación). En él podemos apreciar una clara tendencia a la disminución conforme lo hace la temperatura (las semillas germinan antes cuando aumenta la temperatura). De hecho, el resultado del test H de Kruskal-Wallis indica que hay diferencia significativa ($p < 0,05$) de esta variable para los distintos tratamientos térmicos.

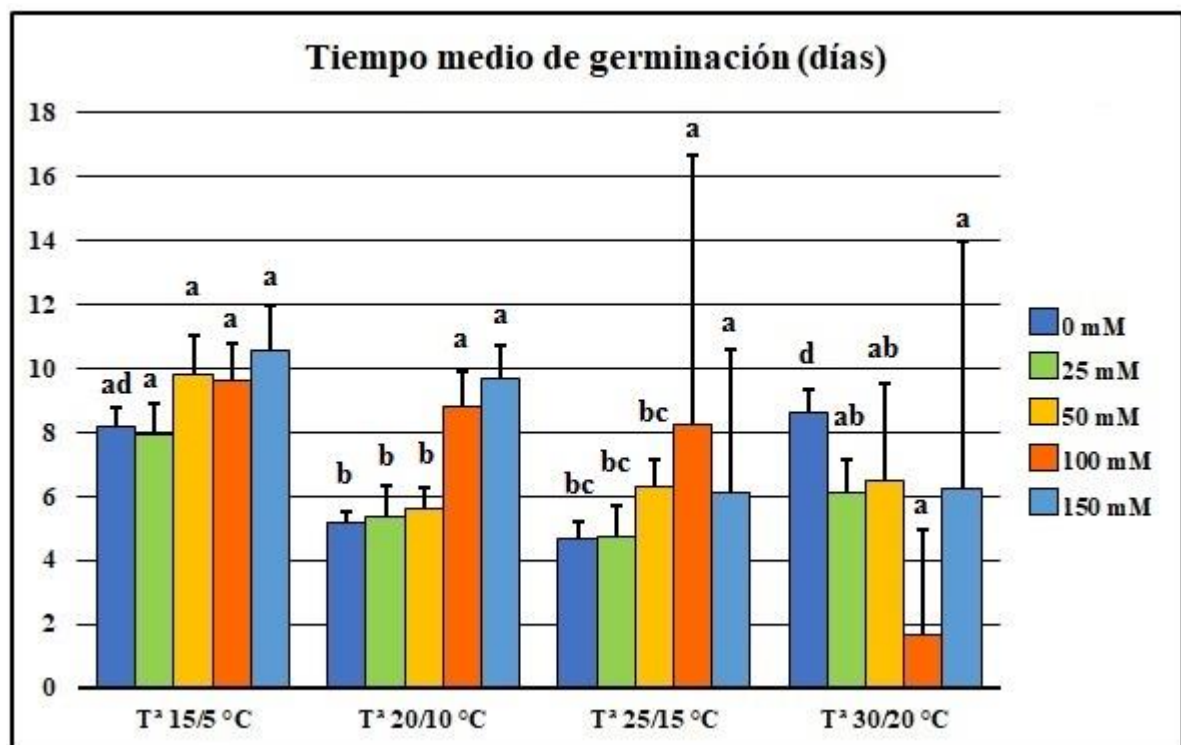


Figura 8. Diagrama de barras en el que se representa el Tiempo medio de germinación (días) de las semillas de *M. foetida* para cuatro tratamientos térmicos. Se representa la serie control (0 mM) frente a cuatro tratamientos salinos (25 mM, 50 mM, 100 mM y 150 mM). Con letras iguales aquellos pares para los que no se ha encontrado diferencia significativa (test U de Mann-Whitney) en cada tratamiento salino. Las barras de error representan la desviación estándar. $n = 4$

Pero dentro de cada tratamiento térmico, MTG tiende a aumentar con la salinidad, por tanto, podemos decir que la salinidad tiende a retrasar la germinación de las semillas de *M. foetida*. En este caso, no se encontró diferencia significativa entre tratamientos salinos (test H de Kruskal-Wallis) (Figura 9).

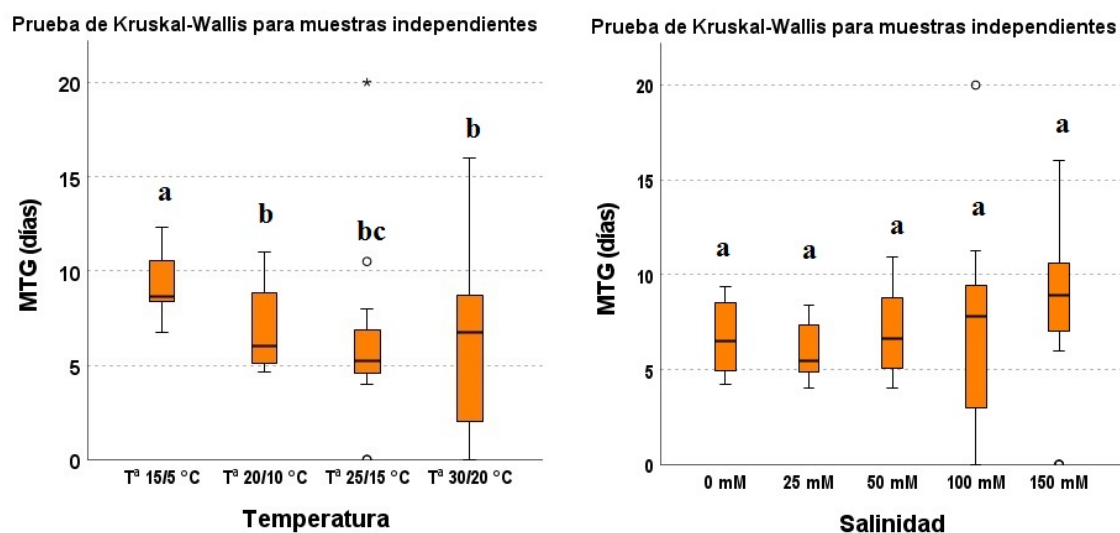


Figura 9. Diagrama de caja y bigotes en el que se representa la distribución de los valores del Tiempo medio de germinación (días) de las semillas de *M. foetida* en función de los rangos de temperatura y concentraciones salinas. La línea interior de la caja representa la mediana. La longitud de la caja es el rango intercuartílico (IQR). Asterisco (*): valores extremos, más de 3 IQR desde el final de la caja. Valores atípicos (°): 1,5 a 3 IQR. Se señalan con la misma letra los pares que no presentan diferencia significativa ($p < 0,05$) utilizando los valores de significación ajustada mediante la corrección de Bonferroni.

