

**CONTRIBUCIÓN AL CONOCIMIENTO DE LA BIOLOGÍA FLORAL
DEL GÉNERO *LAVANDULA* L.
II. *LAVANDULA STOECHAS* L. SUBSP. *STOECHAS***

por

ADOLFO MUÑOZ* & JUAN ANTONIO DEVESA**

Resumen

MUÑOZ, A. & J. A. DEVESA (1987). Contribución al conocimiento de la biología floral del género *Lavandula* L. II. *Lavandula stoechas* L. subsp. *stoechas*. *Anales Jard. Bot. Madrid* 44(1): 63-78.

Se estudian diversos aspectos de la biología floral de *Lavandula stoechas* L. subsp. *stoechas*, como la capacidad germinativa del polen, receptividad del estigma, producción de néctar, duración floral, dinámica de apertura floral en la inflorescencia y fructificación. El taxon es autocompatible, como demuestran las polinizaciones controladas, y presenta flores e inflorescencias con marcada protandria. La receptividad estigmática resulta anticipada por la visita de los polinizadores. Las primeras flores de cada inflorescencia producen mayor cantidad de néctar que las restantes y, además, son las que alcanzan un mayor índice de fructificación, lo que se explica por una limitación de la disponibilidad de recursos.

Palabras clave: *Labiatae*, *Lavandula*, biología floral, protandria, secreción de néctar, fructificación.

Abstract

MUÑOZ, A. & J. A. DEVESA (1987). Contribution to the knowledge of the floral biology of the genus *Lavandula* L. II. *Lavandula stoechas* L. subsp. *stoechas*. *Anales Jard. Bot. Madrid* 44(1): 63-78 (in Spanish).

Several aspects of the floral biology of *Lavandula stoechas* L. subsp. *stoechas* are studied: pollen germinability, stigmatic receptivity, nectar production, floral longevity, dynamics of floral appearance on the inflorescences as well as fruit and seed set. The taxon is selfcompatible, as demonstrated by controlled pollinations, and shows a marked protandry at both flower and inflorescence. Stigmatic receptivity is anticipated by the visits of pollinators. Nectar secretion rate and fruiting success are maximum for the first opening flowers of the inflorescence. The differences in fruiting success among flowers of an inflorescence are discussed in terms of resource limitations.

Key words: *Labiatae*, *Lavandula*, floral biology, protandry, nectar secretion, fructification.

INTRODUCCIÓN

Los táxones del género *Lavandula*, con gran importancia en la vegetación arbustiva de la región mediterránea, han sido objeto de diversos estudios taxonó-

* Departamento de Botánica, Facultad de Biología. Sevilla.

** Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias. Badajoz.

micos (GINGINS-LASSARAZ, 1826; CHAYTOR, 1937; MILLER, 1985). Por el contrario, no ocurre lo mismo con los aspectos de su biología floral, ya que solo pueden citarse las observaciones de MÜLLER (1883), KNUTH (1899), GINGINS-LASSARAZ (1826) y, recientemente, DEVESA & al. (1985), quienes han abordado el estudio de diversos táxones de la sect. *Stoechas* representados en la Península Ibérica.

Con este trabajo se pretende profundizar algo más en la biología floral de *L. stoechas* subsp. *stoechas*, y aclarar algunas cuestiones que solo fueron esbozadas en un trabajo anterior, realizado por uno de los autores en colaboración con los doctores Arroyo y Herrera (DEVESA & al., 1985).

MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio ha sido realizado en cuatro individuos cultivados en el jardín experimental de la Facultad de Biología de la Universidad de Sevilla, adonde fueron transplantados en octubre de 1983, procedentes de Barbate, Cádiz (España).

Capacidad germinativa del polen

El estudio de la capacidad germinativa del polen se efectuó utilizando granos procedentes de flores de dos individuos, que en todo momento permanecieron inaccesibles a los insectos por medio de bolsas de malla de nylon de 0,2 mm de luz.

Se comprobó que el polen es liberado por las anteras el día de la apertura de la corola, permaneciendo la masa polínica en el interior del tubo corolino hasta que, por una reflexión del labio inferior, las anteras externas, al quedar más exertas, pierden su polen o se desprenden. Por este motivo, se utilizó en la experiencia el polen de las anteras internas, que permanece en el tubo de la corola.

Para estimar el grado de capacidad germinativa se sembraron los granos de polen en medio sólido de BAR-SHALOM & MATTSON (1977). El medio contiene un 2% de agar, 100 ppm de ácido bórico, 100 ppm de nitrato potásico, 200 ppm de sulfato magnésico, 300 ppm de nitrato cálcico y azúcar. Tras probar distintos azúcares y en distintas concentraciones, se escogió la sacarosa al 30%, por obtenerse así los mejores resultados de capacidad germinativa (tabla 1).

TABLA 1

PORCENTAJES DE CAPACIDAD DE GERMINACIÓN EN EL MEDIO DE BAR-SHALOM & MATTSON, UTILIZANDO DISTINTOS AZÚCARES Y CONCENTRACIONES (el polen permaneció en la planta hasta el día de la experiencia)

Edad del polen (días)	Sacarosa (5%)	Sacarosa (20%)	Sacarosa (30%)	Manitol (20%)	Lactosa (20%)
1	0	27,11	75,75	11,11	1,68
2	2,97	36,76	76,66	23,17	0
3	8,19	42,18	70,58	39,13	0,79
4	11,76	42,50	72,00	34,74	2,89

La siembra se efectuó en placas de Petri de 9 cm de diámetro, conteniendo cada una 12 ml de medio previamente esterilizado en autoclave. El polen de cada antera se extendió con un pincel en una superficie de 1 cm². A las cuatro horas de efectuarse la siembra se procedió a la observación de los granos con el microscopio, contabilizándose como germinados aquellos granos cuyos tubos polínicos eran mayores que su diámetro. El porcentaje de germinación se refiere al número total de granos observados, que, en general, osciló entre 50 y 200.

