

## RITMOS CLIMATICOS Y DE FLORACION EN MATORRALES DEL SW DE ESPAÑA

J. ARROYO

Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla, Ap.  
1095, 41080 Sevilla.

*(Recibido el 3 de Mayo de 1990)*

**Resumen.** Se estudia la fenología de la floración en 14 formaciones de matorral del SW de España, analizándose el grado de acoplamiento entre los ciclos anuales de floración y el curso estacional de los factores climáticos. Dependiendo de las características ambientales de las parcelas se observa diferencialmente un mayor o menor acoplamiento con las curvas anuales de temperatura y precipitación. Sin embargo, en uno de los matorrales más meridionales se observa que no existe este acoplamiento entre floración y macroclima, pudiendo ser debido a la existencia de un microclima muy diferenciado. Se analizan las diferencias fenológicas de estos matorrales en dos años consecutivos, observándose diferencias interanuales muy pequeñas y escasamente relacionadas con las diferencias meteorológicas. Se discuten los comportamientos fenológicos en el contexto de otros estudios similares sobre distintos tipos de vegetación.

**Summary.** The flowering phenology of 14 shrublands is studied in SW Spain, with special reference to the level of coupling between flowering and climatic cycles. The coupling with temperature and with rainfall annual curves are differentially observed depending on the different environmental conditions of the shrublands. In one of the most southern shrublands the lack of coupling between flowering and macroclimate was observed, and it is suggested that it could be due to the occurrence of a very contrasting microclimate. The flowering phenologies are analyzed for two consecutive years. The interannual differences were very little and unrelated to the low meteorological differences observed. The phenological behaviours are discussed in the context of similar studies on other types of vegetation.

### INTRODUCCION

Se conoce desde antiguo la estrecha correspondencia entre los ciclos anuales climáticos y los fenológicos en regiones de clima con cierta estacionalidad. Esta correspondencia es particularmente notable para la fenología de la floración en regiones de clima mediterráneo (e.g., MOONEY & al., 1974; READER, 1984). Los factores ambientales que han sido propuestos como "disparadores" de la

floración se refieren fundamentalmente al fotoperíodo, la temperatura y la precipitación, con diferente importancia según las especies y las regiones. Estos factores afectan también de distinto modo a cada fase del proceso de la floración: principalmente el fotoperíodo y la temperatura en la iniciación floral y la temperatura y la precipitación en la antésis (e.g., SALISBURY, 1963).

El principal objetivo del presente estudio es describir y analizar las diferencias en el acoplamiento entre ritmos climáticos, aproximadamente homogéneos en la región estudiada, y ritmos fenológicos, más variables entre los matorrales analizados. Las diferencias estacionales de fotoperíodo son notables, cerca de cinco horas, mientras que las diferencias entre los lugares estudiados son nulas. De este modo en el análisis efectuado sólo se incluye la precipitación y la temperatura, que presentan mayores variaciones dentro de la región de estudio (ARROYO, 1985). Por tanto no pretende determinarse aquí el grado de influencia de cada uno de estos factores en la floración de las especies de los matorrales, sino comparar fenológicamente áreas con condiciones ambientales muy contrastadas.

Por otro lado es característico del clima mediterráneo una fuerte variación interanual, que afecta sobre todo a la precipitación (e.g., LINES ESCARDO, 1970). Por ello se han analizado las diferencias en la floración de dos años consecutivos, aunque éstos sólo presentan algunas diferencias meteorológicas. Este análisis incluye tanto los adelantos y atrasos de la floración como la secuencia de la misma, que mide de alguna manera el grado de estabilidad de la organización de la floración. Esta última y su relación con las características florales de las especies de los matorrales han sido analizadas previamente por ARROYO (1988).

## MÉTODOS

### *Áreas de estudio*

Para la realización de este estudio se seleccionaron 14 parcelas en distintas áreas de Andalucía Occidental (SW de España). En ARROYO (1985) y ARROYO & MARAÑÓN (1990) se puede encontrar una descripción detallada de las características ambientales y de la vegetación de las parcelas (no obstante en el Cuadro 2 se incluyen sus nombres y las altitudes a que se encuentran).

La caracterización climática se realizó con los datos suministrados por las estaciones meteorológicas del Servicio Meteorológico Nacional, eligiéndose las más cercanas a las parcelas. En la Fig. 1 se pueden observar los diagramas ombrotérmicos de las estaciones y las parcelas a que fueron asignadas. En todos los casos puede comprobarse la presencia de un clima mediterráneo típico, en el que la variación más importante se refiere a la cantidad de precipitación anual.