4.3. Velocidad de germinación

La velocidad de germinación (RG) de *M. foetida* sufre una disminución con el aumento de la temperatura (figura 10), siendo el %/día mayor en el rango de temperaturas más frío. Los tratamientos con menor salinidad (0 mM, 25 mM y 50 mM), mantienen su velocidad de germinación hasta el valor de Tª 25/15°C, o incluso aumentan ligeramente (la velocidad más alta, 33,3 %/día, se alcanzó con el tratamiento 20/10 °C y 25 mM) y luego decrecen notablemente. El aumento de la salinidad provoca una disminución de RG, que se agudiza a partir del tratamiento 100 mM.

En este caso, tanto los tratamientos térmicos como los salinos tuvieron efecto significativo ($p < 0,05$) sobre la germinación según el test H de Kruskal-Wallis (Figura 11).

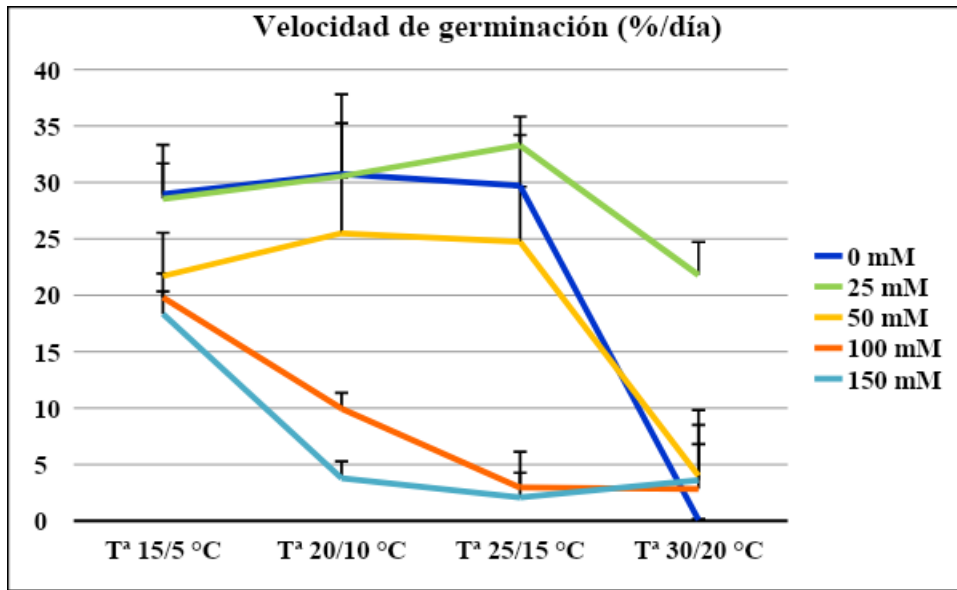


Figura 10. Representación gráfica (líneas) de la Velocidad de germinación (%/día) de las semillas de *M. foetida* para cuatro tratamientos térmicos. Se representa la serie control (0 mM) frente a cuatro tratamientos salinos (25 mM, 50 mM, 100 mM y 150 mM). Las barras de error representan la desviación estándar. n = 4

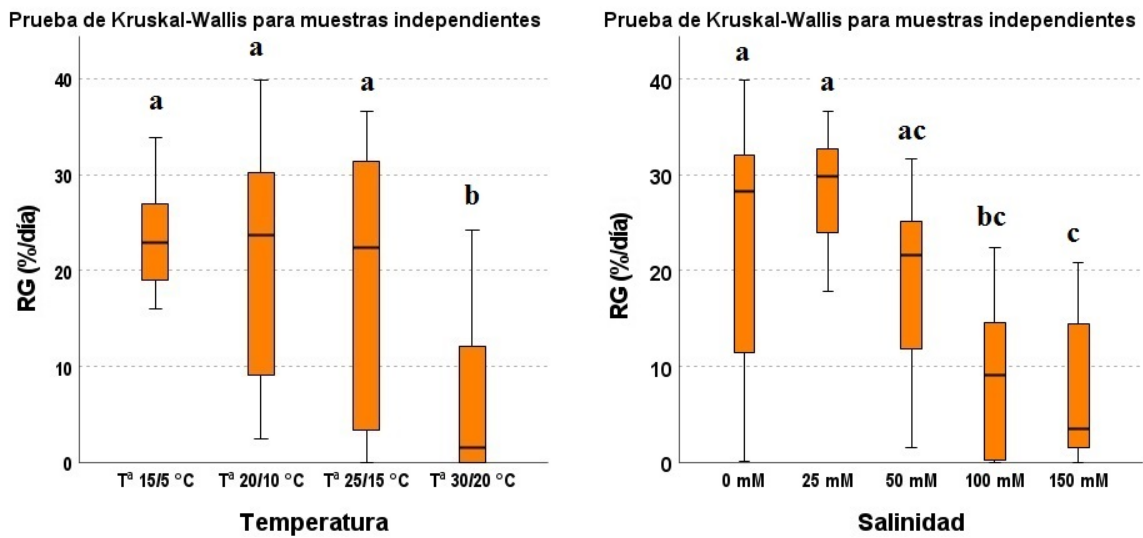


Figura 11. Diagrama de caja y bigotes en el que se representa la distribución de los valores de la Velocidad de germinación (%/día) de las semillas de *M. foetida* en función de los rangos de temperatura y concentraciones salinas. La línea interior de la caja representa la mediana. La longitud de la caja es el rango intercuartílico (IQR). Asterisco (*): valores extremos, más de 3 IQR desde el final de la caja. Valores atípicos (°): 1,5 a 3 IQR. Se señalan con la misma letra los pares que no presentan diferencia significativa ($p < 0,05$) utilizando los valores de significación ajustada mediante la corrección de Bonferroni.