Se sembraron granos de polen de las flores centrales de los dicasios, de edades diferentes —de 1 a 10 días—. En total se estudió la capacidad germinativa del polen de 51 flores.

Receptividad del estigma

Al objeto de conocer el período de receptividad del estigma, se observó la presencia o no de tubos polínicos atravesando el estigma de 78 flores centrales de edades diferentes (de 1 a 12 días).

Para ello se tomaron diez inflorescencias, se controló la edad de las flores utilizadas en la experiencia, y éstas se encerraron en bolsas de modo que solo quedaran expuestas a los insectos para su polinización las veinticuatro horas anteriores a su análisis. De cada flor se extrajo el estilo, constatándose la presencia de polen en su superficie estigmática en todos los casos.

Los estilos se incluyeron en ácido láctico para su reblandecimiento y, posteriormente, se colocaron en portas con una gota de azul de algodón en lactofenol, que tiñe intensamente los tubos polínicos; después de colocar el cubreobjetos se aplastaron ligeramente, y se procedió a la observación de los tubos polínicos con el microscopio.

Los estigmas receptivos presentaban siempre granos de polen en su superficie estigmática y tubos polínicos a través del estigma (y estilo), y los no receptivos perdían los granos durante el proceso de montaje.

Néctar

La estimación de la capacidad de la producción de néctar se realizó en flores de edades diferentes, así como en flores de distinta posición en los dicasios: centrales, laterales de primer orden y laterales de segundo orden. La extracción y valoración del néctar se efectuó de acuerdo con el procedimiento indicado por DEVESA & *al.* (1985).

En la primera de las experiencias planteadas se utilizaron flores centrales de edad conocida, a las que se había impedido el acceso de los insectos. Las flores, pertenecientes a dos individuos, se exponían un día a los polinizadores y a continuación se embolsaban de nuevo durante veinticuatro horas, transcurridas las cuales se procedía a la extracción del néctar y a su cuantificación.

Para la segunda experiencia se utilizaron flores laterales pertenecientes a estos dos individuos y a un tercero. Las flores solo se embolsaban las veinticuatro horas previas a la extracción del néctar.

Ambas experiencias se realizaron bajo condiciones ambientales favorables, en días soleados; la primera de ellas tuvo lugar el 6 de marzo de 1985, con temperatura máx. 19 °C y temperatura mín. 4 °C, y la segunda, el 2 de abril, con temperatura máx. 26 °C y temperatura mín. 10,5 °C.

Duración floral

La duración funcional de las flores expuestas a los polinizadores se estimó calculando el período de tiempo transcurrido entre el día de apertura y el día en que se marchitaban, fenómeno que se comprobó correspondía a un estado floral de pospolinización. Se usaron flores de todas las posiciones del dicasio.

Se analizó la duración en dos épocas diferentes dentro del período de floración del taxon (del 30 de enero al 4 de marzo, 74 flores; del 15 de marzo al 7 de abril, 97 flores).

Modelo de floración

Se siguió la dinámica de apertura de flores en nueve inflorescencias de dos plantas diferentes desde el momento en que aparecía la(s) primera(s) flor(es) hasta que dejaban de producirse. Las observaciones se efectuaron en dos épocas diferentes a lo largo del período de floración del taxon (véase apartado anterior).

Fructificación

Para estimar el nivel de fructificación se marcaron 15 inflorescencias (en el mes de marzo) pertenecientes a dos individuos, a las que se dejó madurar hasta el mes de julio, en que fueron cortadas, procediéndose seguidamente a contar los frutos y semillas producidos.

Se plantearon cuatro experiencias:

- a) Estimación del número de frutos y semillas en inflorescencias libremente polinizadas por los insectos, que fueron utilizadas como control.
- b) Estimación del número de frutos y semillas en inflorescencias embolsadas, no accesibles, por tanto, a los polinizadores.
- c) Estimación del número de frutos y semillas en inflorescencias embolsadas, pero cuyas flores fueron polinizadas artificialmente con polen procedente de la misma inflorescencia; esta polinización se llevó a cabo periódicamente a intervalos de tres días. Se trataba de averiguar así si la no producción de frutos/semillas en plantas embolsadas (DEVESA & *al.*, 1985) obedecía a la necesidad del concurso de un polinizador o a un fenómeno de autoincompatibilidad.
- d) Estimación del número de frutos y semillas en inflorescencias que habían sido desprovistas de las flores centrales de los dicasios. Con esta experiencia se pretendía comprobar si el mayor índice de fructificación de estas flores (DEVESA & *al.*, 1985) es una cualidad intrínseca de la planta o bien si los recursos empleados por éstas pueden ser canalizados hacia flores de otros órdenes en caso de que las centrales no fructifiquen.

RESULTADOS

Capacidad germinativa del polen

La capacidad germinativa del polen decrece progresivamente (tabla 1, fig. 1) desde el día en que es liberado, siendo al décimo día inferior al 20 %.