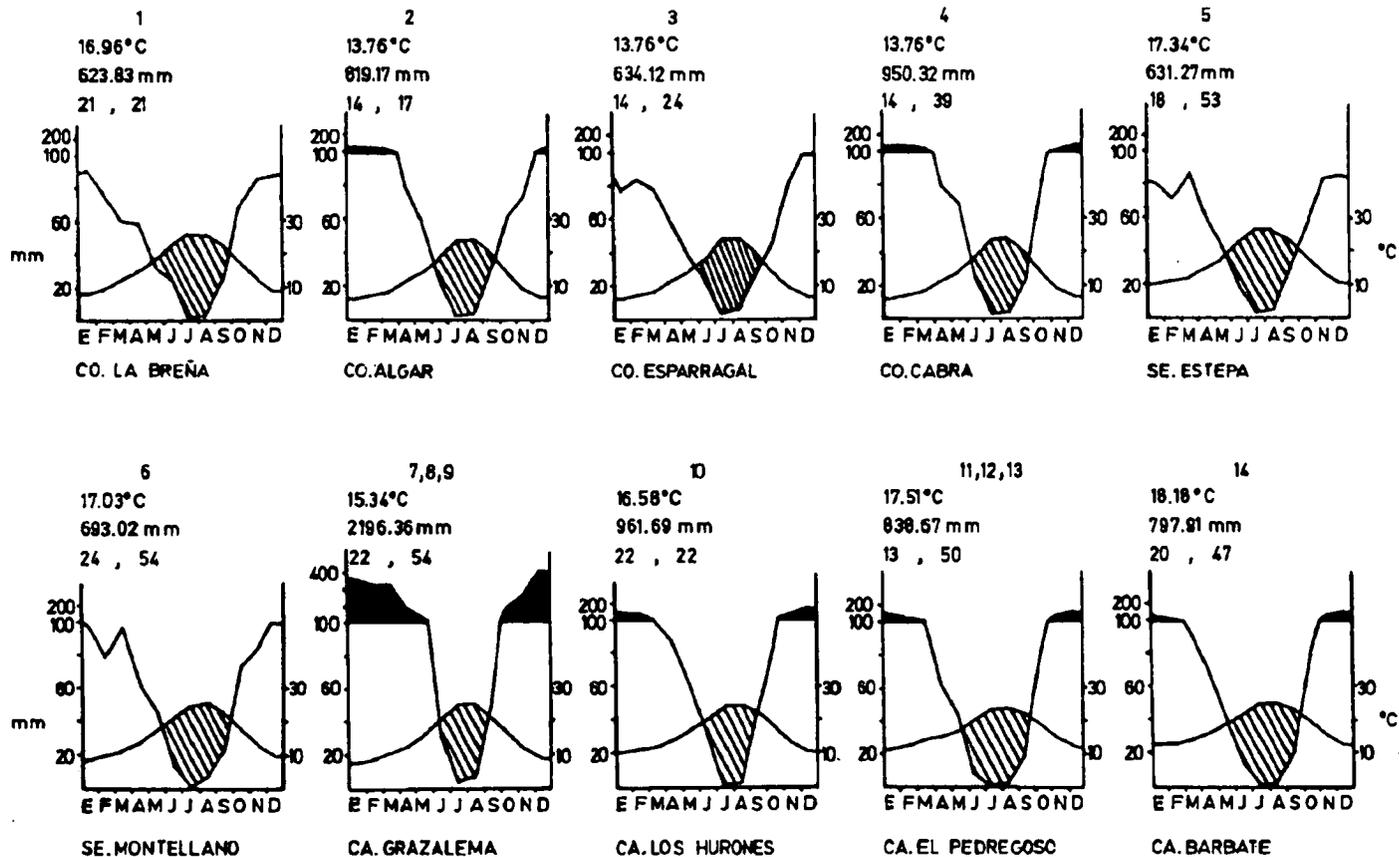


Fig. 1. Diagramas ombrotérmicos de las estaciones meteorológicas más cercanas a las parcelas. En cada diagrama se indican de arriba a abajo la(s) parcela(s) a que corresponde, el nombre de la estación meteorológica, la temperatura media anual y la precipitación media anual, así como el número de años en que se basan estos valores medios.

Dado que los datos de las estaciones meteorológicas sólo permiten una aproximación a las condiciones reales existentes en las parcelas, se intentó conseguir alguna información del microclima de las parcelas. Para ello se colocaron termómetros de máximas-mínimas en el suelo, a una profundidad de 5 cm, anotándose las temperaturas extremas con intervalos de dos semanas desde Marzo de 1983 hasta Febrero de 1984. En la Fig. 2 se detalla la evolución anual de estas temperaturas en cada parcela, pudiendo comprobarse que las mayores diferencias estacionales, y entre temperaturas máximas y mínimas, ocurrieron en las parcelas de mayor altitud. Por el contrario estas diferencias se reducen mucho en las parcelas más bajas y sobre todo de vegetación más densa (e.g., parcelas 7 y 12).

En un análisis de este tipo sería más deseable utilizar la acumulación de horas con una temperatura superior a un determinado umbral (e.g., LINDSEY & NEWMAN, 1956), pero no se ha incluido en este estudio debido a la inexistencia de un registro continuo de temperatura en cada estación meteorológica.

### *Fenología*

En cada una de las parcelas se observó la fenología de la floración de todas las especies leñosas. Se incluyeron también aquellas especies cuyas partes leñosas aéreas están muy reducidas, por ejemplo las sufruticosas y los caméfitos pequeños, tan frecuentes en las zonas más altas. Las observaciones se realizaron con intervalos de dos semanas durante dos años (Abril de 1982 a Marzo de 1984).

Las observaciones se refirieron al estado fenológico de cada población en las distintas parcelas, de acuerdo a tres niveles preestablecidos: inicio, pico y final de floración. El pico de floración (PF) corresponde a un porcentaje de plantas en floración igual o superior a 50%. Para más detalles sobre el método de observación fenológica véase ARROYO (1990 a y b).

Para conocer el grado de acoplamiento entre las curvas anuales de floración y los ritmos anuales climáticos se utilizaron análisis de regresión múltiple escalonada, empleándose el programa P2R del paquete estadístico BMDP (DIXON, 1981), gracias al cual se incluyen de forma automática en las ecuaciones de regresión las variables que explican significativamente parte de la variación fenológica observada. Pueden encontrarse más detalles sobre el método de selección de variables y los niveles de significación en ARROYO (1990b) y DIXON (1981). La variable dependiente es el número mensual de especies en pico de floración (PF), promediando las observaciones de cada mes. Las variables independientes se refieren a las condiciones meteorológicas del período de estudio y a las climáticas de cada parcela, siendo detalladas en el Cuadro 1. Los datos suministrados por las estaciones meteorológicas tienen una periodicidad mensual, la cual determina la periodicidad de todas las variables utilizadas en

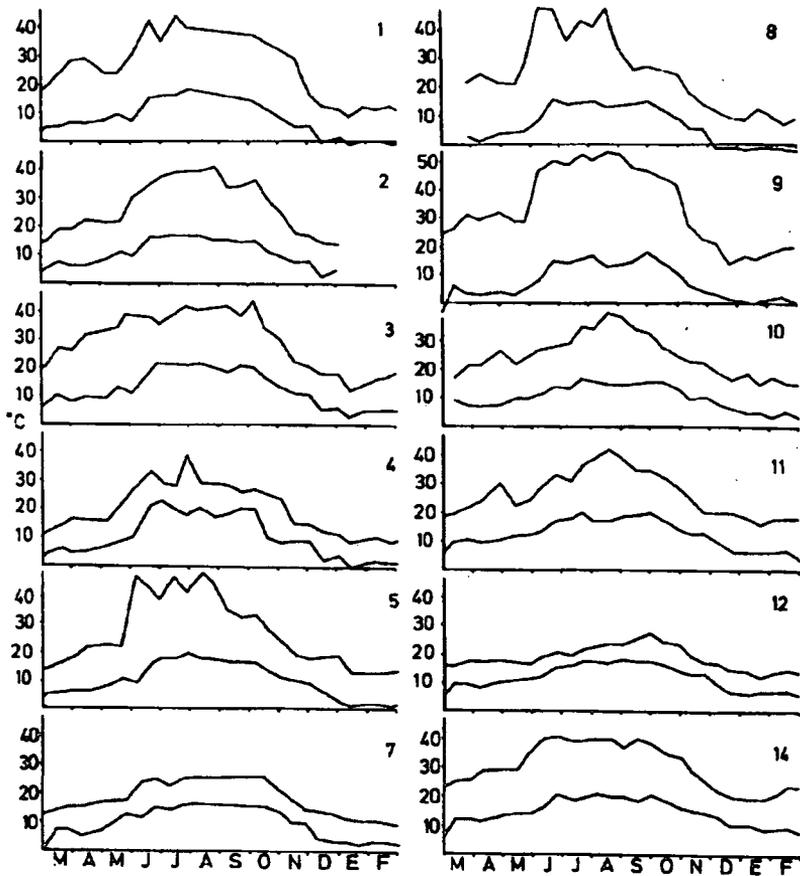


Fig. 2. Evolución anual de las temperaturas extremas del suelo en el segundo año de estudio. No se incluyen las parcelas 6 y 13 debido a diversas alteraciones importantes a lo largo del periodo estudiado.

- 
- A: precipitación del mes de floración
  - B: precipitación del mes anterior a la floración
  - C: precipitación del segundo mes anterior a la floración
  - D: precipitación del tercer mes anterior a la floración
  - E: precipitación acumulada de los tres meses anteriores a la floración
  - F: media de B para los datos disponibles en las estaciones meteorológicas
  - G: media de C para los datos disponibles en las estaciones meteorológicas
  - H: media de D para los datos disponibles en las estaciones meteorológicas
  - I: media de E para los datos disponibles en las estaciones meteorológicas
  - J: media mensual de temperaturas mínimas
  - K: media mensual de temperaturas máximas
  - L: temperatura mínima absoluta mensual del suelo
  - M: temperatura máxima absoluta mensual del suelo
- 

Cuadro 1. Variables dependientes usadas en las regresiones múltiples para analizar la progresión anual de la floración y su acoplamiento a los ritmos climáticos. La temperatura se refiere a la del aire si no se indica otra cosa.

estos análisis. Sin embargo la fenología de la floración y las temperaturas extremas del suelo fueron observadas quincenalmente, por lo que se pierde cierta información en los análisis de regresión múltiple. Por ello se realizaron análisis de correlación simple entre la fenología (número de especies en floración -F- y en pico de floración -PF-) y las temperaturas extremas del suelo, con intervalos bisemanales. En todos los casos el análisis del ajuste entre curvas fenológicas y climáticas se efectuó sobre los datos fenológicos del segundo año, dado que son más completos. Sin embargo, en las parcelas 6 (Montellano) y 13 (Algeciras c) los datos de temperatura del suelo no fueron completos para todo el año, debido a perturbaciones incontroladas, por lo que estas parcelas no pudieron ser incluidas en los análisis de correlación simple.