4.4. Porcentaje de Recuperación

En la figura 12 representamos los resultados del porcentaje de germinación de las semillas de *M. foetida* tras transferirlas a un medio no salino inmediatamente después de haber estado expuestas durante 24 días a la salinidad (recuperación). El resultado óptimo (69,1 %) se obtuvo con la salinidad más baja y la temperatura más alta, poniendo de manifiesto que, a salinidades bajas (25 mM), la capacidad de recuperación aumenta con la temperatura. A salinidades más altas, esta tendencia está menos clara o puede incluso invertirse.

A baja temperatura (15/5 °C) observamos que la salinidad creciente favorece la recuperación alcanzando casi el 50 % de semillas recuperadas en una salinidad de 150 mM, mientras que en los demás tratamientos esta tendencia se invierte.

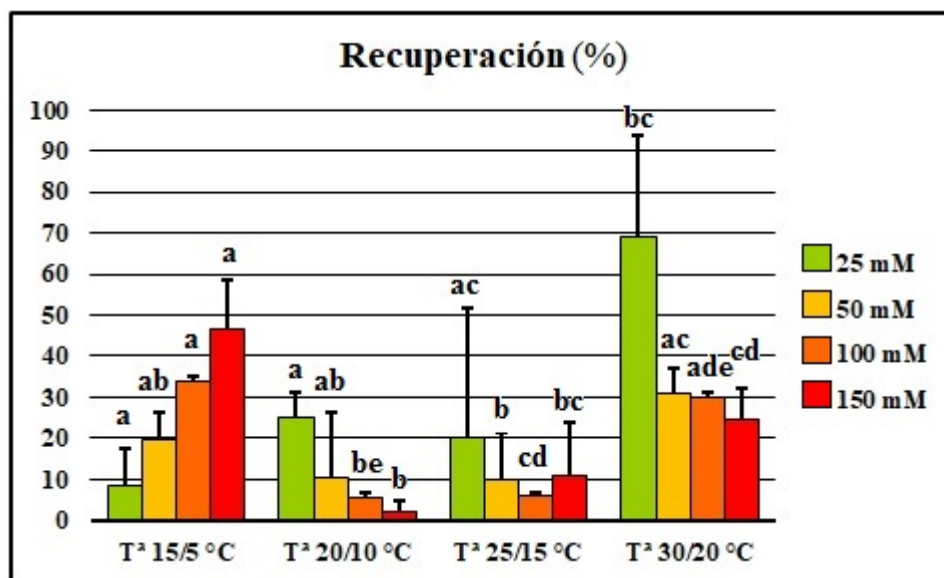


Figura 12. Diagrama de barras en el que se representa el Porcentaje de Recuperación (%) de las semillas de *M. foetida* para cuatro tratamientos térmicos y cuatro tratamientos salinos (25 mM, 50 mM, 100 mM y 150 Mm). Con letras iguales aquellos pares para los que no se ha encontrado diferencia significativa (test U de Mann-Whitney) en cada tratamiento salino. Las barras de error representan la desviación estándar. n = 4

Según los resultados del test H de Kruskal-Wallis, hay diferencia significativa entre los valores de los distintos tratamientos térmicos ($p < 0,05$), mientras que no hay un efecto significativo en los datos organizados por tratamientos salinos (figura 13).

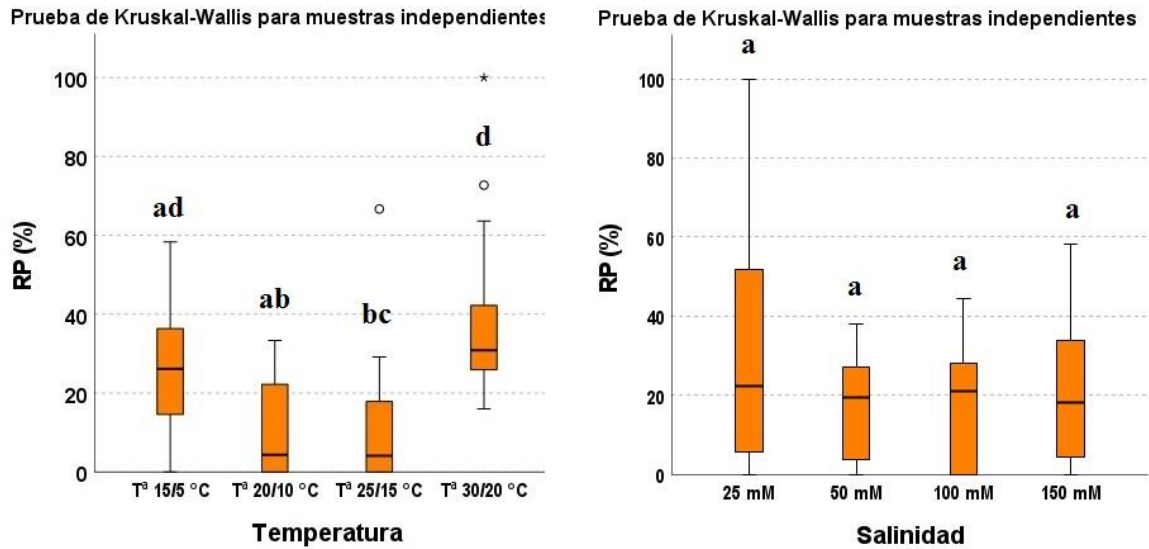


Figura 13. Diagrama de caja y bigotes en el que se representa la distribución de los valores del Porcentaje de Recuperación (%) de las semillas de *M. foetida* en función de los rangos de temperatura y concentraciones salinas. La línea interior de la caja representa la mediana. La longitud de la caja es el rango intercuartílico (IQR). Asterisco (*): valores extremos, más de 3 IQR desde el final de la caja. Valores atípicos (°): 1,5 a 3 IQR. Se señalan con la misma letra los pares que no presentan diferencia significativa ($p < 0,05$) utilizando los valores de significación ajustada mediante la corrección de Bonferroni.

