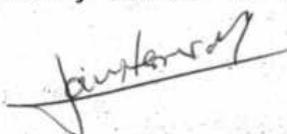


BIOLOGIA REPRODUCTIVA DEL MATORRAL DE DOÑANA

Memoria del trabajo realizado en el Departamento de Botánica de la Facultad de Biología de Sevilla por el Licenciado, D. Javier Herrera Maliani, para optar al título de Doctor en Biología.

Sevilla, Marzo de 1985.


Director: Prof. Dr. Salvador Talavera Lozano.
Catedrático de Botánica. Facultad de Biología.

Codirector y Ponente: Prof. Dr. Benito Valdés Castrillón
Catedrático de Botánica Facultad de Biología.

I N D I C E

	<u>Página.</u>
AGRADECIMIENTOS	
CAPITULO 1. INTRODUCCION.....	1
CAPITULO 2. MATERIAL Y METODOS.....	9
2.1. Biología de las flores y los frutos	9
2.2. Fenología	19
2.3. Insectos.....	20
CAPITULO 3. AREA DE ESTUDIO	25
3.1. Descripción	25
3.2. Clima	33
CAPITULO 4. BIOLOGIA DE LAS FLORES Y LOS FRUTOS NIVEL ESPECIFICO.....	40
CAPITULO 5. BIOLOGIA DE LAS FLORES Y LOS FRUTOS NIVEL GENERAL.....	183
5.1. Diversidad taxonómica.....	183
5.2. Características de las flores...	183
5.3. Características de los frutos....	200
5.4. Porcentajes de fructificación.....	215
5.5. Discusión.....	220
CAPITULO 6. FENOLOGIA	231
6.1. Introducción.....	231
6.2. Variaciones intraespecíficas.....	231
6.3. Floración de las especies.....	239
6.4. Floración y fructificación en la comunidad	256
6.5. Discusión.....	275
CAPITULO 7. LOS INSECTOS	285
7.1. Los órdenes de insectos.....	285
7.1.1. Coleópteros.....	285
7.1.2. Dípteros.....	290
7.1.3. Himenópteros.....	295

	<u>Pagina</u>
7.1.4. Lepidópteros.....	309
7.1.5. Otros grupos.....	311
7.2.- Nivel general.....	314
7.3.- Discusión.....	319
 CAPITULO 8. RELACIONES ENTRE PLANTAS Y VECTORES	 328
8.1.- Primera aproximación: Presencia-ausencia.....	328
8.2.- Segunda aproximación: Frecuencias-de aparición	340
8.2.1. Tasas de visita.....	341
8.2.2. Visitantes más frecuentes.....	345
8.2.3. Efectos de los atributos florales y la fenología sobre las relaciones - planta-vector.....	363
8.3.- Discusión.....	377
 CAPITULO 9. DISCUSIÓN GENERAL	 384
 CAPITULO 10. CONCLUSIONES.....	 394
BIBLIOGRAFIA	397
APENDICES.....	420

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo pudo ser realizado gracias a una - beca por dos años concedida por la C.A.Y.C.I.T., con cargo al proyecto de investigación para la "Flora Melitófila de Andalucía Occidental", dirigido por el Dr. Salvador Talavera. Dicho proyecto sufragó también el combustible necesario para los desplazamientos.

El Departamento de Botánica de la Facultad de - Biología de Sevilla me proporcionó la mayoría del mate- - rial necesario y, sobre todo, un ambiente de actividad y - trabajo en el que desenvolverme. Agradezco a la Estación Biológica de Doñana las facilidades concedidas para trabajar y alojarme en la Reserva.

Salvador Talavera dirigió el trabajo, me apoyó - continuamente de muchas maneras a lo largo de su realiza- - ción y aportó numerosas ideas. También agradezco a Juan- Arroyo, Juan Devesa, Carlos Romero y demás compañeros la ayuda y las innumerables muestras de compañerismo que me dieron. El personal del Centro de Cálculo de la Universidad de Sevilla me ayudó amablemente en muchas ocasiones.

Colaboraron en la identificación de los insectos: S.F. Gayubo y M.A. Marcos, Departamento de Zoología, Facultad de Biología, Salamanca; E. Asensio, Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias, Valladolid; C. Bach,-

Departamento de Zoología, Facultad de Biología, Córdoba;
X. Espadaler, Departamento de Zoología, Universidad Autónoma, Barcelona; C.M. Herrera y J.A. Amat, Estación Biológica de Doñana, Sevilla; A. Vives Moreno y J.L. Yela, - Instituto Español de Entomología, Madrid; M. Baez y J. - Bowden, Departamento de Zoología, Universidad de La Laguna, Tenerife.

Agradezco a Carlos Herrera, Pedro Jordano y Ramón Soriguer las críticas, sugerencias, y el intercambio de ideas, que han beneficiado enormemente el trabajo. - La ayuda de Ramón en todo lo referente a manejo del ordenador ha sido totalmente insustituible.

Rosario Maliani realizó desinteresadamente, y con su característico estilo, el pesado trabajo de mecanografiar el texto.

Muchos amigos que casi nunca hablan sobre cosas serias (como José Antonio, Juani, Mateo, Pablo, Oscar y - un largo etcétera) me ayudaron a mantenerme en un estado de ánimo propicio para finalizar el trabajo, por lo que - quiero expresarles mi agradecimiento. También, muy especialmente, a Inma, Manolo (y su personalidad en la sombra), Dori, Carlos, Ramón, Miriam, Inés, Juan, Miguel y - Pedro, por darme un continuo apoyo moral durante este - tiempo y por ayudarme en muchos aspectos, de los que la - realización de la tesis sólo fué uno más.

Gracias finalmente a todos los amigos que en alguna ocasión me han dicho "ya llegará el verano", y a mis padres.

CAPITULO 1. INTRODUCCION

Uno de los factores que ha jugado un papel decisivo en la evolución de los seres vivos ha sido la reproducción sexual. La recombinación genética que genera este proceso ha promovido la existencia de variabilidad genotípica en la progenie de los individuos y en las poblaciones, y la selección natural ha podido actuar favoreciendo o eliminando a ciertos organismos e impulsando la evolución (STEBBINS 1957, SCHEMSKE 1983 y WALLER 1984). En las plantas superiores el ciclo sexual comprende una fase dominante esporofítica, que tras el proceso meiótico da lugar a una fase gametofítica muy breve. La fusión sexual de los gametos origina un embrión diploide que vuelve a regenerar el individuo esporofítico. No obstante, la reproducción sexual puede ser sustituida total o parcialmente por otra forma de reproducción en la que no interviene la meiosis ni la fusión de gametos. Esta forma de reproducir nuevas plantas genotípicamente idénticas al parental recibe el nombre de apomixis, término que abarca la multiplicación vegetativa (formación de nuevos individuos a partir de unidades esporofíticas) y la agamosperma (a partir de unidades seminales asexuadas).

Entre reproducción apomictica y reproducción sexual en sentido estricto (alogamia, fusión de gametos procedentes de individuos diferentes) hay procesos reproductivos intermedios, como la autogamia y la geitonogamia, en los que se produce la fusión de gametos mascu-

linos y femeninos del mismo individuo. La variabilidad genotípica que originan en las descendencia es menor -- que en la alogamia pero poseen ventajas alternativas inmediatas, como la alta capacidad colonizadora que confieren a un individuo (BAKER 1974). La autogamia, la geitonogamia, y los mecanismos no sexuales de reproducción son muy frecuentes en las plantas superiores -- (FRYXELL 1957) pero parece ser que se trata de fenómenos derivados, que han evolucionado a partir de una condición ancestral sexual (STEBBINS 1957).

En angiospermas y gimnospermas se emplea el término polinización para describir el proceso por el cual los granos de polen (gametofitos masculinos) son transportados hasta el estigma (en las angiospermas) o el primordio seminal (gimnospermas) de otra flor. El agente que ha transportado el polen recibe el nombre de vector de polinización. En las gimnospermas el viento ha sido el vector de polinización originario, mientras que en las angiospermas lo fueron desde un principio -- los insectos. La utilización del viento como vector en las angiospermas es un fenómeno secundario que ha surgido independientemente en diversas líneas evolutivas, casi siempre relacionado con la colonización de las áreas templadas del mundo, fuera de las zonas tropicales -- (CREPET 1983).

La evolución de las angiospermas y la apari-

ción de tipos florales zoófilos especializados en ese gran grupo de plantas ha estado en íntima relación con la evolución de diversos grupos de insectos, como Himenópteros, Dípteros y Lepidópteros (TEMPLADO 1977, PROCTOR 1978). Podemos afirmar que las relaciones de polinización han sido y son de importancia clave en la evolución conjunta de animales y vegetales.

Aunque los conceptos de sexualidad y reproducción sexual en las plantas sean hoy día familiares para nosotros la realidad es que el desarrollo de estas ideas ha sido muy lento, y en cierta forma se las puede considerar recientes. La fertilización artificial de las palmeras datileras femeninas empleando inflorescencias de palmeras masculinas es relatado por Teofrasto (siglo III antes de Cristo) y probablemente el conocimiento de este fenómeno y otros, como la "caprificación" de las higueras, sea incluso anterior, pero eso no quiere decir que la reproducción sexual de las plantas fuera equiparada ya en esa época a la de los animales (PROCTOR & YEO 1973). En el siglo XVIII todavía era discutida o incluso negada la reproducción sexual de las plantas por Tournefort, quien afirmaba que el polen estaba constituido por sustancias de desecho excretadas por los estambres, y esto a pesar de que anteriormente otros botánicos, como Camerarius, habían probado experimentalmente la necesidad de la polinización para la producción de frutos en ciertas especies (GRANT 1949, PROCTOR & YEO 1973). El sistema sexual de Linneo fue ex

puesto en 1735, pero sólo sugería que el androceo y el gineceo de las flores eran muy constantes dentro de cada taxón y por tanto útiles para clasificar las plantas, -- sin incidir en la función a la que servían esas y las de más estructuras florales (BAKER 1983).

Durante los siglos XVIII y XIX hubo botánicos-- como A. Dobbs, K. Sprengel, H. Müller y J. Kolreuter que hicieron múltiples observaciones sobre la historia natural de la polinización en numerosas especies de plantas, pero el mayor interés en estos temas se despertó después de que Darwin expusiera sus ideas sobre la evolución. -- Para apoyar esas ideas DARWIN (1876) describió algunos -- de los efectos de la polinización cruzada en las plantas, como son el mayor vigor y superior fertilidad de la pro- genie. Los numerosos mecanismos que favorecen la polini- zación cruzada o incluso la hacen imprescindible, como -- por ejemplo la dicogamia, heterostilia o dioecia, lleva- ron a Darwin a afirmar que la fecundación cruzada era -- una necesidad insoslayable. Tras Darwin la tendencia -- fué a buscar un significado adaptativo a cada una de las estructuras florales, y presentar síndromes de poliniza- ción como los que exponen van der PIJL (1961) y FAEGRI & van der PIJL (1979). Para introducciones históricas más detalladas sobre el tema véanse GRANT (1949), PROCTOR & YEO (1973) y BAKER (1983).

Aunque los conocimientos sobre biología de la polinización se remontan a épocas bastantes anteriores--

a nuestro siglo, la mayoría de los temas en este campo han comenzado a desarrollarse a partir de los años sesenta. Estos temas clave son, entre otros, la composición química del néctar (PERCIVAL 1961, BAKER & BAKER - 1975), el aspecto energético de las relaciones planta--polinizador (HEINRICH & RAVEN 1972, HEINRICH 1981), los patrones de vuelo de los polinizadores (JANZEN 1971b,-- WADDINGTON & HOLDEN 1979, WADDINGTON 1981) y el flujo de polen que originan (LEVIN & KERSTER 1969, 1974, -- SCHAAL 1980, ZIMMERMAN 1982 a y b, SCHMITT 1983, LEVIN-1984). Gran parte del interés en los sistemas de polinización se ha originado por la necesidad de incrementar el rendimiento económico de plantas cultivadas como alfalfa, girasol y cebolla (ERICKSON 1983, ESTES 1983,-- BATRA 1984). La obtención de líneas híbridas y el aumento de la producción de frutos y semillas ha estimulado en época muy reciente el estudio de la biología reproductiva de las plantas, así como el aprovechamiento melífero lo ha hecho con respecto a la producción de néctar en las flores (SOUTHWICK 1980). También el estudio de los mecanismos de autoincompatibilidad, dioecia, heterostilia y autogamia tienen una vertiente de interés-aplicado aparte del puramente científico (NETTANCOURT - 1977).

Muchos conocimientos que poseemos actualmente sobre la biología reproductiva de las plantas proceden de estudios realizados en zonas subtropicales o tropicales. Estos estudios han revelado fenómenos poco co

nocidos para los investigadores de zonas templadas, como por ejemplo los sistemas de polinización que emplean murciélagos (HEITHAUS 1982), aves (STILES 1981) o marsupiales (STEINER 1981, TURNER 1984) como vectores de polen. Algunos sistemas de polinización en esas áreas -- son enormemente especializados, como aquéllos en los -- que intervienen mariposas del género Heliconius y diversas especies de Anguria (Cucurbitaceae) (GILBERT 1975), orquideas que son polinizadas por abejas recolectoras -- de sustancias aromáticas (DRESSLER 1968), especies de -- Ficus (Moraceae) y avispas (Agaonidae), o especies de -- Yucca (Liliaceae) polinizadas por polillas del género -- Tegeticula (PROCTOR & YEO 1973). El investigador de zonas templadas puede verse tentado a pensar que todos -- los sistemas reproductivos de plantas tropicales son -- igualmente elaborados, cuando la realidad es muy distinta (KEVAN & BAKER 1983). Aunque quizás los resultados -- no sean tan especulares como en el trópico, también fuera de allí es necesario realizar estudios de esta índole. Prueba de esto es que algunos de los principios generales que rigen la biología reproductiva de las plantas han sido dilucidados precisamente en zonas templadas (por ejemplo, HEINRICH 1976 a, WASER & REAL 1979, BERTIN 1982, LLOYD & YATES 1982).

El estudio de comunidades completas de plantas es un aspecto que se considera relativamente reciente en el campo de la biología de la polinización, pero hay al-

gunos antecedentes en el siglo pasado. Por ejemplo, H. Müller llevaba a cabo en el siglo XIX la comparación de los colores florales dominantes en diferentes formaciones vegetales (BAKER 1983); OSTLER & HARPER (1978) han llevado a cabo estudios similares en nuestro siglo. Es innegable, sin embargo, que casi todos los trabajos en este tema han aparecido durante las dos últimas décadas y que, además, escasean relativamente con respecto a los trabajos que se ocupan de otros temas en biología de la polinización. En áreas tropicales la tarea adquiere proporciones descomunales debido al gran número de especies que componen normalmente una comunidad (ver sin embargo FRANKIE et al 1974, 1983, HEITHAUS 1974, OPLER et al 1980). En comunidades mediterráneas de Norteamérica, MOLDENKE (1975) ha estudiado algunos aspectos de la polinización mientras que diversos autores han tratado el tema en zonas templadas (por ejemplo MOSQUIN 1971, KEVAN 1972, BAUER 1983). La biología floral de algunas especies concretas ha sido estudiada en Israel (DAFNI & IVRI 1981, DAFNI et al 1981) pero en la parte mediterránea de Europa el único antecedente conocido por nosotros es el trabajo de HERRERA (1982) sobre biología floral en Andalucía Occidental, que debido a su enfoque regional da una visión somera del tema y suplan e sólo una primera aproximación.

Aparte de los estudios sobre dispersión de semillas hechos por C.M. HERRERA (por ejemplo 1981, 1984 a) y JORDANO (1982, 1984) la información disponi-

ble sobre fenómenos relacionados con la reproducción en la flora de nuestro país es todavía escasa. El objetivo del presente trabajo es contribuir al conocimiento de estos fenómenos con el estudio de la biología reproductiva en una comunidad de plantas leñosas: el matorral de la Reserva Biológica de Doñana. Los temas básicos han sido tres: 1) la biología de flores y frutos, que incluye aspectos descriptivos e interpretación de procesos que tienen lugar en esas unidades reproductivas; 2) el seguimiento de las fenologías (situación en el tiempo y duración) de floración y fructificación; y 3) la determinación de las relaciones de polinización existentes, incluyendo la identificación de los agentes o vectores de polinización.

Para extraer los patrones reproductivos generales en nuestra comunidad de plantas lógicamente ha sido necesario estudiar las especies por separado en primer lugar, y después hacer una labor de ensamblaje. -- Nuestro objetivo no ha sido profundizar en ninguna de las especies en particular, sino ofrecer una visión global que sea de utilidad general en esta y otras comunidades mediterráneas de plantas. Pensamos que el presente estudio adquiere un valor adicional al haberse realizado en una zona de tan gran importancia botánica y en general biológica como es la Reserva Biológica de Doñana.

CAPITULO 2. MATERIAL Y METODOS

La zona estudiada se visitó semanalmente desde diciembre de 1982 hasta marzo de 1984, generalmente permaneciendo dos días consecutivos en el lugar. Antes y después de este periodo se realizaron visitas de forma irregular, que finalizaron en julio de 1984. En total empleamos 108 días en el área estudiada y realizamos 66 visitas a la Reserva.

Hemos dividido los procedimientos empleados en tres apartados que, respectivamente, se refieren a biología de flores y frutos, fenología, y observaciones de visitantes florales. Aunque quizás sea innecesario decirlo, esta división es más que nada conceptual, ya que todos los aspectos expuestos hubieron de ser llevados a cabo simultáneamente.

Para el tratamiento de datos se empleó el ordenador VAX - 11/780 del Centro de Cálculo de la Universidad de Sevilla, así como diversos programas del paquete estadístico BMDP (DIXON 1981) y procedimientos descritos en SOKAL & ROHLF (1981).

2.1.- Biología de flores y frutos.

Tomamos notas sobre como se producía el proceso de antesis y dibujamos flores frescas de todas las especies tras observarlas bajo una lupa binocular (x 20). También se midieron de 10 a 20 flores frescas (longitud y diámetros mayor y menor), y se pesaron muestras de 20 a 500 flores secas de cada especie

(flor completa menos el pedicelo). En las especies dioicas las dimensiones y el peso seco de las flores se determinaron para cada sexo separadamente. En su caso se contó el número de flores por inflorescencia en muestras de 10 a 300 inflorescencias.

Se recolectaron botones florales de todas las especies (pertenecientes a varios individuos) y se fijaron en alcohol de 70% para obtener estimas del número de granos de polen y de primordios seminales por flor. Cuando el número de granos por antera era aproximadamente menor de mil se contaron todos los granos de una antera tras aplastarla y extenderla convenientemente sobre un portaobjetos, observando al microscopio (x40 ó x100) y registrando el número de granos con ayuda de un contador manual. El número de granos se multiplicó por el número de anteras de la flor para obtener así una estima de la cantidad total de polen. Cuando el número de granos por antera era demasiado grande para emplear este método la estima se obtuvo a partir de recuentos realizados en muestras de volumen conocido, extraídas de un macerado de anteras de volumen también conocido. Para ello se tomaban generalmente de 2 a 4 anteras y, tras comprobar que estaban cerradas y no habían liberado todavía el polen, se maceraban en 1 ó 2 ml. de agua a la que se habían añadido unas gotas de detergente y de safranina. La suspensión de polen así obtenida era agitada-

concienzudamente y a continuación se extraían 5 micro litros (uL) que se depositaban en un portaobjetos. - El número de granos presentes se contaba al microscopio (x40 ó x100), sin emplear cubreobjetos. Para cada flor se realizaban diez extracciones de la suspensión y otros tantos recuentos; la media de los diez recuentos se multiplicaba por el factor de dilución de la suspensión y se obtenía una estima del total de granos en ella. El número de anteras que se maceraban variaba según las especies, y se ajustaba después de algunos tanteos de manera que el número de granos a contar en los 5 uL no fuera demasiado grande ni demasiado pequeño (entre 20 y 50 granos generalmente).- El método descrito corresponde, con pequeñas variantes, al empleado por la mayoría de los autores (por ejemplo, CRUDEN 1977).

En las mismas flores usadas para contar el polen se separaba el ovario y se diseccionaba bajo la lupa para contar el número de primordios seminales. - El recuento de granos de polen y de primordios seminales se hizo en 8 a 20 flores (generalmente 12) de cada especie. Una de las razones que nos ha llevado a determinar la cantidad de polen y de primordios seminales en las flores es obtener el cociente entre ambas cantidades, que según CRUDEN (1977) está relacionado con el sistema reproductivo (ver Tabla 2.1). La idea de dicho autor es que la razón "P/0" (polen/pri-

Tabla 2.1.- Relación entre sistema reproductivo y razón P/O (el número de granos de polen dividido por el número de primordios seminales por flor). Según CRUDEN (1977). e.s., - - error estándar.

Sistema reproductivo	P/O	
	X	e.s.
Cleistógamas	4.7	± 0.7
Autógamas obligadas	27.7	± 3.1
Autógamas facultativas	168.5	± 22.1
Alógamas facultativas	796.6	± 87.7
Alógamas	5859.2	± 936.5

mordios seminales) es máxima en las especies que mantienen un sistema dominado por la alogamia: el número de granos producidos por cada flor debe ser grande para compensar las pérdidas que se producen durante el transporte de una flor a otra por los vectores. -- Contrastando con esas especies están las que mantienen un sistema alejado de la alogamia (cleistógamas, autó gamas), que poseerían cocientes pequeños: al producirse el transporte dentro de la propia flor y sin recurrir a vector alguno, la eficacia sería máxima. Hemos querido contrastar el sistema reproductivo que cabría esperar en base a P/O con el observado realmente, para ver hasta qué punto dicho parámetro posee o no un valor predictivo. En la literatura anglosajona "ovules" significa primordios seminales y, aunque en nuestro caso sería más correcto emplear "P/PS" para designar al cociente, hemos preferido no alterar la notación más generalizada y ya ampliamente establecida, P/O . En los capítulos que tratan sobre la biología reproductiva de las especies (4 y 5) se hará referencia implícita a la información contenida en la Tabla 2.1.

Cuando se detectó presencia de néctar en las flores, se llevó a cabo la cuantificación del mismo si la cantidad lo permitía: (véase BOLTEN et al 1979, HERRERA 1982, CRUDEN & HERMANN 1983). Para ello se cubrían ramas de diversos individuos con bol

sas de tela de nylon que impedirian el acceso de los insectos, y transcurridas 24 horas se extraía el néctar acumulado en las flores con micropipetas de 5 uL de capacidad. El volumen segregado en 24 horas por la flor era calculado a partir de la longitud de la columna de líquido dentro de la micropipeta. La concentración del néctar, en porcentaje peso-peso, de sólidos disueltos (principalmente azúcares, BAKER&BAKER 1983) se determinó con dos refractómetros manuales de azúcares marca ATAGO (0-32% y 28-60%) compensados a la temperatura ambiente.

Generalmente las concentraciones de los néctares en el campo son muy altas (con frecuencia más del 60%) y la viscosidad es tan grande que, aunque es posible hacerlo entrar en la micropipeta, resulta difícil hacerlo salir. Esto es particularmente cierto cuando la temperatura es alta y hay gran evaporación (CORBET & al 1979 a). En esos casos se añadían 5 uL de agua destilada al néctar para diluirlo y se medía la concentración de la disolución resultante. Posteriormente se calculaba la concentración real y el contenido en azúcar.

Cuando en una especie hay secreción de néctar la cantidad de azúcar que se segrega está en función del tamaño (como peso) de la flor (HERRERA 1982, OPLER 1983). En algunas de nuestras especies las flo

res son muy pequeñas; y aunque hemos detectado la presencia de néctar la cuantificación del mismo no pudo realizarse. En general esto sucedió cuando la cantidad producida por cada flor era inferior a 0.1 uL. (cf. Capítulo 4).

En Rosmarinus officinalis se determinó el patrón de secreción de nectar. Para hacerlo se marcaron en el cáliz con pintura (Enamel) unas 200 flores a punto de abrir pertenecientes a varias plantas, que luego fueron embolsadas. Periódicamente se cuantificó así la producción en el intervalo transcurrido desde la anterior extracción. De esta manera fué posible determinar en qué momentos tenía lugar con mayor intensidad la secreción de néctar, y cómo variaban sus características (volumen y concentración) a lo largo del día.

Para determinar el patrón de apertura de las flores y/o la duración de las mismas se marcaban con pinturas de varios colores botones florales en diversas plantas. Posteriormente se contabilizaba la proporción de flores marcadas que iban apareciendo a lo largo del día. En algunos casos (Rosmarinus, Stauracanthus, Hali mium) las flores fueron identificadas individualmente con marcas numeradas. Estas marcas se fabricaron con cuadrados de plástico (10 x 10 mm.) que se unían a las flores mediante un pequeño alambre de cobre.

Para determinar la intensidad relativa de la-

fructificación (% de frutos madurados) contabilizamos el número de frutos que se originaban a partir de un número conocido de flores expuestas a las condiciones normales de polinización. Básicamente el procedimiento -- consistía en marcar ramas pertenecientes a diversos individuos de cada especie (normalmente 5; mínimo 4 y máximo 10). En dichas ramas se dejaba transcurrir la -- fructificación normalmente, y al final se contaban los -- frutos maduros y las flores que habían estado expuestas a la polinización. Se emplearon múltiples variantes de este método básico, ya que con gran frecuencia cada especie exigía un tratamiento diferente. En ciertos casos las flores estaban incluidas en inflorescencias más o menos densas (por ejemplo, Armeria velutina, Lavandula stoechas, Helichrysum picardii, Lonicera periclymenum), no habiendo entonces problemas para conocer el número inicial de botones florales en una rama, sobre la que luego hacíamos un recuento de los frutos. En -- otras ocasiones fué imprescindible marcar flores individualmente y ver qué proporción de ellas originaba frutos (p.e. Halimium commutatum, Stauracanthus genistoides, Rosmarinus officinalis, Ulex minor). En la práctica casi cada especie obligaba a adecuar el método por -- circunstancias particulares, como abscisión o no de flores pasadas, mayor o menor rapidez de desarrollo de los frutos o de dispersión de semillas, etc.

Para ver el efecto que tenía sobre la fructi-

ficación en las diversas especies el suprimir los vectores de polinización se embolsaron ramas con tela de nylon blanca, en los mismos individuos empleados para determinar la fructificación en polinización libre. -- El porcentaje de frutos producidos a partir de las flores contenidas en las bolsas se comparó con el porcentaje de fructificación en polinización libre, y la diferencia entre ambos porcentajes se empleó como indicador de la dependencia de los vectores para fructificar. En las especies dioicas no se realizó este experimento.

En las especies en que podía presumirse -- transporte de polen por el viento empleamos bolsas de papel translúcido para cubrir las flores exclusivamente (Erica scoparia) o además de las bolsas de tela -- (Calluna vulgaris y Phillyrea angustifolia). La diferencia de los porcentajes de fructificación en las ramas cubiertas con bolas de tela y en las ramas cubiertas con bolsas de papel se empleó como prueba de la -- efectividad de transporte por el viento. La estima de efectividad es conservativa, ya que sin duda el tejido filtra o frena gran cantidad de polen.

Para determinar qué efecto tenía la procedencia del polen sobre la fructificación se realizaron polinizaciones manuales en algunas especies (Cistus spp). Las flores que recibían el polen eran marcadas en el -- pedúnculo con pintura y posteriormente se contaba el -- número de frutos maduros y de semillas producidas.

Muestras de 12 a 100 frutos maduros de las diferentes especies fueron secadas totalmente y se anotó el número de semillas contenido en cada fruto. Se registró el peso seco de la masa de semillas contenidas en la muestra, y el peso seco de las demás estructuras (según los casos, cápsula, pulpa, etc.).

Se tomaron notas sobre cómo se producía la dispersión de semillas, y sobre la frecuencia de predación de frutos. Cuando fué posible se identificaron los agentes responsables de la predación.

Aproximadamente un mes antes de comenzar la floración se abonaron con 250 g. de tono comercial granulado (NPK) 8 plantas de Lavandula stoechas y 8 de Cistus libanotis. La producción de semillas en esos individuos se comparó con la producción en individuos no abonados empleados como controles.

Previamente a la floración se transplantaron 5 individuos de Lavandula stoechas al Jardín Experimental de la Facultad de Biología de Sevilla. Cuando florecieron se los utilizó para determinar el patrón de apertura de flores y la secreción de néctar. Los demás datos, que se dan referentes a ésta y las demás especies proceden de individuos silvestres.

2.2.- Fenología.

Para conocer la fenología de floración de las diferentes especies se marcaron y numeraron antes de -- florecer entre 4 y 14 (normalmente 10) individuos o partes de individuos con tiras de cinta plástica. Se midieron la altura y los diámetros mayor y menor de estas plantas, para después calcular su área. Sistemáticamente fueron elegidos individuos de tamaños variados y apariencia saludable, que estuvieron alejados entre sí como mínimo 3 metros. Las plantas jóvenes o que vivían en condiciones atípicas o extremas nunca fueron utilizadas para estudiar su fenología.

En total se marcaron 300 plantas o partes de plantas, de las que 258 (86%) produjeron al menos una flor. En Pistacia lentiscus la floración se siguió en inflorescencias masculina y femenina marcadas en lugar de en individuos, y también en Chamaerops humilis

En los individuos o partes de individuos marcados se contaba semanalmente el número de flores -- abiertas utilizando un contador manual, excepto en Chamaerops humilis, Corema album y Pistacia lentiscus. En estas especies se anotaba simplemente si había estigmas receptivos o liberación de polen.

Para seguir la fenología de fructificación -- se registraba la presencia o ausencia de frutos verdes

y maduros a nivel de la población, incluyendo individuos marcados o no.

2.3.- Insectos.

En las especies entomófilas (excepto Rhamnus lycioides) y en Phillyrea angustifolia se realizaron censos de visitantes florales. Estos censos tenían cinco minutos de duración, se efectuaron bajo muy diversas condiciones atmosféricas, y durante ellos se anotaban la identidad, número y conducta de los insectos observados en las flores. En Lonicera periclymenum la escasez de visitantes obligó a ampliar la duración de los censos, que osciló entre 15 minutos y 2 horas.

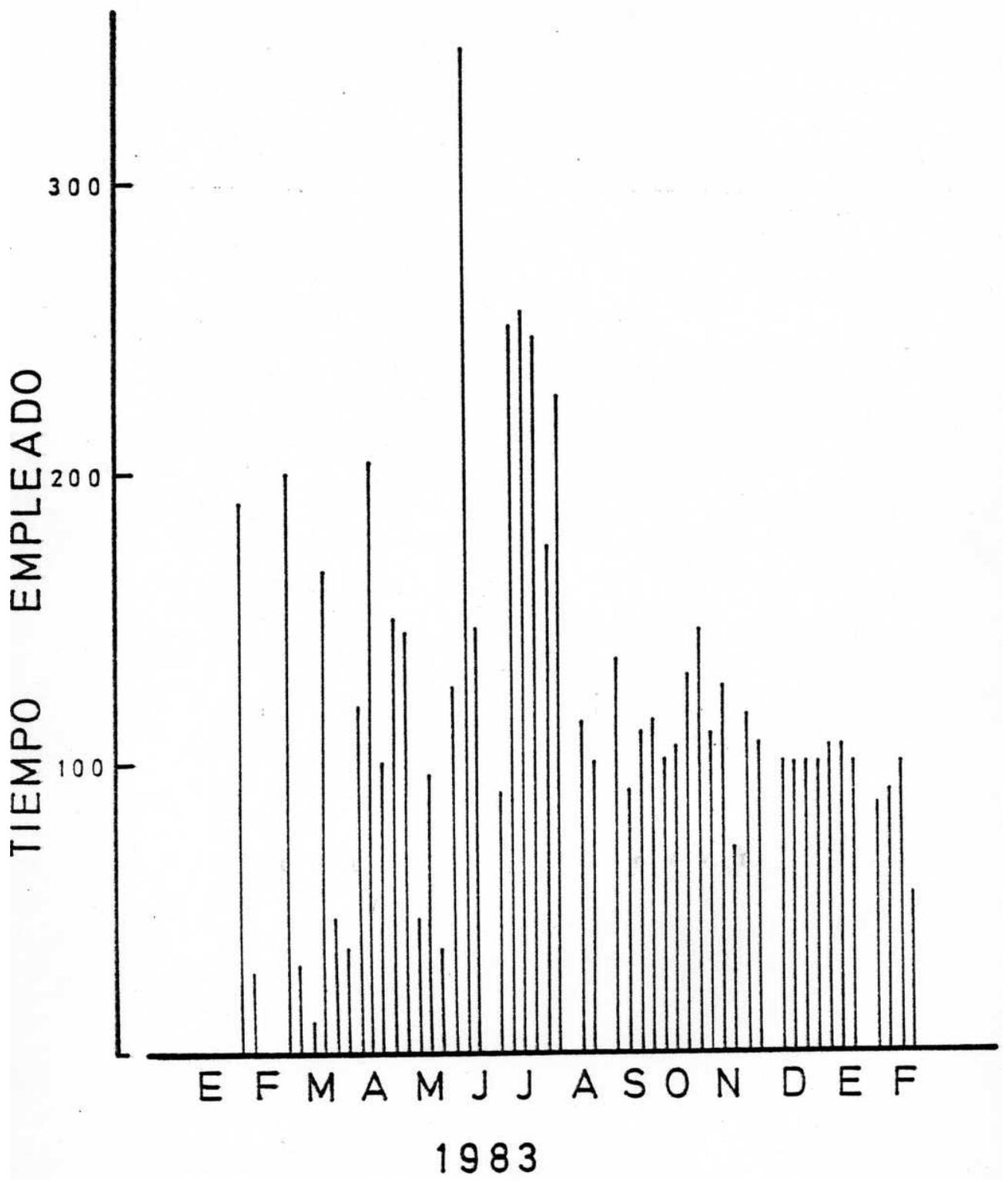
Normalmente para realizar un censo se observaba una superficie de alrededor de un metro cuadrado, que contuviera flores de la especie de que se tratara. Los insectos observados fuera de esa superficie no se contabilizaban, y nunca se censaron dos especies de plantas al mismo tiempo aunque sus flores estuvieran muy próximas. Cuando la altura de las plantas lo exigía los censos se realizaron desde una escalera plegable, y cuando se hicieron durante la noche (Lonicera periclymenum y Daphne gnidium) se empleó una linterna frontal con luz roja.

El tiempo total de observación empleado en cada especie estuvo en función de la longitud de la -

floración de dicha especie, y del número de otras especies en flor que fuera necesario censar. A lo largo de los meses de estudio se procuró mantener lo más constante posible el esfuerzo semanal de observación, independientemente de que hubiera muchas o pocas especies en flor. Los primeros censos se realizaron en enero de 1983 y los últimos en febrero de 1984, y totalizaron más de 100 horas de observación repartidas a lo largo de 57 semanas. En la Figura 2.1 se muestra cómo se distribuyen en el periodo de estudio los tiempos empleados semanalmente en observar visitantes florales. Sólo en siete semanas no se hicieron censos, siendo el tiempo promedio 108 ± 9 minutos/semana. ($n = 57$).

También para registrar el número y tipo de insectos que visitaban las flores (especialmente de las especies de plantas que abundaban más en la zona) se realizó semanalmente desde febrero a julio de 1983 un recorrido por un trayecto fijo. Este recorrido se hacía tres veces en un día, a las 9, 13 y 17 horas (hora solar) y tenía 200 m. de longitud. En él se anotaban los insectos en las flores en una franja fija de terreno de 1 m. de anchura a cada lado del trayecto. Estos recorridos se emplearon para complementar las observaciones en los censos a tiempo fijo, y para obtener información suplementaria sobre la variación estacional del conjunto de visitantes florales en las especies con mayor abundancia relativa del matorral.

FIGURA 2.1.- Distribución a lo largo del período de -
estudio de los tiempos empleados cada se-
mana en observar visitantes florales. -
Tiempo en minutos.