Para analizar las diferencias fenológicas y meteorológicas entre los años estudiados se emplearon métodos estadísticos no paramétricos: el test de Wilcoxon y la correlación por rangos de Spearman (SOKAL & ROHLF, 1981). El primero para comparar el número de especies en cada fase fenológica o la duración media de la floración (véase más abajo), o para comparar la lluvia y la temperatura medias en los dos años. La segunda para analizar la posible variación en la secuencia de meses ordenados según la cantidad de precipitación o su temperatura media en cada año, así como las variaciones en el orden de floración de las especies entre los dos años estudiados. Las fases o variables fenológicas utilizadas en estos análisis fueron las siguientes: 1, comienzo de floración; 2, final de floración; 3, comienzo del pico de floración; 4, final del pico de floración; 5,

punto medio de floración; 6, punto medio del pico de floración; 7, duración de la floración; 8, duración del pico de floración.

## RESULTADOS

La fenología de la floración de cada especie se describe en las Figs. 3-9, incluyéndose el período de floración (F) y el de pico de floración (PF). En todas las parcelas se observa una floración progresiva a lo largo de un período de tiempo que varía en amplitud entre las distintas parcelas. Asimismo puede observarse que las floraciones están variablemente concentradas en épocas concretas del año, lo que determina grados de solapamiento también muy variables.

### *Interrelación entre fenología de la floración y ritmos climáticos*

Los análisis de regresión múltiple realizados con los datos mensuales muestran varios modelos. En las distintas ecuaciones obtenidas (una por parcela) se incluyen sólo tres, dos, una o ninguna de las variables independientes (Cuadro 2). La varianza total explicada en las ecuaciones oscila entre 34% y 83%. Las variables independientes incluidas se refieren tanto a la precipitación como a la temperatura, siendo más frecuentes las relacionadas con los valores medios (climáticos) que con los del período de estudio (meteorológicos).

Respecto de las variables referentes a la precipitación, en el Cuadro 2 se comprueba que la media del tercer mes anterior a la floración (variable H) se incluye en tres parcelas, y la media de la acumulada en los tres meses anteriores a la floración (variable I) en una parcela. Las variables referidas a la lluvia del período de estudio son incluidas con menos frecuencia en las ecuaciones: la precipitación acumulada de los tres meses anteriores a la floración (variable E) se incluye en dos parcelas, y la precipitación del tercer mes anterior a la floración (variable D) en una parcela. Todas las variables concernientes a la precipitación media son incluidas con signo positivo, mientras que las relacionadas con la lluvia del período de estudio lo son con signo negativo. Todas las ecuaciones que presentan variables de precipitación se refieren a parcelas de altitud baja o media (50-750 m).

Las variables de temperatura entran en pocas ecuaciones. La temperatura máxima del aire es incluida en las ecuaciones de tres parcelas, la temperatura máxima del suelo en dos parcelas, y la temperatura mínima del suelo en una (Cuadro 2). Todas estas parcelas se encuentran en altitudes medias o altas (550-1200 m).

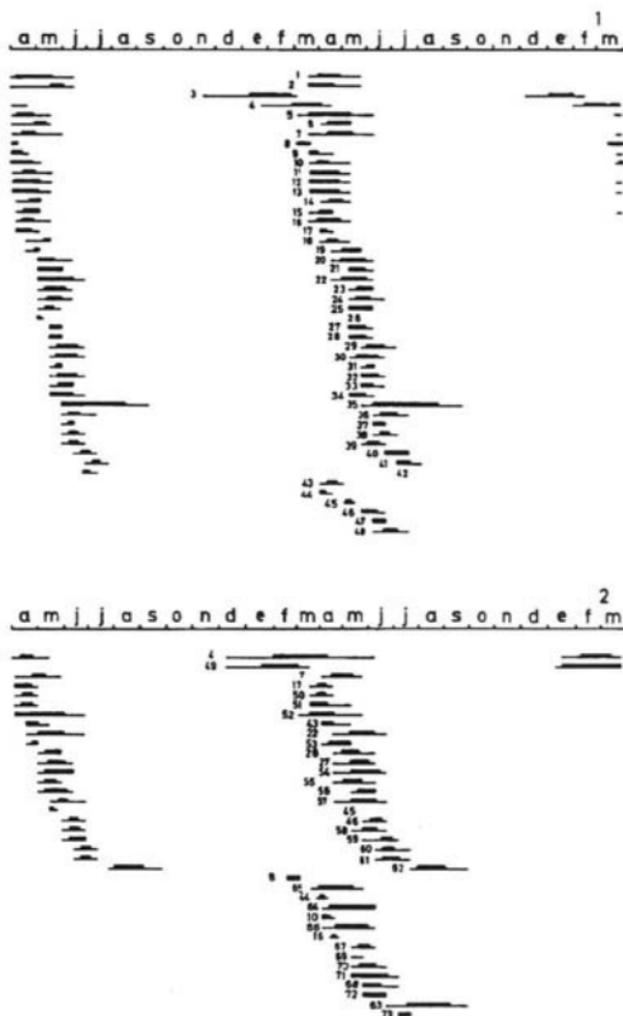


Fig. 3. Floración (línea delgada) y pico de floración (línea gruesa) de cada especie en las parcelas 1 (Trassierra) y 2 (Rute) entre Abril de 1982 y Marzo de 1984. Para los nombres de las especies véase el apéndice.

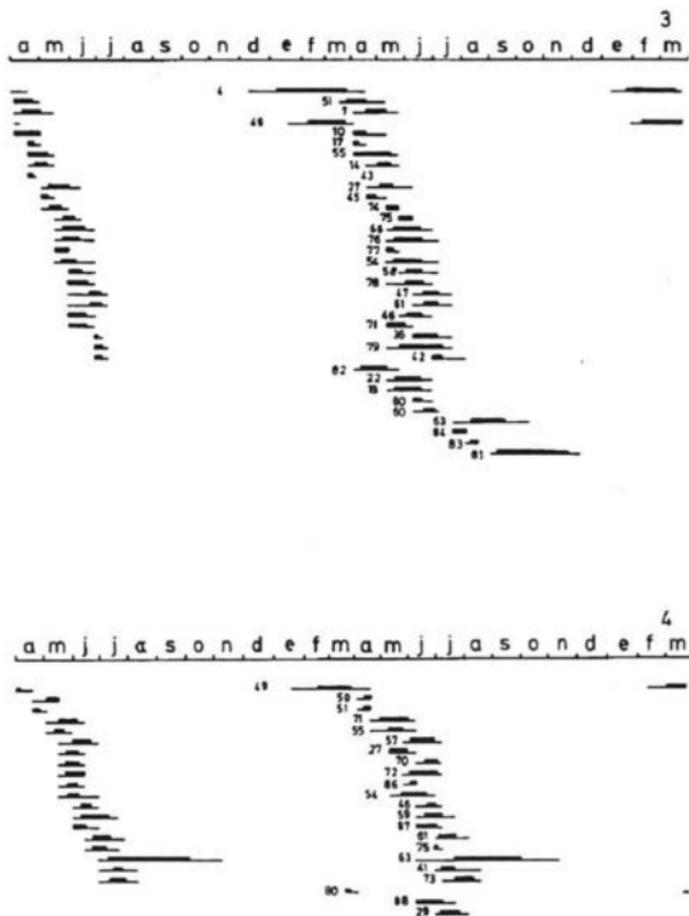


Fig. 4. Floración y pico de floración de las especies de las parcelas 3 (Fuente Alhama) y 4 (Cabra).