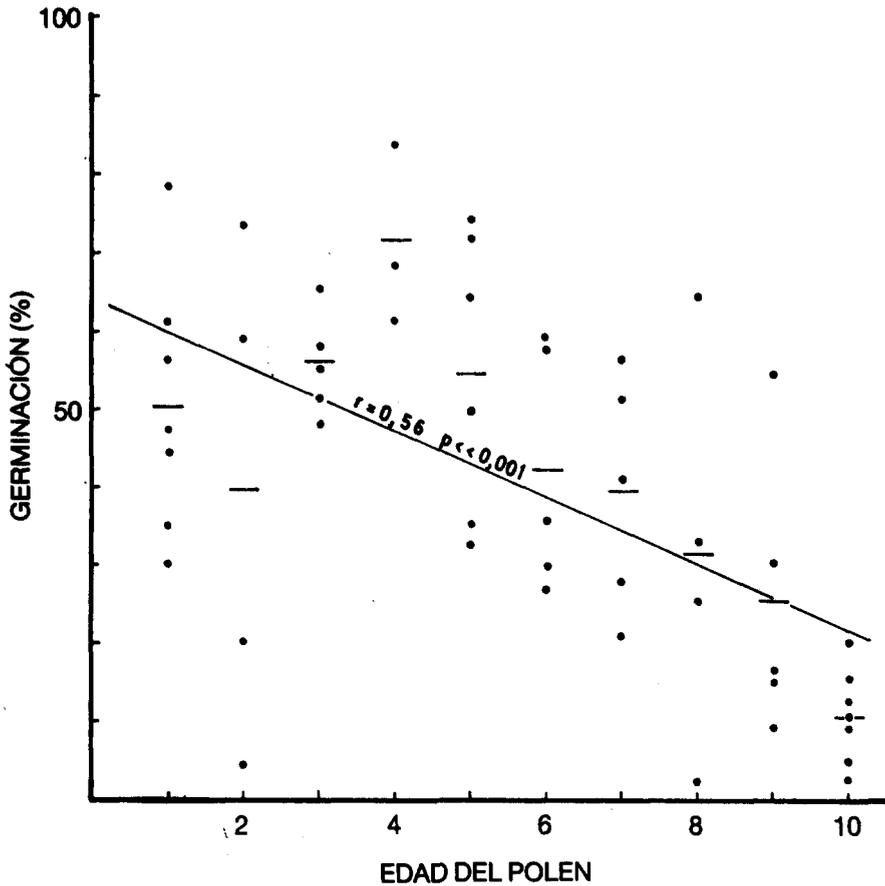


Fig. 1.—Variación de la capacidad germinativa del polen en función de su edad. En abcisas, la edad de los granos en días. En ordenadas, el porcentaje de germinación. Se indican los valores medios y absolutos de cada muestra. Se dibuja la recta de regresión de los valores absolutos.

Receptividad del estigma

Como se aprecia en la figura 2, la receptividad del estigma comienza hacia el cuarto-quinto día después de la apertura floral, en las condiciones de la experiencia, alcanzándose el 80% de estigmas receptivos el quinto día y el 100% el séptimo.

Puede observarse también que existe una estrecha relación entre el auge de receptividad estigmática y la morfología corolina, ya que en este momento la existencia de tubos polínicos en el estigma induce la progresiva marchitez de la corola, un fenómeno muy generalizado (GILISSEN, 1976, 1977; STEAD & MOORE, 1979; GORI, 1983).

Néctar

La mayor producción de néctar tiene lugar en flores de 3-5 días de edad (tabla 2), siendo la producción muy baja en el día de la apertura floral.

TABLA 2

A			B					
Edad floral (días)	Volumen de néctar (μ l) ($\bar{x} \pm es$)	N	Posición	Azúcar (mg/flor/día)	Volumen (μ l) ($\bar{x} \pm es$)	N	Concentración (% peso/peso) ($\bar{x} \pm es$)	N
1	0,14 \pm 0,05	11	Centrales	0,16	0,40 \pm 0,04	44	38,98 \pm 4,68	3
2	0,36 \pm 0,13	10						
3	1,02 \pm 0,08	16	Laterales 1.º	0,05	0,16 \pm 0,02	94	30,35 \pm 3,46	6
4	0,87 \pm 0,17	3						
5	1,05 \pm 0,13	8	Laterales 2.º	0,08	0,20 \pm 0,03	64	37,75 \pm 1,34	4

A = Volumen de néctar producido por flor en 24 horas en función de la edad.

B = Secreción media de azúcar, concentración y volumen del néctar segregado en flores de distinta posición dicasial.

es = Error standard de la media.

Si se tiene en cuenta la posición de las flores en los dicasios de la inflorescencia, existen diferencias significativas entre los tres órdenes estudiados (test de Kruskal-Wallis; $H = 34,63$, $p < 0,001$), siendo la producción de las flores del centro del dicasio aproximadamente el doble ($\bar{x} = 0,40 \mu$ l) que en las laterales ($\bar{x} = 0,16 \mu$ l, en las de primer orden; $\bar{x} = 0,20 \mu$ l, en las de segundo orden), mientras que entre éstas no aparecen tales diferencias (test de Mann Whitney; $U = 3457$, $p < 0,02$). Sin embargo, no existen diferencias significativas en cuanto a las concentraciones de azúcar observadas en flores de distintos órdenes (test de Kruskal-Wallis; $H = 4,04$, $0,25 > p > 0,1$).

Duración floral

En la figura 3 se aprecia cómo la duración funcional de las flores varía en función del momento en que tiene lugar la apertura floral dentro del período de floración, de tal forma que aquellas que lo hacen más precozmente duran más ($\bar{x} = 4,2$ días) que aquellas que abren más tarde ($x = 2,9$ días).

Sin embargo, no se observan diferencias significativas en la duración funcional de las flores de una misma inflorescencia en función de su posición en los dicasios (2,96 para las flores centrales, $n = 25$; 2,89 para las laterales de primer orden, $n = 48$; 3,00 para las de segundo orden, $n = 24$), al menos durante el período estudiado (test de Kruskal-Wallis; $H = 0,27$, $0,9 > p >> 0,75$).

