

Lagascalía 15 (1): 43-78 (1988).

ATRIBUTOS FLORALES Y FENOLOGIA DE LA FLORACION EN MATORRALES DEL SUR DE ESPAÑA *

J. ARROYO

Departamento de Botánica, Facultad de Biología, Universidad de Sevilla

(Recibido el 12 de mayo de 1987)

Resumen. Se estudia la distribución de diversos atributos florales (color, tipo morfológico, tamaño, sexualidad y recompensa a los polinizadores) en 15 formaciones de matorral de Andalucía Occidental (SW de España), que incluyen 160 taxones leñosos. Se analizan las relaciones entre la fenología de la floración de estos taxones, los atributos florales y algunos caracteres vegetativos, así como el solapamiento de la floración de los pares de taxones en cada parcela. Para todos estos aspectos se incide en el comportamiento de las familias mejor representadas en los matorrales estudiados (*Cistaceae*, *Leguminosae*, *Labiatae*, *Ericaceae* y *Compositae*).

En los taxones estudiados, la anemofilia es más escasa que la entomofilia, aunque varía entre los distintos tipos de matorral y tiene valores altos cuando se considera la cobertura de los taxones. En los taxones entómofilos se ha comprobado que los colores de flor dominantes son el amarillo, el blanco y el rosa-rojo. Los tipos florales generalistas y especializados están representados aproximadamente en la misma proporción, y lo mismo ocurre con las flores zigomorfas y actinomorfas. El tamaño de las flores está inversamente relacionado con el número de flores producidas por cada planta. En muchas formaciones de matorral las recompensas florales (néctar y polen) están representadas aproximadamente en la misma proporción, aunque en algunas predominan los taxones nectaríferos. Los taxones con flores hermafroditas son más abundantes que los de flores unisexuales, aunque estos últimos están bastante bien representados en las zonas de menor altitud.

Se comprueba que la organización de la floración es muy escasa en lo que concierne a los grupos de taxones formados en función de los atributos florales, y que cuando la hay, se debe fundamentalmente a los patrones fenológicos de las familias predominantes en el matorral. El análisis de solapamiento medio de la floración de los taxones de cada parcela de matorral ha

* Estudio realizado con cargo al proyecto de la CAICYT 264/82 concedido al Prof. Dr. S. Talavera.

mostrado que dicho solapamiento es más alto en las de mayor altitud y más bajo en las de la Comarca de Algeciras y de la costa.

Summary. The distribution of some floral attributes (colour, morphological type, size, sex, and reward for pollinators) is studied in fifteen shrublands in Western Andalucía (SW Spain), including 160 woody taxa. The relationships between flowering phenology of these taxa, floral attributes and some vegetative features are analyzed, as well as the pairwise overlap of flowering in each shrubland. For all these subjects the behaviour of the best represented families in the shrublands studied (*Cistaceae*, *Leguminosae*, *Labiatae*, *Ericaceae* and *Compositae*) is remarked. Among the studied taxa, anemophily is less represented than entomophily, but this is variable depending on the types of shrubland. The importance of anemophily increases when considering the cover of taxa. In entomophilous taxa, the dominant flower colours are yellow, white and pink-red. Generalist and specialist flower types are represented at the same level, like zigomorphic and actinomorphic flowers. The flower size is inversely correlated to flower number per plant. The flower rewards (nectar and pollen) are equally represented in many shrublands, though nectariferous taxa dominate in some of them. Hermaphroditic taxa are more frequent than those with unisexual flowers, but the later ones are well represented in lowlands.

The organization of flowering concerning floral attributes is very weak, and it is due to the phenological patterns of families. The mean overlap of flowering is higher in high altitude shrublands than in those of the Algeciras region and the coast-line.

INTRODUCCION

La biología floral y la fenología de la floración como parte de ella han sido campos particularmente desatendidos en Andalucía, aunque hay trabajos recientes que intentan paliar esta deficiencia (J. ARROYO, 1985; J. ARROYO & J. HERRERA, en prensa; DEVESA & al., 1985; J. HERRERA, 1985b, 1986, 1987), analizándose a veces la relación entre la fenología de la floración y determinadas características del medio físico (J. ARROYO, 1985).

El propósito de este estudio es puramente descriptivo. Sobre una base de 160 taxones leñosos, en su mayoría entomófilos y en gran parte constituyentes de los tipos de matorral más importantes de Andalucía Occidental, se describe el nivel de representación y las interrelaciones de los atributos florales importantes para la atracción de los polinizadores. Los taxones anemófilos, aunque son más escasos, representan también una parte importante en la composición de dichos matorrales, y podrían interactuar con los entomófilos, por ejemplo en la recolección de polen por parte de los insectos. De hecho los taxones anemófilos pueden representar una fuente importante de alimento para los insectos, aunque éstos no actúen como vectores de polinización (J. ARROYO & al., 1986; ORTIZ, 1985). Por estos motivos los taxones anemófilos han sido incluidos en este estudio, aunque frecuente-

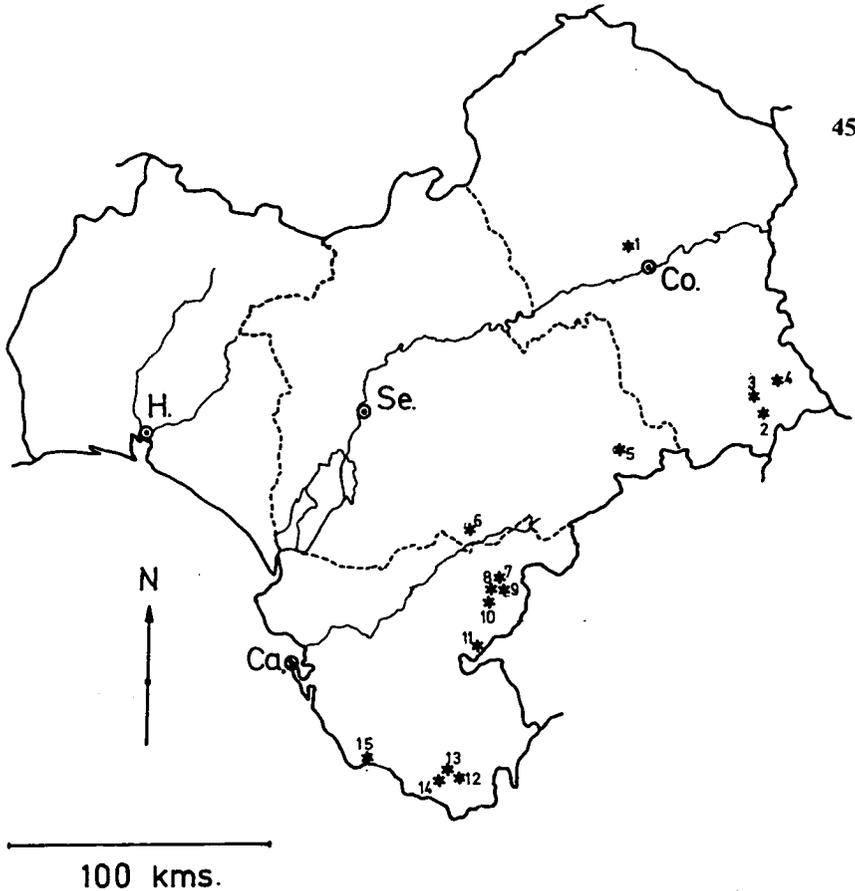


Fig. 1. Localización y altitud de las parcelas estudiadas. 1. Trassierra, 450 m.s.m.; 2. Rute, 675 m.s.m.; 3. Fuente Alhama, 575 m.s.m.; 4. Cabra, 750 m.s.m.; 5. Estepa, 675 m.s.m.; 6. Montellano, 275 m.s.m.; 7. Grazalema a (zona baja del Pinsapar), 675 m.s.m.; 8. Grazalema b (accesos del Pto. de las Palomas), 1.000 m.s.m.; 9. Grazalema c (Pto. de las Palomas), 1.200 m.s.m.; 10. Grazalema d (Monte de San Cristóbal), 1.350 m.s.m.; 11. Puerto de Gáliz, 600 m.s.m.; 12. Algeciras a (brezal), 225 m.s.m.; 13. Algeciras b (bosque de galería o «canuto»), 225 m.s.m.; 14. Algeciras c (aulagar), 225 m.s.m.; 15. Barbate, 50 m.s.m.

mente tratados como un grupo aparte. Se analizó la distribución temporal (fenología) de determinadas características florales y vegetativas dentro del período de floración de cada matorral estudiado. Asimismo se analiza el grado de compresión de las floraciones de los taxones dentro de cada comunidad mediante el cálculo del solapamiento de estas floraciones. Esta es una medida que frecuentemente se ha propuesto para calibrar las posibilidades de competencia en la polinización. Sin embargo, este punto está todavía lejos de ser esclarecido a nivel de comunidad. Estudios experimentales posteriores determinarán la importancia de las relaciones que aquí se señalan. Aunque existen revisiones recientes en estos temas (e.g.: BAWA, 1983; FRANKIE & al., 1983; KOCHMER & HANDEL, 1986; PLEASANTS, 1983; PRIMACK, 1985a; RATHCKE & LACEY, 1985), suelen estar basadas en taxones de regiones alejadas a la de este estudio y en otros tipos de vegetación.

MATERIAL Y METODOS

Para la realización de este estudio se seleccionaron 15 parcelas en Andalucía Occidental (SW de España) que recogen la mayor variedad posible de tipos de matorral. En J. ARROYO (1985) puede encontrarse una descripción detallada de las características ambientales y de la vegetación de cada parcela. En la Fig. 1 puede observarse su localización y altitud.

Atributos florales

Color de las flores. Se refiere generalmente al periantio, pero en ocasiones también al androceo. Se distinguieron siete categorías: blanco, amarillo, rosa-rojo, verde, azul, violeta y ausencia de color manifiestamente diferenciado del conjunto vegetativo de la planta. No se tuvo en cuenta la variación geográfica o temporal del color floral de algunos taxones, pero sí la presencia de más de un color en la misma flor, por ejemplo en aquellos taxones de pétalos blancos y androceo amarillo muy conspicuo.

Tipo morfológico. Se ha seguido básicamente la clasificación de KUGLER (sec. JAEGER, 1957), basada en la arquitectura floral. Las categorías son: radiado, infundibuliforme, campanulado, hipocrateriforme, papilionado, bilabiado, personado, pseudantio capituliforme y anemófilo. Se ha añadido esta última categoría que no es estructural, sino funcional, ya que no está basada en la arquitectura floral sino en el vector de polinización.

Tamaño de la flor. Es decir, la medida máxima del periantio, diámetro o longitud según los casos. Se agruparon los distintos tamaños en tres grupos: de menos de 5 mm., entre 5 y 20 mm. y de más de 20 mm.

Recompensa floral. Se consideran sólo las dos más frecuentes para los insectos, néctar y polen. De esta forma se obtuvieron tres categorías, en función de que los insectos obtengan en las especies estudiadas fundamentalmente: 1, néctar, 2, polen, ó 3, indistintamente uno u otro. La asignación de los taxones a las categorías correspondientes se hizo en base a observaciones directas en el campo o a estudios previos (J. HERRERA, 1982, 1985a). Los taxones anemófilos, escasos, se incluyeron entre los productores de polen por los motivos ya expuestos en la Introducción. Por otro lado se pretendió estimar el nivel de producción de néctar y polen de cada matorral, para lo cual se ponderó el número de taxones productores de cada recompensa con su cobertura. En cada parcela la cobertura de la vegetación leñosa se estimó mediante la proyección vertical sobre transectos lineares de las plantas situadas en ellos, eligiéndose al azar 2-4 transectos de 50 m. en cada parcela.

No se ha medido la cobertura en las parcelas de Grazalema b y d, y Algeciras c, debido a alteraciones importantes en los matorrales antes de su realización.

Sexualidad. Sólo se incluyen dos categorías: taxones con todas sus flores hermafroditas, al menos morfológicamente, y taxones con al menos algunas flores unisexuales (monoicos, dioicos y polígamos), aunque para algunas comparaciones se separan los dioicos. Para ello se ha recogido la información contenida en TUTIN & al. (1964-1980). Se incluyeron como hermafroditas taxones que frecuentemente presentan flores unisexuales, pero de forma muy variable entre distintas poblaciones, no siendo este carácter cuantificado hasta ahora en ninguna de ellas (e.g., *Thymus*).

Floración histerántea. Es decir, la que tiene lugar cuando la planta está sin hojas. Sólo son posibles dos categorías: ausencia o presencia de floración histerántea.