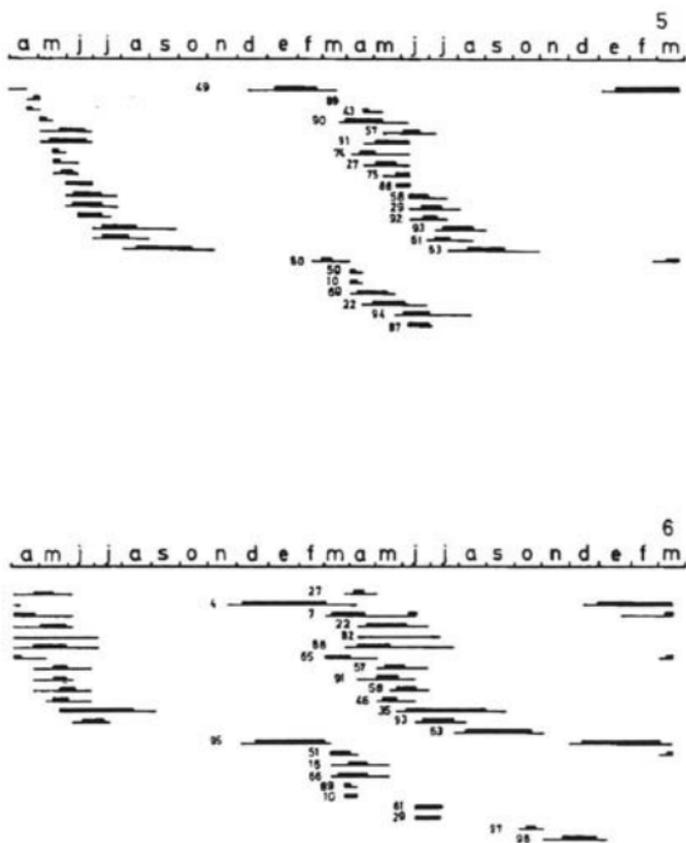


Fig. 5. Floración y pico de floración de las especies de las parcelas 5 (Estepa) y 6 (Montellano).



Fig. 6. Floración y pico de floración de las especies de las parcelas 7 (Grazalema a) y 8 (Grazalema b)



Fig. 7. Floración y pico de floración de las especies de las parcelas 9 (Grazalema) y 10 (Puerto de Galiz).



Fig. 8. Floración y pico de floración de las especies de las parcelas 11 (Algeiras a) y 12 (Algeiras b).

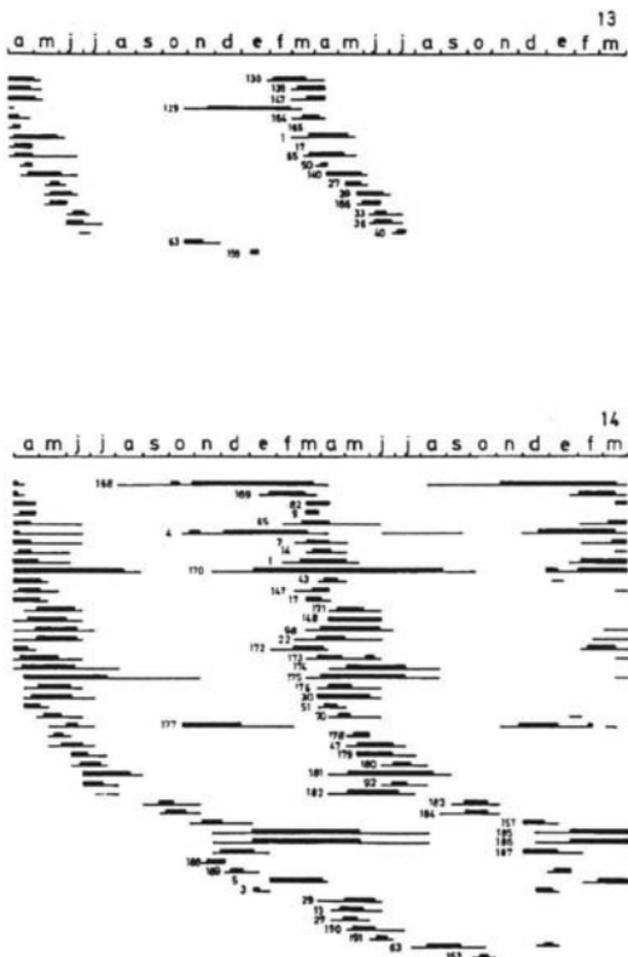


Fig. 9. Floración y pico de floración de las especies de las parcelas 13 (Algeiras c) y 14 (Barbate).

Parcela	Altitud (m)	r <sup>2</sup>	Ecuación de regresión
1. Trassierra (Córdoba)	450	0.70	PF = -0.87 - 0.02E - 0.14H (0.23) (0.47)
2. Rute (Córdoba)	675	0.73	PF = -2.00 + 0.78H
3. Fuente Alhama (Córdoba)	550	0.62	PF = -13.12 + 0.19H + 0.36M (0.40) (0.22)
4. Cabra (Córdoba)	750	0.76	PF = -9.03 + 0.011 + 0.33K (0.44) (0.32)
5. Estepa (Sevilla)	675	0.42	PF = -0.38 + 0.04H
6. Montellano (Sevilla)	275	0.70	PF = 0.60 + 0.03H
7. Grazalema a (Cádiz)	675	0.66	PF = 0.71 - 0.009D + 0.02H (0.18) (0.48)
8. Grazalema b (Cádiz)	1000	0.65	PF = -3.92 - 0.43L + 0.31M (0.21) (0.44)
9. Grazalema c (Cádiz)	1200	0.34	PF = -2.91 + 0.30K
10. Puerto de Gáliz (Cádiz)	600	0.83	PF = 7.42 - 0.01E + 0.03H - 0.19K (0.32) (0.35) (0.16)
11. Algeciras a (Cádiz)	225	0.40	PF = 1.39 + 0.03H
12. Algeciras b (Cádiz)	225	—	—
13. Algeciras c (Cádiz)	225	0.45	PF = 0.31 + 0.03H
14. Barbate (Cádiz)	50	0.68	PF = 1.12 + 0.10H

Cuadro 2. Ecuaciones de regresión múltiple para el análisis de la progresión anual de la floración en cada parcela. Se indica en cada ecuación el coeficiente de determinación múltiple (r<sup>2</sup>) y en ecuaciones con dos o más variables independientes se indican bajo ellas sus coeficientes de determinación parciales. Para los nombres de las variables véase Métodos y Cuadro 1.

Es de resaltar que para la parcela 12, de condiciones microclimáticas muy diferenciadas, ninguna de las variables de precipitación o temperatura consideradas se correlaciona significativamente con la fenología.