Modelo de floración

Respecto a la producción de flores en la inflorescencia y a la progresiva acele-

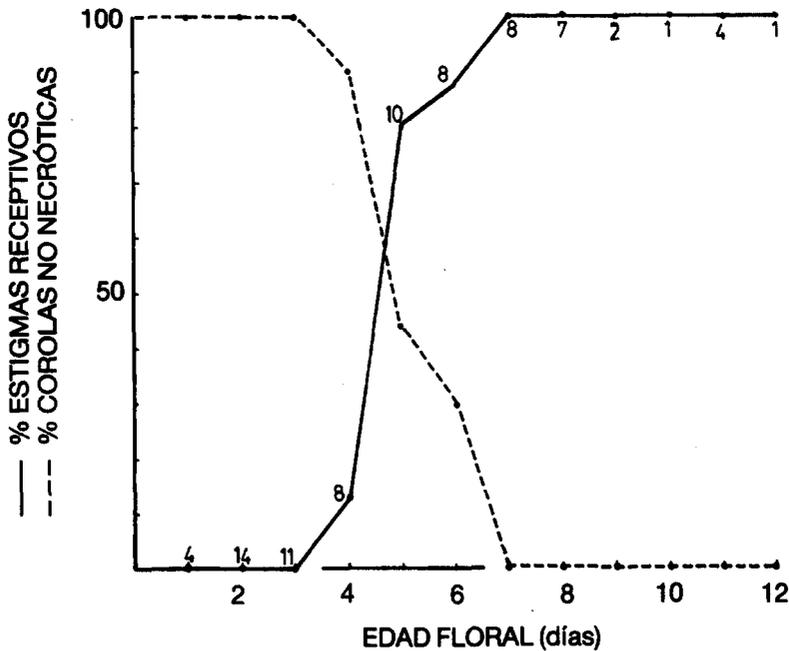


Fig. 2.—Se representan en línea continua la receptividad del estigma, y en trazo discontinuo, el grado de no marchitez de la corola. En abscisas, la edad de las flores en días. En ordenadas, el porcentaje de estigmas receptivos y el porcentaje de corolas no necróticas/necróticas. Junto a cada punto se indica el tamaño de la muestra.

ración del proceso, se encontró un modelo análogo al indicado anteriormente por DEVESA & al. (1985) (figs. 4, 5).

Como se observa en la figura 7, la floración no es del todo sincrónica en las flores dentro del mismo orden en el dicasio, ya que las situadas hacia los extremos, basal y apical, de la inflorescencia se retrasan significativamente (test de Newman-Keuls, $\alpha = 0,05$).

Fructificación

Cada flor es potencialmente capaz de producir cuatro núculas, que quedan encerradas dentro del cáliz incluso después de haber madurado totalmente y haberse independizado, hasta que durante el verano el opérculo calicinal se levanta y posibilita la dispersión de las semillas.

En condiciones de libre polinización (tabla 3) se observa un nivel de fructificación del 48,8%, siendo la fructificación en las flores centrales del 80,6%; 50,8%, en las laterales de primer orden, y 22,8%, en las de segundo. De igual modo, se observa una disminución en el número de núculas por fruto, que resulta ser de 1,83, 1,27 y 1 de media, respectivamente. La reducción en ambos parámetros está en función del momento en que tiene lugar la apertura floral dentro de la inflores-

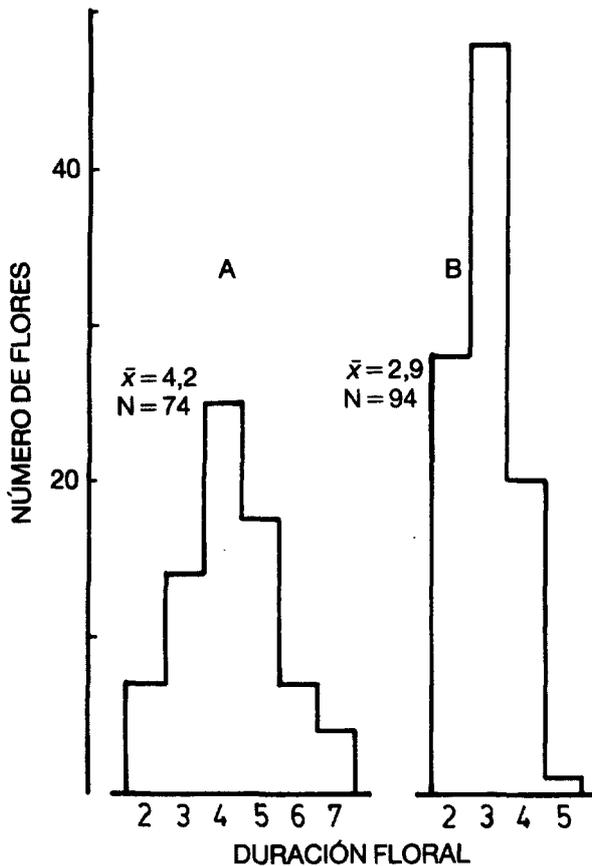


Fig. 3.—Duración floral en dos momentos distintos del período de floración. A) Del 30 de enero al 4 de marzo; B) del 15 de marzo al 7 de abril. En abcisas, la duración en días. En ordenadas, número de flores observadas.

cencia, de tal modo que las flores más tardías producen menor número de frutos y de núculas (fig. 6).

Cuando la visita de los polinizadores se impide encerrando las flores en bolsas, no se observa fructificación alguna (tabla 3), lo que está de acuerdo con los resultados obtenidos previamente por DEVESA & *al.* (1985). Sin embargo, al polinizar artificialmente las flores utilizando polen de la misma inflorescencia, se observa una fructificación del 46,51 %, lo cual no difiere significativamente del porcentaje hallado en las inflorescencias utilizadas como patrón (test de Mann Whitney; $U = 7, p > 0,2$) y, al igual que en condiciones de libre polinización, la fructificación decrece en flores de órdenes sucesivos: 82,35 %, 47,76 % y 0 % para las centrales, laterales de primer orden y laterales de segundo orden, respectivamente (tabla 3).