El orden y la familia a la que pertenecían los insectos se determinaron consultando obras generales sobre el tema (CHINERY 1977, HIGGINS & RILEY 1980, PEREZ-IÑIGO 1981, HARDE & SEVERA 1984). Un número mínimo de ejemplares, los indispensables para obtener determinaciones de los géneros y las especies, se recolectó y envió a diversos especialistas: S.F. Gayubo (Himenópteros aculeados no Apoidea); E. Asensio (Apoidea); M.A. Marcos (Syrphidae); C. Bach (Coleópteros); X. Espadaler (Formicidae); C.M. Herrera y J.A. Amat (Lepidópteros diurnos); A. Vives Moreno y J.L. Yela (Lepidópteros nocturnos); M. Báez y J. Bowden (Bombyliidae).

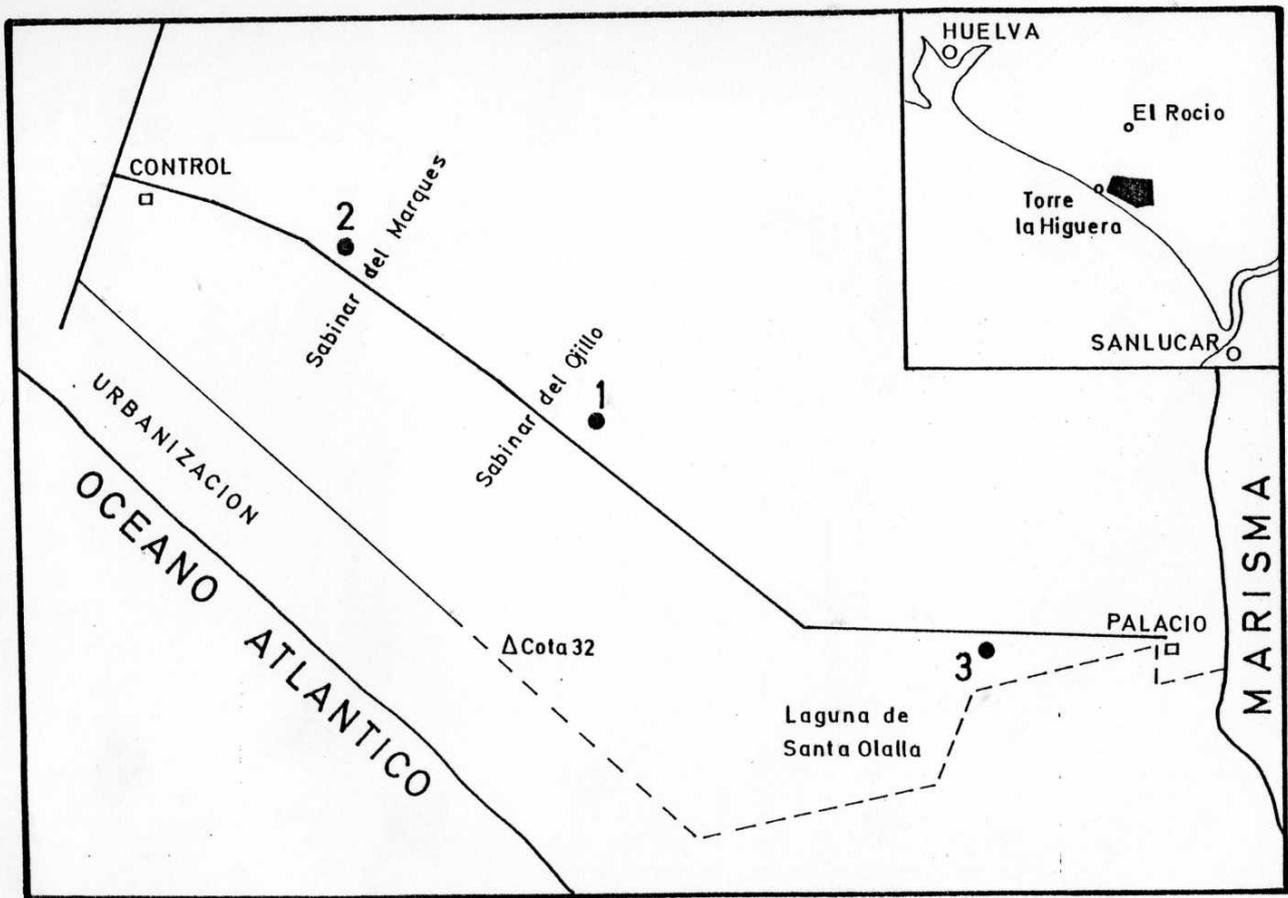
CAPITULO 3 · AREA DE ESTUDIO.

3.1.- Descripción

El estudio se realizó en la Reserva Biológica de Doñana (37° 1' N-6° 33' W; Mapa Militar de España, - Hoja 3-11), fundamentalmente en una parcela situada cerca de la Laguna del Ojillo (Acebuche de Matalascañas).- Para estudiar algunas especies que no se encontraban -- presentes en ese Lugar se establecieron dos parcelas -- más, también en la Reserva; una en el Rancho de Maria - Manuela, cerca del Palacio de Doñana, y otra aproxima - damente a 1 km. de distancia del control de entrada a - la Reserva, cerca del Sabinar del Marqués. La situación de las tres parcelas se muestra en la Figura 3.1. (véa - se también ALLIER et al 1974).

De las dos grandes unidades fisonómicas que - incluye el Parque Nacional de Doñana, la marisma y el - monte, nuestro estudio se centra en la segunda (véanse - ALLIER et al 1974 y AGUILAR-AMAT et al 1979). En la ma - yor parte de dicha zona la vegetación la constituyen -- distintos tipos de matorral mediterráneo. El relieve - es en general poco marcado, y el sustrato está consti - tuido casi exclusivamente por arenas eólicas (GONZALEZ -BERNALDEZ 1977). A pesar de la homogeneidad del sus-- traro y del relieve poco acentuado, la vegetación que - cubre el área es bastante heterogénea. Uno de los fac - tores que condicionan cambios notables en el tipo de ma - torral se debe precisamente a diferencias de topografía - pequeñas diferencias en altura bastan para causar gran

FIGURA 3.1.- Situación de las parcelas de estudio en-
la Reserva Biológica de Doñana. 1, zona
principal de estudio, Laguna del Ojillo;
2, zona situada cerca del Sabinar del --
Marqués; 3, Rancho de Maria Manuela.



des diferencias en la vegetación, debido a las fluctuaciones en altura de la capa freática subterránea (RAMIREZ-DIAZ et al 1977). En las zonas deprimidas es posible encontrar vegetación de tipo brezal ("monte negro"), -- mientras que en las zonas altas se encuentran comunmente sabinares y jaguarzal ("monte blanco").

En el matorral de monte negro se encuentran -- especies higrófilas que viven bajo condiciones periódicas de encharcamiento, y en el matorral de monte blanco especies capaces de resistir las condiciones xéricas -- del verano, período durante el cual la capa freática -- desciende apreciablemente respecto a los meses de invierno (RAMIREZ-DIAZ et al 1977). Esos dos tipos básicos de matorral adquieren numerosas variaciones según -- condiciones particulares (véase RIVAS-MARTINEZ et al -- 1980 para una descripción fitosociológica de toda la vegetación de Doñana, y ALLIER et al 1974 para la del matorral en la Reserva).

En la parcela de la Laguna del Ojillo fué donde se llevó a cabo la mayor parte del estudio, y se eligió por contener gran número de especies de matorral en una superficie relativamente pequeña. La gran diversidad en cuanto a número de especies leñosas en el lugar se debe a que en una corta distancia se pasa de una zona relativamente alta (sabinar) a una deprimida (laguna). En la zona hay una extensión amplia de matorral --

dominado por Erica scoparia, con Cistus salvifolius y Ulex minor al nivel de la laguna. Bordeando parcialmente a ésta existe un cordón o seto de vegetación en el que se encuentran Rubus ulmifolius, Myrtus communis, Asparagus aphyllus, Pistacia lentiscus, Smilax aspera y Olea europaea, entre otras. Al subir hacia el sabinar y alejarse de la laguna, la vegetación cambia radicalmente, pasando a ser el típico monte blanco con Halimium halimifolium, Halimium commutatum, Rosmarinus officinalis, etc. Paralelo a la zona de transición entre brezal y jaguarzal hay un carril y una franja de cortafuegos de anchura variable. La laguna está ocupada por pastizal, y sólo una pequeña parte de ella se encharcó (durante pocos días) en el tiempo que duró el estudio.

La abundancia relativa de las especies leñosas en esta parcela se muestra en la Tabla 3.1. La cobertura se estimó en 14 transectos lineales de 30 metros cada uno, de los que el primero se realizó en el sabinar y perpendicularmente a la línea de máxima pendiente; los restantes eran paralelos al primero y cada vez más alejados del sabinar, de forma que el primero se encontraba al nivel de la laguna. La frecuencia (presencia-ausencia) de las especies leñosas se contabilizó en 100 unidades circulares de muestreo de 50 centímetros de radio, realizadas en 5 tandas paralelas de 20, que se distribuían según el mismo patrón

Tabla 3.1.- Abundancia de las especies leñosas en el -
 área principal de estudio, (Laguna del Oji
 llo).

Espece	Cobertura (%)	Frecuencia (%)
<i>Halimium halimifolium</i>	22	68
<i>Halimium commutatum</i>	16	65
<i>Olea europaea</i>	12	9
<i>Rosmarinus officinalis</i>	10	46
<i>Erica scoparia</i>	8	8
<i>Cistus salvifolius</i>	7	18
<i>Pistacia lentiscus</i>	4	7
<i>Lavandula stoechas</i>	3	63
<i>Rubus ulmifolius</i>	3	12
<i>Chamaerops humilis</i>	2	3
<i>Juniperus phoenicea</i>	2	5
<i>Ulex minor</i>	2	6
<i>Cistus libanotis</i>	1	14
<i>Thymus tomentosus</i>	1	11
<i>Daphne gnidium</i>	1	5
<i>Myrtus communis</i>	1	5
<i>Phillyrea angustifolia</i>	2	3
<i>Smilax aspera</i>	1	8
<i>Ulex parviflorus</i>	1	8
<i>Helichrysum picardii</i>	0.4	5
<i>Stauracanthus genistoides</i>	0.2	5
<i>Armeria velutina</i>		3
<i>Osyris alba</i>		3
<i>Asparagus aphyllus</i>		8
<i>Quercus coccifera</i>		2
<i>Cistus psilosepalus</i>		1

con que se hicieron los transectos. Algunas de las especies estudiadas (Rhamnus lycioides, Calluna vulgaris y Erica ciliaris) no se señalan en la Tabla 3.1 debido a que cubren áreas pequeñas y localizadas en la zona, - no siendo por ello recogidas en los transectos.

Además de las especies leñosas hay numerosas especies herbáceas en la zona, como por ejemplo:

Aetheorrhiza bulbosa (L.) Cass.
 Anagallis arvensis L.
 Andryala arenaria (DC) Boiss. et Router
 Anthoxanthum ovatum Lag.
 Brassica barrelieri (L.) Janka
 Briza maxima L.
 Bromus rigidus Roth
 Carduus meoanthus Hoffmanns et Link
 Centranthus calcitrapae (L.) Dufresne
 Chamaemelum mixtum (L.) All.
 Crepis virens L.
 Cynosurus echinatus L.
 Echium gaditanum Boiss
 Erodium aethiopicum (Lam.) Brumh. et Thell
 Euphorbia baetica Boiss.
 Galium elongatum C. Presl
 Geranium purpureum Vill.
 Geranium rotundifolium L.
 Illecebrum verticillatum L.
 Lagurus ovatus L.

Leucojum trichophyllum Schousboe
 Linaria viscosa (L.) Dum-Courset
 Loefflingia baetica Lag.
 Malcomia lacera (L.) DC
 Plantago coronopus L.
 Senecio jacobaea L.
 Tolpis umbellata Bertol
 Tuberaria guttata (L.) Fourr.

La segunda zona, cercana al Sabinar del Marqués (Figura 3.1), se utilizó para estudiar algunas especies que no se encontraban en la parcela principal, o eran muy escasas. La vegetación tiene alrededor de un metro de altura, y es en esencia un jaguarzal en el que aparecen ocasionalmente matorrales más altos de Phillyrea angustifolia y Osyris quadripartita.

Las especies que se estudiaron en esta parcela fueron Corema album, Cytisus grandiflorus, Osyris quadripartita y Phillyrea angustifolia.

En la tercera parcela (Rancho de María Manuela) se estudiaron Lonicera periclymenum y Calluna vulgaris. Lo más característico de la vegetación lo constituye un brezal con Calluna vulgaris y Erica scoparia y un seto de hasta tres metros de altura con Rubus ulmifolius, Myrtus communis, Erica scoparia y Lonicera periclymenum. La parcela está en una zona relativamente deprimida, pero durante la realización del estudio no llegó a encharcarse de forma duradera.

3.2.- Clima.

El área de estudio posee un clima de tipo mediterráneo, que en la clasificación de Köpen corresponde al tipo Cs (STRAHLER 1979). Este clima se caracteriza porque la mayoría (más del 65%) de la precipitación se produce durante el invierno, mientras que es muy escasa o falta totalmente en la época calurosa del año. En ciertas zonas mediterráneas del mundo, como Chile y California, hasta el 80% de la lluvia cae durante el invierno, pero esto no es lo usual en las demás áreas con este clima.

En el clima mediterráneo es característica la existencia de inviernos suaves, siendo el número de horas con temperaturas inferiores a 0°C menor del 3% respecto al total. La suavidad y pluviosidad del invierno se debe a la entrada en esa época del año de masas de aire húmedo y relativamente cálido procedentes del océano. En verano el cinturón subtropical de altas presiones se desplaza hacia los polos y afecta directamente a las áreas mediterráneas, lo que hace muy improbable la precipitación (LINES ESCARDO 1970).

Las áreas con climas mediterráneos en el mundo se distribuyen entre los 30° y 40° de latitud Norte o Sur, ocupando siempre las costas occidentales de los continentes. Estas áreas incluyen las riberas del Mar-

Mediterráneo, extremo Sur de Africa, California, parte de Chile, y costa Sudoccidental de Australia (1973).

Para describir el clima de nuestra zona hemos empleado datos de la Estación Meteorológica de Los Cabezudos (unos 25 km. al Noroeste de la Reserva) y de la estación del Palacio de Doñana. A pesar de que la cobertura temporal es en estas estaciones menor que en otras, las hemos preferido debido a su cercanía al área de estudio.

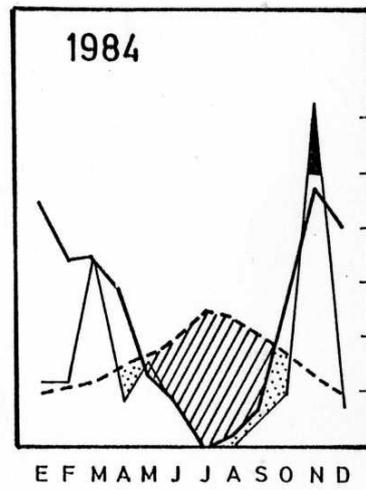
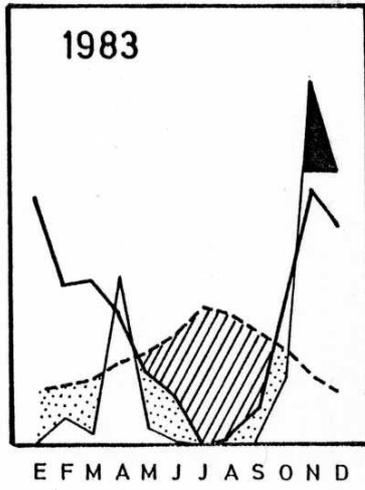
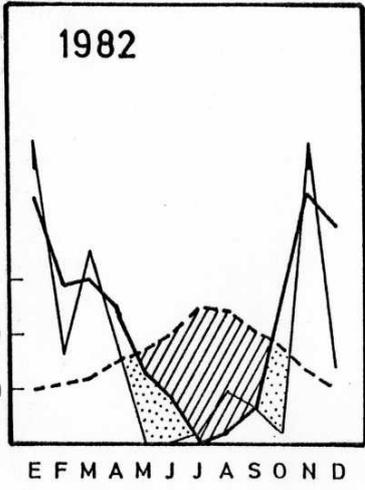
La precipitación anual media para un período de quince años (1970-1984) es de 537 mm. El mes más frío es enero, con 9.8°C. de temperatura media, y el más caluroso julio, con 24.6°C. La temperatura media anual es de 16°C. En la Figura 3.2 hemos representado el diagrama ombrotérmico correspondiente para el período de quince años considerado (Los Cabezudos) y las precipitaciones mensuales durante los años 1982, 1983, y 1984 (Palacio de Doñana). Los tres años poseen precipitaciones totales inferiores a la media (Tabla 3.2), siendo noviembre el mes más lluvioso.

La manera de estar repartida la precipitación a lo largo de los años 1982 a 1984 es tal que resulta inevitable concluir que nuestro estudio se realizó bajo condiciones de sequía. Mientras que desde septiembre-

de 1982 al mismo mes de 1983 se recogieron sólo 276 mm. en el período equivalente de 1983 a 1984 la precipitación fué de 571 mm. La mayor parte de nuestro trabajo de campo fué realizada en 1983, y por lo tanto en pleno período con déficit de pluviosidad. En la Figura 3.2 - puede observarse que el período de sequía abarcó en - - 1983 casi ocho meses, al faltar en gran medida las lluvias invernales. Cuando quedaba poco para finalizar el estudio, en noviembre de 1983, se produjeron abundantes lluvias que situaron a dicho año en niveles relativamente normales de pluviosidad total. Sin embargo la vegetación se encontraba afectada grandemente por la sequía ya en la primavera de 1983.

FIGURA 3.2.- Climatología en el área de estudio. Con trazo fino se ha representado la precipitación mensual en el Palacio de Doñana.- Con trazo grueso los valores promedio de la precipitación mensual (línea continua) y la temperatura media mensual (línea de trazos) en la estación de Los Cabezudos, para un periodo de 15 años. El área rayada corresponde al periodo de sequía promedio, y el área punteada al periodo de sequía que excede del promedio en cada uno de los tres años.

TEMPERATURA(°C)



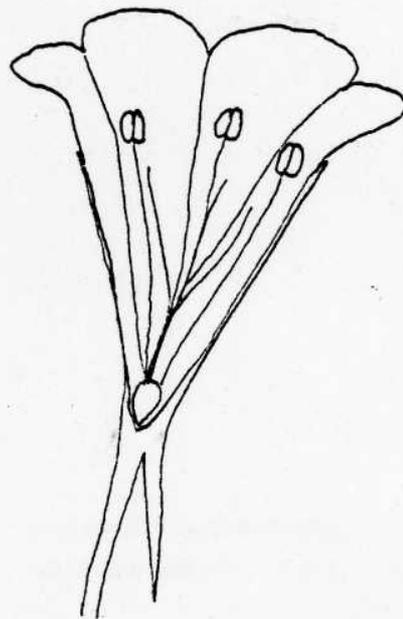
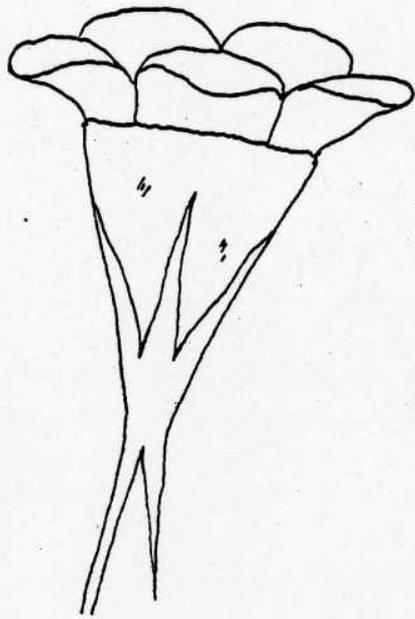
PRECIPITACION (mm)

200
100
20

Tabla 3.2.- Precipitaciones mensuales medias y totales anuales en el área de estudio.

M e s	1970-1984	1982	1983	1984
Enero	89.1	148.5	0.0	24.3
Febrero	58.5	26.5	10.9	24.8
Marzo	61.3	70.3	3.9	69.6
Abril	47.6	36.3	62.9	15.4
Mayo	24.9	0.0	6.0	31.9
Junio	19.0	0.5	2.3	14.4
Julio	0.4	4.0	0.0	0.0
Agosto	4.0	20.8	0.0	0.0
Septiembre	14.0	13.0	2.0	9.5
Octubre	43.9	3.5	24.6	21.3
Noviembre	95.0	146.0	264.7	231.0
Diciembre	79.3	27.8	99.2	13.9
Total:	537	496	476	456

CAPITULO 4.- BIOLOGIA DE LAS
FLORES Y LOS FRU
TOS.
NIVEL ESPECIFICO



5mm

ARMERIA VELUTINA

Armeria velutina Welw. ex Boiss. & Reuter.

Es un arbustillo enano, con un corto tronco leñoso. Las inflorescencias se encuentran sobre pedúnculos largos y finos, y son cabezuelas globosas externamente rodeadas por una serie de brácteas con ancho margen escarioso, translúcido. El número de flores por cabezuela varía entre 30 y más de 100 (media error estandard, 73 ± 5 ; $n=30$). La duración de la inflorescencia depende del número de flores que posea, pero oscila entre 15 y 25 días.

Las flores son de color rosado, de 8-10 mm. de diámetro. El cáliz es infundibuliforme y con un espolón basal. La corola tiene cinco pétalos libres en cuya base están insertados los cinco estambres. El ovario posee un único primordio seminal y cinco largos estilos, vellosos en el tercio inferior.

La mayoría de las especies del género Armeria poseen autoincompatibilidad asociada a dimorfismo en el polen y en el tipo de superficie estigmática (PINTO DA SILVA 1972, FRYXELL 1957). En las poblaciones hay individuos en que estas características difieren radicalmente. Estos dos tipos de individuos pueden cruzarse libremente entre ellos, pero un individuo no puede cruzarse con otro del mismo tipo morfológico ni autofecundarse (sistemas dimórficos de incompatibilidad, NETANCOURT 1977). Este dimorfismo también ha sido descrito en A.

velutina (FERNANDEZ & DEVESA 1983), y he corroborado su existencia en la población concreta del estudio, con observaciones al microscopio.

Las flores de *A. velutina* segregan cantidades muy pequeñas (menos de 1 uL) de néctar en el fondo de la corola, que junto con el polen constituye la recompensa ofrecida a los vectores. El cociente polen/pri--mordios seminales ($P/O = 715-1490$) indicaría que se trata de una especie alógama facultativa (CRUDEN 1977; ver material y métodos).

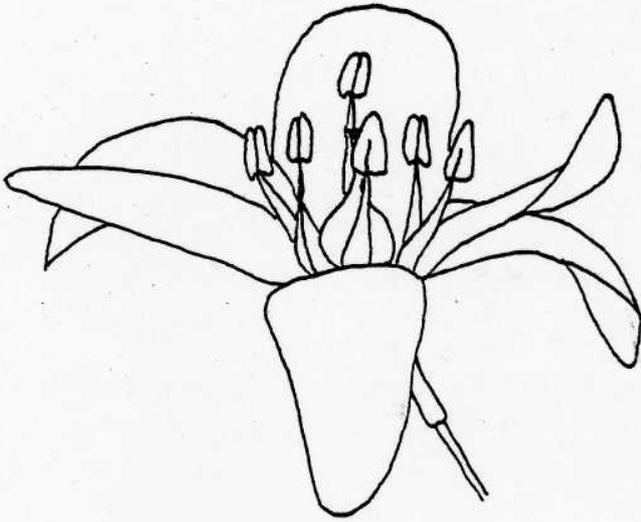
El fruto es de tipo aquenio. El cáliz tiene forma de embudo y contiene en su interior a la semilla. El conjunto de cáliz y semilla se desprende de la cabezuela, desempeñando aquél la misión de vilano que ayuda a la dispersión por el viento (RIDLEY 1930, y observación personal). Además, los frutos son recolectados -- por hormigas (*Lasius niger* L.), y sufren intensas pre--dación por larvas de lepidópteros nocturnos pequeños -- (*Lobesia porrectana* Z., Tortricidae) que se sitúan entre los cálices y brácteas de la inflorescencia y se -- alimentan de las semillas en desarrollo. También es frecuente la predación por larvas de Curculionidae, que se desarrollan dentro del cáliz.

En la Tabla 4.1 se indican los niveles de -- fructificación en inflorescencias polinizadas libremente e inflorescencias embolsadas. Aunque está claro que la especie requiere visitas de insectos para alcanzar --

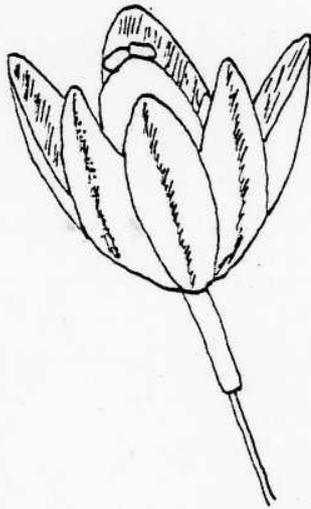
niveles aceptables de fructificación, no dejan de ser - intrigantes las semillas producidas en las inflorescencias embolsadas. El porcentaje es muy pequeño respecto al número de flores, pero todos los individuos estudiados dieron lugar a alguna semilla a partir de flores embolsadas. En otra población de esta especie dentro de la Reserva se obtuvo con anterioridad un resultado idéntico (HERRERA 1982). Si se tiene en cuenta la más que probable existencia de autoincompatibilidad, el resultado parece indicar que el sistema no es al cien por cien perfecto.

Tabla 4.1. Niveles de fructificación en inflorescencias polinizadas libremente y en inflorescencias-embolsadas pertenecientes a cinco individuos de Armeria velutina.

Planta	Polinización libre		Embolsadas	
	Nº flores	Nº frutos	Nº flores	Nº frutos
1	100	59	76	2
2	100	45	100	2
3	100	58	100	4
4	78	47	100	1
5	100	75	100	4
Total:	478	284 (59.4%)	476	13 (2.7%)



♂



♀

ASPARAGUS APHYLLUS

Asparagus aphyllus, L.

Planta perenne, rizomatosa, que emite tallos ramificados que se vuelven leñosos, y con cladodios fuertemente espinosos. En el lugar del estudio las plantas que crecen bajo el matorral más denso son las que alcanzan los mayores tamaños (hasta más de dos metros de altura). Sin embargo hay gran número de esparagueras de pequeño tamaño y muy espinosas distribuidas por el lugar.

Se trata de una especie dioica, como es general en el subgénero Asparagus (VERNET 1971, VALDES - 1980). En efecto, se encontraron individuos con flores funcionalmente masculinas, verdoso-amarillentas de 7-9 mm. de diámetro, con seis segmentos periantiales patentes y seis estambres. Estas flores producen abundante polen y poseen un ovario reducido que no contiene primordios seminales. Los dos individuos con este tipo de flores no produjeron fruto. Las plantas femeninas producen flores verdosas, más pequeñas que las masculinas (4-6 mm. de diámetro), con seis segmentos periantiales erecto-patentes. Hay seis estaminodios filamentosos, un ovario bien desarrollado con seis primordios seminales y tres brazos estilares cortos aplicados al ovario.

De un total de 16 plantas marcadas antes de la floración sólo 11 llegaron a producir alguna flor,

y de estas plantas seis eran femeninas y cinco masculinas, lo que da una razón de sexos muy cercana a 1:1. - Debe tenerse en cuenta, sin embargo, que la razón de sexos puede haberse visto considerablemente influenciada por la existencia de multiplicación vegetativa.

Los botones florales y las flores de esta especie sufrieron fuerte predación por insectos no identificados. Posiblemente ésta sea la explicación al hecho de que algunos individuos formaran botones florales en abundancia, pero nunca se les llegara a ver ninguna flor abierta. Tanto las flores masculinas como las femeninas segregan pequeñas cantidades de néctar - en la base del ovario (alrededor de 1 uL.). En las masculinas el polen también es consumido por los insectos.

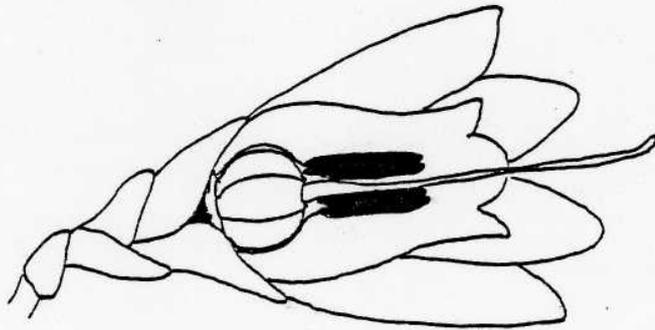
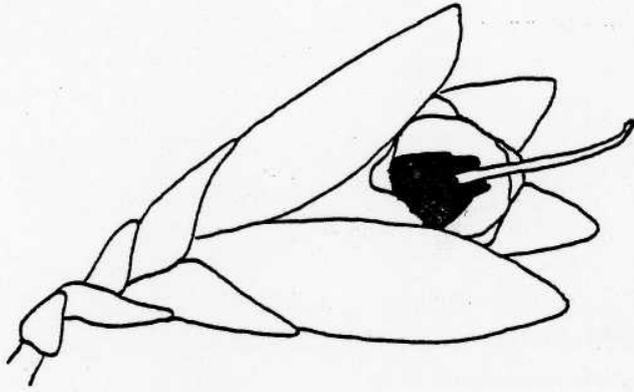
El fruto es una baya verde, que sólo al final de su desarrollo adquiere tonalidad verde-grisácea y consistencia gelatinosa. La mayoría de los frutos examinados contentan una sola semilla (81%), negra y muy dura. Aunque el ovario de la flor femenina contiene seis primordios seminales el número máximo de semillas encontrado fue de tres. La dispersión es endozoica por aves (C.M. HERRERA 1981, 1984, JORDANO - - 1984).

El número de flores femeninas en que el ovario empezó a desarrollarse fue relativamente alto, pe-

ro el número de frutos verdes sufrió pérdidas continuas y drásticas debidas al consumo por larvas de un pequeño lepidóptero nocturno (Metachrostis dardouini (B.), Noctuidae) que devoraban las semillas jóvenes y todavía blandas. El resultado final para las plantas fue una fructificación escasa (Tabla 4.2). La destrucción tenía lugar incluso dentro de bolsas colocadas para proteger a los frutos, lo que sugiere que los huevos son puestos muy tempranamente, quizás en el momento de la floración o poco después. Como dioica que es, esta especie requiere el concurso de vectores (insectos) para la reproducción, y la fecundación cruzada es una necesidad.

Tabla 4.2. Fructificación en seis piés femeninos de Asparagus aphyllus. Se indican tan sólo los frutos que llegaron a madurar.

Planta.	Nº flores	Nº frutos
aa1	26	0
aa3	350	11
aa6	338	183
aa7	60	3
aa8	1	1
aa16	29	0
Total:	804	198 (24.6%)



CALLUNA VULGARIS

Calluna vulgaris (L.) Hull

Es un matorral que no suele superar un metro de altura en la población estudiada. Las flores tienen 3-4 mm. de diámetro por 3-4 mm. de largo. Hay cuatro sépalos de color rosado, que superan en longitud a la corola; ésta es de color blanco-rosado, queda incluida en el cáliz y es de morfología urceolada, con cuatro cortos lóbulos. En su interior se encuentran los estambres, en número de ocho, con las anteras estrechamente unidas unas a otras lateralmente en la flor joven, y que poseen apéndices basales. Las anteras al madurar se despegan y aparecen una serie de surcos en ellas, por los que el polen sale formando tetradas. Por las observaciones realizadas el polen se libera bruscamente en una o dos ocasiones poco después de abrir cada flor, y es normal que se formen nubes de polen alrededor de las plantas. Bajo las anteras se encuentra el ovario, con 14-33 primordios seminales. El estilo se proyecta fuera de la corola y está curvado hacia arriba de manera que, aunque la flor se dispone en la rama más o menos horizontalmente, la superficie estigmática queda colocada en posición casi horizontal. Es algo equivalente a lo que sucede en las especies de Ericaceae típicamente más anemófilas (véase más adelante Erica scoparia). Cuando la flor es receptiva el estigma es de color claro y brillante. Luego se vuelve seco y oscuro, pero la falsa corola que for-

man los sépalos permanece siendo vistosa durante mucho tiempo, aunque la flor no sea ya funcional. Este fenómeno puede ser importante a la hora de registrar la floración de los individuos, ya que estas flores pasadas, vistas a cierta distancia pueden inducir a error.

A pesar de las características florales anemófilas (formación de nubes de polen; gran cantidad de flores por pié de planta) las flores eran visitadas -- por insectos que consumían el polen y al néctar. Este se produce de manera irregular: dentro de una misma planta existe un número de flores relativamente pequeño en las que he podido comprobar la acumulación de cantidades importantes de néctar, pero la mayoría de ellas segregan cantidades pequeñísimas (a esto se le ha llamado "estructura de recompensa tipo B"; FRANKIE et al-1983). Todo parece indicar que en esta especie se da un sistema de polinización mixto entre anemofilia y entomofilia (FAEGRI & van der PIJL 1979, PROCTOR & YEO -1973), ya que un cierto número de frutos se originaron en flores que no habían sido visitadas por insectos, pero habían estado expuestas al viento (ver más adelante). El cociente P/O (712-1760) situaría a esta especie en la clase de alógamas facultativas.

El fruto es una cápsula que se abre por septos y conserva a su alrededor la corola, el cáliz y -- restos de estambres. Las unidades de dispersión son -- las semillas, es decir, las cápsulas quedan unidas a --

la planta y van liberando su contenido, que es transportado por el viento (RIDLEY 1930 y observación personal). Cada cápsula puede contener hasta diez semillas. No se observaron señales de predación.

En la Tabla 4.3, se dan los resultados de fructificación en flores de esta especie polinizadas libremente, cubiertas con bolsas de tela, y cubiertas con bolsas de papel. El porcentaje global de fructificación en las polinizadas libremente es alto (88%), aproximadamente el doble que en las cubiertas con bolsas de tela. Este resultado sugiere que la visita de los insectos es necesaria para que la fructificación sea máxima, pero que en ausencia de vectores animales las plantas todavía son capaces de fructificar abundantemente. El sistema de polinización es por lo tanto claramente mixto entre anemofilia y entomofilia. La fructificación en las bolsas de papel (teóricamente en ausencia total de vectores de cualquier clase) es considerablemente menor en términos generales, pero varía según los individuos.