En el Cuadro 3 se incluyen los resultados de los análisis de correlación simple entre la fenología de la floración y las temperaturas extremas del suelo con una periodicidad quincenal. La varianza explicada oscila entre 11.9% y 64.5%. Se comprueba que las parcelas en que se incluyeron variables de temperatura en el análisis de regresión múltiple también muestran correlación significativa positiva entre floración y temperaturas del suelo, con la excepción de la parcela 10. Sin embargo las parcelas 5 y 14 muestran correlación entre temperaturas del suelo y floración sin hacerlo en los análisis mensuales (regresión múltiple). En todas las parcelas estas correlaciones tienen signo positivo, es decir, el mayor nivel de floración se consigue a medida que aumentan las temperaturas. La

Parcela	Tmax vs F	Tmax vs PF	Tmin vs F	Tmin vs PF
3	0.571***	0.424*	ns	ns
4	0.545**	0.494**	0.461*	0.481**
5	0.490**	0.345*	ns	ns
8	0.714***	0.678***	0.472*	0.427*
9	0.662**	0.588**	0.546**	0.489**
14	ns	ns	ns	-0.418*

Cuadro 3. Coeficientes de correlación simple entre el nivel de floración y las temperaturas extremas del suelo con intervalos de dos semanas. Tmax, temperatura máxima del suelo; Tmin, temperatura mínima del suelo; F, número de especies en floración; PF, número de especies en pico de floración. Sólo se incluyen las parcelas con al menos un coeficiente de correlación significativo. (\*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$ , ns, no significativo).

excepción está representada por la parcela 14, que muestra correlación negativa. Esta parcela, situada en la costa, presenta un clima muy temperado en invierno que no es limitante para la floración.

En los análisis de regresión múltiple se prefirió usar como variable independiente el número de especies en pico de floración (PF), mejor que simplemente en floración (F), debido a que se esperaban resultados más fiables. Sin embargo, en los análisis de correlación simple se emplearon ambas variables fenológicas, no observándose diferencias evidentes entre ellas (Cuadro 3). Esto es debido a una distribución similar de ambas variables fenológicas a lo largo del año.

#### *Diferencias interanuales*

En el Cuadro 4 pueden observarse los resultados de comparar estadísticamente los valores de las variables fenológicas en los dos años estudiados. Sólo en 26 comparaciones (27.1%) se encuentran diferencias significativas. En tres parcelas (3, 4 y 6) todas las variables muestran diferencias no significativas. Por el contrario, en la parcela 13 sólo dos variables no presentan diferencias significativas. En la parcela 7 esto ocurre en tres variables. Con respecto a las variables, sólo una (la duración del pico de floración) no presenta diferencias significativas en ninguna parcela. Sin embargo el resto de las variables presentan diferencias no significativas en al menos la mitad de las parcelas estudiadas.

En el Cuadro 4 se incluye también el análisis de las diferencias de precipitación entre los dos años. Sólo en la parcela 6 se encuentra una diferencia significativa en las cantidades de lluvia de los dos años (test de Wilcoxon).

Parcela	n	variables fenológicas								precipitación		
		1	2	3	4	5	6	7	8	n°	ns	W
1	42	ns	ns	**	ns	ns	*	ns	ns	6	ns	ns
2	24	*	ns	**	ns	*	**	ns	ns	4	ns	ns
3	23	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	8	ns	*
4	18	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	8	ns	ns
5	15	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	7	ns	*
6	14	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	8	*	*
7	30	***	**	***	ns	***	**	ns	ns	3	ns	*
9	29	ns	ns	ns	*	ns	ns	*	ns	6	ns	*
11	28	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns	7	ns	**
12	24	*	*	ns	ns	*	ns	ns	ns	5	ns	**
13	13	ns	*	*	*	*	*	*	ns	2	ns	**
14	37	ns	**	ns	ns	*	ns	ns	ns	6	ns	***
n°	ns	9	8	8	10	6	8	9	12	70		

Cuadro 4. Diferencias en la fenología de la floración y en la precipitación mensual para los dos años de estudio. Para las variables fenológicas (véase Métodos para los nombres) se usa el test de Wilcoxon. Para la precipitación se usa el test de Wilcoxon (W) y la correlación por rangos de Spearman (S). No se incluyen las parcelas 8 y 10 debido a que no se disponía de datos completos para los dos años. (n, número de especies para las variables fenológicas; \*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$ , ns, diferencias no significativas o coeficiente de correlación no significativo).

Aunque las parcelas 1, 2 y 4 muestran también diferencias interanuales, éstas se refieren a la ordenación de los meses según su cantidad de lluvia en cada año (correlación de Spearman). Es interesante señalar que las parcelas que mostraron diferencias anuales significativas en la cantidad de precipitación o en su distribución mensual no son las que presentaron más diferencias interanuales significativas en las variables fenológicas. Respecto de la temperatura, no se encontraron diferencias significativas en las medias mensuales entre años en ninguna de las parcelas.

Por otra parte se analizó el orden en que las especies florecen en cada parcela y su variación en los dos años estudiados. Los coeficientes de correlación encontrados entre los valores de los dos años para todas las variables relacionadas con el tiempo de floración (variables 1-6, véase Métodos) son altamente significativos (entre  $r=0.817$ ,  $n=42$ ,  $p < 0.001$  y  $r=0.997$ ,  $n=13$ ,  $p < 0.001$ ). A modo de ejemplo en la Fig. 10 se muestran gráficamente las secuencias de floración en los dos años de estudio para las parcelas 1 (Trassierra) y 9 (Grazalema c). Puede observarse que en ambos casos hay una correlación alta entre las secuencias de floración. Sin embargo en Trassierra estas secuencias resultan

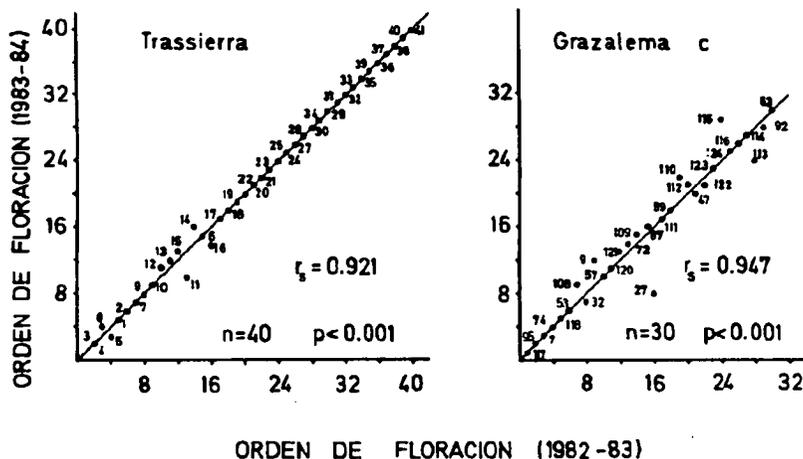


Fig. 10. Secuencia de floración en los dos años de estudio en las parcelas de Trassierra y Grazalema c. Se indica en cada caso el coeficiente de correlación de Spearman. Para los nombres de las especies véase el apéndice.

menos alteradas que en Grazalema c. En la primera parcela sólo hay ligeros cambios en el orden de floración de algunas especies en la primavera temprana (*Erica arborea*, *Cytisus striatus*, *C. baeticus*, *Cistus salvifolius*, *Viburnum tinus*). En esta época los ligeros adelantos o atrasos en la fenología de algunas especies provocan alteraciones destacables en la secuencia de floración, dada la gran acumulación de especies en floración. En la parcela de Grazalema c estas alteraciones ocurren en toda la época de floración de la comunidad dada la mayor aglomeración de las floraciones individuales de las especies. Es particularmente notable el caso de *Phlomis purpurea*, cuyo adelanto de un mes en el segundo año provoca la alteración más importante de la secuencia de floración. No obstante estos hechos no son más que excepciones a la regla general del mantenimiento de las secuencias de floración.