Por otra parte, se ha estimado en 28 taxones el número de flores presentes en el momento de máxima floración, para lo cual se ha contado el número de flores en varias ramas de diferentes individuos (entre 3 y 17 ramas, $\bar{x} = 7.3 \pm 4.3$). El resultado se expresa en función de la superficie (proyección ortogonal de las ramas sobre el plano horizontal). Aunque los números de flores obtenidos sólo reflejan muy groseramente la producción total de flores en el período de floración de las especies, pueden ser útiles con fines comparativos, dado que la mayoría de las especies estudiadas tienen curvas de floración similares (J. ARROYO, 1985).

Fenología de la floración

Se ha observado durante un año la floración de cada taxón en cada parcela (Abril 1983-Marzo 1984) con intervalos aproximados de dos semanas, asignándole una de las siguientes categorías: inicio, pico, y final de la floración. El pico de floración corresponde a un porcentaje de plantas con flores abiertas igual o superior al 50% de cada población. Los datos fenológicos de la parcela de Grazalema d no han sido utilizados en el análisis de la organización de la floración por ser muy incompletos. Sin embargo, sí ha sido empleada esta parcela para el análisis de la distribución de los atributos florales.

Para el análisis de la organización de la floración no sólo se han tenido en cuenta los atributos de las flores, sino otras características relacionadas con las partes vegetativas (tamaño de la planta, con cuatro categorías: < 25 cm., 25-100 cm., 100-200 cm. y > 200 cm. (Cuadro I), y porte con cinco categorías: árbol, arbusto, trepadora, fruticulosa y prostrada), así como la

Parcela	0-25	25-100	100-200	>200
Trassierra	0.0	17.8	33.3	48.9
Rute	0.0	27.3	39.4	33.3
Fuente Alhama	6.5	35.5	32.3	25.8
Cabra	0.0	35.3	35.3	29.4
Estepa	0.0	52.9	29.4	17.6
Montellano	4.5	27.3	50.0	18.2
Grazalema a	0.0	16.2	29.7	54.1
Grazalema b	7.1	64.3	28.6	0.0
Grazalema c	18.2	45.5	31.8	4.5
Grazalema d	15.6	46.9	15.6	21.9
Puerto Gáliz	0.0	41.4	20.7	37.9
Algeciras a	0.0	46.4	25.0	28.6
Algeciras b	0.0	28.1	18.8	53.1
Algeciras c	0.0	15.8	36.8	47.4
Barbate	2.8	27.8	41.7	27.8

Cuadro I. Porcentaje de taxones de los distintos tamaños (cm.) en cada parcela.

distribución en familias de los taxones de cada parcela, considerando sólo las familias con más del 10% de los taxones de cada parcela, el resto se ha reunido en un sólo grupo. Para una lista completa de los taxones y su asignación a las distintas categorías véase el Apéndice.

Para el análisis del solapamiento de la floración se ha seguido el método de PRIMACK (1980), por el cual el grado de solapamiento entre dos especies viene dado por $c=a/b$, siendo a el tiempo común de floración y b el tiempo transcurrido entre el inicio de la floración del primer taxón y el final del segundo.

El solapamiento medio de un grupo de taxones es $Z=\Sigma c/N$, donde N es el número de comparaciones realizadas ($N=n(n-1)$, siendo n el número de taxones). Para conocer el solapamiento medio de cada taxón con los restantes de un grupo determinado se suman los solapamientos (c) de todos los pares de taxones en que interviene el taxón en cuestión, dividiendo dicha suma por el número de comparaciones o pares ($n-1$). Cuando el período de floración de un taxón (a) está incluido en el período de floración más largo de otro taxón (b), el solapamiento de a con b es completo ($c=1$), mientras que el solapamiento de b con a es duración a /duración b . Esta puntualización sólo tiene sentido cuando se calcula el grado de solapamiento de un taxón con todos los restantes. El grado de solapamiento para cualquier par o grupo de taxones adquiere un valor comprendido entre 0 y 1.

Parcela	T	A	a	F	P
Trassierra	4.4	15.6	77.8	2.2	0.0
Rute	3.0	9.1	84.8	3.0	0.0
Fuente Alhama	3.2	3.2	87.1	3.2	3.2
Cabra	5.9	5.9	88.2	0.0	0.0
Estepa	0.0	11.8	82.4	5.9	0.0
Montellano	0.0	9.1	86.4	0.0	4.5
Grazalema a	8.1	18.9	73.0	0.0	0.0
Grazalema b	0.0	0.0	85.7	7.1	7.1
Grazalema c	0.0	4.5	77.3	0.0	18.2
Grazalema d	0.0	12.5	50.0	21.9	15.6
Puerto Gáliz	0.0	6.9	86.2	3.4	3.4
Algeciras a	0.0	7.1	85.7	3.6	3.6
Algeciras b	9.4	15.6	65.6	9.4	0.0
Algeciras c	0.0	21.1	78.9	0.0	0.0
Barbate	5.6	8.3	80.6	2.8	2.8

Cuadro II Porcentaje de taxones correspondientes a los tipos siguientes: T, trepadora; A, árbol; a, arbusto; F, fruticosa; P, postrada.

RESULTADOS

Atributos florales

La distribución de los atributos florales y las características vegetativas en las parcelas se muestra en los Cuadros I-VI, en que se indica el porcentaje de taxones de cada una de las categorías consideradas. En el Cuadro VII pueden observarse los análisis realizados en cada parcela para detectar diferencias en el nivel de representación de las distintas categorías de algunos de los atributos estudiados.

Color de las flores. Los colores florales, sin incluir el color no diferenciado de los órganos florales y considerando la media de los porcentajes de todas las parcelas (Cuadro III) muestran el siguiente grado de representación: amarillo (33.7%), blanco (25.1%), rosa-rojo (19.2%), verde (6.7%), violeta (3.7%), y azul (2.9%). El color amarillo es el más abundante en 12 parcelas (80%), estando en la misma proporción que el rosa-rojo en la de Algeciras c. El color blanco es el más abundante en las otras tres parcelas, en una (Algeciras b) también junto al rosa-rojo. El porcentaje de color amarillo aumenta ligeramente en detrimento del blanco, cuando se incluyen en este color los taxones de androceo amarillo muy conspicuo (generalmente *Cistus* spp.).

Parcela	Az.	Am.	Ve.	R-R.	Vi.	B.	I.
Trassierra	2.2	31.1	2.2	17.8	2.2	33.3	11.1
Rute	3.0	33.3	6.1	15.2	3.0	24.2	15.2
Fuente Alhama	3.2	29.0	12.9	16.1	3.2	22.6	12.9
Cabra	0.0	35.3	11.8	23.5	0.0	29.4	0.0
Estepa	0.0	41.2	5.9	17.6	0.0	23.5	11.8
Montellano	4.5	31.8	13.6	22.7	4.5	18.2	4.5
Grazalema a	0.0	24.3	5.4	21.6	0.0	32.4	16.2
Grazalema b	0.0	42.9	7.1	14.3	14.3	21.4	0.0
Grazalema c	0.0	45.5	4.5	18.2	4.5	27.3	0.0
Grazalema d	9.4	31.3	3.1	18.7	6.3	25.0	6.2
Puerto Gáliz	3.4	31.0	6.9	24.1	3.4	24.1	6.9
Algeciras a	3.6	39.3	3.6	21.4	3.6	21.4	7.1
Algeciras b	3.1	21.9	12.5	25.0	3.1	25.0	9.4
Algeciras c	5.3	26.3	0.0	21.1	5.3	26.3	15.8
Barbate	5.6	41.7	5.6	11.1	2.8	22.2	11.1

Cuadro III. Porcentaje de taxones de cada parcela correspondiente a cada tipo de color de las flores. Az., azul; Am., amarillo; Ve., verde; R-R., rosa-rojo; Vi., violeta; B., blanco; I., indiferenciado.

Parcela	Ra.	In.	Ca.	Hi.	Bi.	Pa.	Pc.	An.
Trassierra	26.7	2.2	6.7	4.4	15.6	17.8	4.4	2.2
Rute	18.2	3.0	0.0	3.0	21.2	24.2	12.1	18.2
Fuente Alhama	25.8	9.7	6.5	3.2	19.2	12.9	9.7	12.9
Cabra	11.8	11.8	0.0	5.9	29.4	23.5	17.6	0.0
Estepa	11.8	5.9	0.0	5.9	29.4	17.6	11.8	17.6
Montellano	18.2	4.5	4.5	13.6	31.8	9.1	9.1	9.1
Grazalema a	21.6	2.7	8.1	5.4	16.2	24.3	0.0	21.6
Grazalema b	14.3	14.3	0.0	0.0	35.7	7.1	28.6	0.0
Grazalema c	36.4	9.1	0.0	9.1	31.8	4.5	9.1	0.0
Grazalema d	25.0	9.4	0.0	18.8	18.8	12.5	9.4	6.3
Puerto Gáliz	24.1	0.0	17.2	10.3	13.8	20.7	0.0	13.8
Algeciras a	21.4	0.0	14.3	10.4	14.3	25.0	0.0	14.3
Algeciras b	15.6	12.5	15.6	6.2	12.5	18.7	3.1	15.6
Algeciras c	31.6	0.0	0.0	10.5	15.8	26.3	0.0	15.8
Barbate	16.7	5.6	2.8	8.3	22.2	13.9	16.7	13.9

Cuadro IV. Porcentaje de taxones de cada tipo morfológico floral en cada parcela. Ra., radiado; In., infundibuliforme; Ca., campanulado; Hi., hipocrateriforme; Bi., bilabiado; Pa., papilionado; Pc., pseudantio capituliforme; An., anemófilo.

Arquitectura floral. La representación en orden decreciente de los tipos morfológicos florales, según la media de los porcentajes de las parcelas (Cuadro IV) ha sido: bilabiado (21.9%), radiado (21.3%), papilionado (17.2%), anemófilo (12.1%), pseudantio capituliforme (8.8%), hipocrateriforme (7.7%), infundibuliforme (6.0%) y campanulado (5.0%). El tipo bilabiado y el papilionado se deben casi exclusivamente a las familias *Labiatae* y *Leguminosae* respectivamente. Las flores radiadas son más diversas taxonómicamente, si bien *Cistaceae* y *Rosaceae* son las familias mejor representadas dentro de este tipo.

Considerando sólo los cuatro tipos dominantes (radiado, bilabiado, papilionado y anemófilo) puede observarse en el Cuadro VII, columna A, que no hay diferencias significativas en el número de taxones de estos cuatro tipos, excepto en dos parcelas (Grazalema b y c).

Cuando se consideraron flores zigomorfas (papilionadas y bilabiadas) frente a las actinomorfas (radiadas, infundibuliformes, campanuladas, hipocrateriformes y pseudantios capituliformes), el porcentaje medio de taxones en el conjunto de las parcelas es 39.1% para las primeras y 48.8% para las segundas. El resto corresponde a los taxones anemófilos. En el Cuadro VII, columna B, puede comprobarse que no hay ninguna parcela con diferencias significativas en el número de taxones de flores actinomorfas y zigomorfas, como tampoco ocurrió al considerarse todas las parcelas conjuntamente (test X^2 de heterogeneidad). Por otro lado, los distintos tipos morfológicos se agrupan en generalistas (radiado, infundibuliforme, campanulado y pseudantio capituliforme) y especializados (hipocrateriforme, bilabiado y papilionado), en función del grado de accesibilidad a los polinizadores. En las 15 parcelas el porcentaje medio de taxones generalistas es 41.2% y el de taxones especializados 46.7%. Asimismo en el Cuadro VII, columna C, puede observarse que no hay en ninguna parcela diferencias significativas en el número de taxones de cada una de estas dos categorías. Lo mismo ocurre cuando se considera el conjunto de todas las parcelas (test X^2 de heterogeneidad).

La anemofilia ha sido tratada aquí como un tipo morfológico más. El porcentaje de taxones anemófilos por parcela es muy variable, desde 0.0% en las parcelas de Cabra y de Grazalema b y c, hasta 22.2% en la parcela de Trassierra. Por otra parte, considerando los 160 taxones estudiados y separándolos en dos grupos según su altura (mayores o menores de 2 m.), se observó que dentro del grupo de taxones más altos el 54.0% eran anemófilos, mientras que en el grupo de los más bajos sólo el 1.8% eran anemófilos. Se comprobó la existencia de una asociación significativa entre anemofilia y altura superior a 2 m. ($G=29.227$, g.l.=1, $p < 0.001$).