Además del porcentaje de fructificación (número de flores que llegan a producir fruto) también se puede recurrir al número de semillas por fruto para comparar la eficiencia relativa de anemofilia y entomofilia en esta especie. El número de primordios seminales que llegan a desarrollarse y producir semillas está en función, entre otros muchos factores, del número

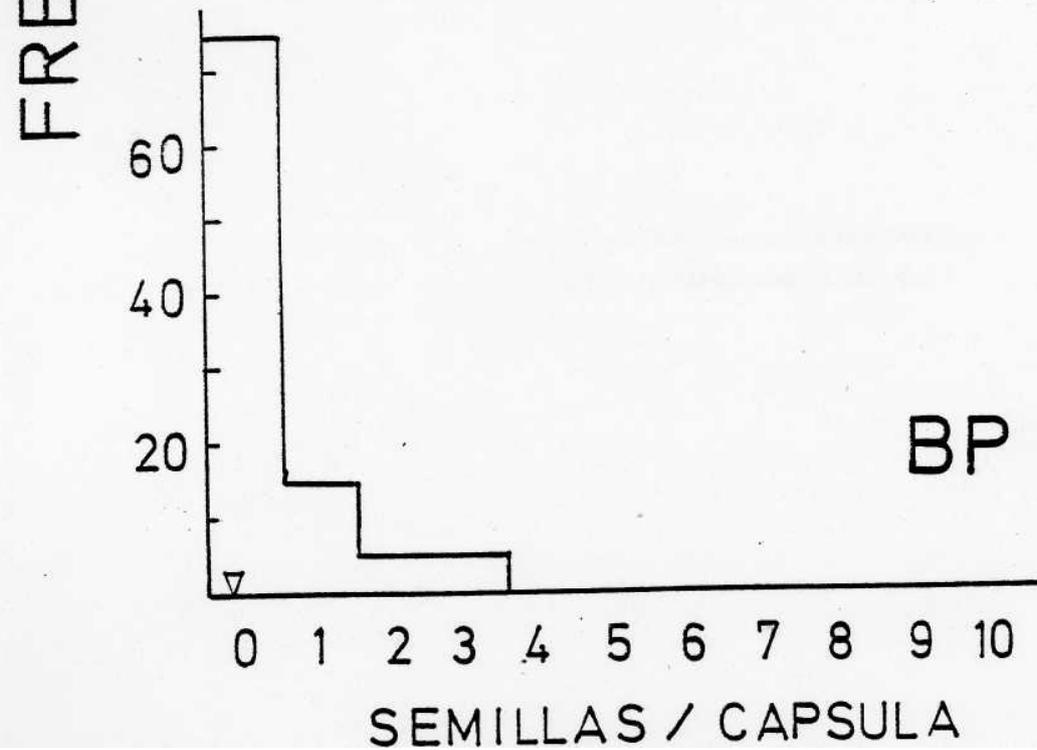
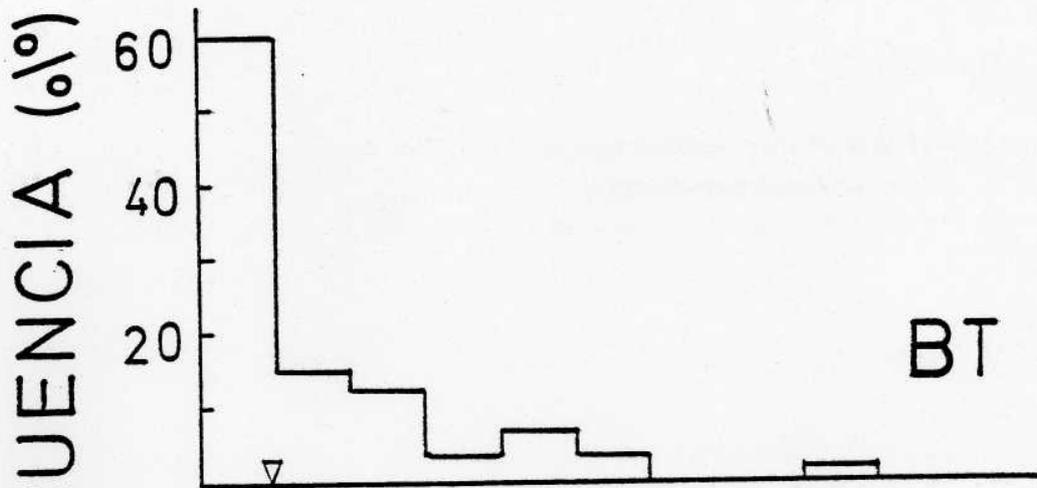
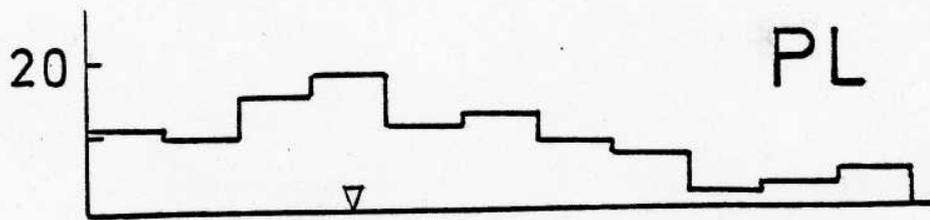
de granos de polen que ha captado el estigma (SILANDER & PRIMACK 1978) y este número es mayor cuando el vector es un insecto que cuando el transporte lo realiza el viento (MULCAHY 1983). En la Figura 4.1 se representa la distribución de frecuencias del número de semillas por cápsula para cada uno de los tratamientos (ver también Tabla 4.3). Puede observarse que en polinización libre -- (entomofilia más anemofilia) el número medio de semillas por cápsula es considerablemente mayor que cuando la polinización la realiza exclusivamente el viento, lo que concuerda con lo dicho más arriba. No obstante, es posible que la bolsa de tela estorbara hasta cierto punto el depósito del polen sobre los estigmas, y este efecto no debe descartarse totalmente a pesar de que el diámetro del poro en la tela es mucho mayor que la tetraedra.

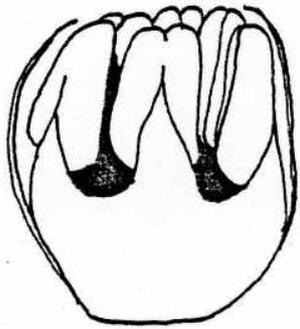
Dado que el número de primordios seminales por ovario es relativamente grande para lo que es habitual en las plantas anemófilas, cabe concluir que la polinización por el viento en esta especie es solamente una alternativa insuficiente, pero no despreciable en habitats con escasez de insectos polinizadores.

Tabla 4.3. Fructificación en cinco individuos de Calluna vulgaris.

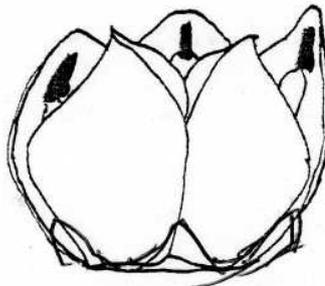
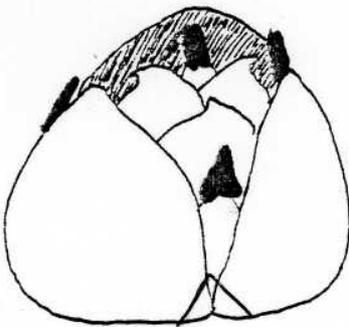
Planta	Polinización - libre		Bolsa de tela		Bolsa de papel	
	Nº flores	Nº frutos	Nº flores	Nº frutos	Nº flores	Nº frutos
1	20	15	15	3	10	0
2	20	20	15	5	10	0
3	20	17	15	12	10	2
4	20	17	15	1	10	1
5	20	19	15	10	10	9
Total:	100	88	75	31 (41%)	50	12 (24%)
Semillas/ fruto.	3.6±10.2		1.0±0.2		0.4±0.1	

FIGURA 4.1. Distribución de frecuencia del número de semillas por cápsula en flores de Calluna vulgaris polinizadas libremente (PL), cubiertas con una bolsa de tela (BT) y cubiertas con una bolsa de papel (BP). El triángulo sobre la abscisa indica la media.





♂



+0

CHAMAEROPS HUMILIS

Chamaerops humilis L.

Este arbusto llega a desarrollar un verdadero tronco en algunos individuos existentes en la Reserva, pero la población estudiada se compone de rodales bajos que no superan los 70 cm. de altura.

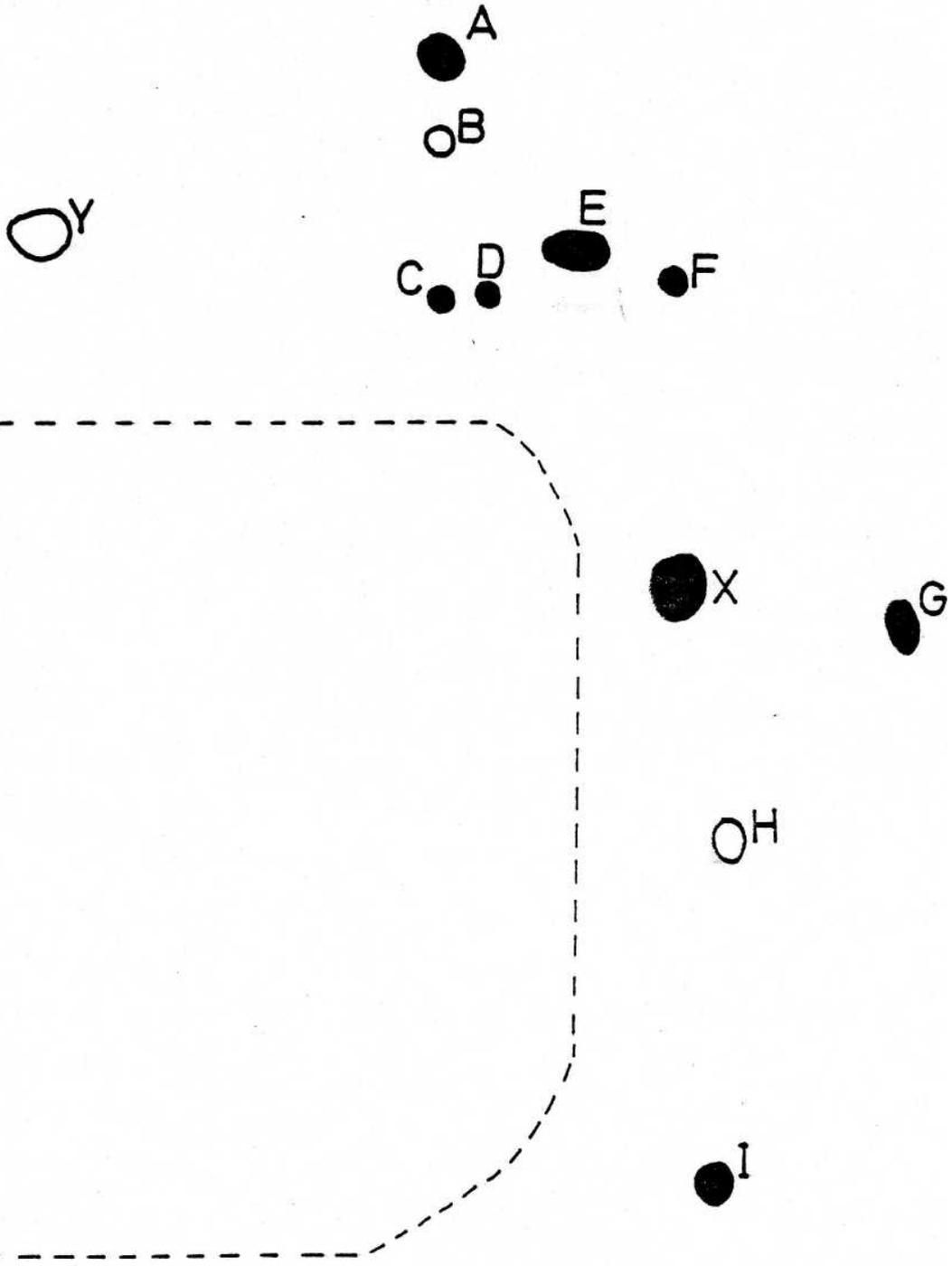
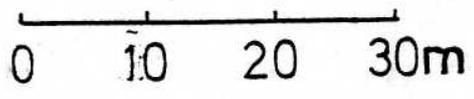
La especie se describe a veces como polígamo-dioica (AMARAL FRANCO 1980) es decir, con flores unisexuales en pies distintos y a veces apareciendo flores hermafroditas. Todas las flores observadas en la población del estudio eran unisexuales, producidas en inflorescencias espadiciformes unisexuales muy cercanas al suelo. Las flores masculinas tienen 4-5 mm. de diámetro y poseen tres tépalos que rodean a seis estambres con grandes anteras. Estas ocupan todo el interior de la flor. No se ha observado resto de ovario ni secreción de néctar. Están agrupadas en inflorescencias apretadas de color amarillo que contienen entre 40 y 300 flores. El polen es amarillo, suelto y abundante. La duración de la inflorescencia es aproximadamente de siete días. Las flores femeninas tienen 3-4 mm. de diámetro y se agrupan en inflorescencias que contienen 30 a 90 flores. Poseen tres tépalos, seis estaminodios que no contienen polen y tres carpelos libres que ocupan todo el centro de la flor. Cada carpelo contiene un único primordio seminal. Aunque no en todos los casos, sí se ha observado en ocasiones secreción de néctar, que -

no se acumula en la flor, sino que resbala por la inflorescencia hacia la espata. La duración de la inflorescencia femenina es algo mayor que la de las masculinas: 7 a 15 días. Son de color amarillo claro cuando las flores son receptivas, volviéndose de color verde después. En algún caso se ha observado secreción de néctar también en este estado.

Dentro de cada rodal no se produjeron flores más que de un solo sexo, y éste no varió entre los años 83 y 84 (Tabla 4.4). En consecuencia, esta población es realmente dioica. La razón de sexos varió entre los dos años si se considera el número de inflorescencias o de flores, pero no si se considera el número de "individuos" (rodales), como puede comprobarse en la Tabla 4.5. Sea cual sea el método elegido la razón de sexos es favorable al sexo femenino. La distribución espacial de uno y otro sexo en la población se muestra en la Figura 4.2.

No está claro el sistema de polinización en esta especie. La abundancia y facilidad de transporte del polen por el viento apuntan a la anemofilia, pero la secreción de néctar en las flores femeninas hace pensar en entomofilia. Además, acuden insectos (Curculionidae y Elateridae: Coleoptera; Lasius niger L., Tapi-noma erraticum Latr., Plagiolepis schmitzii Forel y Camponotus lateralis Oliv: Formicidae: Hymenoptera) tanto a las flores masculinas como a las femeninas. Sería ne

FIGURA 4.2. Situación de los rodales de Chamaerops humilis en el área de estudio, alrededor de la Laguna-del Ojillo. Los dibujados en negro son los rodales femeninos y los blancos, los masculinos. La línea discontinua señala aproximadamente el borde de la laguna.



cesario estudiar otras poblaciones para dilucidar la importancia relativa de los insectos y el viento como vectores de polinización, ya que la población estudiada es poco apropiada para ello, y en general la especie no abunda en la Reserva. El comportamiento natural de la especie sería sin duda más patente en poblaciones más densas e importantes. Mi impresión personal es que esta especie es anemófila, que es lo más habitual en los taxones dioicos de Palmae (TOMLINSON 1979) pero que tiene caracteres de polinización entomófila por coleópteros similar a la descrita en especies monoicas del género Bactris (UHL & MOORE 1977, a y b; MORA-URPI & SOLIS 1980). Como resultado de la dioecia, la fecundación cruzada es una necesidad en esta especie.

Cada uno de los tres carpelos de la flor femenina (libres) puede originar una nidad drupácea, con una sola semilla, recubierta por una serie de capas fibrosas y más ó menos carnosas. Por tanto el fruto podría definirse como una polidrupa con 1-3 unidades. En la madurez estas unidades adquieren color marrón acaramelado.

Las semillas son las mayores de entre todas las especies estudiadas (780 mg. de peso en promedio) y extraordinariamente duras.

En la Tabla 4.6 se indica la fructificación en siete rodales femeninos. Sobre los frutos en desarrollo se produjeron dos actuaciones de animales que

afectaron grandemente a la fructificación. En primer lugar, los ovarios en desarrollo con tamaño inferior a 15 cm. eran predados intensamente por Curculionidae, -- que perforaban la cubierta y llegaban a dañar la semilla; estos frutos jóvenes se ennegrecían, caían al suelo y se secaban. Posteriormente, cuando ya los frutos hablan alcanzado un tamaño similar al definitivo pero -- todavía seguían verdes, la mayoría de ellos fueron -- arrancados, desprovistos de la pulpa y abandonadas las semillas a una distancia entre 0 y 50 cm. de la infrutescencia. Algunas de estas semillas presentaban señales de haber sido roídas.

Sería imposible sin las comprobaciones adecuadas decidir si este fenómeno hay que encuadrarlo en predación o en dispersión, ya que muchas de las semillas -- examinadas (99 en total) estaban dañadas profundamente, pero otras seguían intactas y seguramente conservaban -- capacidad germinativa. Puede tratarse de una forma, ineficiente si se quiere, de dispersión a corta distancia. RIDLEY (1930) hace referencia a un caso de consumo de los frutos por aves, pero C.M. HERRERA (1984) incluye a esta especie entre las dispersadas por mamíferos.

En resumen, la escasa fructificación habida -- es seguramente el resultado acumulado de escasa polinización por escasez de polen en la población (baja razón de sexos macho:hembra), y de intensa predación sobre los frutos jóvenes.

Tabla 4.4. Número y sexo de las inflorescencias producidas durante los años 1983 y 1984 en la población de Chamaerops humilis estudiada. M=masculinas, F=femeninas.

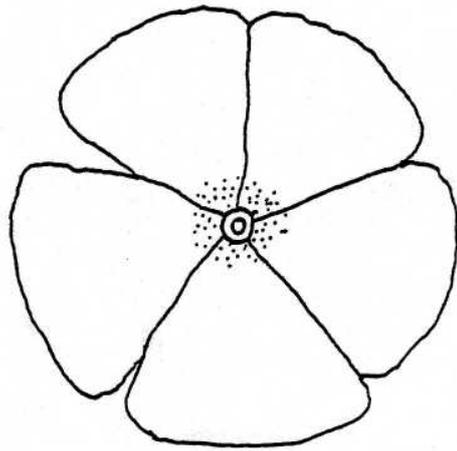
Rodal	Número de inflorescencias			
	1983	Sexo	1984	Sexo
A	3	F	7	F
B	3	M	3	M
C	0	-	14	F
D	6	F	6	F
E	1	F	0	
F	7	F	7	F
G	28	F	32	F
H	9	M	7	M
I	7	F	18	F
X	28	F	70	F
Y	15	M	15	M
Total:	80	F	154	F
	27	M	35	M

Tabla 4.5. Razón de sexos (femenino/masculino) en la población de Chamaerops humilis estudiada en -- los años 1983 y 1984. El número total de flores se ha estimado multiplicando el número de inflorescencias por el número medio de flores en una muestra: masculinas, 154 ± 24 , $n=10$; femeninas, 57 ± 5 , $n=12$.

Año.	Rodales	Inflorescencias	Flores .
1983	2.6	2.9	1.1
1984	2.6	4.4	1.6

Tabla 4.6. Fructificación en siete rodales femeninos de Chamaerops humilis en 1983. El número de flores producidas en total es una estima basada en el número medio de flores por inflorescencia. a: número de drupas que alcanzaron un diámetro superior a 15 mm.; b: número de drupas en que la pulpa maduró.

Rodal	N° inflorescencias (flores)	N° de drupas		
		a)	b)	
A	3	(171)	0	0
D	6	(342)	6	0
E	1	(57)	0	0
F	7	{399)	0	0
G	28	(1596)	36	18
I	7	(399)	124	0
X	28	(1596)	15	2
Total	80	(4560)	181	20



CISTUS LIBANOTIS

Cistuslibanotis L.

Es un arbusto de hasta un metro de altura. Las flores son en cuanto a su estructura, típicas del género Cistus. Tienen 27-31 mm. de diámetro, con cinco pétalos libres de color blanco. La forma de la flor es la de un disco, casi plana, en cuyo centro se encuentran numerosos estambres (de 50 a 73) con filamentos de diversas longitudes. El ovario contiene numerosos primordios seminales (de 12 a 27) y está rematado por un estigma globuloso y cubierto de grandes papilas. Bajo el ovario hay un disco nectarífero que segrega cantidades casi microscópicas de néctar. Aunque se trata de una especie con flores típicamente palinófilas existe de manera secundaria la secreción de néctar como método de recompensar a los vectores. Además de polen y néctar, las flores producen un aroma poco intenso, pero fácilmente perceptible en días sin viento, que no puedo describir más que como dulzón y no excesivamente agradable.

Las flores comienzan a entreabrirse por la mañana, y para cuando la corola está totalmente extendida las anteras han comenzado a soltar el polen. Por la tarde los pétalos se desprenden y el cáliz vuelve a encerrar al ovario y los restos de estambres. La duración real de la flor es por lo tanto de apenas seis o siete horas (vease la Figura 4.3). Cada planta renueva cada día todas sus flores, y aunque las horas de apertura y

caída de pétalos pueden variar un poco de unos días a -- otros en función del ambiente (temperatura, viento, lluvia) se observó que este patrón se repetía un día tras -- otro. En cuanto a su cociente P/0 (1047-4275) la espe- cie sería alógama obligada.

El fruto es una capsula que puede contener de- 5 a 33 semillas. La dispersión se produce al caer al -- suelo la capsula completa y todavía cerrad. , Una vez -- en el suelo las cápsulas van abriéndose y liberando las- semillas maduras. Este esquema de dispersión es idénti- co al de otras Cistaceae como Halimium commutatum, pero- totalmente distinto de otras del mismo género, como Cis- tus salvifolius. La predación por insectos en los fru- tos es escasa, habiéndose observado daños sólo en tres frutos de un total de 49 (6%), producidos por un agente no identificado.

La fructificación habida en flores embolsadas- y en flores polinizadas libremente se indica en la Tabla 4.7. Globalmente sólo se produjo un fruto de 538 flores embolsadas, por lo que está claro que esta especie nece- sita la visita de insectos a las flores para fructifi -- car. En la Tabla 4.8 se dan los resultados de un experi- mento en el cual se comparó la producción de frutos en -- flores polinizadas libremente y en flores en las que ade- más de permitir el acceso de insectos se polinizó suple- mentariamente a mano con polen procedente de otras plan- tas. No hay diferencias significativas en la proporción

de flores que llegaron a producir fruto entre uno y otro tratamiento ($G= 0.158$, $gl=1$, $p> 0.25$). Tampoco existen diferencias significativas en el número medio de semillas por cápsula entre los dos tratamientos ($t=0.928$, $gl=47$, $p>0.20$). Dado que las flores duran un solo día, y que el experimento se realizó un día caluroso y con abundantes polinizadores cabe concluir que ese día no hubo limitación de polinizadores para estos individuos, ya que proporcionar polen adicional a los estigmas no contribuyó a incrementar la fructificación

Se realizó otro experimento para ver si los niveles de nutrientes minerales en el suelo eran responsables de limitar la fructificación (ver MATERIAL Y METODOS). No se encontraron diferencias significativas en el número medio de semillas por cápsula entre los dos tratamientos ($t=0.808$, $gl=78$, $p > 0.20$). Se pueden extraer dos conclusiones, que no necesariamente se excluyen una a otra; que el diseño del experimento fue incorrecto, y el abonado no produjo efecto, o bien que existen limitaciones fisiológicas más profundas y complejas que la simple escasez de minerales en el suelo.

Tabla 4.7. Fructificación en flores polinizadas libremente y embolsadas de Cistus libanotis.

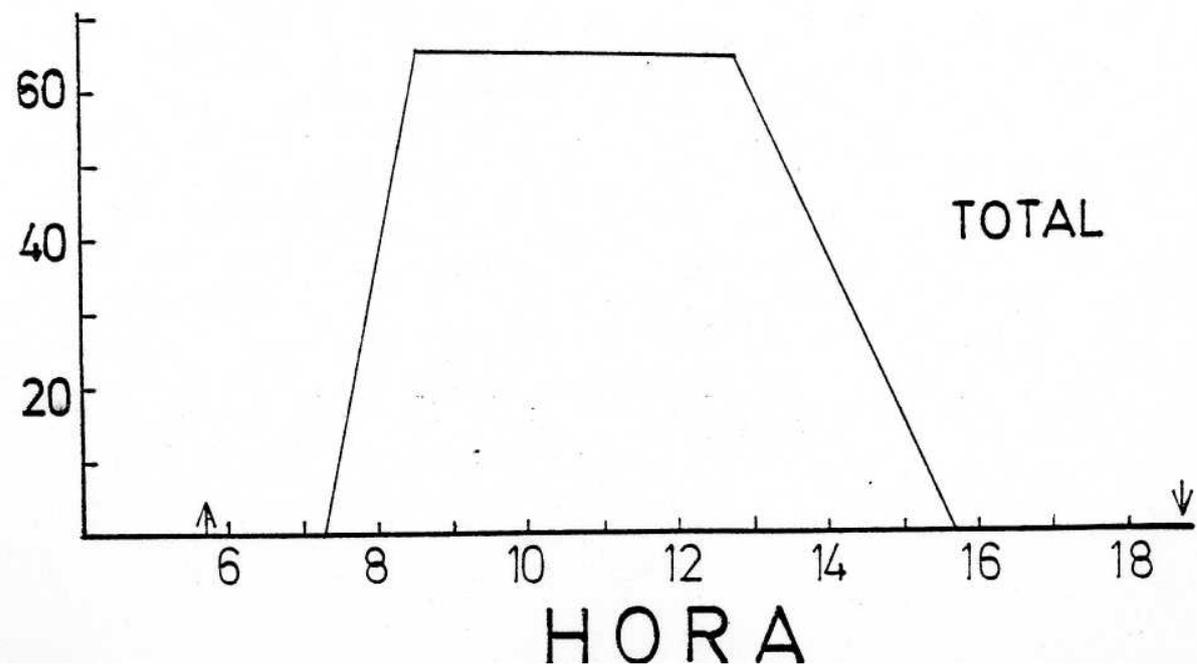
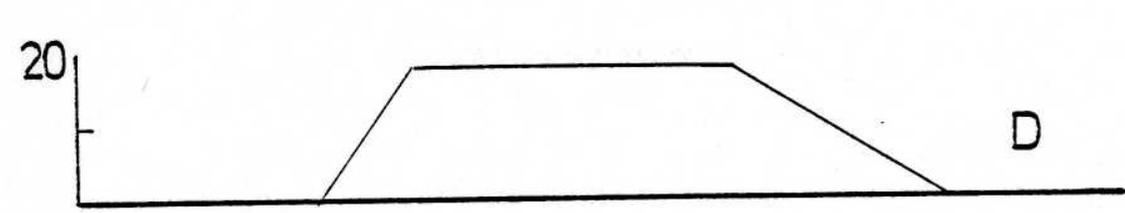
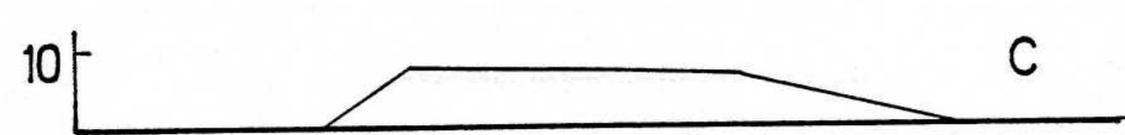
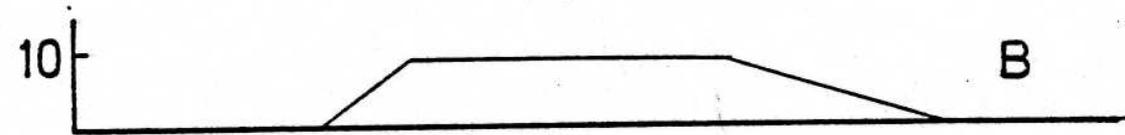
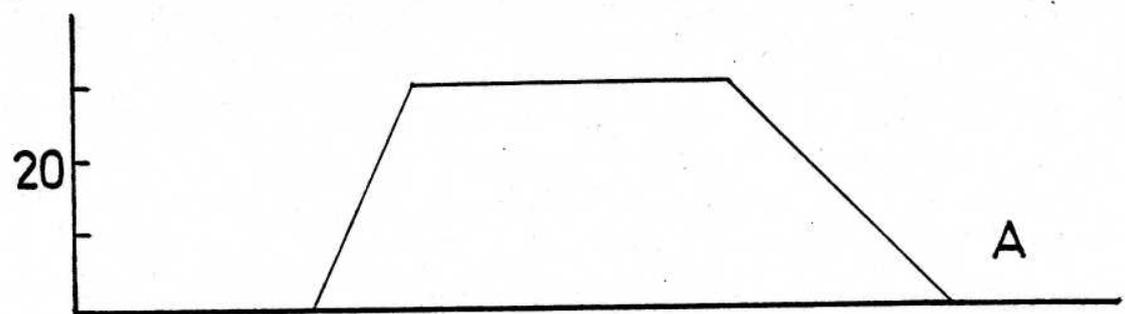
Planta.	Polinización libre		Embolsadas	
	Nº flores	Nº frutos	Nº flores	Nº frutos
1	516	146	83	1
2	1166	660	179	0
3	936	668	147	0
4	204	78	129	0
Total:	5822	1551 (55%)	538	1 (0.2%)

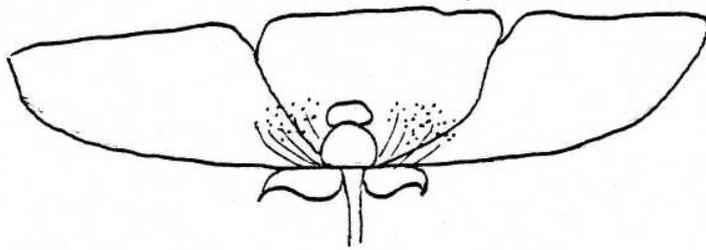
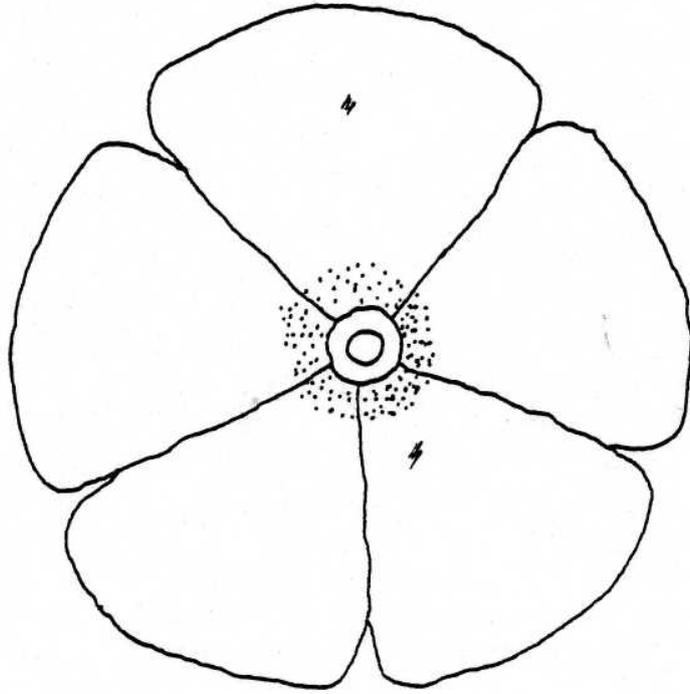
Tabla 4.8. Fructificación en flores polinizadas libremente y en flores polinizadas libremente y además polinizadas manualmente con polen de otra planta, en tres individuos de Cistus libanotis. Experimento realizado en Abril de 1983, con tiempo caluroso y abundantes insectos visitando las flores.

Planta	Polinización libre		Polinización libre y manual	
	Nº flores	Nº frutos	Nº flores	Nº frutos
A	10	10	10	8
B	10	8	10	10
C	10	6	10	10
Total:	30	24 (80%)	30	28 (93%)

FIGURA 4.3. Número de flores abiertas (pétalos totalmente extendidos, anteras liberando polen) en función de la hora en cuatro plantas de Cistus libanotis, en abril de 1983. Las flechas sobre la abscisa indican las horas de salida y puesta del sol.

NUMERO DE FLORES





CISTUS SALVIFOLIUS

Cistus salvifolius L.

Es un arbusto que no sobrepasa generalmente el medio metro de altura. La estructura de las flores es -- idéntica a la descrita en C. libanotis, pero mayores, -- con un diámetro de 37-48 mm. y la forma no es totalmente plana sino algo acopada. Los estambres son numerosos, - de 121 a 168 en cada flor, y el ovario contiene de 38 66 primordios seminales. Como es común en este género - y en toda la familia Cistaceae la morfología floral no - impone restricciones de ninguna clase para que sea visi- tada por insectos. A diferencia de C. libanotis no se - ha comprobado que las flores posean ningún aroma espe -- cial. En todo lo demás el comportamiento floral es equi- valente al de la especie descrita con anterioridad, in - cluido el ritmo diario de renovación de las flores; cada flor sólo es activa durante las horas centrales de un -- día.

Se realizó una tanda de polinizaciones a mano- en tres plantas diferentes para ver la existencia o no de mecanismos de incompatibilidad, cuyo resultado está resumido en la Tabla 4.9. Las flores polinizadas con po- len de otra flor proveniente de la misma planta dieron - lugar a un porcentaje bajo de frutos y menor número de - semillas. Por su parte, las flores no polinizadas no -- dieron lugar a fruto alguno. Esto sugiere que los vecto- res son indispensables para la producción de fruto, y -

que cuando los insectos transportan gran cantidad de granos de polen entre flores de la misma planta puede haber alguna fructificación. Sin embargo esto no descarta la (muy probable) existencia de un mecanismo de autoincompatibilidad, sino que hace ver que éste puede ser roto si se poliniza con exceso de polen propio (NETANCOURT 1977). En base a su cociente P/O (1158-2562) la especie sería alógama obligada.

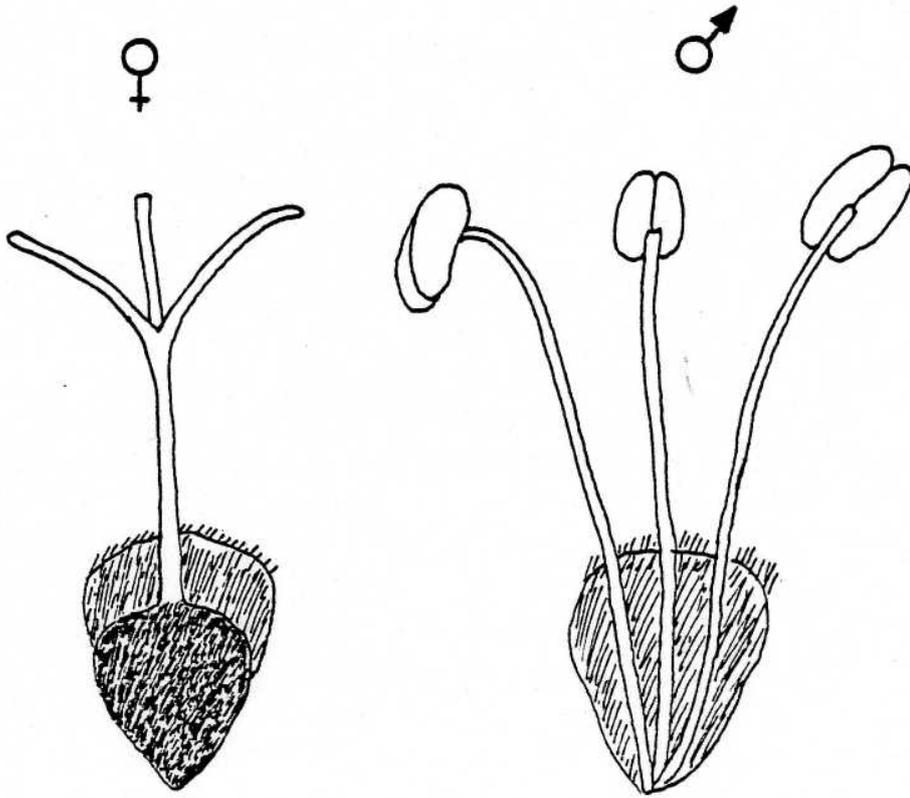
El fruto es una cápsula que contiene 23 a 65 - semillas. La cápsula madura totalmente y realiza la -- dehiscencia sin desprenderse de la planta, y dispersa -- las semillas paulatinamente. De un total de 30 capsulas, 8 (27%) mostraban daños por predación realizados por larvas de insectos. En la Tabla 4.10 se muestra la fructificación en flores embolsadas y polinizadas libremente - de plantas de esta especie. El porcentaje de fructificación en polinización libre varía entre el 9 y el 90% de unas plantas a otras. En ausencia de vectores la fructificación es nula.