## DISCUSION

### *Fenología de la floración y ritmos climáticos*

Con respecto a la progresión temporal de la floración se pueden considerar tres grupos de parcelas, cada uno de ellos con un modelo diferente de acoplamiento entre ciclos climáticos y fenológicos.

El primer grupo de parcelas está formado por los matorrales de baja altitud. Su floración ocurre principalmente en primavera, mostrando acoplamiento con

las curvas de precipitación con un retraso de tres meses. Esto podría indicar la importancia de la lluvia de otoño-invierno para la floración de primavera, como puede esperarse en climas con fuertes restricciones hídricas estacionales (BEATLEY, 1974). Aunque el crecimiento vegetativo es más dependiente de la disponibilidad de agua que la floración (LIEBERMAN, 1982; LONGSTRETH & KRAMER, 1980), muchas especies presentan sus flores en vástagos nuevos, por lo que su floración es también muy dependiente de los recursos hídricos (KUMMEROW, 1983). Debe tenerse en cuenta también el papel, no analizado en nuestra región, que puede representar la lluvia como agente disparador de la floración en climas estacionales (OPLER & al., 1976). Por otro lado puede pensarse que en estas parcelas, a bajas altitudes, las temperaturas de verano (además de la escasez de agua) son suficientemente altas como para limitar de algún modo la actividad vegetal en general (MITRAKOS, 1980) y la floración en particular. El invierno, si bien no es limitante fisiológicamente en estos sitios (de hecho muchas especies muestran un activo crecimiento vegetativo durante este período), puede no ser el momento óptimo para la polinización, dada la menor abundancia de insectos que visitan las flores (HERRERA, 1988). De hecho la mayor parte de las plantas estudiadas son entomófilas (ARROYO, 1988). La floración de este grupo de parcelas está mejor correlacionada con la curva media de precipitación que con la del período de estudio, incluso con signo diferente en la correlación. Esto sugiere alguna independencia de la floración respecto de las variaciones climáticas interanuales (véase más adelante).

En el segundo grupo de parcelas se incluyen las situadas a mayor altitud. Como el grupo anterior, los matorrales de este grupo muestran una floración fuertemente restringida, pero retrasada hacia el verano, cuando las temperaturas alcanzan los máximos valores. La floración en estas zonas altas es virtualmente nula en invierno, principalmente debido a sus bajas temperaturas (ARROYO & al., 1981; CLARKE, 1968; KIMBALL & al., 1973). Por lo tanto la floración está sometida a diferentes restricciones temporales, al igual que la actividad vegetativa (MITRAKOS, 1980). En las zonas de menor altitud el verano es limitante por su escasez de recursos hídricos y en las zonas altas hay una gran parte del año en que las bajas temperaturas son limitantes. En concordancia con lo anterior las parcelas de altitud intermedia muestran un comportamiento fenológico entre los anteriores extremos. Sus curvas fenológicas están parcialmente acopladas a las de temperatura y precipitación.

El tercer modelo fenológico fue observado sólo en una parcela (Algeciras b). Su floración es la más regular durante todo el año. Esta fenología puede ser el resultado de un microclima más húmedo y temperado que en las áreas circundantes. Consecuentemente, las diferencias con las características climáticas de la estación meteorológica más cercana son mayores, por lo que las variables climáticas no son incluidas en la ecuación correspondiente. De hecho,

dos parcelas muy cercanas (Algeciras a y c) sí muestran la típica correlación entre floración y variables climáticas. En otras áreas mediterráneas se han encontrado también similares comportamientos fenológicos inusuales (MOONEY & KUMMEROW, 1981; SPECHT & al., 1981).

Los grupos anteriores resultan de considerar la evolución mensual de la floración junto a un conjunto de variables climáticas. Cuando se analiza la evolución de la floración y de las temperaturas extremas del suelo quincenalmente, se encuentra un mayor número de correlaciones, debido a la mayor precisión del análisis. Ambos análisis, mensual y quincenal, son coincidentes, es decir, las correlaciones entre fenología y temperatura aparecen básicamente en las mismas parcelas.

#### *Variaciones interanuales*

A nivel de comunidad, las escasas diferencias fenológicas entre los dos años de estudio y su falta de correspondencia con las diferencias de precipitación apuntan hacia una relativa independencia de la floración respecto de las variaciones climáticas. De hecho STILES (1978) observó que en climas con estacionalidad de precipitación muy marcada las variaciones fenológicas afectan mucho más a la intensidad de floración (i.e., producción de flores) que al momento de floración. Este hecho es aplicable principalmente a las especies que florecen tras el crecimiento vegetativo, aún más dependientes de los recursos hídricos estacionales (KUMMEROW, 1983), como es el caso de la mayoría de las especies estudiadas.

Las variables relacionadas con el pico de floración (PF) muestran aún menos diferencias significativas que las referentes a la floración (F), lo cual es debido a la fuerte restricción temporal que supone el pico de floración, con lo que se reduce el margen de error.

No obstante es necesario señalar algunos hechos que pueden enmascarar diferencias fenológicas y su correlación con algunas variables climáticas: 1) las diferencias fenológicas pueden ser inferiores a la periodicidad de muestreo empleada, 2) los años de muestreo son muy similares en precipitación y sobre todo en temperatura, y 3) sólo se han tenido en cuenta las temperaturas medias, mientras que la variabilidad de las extremas puede ser importante, aunque en este caso las diferencias entre estaciones meteorológicas y parcelas deben ser mucho mayores, con lo que habría que considerar el microclima de las parcelas.

La constancia de la floración es aún más notable cuando se considera su secuencia en los dos años estudiados, debido a que probablemente las plantas reaccionan de forma homogénea a los escasos cambios climáticos observados. De esta forma los años de meteorología muy diferente provocarán desplazamientos de toda la secuencia de floración, manteniéndose el orden de

las especies, como ha sido observado en regiones de clima similar a la región estudiada (STILES, 1977, 1978). En comunidades herbáceas a mayor latitud HELENURM & BARRETT (1987) encuentran un modelo similar, aunque estas especies herbáceas no son tan constantes en su respuesta a los cambios climáticos. En cualquier caso serían necesarios estudios a más largo plazo para corroborar esta hipótesis.

Todos estos hechos apuntan hacia la existencia de períodos de floración relativamente fijos, en los que la iniciación floral y la antésis utilizan señales ambientales poco variables interanualmente y muy variables intraanualmente (temperatura y sobre todo fotoperíodo, JACKSON & SWEET, 1972). En latitudes o altitudes mayores a la de este estudio el tiempo disponible para la floración es menor, lo que determina menores variaciones interanuales, frecuentemente inferiores a una semana (ANDERSON & HUBRICHT, 1940; ANDERSON & SCHELFHOUT, 1980; HEINRICH, 1976). Este hecho ha sido constatado también para individuos dentro de una población (GROSS & WERNER, 1983; PRIMACK, 1980). Por el contrario, en latitudes muy inferiores, las especies del bosque tropical muestran una floración fuertemente dependiente de cambios pequeños en las precipitaciones (OPLER & al., 1976). Este factor ambiental es más variable que la temperatura y el fotoperíodo, con lo que las variaciones fenológicas interanuales son fuertes, en la intensidad de la floración y en su secuencia (STILES, 1978). No obstante aun en las menores latitudes hay algunas especies sensibles a cambios muy pequeños de fotoperíodo (NJOKU, 1963) y por tanto más estables y estacionales fenológicamente. La proporción de estas especies crece progresivamente a medida que aumenta la latitud (GAUTIER & SPICHIGER, 1986; STUTZ DE ORTEGA, 1986). Las oscilaciones climáticas propias del clima mediterráneo determinan obviamente cambios fenológicos intermedios entre ambos extremos latitudinales, pero todo parece indicar una mayor variación en la intensidad de las fenofases que en el momento de su ocurrencia.