Al eliminar las flores centrales de cada dicasio, se observa que aumenta la fructificación en las flores laterales de órdenes sucesivos, si se compara con el

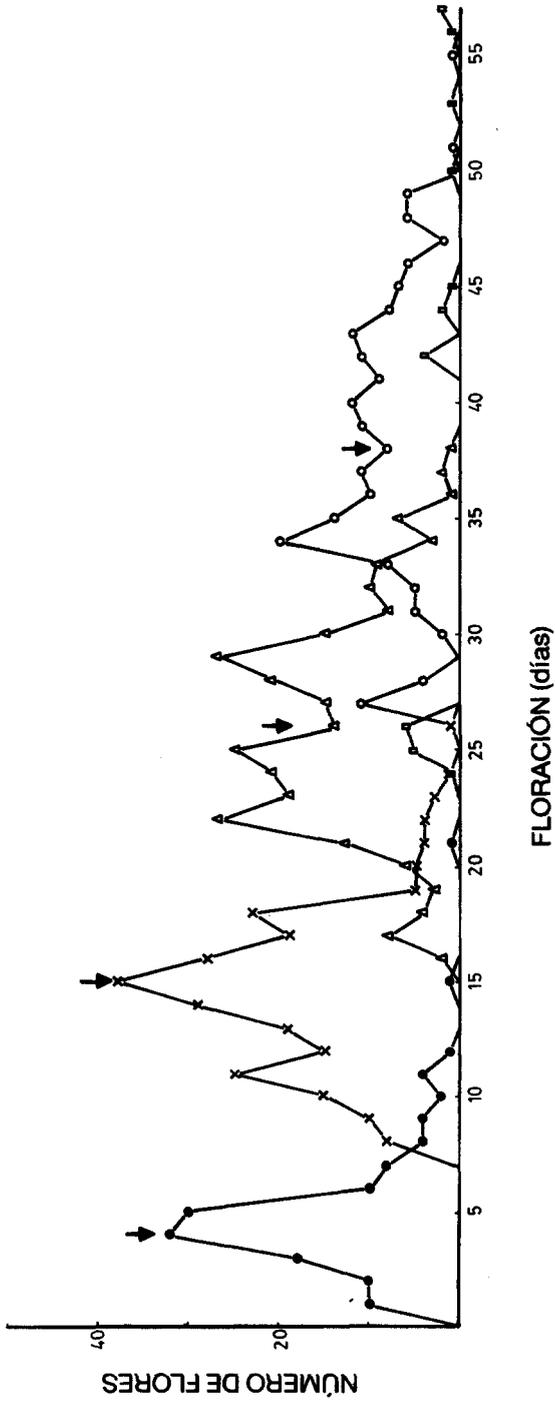


Fig. 4.—Evolución diaria de la aparición de las flores. Cada punto corresponde al sumatorio de las flores de cinco inflorescencias. En abscisas, los días transcurridos desde la aparición de la primera flor (0). En ordenadas, el número de flores. Período estudiado: del 3 de enero al 4 de marzo. Temperatura máx. 15-24 °C y temperatura mín. —3,5-11 °C, en el intervalo estudiado. ●, flores centrales; x, flores laterales de 1.º orden; △, flores laterales de 2.º orden; ○, flores laterales de 3.º orden; □, flores laterales de orden indeterminado. Las flechas indican los días en que se alcanza el 50% de las flores de cada orden.

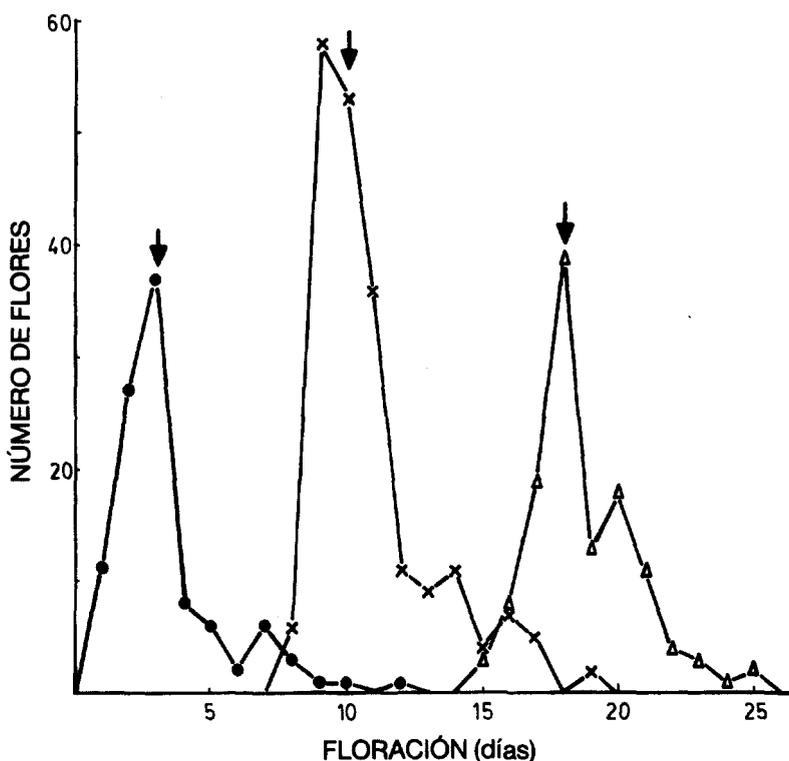


Fig. 5.—Evolución diaria de la aparición de flores. Cada punto corresponde al sumatorio de cuatro inflorescencias. En abscisas, los días transcurridos desde la aparición de la primera flor (0). En ordenadas, el número de flores. Período estudiado: del 13 de marzo al 7 de abril. Temperatura máx. 17-26 °C y temperatura mín. 4-12,5 °C, en el intervalo estudiado. ●, flores centrales; ×, flores laterales de 1.º orden; △, flores laterales de 2.º orden. Las flechas indican los días en que se alcanza el 50% de las flores de cada orden.

nivel obtenido por dichas flores en inflorescencias no manipuladas previamente y en condiciones de libre polinización (tabla 3). El porcentaje de fructificación global fue del 57,6%, que no difiere significativamente (test de Mann Whitney; $U = 13$, $p = 0,2$) del hallado en las inflorescencias utilizadas como patrón. Hay también disminución del nivel de fructificación en flores de órdenes sucesivos (tabla 3).

Si se comparan los niveles de fructificación total alcanzados en las tres experiencias realizadas en que ha habido producción de frutos, es decir, 48,8%, 46,51% y 57,6%, se comprueba que no existe diferencia significativa (test de Kruskal-Wallis; $H = 1,96$, $0,5 > p > 0,25$).