Tabla 4.9.- Resultados globales de las polinizaciones controladas realizadas en tres individuos de *Cistus salvifolius* en Abril de 1983.

TRATAMIENTO	N°. FLORES	N°. FRUTOS	N°. SEMILLAS/FRUTO ± error estandard (n)
Polinización libre	15	14 (93%)	28.1 ± 3.1 (13)
Polen del mismo individuo y embolsadas.	18	7 (39%)	9.9 ± 2.5 (7)
Polen de otra planta y embolsadas.	17	16 (94%)	47.1 ± 2.5 (14)
Embolsadas.	17	0	

Tabla 4.10. Fructificación en diez individuos de Cistus salvifolius.

Planta	Polinización libre		Embolsadas.	
	Nº flores	Nº frutos	Nº flores	Nº frutos
1	132	11	16	0
2	301	72	12	0
3	671	84	64	0
4	164	102	-	-
5	149	114	-	-
6	228	209	-	-
7	340	268	-	-
8	569	401	-	-
9	235	176	-	-
10	225	77	-	-
Total:	3014	1515 (50.3%)	92	0



COREMA ALBUM

Corema album (L.) D. Don

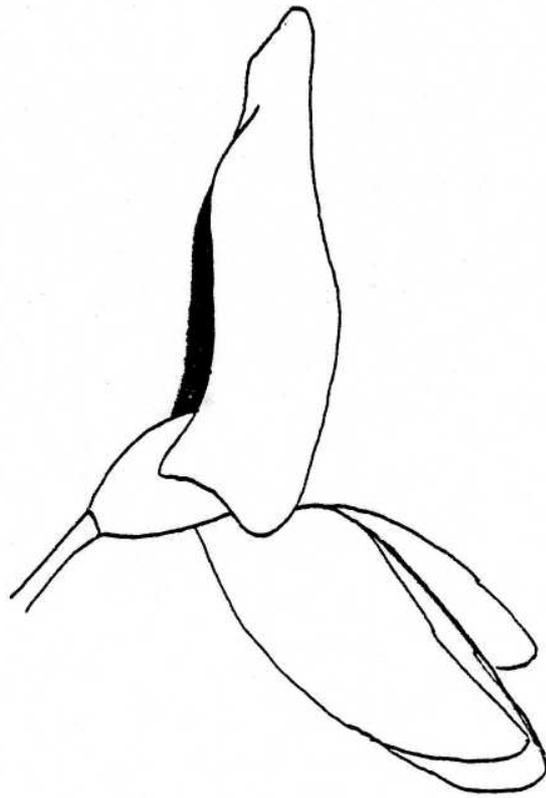
Se trata de un arbusto dioico, con flores --- agrupadas en cabezuelas terminales poco conspicuas. -- Las masculinas poseen una reducidísima corola de color- pardusco y tres estambres, cuyos filamentos son muy lar- gos en relación al tamaño de la flor y colocan a las an- teras en posición totalmente expuesta. El diámetro de- la flor, de antera a antera, varía entre 2 y 8 mm., pe- ro la corola apenas supera 1 mm. El polen se libera en forma de tetradas. Las flores femeninas también tienen la corola reducida y con tres piezas. El ovario posee un estilo de color rojizo con tres brazos estilares, y- contiene tres primordios seminales. El diámetro de es- tas flores varía entre 0.5 y 3 mm.

La liberación del polen en las inflorescencias masculinas es masiva, formándose nubes alrededor de las- plantas. Esto, junto con la ausencia total de estructu- ras atractivas y el no haberse observado nunca insectos- en las flores, caracteriza la especie como absolutamente anemófila.

En la población del estudio la razón de sexos- era claramente favorable a las plantas femeninas: 34 -- plantas femeninas frente a 18 masculinas, aproximadamen- te una razón 2:1. Otro fenómeno observado es que la dis- tribución espacial de las plantas- es tal que individuos

de un sexo tienen preferentemente a otro del mismo sexo como más cercano. Esto se comprobó en un total de 52 plantas en las que se anotó su sexo y el de la planta inmediatamente más cercana. La hipótesis nula de independencia de los atributos "sexo" y "sexo del más cercano" es rechazada significativamente ($G=8.45$, $gl=1$, $p < 0.005$). Este hecho puede ser relacionado con multiplicación vegetativa, pero no debe ser grave para llevar a cabo una reproducción eficaz, dado que el transporte polen lo realiza el viento.

El fruto es una baya de color blanco nacarado. La mayoría de los frutos examinados (93%) contenían tres semillas, y ninguno había sufrido predación. La dispersión de las semillas es endozoócora por aves (RIDLEY 1930, C.M. HERRERA 1981) y por conejos (Oryctolagus cuniculus; R.C. SORIGUER, comunicación personal).



CYTISUS GRANDIFLORUS

Cytisus grandiflorus D.C.

Es un arbusto de hasta dos metros de altura -- que generalmente desarrolla una estructura a base de tronco bien definido y copa. Poco antes de la floración se produce el crecimiento del año. Los tallos jóvenes poseen hojas pequeñas que caen al poco tiempo, y es en ellos donde aparecen las flores, que son amarillas. El cáliz es verde, corto en relación a la corola. Esta es de tipo papilionado, característico y hasta cierto punto invariable en la familia Leguminosae (Papilionoideae). Es de simetría fuertemente zigomorfa (bilateral), originada por diferenciación funcional de los cinco pétalos. La quilla, pieza formada por los dos pétalos inferiores, encierra el androceo y el gineceo. Hay diez estambres, cuatro de ellos más largos que los restantes. El ovario es viloso, con un largo estilo recurvado verticalmente hasta dar una vuelta completa en las flores más viejas. El conjunto de estambres más ovario-estilo está mantenido a presión dentro de la quilla. En el momento de la antesis ya el polen ha sido liberado más o menos en su totalidad de las anteras y está acumulado en la quilla, fenómeno común en las Leguminosae (PERCIVAL 1955). Un insecto capaz de entreabrir estos dos pétalos inferiores dispara el conjunto de estructuras hacia arriba, y se produce una pequeña nube de polen que cubre al insecto. Aunque éste puede recibir polen en todo su cuerpo la fuerte curvatura de los estambres hace que sobre todo se

deposite en la espalda del mismo. Al estar también curvado el estilo, la captura del polen se produce también en ese lugar, y por tanto el mecanismo de polinización es el de una flor "nototribica" (FAEGRI & van der PIJL - 1979), a diferencia de las otras Leguminosae estudiadas en la Reserva (Ulex spp. y Stauracanthus genistoides).

Tras la primera visita la flor no recupera su estructura inicial, sino que el conjunto de estambres y estilo permanece expuesto. La dimensión mayor de la flor, que es la altura, se ve algo incrementada pasando de 28-31 mm. a 32-37 mm.

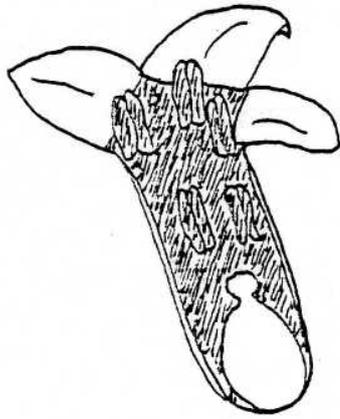
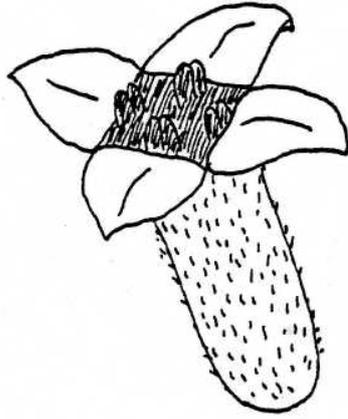
La flor no segrega néctar, siendo el polen la única recompensa. En base a su cociente P/O (4800-8300) la especie sería alógama obligada. El fruto es una legumbre con 0-12 semillas, que no se desprende de la planta en la madurez, sino que se abre longitudinalmente liberando con violencia las semillas (dispersión balística, van der PIJL 1979). Además la semilla posee una carúncula que se ha relacionado con la dispersión por hormigas (RIDLEY 1930). No se observaron fenómenos de predación en ninguno de los frutos examinados (n=110).

Los resultados de fructificación en flores polinizadas libremente y en flores embolsadas se exponen en la Tabla 4.11. Ninguna de las flores embolsadas dio lugar a fruto en ninguna de las plantas utilizadas. Puede deducirse que la visita de insectos es imprescindible

para que tenga lugar la fructificación.

Tabla 4.11. Fructificación en cuatro individuos de *Cytisus grandiflorus*.

Planta	Polinización libre		Embolsadas	
	Nº flo- res.	Nº frutos	Nº flo- res	Nº frutos
1	39	5	47	0
2	24	3	46	0
3	31	8	41	
4	56	2	-	
Total:	150	18 (12%)	134	0



DAPHNE GNIDIUM

Daphne gnidium L.

Arbusto de hasta 2 metros de altura, con flores de color blanco crema, de 4-5 mm. de diámetro por 4-5 mm. de largo. Las inflorescencias son terminales y contienen desde menos de 10 a más de 60 flores ($X = 29 \pm 2$, $n=143$). La flor no posee corola, y es el cáliz el que desempeña su función. Hay un hipanto tubular y cuatro sépalos agudos y patentes. Unidos a la parte interior del tubo hay ocho estambres en dos grupos de cuatro, uno de los cuales está profundamente incluido en el tubo y el otro cerca de la garganta. En el fondo se encuentra el ovario, que es redondeado, con un estigma ancho y corto. El ovario contiene un único primordio seminal.

Flores embolsadas durante 24 horas segregaron entre 0.1 y 0.9 uL de néctar ($x = 0.48 \pm 0.5$, $n=23$) con concentración entre el 30 y el 39% ($x = 34.8 \pm 1.9$, $n=4$). La cantidad estimada de azúcar segregada por flor en 24 horas es de 0.17 mg. Tanto el néctar como el polen eran consumidos por gran variedad de insectos. Las flores desprenden un aroma suave que es especialmente perceptible durante la noche. La antesis se produce sobre todo durante el crepúsculo y las horas inmediatamente anteriores, como se comprobó en una serie de inflorescencias pertenecientes a cuatro individuos diferentes (Figura 4.4).

A pesar de una serie de características que con

figuran a la especie como especialmente adaptada a la polinización nocturna (patrón de apertura de las flores, - aroma.nocturno) lo cierto es que los ,insectos que acudían a las flores eran también muchos durante el día (ver Ca - pítulo 8).

Se observó destrucción de flores y botones por un agente no identificado, sobre todo durante las primeras semanas de floración. Este fenómeno afectó a la - - práctica totalidad de las plantas.

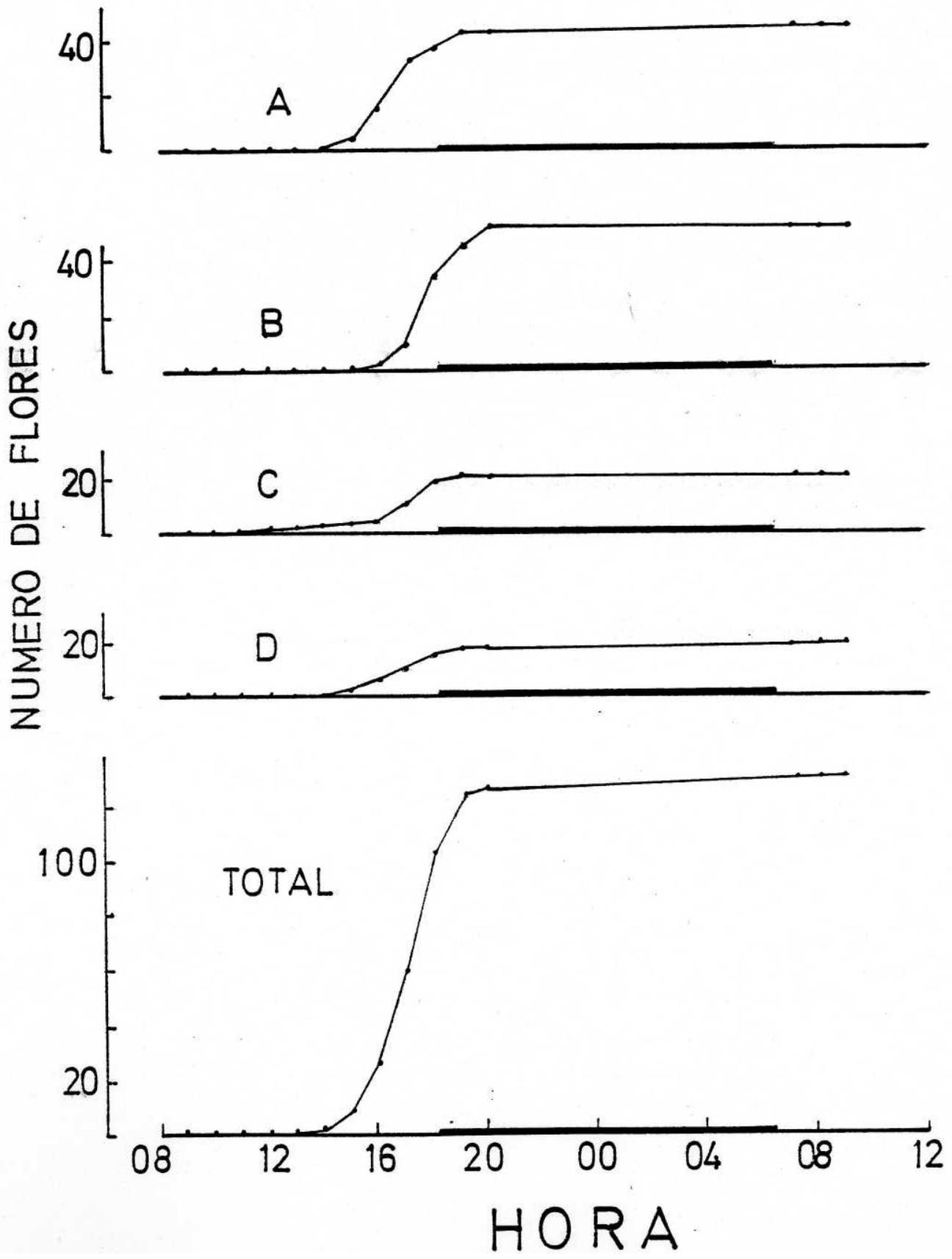
El fruto es una drupa de color rojo, y las semillas son dispersadas por aves (RIDLEY 1930, C.M. HERRE RA 1981, 1984, JORDANO 1984). No observamos frutos maduros predados, pero sí caídas masivas de frutos verdes. - De un total de 496 frutos verdes marcados a lo largo de los meses de Agosto, Septiembre y Octubre, tnn sólo 63 - (12.7%) llegaron a madurar. Los restantes se despren -- dían y caían al suelo a pesar de no tener señales de estar atacados o dañados de ninguna manera. La Tabla 4.12 contiene los resultados de fructificación en esta espe - cie. Es difícil poder dar una explicación simple de lo sucedido en las plantas estudiadas en el año 1983. La - fructificación en las flores embolsadas es pequeña, esta dísticamente indistinguible de la de las flores poliniza das libremente (1.6 y 1.4% respectivamente; $G = 0'626$, - $gl=1$, $p > 0'25$). Embolsar las flores no tuvo efecto algu no sobre la fructificación, lo que está en contradicción con el alto cociente P/0 de esta especie (6400-11000) --

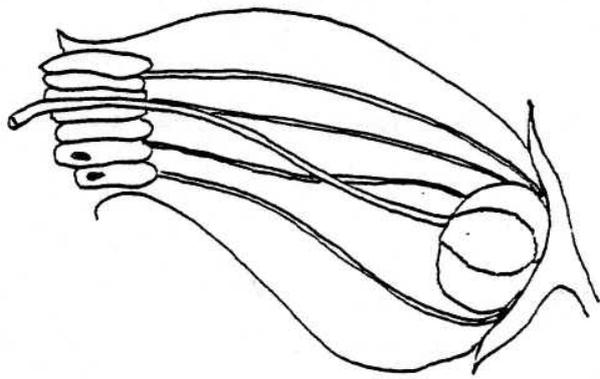
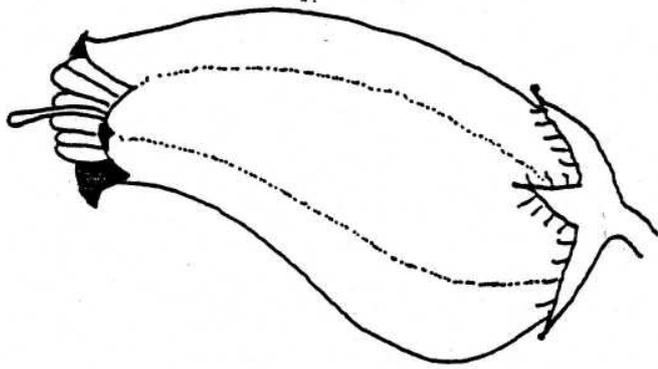
propio de plantas alógamas obligadas. Si a esto se une - las abundantes visitas que realizaban los insectos a las flores, quizás las mejores explicaciones alternativas -- sean las siguientes: que la fuerte sequía en el año del estudio impidió una fructificación normal al originar -- aborto masivo de los frutos verdes (STEPHENSON 1981), o bien que existían problemas intrínsecos y profundos de esterilidad en la población estudiada.

Tabla 4.12. Fructificación en plantas individuales de Daphe gnidium. Se indica el número de frutos que llegaron a madurar y que poseían semillas aparentemente viables. El porcentaje de fructificación es independiente del tratamiento ($G=0'626$, $gl=1$, $p > 0'25$).

Planta	Polinización libre		Embolsadas	
	Nº flores	Nº frutos	Nº flores	Nº frutos
1	29	0	-	-
2	2172	3	109	1
3	600	0	-	-
4	1743	4	276	3
5	3658	125	269	11
6	6573	4	-	-
7	29	1	-	-
8	2629	82	938	19
9	6316	111	629	4
10	-	-	439	4
Total:	23749	329 (1.4%)	2660	42 (1.6%)

FIGURA 4.4. Número acumulado de flores abiertas en función de la hora, en cuatro individuos de Daphne gnidium en septiembre de 1983. El trazo más grueso sobre la abscisa indica el período nocturno.





ERICA CILIARIS

Erica ciliaris L.

Arbusto de hasta más de un metro de altura.

Las inflorescencias son terminales, con 4 a 12 flores rosadas que tienen 3-5 mm. de diámetro por 6-10 mm. de largo. El cáliz tiene cuatro sépalos cortos bordeados de cilios, y la corola es urceolada, curvada, ensanchada -- unilateralmente en la base y por tanto con simetría bilateral. Hay ocho estambres con largos filamentos que sitúan a las anteras justo en el estrechamiento del tubo de la corola, y obstruyen la entrada. La liberación del polen, en tetradas, se produce por poros de las anteras. El ovario contiene de 195 a 400 primordios seminales y posee un largo estilo que sitúa al estigma fuera de la corola, incluso antes de que los lóbulos de la misma se hayan separado.

El cociente P/0 es el más bajo de las especies estudiadas (84-196) y la situaría en la categoría de autógamas facultativas. Flores embolsadas durante 24 horas segregaron de 0 a 1.8 uL de néctar ($x = 0.69 \pm 0.08$, $n=37$) que se acumulaba en la parte ensanchada de la corola, cerca de la base, con concentración entre 9.5 y 14.5% ($x = 12.3 \pm 0.7$, $n=6$). La cantidad estimada de azúcar segregada por flor en 24 horas es de 0.08 mg. Un porcentaje no estimado de botones florales sufrieron predación--según el mismo esquema indicado en E. scoparia. Un pequeño agujero en la base de la corola indicaba que el in

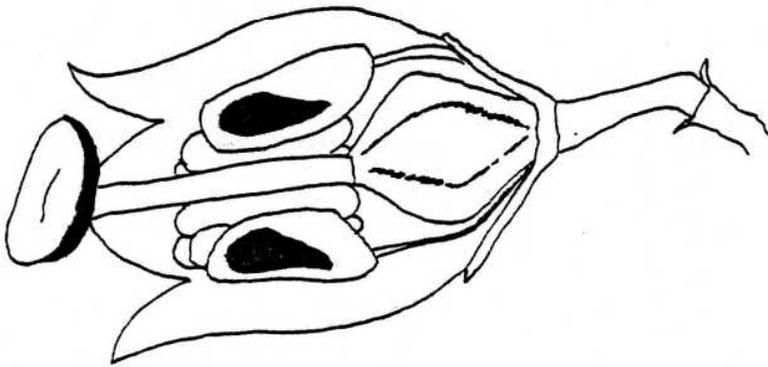
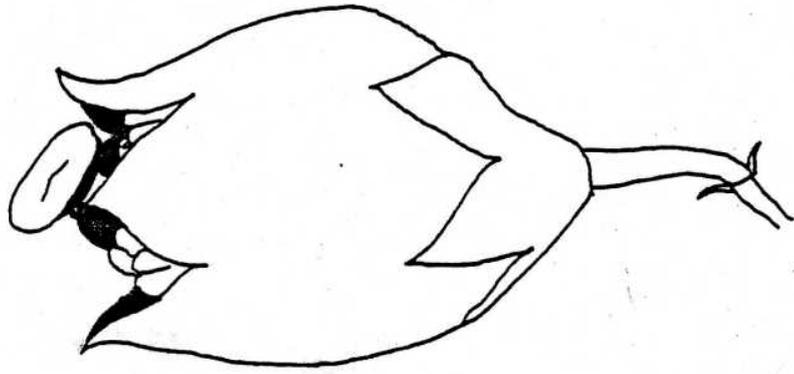
interior había sido devorado por algún insecto.

La corola y las demás estructuras florales persisten en el fruto, que es una cápsula con 3 a 125 semillas ($x = 36 \pm 4$, $n=81$). La dispersión tiene lugar al abrirse la cápsula, que permanece sobre el pedúnculo de la inflorescencia. Las semillas quedan más o menos reunidas en el recipiente que forma la corola ya seca, y van desprendiéndose poco a poco y dispersándose por el viento. La cápsula, además, responde a los cambios de humedad abriéndose y cerrándose.

De un total de 252 frutos, 96 (38%) habían sido totalmente destruidos por algún agente no identificado. Los resultados de fructificación se pueden ver en la Tabla 4.13, donde se indica el número de frutos (no predados) producidos a partir de flores polinizadas libremente y de flores embolsadas. Después de la intensa predación, todavía las polinizadas libremente originaron un 45% de frutos sanos. Las flores embolsadas produjeron solamente un fruto (con una semilla) a partir de 105 flores, por lo que puede concluirse que también esta especie requiere la visita de insectos para fructificar.

Tabla 4.13. Fructificación en flores de Erica ciliaris - polinizadas libremente y en flores embolsadas. El número de frutos que se indica comprende a los que no sufrieron predación.

Planta	Polinización libre		Embolsadas	
	Nº flores	Nº frutos	Nº flores	Nº. frutos
1	34	17	4	0
2	7	3	13	0
3	22	9	18	0
4	32	3	9	0
5	22	15	16	0
6	6	6	10	0
7	6	0	10	1
8	6	6	9	0
9	6	6	10	0
10	6	1	6	0
Total:	147	66 (44.9%)	105	1 (1%)



ERICA SCOPARIA

Erica scoparia L.

Arbusto de hasta 3 metros, con pequeñas flores que se producen en las ramas del año anterior, en grupos de dos en la axila de cada hoja. La flor es muy pequeña (1-2 mm de diámetro por 2 mm. de longitud), con cuatro-sépalos cortos en el cáliz y una corola blanco verdosa - en el momento de la antesis, con morfología urceolada. - Hay ocho estambres, con anteras que no sobresalen de la corola y que carecen de apéndices basales. La dehiscencia es mediante poros, y el polen se libera en tetradas. El ovario contiene entre 38 y 59 primordios seminales; el estigma es circular, aplanado y queda expuesto fuera de la corola por encima del nivel de las anteras. En -- cuanto a su cociente P/0 (1130-2648) la especie estaría a caballo entre las facultativamente alógamas y las alógamas obligadas.

No se ha observado en ningún caso secreción de néctar ni que las flores sean visitadas por insectos. - Esto, unido al gran número de flores que se producen por pié de planta y por unidad de superficie (hasta 60.000 - por m²), y a la formación de nubes de polen durante la antesis, hace ver que la especie es totalmente anemófi-- la.

Alrededor de cuatro meses antes de la flora -- ción ya están formados los botones florales, que todavía no tenían en esa época formado el polen en las anteras.

Durante el largo período que va de la formación de los botones a la floración tiene lugar una predación fortísima por algún insecto no identificado, que hace un agujero pequeño y circular en el capullo y ahueca el interior. La predación variaba entre 0 y el 80% de los capullos -- formados en una rama, pero en un recorrido de 100 metros de longitud se encontró que el 66% de las ramas habían -- sufrido predación más o menos intensa.

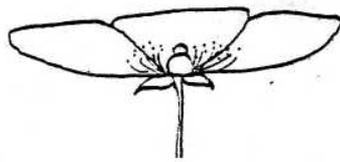
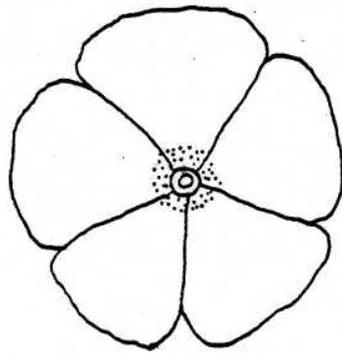
El fruto es de tipo cápsula y, al igual que en las otras Ericaceae ya descritas, la corola y otras partes florales son persistentes. Hay de 1 a 24 semillas -- muy pequeñas por cápsula, que se dispersan de manera casi idéntica a como lo hacen E. ciliaris y Calluna vulgaris. Las cápsulas maduras permanecen sobre la planta, -- se abren y liberan las semillas al moverse las ramas. Para cuando las cápsulas se desprenden de la rama, ya -- han liberado todas o la mayoría de las semillas. Se observaron daños sobre los frutos consistentes en que un -- animal no identificado consumía el contenido de la cápsula íntegramente, pero estos daños son relativamente -- muy poco importantes si se comparan con la predación que sufrieron los botones florales en desarrollo.

La fructificación en ramas polinizadas libremente, cubiertas con bolsas de tela, y cubiertas con bolsas de papel, se resume en la Tabla 4.14. Entre las polinizadas libremente, el 84% de las flores que no fueron predadas dieron lugar a fruto, mientras que el 76% de -- las flores cubiertas con bolsas de tela fructificaron. --

En las cubiertas con bolsas de papel hay globalmente un 31% de fructificación, que puede ser debido tanto a autofecundación como a entrada de polen en las bolsas. - En cualquier caso, el vector viento es necesario para - que la fructificación y la producción de semillas sean máximas, como puede comprobarse en la Tabla 4.14. El - porcentaje de fructificación depende muy significativamente del tratamiento ($G = 60'52$, $gl=2$, $p<0'001$).

Tabla 4.14. Fructificación en ramas de Erica scoparia a las que se aplicaron tres tratamientos - de polinización. El número de flores que se indica en cada caso es el de aquéllas - que no sufrieron predación y llegaron a -- abrir.e.s., error standard.

Planta	Polinización - libre		Bolsa de tela.		Bolsa de papel	
	Nº flores	Nº frutos	Nº flores	Nº frutos	Nº flores	Nº frutos
1	15	15	15	14	15	6
2	30	25	-	-	6	1
3	10	10	15	10	15	6
4	15	12	15	10	15	3
4	15	14	-	-	14	4
Total:	85	76 (89)	45	34 (76)	65	20 (31)
		Rango	1-24	1-12		1-3
SEMILLAS/ FRUTO.	\bar{x}	\pm e.s.	6.51 \pm 0.6	2.5 \pm 0.5		0.4 \pm 0.1
		N	85	45		66
Producción relativa de semillas.			100	38		6



HALIMIUM COMMUTATUM

Halimium commutatum Pau

Arbusto bajo, de hasta medio metro de altura. Las flores son amarillas, con un diámetro entre 18 y 25 mm. La estructura es equivalente en todo a la descrita en las anteriores Cistaceae. El número de estambres oscila entre 25 y 40, y el número de primordios seminales en el ovario entre 4 y 9. El cociente P/O (1000-3900)-la sitúa entre las plantas alógamas obligadas. Como -- particularidad de esta especie, no observada en las -- otras de la misma familia o género, los estambres son -- sensibles y reaccionan ante un roce acercándose unos a otros sobre el estigma. Luego recuperan lentamente su posición inicial y pueden reaccionar todavía varias veces, aunque con menor rapidez.

No se ha observado secreción de néctar ni siquiera en cantidades pequeñas, siendo el polen la única recompensa. Sin embargo, hay que señalar que en muchas mañanas frías y neblinosas de Febrero y Marzo las flores eran visitadas por insectos, que no realizaban -- ninguna actividad recolectora, sino que desarrollaban -- una conducta similar a la descrita por KEVAN (1975), es decir, aprovechando la flor como un "calentador solar". Al igual que en las especies de Cistus, las flores duran solamente un día, abriendo por la mañana muy temprano (incluso antes de que el sol haya salido) y van arro

jando los pétalos a partir del mediodía, hasta no quedar ninguna flor abierta al atardecer (véase Figura 4.5).

Se realizaron una serie de polinizaciones artificiales a mano que, aunque con un tamaño de muestra pequeño, sugieren la existencia de un mecanismo de autoincompatibilidad (Tabla 4.15). Ninguna de las flores polinizadas con polen de otra flor en la misma planta dio lugar a fruto, mientras que todas las que recibieron polen de otra planta lo produjeron. El fruto es una cápsula con 2 a 8 semillas. Las cápsulas se desprenden de la planta todavía cerradas y con las semillas blandas. Una vez en el suelo se desecan, se abren, y liberan las semillas ya duras. La caída de cápsulas es muy sincrónica a nivel de planta, y muchas son transportadas completas y sin abrir por hormigas. Se observaron daños por predación en 6 frutos de un total de 50.

La fructificación en flores de esta especie no visitadas por insectos se muestra en la Tabla 4.16. De 1000 flores embolsadas no se desarrolló ningún fruto, lo que apoya la existencia del sistema de incompatibilidad sugerido más arriba.

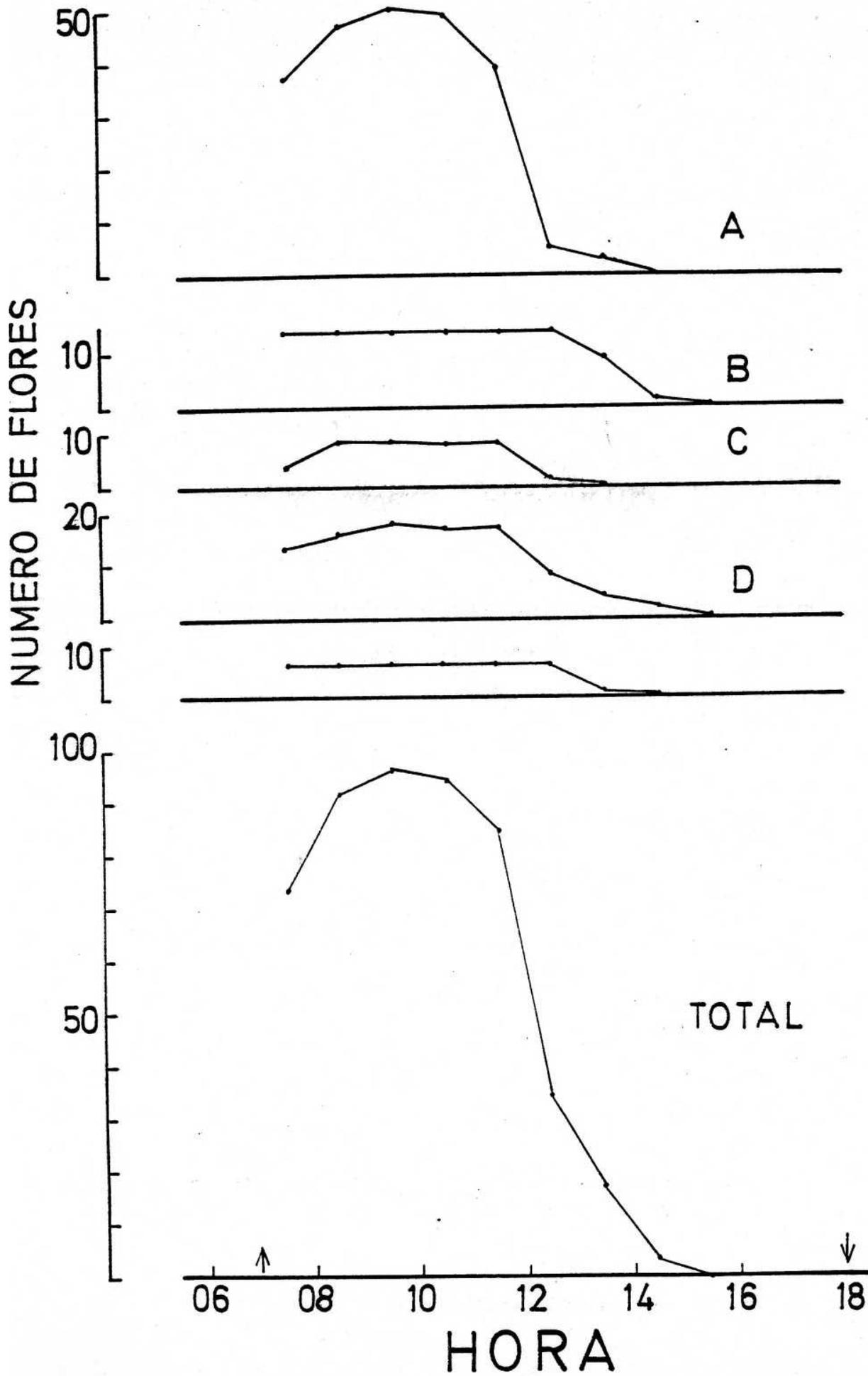
Tabla 4.15. Resultado de una serie de polinizaciones manuales realizadas en tres individuos de Halimium commutatum. Alogamia, polen donado - por flores de otra planta; Geitonogamia, por flores de la misma planta.

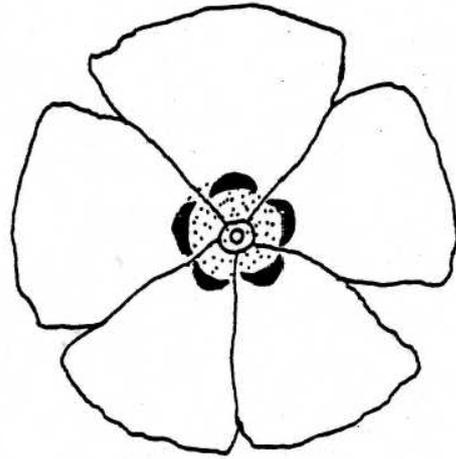
Planta.	ALOGAMIA		GEITONOGAMIA	
	Nº flores	Nº frutos	Nº flores	Nº frutos
a	5	5	5	0
b	5	5	5	0
c	5	5	5	0
Total:	15	15	15	0

Tabla 4.16. Fructificación en cinco individuos de Halimium commutatum. El número de flores embolsadas es aproximado.

Planta	Polinización libre		Embolsadas	
	Nº flores	Nº frutos	Nº flores	Nº frutos
1	20	16	200	0
2	20	19	200	0
3	20	19	200	0
4	20	20	200	0
5	20	18	200	0
Total:	100	92	1000	0

FIGURA 4.5. Número de flores abiertas en función de la -
hora, en cinco individuos de Halimium commuta
tum en febrero de 1983.





HALIMIUM HALIMIFOLIUM

Halimium halimifolium (L.) Willk.