Parcela	Tamaño floral (mm.)			Recompensa floral		
	<5	5-20	>20	P (An)	N	A
Trassierra	33.3	26.7	40.0	33.3(55.6)	37.8	6.7
Rute	39.4	36.4	24.2	24.2(42.4)	54.5	3.0
Fuente Alhama	48.4	25.8	25.8	29.0(41.9)	51.6	6.5
Cabra	35.3	41.2	23.5	23.5(23.5)	76.5	0.0
Estepa	47.1	47.1	5.9	17.6(35.3)	58.8	5.9
Montellano	40.9	45.5	13.6	9.1(18.2)	77.3	4.5
Grazalema a	32.4	27.0	40.5	35.1(56.8)	35.1	8.1
Grazalema b	35.7	42.8	21.4	21.4(21.4)	71.4	7.1
Grazalema c	31.8	54.5	13.6	22.7(22.7)	72.7	4.5
Grazalema d	25.0	53.1	21.8	18.7(25.0)	68.8	3.1
Puerto Gáliz	27.6	48.3	24.1	34.5(48.3)	44.8	6.9
Algeciras a	28.6	50.0	21.4	39.3(53.6)	42.9	3.6
Algeciras b	31.2	46.9	21.9	34.4(43.8)	50.0	6.2
Algeciras c	21.1	42.1	36.8	42.1(57.9)	36.8	5.3
Barbate	44.4	36.1	19.4	19.4(33.3)	63.9	2.8

Cuadro V. Porcentaje de taxones con flores pequeñas, medianas o grandes y de taxones con distintas recompensas florales en las parcelas estudiadas. P, polen (An, incluyendo los taxones anemófilos); N, néctar, A, polen y néctar.

Parcela	Sexualidad		Floración	
	H	U (D)	HI	S
Trassierra	82.2	17.8(6.7)	13.3	86.7
Rute	78.8	21.2(12.1)	18.2	81.8
Fuente Alhama	74.2	25.8(19.4)	12.9	87.1
Cabra	88.2	11.8(11.8)	23.5	76.5
Estepa	76.5	23.5(11.8)	5.9	94.1
Montellano	77.3	22.7(18.2)	9.1	90.9
Grazalema a	78.4	21.6(13.5)	13.5	86.5
Grazalema b	92.9	7.1(7.1)	0.0	100.0
Grazalema c	95.5	4.5(4.5)	4.5	95.5
Grazalema d	93.8	6.2(0.0)	15.6	84.4
Puerto Gáliz	86.2	13.8(10.3)	0.0	100.0
Algeciras a	89.3	10.7(7.1)	7.1	92.9
Algeciras b	87.5	12.5(6.3)	12.5	87.5
Algeciras c	84.2	15.8(5.3)	15.8	84.2
Barbate	77.8	22.2(19.4)	0.0	100.0

Cuadro VI. Porcentaje de taxones según los tipos de sexualidad y presencia o ausencia de floración histerántea en las distintas parcelas estudiadas. H, flores hermafroditas; U, flores unisexuales; (D, plantas dioicas); HI, histerántea; S, sinántea.

Parcela	A	B	C	D	E
Trassierra	ns	ns	ns	ns	ns
Rute	ns	ns	ns	ns	p<0.05
Fuente Alhama	ns	ns	ns	ns	ns
Cabra	ns	ns	ns	ns	p=0.05
Estepa	ns	ns	ns	ns	ns
Montellano	ns	ns	ns	ns	p<0.005
Grazalema a	ns	ns	ns	ns	ns
Grazalema b	p=0.05	ns	ns	ns	ns
Grazalema c	p<0.01	ns	ns	ns	p<0.05
Grazalema d	ns	ns	ns	ns	p<0.005
Puerto Gáliz	ns	ns	ns	ns	ns
Algeciras a	ns	ns	ns	ns	ns
Algeciras b	ns	ns	ns	ns	ns
Algeciras c	ns	ns	ns	ns	ns
Barbate	ns	ns	ns	ns	p<0.01
X^2 heterogeneidad (g.l.=14)		ns	ns	p<0.05	

Cuadro VII. Resultados de los tests X^2 realizados para probar la hipótesis de igualdad en el número de taxones pertenecientes a las distintas categorías consideradas en algunos de los atributos florales. En cada caso se indica el nivel de significación (P) o ns (diferencias no significativas). Cuando los resultados de todas las parcelas son homogéneos se realiza además el test X^2 de heterogeneidad. A, número de taxones de cada uno de los tipos morfológicos dominantes: radiado, bilabiado, papilionado y anemófilo (g.l.=3); B, número de taxones actinomorfos o zigomorfos (g.l.=1); C, número de taxones de morfología generalista o especializada (g.l.=1); D, número de taxones de flores pequeñas, medianas o grandes (g.l.=2); E, número de taxones nectaríferos o poliníferos (g.l.=1).

Tamaño de las flores. En el Cuadro V pueden observarse porcentajes de taxones similares para cada una de las categorías establecidas (pequeñas, medianas y grandes). No se observan diferencias significativas en el número de taxones de cada categoría en ninguna parcela, aunque el X^2 de heterogeneidad sí tomó un valor significativo (Cuadro VII, columna D), es decir, las desviaciones de la hipótesis nula (igualdad en el número de taxones de las tres categorías) no fueron significativas pero tuvieron direcciones diferentes (SOKAL & ROHLF, 1969).

Generalmente la mayor producción de flores por un taxón va unida a un tamaño menor de esas flores, como fue observado en 28 taxones de entre los estudiados ($r=-0.485$, $p < 0.01$), aunque el porcentaje de varianza explicado es pequeño (23.5%).

Recompensa floral. Las dos recompensas alimenticias florales más frecuentes para los polinizadores son el néctar y el polen. Se desconoce en la actualidad la importancia de otras recompensas en la flora de la región estudiada. El porcentaje medio de todas las parcelas para cada categoría (véase el cuadro V) ha sido de 56.2% taxones nectaríferos, 26.9% taxones poliníferos (38.6% si se incluyen los anemófilos) y 4.9% taxones en que los insectos obtienen de forma importante tanto polen como néctar. En el Cuadro VII, columna E, puede comprobarse que en nueve parcelas no existen diferencias significativas en el número de taxones nectaríferos o poliníferos (incluyendo los anemófilos). En el resto de las parcelas se encuentran diferencias significativas debido a la mayor abundancia de taxones nectaríferos.

Sexualidad. El porcentaje medio de taxones con todas sus flores hermafroditas en el conjunto de las parcelas (véase el Cuadro VI) es de 84.2%, el resto corresponde a taxones con al menos algunas flores unisexuales (monoicos, dioicos y polígamos). La dioecia está escasamente representada, con sólo un 10.2% de taxones por parcela. Se ha observado, sin embargo, una mayor abundancia relativa de taxones de flores unisexuales en parcelas de menor altitud ($r=-0.546$, $p < 0.05$, Fig. 2). Al considerar sólo los taxones dioicos la correlación se hizo escasamente significativa ($r=0.480$, $0.1 > p > 0.05$). Sin embargo, cuando se eliminaron los brezales (parcelas 11, 12 y 13), las correlaciones con la altitud fueron significativas, tanto para todos los taxones de flores unisexuales ($r=-0.738$, $p < 0.01$) como para los dioicos ($r=-0.657$, $p=0.02$).

Floración histerántea. Su incidencia es muy escasa en todas las parcelas (Cuadro VI), principalmente debido a que este tipo de floración implica una caducidad foliar completa, lo cual no es frecuente en el clima mediterráneo. El porcentaje de taxones con este tipo de floración sólo fue ligeramente más alto en las parcelas de clima más continental de la provincia de Córdoba (parcelas 1-4), y en las parcelas más altas (parcela 10) o de clima más húmedo (parcelas 12-14) de la provincia de Cádiz. La floración histerántea sólo fue notable entre ciertas *Rosaceae* arbustivas o arbóreas de floración temprana (subfamilias *Prunoideae* y *Maloideae*), y en algunos taxones de otras familias y síndrome anemófilo (e.g. *Fraxinus*, *Alnus*).

Interrelación de algunos atributos florales. Se analizaron conjuntamente algunas características florales de las que previamente se había supuesto algún tipo de interrelación. En particular, para comprobar la posible asociación entre la oferta de determinado tipo de recompensa floral y el color de los

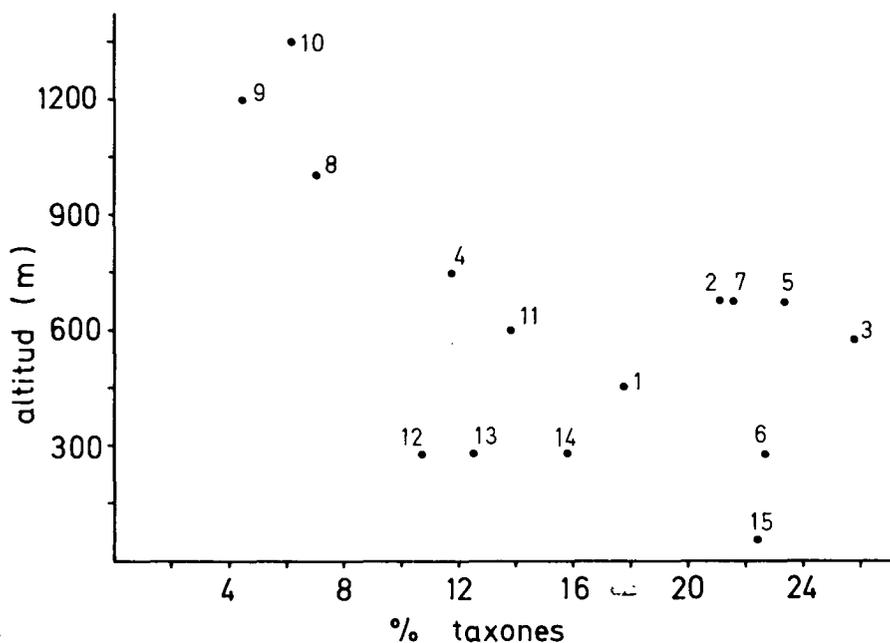


Fig. 2. Relación entre el porcentaje de taxones con flores unisexuales y la altitud de cada parcela.

órganos florales de atracción, se efectuó un test G bifactorial de independencia, sobre un total de 144 taxones (Cuadro VIII). La independencia entre ambos factores se rechazó ($G=25.83$, g.l.=5, $p < 0.001$), lo cual se atribuyó a que los taxones de flores amarillas, y en menor medida los de flores blancas, ofrecen néctar y/o polen, en tanto que los restantes colores corresponden fundamentalmente a taxones nectaríferos.

	Polen	Néctar	Total
Amarillo	34	25	59
Azul	0	7	7
Rosa-rojo	3	24	27
Blanco	11	25	36
Violeta	0	3	3
Verde	1	11	12
Total	49	95	144

Cuadro VIII. Distribución de frecuencias de color y recompensa florales en 144 taxones entomófilos.

Para comprobar la relación entre el tipo de unisexualidad (monoecia-dioecia) y el síndrome de polinización (anemofilia-entomofilia) se realizó también un test G de independencia con los 31 taxones que presentaron flores unisexuales (Cuadro IX), comprobándose que hay una asociación significativa entre ambos factores ($G=5.578$, g.l.=1, $p < 0.025$), lo cual debe atribuirse a que los taxones monoicos son mayoritariamente anemófilos y los dioicos entomófilos.

	Anemófilo	Entomófilo	Total
Monoico	12	4	16
Dioico	4	11	15
Total	16	15	31

Cuadro IX. Distribución de frecuencias de síndromes de polinización y tipo de unisexualidad en 31 taxones de flores unisexuales.

Fenología de la floración

Organización de la floración. El período de floración de cada taxón en cada parcela ha sido expuesto previamente de forma gráfica en otros trabajos (J. ARROYO, 1985 y en prensa). Con los datos fenológicos de cada parcela se han realizado análisis de varianza no paramétricos (Tests de Mann-Whitney y de Kruskal-Wallis; SOKAL & ROHLF, 1969) para conocer si existe algún tipo de segregación fenológica en las parcelas con respecto a los atributos florales, a determinadas características vegetativas y a las familias mejor representadas en cada matorral (Cuadro X). La variable fenológica utilizada fue el comienzo de la floración de cada taxón, expresado como el número de semanas transcurridas a partir de la primera semana de Marzo. La única parcela no incluida en estos análisis fue Grazalema d (véase Métodos). La hipótesis que se prueba es la existencia de una floración coincidente para los distintos grupos de diferentes características (florales, vegetativas y distribución de los taxones en familias). En el Cuadro X puede observarse el resultado de todos los análisis de varianza realizados, comprobándose que sólo en 11 (8.73%) se rechaza la hipótesis nula ($p < 0.05$), es decir, hubo diferencias en el momento de floración de los grupos de algunas de las características consideradas.