**Agradecimientos.** Este estudio fue realizado como parte del proyecto CAICYT 264/82 concedido al Prof. S. Talavera (Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla) a quien el autor desea agradecer su ayuda. El Prof. J. A. Devesa también aportó valiosas sugerencias durante el desarrollo del trabajo. Los comentarios de T. Marañón y J. Herrera sobre versiones previas del manuscrito fueron asimismo muy útiles.

## BIBLIOGRAFIA

ANDERSON, E. & L. HUBRICHT (1940). A method for describing and comparing blooming seasons. *Bull. Torrey Bot. Club* 67: 630-648.

- ANDERSON, R. C. & S. SCHELFHOUT (1980). Phenological patterns among tallgrass prairie plants and their implications for pollinator competition. *Amer. Midl. Naturalist* 104(2): 253-263.
- ARROYO, J. (1985). *Fenología de la floración en matorrales de Andalucía Occidental*. Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla.
- (1988). Atributos florales y fenología de la floración en matorrales del Sur de España. *Lagascalia* 15: 43-78.
- (1990a). Geographic variation of flowering phenology in twenty-six common shrubs in SW Spain. *Flora (Jena)* 184: 43-49.
- (1990b). Spatial variation of flowering phenology of Mediterranean shrublands in southern Spain. *Israel J. Bot.* 39: 249-262.
- & T. MARAÑÓN (1990). Community ecology and distributional spectra of Mediterranean shrublands and heathlands in Southern Spain. *J. Biogeogr.* 17: 163-176.
- 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.
- BEATLEY, J. C. (1974). Phenological events and their environmental triggers in Mojave Desert ecosystems. *Ecology* 55: 856-863.
- CLARKE, C. M. (1968). Flowering periods of alpine plants at Cupola Basin, Nelson, New Zealand. *New Zealand J. Bot.* 6: 205-220.
- DIXON, W. J. (ed.) (1981). *BMDP statistical software*. University of California Press, Berkeley.
- GAUTIER, L. & R. SPICHTER (1986). Ritmos de reproducción en el estrato arbóreo del Arboretum Jenaro Herrera (provincia de Requena, Departamento de Loreto, Perú). Contribución al estudio de la flora y vegetación de la Amazonia peruana, X. *Candollea* 41(1): 193-207.
- GROSS, R. S. & P. A. WERNER (1983). Relationships among flowering phenologies, insect visitors, and seed-set of individuals: experimental studies on four co-occurring species of goldenrod (Solidago: Compositae). *Ecol. Monographs* 53(1): 95-117.
- HEINRICH, B. (1976). Flowering phenologies: bog, woodland, and disturbed habitats. *Ecology* 57: 890-899.
- HELENURM, K. & S. C. H. BARRETT (1987). The reproductive biology of boreal forest herbs. II. Phenology of flowering and fruiting. *Can. J. Bot.* 65(10): 2047-2056.
- HERRERA, J. (1988). Pollination relationships in southern Spanish mediterranean shrublands. *J. Ecol.* 76: 274-287.
- JACKSON, D. I. & G. B. SWEET (1972). Flower initiation in temperate woody plants. *Hort. Abstr.* 42: 9-24.
- KIMBALL, S. L., B. D. BENNET & F. B. SALISBURY (1973). The growth and development of montane species at near freezing temperatures. *Ecology* 54: 168-173.
- KUMMEROW, J. (1983). Comparative phenology of Mediterranean-type plant communities. Ed: F. J. KRUGER, D. T. MITCHELL & J. V. M. JARVIS (eds.), *Ecological studies*, vol. 43. *Mediterranean-type ecosystems*. Springer Verlag, Berlin.
- LIEBERMAN, D. (1982). Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. *J. Ecol.* 70: 791-806.
- LINDSEY, A. A. & J. E. NEWMAN (1956). Use of official weather data in spring time temperature analysis of an Indiana phenological record. *Ecology* 37: 812-823.
- LINES ESCARDO, A. (1970). The climate of the Iberian Peninsula. Ed: C. C. WALLIN (ed.), *Climates of Northern and Western Europe*. Elsevier, Amsterdam.

- LONGSTRETH, D. & P. J. KRAMER (1980). Water relations during flower induction and anthesis. *Bot. Gaz.* 141(1): 69-72.
- MITRAKOS, K. (1980). A theory for Mediterranean plant life. *Oecol. Plant.* 1: 245-252.
- MOONEY, H. A. & J. KUMMEROW (1981). Phenological development of plants in Mediterranean-climate regions. En: F. DI CASTRI, D. W. GOODALL & R. L. SPECHT (eds.), *Mediterranean-type shrublands*. Elsevier, Amsterdam.
- MOONEY, H. A., D. J. PARSONS & J. KUMMEROW (1974). Plant development in Mediterranean climates. En: H. LIETH (ed.), *Phenology and seasonality modeling*. Springer Verlag, New York.
- NJOKU, E. (1963). Seasonal periodicity in the growth and development of some forest trees in Nigeria. *J. Ecol.* 51: 617-624.
- OPLER, P. A., G. W. FRANKIE & H. G. BAKER (1976). Rainfall as a factor in the release, timing, and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *J. Biogeogr.* 3: 231-236.
- PRIMACK, R. B. (1980). Variation in the phenology of natural populations of montane shrubs in New Zealand. *J. Ecol.* 68: 849-862.
- READER, R. J. (1984). Comparison of the annual flowering schedules for scottish heathlands and mediterranean-type shrublands. *Oikos* 43: 1-8.
- SALISBURY, F. B. (1963). *The flowering process*. Pergamon Press, Oxford.
- SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF (1981). *Biometry*, 2nd. ed. Freeman, San Francisco.
- SPECHT, R. L., R. W. ROGERS & A. J. M. HOPKINS (1981). Seasonal growth and flowering rhythms: Australian heathlands. En: R. L. SPECHT (ed.), *Ecosystems of the world*, vol. 9B, *Heathlands and related shrublands*. Elsevier, Amsterdam.
- STILES, F. G. (1977). Coadapted competitors: the flowering season of hummingbird-pollinated plants in a tropical forest. *Science* 198: 1177-1178.
- (1978). Temporal organization of flowering among the hummingbird flowers of a tropical wet forest. *Biotropica* 10: 194-210.
- STUTZ DE ORTEGA, L. C. (1986). Etudes floristiques de divers stades secondaires des formations forestières du Haut Parana (Paraguay Oriental). Floraison, fructification et dispersion des espèces forestières. *Candollea* 41: 121-144.
- 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. 1-5. Cambridge University Press, Cambridge.
- VALDÉS, B., S. TALAVERA & E. F. GALIANO (Eds.) (1987). *Flora Vascular de Andalucía Occidental*, vols. 1-3. Ketres, Barcelona.

## APENDICE

Lista de taxones estudiados en cada parcela. Los números corresponden a los incluidos en las Figs. 3-9. La nomenclatura sigue a TUTIN & al. (1964-1980) y VALDÉS & al. (1987).