Arbusto de alrededor de un metro de altura. -- Las flores tienen 29-38 mm. de diámetro, son amarillas y poseen una mancha más oscura en la base de cada pétalo.- La intensidad floral es típica de Cistaceae, con 80-110-estambres y 25-70 primordios seminales en el ovario. El cociente P/0 oscila entre 830 y 1600, y es intermedio entre la clase de alógamas facultativas y la clase de alógamas. No hay secreción de néctar, y la duración de las flores de un solo día, abriéndose por la mañana y des -- prendiéndose los pétalos por la tarde (Figura 4.6). Al igual que las demás Cistaceae se trata de una especie netamente palinófila.

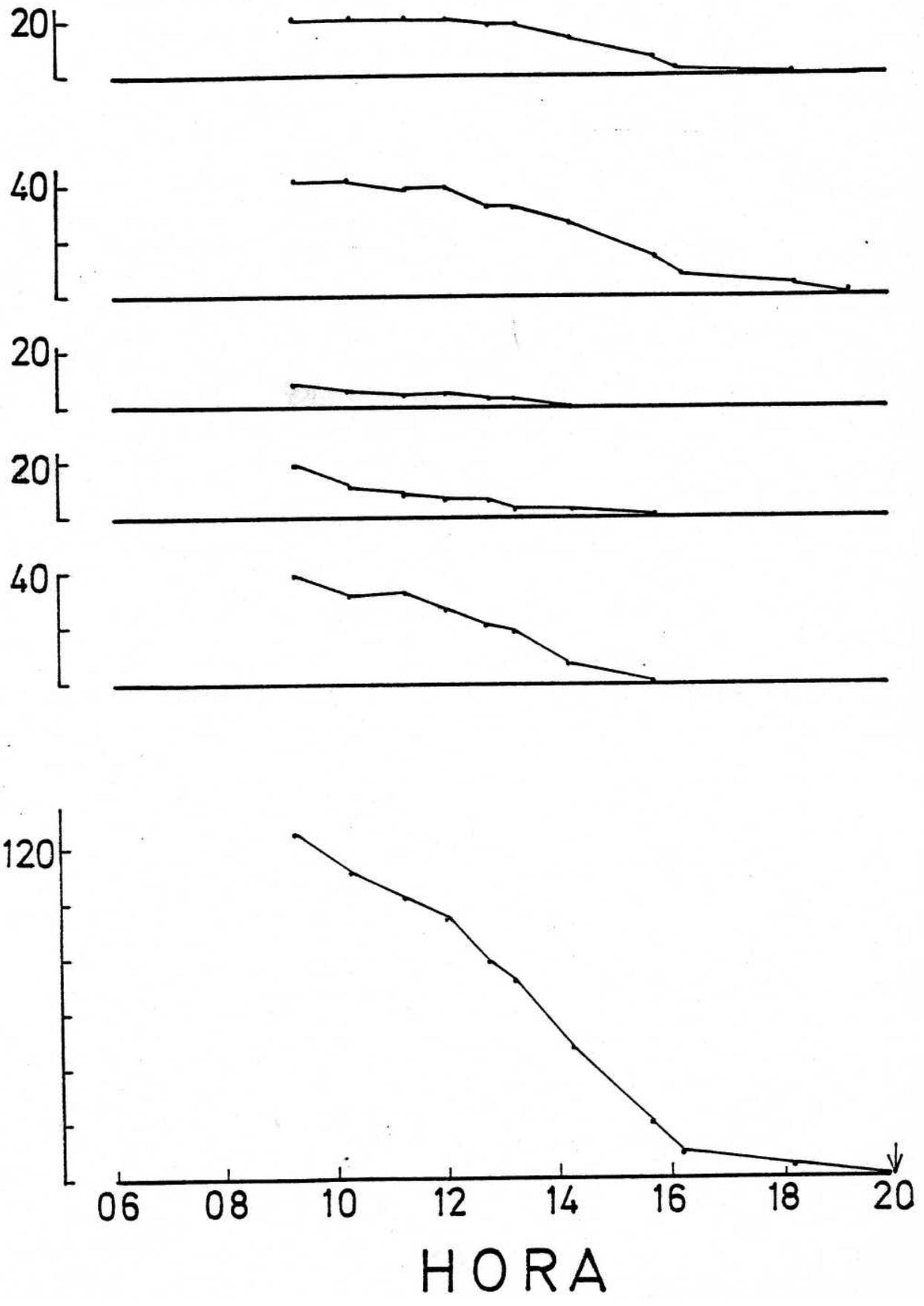
El fruto es una cápsula con 8 a 51 semillas. - A diferencia de *H.commutatum* la cápsula no se desprende para liberar las semillas en el suelo, sino que la dehiscencia se produce sobre la propia planta y la liberación de semillas es mucho más paulatina. Ningún fruto de los examinados mostró signos de predación. En la Tabla 4.17 se resumen los resultados de fructificación en plantas - de esta especie. Sólo se produjeron 15 frutos a partir - de 1259 flores embolsadas' (1.2%), mientras que en condiciones de polinización libre se alcanzó el 41.4%. Esto - demuestra que esta especie precisa la visita de los polinizadores para fructificar en abundancia.

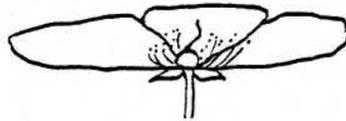
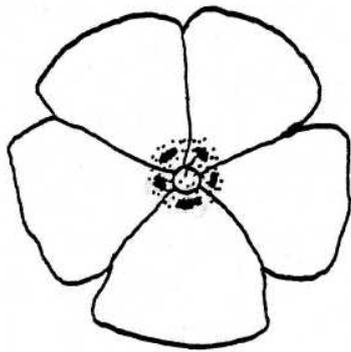
Tabla 4.17. Fructificación en flores polinizadas libremente y embolsadas de Halimium halimifolium.

Planta	Polinización libre		Embolsadas.	
	Nº flores	Nº frutos	Nº flores	Nº frutos
1	20	8	335	1
2	20	12	278	0
3	10	4	193	0
4	10	4	453	14
5	10	1	-	-
Total:	70	29 (41.4)	1259	15 (1.2%)

FIGURA 4.6. Número de flores abiertas en función de la -
hora en cinco individuos de Halimium halimi-
folium, en junio de 1983.

NUMERO DE FLORES





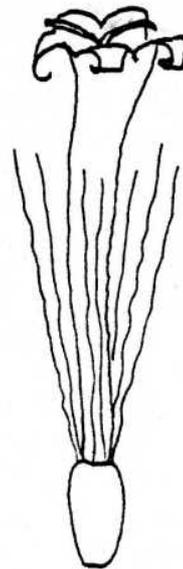
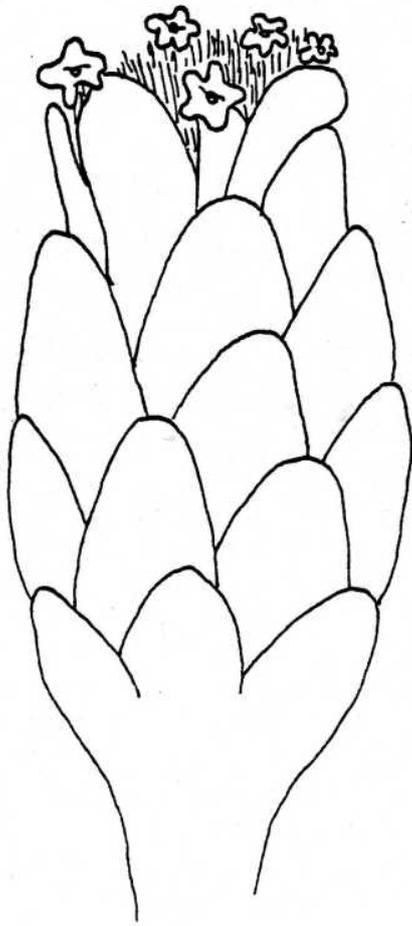
HELIANTHEMUM CROCEUM

Helianthemum croceum (Desf.) Pers.

Arbusto bajo, que no suele superar los 30 cm. de altura. Las flores son amarillas, de 20-25 mm. de diámetro y con la estructura habitual en Cistaceae. Los pétalos tienen una tenue mancha anaranjada en la base. Hay de 56 a 78 estambres en el androceo y de 15 a 23 primordios seminales en el ovario. El estilo es largo y sigmoideo. No se ha observado secreción de néctar, y al igual que en las otras especies de la familia las flores duran un solo día, abriendo por la mañana y arrojando los pétalos al atardecer.

El fruto es de tipo cápsula, con 2 a 7 semillas. Generalmente las cápsulas caen al suelo y se abren allí liberando las semillas, pero también se ha observado la apertura de frutos sobre las plantas.

Sobre un total de 50 frutos examinados, 4 habían sido predados por insectos no identificados. No se marcaron flores individuales para determinar el porcentaje de fructificación bajo condiciones normales de polinización, de manera que no podemos ofrecer este dato. Sin embargo, tres individuos embolsados que reunían en total 177 flores no produjeron ningún fruto, mientras que las plantas polinizadas libremente fructificaron abundantemente. Cabe suponer en base a esta observación, que no existe autogamia habitual en esta especie,



HELICHRYSUM PICARDII

Helichrysum picardii Boiss.& Reuter.

Arbustillo que no suele superar los 50 cm. de altura. Las flores son amarillas, muy pequeñas (alrededor de 1 mm. de diámetro por 3.5 mm. de longitud), y están agrupadas en inflorescencias (capítulos). Las flores son tubulares y con la estructura característica en la familia Compositae (Tubiflorae): cáliz transformado en vilano de pelos y corola tubular con cinco lóbulos.- El androceo se compone de cinco estambres con anteras soldadas en tubo, a través del cual pasan los dos brazos estilares, que al crecer empujan al polen presentándolo en el extremo del tubo floral. El ovario contiene un único primordio seminal. Las flores periféricas de cada capítulo carecen del androceo y por tanto son femeninas. El cociente P/O (1300-3700) sitúa a la especie entre las alógamas. No se ha observado secreción de néctar.

Como se ha indicado, en esta especie las flores son muy pequeñas, pero incluso la inflorescencia -- (capítulo) es también pequeña (2-3 mm. de diámetro por 5 mm. de longitud) y con pocas flores (7 a 15). Una mayor vistosidad floral se alcanza gracias a la agrupación de los capítulos en conflorescencias corimbosas. - Estas inflorescencias de orden superior son las que a una cierta distancia constituyen las unidades visuales- atractivas. Los capítulos de una misma conflorescencia-

están sincronizados en cuanto a apertura de las flores, comenzando la antesis en todos ellos de forma casi simultánea.

El fruto es un aquenio, con una sola semilla. El vilano actúa favoreciendo la dispersión por el viento. No se observaron daños por predación en ninguno de los capítulos o frutos examinados (125 y 883 respectivamente). La fructificación en los capítulos polinizados normalmente y en los embolsados se resume en la Tabla 4.18. Prácticamente no hay producción de frutos (menos del 1%) cuando se impide el acceso de insectos a las flores.

Tabla 4.18. Fructificación en flores polinizadas libremente y en flores embolsadas de Helichrysum picardii. En cada planta se examinaron 25 capítulos para cada tratamiento.

Planta	Polinización libre		Embolsadas	
	Nº flores	Nº frutos	Nº flores	Nº frutos
1	284	209	316	1
2	227	88	237	3
3	283	231	275	7
4	281	173	290	0
5	233	182	325	1
Total:	1308	883 (67.5%)	1443	12 (0.8%)



LAVANDULA STOECHAS

Lavandula stoechas L.

La población estudiada pertenece a la subespecie sampaiana, la cual difiere de las otras subespecies del taxon en algunos detalles de la biología floral.

Se trata de un arbusto de 0.5 a 1 metro de altura, que produce inflorescencias espiciformes en el extremo de finos pedúnculos. Estas inflorescencias están constituidas por un eje en torno al cual se disponen -- cuatro hileras verticales de brácteas, originándose en la axila de cada una de ellas 5-9 flores. En total cada inflorescencia produce de 60 a 120 flores, según el número de brácteas que posea. La inflorescencia está -- rematada por vistosas brácteas estériles de color púrpuro, generalmente en número de cuatro, que se despliegan antes de abrir las primeras flores y que permanecen siendo vistosas mucho tiempo después de las últimas flores. Cada inflorescencia dura entre 15 días y un mes, -- pero el número de flores abiertas es máximo en la primera mitad de este período, y se reduce mucho al final de él.

Las flores tienen 7 a 9 mm. de longitud por 3 a 5 mm. de diámetro, y poseen un cáliz tubular. La corola tiene una parte en tubo, de 6-7 mm. de largo, totalmente encerrada en el cáliz, y una parte que sobresale de él. Esta parte es de color púrpura muy oscuro y

posee cinco lóbulos cortos, dos en el labio superior y tres en el inferior, siendo por lo tanto la flor levemente zigomorfa. Hay cuatro estambres, cuyos filamentos -- parte_ del tercio superior del tubo de la corola y -- descansan en la parte ventral del mismo. De las cuatro anteras dos quedan incluidas en el tubo y dos llegan hasta la misma boca de la flor. El ovario posee cuatro primordios seminales y un estilo filiforme rematado por un estigma capitado de color púrpura oscuro y con minúsculas papilas. El cociente P/O (700-1200) haría entrar a la especie entre las alógamas facultativas. Las flores son visitadas por los insectos preferentemente en busca del néctar, el cual se acumula en la base del tubo de la corola. El volumen y la concentración del néctar varían inversamente y según las condiciones ambientales como es sabido en otras especies (CORBET et al, 1979 a, 1979b), pero la cantidad neta de azúcar segregado en 24 horas -- por flor es extremadamente constante incluso entre años y en plantas sometidas a diferentes condiciones. Así, esta cantidad fue de 0.15 mg. en 1982 en individuos de Lavandula de Doñana (HERRERA 1982), y de 0.14 mg. en 1984 en individuos transplantados desde Doñana a Sevilla (ver Material y Métodos). En estos últimos individuos el volumen segregado por flor en 24 horas fue de 0.4 a 0.9 uL, con una concentración que varió entre 28 y 45%, habiéndose realizado la extracción en las primeras horas de la mañana. Este rango de concentraciones podría incluso duplicarse en las horas del mediodía y la tarde, al igual que sucede en otras especies del género (L. latifolia, C.M. HERRERA inédito), y en especies de otros

géneros de Labiatae (p.e. Rosmarinus officinalis, véase más adelante).

La apertura de flores se produce a lo largo del día, sobre todo en las horas centrales. La duración de la flor oscila entre 5 y 7 días. Incluso antes de abrirse la flor, el polen ya se está liberando de las anteras de manera que casi todo él se dispersa en el primero y segundo día. A partir de entonces la flor queda en situación exclusivamente receptiva, y los lóbulos de la corola se pliegan hacia atrás contribuyendo a exponer el estigma para la recepción del polen. Por lo tanto, existe protandria aunque no tan fácilmente perceptible como en otras Labiadas (véase Rosmarinus officinalis).

El fruto es potencialmente una tetranúcula (si se desarrollan los cuatro primordios seminales), pero se pueden encontrar también con una, dos o tres semillas. Las unidades de dispersión son las semillas, que quedan reunidas dentro del cáliz y al madurar completamente van poco a poco buscando la salida por la abertura del mismo. Para que se produzca la salida es necesario que el lóbulo superior del cáliz, que actúa a manera de opérculo, se levante. La dispersión debe ser sin duda favorecida por la oscilación de la inflorescencia al extremo del largo pedúnculo. Al llegar las lluvias otoñales la infrutescencia se deshace y sólo permanece el eje central. Son numerosos los insectos que se alimen-

tan de las semillas, sobre todo himenópteros parásitos y coleópteros. De un total de 100 frutos examinados -- procedentes de 10 inflorescencias de 10 individuos distintos, 15 frutos habían sido totalmente destruidos - (15%) y 6 inflorescencias tenían algún fruto predado (60%).

En cuatro individuos diferentes se embolsaron un cierto número de inflorescencias que reunían 1040 flores en total, pero tan sólo uno de los individuos produjo 4 frutos. Esto supone globalmente un 0.4% de autogamia, resultado que coincide plenamente con los de HERRE RA (1982) en señalar que son necesarios los vectores para la fructificación. Para controlar la fructificación en condiciones normales de polinización se recogieron 80 infrutescencias procedentes de 10 plantas distintas, y al azar se eligieron 20, examinándose en cada -- una 5 frutos. Esta información está resumida en la Ta -- bla 4.19. Se observó que no todas las flores de una -- inflorescencia tenían la misma probabilidad de dar lu -- gar a fruto: son las primeras flores producidas ("posi -- ción 1", centrales en la cima dicaxial) las que tienen -- mayores probabilidades de fructificación frente a las -- laterales ("posición 2"); $G=26.21$, $G_1=1$, $p<0.001$). -- Por el contrario la distribución de frecuencias del nú -- mero de semillas por fruto no es significativamente dis -- tinta en los frutos en posición 1 y en posición 2 ($G= -- 5.65$, $G_1=1$, $p>0.05$). El hecho de que las primeras flo -- res producidas en la inflorescencia den con más frecuen

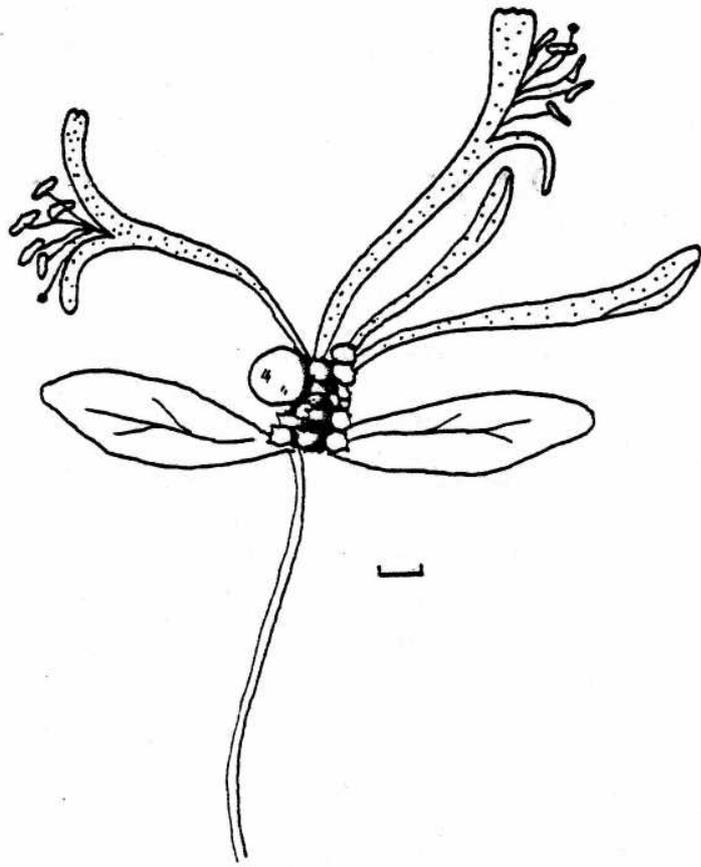
cia fruto que las posteriores no debe relacionarse con que aquéllas sean más visitadas por los insectos; de hecho el mayor atractivo de la inflorescencia en cuanto a número de flores abiertas no coincide con las primeras - flores abiertas, sino que sucede justamente lo contrario. Además las visitas de insectos son aparentemente poco o nada limitantes, ya que el vector principal (Apis mellifera) es muy abundante y capaz de visitar muchas flores - por minuto (HERRERA 1982). Es más probable que este patrón de fructificación sea resultado de causas fisiológicas, tales como limitación de los nutrientes necesarios para la fructificación (BOOKMAN 1983 a 1983 b). Apoya esta hipótesis el que existan diferencias significativas (aunque débiles) entre una serie de plantas de Lavandula que fueron abonadas y otras empleadas como control (ver-Material y Métodos; Tabla 4.20; $G = 4.07$, $gl=1$, $p < 0.05$). Es por tanto probable que exista un fenómeno de limitación de nutrientes, que origina el aborto de los embriones formados tardíamente (WYATT 1982, STEPHENSON 1981). Las flores que abren más tardíamente en la inflorescencia actuarían sólo como "donadoras de polen" (WILLSON & PRICE 1977), estando la función femenina reservada predominantemente a las primeras en abrir.

Tabla 4.19. Fructificación en plantas polinizadas libremente de Lavandula stoechas. Posición 1, flores centrales de cada cima dicasio; posición 2, flores laterales. Hay diferencias significativas en el porcentaje de fructificación de las flores según su posición ($G=26.21$, $gl=1$, $p < 0.001$). Se indica también la frecuencia de frutos con 1, 2, 3, ó 4 semillas, según su posición.

Posición .	N° flores	N° frutos	<u>Semillas/fruto</u>				N° total de semillas.
			1	2	3	4	
1	100	85	17	26	27	15	210
2	100	52	18	18	11	5	107
Total:	200	137 (68.5%)	35	44	38	20	317

Tabla 4.20. Fructificación en plantas abonadas y en plantas control de Lavandula stoechas. Hay diferencias significativas en el porcentaje de fructificación entre los dos tratamientos ($G=4.07$, $gl=1$, $p = 0.05$).

Tratamiento.	N° flores	N° frutos	<u>Semilla/fruto</u>				N° total de semillas
			1	2	3	4	
Abonadas	100	66	20	22	18	6	142
Control	100	52	18	18	11	5	107



LONICERA PERICLYMENUM

Lonicera periclymenum L.

Es una planta trepadora que en la población estudiada crecía sobre un seto de Erica scoparia y Rubus ulmifolius. La mayoría de las flores quedaban situadas en la parte superior del seto, a más de dos metros de altura.

Las inflorescencias son cabezuelas terminales que producen desde 6 a más de 30 flores, dispuesta en uno a seis verticilos de seis flores sentadas. El cáliz está reducido a cinco pequeños dientes, y la corola es de color crema, cubierta por pelos glandulosos, con un tubo de alrededor de 20 mm. de largo y dos labios algo más cortos que el tubo. Hay cinco estambres, que sobresalen largamente del tubo, y un estilo filiforme que también sobresale, rematado por un estigma capitado. El ovario contiene 12 primordios seminales. El cociente P/0 (700-1000) corresponde al de las alógamas facultativas. Flores embolsadas durante 24 horas segregaron 7 a 10 uL de néctar, con concentración entre 19 y 26%. La cantidad estimada de azúcar segregado por flor en 24 horas es de 2.0 mg. También el polen es recolectado por insectos.

Las flores de esta especie se han descrito como claramente adaptadas a la polinización crepuscular (PROCTOR & YEO, 1973, BRANTJES 1973). Emiten un aroma suave y abren al atardecer. En este estudio se ha comprobado que además de los visitantes "legítimos", que acuden a la recompensa principal (néctar) también eran

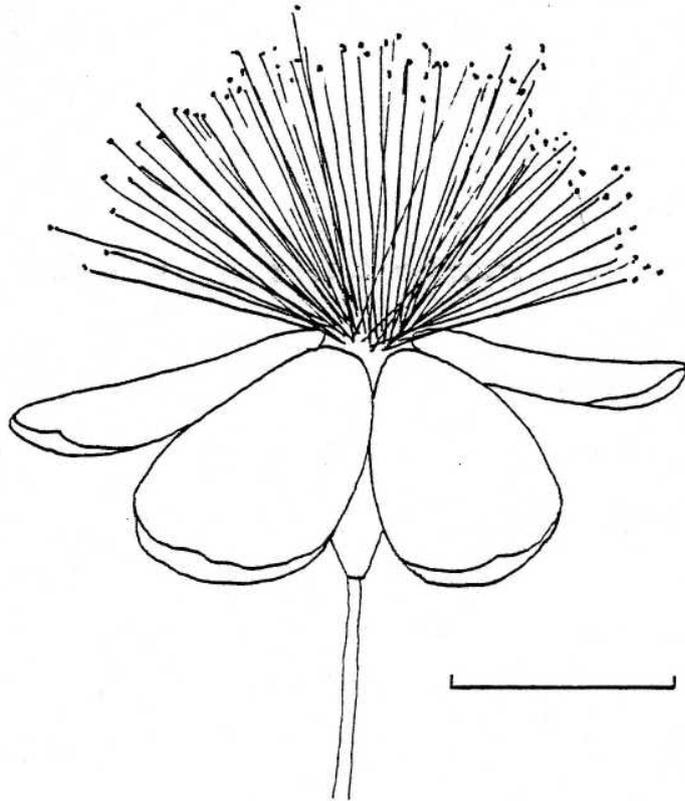
visitadas las flores por insectos diurnos que recolectaban el polen o bien llegaban al néctar rompiendo el tubo de la corola.

El fruto es carnoso, tipo baya, que cuando verde está cubierto por una especie de barniz grasiento. El fruto se vuelve de color rojo vivo al madurar. Con gran frecuencia aparecían frutos aparentemente normales en cuanto a color y aspecto, pero que no poseían en su interior ninguna semilla. La mayor parte de estas estructuras era menor de 5 mm. de diámetro, pero algunas alcanzaban hasta 10 mm. El número de semillas por fruto "verdadero" oscila entre 1 y 9. Los frutos son consumidos por aves, que dispersan las semillas (RIDLEY 1930, C.M. HERRERA 1981, JORDANO 1984). Sólo tres frutos maduros de un total de 84 examinados (3.6%) habían sufrido predación.

Al no ser posible diferenciar individuos en la población estudiada, se tomaron inflorescencias (tan distantes como fue posible) como unidades de marcaje para controlar la fructificación. Un total de 84 inflorescencias, que produjeron 1537 flores, dieron lugar a 126 frutos con alguna semilla, lo que equivale a una fructificación del 8.2

Quizás la explicación de esto sea que la abundante multiplicación vegetativa hace que el polen sea transportado entre "individuos" genéticamente idénticos

(BRANTJES 1973). Un total de 211 flores embolsadas, pertenecientes a 12 inflorescencias, no dieron lugar a ningún fruto.



MYRTUS COMMUNIS

Myrtus communis L.

Se trata de un arbusto de altura muy variable en la población estudiada, existiendo plantas de poco más de 30 cm. y plantas de hasta 3 metros de altura. Estas, generalmente con un tronco y una copa bien diferenciados, fueron las que florecieron más te.

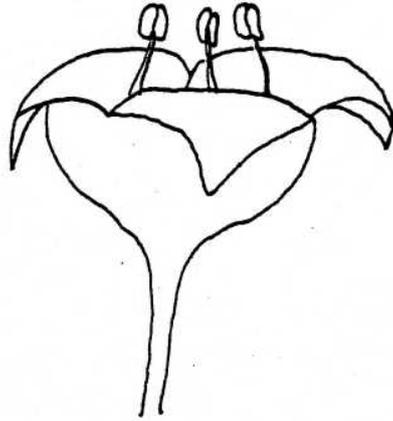
Las flores tienen alrededor de 2 cm. de diámetro y se producen solitarias en la axila de las hojas. Tienen un fino pedicelo y un cáliz con cinco dientes reducidos. La corola la forman cinco pétalos blancos, redondeados y libres. Los estambres son muy numerosos (104- 129), y tienen largos filamentos. El ovario es infero, con 44-56 primordios seminales. Hay un estilo suavemente curvado, cuyo extremo sobresale un poco de entre los estambres. A pesar del gran número de óvulos en el ovario el cociente P/O es muy alto (8000-15000) debido a la enorme producción de polen por flor. Dicho cociente correspondería al de las especies alógamas obligadas. Las flores son aromáticas y no producen néctar, tratándose de una especie típicamente palinófila.

Los frutos son carnosos, tipo baya, negro-azulados en la madurez y contienen entre 1 y 19 semillas. La dispersión la realizan aves (C.M. HERRERA 1981, 1984, JORDANO 1984). Ningún fruto de los examinados había su-

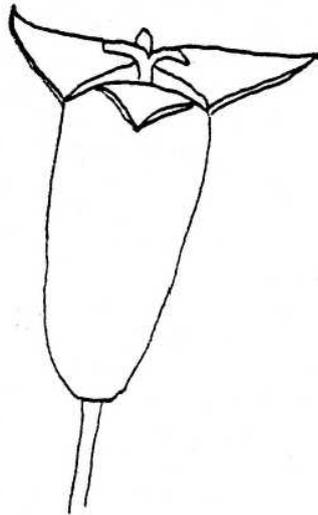
frido predación. La fructificación en flores polinizadas libremente y embolsadas se expone en la Tabla 4.21.- El porcentaje de fructificación es alto, y además hay -- que señalar que en una de las plantas se produjeron un -- cierto número de frutos normales a partir de flores em -- bolsadas. No hay que descartar la posibilidad de que -- existan con cierta frecuencia individuos apreciablemen -- te autocompatibles en esta especie. Este _hecho ha sido también observado en otras poblaciones (observación per -- sonal).

Tabla 4.21. Fructificación en flores polinizadas libremente y embolsadas de cuatro individuos de Myrtus communis.

Planta	Polinización libre.		Embolsadas.	
	Nº flores	Nº frutos	Nº flores	Nº frutos.
1	290	245	-	-
2	229	76	18	0
3	200	143	-	-
4	138	122	60	27
Total:	857	586 (68.4%)	78	27 (22.5%)



♂



♀

OSYRIS ALBA

Osyris alba L.

Arbusto hemiparásito, dioico, generalmente de menos de medio metro de altura en la población estudiada.. Las plantas emiten tallos reptantes subterráneos a largas distancias, con el resultado de que pueden tomarse como individuos lo que no son más que diferentes brotes de un mismo tallo subterráneo. Como consecuencia de esto, se forman agrupaciones de "plantas" de un mismo sexo.

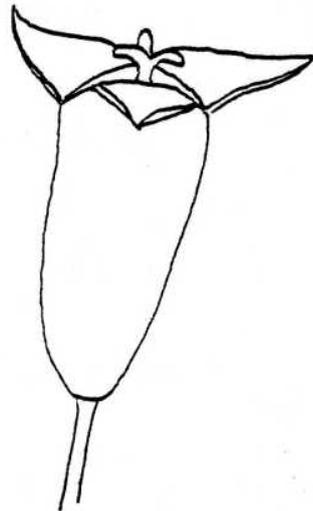
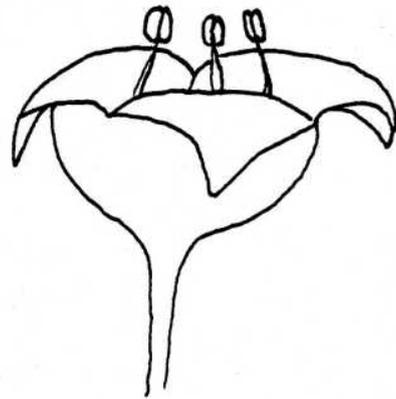
Las flores, tanto masculinas como femeninas, son de color verde y apétalas. Las masculinas tienen 3-5 mm. de diámetro, tres sépalos patentes o reflejos y tres estambres. No hay restos de ovario. Las femeninas son algo menores en cuanto a diámetro (3-4 mm..) con tres sépalos erecto patentes. Hay tres estaminodios -- (sin polen), un ovario que contiene un único primordio seminal funcional, y del que parte un corto estilo con tres brazos. La presencia del ovario hace que las flores femeninas sean mucho más voluminosas que las masculinas. Unas y otras segregan néctar en un disco triangular y central, en cantidades muy pequeñas.. Los insectos que las visitan son en su mayoría diminutos y consumen el néctar o/y el polen.

El fruto es una drupa de color rojo, con una sola semilla. La dispersión es realizada por aves. - -

(C.M. HERRERA 1981, JORDANO 1984). La predación fue muy intensa sobre los frutos verdes, evitando que aproximadamente la mitad de los producidos llegaran a madurar (Tabla 4.22). De 96 frutos verdes, 51 fueron totalmente destruidos, y este factor contribuyó apreciablemente a disminuir la cosecha. Pero ésta hubiera sido pequeña en cualquier caso: sólo el 6.9% de las flores produjeron frutos verdes. La escasez de polen puede ser una causa que explique este fenómeno, ya que la distribución espacial de los pies masculinos y femeninos es tal que suelen encontrarse próximos pies del mismo sexo, como se indicó más arriba, a causa de la frecuente multiplicación vegetativa.

Tabla 4.22. Fructificación en ocho pies femeninos de Osyris alba. La diferencia entre el número de frutos verdes y maduros se debió a predación.

Planta	Nº. flores	Nº frutos	
		Verdes	Maduros
1	175	0	0
2	400	36	22
3	200	11	4
4	150	15	0
5	100	11	7
6	100	0	0
7	110	9	6
8	150	14	6
Total:	1385	96 (6.9%)	45 (3.3%)



OSYRIS QUADRIPARTITA

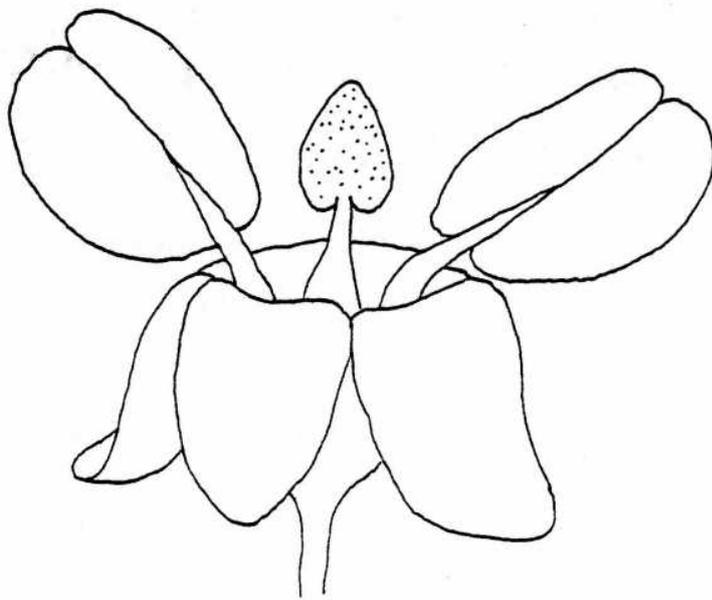
Osyris quadripartita Salzm.ex Decne

Arbusto hemiparásito dioico, de hasta más de tres metros de altura. En la población estudiada son las plantas masculinas las que alcanzan los mayores tamaños, tanto en altura como en superficie.

Las flores masculinas se producen en inflorescencias terminales, mientras que las femeninas aparecen solitarias en la axila de las hojas. Esto contribuye a que el despliegue floral de las femeninas sea relativamente menor. La estructura floral en ambos sexos es prácticamente idéntica a la de O. alba, aunque algo menores, de 3-4 mm. de diámetro. Son verdes, y desprenden un olor característico, algo ácido, que es difícil de apreciar excepto en las plantas masculinas más grandes. Los dos tipos de flores, masculinas y femeninas, segregan néctar en minúsculas gotitas que hacen brillar el disco central triangular de la flor. La duración de las flores masculinas es menor que la de las femeninas. Aquéllas permanecen activas y liberando polen alrededor de tres días. En cambio las femeninas permanecen aparentemente receptivas (estilo y sépalos turgentes) durante 5-7 días, pasados los cuales la flor puede desprenderse más o menos pronto (posiblemente si no ha sido polinizada) o permanecer como ovario latente mucho tiempo después.. El patrón de desarrollo de los frutos ha sido estudiado detenidamente por C.M. HERRERA (1985). Es muy difícil, por no decir imposible, predecir cuando un ovario latente va a desarrollarse dando lugar a un fruto. De flor a fruto pueden pasar desde semanas hasta meses según el autor citado.

El fruto es una drupa de color rojo-anaranjado, con una sola semilla, y la dispersión la realizan aves - (C.M. HERRERA 1981, 1984). Se observaron daños por predación en 9 frutos sobre un total de 126 (7.1%), tanto - en la pulpa como en la misma semilla.