En la figura 7 se observa que la mayor producción de frutos y semillas en las inflorescencias utilizadas como patrón tiene lugar, con independencia de la posición de las flores en los dicasio, hacia la zona media de la inflorescencia, lo que se comprobó también en aquellas utilizadas en las restantes experiencias.

TABLA 3
FORMACIÓN DE FRUTOS Y SEMILLAS

	Frutos/ inflor. ($\bar{x} \pm es$)	Núculas/ inflor. ($\bar{x} \pm es$)	N.º infl. (Fl./infl.) ($\bar{x} \pm es$)	% fruct. global	FLORES CENTRALES			FLORES LATERALES 1.º			FLORES LATERALES 2.º		
					Frutos/ inflor. (% fruct.)	N Núculas/ inflor.	Frutos/ inflor. (% fruct.)	N Núculas/ inflor.	Frutos/ inflor. (% fruct.)	N Núculas/ inflor.			
Polinización libre	53,00±9,43	77,25±15,28	4 (108,5±8,9)	48,84	20,75±1,11 (80,58)	103	38±3,24	25,25±4,05 (50,75)	199	32,25±5,34	123	7±4,85 (22,76)	7±4,85
Polin. artificial y embolsada	40±9,87	80±16,44	3 (86±10,26)	46,51	18,67±1,45 (82,35)	68	50±4,51	21,3±8,41 (49,2)	128	30,33±12,72	52	0	0
Polin. libre eliminando las flores centrales	49,25±3,35	97,5±15,31	4 (85,56±3,19)	57,6				32±1,78 (72,73)	176	62,75±10,84	(N*)	15,25±3,04	30,5±12,23
Embolsadas	0	0	4 (N*)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

es = Error standard.
N = Número de flores.
N* = Tamaño de la muestra no determinado.

DISCUSIÓN

La inflorescencia de *L. stoechas* subsp. *stoechas* presenta una formación secuencial de flores, con unos máximos de producción que se suceden a intervalos regulares (figs. 4, 5), intervalos que pueden acortarse conforme se avanza en el

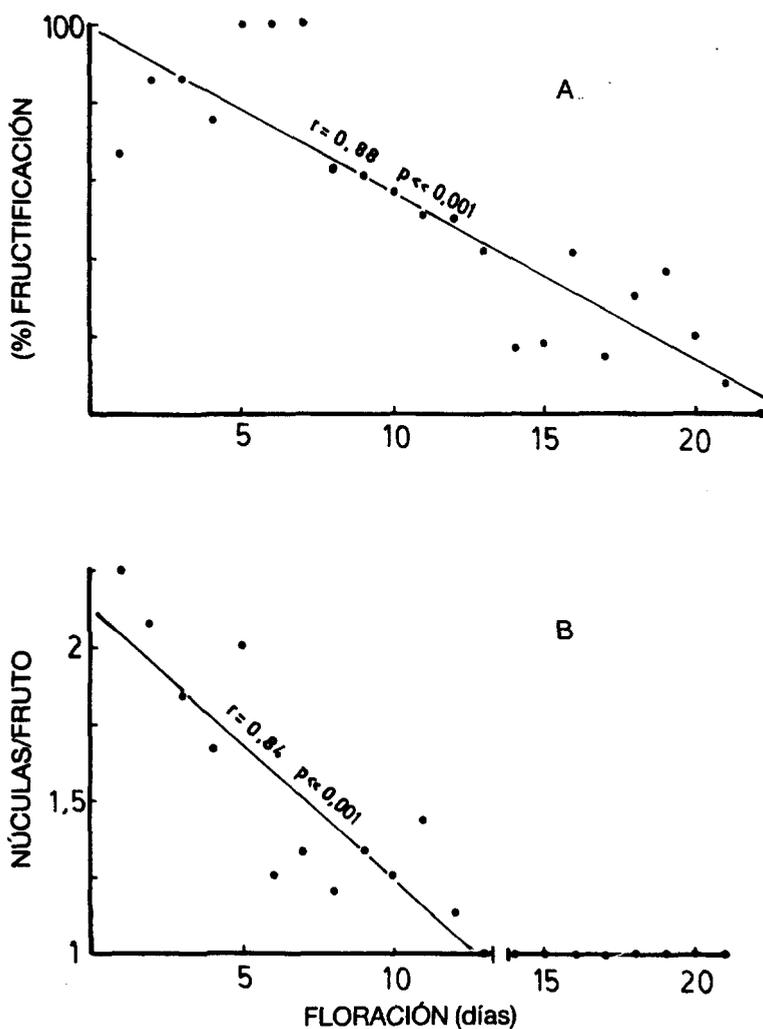


Fig. 6.—A) Relación entre la fructificación y el momento de apertura floral; B) relación entre el número de núculas por fruto y el momento de la apertura floral. En abscisas, los días transcurridos desde la aparición de la primera flor en las inflorescencias. En ordenadas, el porcentaje de fructificación (A) y el número de núculas por fruto (B). El tamaño de la muestra en cada punto corresponden con el número de flores que aparece en la figura 5.

período de floración del taxon (DEVESA & al., 1985). También se observa una disminución del número de flores que se forman y de su duración funcional (fig. 3).

Cada máximo de producción floral en la inflorescencia entraña la aparición de alineamientos de flores claramente perceptibles, que constituyen puntos de atracción para los insectos (DEVESA & al., 1985), particularmente *Apis mellifera*, que recorre la inflorescencia en sentido ascendente, al igual que lo hacen otros *Apoidea* (PYKE, 1978a, 1978b, 1979; WADDINGTON & HEINRICH, 1979; WYATT, 1982).

La flor de *L. stoechas* subsp. *stoechas* es protándrica, como es general en las *Labiatae* (MÜLLER, 1883), teniendo lugar la liberación del polen el día de la apertura floral. A partir de este momento, el polen disminuye progresivamente su capacidad germinativa (fig. 1), en tanto que la receptividad estigmática no se observó hasta el cuarto día tras la apertura floral, en las condiciones de nuestro estudio.