Las diferencias en la fenología de la floración de las familias mejor representadas sólo fueron significativas en las dos parcelas de mayor altitud (Grazalema_{a,b} y c). En estos lugares la secuencia fenológica comenzó con la

	Características florales						Características vegetativas		
	Fam.	Color	Morfol.	Tam. fl.	Recomp.	Sex.	Fl.	Tam. pl.	Porte
Trassierra	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Rute	ns	0,019	ns	ns	ns	0.002	ns	ns	ns
Fuente Alhama	ns	ns	ns	ns	0.011	ns	ns	ns	ns
Cabra	ns	ns	0.070	ns	ns	0.029	ns	ns	ns
Estepa	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0.098	0.041
Montellano	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Grazalema a	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Grazalema b	0.039	ns	ns	ns	0.014	ns	?	0.035	ns
Grazalema c	0.026	ns	0.075	0.043	0.001	ns	ns	ns	ns
Puerto Gáliz	ns	ns	ns	0.098	ns	ns	?	ns	ns
Algeciras a	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0.081	ns	ns
Algeciras b	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Algeciras c	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Barbate	ns	ns	ns	ns	ns	ns	?	ns	ns

Cuadro X. Resultados de los análisis de varianza realizados para probar si la floración es simultánea en los distintos grupos de diferentes características florales y vegetativas. Cuando el número de grupos fue 2, se empleó el test de Mann-Whitney, en otros casos el de Kruskal-Wallis (véase texto). Sólo se indica el nivel de significación cuando las diferencias en la época de floración de los grupos son significativas ($p < 0.05$) o ligeramente significativas ($0.1 > p > 0.05$): ns, diferencias en la floración no significativas;?, sin datos suficientes para efectuar la comparación. Fam., familia; Morfol., tipo floral; Tam. fl., tamaño de la flor; Recomp., recompensa; Sex., sexualidad; Fl., floración; Tam. pl., tamaño de la planta.

floración temprana de *Cistaceae*, seguida de *Compositae* y *Labiatae*. El resto de las familias peor representadas y reunidas en un solo grupo, tendieron a florecer temprano en Grazalesa a, y tardíamente en Grazalesa b.

Respecto del color de la flor, en la mayor parte de las parcelas se ha observado una gran aglomeración de floraciones de todos los colores en primavera. Sólo hay una separación fenológica significativa de los distintos colores en la parcela de Rute, con la aparición temprana de los colores peor representados (violeta, verde, azul e indiferenciado), seguida del rosa-rojo, blanco y amarillo.

Los distintos tipos de flores no se separan fenológicamente de forma clara en ninguna parcela. Tan sólo podrían señalarse unas diferencias fenológicas ligeramente significativas en las parcelas de Cabra y Grazalesa c, donde la floración comienza con las flores radiadas y sigue con los pseudantios capituliformes y las flores bilabiadas.

Sólo en la parcela de Grazalesa c se volvieron a encontrar diferencias fenológicas respecto del tamaño de la flor, floreciendo primero los taxones de flores grandes, seguidos de los de flores pequeñas y finalmente los de flores medianas.

La recompensa floral determina diferencias fenológicas en las parcelas de Fuente Alhama y Grazalesa b y c, siendo en todas ellas los taxones poliníferos anteriores a los nectaríferos. Se ha considerado interesante hacer una estimación aproximada de la producción de néctar y polen a lo largo de la época de floración del matorral de cada parcela. Para ello se ha ponderado la fenología de los taxones poliníferos y nectaríferos con su cobertura respectiva. De esta forma se ha comprobado que la producción de néctar o polen presenta fuertes oscilaciones dependiendo de las floraciones de taxones nectaríferos o poliníferos de gran cobertura en los diferentes matorrales (Figs. 3 y 4). Puede observarse la existencia de tres modelos diferentes (parcelas de Trassierra, Cabra y Puerto de Gáliz). En la parcela de Trassierra hay una mayor cobertura de taxones poliníferos que nectaríferos y en ambos la producción está fuertemente restringida a la primavera. En la parcela de Cabra es mayor la cobertura de los taxones nectaríferos que producen néctar durante todo el verano, en tanto que el polen, más escaso, está confinado a la primavera. En la parcela del Puerto de Gáliz la situación es más compleja; la mayor producción de néctar y polen es estival-otoñal (debida a *Leguminosae* y *Ericaceae*), pero en primavera hay un pico relativamente importante de producción de polen (debido a *Cistaceae* y otras *Leguminosae*).

Las únicas diferencias fenológicas significativas observadas en relación a la sexualidad floral son las debidas a la floración temprana de los taxones

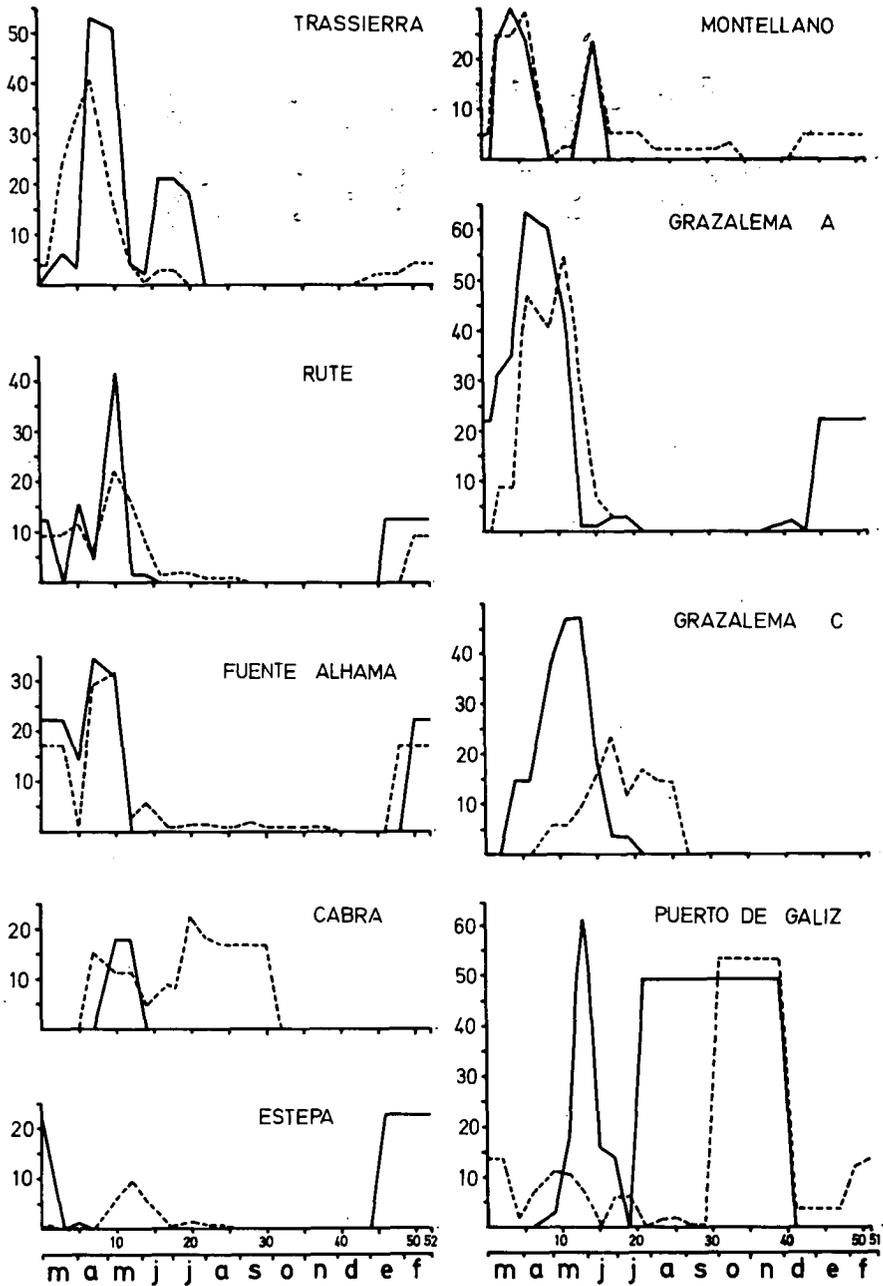


Fig. 3. Evolución temporal de la producción de polen y néctar en función de la cobertura de los taxones poliníferos y nectaríferos. Se excluyen los gráficos correspondientes a las parcelas sin datos de cobertura, así como los de Algeciras a y Barbate. Línea continua, polen; línea discontinua, néctar.

Parcela	Z	e.s.	C.V.	n	A	B
Trassierra	0.2507	0.0150	38.26	41	-0.318 p<0.05	-0.683 p<0.001
Rute	0.2226	0.0214	53.46	31	-0.105 ns	-0.865 p<0.001
Fuente Alhama	0.2029	0.0183	49.34	30	-0.139 ns	-0.786 p<0.001
Cabra	0.1856	0.0204	45.28	17	-0.055 ns	-0.964 p<0.001
Estepa	0.1692	0.0198	46.76	16	-0.005 ns	-0.635 p<0.01
Montellano	0.2069	0.0203	48.06	22	-0.171 ns	-0.821 p<0.001
Grazalema a	0.2167	0.0196	55.15	38	-0.252 ns	-0.663 p<0.001
Grazalema b	0.2809	0.0305	40.69	14	-0.361 ns	-0.889 p<0.001
Grazalema c	0.2810	0.0216	34.32	20	-0.226 ns	-0.965 p<0.001
Puerto de Gáliz	0.1697	0.0135	44.89	29	-0.268 ns	-0.841 p<0.001
Algeciras a	0.1992	0.0161	44.24	28	-0.322 ns	-0.834 p<0.001
Algeciras b	0.1520	0.0091	33.43	30	-0.180 ns	-0.346 ns
Algeciras c	0.2927	0.0342	48.16	17	+0.188 ns	-0.663 p<0.005
Barbate	0.1566	0.0122	44.82	33	+0.017 ns	-0.599 p<0.001

Cuadro XI. Solapamiento medio (Z) y sus correspondientes error standard (e.s.) y coeficiente de variación (C.V.) de la floración de todos los pares de taxones en cada parcela. Coeficiente de correlación entre el solapamiento de cada taxón con los demás y duración de su floración (A), y entre el mismo solapamiento y la diferencia en semanas entre el comienzo de la floración de cada taxón y el momento de máxima floración en cada matorral (B), n, número de taxones; n. s., coeficiente de correlación no significativo.

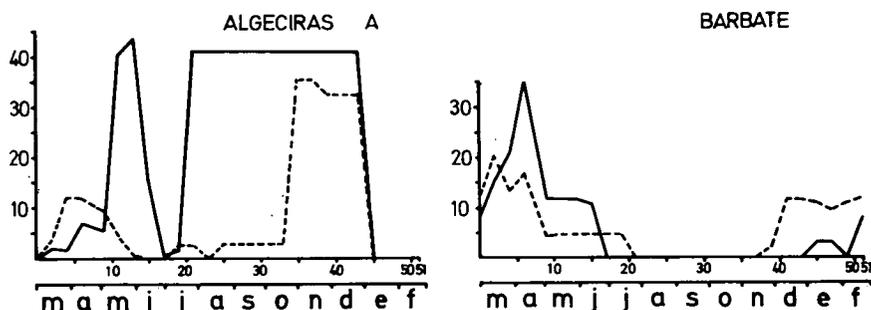


Fig. 4. Evolución temporal de la producción de polen y néctar en función de la cobertura de los taxones poliníferos y nectaríferos, en las parcelas de Algeciras a y Barbate. polen; línea discontinua, néctar.

de flores unisexuales, en las parcelas de Rute y Cabra. Este hecho está en parte asociado a la floración temprana de taxones anemófilos.

No se observan diferencias significativas en la floración de los taxones histeránteos y sinánteos, debido probablemente a la desigualdad del tamaño de los grupos formados atendiendo a este carácter. Tan sólo puede señalarse una ligera tendencia hacia la floración temprana de los taxones histeránteos en la parcela de Algeciras a.

Las características vegetativas sólo determinaron diferencias fenológicas en Grazalema b y en Estepa. En la primera las plantas más pequeñas y más grandes florecieron antes que las medianas, mientras que en la segunda las plantas arbóreas florecieron antes que los arbustos.