Dado que la especie es dioica la fecundación - cruzada es una necesidad. La población estudiada era re lativamente poco densa (aproximadamente 10 plantas en 4 hectáreas) lo que podría explicar el bajo porcentaje de fructificación estimado: a partir de unas 2400 flores - femeninas tan solo se produjeron 126 frutos verdes.



PHILLYREA ANGUSTIFOLIA

Phillyrea angustifolia L.

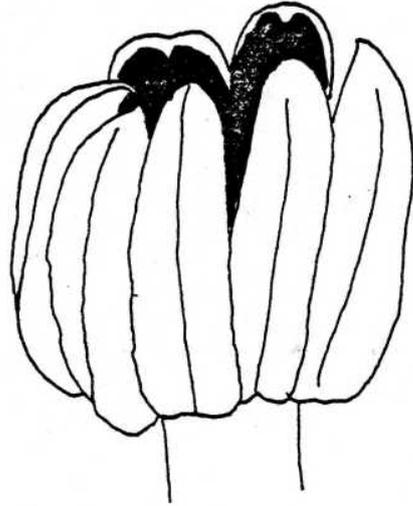
Este arbusto alcanza generalmente alturas entre 1 y 2 metros. En la axila de las hojas se producen racimos con 5-10 flores hermafroditas, de 3 a 4 mm. de diámetro. El cáliz está muy reducido, y la corola posee cuatro pétalos blancos, reflejos, soldados en la base formando un tubo muy corto. Sobre este tubo están soldados los filamentos de los estambres, que son dos, con anteras muy grandes en relación al tamaño de la flor. El ovario es bilocular, poseyendo cada lóbulo dos primordios seminales, pero generalmente sólo es fértil en cada flor un primordio seminal. El estilo es corto y terminado en un estigma mazudo con dos lóbulos poco marcados. El cociente P/O es de 14000-20000 si se consideran cuatro primordios seminales por ovario, y de 56000-80000 si sólo se cuenta el único primordio fértil. No hay secreción de néctar. Ocasionalmente se observaron insectos recolectando el polen, pero tanto la enorme cantidad de polen producido por flor (que vuela con facilidad), como la estructura floral (pétalos reflejos, gran superficie estigmática, reducción extrema del número de primordios seminales fértiles por flor) sugieren que esta especie es anemófila.

El fruto es una drupa de color negro, y las semillas son dispersadas por aves (C.M. HERRERA 1981, 1984, JORDANO 1984). Sobre un total de 100 frutos observados no se encontró ninguno que hubiera sido predado.

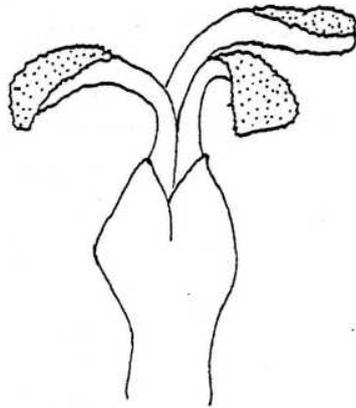
La fructificación en ramas de una serie de individuos de esta especie se expone en la Tabla 4.23. La fructificación se caracterizó por un carácter de "todo o nada" en los individuos polinizados normalmente: las plantas que fructificaron lo hicieron abundantemente, y las que no fructificaron no lo hicieron en absoluto. No se observaron casos de plantas con cosechas de tipo medio. Lógicamente, sólo las plantas que fructificaron son útiles como controles de los tratamientos empleados. En la planta B, que fructificó en abundancia, se formaron frutos también dentro de la bolsa de tela, pero no dentro de la bolsa de papel, lo que confirma la hipótesis de que el polen es efectivamente transportado por el viento. Por su parte, la planta E, no produjo ningún fruto en condiciones normales de polinización, y tampoco cuando se le suministró polen adicional artificialmente; esto sugiere que la ausencia de fructificación no era debida a ausencia de polen en los estigmas, sino a algún otro motivo. La planta F, fructificó en polinización libre, y también en polinización artificial, la cual hizo crecer levemente el porcentaje de fructificación del 46 al 49%. Puede concluirse que la especie es anemófila y también que la fructificación está sujeta a un control interno complejo, no solamente dependiendo de la cantidad de polen en los estigmas. El patrón de fructificación individual de "todo-nada" (Tabla 4.23), apunta hacia una forma de dioecia funcional incipiente.

Tabla 4.23. Fructificación en ramas de seis individuos de Phillyrea angustifolia. Las ramas polinizadas artificialmente recibieron polen suplementario aplicado con una rama de -- otra planta.

Planta	Polinización libre.		Bolsa de tela		Bolsa de papel		Polinización artificial	
	Nº flores	Nº frutos	Nº flores	Nº frutos	Nº flores	Nº frutos	Nº flores	Nº frutos
	94	0	200	0	150	0		
B	235	50 (21%)	165	28 (17%)	105			
C	160	0	150	0	200	0		
D	280	0	270		280	0		
E	200	0					200	0
F	260	120 (46%)					350	170 (49%)



♂



♀

PISTACIA LENTISCUS

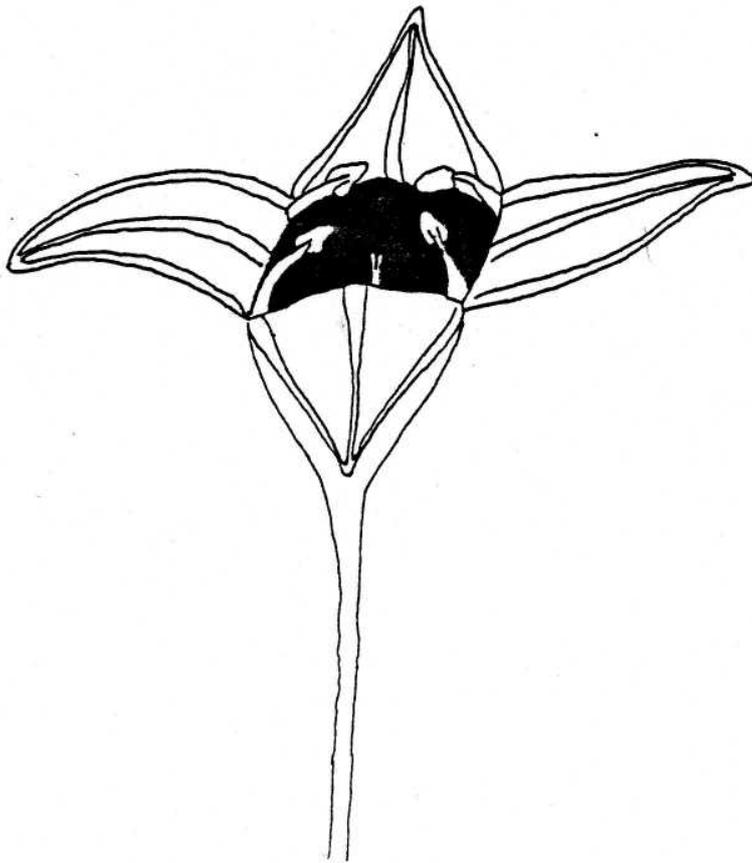
Pistacia lentiscus L.

Arbusto dioico que en la población estudiada variaba en altura entre 0.5 y 2 metros. Las flores de uno y otro sexo son pequeñas (0.5-1.5 mm. de diámetro las femeninas y 1.5-4.0 mm. las masculinas) y se agrupan en inflorescencias cortas que contienen de 10 a 14 flores masculinas ó 10 a 25 flores femeninas. Poseen un cáliz extraordinariamente reducido y carecen en absoluto de corola. Las flores masculinas tenían 8-10 estambres con filamentos muy cortos y grandes anteras y un rudimento de estilo que quedaba totalmente cubierto por los estambres. Las femeninas se reducen al ovario, con un único primordio seminal, y al estilo, que posee tres brazos patentes, aplanados, papilosos y teñidos de rojo durante la anthesis. No hay secreción de néctar en las flores y no se observaron visitas de insectos. El polen es producido en enormes cantidades en cada flor masculina (47000 a 66000-granos) y vuela con facilidad. La morfología simplificada de las flores, el gran tamaño relativo de las superficies estigmáticas y el que las flores aparezcan en el exterior de las plantas precediendo al crecimiento vegetativo denotan claramente que la especie es anemófila.

El fruto es una drupa de color rojo o negro, con una semilla. En una infrutescencia es común encontrar frutos rojos y negros (JORDANO 1984, y observación personal), pero en la población estudiada no llegó a aparecer-

ningún fruto negro. No se observaron señales de predación sobre los frutos, aunque estos son con frecuencia atacados por aves granívoras (JORDANO 1984). La dispersión la realizan aves, siendo esta especie una de las más importantes en la alimentación de los pájaros frugívoros de la zona (C.M. HERRERA 1981, 1984, JORDANO 1984).

De un total de 80 inflorescencias femeninas pertenecientes a diversas plantas y conteniendo 1368 flores, se produjeron 219 frutos (16%). Al examinar las semillas se encontró que en la inmensa mayoría de los casos el embrión había degenerado y las semillas estaban vacías; sólo 7 semillas aparentemente normales se produjeron, con lo que el porcentaje real de fructificación queda reducido a 0.5%. Se han descrito en diversas ocasiones fenómenos semejantes de esterilidad en especies del género Pistacia (GRUNDWAG 1975). En P. lentiscus la formación de grandes cantidades de frutos que no poseen semillas viables forma parte del comportamiento natural de la especie (JORDANO 1984). Dado que los frutos poseen una pulpa con gran valor nutritivo (58% de grasas en peso seco, JORDANO 1984) y son sin duda muy costosos de producir para la planta, el comportamiento de esta especie supone un caso biológico singular y complejo (hay fenómenos de partenocarpia en el género; CRANE 1973, 1975), para el que se han dado diversas explicaciones (véase JORDANO 1984).



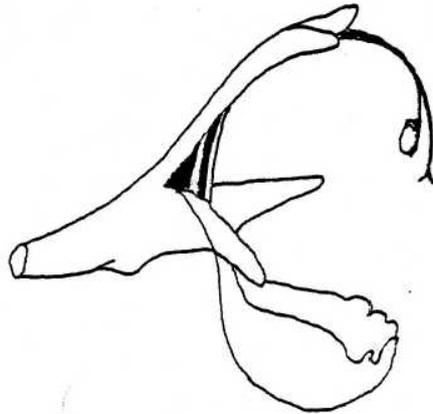
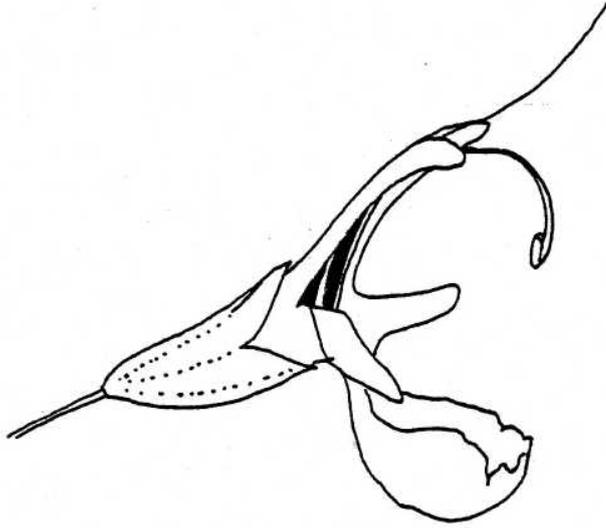
RHAMNUS LYCIOIDES

Rhamnus lycioides L.

Esta especie escasea en el área de estudio y -- la mayor parte de las plantas estaban muy maltratadas -- por el ganado y los ungulados silvestres. La floración -- fue casi inexistente en 1983 y muy escasa en 1984, por -- lo que las observaciones realizadas son por desgracia -- muy fragmentarias. Las plantas no sobrepasaban un metro de altura, y produjeron flores verdes, apétalas, de 5 -- mm. de diámetro, agrupadas en racimos axilares. Poseen -- cuatro sépalos verdes, triangulares, con nervios longitu -- dinales marcados. La corola está reducida a cuatro pe -- queñas escamas lineares que o bien son caedizas o faltan -- ya en el botón. Existen cuatro estambres, y un ovario -- colocado en el fondo del receptáculo, que es acopado. -- El ovario posee dos brazos estilares cortos que no lle -- gan a sobresalir del nivel de los estambres. La especie -- se considera funcionalmente dioica (JORDANO 1984) y en -- efecto en otras especies del género Rhamnus, tales como -- R. alaternus, existe un dimorfismo sexual muy marcado, -- poseyendo unas plantas flores con estambres desarrolla -- dos, ovario reducido y sépalos reflejos, mientras que -- otras plantas poseen flores con sépalos erecto patentes, -- estambres no funcionales y ovario bien desarrollado (ob -- servación personal). Estas últimas son las únicas que -- dan lugar a frutos. Aunque no he encontrado el tipo flo -- ral femenino en R. lycioides, esto puede haberse debido -- a la escasa floración en los años del estudio. Ninguna --

de las plantas que florecieron, y a las cuales se refiere la descripción floral hecha al principio de este apartado, produjo ningún fruto. Las flores de ese tipo producían entre 14000 y 20000 granos de polen.

Se observó secreción de néctar en cantidades mínimas en el receptáculo floral. Observaciones realizadas en otras poblaciones de esta especie no tan castigadas por factores adversos, fuera de la Reserva, permiten afirmar que en general la especie no es muy nectarífera. Tanto el polen como el escaso néctar son consumidos por los insectos. Según TUTIN (1968) el fruto es una frupa negra con dos pirenos. La dispersión la realizan aves --- (C.M. HERRERA 1981, JORDANO 1984).



ROSMARINUS OFFICINALIS

Rosmarinus officinalis L.

Arbusto de hasta 1.5 metros de altura, con flores hermafroditas de color blanco azulado, algo variable entre individuos, fuertemente zigomorfas, cuya mayor dimensión es la altura (10-15 mm.). El cáliz es bilabiado, y también la corola posee dos labios, siendo el más desarrollado el inferior, que está surcado por guías nectaríferas en forma de hileras de pequeños puntos azules. El labio superior es estrecho y cubre parcialmente los filamentos estaminales y el estilo. El tubo de la corola queda parcialmente incluido en el cáliz y tiene 5-6 mm. de longitud, poseyendo en la zona media una pequeña dilatación sacciforme (espolón) y dos invaginaciones que provocan un estrechamiento del tubo. Existen sólo dos estambres, con filamentos largos y curvados que terminan cada uno en media antera. El ovario tiene cuatro primordios seminales, de entre los que sale el largo estilo, que en las flores jóvenes es prácticamente recto, y paulatinamente se va curvando. El estigma posee dos lóbulos agudos, no siempre fácilmente distinguibles. El cociente P/0 varía entre 1100 y 1700, lo que correspondería a las alógammas facultativas. Las flores segregan néctar, que se acumula en la base del tubo de la corola. El promedio de secreción durante 24 horas es de 0.2 mg./flor, mientras que la secreción total estimada durante toda la vida de la flor es de 0.6 mg./flor (véase Tabla 4.24). Estos datos se refieren al contenido neto en azúcar, que es el resulta

Tabla 4.24. Cuantificación del néctar acumulado en flores embolsadas de Rosmarinus officinalis. La extracción fue realizada entre las 10 y las 11 horas de la mañana, hora solar. La secreción total se refiere a la cantidad acumulada durante toda su vida en flores que comenzaban ya a marchitarse. N = número de mediciones; e.s. = error estandard.

	azúcar ^a	VOLUMEN ^b			CONCENTRACION ^c		
		x ± e.s.	Rango	N	x ± e.s.	Rango	N
Secreción en 24 horas.	0.2	0.5±0.1	0-1.5	58	39 ±4	21-46	9
Secreción total:	0.6	1.6±0.1	1.0-2.5	24	37±8	26-44	12

a, contenido estimado por flor, en mg.; b, volumen por flor, en uL; c, porcentaje peso-peso.

do de multiplicar el volumen por la concentración. En la Figura 4.7 puede comprobarse cómo varían estas dos magnitudes en el néctar producido en flores seguidas desde antes de abrirse a lo largo de su primer día de vida. Volumen y concentración varían inversamente, estando más diluido el néctar en las primeras horas de la mañana, y aumentando progresivamente su concentración a lo largo del día. Durante la noche tiene lugar un descenso de la concentración, que conlleva un aumento del volumen contenido en las flores, y a la mañana siguiente el proceso de concentración paulatina vuelve a iniciarse. Por lo que se refiere al contenido neto de azúcar en las flores hay que señalar varios aspectos. Primero, que antes de abrirse las flores ya contienen una cantidad apreciable. Segundo, que el mayor incremento de la cantidad de azúcar se produce durante las horas centrales del día, al mismo tiempo que el volumen disminuye y la concentración está aumentando. Y finalmente, que existe poca secreción neta durante la noche.

En la Figura 4.8 se representa el patrón de apertura de las flores, a partir de 80 botones marcados y numerados individualmente, que fueron observados periódicamente en los días sucesivos. Muy pocas flores abren durante la noche, produciéndose la apertura masiva de ellas durante la primera mitad del día. En estas flores recién abiertas el estilo está erguido, y su extremo queda fuera de la trayectoria de un insecto que visite la flor, mientras que las anteras liberan activamente el polen en cada

FIGURA 4.7. Patrón de secreción de néctar en flores de Rosmarinus officinalis, a lo largo del primer día de vida; la primera extracción fue realizada sobre flores cerradas todavía. El trazo horizontal representa la media, el vertical ± 1 error estándar, y el número al lado de la media es el tamaño de la muestra.

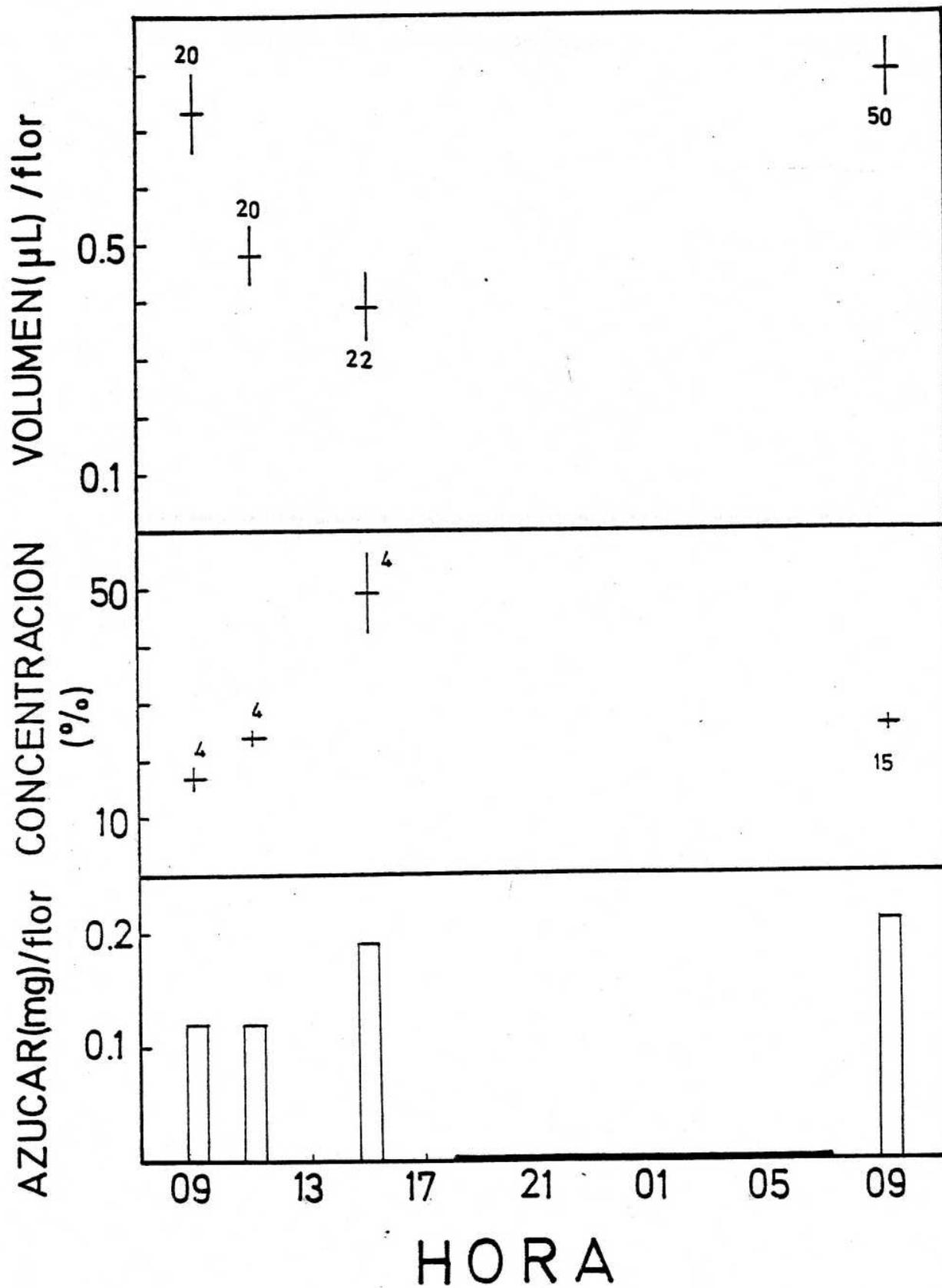
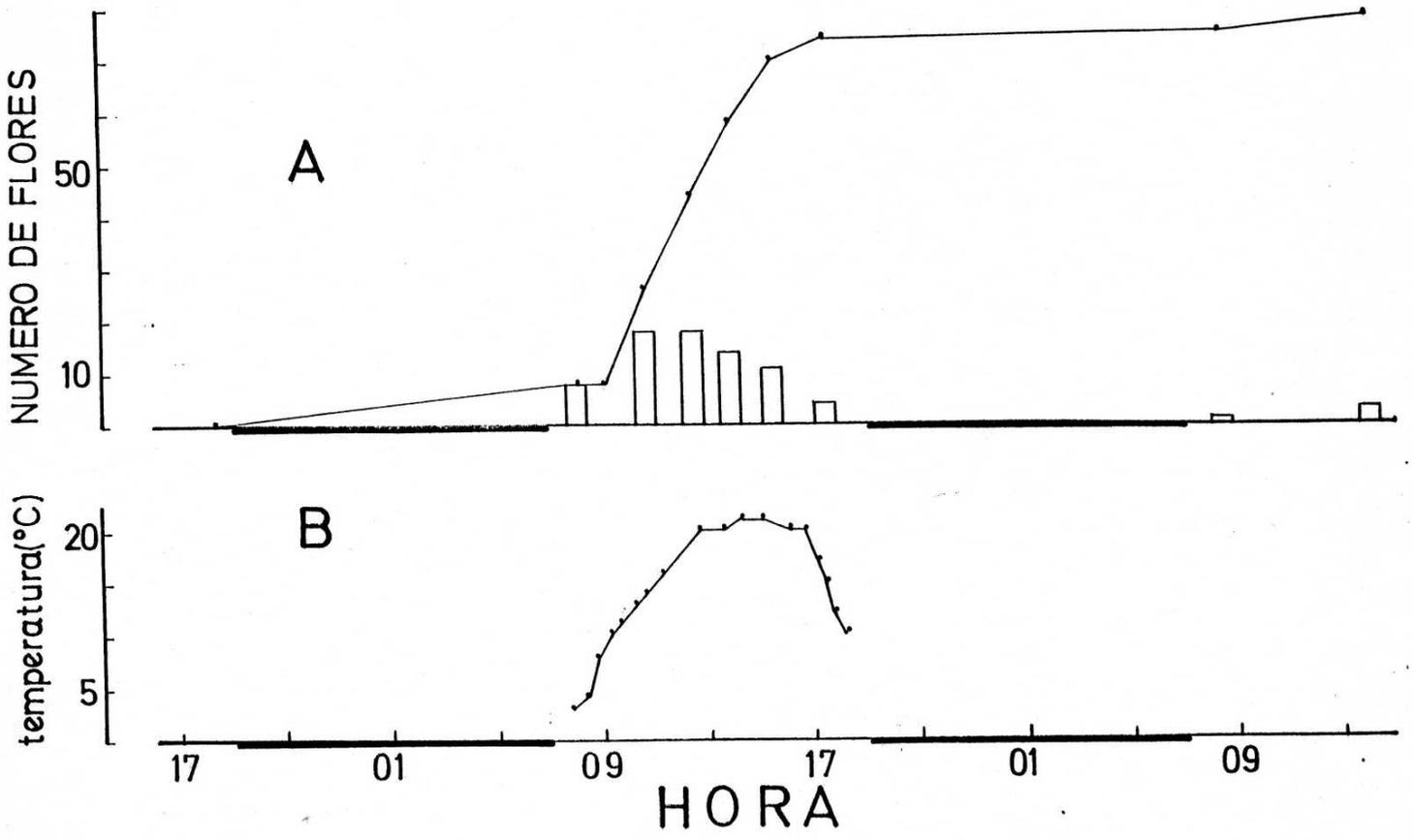


FIGURA 4.8. Patrón de apertura de flores de Rosmarinus --
officinalis extraído mediante seguimiento de--
80 botones florales marcados y numerados indi-
vidualmente pertenecientes a tres plantas di-
ferentes, en enero de 1983. A: número de --
nuevas flores abiertas (barras verticales) y
número acumulado (línea continua). B: va --
riación a lo largo del día de la temperatura-
a la sombra.



visita que se produce. A lo largo de este primer día de vida el estilo va curvándose y ya en las primeras horas del segundo día lo está totalmente. En ese momento no queda prácticamente polen en las anteras y la flor pasa a comportarse como femenina. Esta situación perdura durante todo el segundo y tercer día, al final del cual aparecen los primeros síntomas de marchitez en la corola. Al cuarto día la corola está prácticamente desprendida del cáliz, y el estigma se oscurece. En resumen, las flores de R. officinalis son fuertemente protándricas, ocupando la fase masculina el primer día y la fase femenina los dos o tres días siguientes.

Resultado de la mayor duración de la fase femenina en la flor es que la mayoría de las flores de la población se encuentran en estado femenino, y un porcentaje bajo (4-25% de las flores) se encuentra en fase de liberar polen. Al ser pequeño, también a nivel de individuo, el porcentaje de flores donadoras frente al de receptoras por simple probabilidad debe minimizarse el trasiego de polen entre flores de una misma planta respecto a una situación en que unas y otras flores fueran igualmente abundantes. Este mecanismo podría ser importante de cara a minimizar la geitonogamia, ya que no parece existir mecanismos de autoincompatibilidad genéticos en la familia Labiatae (FRYXELL 1957, NETTANCOURT 1977).

El fruto es potencialmente una tetranúcula, con 1-4 semillas que quedan rodeadas por el cáliz. La dispersión se produce por desprendimiento del fruto completo o

de las semillas individuales. Las semillas poseen carúncula, y son buscadas y transportadas por hormigas (Messor maroccanus Emery) que probablemente juegan un cierto papel en la dispersión. El interés que despiertan los frutos en las hormigas es lo suficientemente grande como para impulsarlas a subir a las plantas y retirar los frutos incluso verdes. La recolección de frutos verdes debería considerarse como predación evidente, pero el transporte de frutos maduros sería hipotéticamente dispersión. No obstante, a las hormigas del género Messor se les ha atribuido una conducta de granívoras indiscriminadas (MULLER-1933), lo que pone en entredicho su papel de dispersantes. Además de las hormigas hay otros agentes predadores de los frutos en desarrollo. Doce frutos de un total de 50 procedentes de diversas plantas se encontraban atacados por larvas minúsculas (1-1.5 mm. de longitud; hasta 8 larvas en un solo fruto) de un díptero no identificado. Estas larvas consumían la zona central del fruto donde se insertan las semillas, y aunque éstas no eran dañadas directamente el resultado era igualmente negativo, ya que el fruto completo era arrojado al suelo y las semillas se malograban al no haber completado su desarrollo. Aparte de los daños causados por hormigas y dípteros, un porcentaje alto de semillas aparentemente normales estaban totalmente vacías, sin que la testa contuviera más que aire y restos secos del embrión. El factor desconocido que originó este hecho operó, al igual que la predación por animales, tanto en 1983 como en 1984. El porcentaje de semillas vacías fue del 76% en 1983 (n=330) y del 65% en 1984 (n=119). Cualquiera que sea la causa está claro que

no se trata de un hecho aislado en la población. La sequía existente, o el aborto espontáneo por inviabilidad de los embriones pueden citarse como posibles causas -- (STEPHENSON 1981).

El gran número de factores envueltos hace que sea difícil dar una estima de la fructificación real en esta especie. En la Tabla 4.25 se exponen los resultados de la fructificación en flores polinizadas libremente en 1983. El porcentaje de frutos verdes producidos se asemeja a los niveles encontrados en otras especies (52%), pero las sucesivas pérdidas ocasionadas por predación o aborto espontáneo hacen que la fertilidad real sea mucho menor (31%); si a esto se une que las tres cuartas partes de las semillas que llegaron a madurar eran totalmente inviábiles por carecer de embrión, la fructificación efectiva se reduce al 8%. En resumen, 100 flores produjeron tan sólo 20 semillas útiles.

En la Tabla 4.26 se exponen los resultados de --- fructificación en flores embolsadas en los dos años de estudio. Es evidente que esta especie no es autoincompati--- ble, y que puede hasta cierto punto fructificar en ausencia de vectores. En la Tabla 4.26 se indica solamente el número de frutos maduros, pero el número de frutos verdes que se originaban era muchísimo mayor. Sin embargo, la mayo--- ría de estos frutos se desprendían y abortaban de manera --- parecida a lo que pasaba en las plantas polinizadas libre-

mente. Las semillas producidas dentro de las bolsas también estaban en cierto número vacías (58%, n=223), pero las viables eran totalmente indiferenciables de las producidas en polinización libre. Aunque el porcentaje de autogamia promedio en los dos años es sólo del 11.5%, 100 flores embolsadas en 1983 dieron lugar a 12 semillas viables, frente a 20 que originaron 100 flores normalmente polinizadas; esto equivale a una autogamia relativa del 60%. Hay que tener en cuenta no obstante, que al encontrarse dentro de las bolsas los frutos estaban más protegidos de los agentes de predación.

El gran número de frutos verdes producidos para más tarde ser abortados (tanto en las bolsas como en polinización libre) hace pensar en un mecanismo de aborto selectivo, tipo incompatibilidad postcigótica (NETTANCOURT-1977) más o menos versátil, para eliminar los embriones procedentes de fecundación no cruzada. Corroborar la existencia de este mecanismo requeriría estudios de otro tipo que los realizados en este trabajo.

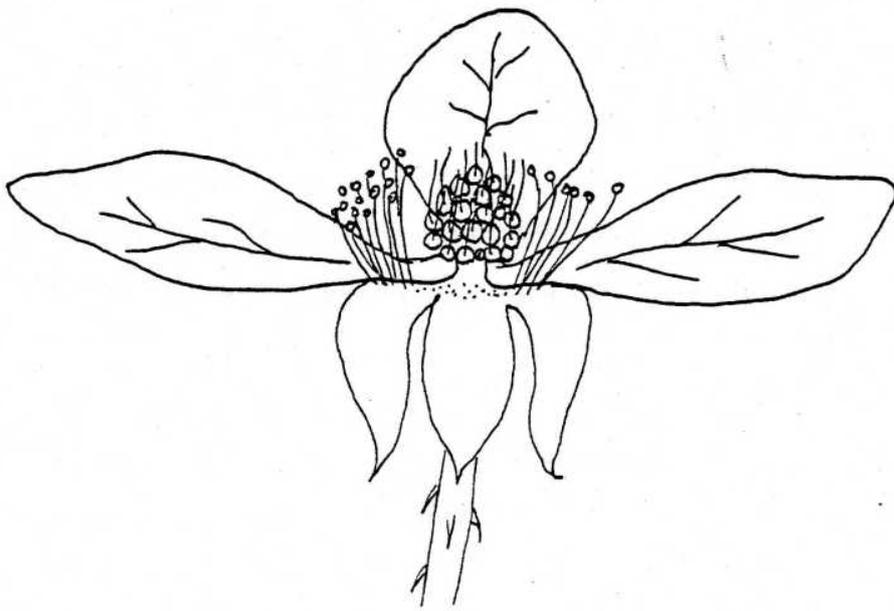
Tabla 4.25. Fructificación en flores polinizadas libremente de Rosmarinus officinalis. Las estimas se hicieron a partir de flores marcadas y numeradas, seguidas periódicamente. La diferencia entre el número de frutos verdes y maduros se debe a aborto espontáneo y/o predación conjuntamente.

Planta	N° flores.	N° frutos	
		Verdes	Maduros
10	70	27	4
11	35	20	13
12	35	20	14
13	29	16	11
14	37	22	16
15	50	28	20
Total:	256	133 (52%)	78 (31%)

Tabla 4.26. Fructificación en flores embolsadas de Rosmarinus officinalis. El número indicado de semillas y frutos corresponde exclusivamente a maduros.

AÑO	Planta	Nº flores.	Nº frutos.	Nº semillas ^a
1983	1	280	31	80
	2	95	13	35
	3	72	9	25
	4	140	14	38
	5	210	16	43
	Total:	797	83 (10.4%)	221
1984	10	64	12	24
	11	205	25	62
	12	110	20	46
	14	147	13	28
	Total:	527	70 (13.2%)	160

a: número total, vacías más llenas.



RUBUS ULMIFOLIUS

Rubus ulmifolius Schott

Arbusto que alcanzaba hasta más de dos metros en la población estudiada. A diferencia de la mayoría de las especies del género, se trata de una especie sexual, no agámica y diploide (HESLOP-HARRISON 1968). -- Las flores se producen en racimos laterales que contienen de 3 a 50 flores ($x = 12 \pm 1$; $n=82$). Estas tienen 26-33 mm. de diámetro, con cinco sépalos que se vuelven reflejos en la flor abierta, y cinco pétalos de color blanco a rosado. Las flores tienen de 200 a 275 estambres con filamentos rosados y anteras blanquecinas en el momento de la antesis. El ovario es supero, con 37-60 carpelos dispuestos sobre un receptáculo convexo. -- Cada carpelo posee un estilo rosado y el conjunto de todos los estilos ocupa el centro de la flor. El cociente P/O es de 8000-25000, lo que sitúa a la especie entre las alógamas obligadas.

Las flores producen néctar en la base del ovario que es retenido en parte por capilaridad entre los estambres. En 24 horas las flores produjeron un promedio de 1.2 mg. de azúcar por flor entre 1.7 y 4.4 uL. -- La flor dura 2-3 días, produciéndose la caída de los pétalos principalmente a lo largo del tercer día.

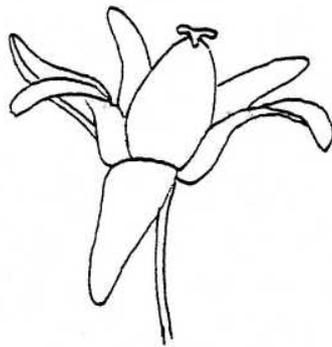
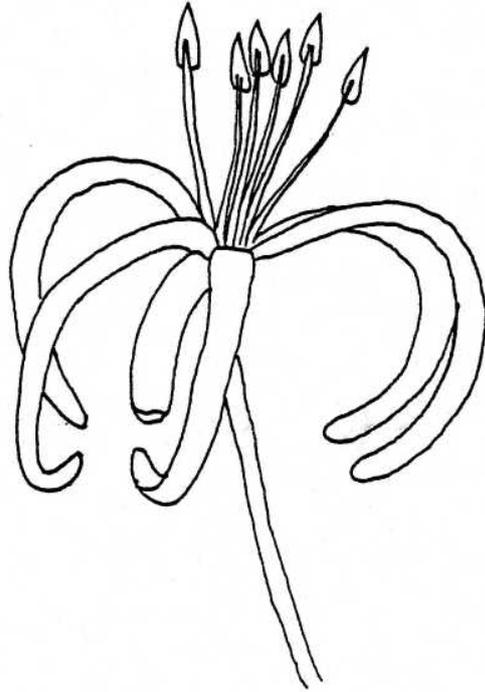
El fruto es una polidrupa de color verde primero, luego rojo y totalmente negra en la madurez. El --

número de semillas por fruto osciló entre 4 y 65 ($x = 25.4 \pm 1.5$, $n=107$). La dispersión la realizan sobre todo -- aves (C.M. HERRERA 1981, 1984, JORDANO 1982, 1984), pero no se trata de un fruto típico de dispersión ornitócora ya que posee olor (PIJL 1972). No se observaron -- frutos predados, pero hay que señalar que en la inmensa mayoría de los frutos, la pulpa no llegó a ponerse jugosa (Laguna del Ojillo), y al permanecer secos los frutos no eran consumidos por los dispersantes, siendo las semillas sin embargo, aparentemente normales. En la -- otra población estudiada (Rancho de María Manuela) los frutos sí maduraron normalmente y fueron consumidos.