En especies protándricas con alto número de flores por inflorescencia, se pierde, en muchos casos, la eficacia de la protandria, debido a la existencia simultá-

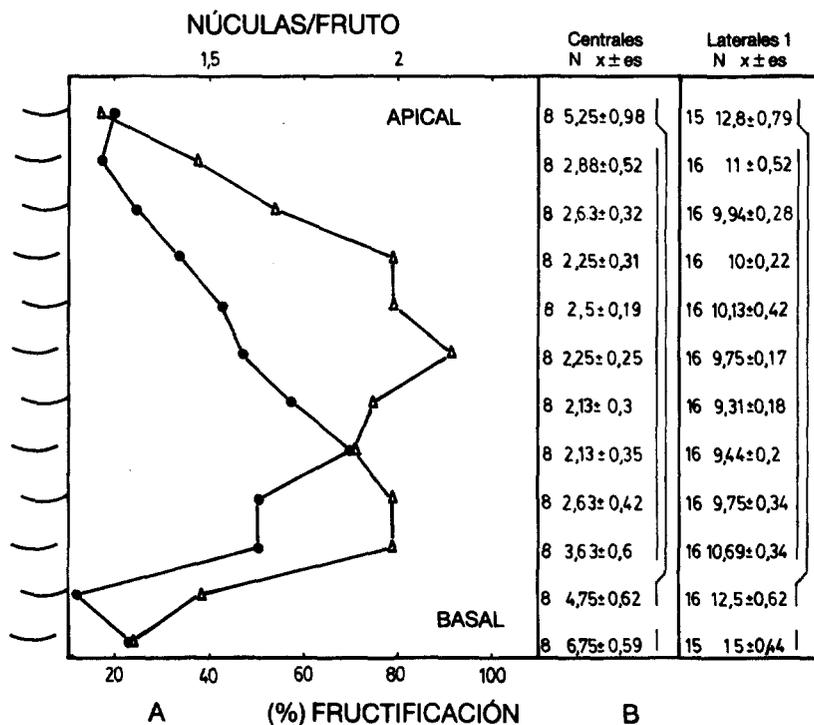


Fig. 7.—A) Relación del número de núculas por fruto (●) y el porcentaje de fructificación (Δ) con la posición de las flores en la inflorescencia (cada trazo horizontal de la ordenada representa una bráctea); el valor de cada punto se ha obtenido a partir de las muestras de la figura B. B) Número medio de días transcurridos desde el inicio de la floración en la inflorescencia hasta la aparición de las flores centrales y laterales de 1.^{er} orden de cada bráctea. Las barras verticales indican grupos de medias que no difieren significativamente (test de Newman-Keuls, $p = 0,05$ en ambos casos).

nea de flores en distinto estado (CURRAH & OCKENDON, 1978). Sin embargo, en el caso de *L. stoechas* subsp. *stoechas*, la aparición muy sincronizada de flores de un mismo orden dicasial (figs. 5, 7) comporta la alternancia de fases sexuales, manteniendo la protandria su valor al menos dentro de cada inflorescencia.

Cuando la oferta de visitantes es propicia, el traslado de polen puede tener lugar inmediatamente después de su liberación, lo que dejaría el estigma en condiciones de recibir polen extraño. En esta situación se ha observado un aumento de la receptividad estigmática respecto a la observada *in vitro*, que se pone de manifiesto por la menor duración funcional de las flores (comparar figs. 2 y 3b). Los polinizadores juegan, por tanto, un papel de enorme importancia en el control de la duración floral y de sus distintas etapas sexuales, lo que ya ha sido indicado por DEVLIN & STEPHENSON (1984, 1985) en otros táxones.

El néctar es la principal recompensa que ofrece la flor de *L. stoechas* a los polinizadores (MÜLLER, 1883). Su producción varía según la edad de la flor, siendo, en las condiciones de este estudio, máxima a partir del tercer día (tabla 2A), lo que coincide con el inicio de la receptividad estigmática. La mayor producción de néctar cuando la flor se encuentra en "fase femenina" ha sido observado también en otros táxones protándricos con inflorescencias verticales (PYKE, 1978a; BEST & BIERZYCHUDEK, 1982; GALEN & PLOWRIGHT, 1985, entre otros).

Por otro lado, se ha observado que la cantidad global de néctar que ofrece la inflorescencia es similar en los distintos momentos de máxima producción de flores, ya que, aunque las flores centrales producen aproximadamente doble cantidad de néctar que las laterales de primero y segundo orden (tabla 2B), son, sin embargo, la mitad.

Para la fructificación es imprescindible en los táxones estudiados de *Lavandula* la intervención de los polinizadores (DEVESA & *al.*, 1985), ya que en caso contrario no producen fruto alguno (tabla 3). Sin embargo, con la polinización artificial de flores utilizando polen de la misma inflorescencia, se comprueba que sí existe fructificación (tabla 3), lo que excluye, al igual que en el resto de las *Labiatae* (NETTANCOURT, 1977), cualquier fenómeno de autoincompatibilidad.

Como quiera que se ha observado que las flores centrales de los dicasios producen en condiciones normales un mayor porcentaje de frutos y semillas que las laterales, a pesar de ser aquéllas escasas con respecto al total de flores producidas por inflorescencia, es obvio que las laterales actúan predominantemente como donadoras de polen (DEVESA & *al.*, 1985). Sin embargo, se comprueba que, cuando las flores centrales son eliminadas de la inflorescencia, la máxima fructificación tiene lugar en las laterales de primer orden (tabla 3). El nivel global de fructificación alcanzado en inflorescencias con flores centrales e inflorescencias desprovistas de éstas, así como las polinizadas artificialmente, no difieren significativamente (véanse resultados), lo que podría ser debido a una limitación en la fructificación, sobre la base de los recursos disponibles (STEPHENSON, 1981).