5. Discusión

5.1. Porcentaje de germinación

El rango de temperatura más adecuado para la germinación de *M. foetida*, en ausencia de salinidad (0mM de NaCl) ocurre a una temperatura de 30/20°C, alcanzado más del 80% de semillas germinadas, al igual que observó Pardo (1996). Por tanto, en ausencia de salinidad, la temperatura favorece la germinación, al menos dentro del rango de temperaturas consideradas en nuestro ensayo. Este comportamiento es una estrategia típica de las plantas mediterráneas, cuyos porcentajes de germinación suelen aumentar con la temperatura hasta alcanzar un óptimo que suele oscilar entre 15 °C y 20 °C. Temperaturas más elevadas provocan un declive del éxito germinativo (Tlig *et al.*, 2008; Baskin & Baskin, 2014), pudiendo producirse incluso daños irreversibles (Gorai *et al.* 2006). En nuestro rango de ensayo no hemos alcanzado una temperatura que suponga una reducción de la germinación.

Los niveles de salinidad en el suelo se han revelado como una de las variables más importantes que influyen en la latencia de las semillas y la germinación de las plantas del desierto (Khan y Ungar 1996). En cuanto a los tratamientos salinos, nuestros resultados muestran una clara disminución del porcentaje de germinación de las semillas de *M. foetida* con el incremento de la salinidad, dándose valores muy bajos ante salinidades de 150 mM. Este efecto puede ser consecuencia directa de la toxicidad iónica (Song *et al.*, 2005; Rasool *et al.*, 2016) o consecuencia indirecta a través de la sequía fisiológica resultante de una menor disponibilidad de agua para las plantas, ya que las sales crean un alto potencial osmótico de la solución del suelo impidiendo la entrada de agua en las semillas (Aljasmí *et al.*, 2021). Para Khan *et al.* 2001, la reducción de la germinación inducida por la salinidad puede deberse además a interferencias con algún aspecto del metabolismo o alteración del equilibrio de los reguladores de crecimiento endógenos en las semillas.

La tolerancia de las semillas a potenciales osmóticos bajos es dependiente de la temperatura de incubación (Zia & Khan, 2004; Rasool *et al.*, 2017; Rasheed *et al.*, 2019). Como hemos comentado anteriormente, las concentraciones salinas mayores afectaron significativamente a la germinación final en los tratamientos de temperaturas más altas, mientras que, en el menor rango de temperatura (15/5°C) se obtuvieron los mejores resultados. Estos son resultados similares a los obtenidos en diferentes especies halófitas de desiertos, como *Salsola imbricata* (El-Keblawy *et al.*, 2007), *Limonium tabernese* (Delgado *et al.* 2016), *Suaeda vermiculata* (El Keblawy *et al.*, 2018), *Salsola drummondii* (El-Keblawy *et al.*, 2020) y *Salvia spinosa*, *Ochradenus arabicus* y *Ochradenus baccatus* (Al-Turki *et al.*, 2022). Por el contrario, los resultados obtenidos por Bhatt *et al.* (2020) demostraron que *Aeluropus lagopoides* germinó significativamente mejor a temperaturas más altas (35/25°C).

La capacidad de responder rápidamente a la lluvia después de la inactividad impuesta por la sequía anual predecible y por la salinidad es una clara estrategia adaptativa de las plantas que viven en un entorno desértico, que necesitan la humedad para apoyar el establecimiento y el crecimiento de las plántulas (Trabelsi & Kherraze, 2020). Pero las lluvias esporádicas de verano, a menudo ocasionadas por tormentas torrenciales podrían ser poco duraderas para asegurar el éxito de la germinación y ulterior desarrollo de las plántulas. Esta idea cobra fuerza en los desiertos mediterráneos, donde el periodo de lluvias coincide con las épocas frías, mientras que, en los desiertos tropicales, las lluvias acontecen en el periodo más cálido. Quizás por esto *M. foetida*, así como otras

especies de ambientes desérticos mediterráneos, se adaptaron a germinar preferentemente en épocas frías, en las cuales la humedad del suelo tras las lluvias puede ser más duradera, como consecuencia de la escasa evaporación. Esta combinación de factores suele ocurrir en Tabernas hacia el final del invierno o primavera temprana, típicamente durante los meses de marzo y abril.

5.2. Tiempo medio de germinación

La temperatura juega un papel importante en el tiempo de germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas en ambientes desérticos. La especie estudiada, *M. foetida*, germina mejor (%) a temperaturas bajas (15/5°C) pero no alcanzan su máxima germinación hasta el 9º día de incubación, sin embargo, las semillas germinadas a temperaturas medias (20/10 °C y 25/15°C) alcanzan el máximo de germinación al 4º día de incubación. Queda claro por tanto que la temperatura acorta el tiempo medio de la germinación (al menos hasta 25/15°C, observándose a 30/20 °C un cierto declive). Este comportamiento fue observado igualmente por Bhatt et al. (2020) en semillas de *Aeluropus lagopoides* recogidas en distintos hábitats desérticos y Delgado et al. (2016) en *Limonium tabernense*. Nuestros resultados son concordantes con lo observado por Pardo (1996) que interpretó estos días de retardo en la germinación como un periodo de latencia corto.

Se observa, en cambio, un aumento del tiempo medio de germinación conforme aumenta la salinidad, tendencia que de nuevo se invierte en el tratamiento térmico más alto (30/20 °C). Este efecto probablemente está relacionado con el retraso en la absorción de agua, esencial para la imbibición de las semillas y el inicio de la germinación. Sin embargo, estos resultados deben considerarse con cautela, debido a la disparidad obtenida en el tratamiento 30/20°C, sobre todo en concentraciones salinas de 0, 25 y 50 mM.

Una rápida germinación ante baja salinidad podría deberse a una adaptación para lograr el establecimiento de plántulas tras el periodo de lluvias como reportan los resultados de *Aeluropus lagopoides* (Gulzar & Khan, 2001) y *Phragmites australis* (Xianzhao et al., 2013). La acumulación de sustancias osmorreguladoras (prolina, betaína, polioles, azúcares solubles, almidón de semillas) puede reducir el potencial hídrico de las semillas y facilitar la germinación rápida en condiciones salinas (Song & Wang, 2015; Zhao et al., 2018).

5.3. Velocidad de germinación

La velocidad de germinación se ve afectada negativamente con el aumento de la temperatura, por lo que podemos afirmar que, en los meses más fríos, las semillas de *M. foetida* germinan más rápido que en verano. Por otra parte, la velocidad también se ve reducida con el aumento de la salinidad. El resultado de este índice refuerza la idea de la estrategia adaptativa de *M. foetida* para evitar la germinación en los breves episodios húmedos estivales.