En la Tabla 4.27 se indica la fructificación en polinización libre y en inflorescencias embolsadas. Ningún fruto se originó a partir de 158 flores embolsadas, mientras que la fructificación alcanzó el 77% en -- condiciones de polinización libre, lo que indica que la visita de insectos es necesaria para la fructificación.

Tabla 4.27. Fructificación en flores polinizadas libremente y embolsadas de *Buis ulmifolius*.

Rodal	Polinización libre		Embolsadas.	
	Nº flores	Nº frutos	Nº flores	Nº frutos
1	83	45	19	0
2	110	98	15	0
3	100	88	30	0
4	85	75	8	0
5	89	55	18	0
6	91	60	13	0
7	200	84	10	0
8	60	59	15	0
9	83	75	14	0
10	130	85	16	0
Total:	931	724 (77.8%)	158	0



SMILAX ASPERA

Smilax aspera L.

Planta trepadora, dioica, de hasta 3 metros de altura en la población del estudio. Las flores se agrupan en inflorescencias que contienen 10 a 190 flores femeninas ($x=76.6 \pm 6$, $n=58$) o de 10 a 170 flores masculinas ($x = 49 \pm 4$, $n=74$). Ambos tipos florales poseen un periantio formado por 6 tépalos libres, de color blanco, que en las masculinas son reflejos, y en las femeninas reflejo patentes. Las masculinas tienen 6-10 mm. de diámetro y las femeninas 5-10 mm. Las masculinas poseen 6 estambres y carecen de todo resto de ovario, mientras que las femeninas tienen un ovario relativamente grande en relación al tamaño de la flor, con tres primordios seminales y rematado en tres brazos estilares cortos y blancos. Ni las flores femeninas ni las masculinas segregan néctar. El polen es la recompensa en las masculinas mientras que en las femeninas se ha observado reiteradamente a algunos vectores (principalmente dípteros) lamer los brazos estilares, por lo que es posible que en ese lugar se produzca algún tipo de secreción estigmática. Las flores de ambos sexos son aromáticas. La apertura de flores se produce a lo largo de la noche y las primeras horas de la mañana., como puede comprobarse en la Figura 4.9.

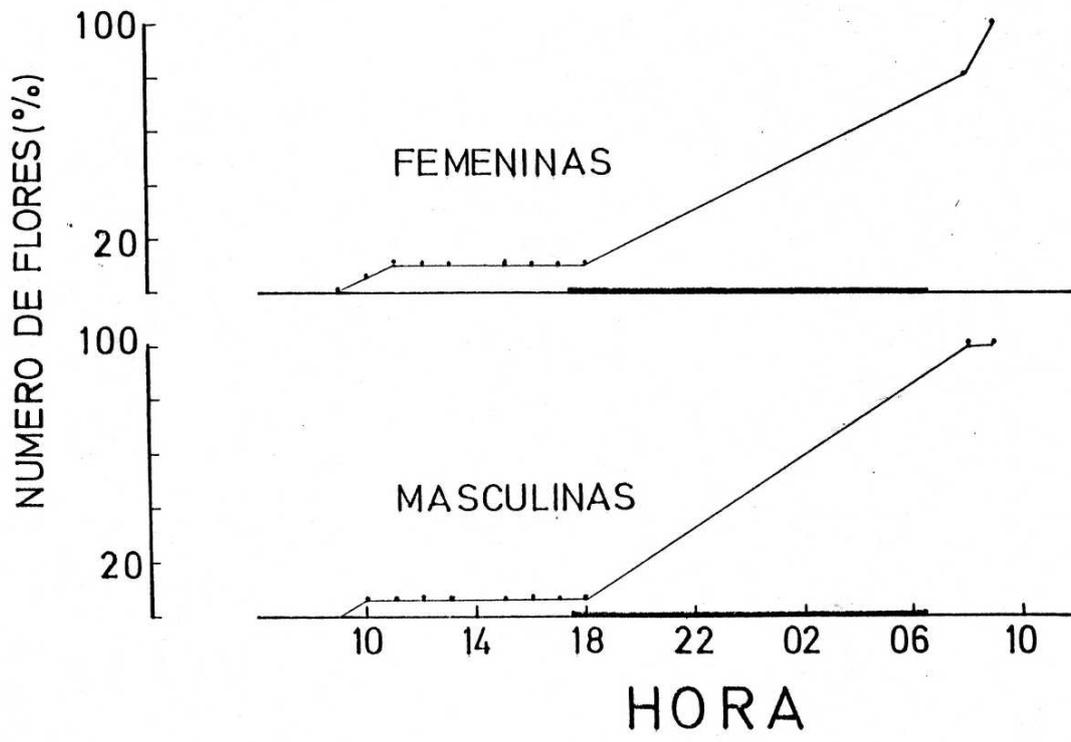
El fruto es una baya de color negro brillan-

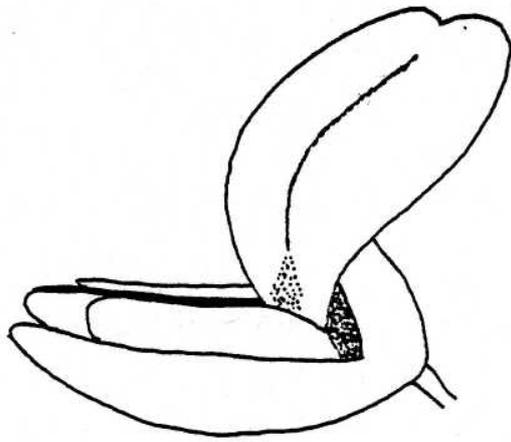
te, con 1 a 3 semillas, y la dispersión la realizan - - aves (RIDLEY 1930, C.M. HERRERA 1981 a, 1981 b). No se encontró ningún fruto predado entre los 100 que se examinaron. El porcentaje de fructificación se indica en la Tabla 4.28. El número de frutos jóvenes en las infrutescencias sufrió descensos notables a lo largo del larguísimo (casi un año) período de maduración, aparentemente de forma espontánea y no a causa de predación.- Cuando los frutos alcanzaron un tamaño similar al definitivo la pérdida se detuvo, y en ese momento el porcentaje de fructificación variaba según los casos entre el 2 y el 45%. Globalmente este porcentaje se situó en el 9%.

Tabla 4.28. Fructificación en cinco pies femeninos de Smilax aspera. Los frutos del 17-I-84 tenían unos 5 mm. de diámetro, y los del 29-II-84 el tamaño definitivo.

Planta.	N° flores	N° de frutos verdes	
		17-1-84	29-II-84
9	73	-	14
10	368	84	72
12	415	198	190
13	2257	382	62
14	940	161	45
Total:	4053	825 (20.4%)	383 (9.5%)

FIGURA 4.9. Porcentaje acumulado de flores abiertas en siete inflorescencias masculinas (n=18) y - nueve femeninas (n=67) de Smilax aspera, -- pertenecientes a seis rodales diferentes, en octubre de 1983.





STAUROCANTHUS GENISTOIDES

Stauracanthus genistoides (Brot.) Samp.

Arbusto espinoso, generalmente de menos de un metro de altura. Posee flores amarillas, con morfología papilionada, de 10-16 mm. de longitud. El cáliz es amarillo, con dos labios, el superior bífido. La corola tiene los cinco característicos pétalos comunes a las Leguminosae, siendo el mayor de ellos el estandarte - - (8-10 mm. de anchura). Hay 10 estambres, con filamentos parcialmente soldados, y un ovario con 4-7 primordios seminales. El cociente P/0 (2500-5000) corresponde al de las alógamas obligadas. No hay producción de néctar.

En el momento de la apertura de la flor los - labios superior e inferior del cáliz comienzan a separarse por su parte central, permaneciendo unidos en las puntas. En un momento determinado, al separarse bruscamente el resto de unión de los labios del cáliz, el estandarte se despliega hacia arriba casi con violencia y queda erguido o incluso llega a plegarse hacia atrás. - Es en esta situación cuando la vistosidad de la flor es mayor y cuando es visitada por los insectos. Estos, al entreabrir la quilla, reciben en su cara ventral el golpe repentino de los estambres y el estilo. La apertura de las flores se produce durante el día, preferentemente a las horas de mayor calor. Durante la tarde la mayoría de ellas comienzan a plegar el estandarte, con la

consiguiente pérdida de vistosidad. Un porcentaje muy bajo de las flores puede pasar la noche con el estandar te erguido, pero exceptuando a éstas la mayor parte de ellas posee el máximo atractivo durante sólo unas pocas horas. Durante la noche no se produce apertura de flores, pero tampoco descenso de los estandartes de las escasas flores que lo conservan erguido (véase Figura --- 4.10). En cada planta, el porcentaje de flores nuevas (atractivas) es relativamente bajo, por acumulación de las flores pasadas de los días anteriores. Sin embargo el conjunto de flores pasadas (y que no van a ser visitadas) contribuye a mantener el despliegue atractivo general del individuo.

Se realizaron polinizaciones controladas en flores de esta especie cuyo resultado sugiere la existencia de un mecanismo de autoincompatibilidad: de 20 flores pertenecientes a 4 plantas, polinizadas con polen de otra flor en la misma planta (geitonogamia) no se produjo ningún fruto. En las mismas plantas, 20 flores polinizadas con polen de otro individuo (alogamia) dieron lugar a 15 frutos.

El fruto es una legumbre con 1-5 semillas. La dehiscencia del fruto es violenta, y las semillas son arrojadas a corta distancia. Estas poseen carúncula, pero no se ha observado que sean buscadas por hormigas. De un total de 50 frutos examinados 17 estaban --

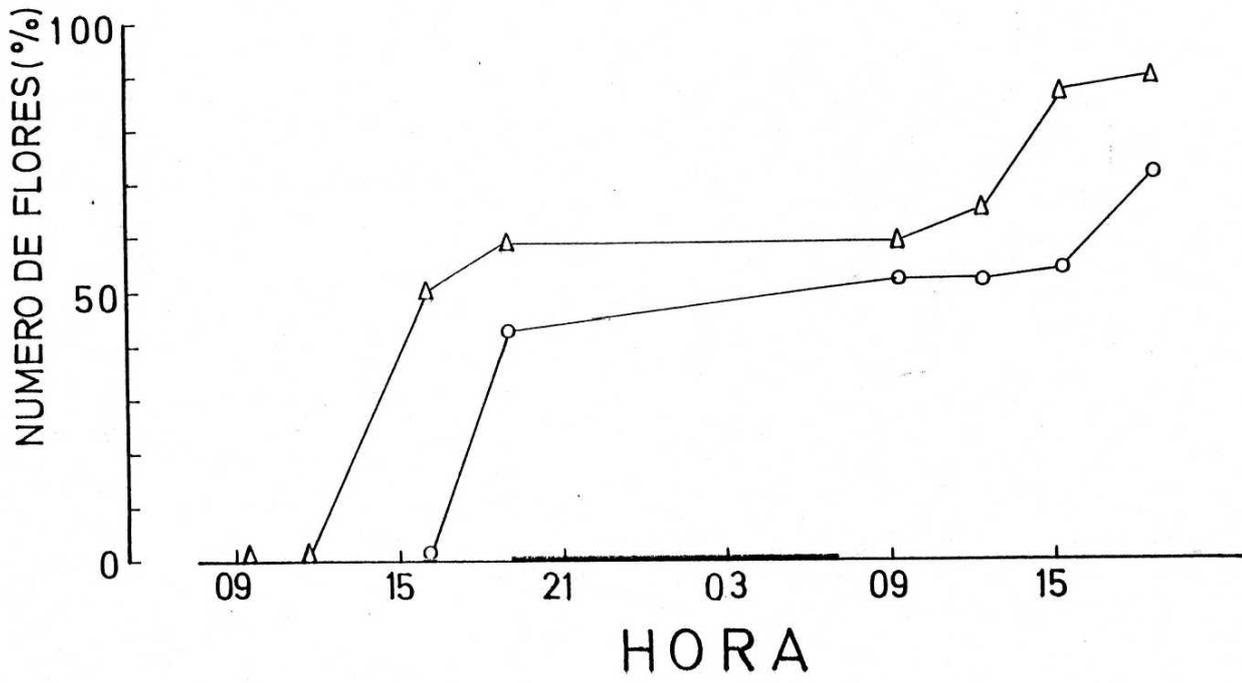
predados, con alguna semilla dañada por larvas de un lepidóptero no identificado. Estas larvas son relativamente difíciles de detectar, ya que se cubren con una funda de restos del cáliz y esto las ayuda a pasar - desapercibidas.

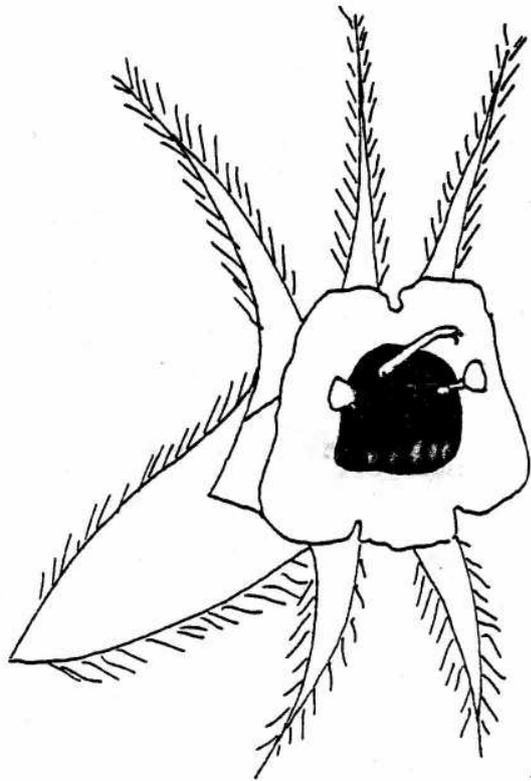
La fructificación en flores polinizadas libremente y embolsadas se presenta en la Tabla 4.29. Sólo se produjo un fruto a partir de más de 600 flores embolsadas, lo que unido a los resultados de las polinizaciones manuales hace ver que la especie es autoincompatible y que son imprescindibles vectores que transporten el polen de una planta a otra para que haya fructificación.

Tabla 4.29. Fructificación en cinco individuos de Stauracanthus genistoides.

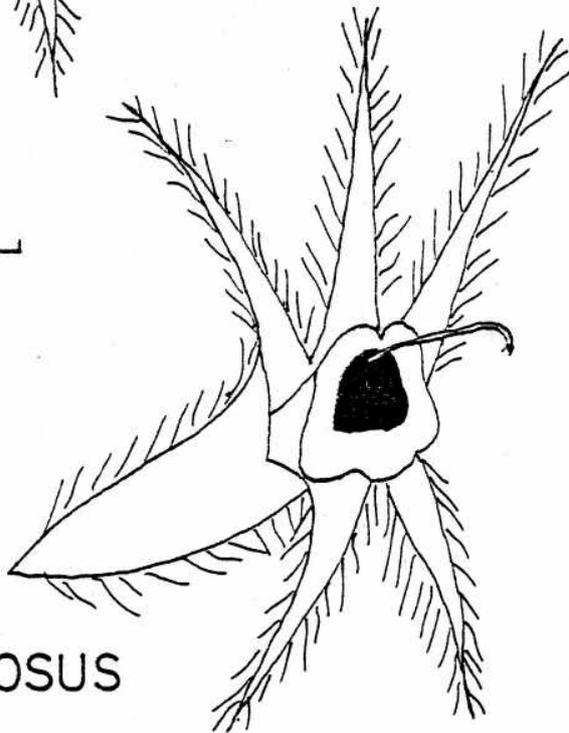
Planta	Polinización libre		Embolsadas	
	Nº flores	Nº frutos	Nº flores	Nº frutos
1	35	12		
2	25	6	293	0
3	35	11	61	1
4	20	17	104	0
5			293	0
Total:	115	46 (40%)	651	1 (0.2%)

FIGURA 4.10. Evolución del número acumulado de flores recién abiertas (estandarte erguido, A) y de flores pasadas (estandarte plegado, 0) a lo largo del tiempo, en cinco plantas de Stauracanthus genistoides en febrero de 1983. La evolución se siguió a partir de 46 botones florales marcados y numerados individualmente.





♂



♀

THYMUS TOMENTOSUS

Thymus tomentosus Willd.

Arbusto que generalmente no supera los 50 cm. de altura. En la población estudiada se encontraron -- dos tipos de plantas: unas con todas sus flores hermafroditas, y otras con todas sus flores femeninas. Se trata de un caso de una especie ginodioica, fenómeno -- bastante común en el género Thymus (JALAS 1972).

El cáliz tiene cinco dientes, agudos y ciliados, y la corola es de color blanco, suavemente bilabiada, con el tubo en gran parte (hermafroditas) o totalmente (femeninas) incluido en el cáliz. Hay cuatro estambres y/o un ovario con cuatro primordios seminales.- El estilo sobresale de la corola y está terminado en -- dos lóbulos estigmáticos.

Los dos tipos florales se diferencian con facilidad. En las hermafroditas la corola tiene 3.5-5 -- mm. de diámetro por 5-6 mm. de longitud, y de los cuatro estambres dos sobresalen claramente. En las femeninas la corola es mucho menos vistosa (las plantas en -- flor pasan con frecuencia desapercibidas), pequeña en relación al cáliz, y tiene 1-2 mm. de diámetro por 3.5-4-- mm. de longitud. Los estambres están reducidos a estaminodios que no liberan polen, y el estilo es muy largo en relación a la corola. El cociente P/O en las hermafroditas es de 600-1800 (alógamas facultativas). Ambos

tipos florales segregan néctar, que es la principal recompensa, la única en las femeninas.

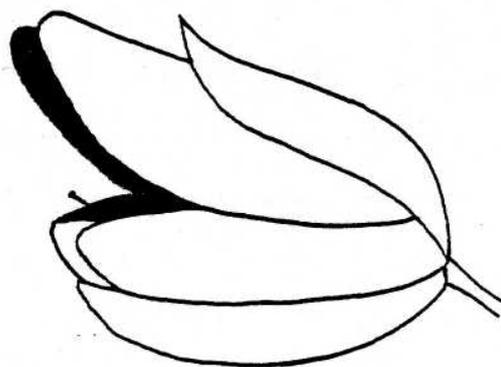
La proporción de sexos, obtenida en un recorrido en el que se anotó el sexo de la planta mas cercana a la inmediata anterior (n=100) resultó ser de 34 hermafroditas y 66 femeninas, esto es, aproximadamente 1:2.

El fruto es potencialmente una tetranúcula. A pesar de que las flores de esta especie eran visitadas con gran frecuencia por insectos, la fructificación fue extraordinariamente escasa. En la Tabla 4.30 se expone la fructificación en plantas hermafroditas y femeninas en el año 1983. En las flores embolsadas no se produjo ninguna semilla de un total de 210 flores. En las polinizadas libremente tan sólo se originaron 5 frutos de un total de 210 flores (2.4%). Para comprobar si este resultado era debido a condiciones particulares de las plantas elegidas, se seleccionó una muestra de "frutos" procedente de 15 individuos de ambos sexos de aspecto saludable que se encontraban en la zona de mayor densidad de la población. En esta muestra se encontraron tan solo 16 frutos de un total de 120 flores (13.3%). La infertilidad de la población fue por lo tanto un hecho generalizado en la población el año 1983. Otro tanto pasó en 1984 en la misma población: de 200 cálices examinados tan solo se encontraron 3 que tuvieran alguna semilla. Esto viene a indicar que, cualquiera que sea la causa de la escasa fructificación

se mantuvo durante dos años consecutivos. A causa de esto, no se pudieron realizar observaciones sobre dispersión o predación de semillas, e incluso los resultados de los embolsamientos de flores son poco concluyentes.

Tabla 4.30. Fructificación en plantas de Thymus tomentosus. H = hermafrodita; F = femenina.

Plan- ta.	Se- xo.	Polinización libre.		Embolsadas.	
		Nº flores	Nº frutos	Nº flores	Nº frutos
1	H	30	0	30	0
2	H	30	0	30	0
3	H	30	1	30	0
4	F	30	1	30	0
5	F	30	1	30	0
6	F	30	2	30	0
7	F	30	0	30	0
Total:		210	5 (2.4%)	210	0



ULEX MINOR

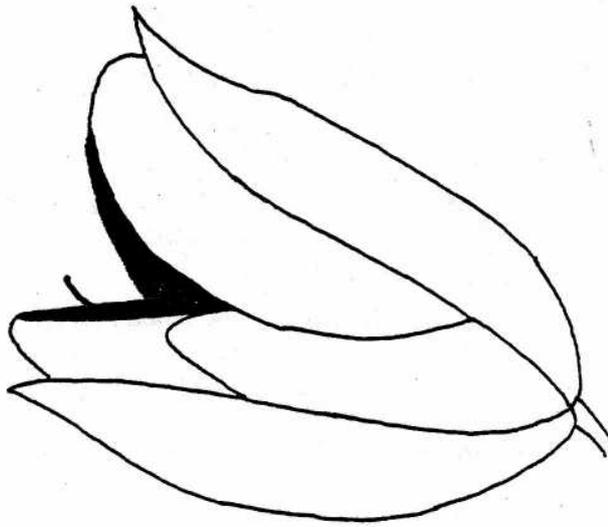
Ulex minor Roth.

Arbusto espinoso que llega a alcanzar los 3 m. de altura. Las flores son amarillas, papilionadas, de 9-12 mm. de longitud. Son prácticamente idénticas a las de U. parviflorus en cuanto a cáliz, corola, estambres, ovario y mecanismo de polinización, pero más pequeñas. El cociente P/O es algo menor (950-3400), pero corresponde también a las alógamas obligadas. No segregan néctar. En una única planta se realizaron polinizaciones controladas para ver la existencia de incompatibilidad: 5 flores que recibieron polen de otra flor en la misma planta no produjeron ningún fruto, mientras -- que 5 flores que recibieron polen de otra planta dieron lugar a 4 frutos.

El fruto es una legumbre con 1-4 semillas, -- con carúncula, y la dehiscencia es explosiva. De 64 -- frutos que se examinaron 29 (45%) estaban predados, por los mismos insectos que atacaban los frutos de U. parviflorus (Curculionidae, himenópteros parásitos y lepidópteros). La fructificación en flores marcadas y polinizadas libremente se expone en la Tabla 4.31. Las 471 -- flores embolsadas no produjeron ningún fruto, lo que -- unido al resultado de las polinizaciones manuales sugiere que hay autoincompatibilidad en esta especie.

Tabla 4.31. Fructificación en cinco plantas de Ulex minor.

Planta.	Polinización libre		Embolsadas	
	Nº flores	Nº frutos	Nº flores	Nº frutos
1	53	2	45	0
2	85	1	72	0
3	63	5	82	0
4	52	0	185	0
5	57	7	87	0
Total:	310	15 (4.8%)	471	0



ULEX PARVIFLORUS

Ulex parviflorus Pourret

Arbusto espinoso, de hasta más de 1.5 metros de altura. Las flores son de morfología papilionada, y su mayor dimensión es la longitud (11-14 mm.). El cáliz es profundamente bilabiado, vellosos y amarillentos. La corola es amarilla y posee los cinco pétalos agrupados de la manera característica (estandarte, alas y quilla). El androceo tiene 10 estambres, cuyas anteras comienzan a liberar el polen desde antes de la apertura de la flor. En el ovario hay 4-9 primordios seminales, y el cociente P/O oscila entre 1600 y 4000 (alógamas -- obligadas).

La polinización se produce por el mismo mecanismo de disparo de la columna central (androceo más gineceo) ya descrito en Cytisus y Stauracanthus. El polen es la única recompensa ofrecida a los vectores, ya que no hay secreción alguna de néctar. La corola permanece amarilla y sin síntomas de marchitez durante al menos una semana desde el día de su apertura, aunque quizás el período de receptividad estigmática sea algo menor. No se encontraron flores predadas, pero sí existió gran pérdida de botones florales jóvenes, que antes de alcanzar un tamaño similar al definitivo caían al suelo (este hecho se produjo tanto en 1983 como en 1984). A causa de ello la intensidad de la floración en un individuo era imposible de predecir a partir del -

número inicial de botones florales. Además, la floración fue especialmente pobre en el segundo año: plantas de más de 1 m². de superficie apenas producían una docena de flores.

El fruto es una legumbre con 1-4 semillas, -- que poseen carúncula. La dehiscencia del fruto es explosiva, al igual que en otras especies del género ---- (RIDLEY 1930, y observación personal). De 50 frutos maduros examinados 38 tenían alguna semilla dañada por insectos (generalmente todas las semillas de la legumbre). Los insectos responsables de esto eran principalmente -- Curculionidae, himenópteros parásitos y larvas de lepi -- dópteros. Además se produjeron cardas masivas de frutos verdes aparentemente sanos en los dos años de estudio. La fructificación habida en 10 plantas o partes -- de plantas en 1984 se expone en la Tabla 4.32. Ninguna de las 221 flores embolsadas produjo fruto, mientras -- que el porcentaje de fructificación en polinización li -- bre representó globalmente el 16%.

Tabla 4.32. Fructificación en diez plantas de Ulex parvis
órus.

Planta	Polinización libre		Embolsadas .	
	Nº. flores	Nº frutos.	Nº flores	Nº. frutos.
1	33	10	-	-
2	1	0	107	0
3	16	3	54	0
4	10	0	-	-
5	17	0	-	-
6	7	6	-	-
7	20	0	9	0
8	40	8	-	-
9	88	10	26	0
10	6	2	25	0
Total:	238	39 (16.3%)	221	0

CAPITULO 5. BIOLOGIA DE LAS FLO-
RES Y LOS FRUTOS.

NIVEL GENERAL

5.1.- Diversidad taxonómica.

El conjunto de treinta especies estudiado -- contiene a todas las más abundantes y características del matorral de la Reserva (ver por ejemplo RIVAS-MARTINEZ et al 1980). En la Tabla 5.1 se detallan las familias, géneros y especies que forman dicho conjunto. Hay 17 familias y 25 géneros, siendo Cistaceae la familia más representada (5 especies), seguida por Leguminosae (4), Labiatae (3) y Ericaceae (3). La mayoría de las familias poseen sólo un género con una sola especie. Las muy distintas afinidades taxonómicas de -- las especies hacen esperar una gran variedad en sus características reproductivas, y que los patrones que puedan surgir no sean atribuibles en principio a cercanía filogenética de los taxones. También hay que señalar que el tamaño de la muestra, relativamente reducido, -- sólo permitirá discernir los patrones más marcados.

5.2.- Características florales.

En este apartado se va a caracterizar el conjunto estudiado en cuanto a sus particularidades florales, y se intentaran relacionar unos atributos con -- otros para averiguar cuáles suelen ir asociados y cuáles tienden a excluirse. Básicamente se trata de ver con qué frecuencia se distribuyen estos atributos y -- los síndromes florales que, por asociación de unos con otros, se determinan. La información para llevar a cabo la caracterización se resume en las tablas 5.2 y -- 5.4, que reúnen un total de 11 variables florales, 5 -

Tabla 5.1.- Diversidad taxonómica del conjunto de especies estudiado.

FAMILIA	GENEROS	Nº. de especies
ANACARDIACEAE	Pistacia	1
CAPRIFOLIACEAE	Lonicera	1
CISTACEAE	Cistus, Halimium, Helianthemum	5
COMPOSITAE	Helichrysum	1
EMPETRACEAE	Corema	1
ERICACEAE	Calluna, Erica	3
LABIATAE	Lavandula, Rosmarinus, Thymus	3
LEGUMINOSAE	Cytisus, Stauracanthus, Ulex	4
LILIACEAE	Asparagus, Smilax	2
MYRTACEAE	Myrtus	1
OLEACEAE	Phillyrea	1
PALMACEAE	Chamaerops	1
PLUMBAGINACEAE	Armeria	1
RHAMNACEAE	Rhamnus	1
ROSACEAE	Rubus	1
SANTALACEAE	Osyris	2
THYMELAEACEAE	Daphne	1
Total: 17	25	30

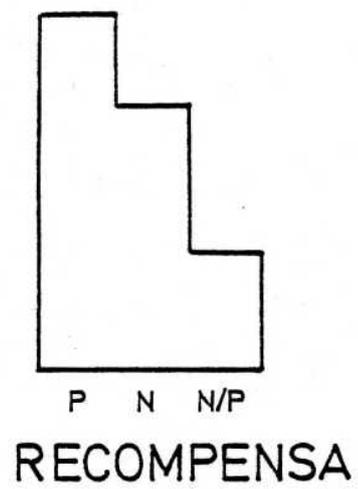
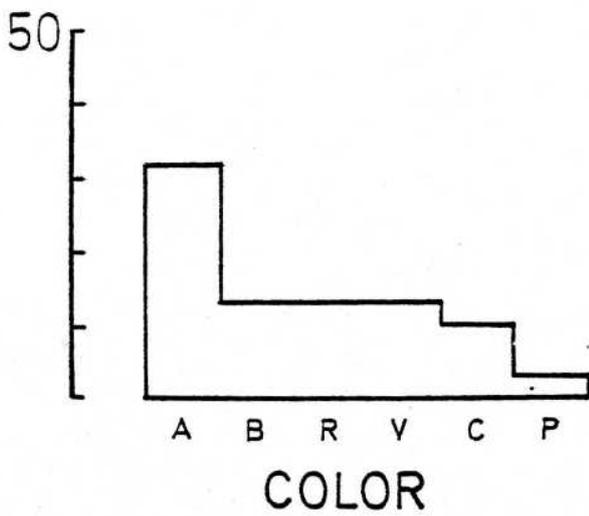
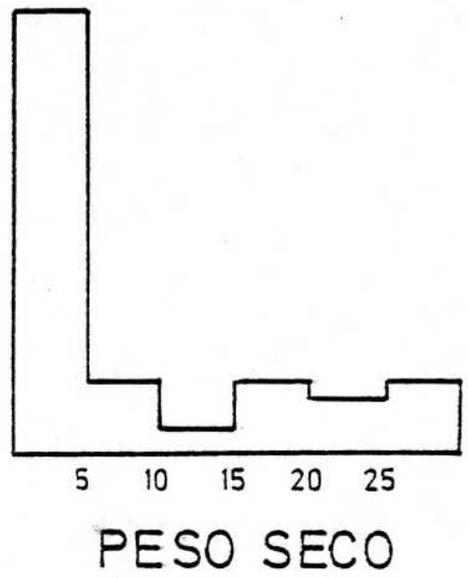
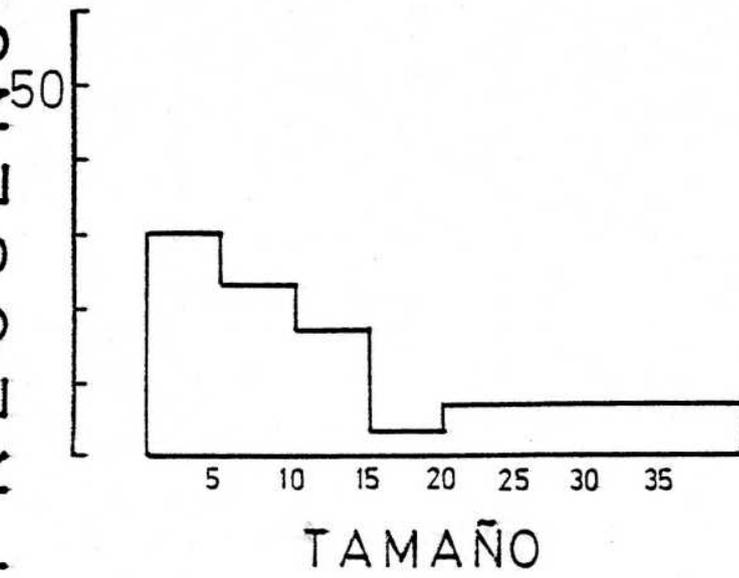
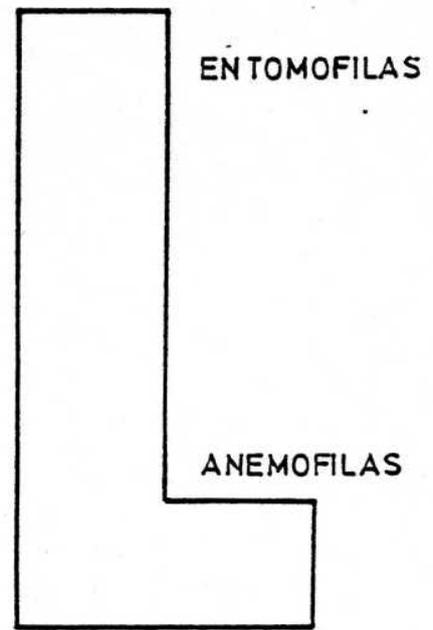
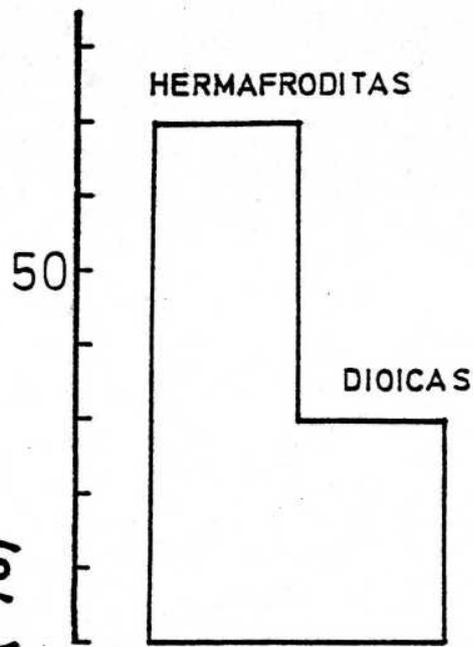
cualitativas y 6 cuantitativas.

En cuanto a sexualidad hay un predominio de especies con flores hermafroditas (70%) siendo el resto - dioicas (al menos morfológicamente). La única especie con una sexualidad diferente de estos dos tipos es - - Thymus tomentosus que posee ginodioecia y que en los -- análisis subsiguientes se ha optado por incluir entre - las dioicas. Por lo que respecta a sistemas de polini - zación, la entomofilia es dominante (más del 80%), in - cluyéndose en este grupo una especie con sistema mixto - entre anemofilia y entomofilia (Calluna vulgaris).

La distribución de frecuencias de los tamaños de las flores, (estimado por su dimensión mayor) y de -- los pesos secos se muestran en la Figura 5.1. Ambas me - didas dan idea de la vistosidad de la unidad floral, y están muy significativamente correlacionadas ($r = 0.842$) $gl=28$, $p<0.001$). A partir de aquí se empleará con fre - cuencia el peso seco como medida de la vistosidad flo - ral, ya que se encuentra menos sujeto a la diversidad - morfológica existente entre los taxones que la dimen -- sión mayor de la flor. Predominan las flores pequeñas, - de menos de 10 mm., siendo la mayor de todas la de Cis - tus salvifolius y la menor la de Pistacia lentiscus. - También predominan las flores pequeñas en cuanto a peso seco, ya que en más del 50% de las especies la flor se - ca pesa menos de 5 mg.