Solapamiento de la floración. En el Cuadro XI se incluye el solapamiento medio (Z) de la floración de todos los pares de taxones en cada parcela. Puede observarse que los valores máximos corresponden a las parcelas de mayor altitud (Grazalema b y c), a la parcela de Algeciras c y a la de Trasierra. En las dos primeras debido a una floración fuertemente concentrada en el verano, y en las dos últimas como consecuencia de una floración casi totalmente restringida a la primavera. Los menores solapamientos tuvieron lugar en la parcela costera (Barbate) y en los brezales de la Comarca

de Algeciras (Puerto de Gáliz, Algeciras b, y en menor medida Algeciras a); en todas estas parcelas el clima especialmente suave permitió una floración más dispersa por todo el año. Las parcelas de Cabra y Estepa tuvieron bajos solapamientos, pero esto pareció deberse a la existencia allí de unos matorrales más degradados, con una diversidad florística menor.

En el Cuadro XI se exponen también los coeficientes de variación ($C.V. = d.t. \times 100 / Z$) del solapamiento de todos los pares de taxones de cada parcela. Son de destacar los bajos C.V. encontrados en tres parcelas, cuyo valor de Z era alto, especialmente en el caso de Trassierra y Grazalema b y c. Esto se debe a la fuerte concentración fenológica ya mencionada en estas parcelas, que determina que todos los pares de taxones tengan solapamientos altos y similares. Las parcelas que presentan valores bajos de Z muestran también C.V. no excesivamente altos, y en el caso de Algeciras b, al menor Z hay que añadir el menor C.V., lo cual es asignable a una floración mucho más regular, en la que los pares de taxones tienen solapamientos bajos y también similares entre sí. Por tanto los C.V. bajos pueden medir de forma relativa una agregación o una regularidad fuertes en la floración, aunque para distinguirlos es necesario conocer el solapamiento medio (Z) de todos los pares de taxones.

Por otro lado se comprueba (Cuadro XI) que el solapamiento medio de cada taxón con el resto de los presentes en cada parcela no está correlacionado con la duración de su floración, salvo en la parcela de Trassierra (aunque el porcentaje de varianza explicada fue muy pequeño: 10.1%). Hay, sin embargo, una correlación negativa entre el mismo solapamiento y la diferencia de tiempo entre la floración de cada taxón y el momento de máxima floración del matorral correspondiente, siendo además el porcentaje de varianza explicada mucho más alto (35.9%-93.1%). Esta última correlación no existe en la parcela de Algeciras b, debido una vez más a su floración más regular. Se ha observado en cuatro parcelas una correlación significativa entre la diferencia de tiempo anteriormente mencionada y la duración de la floración de los taxones en cada parcela (Trassierra, $r=0.316$, $p < 0.05$; Puerto de Gáliz, $r=0.617$, $p < 0.001$; Algeciras a, $r=0.684$, $p < 0.001$; Algeciras b, $r=0.344$, $p < 0.05$).

Se ha calculado el solapamiento medio de la floración de todos los pares de taxones de las familias mejor representadas (*Labiatae*, *Leguminosae*, *Cistaceae*, *Compositae* y *Ericaceae*) en cada parcela (Cuadro XII). Se han realizado además análisis de varianza para dilucidar la influencia del factor familia en el grado de solapamiento de los taxones, incluyéndose también los resultados en el Cuadro XII. Puede comprobarse que la familia *Cistaceae*

Parcela	Leguminosae	Cistaceae	Labiatae	Compositae	Ericaceae	Análisis de varianza
1 Trassierra	(8)0.3632 ₋ 0.0518	(7)0.3552 ₋ 0.0622	(5)0.1364 ₋ 0.1341			Leg, Cis, Lab: H=12.286***; Leg, Cis; U=29 n.s.
2 Rute	(8)0.4079 ₊ 0.2122		(5)0.3145 ₊ 0.2041			Leg, Lab: U=30 n.s.
3 Fuente Alhama	(4)0.1611 ₊ 0.1606	(5)0.7686 ₊ 0.2177	(6)0.12 ₋ 0.1007			Lab, Cis, Leg; H=10.098**; Lab, Leg: U=15.5 n.s.
4 Cabra	(4)0.1292 ₊ 0.1055		(4)0.30 ₋ 0.1384			Lab, Leg: U=18 n.s.
5 Estepa			(5)0.2377 ₊ 0.0703			
6 Montellano			(7)0.2246 ₋ 0.1112			
7 Grazalema a	(10)0.3649 ₊ 0.1800	(4)0.4440 ₊ 0.0723	(5)0.3271 ₋ 0.1310			Leg, Lab, Cis: H=2.889 n.s.
8 Grazalema b			(5)0.3305 ₊ 0.2139	(4)0.3611 ₋ 0.1416		Lab, Com: U=27 n.s.
9 Grazalema c		(5)0.5760 ₊ 0.0939	(6)0.4578 ₊ 0.1703			Lab, Cis: U=2.1 n.s.
11 Puerto Gáliz	(7)0.1257 ₋ 0.0796	(5)0.4253 ₋ 0.1929	(4)0.2475 ₋ 0.0292		(6)0.1205 ₊ 0.0671	Leg, Eri, Cis, Lab: H=11.599**
12 Algeciras a	(7)0.1170 ₊ 0.0671	(5)0.3101 ₊ 0.0672			(5)0.0896 ₋ 0.0981	Leg, Eri, Cis: H=9.095*
13 Algeciras b	(6)0.1738 ₊ 0.0908		(4)0.1667 ₋ 0.1924		(7)0.1533 ₋ 0.0826	Eri, Leg, Lab: H=0.254 n.s.
14 Algeciras c	(5)0.2183 ₊ 0.1618					
15 Barbate		(5)0.4763 ₊ 0.1700	(7)0.1940 ₊ 0.0852	(5)0.2688 ₊ 0.2267		Lab, Com, Cis: H=7.552*

Cuadro XII. Solapamiento medio (+ d.t.) entre todos los taxones (entre paréntesis) de las familias más representadas en cada parcela. Análisis de varianza para probar la hipótesis de igualdad del solapamiento medio de los taxones de las familias más representadas. H: test de Kruskal Wallis; U: test de Mann Witney para comparar en ocasiones sólo pares de familias. Niveles de significación: n.s., diferencias no significativas; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.02$; ***, $p < 0.005$.

presenta casi sin excepción solapamientos más altos que *Leguminosae* y *Labiatae*, en tanto que las diferencias entre estas dos últimas familias son frecuentemente no significativas. *Compositae* y *Ericaceae* están bien representadas en un escaso número de parcelas, si bien la primera presenta un solapamiento mucho más alto que la segunda.

Leguminosae, *Cistaceae* y *Labiatae* son las familias bien representadas en un mayor número de parcelas. Por ello se han usado para conocer si el solapamiento medio de sus taxones está correlacionado con el número de los que conviven en cada parcela, o si lo está con una variable ambiental de gran influencia fenológica como es la altitud. En las tres familias el solapamiento fue independiente del número de taxones y sólo el de *Labiatae* estuvo correlacionado significativamente con la altitud ($r=0.835$, $p < 0.002$).

DISCUSION

Distribución de los síndromes de polinización y los atributos florales

En los matorrales estudiados, representativos de la mayoría de los presentes en el SW de la Península Ibérica, hay dos síndromes básicos de polinización: anemófilo y zoófilo, fácilmente discernibles por su morfología en la mayor parte de los taxones (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979; PROCTOR & YEO, 1973). En este estudio el único tipo encontrado de polinización zoófila ha sido el entomófilo.

Anemofilia. Este tipo de polinización abiótica es relativamente escaso en los taxones leñosos de la región estudiada. No obstante, en el estrato arbóreo, que es más pobre taxonómicamente, predomina la polinización anemófila, como corresponde al bosque de estas latitudes (REGAL, 1982; WHITEHEAD, 1983). Si se considerase sólo el estrato herbáceo la importancia de la anemofilia sería también mayor que en el arbustivo, aunque diferencialmente según los tipos de comunidades (TALAVERA, com. pers.). Analizando todos los taxones de Andalucía Occidental (2.622, según VALDÉS & al., 1987), el 19.55% de ellos son anemófilos. Este porcentaje concuerda con los encontrados en floras de latitudes similares (19%, JAEGER, 1963; 21.5%, KNUTH, 1906-1909), es inferior al de latitudes superiores (38%, JAEGER, 1963) y al de pantanos y marismas (hasta 55%, POJAR, 1974), y algo superior al de altitudes superiores (11-16%, JAEGER, 1963).

El síndrome anemófilo ha sido tradicionalmente asociado a la unisexualidad floral (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979; PROCTOR & YEO, 1973). Estudiando

sólo las plantas leñosas se ha comprobado que esto es cierto sólo para la monoecia (véase más adelante), si bien este análisis puede estar desviado por el importante componente filogenético que supone la presencia de seis especies de *Quercus*. MUENCHOW (1987) analiza dos floras completas a nivel de género, comprobando la asociación entre polinización abiótica (principalmente anemófila) y dioecia, pero en su análisis sólo distingue entre taxones dioicos y no dioicos, no separando los monoicos.

Entomofilia. Este síndrome mayoritario en este estudio, implica la existencia de una serie de mecanismos para la atracción de los insectos polinizadores, tradicionalmente llamados atributos florales y cuya distribución analizamos seguidamente.

La abundancia de los distintos colores florales observados es básicamente similar a la encontrada en otros lugares, incluso si se consideran regiones de flora muy diferente (WEEVERS, 1952). No obstante, la similitud aumenta cuando la comparación se establece en otras floras mediterráneas, en las que el color floral dominante es amarillo, seguido de blanco y rosa-rojo (DIAMANTOPOULOS & MARGARIS, 1981; VOLIOTIS, 1984). En las parcelas de Trasierra y Grazalema a, el color dominante es el blanco y esto podría estar relacionado con la correspondencia entre este color floral y los hábitats cerrados de sotobosque (DEL MORAL & STANDLEY, 1979; McCANN, 1986; OSTLER & HARPER, 1978) característicos de estas parcelas. El incremento propuesto por JAEGER (1957) y WEEVERS (1952) para los colores azul y violeta en función de la altitud, sólo ha sido parcialmente observado en las parcelas de mayor altitud. En estudios posteriores sería deseable determinar la importancia de la reflexión ultravioleta, a la que son sensibles los insectos (KEVAN, 1978) y que debe provocar algunas divergencias con las distribuciones mostradas aquí.

La distribución de los tipos morfológicos florales está muy condicionada por la distribución de las familias, dado que aquéllos son muy determinantes en la delimitación de éstas. Es innegable la estrecha relación entre tipo bilabiado y *Labiatae*, papilionado y *Leguminosae*, pseudantio capituliforme y *Compositae*. El nivel similar de representación entre taxones generalistas y especializados y las escasas diferencias en este sentido entre parcelas de distinto nivel sucesional ya habían sido encontrados en otras áreas por MOLDENKE (1975) y PROCTOR (1978) respectivamente. No obstante, la división de los taxones en generalistas y especializados está basada en consideraciones teóricas, que en ocasiones no concuerdan con el espectro real de polinizadores (WYATT, 1983). La zigomorfia y actinomorfa floral ofrecen distintas

posibilidades de atracción de los polinizadores, pero ambas estrategias están plenamente difundidas, de lo que deriva su representación similar en todas las parcelas.

Se ha observado que las tres clases de tamaño floral están uniformemente representadas. Esto se debe a que el tamaño floral, que es un mecanismo visual directo para atraer a los polinizadores (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979), está correlacionado negativamente en la producción de flores, como ha sido comprobado en este estudio, que confirma las observaciones realizadas sobre un matorral costero de la misma región (J. HERRERA, 1987). La atracción puede ser llevada a cabo por flores individuales grandes o por toda la planta cubierta de muchas flores pequeñas (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979).

Néctar y polen son las recompensas alimenticias más comunes, aunque hay una variedad más amplia: exudados estigmáticos, aceites, resinas, tejidos florales (SIMPSON & NEFF, 1983). En algunas parcelas los taxones poliníferos y nectaríferos están igualmente representados; en otras, los taxones nectaríferos son más abundantes, fundamentalmente en parcelas situadas sobre sustratos calcáreos, en los que algunas familias típicamente nectaríferas (e.g., *Labiatae*) están mejor representadas. Al considerar la cobertura de los taxones, la proporción de plantas poliníferas aumenta mucho casi sin excepción, debido a la gran cobertura de algunas *Cistaceae* y *Leguminosae*. La inclusión de los taxones anemófilos entre los poliníferos no provoca variaciones muy importantes en la distribución porcentual de los taxones, pero sí cuando se considera la cobertura, dado que ésta es muy alta para algunos taxones anemófilos (e.g., *Quercus* spp., *Pistacia lentiscus*, *Erica scoparia*), lo cual podría reforzar la posible interferencia en la polinización de los taxones entomófilos (véase la Introducción). La asociación encontrada entre la producción de una determinada recompensa floral y el color de los órganos atractivos de la flor ya había sido mencionada anteriormente (PERCIVAL, 1965) y encontrada en áreas próximas (HERRERA, 1982).