Los estudios de Aljasmí et al. (2021) muestran el efecto de la temperatura en *Prosopis pallida*, un árbol exótico invasor de los desiertos subtropicales de Emiratos Árabes Unidos, con objeto de comprobar si esta especie resultaba económicamente viable y sostenible para producir biocombustible en suelos salinos, donde el cultivo de otras especies es difícil de llevar a cabo. Los resultados indicaron que la germinación fue en general más rápida a temperaturas bajas y moderadas, igual que en nuestra especie. Además, se comprobó que la respuesta de germinación a la salinidad dependía de la temperatura, particularmente en los valores de salinidad elevados.

5.4. Porcentaje de recuperación

En el tratamiento térmico óptimo (15/5°C) para el éxito germinativo de *M. foetida*, encontramos una tendencia clara al aumento de la recuperación conforme aumenta la cantidad de sal a la que habían estado expuestas las semillas. La capacidad de recuperación al transferir las semillas a agua destilada se explica con la rotura de la latencia a la que estaban sometidas las semillas en condiciones desfavorables. Este proceso reproduce los acontecimientos propios del invierno mediterráneo, estación durante la cual las lluvias diluyen la salinidad superficial del suelo, se rompe la latencia probablemente impuesta por la salinidad, se produce la imbibición y finalmente la germinación.

A temperaturas más elevadas el proceso se invierte y a mayor salinidad, menor recuperación, poniendo de manifiesto que la recuperación solo es interesante en condiciones de bajas temperaturas.

La rápida disminución en la germinación final en relación con el aumento de la salinidad está relacionada con el efecto que produce la salinidad, creando una latencia impuesta por la restricción osmótica de la absorción de agua; aunque hubo mortalidad, algunas semillas que permanecieron viables pudieron germinar después de transferirlas a agua destilada (0mM de NaCl). En los tratamientos térmicos elevados se obtuvo una baja recuperación de las semillas tratadas con mayor cantidad de NaCl, lo que puede deberse a la acumulación de iones en las células. En el trabajo de Aljasmí *et al.* (2021) se comprobó que pocas semillas de *P. pallida* pudieron recuperarse (4,2%). Estos autores atribuyeron la baja recuperación de NaCl a la acumulación de Na⁺ y Cl⁻ en las células, lo que puede haber contribuido a una pérdida de la función de la membrana que condujo a la muerte de los embriones, al igual que ocurre en semillas de *H. salicornicum* germinadas a salinidades muy altas (Bhatt *et al.*, 2021).

6. Conclusiones

1. El porcentaje más alto de germinación (81 %) se alcanzó en la serie control y a la temperatura más alta (30-20 °C), lo que pone de manifiesto que, en ausencia de salinidad, el aumento de temperatura beneficia la germinación.
2. La salinidad reduce el porcentaje de germinación, con un efecto que se ve drásticamente incrementado a partir del tratamiento 100 mM.
3. El tiempo medio de germinación de las semillas de *M. foetida* osciló generalmente entre 4 y 10 días, reduciéndose con la temperatura en el tratamiento control hasta 25/15 °C. A mayor temperatura (30/20 °C) la germinación se retrasa.
4. La salinidad tiende a aumentar el tiempo medio de la germinación de las semillas de *M. foetida*.
5. La velocidad más alta de germinación de *M. foetida* (33,3 %/día) se alcanzó con el tratamiento 20/10 °C y 25 mM. A mayor temperatura la velocidad decrece notablemente.
6. El aumento de la salinidad provoca una disminución de velocidad de germinación, que se agudiza a partir del tratamiento 100 mM.
7. En el tratamiento térmico óptimo para el éxito germinativo de *M. foetida* en condiciones salinas (15/5°C), la capacidad de recuperación aumenta conforme aumenta la cantidad de sal a la que habían estado expuestas las semillas. A temperaturas más elevadas el proceso se invierte y a mayor salinidad, menor recuperación.
8. Estas conclusiones en conjunto nos llevan a interpretar que *M. foetida* ha evolucionado para adaptarse a las condiciones propias de un desierto mediterráneo, germinando preferentemente al final del invierno, en condiciones de baja temperatura y humedad duradera, mientras que pasa la época estival (cálida y típicamente seca) en estado de latencia condicionada fundamentalmente por la salinidad.
9. Su perfecta adaptación a la vida en un desierto mediterráneo, sumada a su capacidad de colonización de laderas desnudas de fuerte inclinación, convierten a *M. foetida* en un excelente material autóctono para la regeneración inicial de taludes en este tipo de ambientes.