1. *Teucrium fruticans*
2. *Lavandula stoechas*  
subsp. *sampaiana*
3. *Arbutus unedo*
4. *Rosmarinus officinalis*
5. *Coronilla valentina*
6. *Cistus ladanifer*
7. *Cistus albidus*
8. *Phillyrea latifolia*
9. *Phillyrea angustifolia*
10. *Quercus rotundifolia*
11. *Erica arborea*
12. *Cytisus striatus*
13. *Cytisus baeticus*
14. *Cistus salvifolius*
15. *Viburnum tinus*
16. *Jasminum fruticans*
17. *Pistacia lentiscus*
18. *Coriaria myrtifolia*
19. *Ruta angustifolia*
20. *Genista hirsuta*
21. *Cistus populifolius*  
subsp. *populifolius*
22. *Phagnalon saxatile*
23. *Rosa corymbifera*
24. *Lonicera implexa*
25. *Armeria alliacea*
26. *Salix pedicellata*
27. *Phlomis purpurea*
28. *Cistus monspeliensis*
29. *Helichrysum stoechas*
30. *Coronilla juncea*
31. *Olea europaea*
32. *Halimium atriplicifolium*
33. *Adenocarpus telonensis*
34. *Antirrhinum majus*  
subsp. *tortuosum*
35. *Nerium oleander*
36. *Rubus ulmifolius*
37. *Dorycnium rectum*
38. *Castanea sativa*
39. *Cistus crispus*
40. *Myrtus communis*
41. *Origanum virens*
42. *Clematis flammula*
43. *Quercus coccifera*
44. *Quercus faginea*
45. *Pistacia terebinthus*
46. *Retama sphaerocarpa*
47. *Teucrium lusitanicum*
48. *Achillea ageratum*
49. *Ulex parviflorus*
50. *Crataegus monogyna*  
subsp. *brevispina*
51. *Rhamnus lycioides*
52. *Polygala rupestris*
53. *Aphyllanthes monspeliensis*
54. *Spartium junceum*
55. *Genista cinerea*
56. *Cytisus fontanesii*
57. *Thymus mastichina*
58. *Ballota hirsuta*
59. *Santolina canescens*
60. *Phagnalon sordidum*
61. *Teucrium capitatum*
62. *Bupleurum gibraltarcum*
63. *Daphne gnidium*
64. *Colutea atlantica*
65. *Lavandula stoechas*  
subsp. *stoechas*
66. *Orysis alba*
67. *Dorycnium pentaphyllum*
68. *Genista umbellata*
69. *Argyrolobium zanonii*
70. *Lonicera implexa*
71. *Rosa pouzinii*
72. *Linum suffruticosum*
73. *Staehelina dubia*
74. *Helianthemum hirtum*
75. *Phlomis lychnitis*
76. *Centaurea aspera*
77. *Helianthemum cinereum*
78. *Thymus zygis*
79. *Tamarix canariensis*
80. *Rhamnus alaternus*
81. *Satureja obovata*
82. *Fumana thymifolia*
83. *Capparis spinosa*
84. *Asparagus acutifolius*
85. *Linum narbonense*

86. *Asperula hirsuta*  
 87. *Micromeria graeca*  
 88. *Chamaerops humilis*  
 89. *Hippocrepis scabra*  
 90. *Marrubium vulgare*  
 91. *Dianthus broteri*  
 92. *Thymbra capitata*  
 93. *Ononis natrix*  
 94. *Ulex baeticus*  
 95. *Ceratonia siliqua*  
 96. *Asparagus albus*  
 97. *Anthyllis cytisoides*  
 98. *Cytisus grandiflorus*  
 99. *Dorycnium hirsutum*  
 100. *Ononis speciosa*  
 101. *Juniperus oxycedrus*  
     subsp. *oxycedrus*  
 102. *Juniperus phoenicea*  
     subsp. *phoenicea*  
 103. *Anagyris foetida*  
 104. *Clematis cirrhosa*  
 105. *Mercurialis tomentosa*  
 106. *Helianthemum origanifolium*  
 107. *Echium albicans*  
 108. *Anthyllis podocephala*  
 109. *Arenaria erinacea*  
 110. *Sideritis incana*  
     var. *occidentalis*  
 111. *Phlomis composita*  
 112. *Lavandula lanata*  
 113. *Ptilostemon hispanicus*  
 114. *Centaurea ornata*  
 115. *Helicbrysum italicum*  
     subsp. *serotinum*  
 116. *Fumana ericoides*  
 117. *Thymus granatensis*  
 118. *Thymus x arundanus*  
 119. *Putoria calabrica*  
 120. *Euphorbia nicaeensis*  
 121. *Dianthus sylvestris*  
     subsp. *longicaulis*  
 122. *Bupleurum spinosum*  
 123. *Bupleurum fruticosum*  
 124. *Calluna vulgaris*  
 125. *Stauracanthus boivinii*  
 126. *Erica australis*  
 127. *Ulex borgiae*  
 128. *Lithodora prostrata*  
     subsp. *lusitanica*  
 129. *Genista monspessulana*  
 130. *Erica scoparia*  
 131. *Quercus lusitanica*  
 132. *Halimium alyssoides*  
     subsp. *lasianthum*  
 133. *Satureja salzmanii*  
 134. *Thymelaea villosa*  
 135. *Tuberaria lignosa*  
 136. *Erica umbellata*  
 137. *Genista linifolia*  
 138. *Genista triacanthos*  
 139. *Polygala microphylla*  
 140. *Salix atrocinerea*  
 141. *Genista tridens*  
 142. *Teucrium scorodonia*  
     subsp. *baeticum*  
 143. *Bupleurum foliosum*  
 144. *Genista tridentata*  
 145. *Callicotome villosa*  
 146. *Halimium halimifolium*  
 147. *Quercus suber*  
 148. *Rhododendron ponticum*  
     subsp. *baeticum*  
 149. *Erica erigena*  
 150. *Cistus populifolius*  
     subsp. *major*  
 151. *Frangula alnus*  
     subsp. *baetica*  
 152. *Vitis vinifera*  
 153. *Centaurea sempervirens*  
 154. *Lythrum salicaria*  
 155. *Calamintha sylvatica*  
     subsp. *ascendens*  
 156. *Erica ciliaris*  
 157. *Fraxinus angustifolia*  
 158. *Alnus glutinosa*  
 159. *Hedera helix*  
 160. *Stachys officinalis*  
 161. *Smilax aspera*  
 162. *Pyrus bourgaeana*  
 163. *Quercus canariensis*

164. *Rosa sempervirens*  
165. *Thymelaea hirsuta*  
166. *Retama monosperma*  
167. *Solanum sodomium*  
168. *Armeria macrophylla*  
169. *Halimium commutatum*  
170. *Antirrhinum majus*  
    subsp. *cirrhigerum*  
171. *Malcomia littorea*  
172. *Osyris quadripartita*  
173. *Phagnalon rupestre*  
174. *Globularia alypum*  
175. *Pterocephalus intermedius*  
176. *Crucianella maritima*  
177. *Helichrysum picardii*  
178. *Limonium algarvense*  
179. *Frankenia laevis*  
180. *Crithmum maritimum*  
181. *Ditrichia viscosa*  
182. *Calendula suffruticosa*  
    subsp. *lusitanica*  
183. *Calendula suffruticosa*  
    subsp. *algarbiensis*  
184. *Viola arborescens*  
185. *Juniperus phoenicea*  
    subsp. *turbinata*  
186. *Juniperus oxycedrus*  
    subsp. *macrocarpa*  
187. *Coris monspeliensis*  
188. *Sideritis arborescens*  
    subsp. *perezlarae*