En los matorrales estudiados predominan los taxones de flores hermafroditas sobre los monoicos y dioicos, pero de una forma diferencial, ya que se ha observado una mayor frecuencia relativa de la unisexualidad floral en las zonas más bajas, con menor nivel de degradación y sobre suelos más ricos y profundos, como ya ha señalado C. M. HERRERA (1984). En conjunto, el porcentaje de taxones con flores unisexuales es inferior al de zonas tropicales y superior al de altas latitudes o altitudes (BAWA, 1980; BAWA & OPLER, 1975; BULLOCK, 1985; CROAT, 1979; KAY & STEVENS, 1986; SOBREVILLA & ARROYO, 1982). No obstante, hay que tomar ciertas precauciones cuando se efectúan comparaciones con floras completas, ya que el presente estudio se refiere sólo

a plantas leñosas, en las que es más frecuente la unisexualidad (BULLOCK, 1985; FOX, 1985; MUENCHOW, 1987). En el pequeño grupo de taxones de flores unisexuales incluido en el estudio, la dioecia está asociada al síndrome entomófilo (para más información véase BAWA, 1980), pero esta relación y su asociación a la producción de frutos carnosos son objeto de controversia (C. M. HERRERA, 1982, 1984; MUENCHOW, 1987).

La floración histerántea, de la misma forma que la caducidad foliar, está muy escasamente representada en la región. No obstante, son relativamente más frecuentes los taxones histerán-teos invernales, propios de climas más fríos (*Prunus*, *Crataegus*, *Pyrus*), que los taxones histerán-teos estivales (sólo *Asparagus albus*), característicos de zonas tropicales secas (JANZEN, 1967).

Fenología de la floración

Las relaciones entre familias y algunas de las características analizadas son determinantes de la fenología de la floración de los grupos establecidos en esas categorías. Este es particularmente el caso de los tipos morfológicos, los tamaños de las flores y las recompensas florales. También se observaron repercusiones fenológicas de otras asociaciones, aunque estadísticamente enmascaradas por lo dispar del número de taxones de los grupos formados. Por ejemplo, la floración temprana de taxones histerán-teos está asociada a la floración temprana de algunos taxones anemófilos, que son histerán-teos para la mejor dispersión y recepción del polen (FAEGRI & VAN DER PIKL, 1979; WHITEHEAD, 1969, 1983) y por tanto asociada a la floración temprana de taxones de flores unisexuales. La segregación temporal de los colores florales observada en Rute no está relacionada con la representación de las familias, y aunque KERNER & OLIVER (1904) y ROBERTSON (1895, 1924) propusieron tal segregación, no existen datos concluyentes y fiables a nivel de comunidad (KEVAN, 1978, 1983). En floras completas de zonas templadas sí se ha comprobado que, al igual que en el matorral de Rute, los taxones de flores blancas y rosas florecen antes que los de flores amarillas (McCANN, 1986).

El atributo que presenta diferencias fenológicas en mayor número de parcelas es la recompensa floral. Como se ha indicado, esto depende en gran medida de las familias presentes en esos matorrales. La producción de polen es debida básicamente a las familias *Cistaceae* y *Leguminosae*, de floración primaveral, mientras que el néctar es producido principalmente por *Labiatae* y algunas *Compositae*, de floraciones más tardías. La precocidad de las plantas poliníferas puede estar influida por el mayor gasto energético que debe suponer la producción de gran cantidad de polen destinado a la atracción de polinizadores y no a la fecundación de óvulos. En estudios

posteriores sería deseable cuantificar este esfuerzo, así como el de los taxones nectaríferos (producción total de flores y cantidad de polen y/o néctar por flor). La familia *Ericaceae* es principalmente nectarífera, pero está bien representada sólo en parcelas de clima más moderado y húmedo, en las que no se observó diferenciación fenológica en ningún atributo.

Las parcelas de mayor altitud (Grazalema b y c) son las que muestran mayor número de atributos con diferenciación fenológica. No hay ninguna razón para pensar que la altitud implique directa o indirectamente presiones selectivas que determinen esta organización de la floración. Más bien parece resultado de una representación muy particular de las familias, es decir, el componente filogenético de tal organización debe ser fuerte. De hecho KOCHMER & HANDEL (1986) demuestran en dos floras templadas no relacionadas de 2.298 y 1.575 taxones respectivamente, la existencia de diferencias fenológicas claras a nivel de familia, demostrando un papel muy importante de la filogenia en la floración. Esta idea ya había sido adelantada por CLARKE (1893).

En cuanto a las características vegetativas, los taxones arbustivos están sobrerrepresentados en el presente estudio, haciendo estadísticamente difíciles las comparaciones fenológicas. No obstante, se ha encontrado en dos parcelas una floración significativamente precoz de los taxones arbóreos o de tamaño grande, debido probablemente a su mayor capacidad para almacenar reservas (GRAINGER, 1939; KOCHMER & HANDEL, 1986). Muchos de estos árboles son de floración histeránte y anemófilos (véase más arriba) o entomófilos. En este último caso la floración precoz e histeránte puede suponer una atracción visual mayor para los polinizadores.

En este estudio se ha calculado el solapamiento de la floración de todos los pares de taxones de cada parcela, para hacer una aproximación a las posibles interacciones que los taxones que conviven pueden sufrir en su polinización. La idea de que las plantas zoófilas pueden competir por los polinizadores es antigua (ROBERTSON, 1895, 1924). Se ha propuesto que esta competencia puede ser responsable de la divergencia de hábitats, de la utilización de diferentes polinizadores o de la separación fenológica de los taxones que conviven (e.g. HEINRICH, 1975; PLEASANTS, 1983; WASER, 1983). Sólo el último fenómeno interesa aquí. Sin embargo, ha sido recientemente cuando se ha iniciado el estudio experimental de estos problemas, observándose casos tanto de competencia como de mutualismo (véanse las revisiones de KAY, 1987; RATHCKE, 1983 y WASER, 1983). Este mutualismo ha sido indicado para la floración (WASER & REAL, 1979) y también para las semejanzas florales (mimetismo: DAFNI, 1984; LITTLE, 1983).

Recientemente han aparecido diversos métodos estadísticos, progresivamente más complejos, para probar la hipótesis de la existencia de la competencia por la polinización, según las floraciones estén distribuidas al azar, regular o uniformemente (COLE, 1981; FLEMING & PARTRIDGE, 1984; GLEESON, 1981; POOLE & RATHCKE, 1979). Sin embargo, los resultados no se han correspondido con las expectativas, ya que en muchos casos son contradictorios, incluso sobre los mismos datos. Esto se debe más bien a errores en el planteamiento de la hipótesis de partida que a los métodos estadísticos (FLEMING & PARTRIDGE, 1984).

El conjunto de datos expuesto en el presente estudio no incluye información sobre los insectos polinizadores, de forma que no se pueden dilucidar experimentalmente los taxones que pueden interactuar y ha de usarse solamente la fenología de la floración desde un punto de vista aproximativo. Prácticamente en todas las parcelas el solapamiento es mayor en el momento de máxima floración de la comunidad, y no hay relación entre el solapamiento y la duración de los taxones, lo que indica una tendencia hacia la agregación de la floración. No obstante, se ha encontrado en cuatro parcelas que la duración de la floración es mayor en taxones más alejados temporalmente del pico de floración de las comunidades. Ello se debe a que en estas parcelas existen algunos taxones de amplia floración estival o invernal (e.g. *Ulex* spp., *Rosmarinus officinalis*, *Daphne gnidium*, *Thymus capitatus*, *Nerium oleander*, *satureja cuneifolia* subsp. *obovata*), que además presentan una gran cobertura en esas parcelas. Esta tendencia aparece en el conjunto de los matorrales sólo esporádicamente, y puede ser el resultado de fenómenos competitivos, aunque esto no puede asegurarse para la comunidad completa. Comportamientos fenológicos semejantes han sido descritos en otras regiones de clima mediterráneo (KUMMEROW, 1983).

El examen del solapamiento de la floración entre los taxones de cada familia muestra la existencia de modelos diferentes en las familias mejor representadas, como consecuencia de sus distintas fenologías. Un extremo corresponde a *Cistaceae*, que presenta el mayor solapamiento a consecuencia de una fuerte concentración primaveral de floración. *Labiatae* y *Leguminosae* presentan solapamientos intermedios, mientras que en el extremo opuesto, *Ericaceae* muestra siempre el menor solapamiento, ya que en muchos casos la floración de sus taxones se distribuye durante todo el año (ARROYO & HERRERA, en prensa). Algunos han querido ver en este tipo de floración dispersa una consecuencia de fenómenos competitivos por la polinización (READER, 1975) al establecerse los períodos de floración de taxones de la misma familia, que deben tener morfologías florales similares

y por tanto pueden atraer a los mismos polinizadores. Pero últimamente KOCHMER & HANDEL (1986) han sugerido que las propiedades fenológicas de las familias son caracteres muy antiguos, mientras que las presiones selectivas de la competencia por la polinización deben ser extremadamente variables geográfica y temporalmente.

Más que las posibles implicaciones reproductivas del tipo de solapamiento de cada parcela, interesa comparar los valores obtenidos en ellas, dada la falta de datos sobre los polinizadores y las producciones de semillas. El mayor solapamiento corresponde a las parcelas de mayor altitud. En ellas la época de floración de las comunidades completas está restringida climáticamente, pero no tanto la de cada uno de los taxones (J. ARROYO, 1985). Esto probablemente es debido a la mayor producción floral, al desarrollo más lento de los botones florales (M. T. K. ARROYO & al., 1981) y a la mayor longevidad de las flores individuales (PRIMACK, 1985b), y está de acuerdo con la existencia de un ambiente menos propio para los polinizadores (M. T. K. ARROYO & al., 1982), que han de ser mejor recompensados (HEINRICH & RAVEN, 1972), tanto en cantidad de recompensa como en tiempo de su oferta. El resto de las parcelas se sitúan a altitudes más bajas y presentan solapamientos menores. El menor solapamiento se encuentra en las parcelas de la comarca de Algeciras (10-13), que representan una de las escasas zonas de vegetación con afinidades atlánticas en la región, debido a su clima templado y húmedo. Esta situación se hace extrema en la parcela de Algeciras b, que presenta un microclima aún más suave, con la consiguiente segregación de los períodos de floración por todo el año. La vegetación de la parcela costera (Barbate) es típicamente mediterránea, pero debido a unas temperaturas más suaves la floración de la comunidad está extendida durante un largo período de tiempo y el solapamiento es por tanto pequeño.

En el presente estudio se ha intentado describir la fenología de la floración y su relación con ciertas características florales de una forma extensiva en los matorrales del SW de la Península Ibérica. Todavía no existen datos fiables que nos permitan establecer las causas de los diferentes modelos encontrados. Últimamente se han expuesto una serie de limitaciones en la tradicional y ampliamente difundida teoría de la competencia por la polinización (KOCHMER & HANDEL, 1986), pero entre ellas, dos son particularmente importantes con respecto al presente estudio. Por un lado aquí sólo se han estudiado las plantas leñosas, y el componente herbáceo debe ser importante, sobre todo en primavera, época en la que se concentra su floración. Por otra parte en todas las comunidades hay un nivel de degradación más o menos intenso, que es fuertemente determinante de la composi-

ción de los matorrales e independiente de las interacciones en el proceso de la polinización.

APENDICE

Características de la flor, tipo de floración y localización de los taxones estudiados. 1, color de las flores: z, azul; v, verde; r, rosa-rojo; l, violeta; b, blanco; a, amarillo; i, indiferenciado. 2, tipo morfológico: r, radiada; i, infundibuliforme; c, campanulada; h, hipocrateriforme; b, bilabiada; p, papilionada; k, pseudantio capituliforme; n, anemófila (+, posible anemofilia). 3, tamaño de las flores: I, < 5 mm.; II, 5-20 mm.; III, > 20 mm. 4, recompensa floral: p, polen; n, néctar; x, ambos. 5, sexualidad: h, hermafrodita; u, unisexual. 6, floración: s, sinántea; h, histerántea. 7. Presencia de cada taxón en las parcelas 1-15 (véase fig. 1 para nombre y localización de las parcelas). La nomenclatura sigue básicamente Flora Europaea (TUTIN & al., 1964-1980).