7. Bibliografía

- Abrol, I.P., Yadav, J.S.P., Massoud, F.I. 1988. Salt-affected soils and their management. FAO Soils Bulletin no. 39. FAO, Roma.
- Ahmed, J., Bano, M. 1992. The effect of sodium chloride on the physiology of cotyledons and mobilization of reserve food in *Cicer arietinum*. *Pakistan Journal of Botany* 24: 40-48.
- Aljasmí, M., El-Keblawy, A., Mosa, K. A. 2021. Abiotic factors controlling germination of the multipurpose invasive *Prosopis pallida*: Towards afforestation of salt-affected lands in the subtropical arid Arabian, desert. *Tropical Ecology* 62(1): 116-125.
- Al-Turki, T.A., Davy A.J., Al-Ammari B.S., Basahi, M. A. 2022. Seed germination characteristics of some medicinally important desert plants from the Arabian Peninsula. *Journal of Arid Environments* 198: 104689. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2021.104689>.
- Allen, P.S., Meyer, S.E., Khan, M.A. 2000. Hydrothermal time as a tool in comparative germination studies. In: Black, M; Bradford, K.J., Vázquez-Ramos, J., (eds). Seed biology: advances and applications. Proceedings of the Sixth International Workshop on Seeds. CABI, Wallingford 401-410. Merida, México.
- Anthos. 21/06/2022. Mapa de distribución de *Moricandia foetida* Bourt. ex Coss. CSIC. Madrid.
- Bacchetta, G., Bueno Sánchez, A., Fenu, G., Jiménez-Alfaro; B., Mattana, E., Piotta, B., Virevaire, M. (eds). 2008. Conservación ex situ de plantas silvestres. Ed. Jardín Botánico Atlántico, Principado de Asturias – La Caixa.
- Balnokin, Y.V., Kotov, A.A., Myasoedov, N.A., Khailova, G.F., Kurkova, E.B., Lun'kov, R.V., Kotova LM. 2005. Involvement of long-distance Na⁺ transport in maintaining water potential gradient in the medium-root-leaf system of a halophyte *Suaeda altissima*. *Russian Journal of Plant Physiology* 52: 489–496.
- Ball, M.C. 1988. Salinity tolerance in the mangroves *Aegiceras corniculatum* and *Avicennia marina*. I. Water use in relation to growth, carbon partitioning, and salt balance. *Functional Plant Biology* 15(3): 447-464.
- Bañares, A., Blanca, G., Güemes, J., Moreno, J.C., Ortiz, S. (eds). 2004. Atlas y Libro Rojo de la Flora Vascular Amenazada de España. Dirección General de Conservación de la Naturaleza. Madrid, 1.069 pp.
- Baskin, C.C., Baskin, J.M. 2014. Seeds: ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination. Academic Press 2. San Diego, USA.
- Bewley, J.D., Black, M. 1994. Seeds: germination, structure, and composition. In: Seeds: physiology of development and germination. *Plenum Press* 1-3. New York.
- Bhatt, A., Gairola, S., Carón, M.M., Santo, A., Murru, V., El-Keblawy, A., Mahmoud, T. 2020. Effects of light, temperature, salinity, and maternal hábitat on seed germination of *Aeluropus lagopoides* (Poaceae): an economically important halophyte of arid Arabian deserts. *Botany* 98(2): 117–125.
- Bolòs, A. 1948. El género *Moricandia* en la Península Ibérica. *Anales Jardín Botánico Madrid* 6(2): 451-461.
- Britto, D.T., Kronzucker, H.J. 2006. Futile cycling at the plasma membrane: a hallmark of low-affinity nutrient transport. *Trends in plant science* 11(11): 529-534.
- Cabezudo, B., Talavera S., Blanca G., Salazar C., Cueto M., Valdés B., Hernández-Bermejo J.E., Herrera C.M., Rodríguez-Hiraldo C., Navas D. 2005. Lista roja de la flora vascular de Andalucía. Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía, Sevilla.
- Clipson, N.J.W., Tomos, A.D., Flowers, T.J., Wyn Jones, R.G. 1985. Salt tolerance in the halophyte *Suaeda maritima* (L.) Dum. The maintenance of turgor pressure and water potential gradients in plants growing at different salinities. *Planta* 165: 392–396.
- Delgado, I.C., Giménez, E., Gómez Mercado Fr., Pedrosa, W. 2016. Influence of temperature and salinity on the germination of *Limonium tabernense* Erben from Tabernas Desert (Almería, SE Spain). *Flora* 218: 68-74
- Demir, I., Ermis, S. 2003 Effect of controlled hydration treatment on germination and seedling growth under salt stress during development in tomato seeds. *European Journal of Horticultural Science* 68 (2): 53–58.
- Demir, I., Mavi, K. 2008. Effect of salt and osmotic stresses on the germination of pepper seeds of diferent maturation stages. *Brazilian Archieves of Biology and Technology* 51:897-902.

- Donohue, K., Rubio de Casas, R., Burghardt, L., Kovach, K., Willis, C.G. 2010. Germination, postgermination adaptation, and species ecological ranges. *Annual Review of Ecology, Evolutionary biology and Systematics* 441:293–318.
- El-Keblawy, A., Al-Ansari, F., Hassan, N., Al-Shamsi, N. 2007 Salinity, temperature and light affect germination of *Salsola imbricata*. *Seed Science and Technology* 35:272-281.
- El-Keblawy, A., Al-Rawai, A. 2005. Effects of salinity, temperature and light on germination behaviour of the invasive *Prosopis juliflora*. *Journal of Arid Environment* 61: 555-565.
- El-Keblawy, A., Al-Shamsi, N. 2008. Salinity, temperature and light affect seed germination of *Haloxylon salicornicum*, a common perennial shrub of the Arabian deserts. *Seed Science and Technology*. 36(3): 679-688.
- El-Keblawy, A., Al-Shamsi, N., Mosa, K. 2018. Effect of maternal habitat, temperature and light on germination and salt tolerance of *Suaeda vermiculata*, a habitat-indifferent halophyte of arid Arabian deserts. *Seed Science Research* 28:140-147.
- El-Keblawy, A., Elnaggar, A., Tammam, A., Mosa, K.A. 2020. Seed provenance affects salt tolerance and germination response of the habitat-indifferent *Salsola drummondii* halophyte in the arid Arabian deserts. *Flora* 266: 151592. doi:10.1016/j.flora.2020.151592
- Evans, C.E., Etherington, J.R. 1990. The effect of soil water potential on seed germination of some British plants. *New Phytologist* 115: 539-548.
- Flowers, T.J., Colmer, T.D. 2008. Salinity tolerance in halophytes. *New Phytologist*: 945-963.
- Flowers, T.J., Hajibagheri, M.A., Clipson, N.J.W. 1986. Halophytes. *The Quarterly Review of Biology* 61: 313–337.
- García-Fayos, P. 2015. Secreción de mucílago en semillas de angiospermas de la flora de las comarcas de Albaracín y Gúdar-Javalambre (Teruel). *Revista del Instituto de Estudios Turolenses* 95(1): 217-238.
- GBIF.org. 21/06/2022. GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.z4hbe3>
- Gómez Mercado, F., del Moral Torres, F., Giménez Luque, E., López Carrique, E., Delgado Fernández, I.C., de Haro Lozano, S. 2014. Soil Requirements of Four Salt Tolerant Species in Two Saline Habitats. *Arid Land Research and Management* 28(4): 395-409.
- Gorai, M., Vadel, M. A., Neffati, M. 2006. Seed germination characteristics of *Phragmites communis*: Effects of temperature and salinity. *Belgian Journal of Botany* 139: 78-86.
- Grubert, M. 1974. Studies on the distribution of myxospermy among seeds and fruits of Angiospermae and its ecological importance. *Acta Biológica Venezuelica* 8: 315-551.
- Gul, B., Ansari, R., Flowers, T. J., Khan, M. A. 2013. Germination strategies of halophyte seeds under salinity. *Environmental and Experimental Botany* 92: 4-18.
- Gulzar, S., Khan, M A. 2001. Seed germination of a halophytic grass *Aeluropus lagopoides*. *Annals of Botany* 87(3): 319-324.
- Gutterman, Y., Kamenetsky, R., Van Rooyen, M. 1995. A comparative study of seed germination of two *Allium* species from different habitats in the Negev desert highlands. *Journal of Arid Environments* 29(3): 305-315.
- Gutterman, Y., Shem-Tov, S. 1997. The efficiency of the strategy of mucilaginous seeds of some common annuals of the Negev adhering to the soil crust to delay collection by ants. *Israel Journal of Plant Science* 45(4): 317-327.
- Gutterman, Y. 2002. Survival strategies of annual desert plants: Adaptations of desert organisms. Berlin: Springer.
- Haj-Amor, Z., Acharjee, T. K., Dhaouadi, L., Bouri, S. 2020. Impacts of climate change on irrigation water requirement of date palms under future salinity trend in coastal aquifer of Tunisian oasis. *Agricultural Water Management* 228: 105843.
- Harvey, D.M.R., Hall, J.L., Flowers, T.J., Kent, B. 1981. Quantitative ion localization within *Suaeda maritima* leaf mesophyll cells. *Planta* 151: 555–560.