En inflorescencias polinizadas artificialmente no se observó fructificación alguna en las flores laterales de segundo orden (tabla 3), lo que pondría de manifiesto que los recursos para la fructificación se agotaron íntegramente en las flores centrales y laterales de primer orden, que habían sido polinizadas en su totalidad. Por el contrario, en las inflorescencias polinizadas libremente hay fructificación en las flores de segundo orden, lo que podría ser debido a una falta de garantías

en la polinización de la totalidad de las flores. Por tanto, el exceso de flores en las inflorescencias de *L. stoechas* subsp. *stoechas* podría servir no solo para completar su función masculina, sino que actuaría ajustando el índice de fructificación a los recursos disponibles en cada momento, lo cual ha sido también señalado en otros táxones (BAWA & WEBB, 1984; STEPHENSON, 1981).

La movilización de los recursos hacia la fructificación se efectúa en la planta según el momento en que tiene lugar la polinización de las flores en la inflorescencia (fig. 6) (STEPHENSON, 1981; BOOCKMAN, 1983), de tal forma que aquellas que se abren en primer lugar —las centrales— acapararían la mayor parte de ellos, razón por la cual el nivel de fructificación decrece en flores de órdenes sucesivos (tabla 3). Sin embargo, la fructificación y cantidad de núculas por fruto no es idéntico en las distintas partes de la inflorescencia, siendo ambos parámetros mayores en las flores centrales de la inflorescencia y menores hacia los extremos (fig. 7). Esta reducción puede ser debida, en el caso de las del extremo inferior, al notable retraso de la apertura floral, y en el caso de las flores de la zona superior de la inflorescencia, al agotamiento de los recursos disponibles, que fluyen de abajo a arriba, como se ha indicado también en otros táxones con inflorescencias verticales (STEPHENSON, 1981).

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su agradecimiento a los doctores J. Herrera y S. Talavera, de la Universidad de Sevilla, por sus comentarios de la primera versión del manuscrito.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BAR-SHALOM, D. & O. MATSSON (1977). Mode of hydration, an important factor in the germination of trinucleate pollen grains. *Bot. Tidsskr.* 71: 245-251.
- BAWA, K. S. & C. J. WEBB (1984). Flower, fruit and seed abortion in tropical trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. *Amer. J. Bot.* 71(5): 736-751.
- BEST, L. S. & P. BIERZYCHUDEK (1982). Pollinator foraging on foxglove (*Digitalis purpurea*): a test of a new model. *Evolution* 36(1): 70-79.
- BOOKMAN, S. S. (1983). Effects of pollination timing on fruiting in *Asclepias speciosa* Torr. (Asclepiadaceae). *Amer. J. Bot.* 70(6): 897-905.
- CHAYTOR, D. A. (1937). A taxonomic study of the genus *Lavandula*. *J. Linn. Soc., Bot.* 51: 153-204.
- CURRAH, L. & D. J. OCKENDON (1978). Protandry and the sequence of flower opening in the onion (*Allium cepa* L.). *New Phytol.* 81(2): 419-428.
- DEVESA, J. A., J. ARROYO & J. HERRERA (1985). Contribución al conocimiento de la biología floral del género *Lavandula* L. *Anales Jard. Bot. Madrid* 42(1): 165-186.
- DEVLIN, B. & A. G. STEPHENSON (1984). Factors that influence the duration of the staminate and pistillate phases of *Lobelia cardinalis* flowers. *Bot. Gaz. (London)* 145(3): 323-328.
- DEVLIN, B. & A. G. STEPHENSON (1985). Sex differential floral longevity, nectar secretion, and pollinator foraging in a protandrous species. *Amer. J. Bot.* 72(2): 303-310.
- GALEN, C. & R. C. PLOWRIGHT (1985). The effects of nectar level and flower development on pollen carry-over in inflorescences of fireweed (*Epilobium angustifolium*) (Onagraceae). *Canad. J. Bot.* 63: 488-491.
- GILISSEN, L. J. W. (1976). The role of the style as a sense-organ in relation to wilting of the flower. *Planta* 131: 201-202.
- GILISSEN, L. J. W. (1977). Style-controlled wilting of the flower. *Planta* 133: 275-280.
- GINGINS-LASSARAZ, F. DE (1826). *Histoire Naturelle des Lavandes*. Genève, Paris.

- GORI, D. F. (1983). Post-pollination phenomena and adaptive floral changes. In: C. E. Jones & R. J. Little (Eds.), *Handbook of experimental pollination biology*, 31-49. New York.
- KNUTH, P. (1899). *Handbuch der Blütenbiologie*, 2. Leipzig.
- MILLER, A. G. (1985). The genus *Lavandula* in Arabia and tropical NE Africa. *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh* 42(3): 503-528.
- MÜLLER, H. (1883). *The fertilisation of flowers*. London.
- NETTANCOURT, D. DE (1977). *Incompatibility in Angiosperms*. Berlin.
- PYKE, G. H. (1978a). Optimal foraging in bumblebees and coevolution with their plants. *Oecol., Berlin* 36: 281-293.
- PYKE, G. H. (1978b). Optimal foraging: movement patterns of bumblebees between inflorescences. *Theoret. Pop. Biol.* 13: 72-98.
- PYKE, G. H. (1979). Optimal foraging in bumblebees: rules of movement between flowers within inflorescences. *Anim. Behav.* 27: 1167-1181.
- STEAD, A. D. & K. G. MOORE (1979). Studies on flower longevity in *Digitalis*. *Planta* 146: 409-414.
- STEPHENSON, A. G. (1981). Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 12: 253-279.
- WADDINGTON, K. D. & B. HEINRICH (1979). The foraging movements of bumblebees on vertical "inflorescences": an experimental analysis. *J. Comp. Physiol.* 134: 113-117.
- WYATT, R. (1982). Inflorescence architecture: how flower number, arrangement, and phenology effect pollination and fruit-set. *Amer. J. Bot.* 69(4): 585-594.

Accepted para publicación: 17-II-1987