	1	2	3	4	5	6	7
ACERACEAE							
<i>Acer monspessulanum</i>	i	n(+)	I	p	u	h	10
ANACARDIACEAE							
<i>Pistacia lentiscus</i>	i	n	I	p	u	s	1-4, 7, 11-15
<i>P. terebinthus</i>	i	n	I	p	u	h	1-3
APOCYNACEAE							
<i>Nerium oleander</i>	r	h	III	n	h	s	1, 6, 7
ARALIACEAE							
<i>Hedera helix</i>	v	r	II	n	h	s	13
BETULACEAE							
<i>Alnus glutinosa</i>	l	n	I	p	u	h	13
BORAGINACEAE							
<i>Lithodora fruticosa</i>	z	h	II	n	h	s	10
<i>L. prostrata</i>							
subsp. <i>lusitanica</i>	z	h	II	n	h	s	11-14
CAPRIFOLIACEAE							
<i>Lonicera implexa</i>	b	b	III	n	h	s	1, 2, 4, 7, 15
<i>Viburnum tinus</i>	b	i	II	n	h	s	1
CARYOPHYLLACEAE							
<i>Arenaria aggregata</i>							
subsp. <i>erinacea</i>	b	i	II	n	h	s	8-10
CISTACEAE							
<i>Cistus albidus</i>	r	r	III	x	h	s	1-3, 7-10, 15
<i>C. crispus</i>	r	r	III	p	h	s	1, 6, 7, 11, 12, 14
<i>C. ladanifer</i>	b	r	III	p	h	s	1, 11
<i>C. monspeliensis</i>	b	r	III	p	h	s	1, 2
<i>C. populifolius</i>							
subsp. <i>major</i>	b	r	III	p	h	s	1, 13
<i>C. salviifolius</i>	b	r	III	p	h	s	1, 3, 7, 11-13, 15
<i>Fumana ericoides</i>	a	r	II	p	h	s	9, 10
<i>F. thymifolia</i>	a	r	II	p	h	s	2, 3, 6, 15
<i>Halimium atriplicifolium</i>	a	r	III	p	h	s	1, 7, 9
<i>H. commutatum</i>	a	r	III	p	h	s	15
<i>H. halimifolium</i>	a	r	III	p	h	s	12, 15
<i>H. lasianthum</i>	a	r	III	p	h	s	11, 12
<i>Helianthemum cinereum</i>	a	r	II	p	h	s	3
<i>H. hirtum</i>	a	r	II	p	h	s	3, 5, 9

	1	2	3	4	5	6	7
<i>H. origanifolium</i>							
subsp. <i>molle</i>	a	r	II	p	h	s	8-10
COMPOSITAE							
<i>Centaurea aspera</i>	l	k	III	n	h	s	3, 8, 9
<i>Cheirolophus sempervirens</i>	l	k	III	n	h	s	13
<i>Ditrichia viscosa</i>	a	k	II	n	h	s	11, 15
<i>Helichrysum italicum</i>							
subsp. <i>serotinum</i>	a	k	I	n	h	s	8-10
<i>H. picardii</i>	a	k	I	n	h	s	15
<i>H. stoechas</i>	a	k	I	n	h	s	1, 4-6, 15
<i>Phagnalon rupestre</i>	a	k	I	n	h	s	15
<i>P. saxatile</i>	a	k	I	n	h	s	1-3, 5, 6, 8, 15
<i>P. sordidum</i>	a	k	I	n	h	s	2, 3, 9
<i>Santolina rosmarinifolia</i>							
subsp. <i>canescens</i>	a	k	II	n	h	s	2, 4, 8-10
<i>Stachelina dubia</i>	r	k	II	n	h	s	2, 4
CORIARIACEAE							
<i>Coriaria myrtifolia</i>	v	r	I	n	u	s	1
CRUCIFERAE							
<i>Pilolirichum spinosum</i>	a	h	I	?	h	s	10
CUPRESSACEAE							
<i>Juniperus oophora</i>	i	n	I	p	u	s	15
<i>J. oxycedrus</i>							
subsp. <i>macrocarpa</i>	i	n	I	p	u	s	15
<i>J. oxycedrus</i>							
subsp. <i>oxycedrus</i>	i	n	I	p	u	s	4, 7
<i>J. phoenicea</i>	i	n	I	p	u	s	7
ERICACEAE							
<i>Arbutus unedo</i>	b	c	II	n	h	s	1, 11, 13, 15
<i>Calluna vulgaris</i>	r	c	I	n	h	s	11-13
<i>Erica arborea</i>	b	c	I	x	h	s	1, 7, 11-13
<i>E. australis</i>	r	c	II	n	h	s	11, 12
<i>E. ciliaris</i>	r	c	II	n	h	s	13
<i>E. erigena</i>	r	c	II	n	h	s	13
<i>E. scoparia</i>	v	n	I	p	h	s	11-13
<i>E. umbellata</i>	r	c	I	n	h	s	11, 12
<i>Rhododendron ponticum</i>							
subsp. <i>baeticum</i>	r	i	III	n	h	s	13
EUPHORBIACEAE							
<i>Euphorbia nicaeensis</i>	a	r	I	n	h	s	9
FAGACEAE							
<i>Castanea sativa</i>	b	n(+)	I	p	u	s	1
<i>Quercus canariensis</i>	i	n	I	p	u	s	14
<i>Q. coccifera</i>	i	n	I	p	u	s	1-3, 5, 7, 15
<i>Q. faginea</i>	i	n	I	p	u	h	1, 2, 7
<i>Q. fruticosa</i>	i	n	I	p	u	s	11
<i>Q. rotundifolia</i>	i	n	I	p	u	s	1-3, 5-7, 9
<i>Q. suber</i>	i	n	I	p	u	s	12
GLOBULARIACEAE							
<i>Globularia alypum</i>	z	k	I	n	h	s	15
LABIATAE							
<i>Calamintha sylvatica</i>							
subsp. <i>ascendens</i>	r	b	II	n	h	s	13, 15
<i>Lavandula lanata</i>	l	b	II	n	h	s	8, 9

	1	2	3	4	5	6	7
<i>L. stoechas</i>							
subsp. <i>sampaiana</i>	l	b	II	n	h	s	1
<i>L. stoechas</i>							
subsp. <i>stoechas</i>	l	b	II	n	h	s	2, 6, 11, 12, 14, 15
<i>Mentha pulegium</i>	r	b	II	n	h	s	7
<i>Micromeria graeca</i>	r	b	II	n	h	s	4-9
<i>Phlomis purpurea</i>	r	b	III	n	h	s	1-9, 14, 15
<i>Rosmarinus officinalis</i>	z	b	II	n	h	s	1-3, 6, 15
<i>Satureja cuneifolia</i>							
subsp. <i>obovata</i>	r	b	II	n	h	s	3
<i>S. salzmannii</i>	r	b	II	n	h	s	11, 12
<i>Sideritis arborescens</i>							
subsp. <i>perezlarae</i>	a	b	II	n	h	s	15
<i>S. incana</i>							
var. <i>occidentalis</i>	a	b	II	n	h	s	8, 9
<i>Stachys officinalis</i>	r	b	II	n	h	s	13
<i>Teucrium capitatum</i>	b	b	II	n	h	s	2-7
<i>T. chamaedrys</i>	r	b	II	n	h	s	10
<i>T. fruticosum</i>	r	b	III	n	h	s	1, 7, 11-15
<i>T. lusitanicum</i>	b	b	I	n	h	s	1, 3, 8-10, 15
<i>T. scorodonia</i>							
subsp. <i>baeticum</i>	a	b	II	n	h	s	11-13
<i>Thymus x arundanus</i>	b	b	II	n	h	s	9
<i>T. capitatus</i>	r	b	II	n	h	s	5, 6
<i>T. granatensis</i>	r	b	II	n	h	s	9, 10
<i>T. mastichina</i>	b	b	II	n	h	s	1, 2, 4-10
<i>T. zygis</i>	b	b	I	n	h	s	3
LEGUMINOSAE							
<i>Adenocarpus telonensis</i>	a	p	II	p	h	s	1, 7, 12-14
<i>Anagyris foetida</i>	a	p	III	?	h	s	7
<i>Anthyllis cytisoides</i>	a	p	II	n	h	s	7, 15
<i>Calycotome villosa</i>	a	p	II	p	h	s	12, 14, 15
<i>Ceratonia siliqua</i>	v	r	II	n	u	s	6, 7, 11
<i>Chamaespartium tridentatum</i>	a	p	II	n	h	h	12
<i>Chronanthus biflorus</i>	a	p	II	p	h	s	2
<i>Colutea arborescens</i>	a	p	III	p	h	s	2
<i>Coronilla juncea</i>	a	p	II	p	h	s	1, 15
<i>C. valentina</i>							
subsp. <i>glauca</i>	a	p	II	p	h	s	1, 15
<i>Cytisus baeticus</i>	a	p	III	p	h	h	1, 7, 10
<i>C. grandiflorus</i>	a	p	III	p	h	h	7
<i>C. striatus</i>	a	p	III	p	h	h	1, 13
<i>Dorycnium hirsutum</i>	b	p	II	n	h	s	7
<i>D. pentaphyllum</i>	b	p	I	n	h	s	2
<i>D. rectum</i>	b	p	II	n	h	s	1
<i>Echinospartium boissieri</i>	a	p	II	p	h	s	10
<i>Erinacea anthyllis</i>	z	p	II	n	h	s	10
<i>Genista cinerea</i>	a	p	II	p	h	h	2-4
<i>G. hirsuta</i>	a	p	II	p	h	s	1
<i>G. triacanthos</i>	a	p	II	p	h	s	11-14
<i>G. tridens</i>	a	p	II	p	h	s	11, 12
<i>G. umbellata</i>	a	p	II	p	h	s	2
<i>Hippocrepis scabra</i>	a	p	II	x	h	s	5

	1	2	3	4	5	6	7
<i>Ononis natrix</i>	a	p	II	p	h	s	5
<i>O. speciosa</i>	a	p	II	p	h	s	7
<i>Retama monosperma</i>	b	p	II	n	h	s	15
<i>R. sphaerocarpa</i>	a	p	II	n	h	h	1-4, 6, 7
<i>Spartium junceum</i>	a	p	III	p	h	h	2-4
<i>Stauracanthus boivinii</i>	a	p	II	p	h	s	11, 12
<i>Teline linifolia</i>	a	p	II	p	h	s	11, 13, 14
<i>T. monspessulana</i>	a	p	II	p	h	s	11, 13
<i>Ulex baeticus</i>	a	p	II	p	h	s	6-10
<i>U. parviflorus</i>	a	p	II	p	h	s	2-5
<i>U. scaber</i> var. <i>glabrescens</i>	a	p	II	p	h	s	11-14
LILIACEAE							
<i>Asparagus acutifolius</i>	v	i	I	n	u	s	3, 4, 7
<i>A. albus</i>	b	c	I	n	h	h	6
<i>Ruscus aculeatus</i>	v	i	I	n	u	s	15
<i>Smilax aspera</i>	b	i	I	n	u	s	13, 15
MYRTACEAE							
<i>Myrtus communis</i>	b	r	III	p	h	s	1, 11, 12, 14
OLEACEAE							
<i>Fraxinus angustifolia</i>	i	n	I	p	u	h	13, 14
<i>Jasminum fruticans</i>	a	h	II	n	h	s	1, 2, 6
<i>Olea europaea</i>	b	n	I	p	h	s	1, 3
<i>Phyllyrea angustifolia</i>	b	n	I	p	h	s	1, 7, 11-13, 15
<i>P. latifolia</i>	b	n	I	p	h	s	1, 2, 7
PALMAE							
<i>Chamaerops humilis</i>	a	n	I	p	u	s	5, 6
PINACEAE							
<i>Abies pinsapo</i>	i	n	I	p	u	s	10
Ranunculaceae							
<i>Clematis cirrhosa</i>	b	c	III	n	h	s	7
<i>C. flammula</i>	b	c	III	n	h	s	1, 3, 7
RHAMNACEAE							
<i>Frangula alnus</i> subsp. <i>baetica</i>	v	i	II	n	h	s	13
<i>Rhamnus alaternus</i>	v	i	I	n	u	s	1-5, 8, 9
<i>R. lycioides</i>	v	i	I	n	u	s	2-4, 6, 7, 15
ROSACEAE							
<i>Crataegus monogyna</i> subsp. <i>brevispina</i>	b	r	II	n	h	h	2, 4, 5, 7, 9, 10-12
<i>Prunus spinosa</i>	b	r	II	n	h	h	10
<i>Pyrus bourgeana</i>	b	r	III	n	h	h	11, 14
<i>Rosa corymbifera</i>	r	r	III	p	h	s	1
<i>R. pouzinzii</i>	r	r	III	p	h	s	2-4, 7, 10
<i>R. sempervirens</i>	b	r	III	p	h	s	14
<i>Rubus ulmifolius</i>	r	r	III	x	h	s	1, 3, 7, 11, 13
<i>Sorbus aria</i>	b	r	II	n	h	h	10
RUBIACEAE							
<i>Crucianella maritima</i>	a	h	II	n	h	s	15
<i>Putoria calabrica</i>	r	h	II	n	h	s	9, 10
SALICACEAE							
<i>Salix atrocinerea</i>	a	n(+)	I	p	u	h	11, 13
<i>S. pedicellata</i>	a	n(+)	I	p	u	h	1