Efecto de la temperatura y la salinidad en la germinación de *Moricandia foetida*, ejemplo de adaptación a un desierto mediterráneo

- Hensen, I. 1999a. Life strategies of semi-desert plants - mechanisms of dispersal and reproduction in the thermomediterranean shrubland community *Anabasio-Euzomodendretum bourgaeani*. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 57: 63-79.
- Hensen, I. 1999b. Life strategies in a semi-arid grassland community - mechanisms of dispersal and reproduction within *Lapiedro martinezii-Stipetum tenacissimae* (Southeastern Spain). *Feddes Repertorium* 110(3-4): 265-285.
- Heywood, V. 1964. *Moricandia* DC. In: Tutin, T.G., Heywood, V.H., Burgues, N.A., Valentine, D.H., Walters, S.M., Webb, D.A., editors. *Flora Europea*. 1: 334. Cambridge University Press Cambridge.
- James, J.J., Alder, N.N., Muhling, K.H., Lauchli, A.E., Shackel, K.A., Donovan, L.A., Richards, J.H., 2006. High apoplastic solute concentrations in leaves alter water relations of the halophytic shrub, *Sarcobatus vermiculatus*. *Journal of Experimental Botany* 57: 139-147.
- Jiménez, J.F., Sánchez-Gómez, P. 2012. Molecular taxonomy and genetic diversity of *Moricandia moricandioides* subsp. *pseudofoetida* compared to wild relatives. *Plant Biosystems* 146(1): 99-105.
- Khan, M.A., Gul, B., Weber, D.J. 2001. Germination of dimorphic seeds of *Suaeda moquinii* under high salinity stress. *Australian Journal of Botany* 49: 185-192.
- Khan, M.A., Gul, B., Weber, D.J. 2002. Seed germination in the Great Basin halophyte *Salsola iberica*. *Canadian Journal of Botany* 80(6): 650-655.
- Khan, M.A., Gulzar, S. 2003. Light, salinity and temperature effects on the seed germination of perennial grasses. *American Journal of Botany* 90(1): 131-134.
- Khan, M.A., Ungar, I.A. 1996. Influence of salinity and temperature on the germination of *Haloxylon recurvum*. *Annals of Botany* 78, 547-551.
- Khan, M.A., Ungar I.A. 1997. Effects of thermoperiod on recovery of seed germination of halophytes from saline conditions. *American Journal of Botany* 84 (2): 279-283.
- Kunkel, G. 1993. *Flórula del Desierto Almeriense*. Instituto de Estudios Almerienses. Almería.
- Lázaro, R., Rodríguez-Tamayo, M.L., Ordiales, R., Puigdefábregas, J. 2004. El clima. In: Cabello, J., Cerrillo, I., Mota, J., Rodríguez-Tamayo, M.L. (eds). *Subdesiertos de Almería: naturaleza de cine*. Almería: Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía 65-79.
- Lovelock, C.E., Ball, M.C. 2002. Influence of salinity on photosynthesis of halophytes. In: Läuchli, A., Lüttge, U. (eds). *Salinity: environment-plants-molecules* 315-339. Springer, Dordrecht.
- Maire, R. 1967. *Flore de l'Afrique du Nord*. Lechevalier 13. Paris.
- Marhold, K., Lihová, J. 2006. Polyploidy, hybridization and reticulate evolution: Lessons from Brassicaceae. *Plant Systematic and Evolution* 259(2): 143-174.
- Martín, J.P., Sánchez-Yélamo, M.D. 2000. Genetic relationships among species of the genus *Diplotaxis* (Brassicaceae) using inter-simple sequence repeat markers. *Theoretical and Applied Genetics* 101(8): 1234-1241.
- Moosavi, A., Tavakkol Afshari, R., Sharif-Zadeh, F., Aynehband, A. 2009 Seed priming to increase salt and drought stress tolerance during germination in cultivated species of Amaranth. *Seed Science and Technology* 37:781-785.
- Moreno J.C. (Coord.). 2008. *Lista Roja 2008 de la flora vascular española*. Dirección General de Medio Natural y Política Forestal (Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino y Sociedad Española de Biología de la Conservación de Plantas), Madrid, 86 pp.
- Naidoo, G., Naicker, K. 1992. Seed germination in the coastal halophytes *Triglochin bulbosa* and *Triglochin striata*. *Aquatic Botany* 42(3):217-229.
- Noe, G.B., Zedler, J.B. 2000. Differential effects of four abiotic factors on the germination of salt marsh annuals. *American Journal of Botany* 87(11):1679-1692.
- Ouhamdouch, S., Bahir, M. 2017 Climate change impact on future rainfall and temperature in semi-arid areas (Essaouira Basin, Morocco). *Environmental Processes* 4: 975-990.

- Pardo, M.P. 1996. Estudio de la germinación de la flora autóctona, rara, amenazada o de interés económico como base para la creación de un Banco de Germoplasma. Proyecto fin de carrera, Escuela de Ingeniería Técnica Agrícola. Universidad de Almería
- Pérez García, F., Martínez-Laborde, J.B. 1994. Introducción a la Fisiología Vegetal. Mundi Prensa. Madrid.
- Rasheed, A., Hameed, A., Gul, B., Khan, M.A. 2019. Perianth and abiotic factors regulate seed germination of *Haloxylon stocksii*- a cash crop candidate for degraded saline lands. *Land Degradation & Development* 30(12): 1468–1478.
- Rasool, S.G., Hameed, A., Ahmed, M.Z., Khan, M.A., Gul, B. 2016. Comparison of seed germination and recovery responses of a salt marsh halophyte *Halopeplis perfoliata* to osmotic and ionic treatments. *Pakistan Journal of Botany* 48(4): 1335-1343.
- Rasool, S.G., Hameed, A., Khan, M.A., Gul, B. 2017 Seeds of *Halopeplis perfoliata* display plastic responses to various abiotic factors during germination. *Flora* 236: 76-83.
- Refka, Z., Ksontini, M., Ferchichi, A. 2015. Ecology and phenology of *Rhus tripartitum* (Ucria) Grande species situated in arid area in Tunisia. *Journal of Biodiversity and Environmental Sciences* 7(6): 175–184.
- Rozema, J. 1991. Growth, water and ion relationships of halophytic monocotyledonae and dicotyledonae – a unified concept. *Aquatic Botany* 39: 17-33.
- Sánchez-Gómez, P., Carrión, M.A., Hernández, A., Guerra, J. 2001. Una nueva subespecie de *Moricandia moricandioides* (Boiss.) Heywood (Brassicaceae). *Acta Botanica Malacitana* 26: 202-205.
- Schulz, OE. 1936. Cruciferae. In: Engler, A., Prantl, A. (eds.). Die natürlichen Pflanzenfamilien. Wilhelm Engelmann. 17(2): 227-658. Leipzig
- Sobrino, E. 1993. *Moricandia* DC. In: S. Castroviejo; C. Aedo; C. Gómez-Campo, M. et. al. (eds). *Flora Iberica* 4: 337-344. C.S.I.C. Madrid.
- Sobrino, E. 1997. Interfertility in the genus *Moricandia* DC. *Lagasalia* 19: 839-844.
- Song, J.I.E., Feng, G.U., Tian, C., Zhang, F. 2005. Strategies for adaptation of *Suaeda physophora*, *Haloxylon ammodendron* and *Haloxylon persicum* to a saline environment during seed-germination stage. *Annals of Botany* 96(3): 399-405.
- Song, J., B. Wang. 2015. Using euhalophytes to understand salt tolerance and to develop saline agriculture: *Suaeda salsa* as a promising model. *Annals of Botany* 115(3): 541-553.
- Tlig, T., Gorai, M., Neffati, M. 2008. Germination responses of *Diploaxis harra* to temperatura and salinity. *Flora* 203: 421–428.
- Trabelsi, H., Kherraza, M.E. 2020. Effects of abiotic stress on seed germination of some Algerian Sahara psammohalophyte species. In: Grigore, M. N. (ed.), *Handbook of Halophytes*, Springer Nature Switzerland.
- Touchette, B.W. 2006. Salt tolerance in a *Juncus roemerianus* brackish marsh: spatial variations in plant water relations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 337: 1-12.
- Ungar, I.A. 1991. *Ecophysiology of Vascular Halophytes*. CRC Press 193, Boca Raton.
- Ungar, I.A. 1995. Seed germination and seed-bank ecology of halophytes. In: Kigel, J., Galili, G. (eds). *Seed Development and Germination*. Marcel and Dekker Inc, New York.
- Valdés Bermejo, E. 1971. Estudios cariológicos en crucíferas españolas de los géneros *Moricandia* DC., *Vella* L., *Carrichtera* Adans. y *Hutera* Porta. *Anales del Instituto Botánico A.J. Cavanilles* 27:125-133.
- Vizoso, M.T. 2009. *Moricandia* DC. In: Blanca *et al.* (eds). *Flora de Andalucía Oriental* Vol. 3: 136-139. Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía.
- Wang, L Huang, Z., Baskin, C.C., Baskin, J.M., Dong, M. 2008. Germination of dimorphic seeds of the desert annual halophyte *Suaeda aralocaspica* (Chenopodiaceae), a C4 plant without kranz anatomy. *Annals of Botany* 102: 757–769.
- Western, T.L. 2012. The sticky tale of seed coat mucilages: production, genetics, and role in seed germination and dispersal. *Seed Science Research* 22: 1-25.

Efecto de la temperatura y la salinidad en la germinación de *Moricandia foetida*, ejemplo de adaptación a un desierto mediterráneo

- Wolfe, A.D., Xiang, Q.Y., Kephart, S.R. 1998. Assessing hybridization in natural populations of *Penstemon* (Scrophulariaceae) using hypervariable intersimple sequence repeat (ISSR) bands. *Molecular Ecology* 7(9): 1107-1125.
- Woodell, S.R.J. 1985. Salinity and seed germination patterns in coastal plants. *Vegetatio* 61: 223–229.
- Xianzhao, L., Chunzhi, W., Qing, S. 2013. Screening for salt tolerance in eight halophyte species from Yellow River Delta at the two initial growth stages. *International Scholarly Research Notices*.
- Yagmur, M., Kaydan, D. 2008. Alleviation of osmotic stress of water and salt in germination and seedling growth of triticale with seed priming treatments. *African Journal of Biotechnology* 7: 2156-2162.
- Yeo, A.R. 1983. Salinity resistance: physiologies and prices. *Physiologia Plantarum* 58: 214–222.
- Zhao, Y., Yang, Y., Song, Y., Li, Q., Song, J. 2018. Analysis of storage compounds and inorganic ions in dimorphic seeds of euhalophyte *Suaeda salsa*. *Plant Physiology and Biochemistry* 130: 511-516.
- Zia, S., Khan, M.A. 2004. Effect of light, salinity, and temperature on seed germination of *Limonium stocksii*. *Canadian Journal of Botany* 82: 151-157.