	1	2	3	4	5	6	7
SANTALACEAE							
<i>Osyris alba</i>	v	r	I	n	u	s	2, 3, 6
<i>O. quadripartita</i>	v	r	I	n	u	s	12, 15
TAMARICACEAE							
<i>Tamarix canariensis</i>	b	c	I	?	h	s	3
THYMELAECEAE							
<i>Daphne gnidium</i>	b	h	I	n	h	s	2-7, 9-15
<i>D. laureola</i>	v	h	II	n	h	s	10
<i>Thymelaea hirsuta</i>	a	h	I	n	u	s	15
<i>T. villosa</i>	a	h	II	n	u	s	11, 12
UMBELLIFERAE							
<i>Bupleurum fruticosum</i>	a	r	I	n	h	s	9
<i>B. gibraltarium</i>	a	r	I	n	h	s	2
<i>B. spinosum</i>	a	r	I	n	h	s	9, 10
VITACEAE							
<i>Vitis vinifera</i>	v	i	I	?	h	s	13

BIBLIOGRAFIA

- ARROYO, J. (1985) *Fenología de la floración en matorrales de Andalucía Occidental*. Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla.
- _____ (en prensa) Fenología de la floración en especies del matorral del Sur de España. *Lagascalia* 15(2).
- _____, J. A. DEVESA, J. HERRERA, P. L. ORTIZ & S. TALAVERA (1986) Resumen del proyecto de investigación «La flora melitófila de Andalucía Occidental». *Vida Apícola* 18: 33-39.
- _____ & J. HERRERA (en prensa) Polinización y arquitectura floral en Ericaceae de Andalucía Occidental. *Lagascalia* 15(2).
- ARROYO, M. T. K., J. J. ARMESTO & C. VILLAGRAN (1981) Plant phenological patterns in the high Andean Cordillera of Central Chile. *J. Ecol.* 69: 205-223.
- _____, R. B. PRIMACK & J. J. ARMESTO (1982) Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of Central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. *Amer. J. Bot.* 69: 82-97.
- BAWA, K. S. (1980) Evolution of dioecy in flowering plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 15-39.
- _____ (1983) Patterns of flowering in tropical plants. In C. E. JONES & R. J. LITTLE (eds.) *Handbook of experimental pollination biology*: 394-410. New York.
- _____ & P. A. OPLER (1975) Dioecism in tropical forest trees. *Evolution* 29: 167-179.
- BULLOCK, S. H. (1985) Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 17: 287-301.
- CLARKE, H. L. (1893) The philosophy of flower seasons. *Amer. Naturalist* 27: 769-781.
- COLE, B. J. (1981) Overlap, regularity, and flowering phenologies. *Amer. Naturalist* 117: 993-997.
- DAFNI, A. (1984) Mimicry and deception in pollination. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 259-278.
- CROAT, T. B. (1979) The sexuality of the Barro Colorado Island flora (Panamá). *Phytologia* 42: 319-348.

- DEVESA, J. A., J. ARROYO & J. HERRERA (1985) Contribución al conocimiento de la biología floral del género *Lavandula* L. *Anales Jard. Bot. Madrid* **42**: 165-186.
- DIAMANTOPOULOS, J. G. & N. S. MARGARIS (1981) Flowering times and flower colours in the flora of Greece. *Phyton* **21**: 241-244.
- FAEGRI, K. & L. VAN DER PIJL (1979) *The principles of pollination ecology*. 3rd ed. Oxford.
- FLEMING, T. H. & B. L. PARTRIDGE (1984) On the analysis of phenological overlap. *Oecologia* **62**: 344-350.
- FOX, J. F. (1985) Incidence of dioecy in relation to growth form, pollination and dispersal. *Oecologia* **67**: 244-249.
- FRANKIE, G. W., W. A. HABER, P. A. OPLER & K. S. BAWA (1983) Characteristics and organization of the large bee pollination system in the Costa Rican dry forest, in C. E. JONES & R. J. LITTLE (eds.) *Handbook of experimental pollination biology*: 411-450. New York.
- GLEESON, S. K. (1981) Character displacement in flowering phenologies. *Oecologia* **51**: 294-295.
- GRAINGER, J. (1939) Studies upon the time and flowering of plants. Anatomical, floristic and phenologic aspect of the problem. *Ann. Appl. Biol.* **26**: 684-704.
- HEINRICH, B. (1975) Bee flowers: a hypothesis of flower variety and blooming times. *Evolution* **29**: 325-334.
- & P. H. RAVEN (1972) Energetics and pollination. *Science* **176**: 597-602.
- HERRERA, C. M. (1982) Breeding systems and dispersal related maternal reproductive effort of Southern Spanish bird-dispersed plants. *Evolution* **36**: 1299-1314.
- (1984) Tipos morfológicos y funcionales en plantas del matorral mediterráneo del Sur de España. *Studia Oecologica* **5**: 7-34.
- HERRERA, J. (1982) *Introducción al estudio de la biología floral del matorral andaluz*. Tesina de Licenciatura, Universidad de Sevilla.
- (1985a) Nectar secretion patterns in Southern Spanish Mediterranean scrublands. *Israel J. Bot.* **34**: 47-58.
- (1985b) *Biología reproductiva del matorral de Doñana*. Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla.
- (1986) Flower and fruit phenology in the coastal shrublands of Doñana, South Spain. *Vegetatio* **68**: 91-98.
- (1987) Flower and fruit biology in Southern Spanish Mediterranean shrublands. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **74**: 69-78.
- JAEGER, P. (1957) Revue de biologie florale. Les aspects actuels du problème de l'entomogamie (deuxième partie). *Bull. Soc. Bot. France* **104**: 352-412.
- (1963) *La extraña vida de las flores*. Barcelona.
- JANZEN, D. H. (1967) Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* **21**: 620-637.
- KAY, Q. O. N. (1987) The comparative ecology of flowering. *New Phytol.* **106** (suppl.): 265-281.
- & D. P. STEVENS (1986) The frequency, distribution and reproductive biology of dioecious species in the native flora of Britain and Ireland. *Bot. J. Linn. Soc.* **92**: 39-64.
- KERNER, A. & F. W. OLIVER (1904) *The natural history of plants*. London.
- KEVAN, P. G. (1978) Floral coloration, its colorimetric analysis and significance in anthecology, in A. J. RICHARDS (ed.) *The pollination of flowers by insects*: 51-78. London.
- (1983) Floral colors through the insect eye: what they are and what they mean?, in C. E. JONES & R. J. LITTLE (eds.) *Handbook of experimental pollination biology*: 3-30. New York.
- KNUTH, P. (1906-1909) *Handbook of flower pollination*. Vols. I-III. Oxford.

- KOCHMER, J. P. & S. N. HANDEL (1986) Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. *Ecol. Monogr.* **56**: 303-325.
- KUMMEROW, J. (1983) Comparative phenology of Mediterranean type plant communities, in F. J. KRUGER, D. T. MITCHELL & J. V. M. JARVIS (eds.) *Ecological studies, vol. 43: Mediterranean type ecosystems*. Berlin.
- LITTLE, R. J. (1983) A review of floral food deception mimics with comments on floral mutualism, in C. E. JONES & R. J. LITTLE (eds.) *Handbook of experimental pollination biology*: 294-309. New York.
- McCANN, M. T. (1986) A phenology of flower colour? *Michigan Botanist* **25**: 66-73.
- MOLDENKE, A. R. (1975) Niche specialization and species diversity along a Californian transect. *Oecologia* **21**: 219-242.
- MORAL, R. del & L. A. STANDLEY (1979) Pollination of angiosperms in contrasting coniferous forests. *Amer. J. Bot.* **66**: 26-35.
- MUENCHOW, G. E. (1987) Is dioecy associated with fleshy fruit? *Amer. J. Bot.* **74**: 287-293.
- ORTIZ, P. L. (1985) Análisis polínico de mieles y celdillas de las Sierras del Sur de Córdoba (España). *An. Asoc. Palinol. Leng. Esp.* **2**: 353-360.
- OSTLER, W. K. & K. T. HARPER (1978) Floral ecology in relation to plant species diversity in the Wasatch Mountains of Utah and Idaho. *Ecology* **59**: 848-861.
- PERCIVAL, M. S. (1965) *Floral biology*. Oxford.
- PLEASANTS, J. M. (1983) Structure of plant and pollinator communities, in C. E. JONES & R. J. LITTLE (eds.) *Handbook of experimental pollination biology*: 375-393. New York.
- POJAR, J. (1974) Reproductive dynamics of four plant communities of Southwestern British Columbia. *Can. J. Bot.* **52**: 1819-1834.
- POOLE, R. W. & R. J. RATHCKE (1979) Regularity, randomness, and aggregation in flowering phenologies. *Science* **203**: 470-471.
- PRIMACK, R. B. (1980) Variation in the phenology of natural populations of montane shrubs in New Zealand. *J. Ecol.* **68**: 849-862.
- ____ (1985a) Patterns of flowering phenology in communities, populations, individuals and single flowers, in J. WHITE (ed.) *The population structure of vegetation*: 571-593. Dordrecht.
- ____ (1985b) Longevity of individual flowers. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **16**: 15-38.
- PROCTOR, M. C. F. (1978) Insect pollination syndromes in an evolutionary and ecosystemic context, in A. J. RICHARDS (ed.) *The pollination of flowers by insects*: 105-116. London.
- ____ & P. YEO (1973) *The pollination of flowers*. London.
- RATHCKE, B. J. (1983) Competition and facilitation among plants for pollination, in L. REAL (ed.) *Pollination biology*: 305-329. Orlando.
- ____ & E. P. LACEY (1985) Phenological patterns of terrestrial plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **16**: 179-214.
- READER, R. J. (1975) Competitive relationships of some bog ericads for major insect pollinators. *Can. J. Bot.* **53**: 1300-1305.
- REGAL, R. J. (1982) Pollination by wind and animals: ecology of geographic patterns. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **13**: 497-524.
- ROBERTSON, C. (1895) The philosophy of flower seasons and the phenological relations of the entomophilous flora and the anthophilous insect faunas. *Amer. Naturalist* **29**: 97-117.
- ____ (1924) Phenology of entomophilous flowers. *Ecology* **5**: 393-407.
- SIMPSON, B. B. & J. L. NEFF (1983) Evolution and diversity of floral rewards, in C. F. JONES & R. J. LITTLE (eds.) *Handbook of experimental pollination biology*: 142-159. New York.

- SOBREVILLA, C. & M. T. K. ARROYO (1982) Breeding systems in a montane cloud forest in Venezuela. *Plant Syst. Evol.* **140**: 19-37.
- SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF (1969) *Biometry*. San Francisco.
- TUTIN, T. G., V. H. HEYWOOD, N. A. BURGESS, D. M. MOORE, D. H. VALENTINE, S. M. WALTERS & D. A. WEBB (eds.) (1964-1980) *Flora Europaea*, vols I-V. Cambridge.
- VALDÉS, B., S. TALAVERA & E. FERNÁNDEZ-GALLIANO (eds.) (1987) *Flora de Andalucía Occidental*. Barcelona.
- VOLIOTIS, D. (1984) A phenological study of flowering periods and flower colours of aromatic plants in Greece. *Vegetatio* **56**: 129-137.
- WASER, N. M. (1983) Competition for pollination and floral character differences among sympatric plant species: a review of evidence, in C. E. JONES & R. J. LITTLE (eds.) *Handbook of experimental pollination biology*: 277-293. New York.
- _____ & L. A. REAL (1979) Effective mutualism between sequentially flowering plant species. *Nature* **281**: 670-672.
- WEEVERS, T. (1952) Flower colours and their frequency. *Acta Bot. Neerl.* **1**: 81-92.
- WHITEHEAD, D. R. (1969) Wind pollination in the angiosperms: evolutionary and environmental considerations. *Evolution* **23**: 28-35.
- _____ (1983) Wind pollination: some ecological and evolutionary perspectives, in L. REAL (ed.) *Pollination biology*: 97-109. Orlando.
- WYATT, R. (1983) Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems, in L. REAL (ed.) *Pollination biology*: 51-96. Orlando.