FIGURA 5.1.- Distribuciones de frecuencias de los atributos florales detallados en la Tabla 5.2, correspondientes a treinta especies leñosas del matorral de la Reserva Biológica de Doñana. Tamaño en mm.; peso seco en mg.; abreviaturas de los colres y recompensas como en la Tabla 5.2. En las distribuciones de estos dos últimos atributos sólo se han incluido las especies entomófilas (N=25).

FRECUENCIA (%)



En cuanto al color, de la corola el más frecuente es el amarillo (se da en Leguminosae y Cistaceae, las dos familias mejor representadas) mientras que el rosado, el blanco y el verde se encuentra en la misma proporción. Lavandula stoechas es la única especie con flores de un color relativamente oscuro (purpúreo). Por su parte, Lonicera periclymenum, Daphne gnidium y Smilax aspera, aparentemente adaptadas a la polinización nocturna, (ver Apartado 4) poseen flores de color crema que además son aromáticas.

En cuanto a la recompensa principal que ofrecen las flores entomófilas a los insectos, predominan las especies con flores productoras de polen (efecto de la inclusión en este grupo de Leguminosae y Cistaceae, Tabla 5.2). Algunas de estas especies pueden segregar pequeñas cantidades de néctar que también es recolectado, pero siempre de manera secundaria. En las que son nectaríferas los insectos también pueden encontrar polen, pero no en abundancia. Existe un tercer grupo de especies que ofrecen poco néctar y poco polen, siendo ambas sustancias recolectadas de manera indistinta (N/P, Tabla 5.2). La mayor producción de néctar por flor es la de Rubus ulmifolius (1.2 mg. de azúcar en 24 horas).

El tipo de sexualidad, el sistema de polinización y el tamaño de la flor son características florales muy importantes para definir reproductivamente a

Tabla 5.2.- Características reproductivas florales de treinta especies leñosas de la Reserva Biológica de Doñana. Para las especies dioicas se da la característica correspondiente a la flor femenina en primer lugar, en caso de que ambos sexos difieran.- Peso seco en miligramos; tamaño (dimensión mayor de la flor), en milímetros.

ESPECIE	Sexualidad ^a	Sistema ^b polinización.	Color ^e	Tamaño	Peso - seco	Aroma ^d	Principal recompensa ^e
1 Armeria velutina (AV)	H	E	R	10.3	2.0		N/P
2 Asparagus aphyllus (AA)	D	E	V	5.3-8.6	0.8-1.5		. N-N /P
3 Calluna vulgaris (CV)	H	E/A	R	3.7	2.3		N /P
4 Chamaerops humilis (CH)	D	A	A	4.2	8.3-4.1	+	N-P
5 Cistus libanotis (CL)	H	E	B	29.9	24.5	+	P
6 Cistus salvifolius (CS)	H	E	B	42.6	65.5	-	P
7 Corema album (CA)	D	A	marrón	3.5-6.2	0.5-0.1	-	-
8 Cytisus grandiflorus (CG)	H	E	A	28.9	22.4	+	P
9 Daphne gnidium (DG)	H	E	C	5.0	2.8	+	N/P
10 Erica ciliaris (EC)	H	E	R	8.1	4.6	-	N
11 Erica scoparia (ES)	H	A	V	2.6	0.8	-	-
12 Halimium commutatum (HC)	H	E	A	22.7	11.6	-	P

Tabla 5.2. (Continuación)

ESPECIE	Sexualidad ^a	Sistema ^b polini-	Color ^c	Tamaño	Peso - seco	Aroma ^d	Principal ^e
13 Halimium halimifolium (HH)	H	E	A	31.7	26.8	-	P
14 Helianthemum croceum(HEC)	H	E	A	23.9	15.4	-	P
15 Helichrysum picardii (HP)	H	E	A	3.7	0.1	-	P
16 Lavandula stoechas (LS)	H	E	púrpura	9.1	1.5	-	N
17 Lonicera periclymenum(LP)	H	E	C	40.6	19.1	+	N
18 Myrtus communis (MC)	H	E	B	15.2	16.8	+	P
19 Osyris alba (OA)	D	E	V	4.5-3.9	2.6-1.8	-	N
20 Osyris quadripartita(OQ)	D	E	V	3.3-3.2	1.8-0.8	+	N
21 Phillyrea angustifolia (PA)	H	A	B	3.2	1.6	-	-
22 Pistacia lentiscus (PL)	D	A	R-A	2.2-2.9	0.4-2.1	-	-
23 Rhamnus lycioides (RL)	D	E	V	5.2	0.6	-	N
24 Rosmarinus officinalis (RO)	H	E	B	13.1	2.7	-	N
25 Rubus ulmifolius (RU)	H	E	R	30.7	53.7	-	N
26 Smilax aspera (SA)	D	E	C	5.7-7.7	1.8-1.4	+	?-P
27 Stauracanthus genistoides (SG)	H	E	A	12.3	5.1	-	P

Tabla 5.2.- (Continuación)

ESPECIE	Sexualidad ^a	Sistema ^b polinización.	Color ^c	Tamaño	Peso - seco	Aroma ^d	Principal ^e recompensa
28 Thymus tomentosus (TT)	Ginodioica	E	B	4.9-5.5	0.6-0.7		N
29 Ulex parviflorus (UP)	H	E	A	12.7	8.0		P
30 Ulex minor (UM)	H	E	A	10.1	3.0		P

a: H, hermafrodita; D, dioica

b: E, entomófila; A, anemófila

c: A, amarillo; R, rosado; B, blanco; V, verde; C, crema.

d: +, presencia; -, ausencia de aroma.

e: N, néctar; P, polen

un conjunto de especies. En la Tabla 5.3 se resumen las frecuencias con que aparecen dichos atributos. De un total de 21 especies hermafroditas aproximadamente la mitad se encuentra en la categoría de flores menores de 5 mg. y la mitad en la de flores mayores de 5 mg. De 9 especies dioicas sólo una está en la categoría de flores mayores de 5 mg. La hipótesis de independencia de los factores sexualidad y tamaño de la flor es rechazada (Tabla 5.3). Por lo tanto, entre las especies hermafroditas se encuentran flores de tamaño muy variable, y entre las dioicas predominan las flores pequeñas.

Otro aspecto a resaltar es la independencia entre los factores sexualidad y sistema de polinización (Tabla 5.3). Esto equivale a decir que no necesariamente hermafroditismo implica entomofilia ni dioecia implica anemofilia.

En la Tabla 5.4 se relaciona, para cada especie estudiada, el número de granos de polen producidos por flor (masculina en las dioicas), el número de primordios seminales por flor (femenina en las dioicas), el cociente polen /primordios seminales, y el número de flores por metro cuadrado en plantas con plena floración. En las especies dioicas el valor de P/O es el cociente del número de granos de polen que produce una flor masculina y el número de primordios seminales de una flor femenina. Las distribuciones de frecuencia -

Tabla 5.3.- Frecuencias de los atributos florales sexualidad (S), sistema de polinización (P) y tamaño (como peso seco) de la flor (T), y resultado de los tests de independencia realizados. ns = no significativo.

Sexualidad	Polinización	Tamaño		
		<5 mg.	5 mg.<	
Hermafrodita	Entomófila	8	11	
	Anemófila	2	0	
Dioica	Entomófila	6	0	
	Anemófila	2	1	

Hipótesis		G	gl	
Independencia	S x T	5.04	1	p < 0.025
Independencia	S x P	2.38	1	ns
Independencia	P x T	1.08	1	ns
Interacción	S x P x T	4.57	1	p < 0.05
Independencia	S x P x T	13.07	4	p < 0.025

Tabla 5.4.- Número medio de primordios seminales por flor, de granos de polen producidos por flor, cociente P/0 (nº granos de polen/nº de primordios seminales), - y número medio de flores producidas por m². (promedio de plantas femeninas y masculinas en las -- dioicas). La cantidad de polen y de flores se -- dan en millares, redondeado. !, polen dispersado en tetradas.

ESPECIE	Primordios seminales	Polen	P/0	Flores
<i>Armeria velutina</i>	1	1.	979	2.6
<i>Asparagus aphyllus</i>	3	37	12313	0.6
<i>Calluna vulgaris</i>	23	24	1047	16.5
<i>Chamaerops humilis</i>	3	214	71244	0.4
<i>Cistus libanotis</i>	22	55	2482	0.2
<i>Cistus salvifolius</i>	55	106	1908	0.1
<i>Corema album</i> !	3	229	76456	-
<i>Cytisus grandiflorus</i>	11	69	6179	0.2
<i>Daphne gnidium</i>	1	9	9040	0.9
<i>Erica ciliaris</i> !	273	35	129	0.1
<i>Erica scoparia</i> !	46	92	2008	56.9
<i>Halimium commutatum</i>	7	13	2024	0.3
<i>Halimium halimifolium</i>	46	55	1179	0.1
<i>Helianthemum croceum</i>	18	53	3039	0.5
<i>Helichrysum picardii</i>	1	2	2075	26.6
<i>Lavandula stoechas</i>	4	4	1030	4.7
<i>Lonicera periclymenum</i>	12	10	850	0.1
<i>Myrtus communis</i>	49	599	12323	0.3
<i>Osyris alba</i>	1	5	4789	3.5
<i>Osyris quadripartita</i>	1	3	2858	7.3
<i>Phillyrea angustifolia</i>	1	72	71932	11.7

Tabla 5.4.- (Continuación).

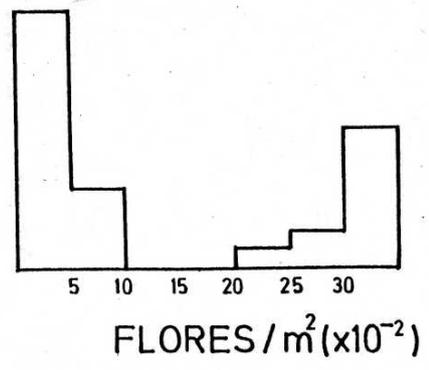
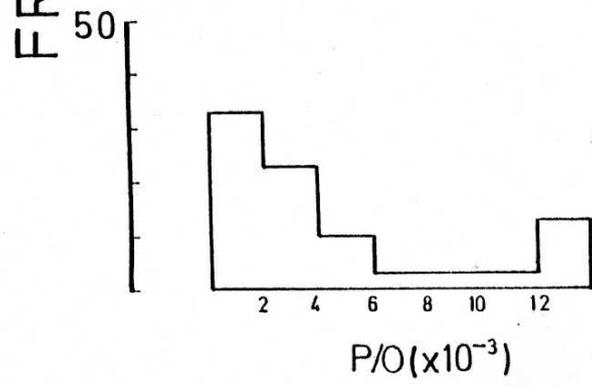
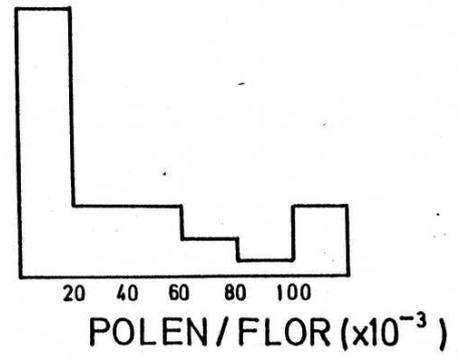
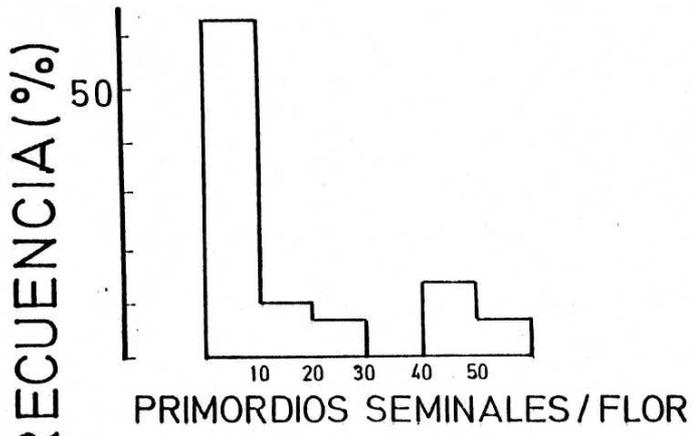
ESPECIE	Primordios seminales	Polen	P/O	Flores
<i>Pistacia lentiscus</i>	1	35	35040	-
<i>Rhamnus lycioides</i>	3	15	5162	-
<i>Rosmarinus officinalis</i>	4	5	1346	2.2
<i>Rubus ulmifolius</i>	49	54	11022	0.01
<i>Smilax aspera</i>	3	13	4324	0.5
<i>Stauracanthus genistoides</i>	6	20	3579	1.0
<i>Thymus tomentosus</i>	4	5	1148	2.9
<i>Ulex parviflorus</i>	6	19	2943	0.1
<i>Ulex minor</i>	7	13	1824	0.7

de las variables se representan en la Figura 5.2.

El número de primordios seminales por flor establece un límite al número máximo de semillas por fruto. En general es alto en especies con fruto cápsula, medio en las que el fruto es una legumbre, y mínimo en especies con fruto baya o con típicos frutos monospermos, como drupas y aquenios.

La cantidad de granos de polen producidos por flor da una idea de la inversión en función sexual masculina que realiza la planta a nivel de flor, y en principio debe compensar al menos dos factores: la eficiencia del transporte por el vector y el número de óvulos existentes en el ovario (CRUDEN 1977, WILLSON, 1983b). Además, el polen constituye en sí mismo una manera de atraer vectores animales, especialmente importante en flores que no segregan néctar. Este es el caso de Myrtus communis, que produce unos 600000 granos por flor y es la especie con mayor producción. La menor es la de Armeria velutina, con sólo 1000 granos por flor (unos 200 por antera), aunque la mayoría de las especies poseen 20000 o menos granos por flor. En términos absolutos las especies anemófilas suelen producir gran cantidad de granos por flor, pero esta medida del esfuerzo productivo de polen es mucho más ajustada a la realidad si se la compensa dividiendo por el tamaño de la flor (como peso seco). Este cociente, que vendría expresado como gra

FIGURA 5.2.- Distribuciones de frecuencias de las variables
florales cuantitativas detalladas en la Tabla-
5.4.



nos de polen/mg. de peso de flor, resulta máximo con gran diferencia en anemófilas típicas con flores muy pequeñas como Corema album y Erica scoparia (2.3×10^6 y 1.2×10^5 granos/mg. flor respectivamente) y mínimo en entomófilas como Lonicera periclymenum y Armeria velutina (520 y 490 granos/mg. flor respectivamente).

Otra medida que permite estimar el esfuerzo reproductor relativo masculino es simplemente el cociente número de granos de polen/primordios 'seminales por flor (P/0; CRUDEN 1977). En realidad este cociente no es independiente del cociente número de granos de polen/peso seco de la flor. En cierto modo, los dos cocientes vienen a indicar algo semejante, estando altamente correlacionados ($r_s = 0.503$, $gl=28$, $p<0.01$). Globalmente el valor de P/0 que aparece con mayor frecuencia es entre 1000 y 2000. El más bajo es el de Erica ciliaris con 129, lo que teóricamente la situaría entre las especies facultativamente autógamas (CRUDEN 1977). No existe en general buena concordancia entre la autogamia que cabría esperar según el valor de P/0 y la observada realmente (ver DISCUSION).

Finalmente, con respecto al número de flores presentes por metro cuadrado en plantas con plena floración, resulta evidente que es mayor entre las especies anemófilas que entre las entomófilas. Se trata en realidad de una consecuencia de la correlación negativa observada entre el peso seco de la flor y el número de flores por metro cuadrado ($r_s = -0.841$, $gl=25$, -

$p < 0.001$). Al poseer flores muy pequeñas, las especies anemófilas se encuentran entre las que mayor cantidad - de ellas producen; las entomófilas con flores muy grandes están en el otro extremo, produciendo los números - más bajos de flores por unidad de área.

5.3.- Características de los frutos

En este apartado se caracterizará a las especies estudiadas en cuanto al fruto. También se relacionarán características de los frutos con características de las flores que los han originado, y se intentará ver qué variables de unos órganos y otros suelen asociarse.

En la Tabla 5.5 están recogidas cinco variables de los frutos: el número de semillas, el peso seco del fruto completo, de la masa de semillas que contiene, el peso seco de una semilla, y el tipo de fruto (seco o carnosos). Se entiende por frutos carnosos aquellos que poseen estructuras alimenticias (pulpa) destinadas a hacerlos atractivos a los animales, los cuales dispersarán las semillas. Los frutos secos carecen de dichas estructuras (PIJL, 1972), aunque a veces sus semillas poseen una carúncula que posiblemente actúa favoreciendo el transporte por hormigas. Al carecer de datos suficientes para establecer esta categoría de dispersión, hemos incluido a las especies con carúncula entre las de fruto seco (dispersión fundamentalmente pasiva).

Tabla 5.5.- Características reproductivas referentes a los frutos. Está excluido de la muestra Thymus tomentosus. C = fruto carnosos, S = fruto seco.

ESPECIE	Tipo de fruto	Peso seco medio (mg.)			N° de semi fruto.
		Fruto to - tal. (N).	Masa de- semillas	Semilla in- dividual (N)	
Armeria velutina	S	3 (50)	1	1 (50)	1
Asparagus aphyllus	C	46 (100)	23	19 (122)	1.2
Calluna vulgaris	S	2 (100)	2×10^{-1}	10- (325)	3.6
Chamaerops humilis	C	1364 (18)	781	782 (18)	1
Cistus libanotis	S	59 (20)	23	1 (445)	22.3
Cistus salvifolius	S	137 (12)	53	1 (612)	51
Corema album		57 (30)	35	12 (90)	3
Cytisus grandiflorus	S	214 (20)	39	6 (137)	6.9
Daphne gnidium	C	18 (75)	8	8 (75)	1
Erica ciliaris	S	5 (80)	2×10^{-1}	10^{-2} (1150)	17.9
Erica scoparia	S	1 (60)	10^{-1}	2×10^{-2} (1000)	6.5
Halimium commutatum	S	33 (20)	14	6 (52)	2.6
Halimium halimifolium	S	59 (20)	15	6×10^{-1} (514)	25.7

Tabla 5.5.- (Continuación)

ESPECIE	Tipo de fruto	Peso seco medio (m:.)			N° de semillas por fruto.
		Fruto total (N)	Masa de semillas.	Semilla individual (N)	
<i>Halianthemum croceum</i>	S	34 (15)	15	1 (155)	10.3
<i>Helichrysum picardii</i> ^(x)	S	4 (40)	6×10^{-1}	10^{-1} (750)	7.1
<i>Lavandula stoechas</i>	S	4 (50)	1	6×10^{-1}	2.3
<i>Lonicera periclymenum</i>	C	52 (30)	15	7 (30)	2.3
<i>Myrtus communis</i>	C	108 (75)	56	10 (430)	5.7
<i>Osyris alba</i>	C	157 (30)	90	90 (30)	1
<i>Osyris quadripartita</i>	C	131 (75)	73	73 (75)	1
<i>Phillyrea angustifolia</i>	C	35 (100)	12	12 (100)	1
<i>Pistacia lentiscus</i>	C	22 (80)	13	13 (80)	1
<i>Rhamnus lycioides</i>	C	63 (30)	26	16 (30)	1.6
<i>Rosmarinus officinalis</i>	S	4 (20)	2	6×10^{-1} (59)	2.9
<i>Rubus ulmifolius</i>	C	213 (30)	87	2 (30)	40.4
<i>Smilax aspera</i>	C	78 (100)	51	36 (140)	1.4
<i>Stauracanthus genistoides</i>	S	59 (15)	13	5 (38)	2.5

Tabla 5.5.- (Continuación)

ESPECIE	Tipo de fruto	Peso seco medio (mg.)			N° de semillas por fruto.
		Fruto total. (N)	Masa de semillas	Semilla individual. (N)	
Ulex parviflorus	s	47 (10)	12	6 (20)	2
Ulex minor	s	22 (20)	7	3 (35)	2.1

x: "fruto" es el capítulo completo, incluyendo las semillas, las brácteas y el receptáculo.

Hay 17 especies con fruto seco, lo que equivale a algo más del 55% del total. Dos especies tienen fruto aquenio que se dispersa por el viento y posee para ello estructuras especializadas (Armeria velutina y Helichrysum picardii), cuatro especies con fruto legumbre que se dispersan de manera pasiva o por dehiscencia explosiva, y tres especies con fruto núcula (Labiatae) de dispersión pasiva más o menos ayudada por el viento. Los frutos cápsula se dan en ocho especies pertenecientes a Cistaceae y Ericaceae, en que la dispersión de las semillas es pasiva (ayudada por el viento sobre todo en Ericaceae, debido al pequeño tamaño de las semillas). La diversidad taxonómica que encontramos en el grupo de especies con fruto seco es menor que en el grupo con fruto carnoso. Aquéllas (17 especies) pertenecen a sólo seis familias, mientras que éstas (13) pertenecen a 11 familias diferentes. Esto da un promedio de 1.1 especies por familia en las de fruto carnoso frente a las 2.8-especies por familia de las de fruto seco. La división del conjunto inicial de especies en estos dos grupos es fácil de realizar, clara, y tiene importantes implicaciones en la biología reproductiva, por lo que el análisis de las características de los frutos se realizará a partir de este momento de manera que resalten las diferencias existentes entre ambos grupos.

En la Tabla 5.6 se ofrece un resumen del análisis de independencia realizado entre el tipo de

Tabla 5.6.- Resultados de los tests realizados para comprobar la independencia entre el tipo de fruto (seco o carnosos) y otras variables que afectan a los frutos detalladas en la Tabla 5.5. Los intervalos considerados para dichas variables fueron: Peso seco del fruto completo, menos de 20, 20-40, 40-60, más de 60 mg.; Peso de la semilla individual, menos de 10 o más de 10 mg.; Número de semillas por fruto, menos de 2, 2-4, o más de 4; Peso relativo de estructuras accesorias, menos de 40, 40-80 o más del 80%.

Independencia del tipo de fruto (seco o carnosos) y :	G	gl	P
Peso del fruto completo	8.04	3	< 0.05
Peso de la semilla individual.	23.32	1	<0.001
Número de semillas por fruto	13.85	2	< 0.001
Peso de estructuras accesorias.	9.39	2	<0.01

fruto y una serie de variables cuantitativas consideradas referentes a los frutos, reducidas a categorías -- discretas. En todos los tests realizados, la hipótesis de independencia entre las variables se rechazó -- significativamente. En primer lugar la del tipo de -- fruto con el peso seco del fruto: los frutos carnosos tienden a ser mayores que los frutos secos (test de -- Mann-Whitney, $U = 158.5$, $n=16,13$, $p<0.05$; recuérdese -- que se trata en todos los casos de pesos secos y que -- por lo tanto la diferencia no puede ser debida al elevado contenido en agua de los frutos carnosos). La hipótesis de independencia del tipo de fruto respecto al peso de la semilla individual es rechazada categóricamente, al igual que respecto al número medio de semillas por fruto. El peso medio de una semilla de un -- fruto carnoso es significativamente mayor que el de -- una semilla de un fruto seco ($U = 203$, $n=16, 13$, $p < 0.001$). Estos resultados indican que por una parte -- existen especies con frutos adaptados a la endozoocoria (carnosos), relativamente grandes y con pocas semillas grandes, y por otra parte especies con frutos más pequeños, no adaptados a la dispersión por vertebrados, y generalmente con numerosas semillas de pequeño-tamaño.

D escomponemos el fruto en sus dos componentes básicos: la masa de semillas (o semilla), y las estructuras que acompañan a las semillas (JANZEN 1983). Esas estructuras no tienen en sí mismas un valor repro

ductivo directo, pero puesto que sirven para proteger a la semilla o/y facilitar la dispersión, quizás varíe su importancia respecto al fruto completo en función del tipo de dispersión. Definamos el peso seco relativo de las estructuras accesorias (EAC) como:

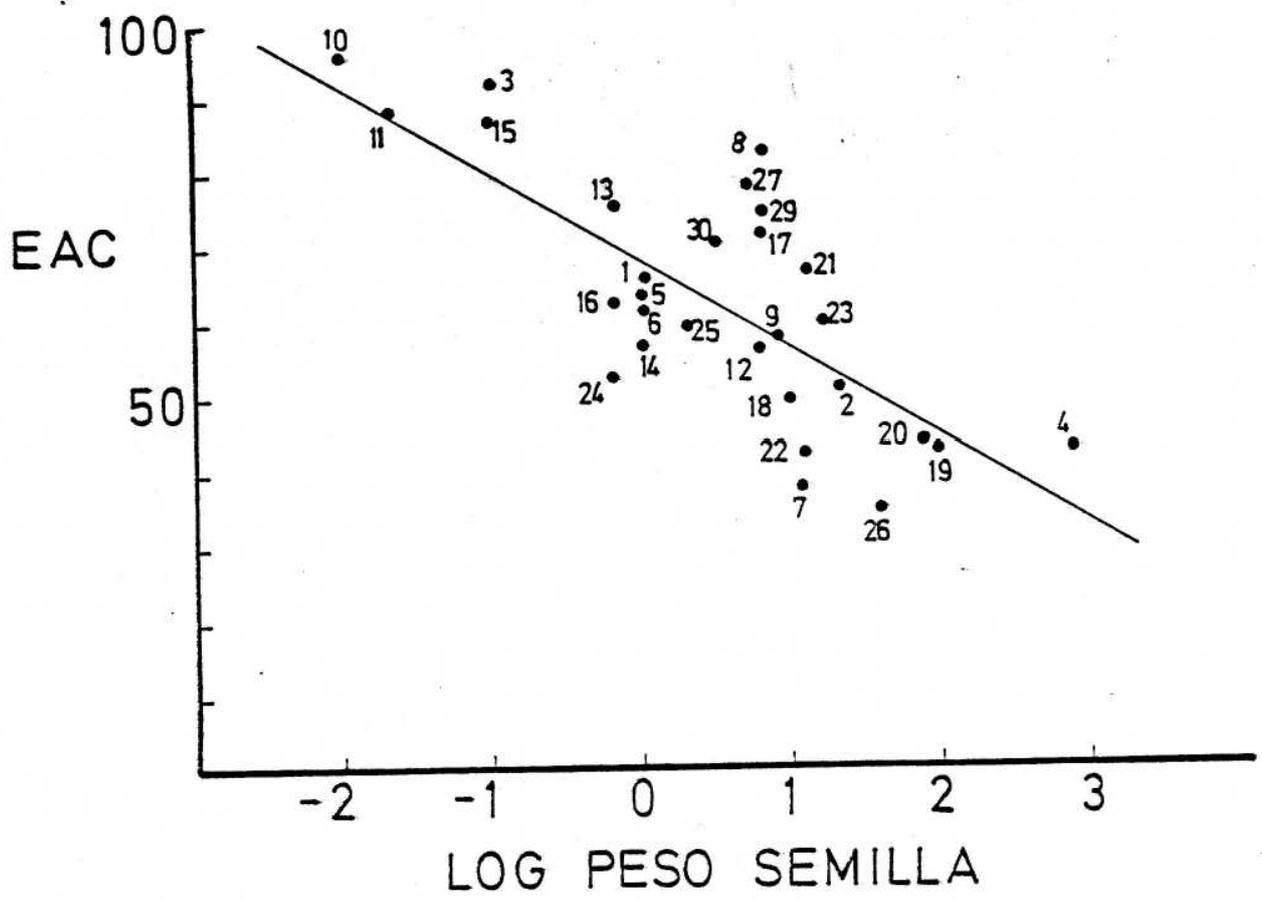
$$EAC = (PF - PS/PF) \times 100,$$

donde PF = peso seco total del fruto y PS = peso seco de la masa de semillas contenida en él.

La distribución de frecuencias de EAC depende del tipo de fruto (Tabla 5.6), pero el valor medio de esa variable no difiere significativamente entre las especies con fruto seco y con fruto carnoso ($U = 139, p > 0.05$). La tendencia es a que el costo asociado a las semillas en forma de estructuras accesorias sea mayor en las especies con fruto seco.

Esta tendencia se debe con toda seguridad a un efecto de tipo estructural: existe una relación lineal inversa altamente significativa entre el peso de la semilla y la importancia relativa de las estructuras accesorias, como se aprecia en la Figura 5.3. Dicho en otras palabras, resulta más económico estructuralmente "envolver" una semilla grande que una semilla pequeña. Además, hay una correlación positiva entre EAC y el número de semillas por fruto ($r_s = 0.443, n=27, p < 0.05$). Al encontrarse las especies con fruto seco ocupando el lado derecho del gradiente del nú-

FIGURA 5.3.- Relación existente entre el peso de la semilla y la cantidad relativa de estructuras acompañantes de las semillas en los frutos ($EAC = 100 \times \text{Peso del fruto} - \text{Peso de las semillas} / \text{Peso del fruto}$). $y = -11.9x + 68.3$; $r = 0.767$, $gl = 27$, $p < 0.001$. Los números identifican a las especies como en la Tabla 5.2.



mero de semillas por fruto (o el lado izquierdo del gradiente de pesos de semillas) la importancia relativa de sus estructuras acompañantes es grande, pero no tanto por ser secos como por ser pequeños.

El contraste entre las especies con frutos secos y con frutos carnosos afecta también a algunos atributos florales. La hipótesis de independencia entre sexualidad y tipo de fruto se rechaza muy significativamente ($G = 11.72$, $gl=1$, $p < 0.001$): la mayoría de las especies dioicas poseen frutos carnosos, y la mayoría de las hermafroditas tienen frutos secos.

El cociente peso del fruto/peso de la flor da idea del incremento relativo de tamaño que se produce al pasar de la primera estructura reproductiva a la segunda (Figura 5.4). El valor medio de esta magnitud es significativamente mayor en el grupo de especies endozoócoras ($U = 191$, $n=16,13$, $p < 0.001$). Esto se debe a que poseen flores pequeñas y frutos grandes, mientras que sucede lo contrario en las especies con frutos secos.

Las observaciones sobre predación de flores y frutos se exponen en la Tabla 5.7. La predación es mucho más frecuente sobre los frutos (55% de las especies) que sobre las flores (13%). Entre los frutos, los secos son predados con más frecuencia que los carnosos ($G = 4.02$, $gl=1$, $p < 0.05$). Señalemos que los re-

FIGURA 5.4.- Valores del cociente Peso del fruto/peso de la --
flor (femenina en las dioicas), para dieciseis es
pecies con fruto seco y tres especies con fruto -
carnoso (dispersado por vertebrados). Las espe --
cies han sido ordenadas de izquierda a derecha se
gún el valor del cociente. Abreviatura de las es
pecies como en la Tabla 5.2.

PESO FRUTO / PESO FLOR

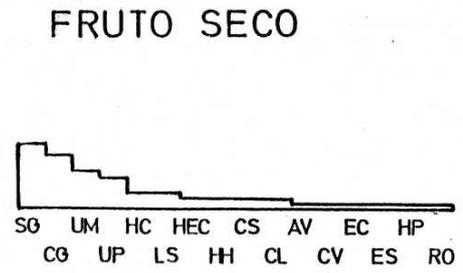
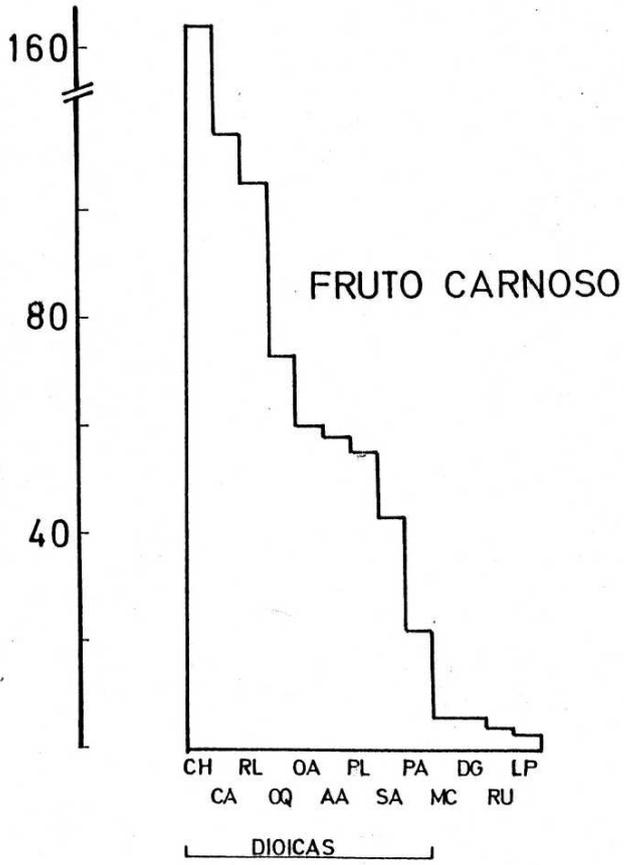


Tabla 5.7.- Predación de las flores y los frutos en las especies estudiadas. +, Predación observada; -, no observada; ++, predación intensa (más del 50% de los frutos). Se especifican los agentes causantes en los casos en que fueron identificados.

ESPECIE	Flores	Frutos
<i>Armeria velutina</i>	-	+ Curculionidae, Tortricidae
<i>Asparagus aphyllus</i>	++	++ Noctuidae
<i>Calluna vulgaris</i>	-	-
<i>Chamaerops humilis</i>	-	+ Curculionidae
<i>Cistus libanotis</i>	-	+
<i>Cistus salvifolius</i>	-	+
<i>Corema album</i>	-	-
<i>Cytisus grandiflorus</i>	-	-
<i>Daphne gnidium</i>	+	-
<i>Erica ciliaris</i>	+	+
<i>Erica scoparia</i>	++	+
<i>Halimium commutatum</i>	-	+
<i>Halimium halimifolium</i>	-	-
<i>Helianthemum croceum</i>	-	+
<i>Helichrysum picardii</i>	-	-
<i>Lavandula stoechas</i>	-	+ Coleoptera, Hymenoptera
<i>Lonicera periclymenum</i>	-	-
<i>Myrtus communis</i>	-	-
<i>Osyris alba</i>	-	++
<i>Osyris quadripartita</i>	-	+
<i>Phillyrea angustifolia</i>	-	-

ESPECIE	Flores	Frutos
<i>Pistacia lentiscus</i>	-	-
<i>Rhamnus lycioides</i>	-	-
<i>Rosmarinus officinalis</i>	-	+ Diptera, Formicidae
<i>Rubus ulmifolius</i>	-	-
<i>Smilax aspera</i>	-	-
<i>Stauracanthus genis- toides</i>	-	+
<i>Thymus tomentosus</i>	-	-
<i>Ulex parviflorus</i>	-	++ Curculionidae, Hyme- noptera, Lépidoptera
<i>Ulex minor</i>	-	+ Curculionidae, Hyme- noptera, Lepidoptera

gistros negativos de predación pueden deberse tanto a que los organismos predadores evitarán los frutos como a que el muestreo fuera insuficiente.

5.4.- Porcentajes de fructificación.

En la Tabla 5.8 se dan los porcentajes de fructificación para flores polinizadas libremente y para flores embolsadas. La eliminación del vector tiene efectos dramáticos sobre la fructificación de la mayoría de las especies: el 817 de las especies con flores hermafroditas produjeron cantidades muy pequeñas de frutos al ser embolsadas sus flores. En el grupo de especies con fruto carnoso, que comprende a una mayoría de dioicas, los porcentajes de fructificación en polinización libre son casi sin excepción muy bajos, y significativamente inferiores a los de las especies con frutos secos ($U = 131.5$, $n=16$, 11 , $p<0.05$).

En la Figura 5.5 se representa cómo varía una estima del número de semillas producidas por unidad de superficie (obtenida combinando los datos sobre número de flores por metro cuadrado, porcentaje de fructificación en polinización libre y número medio de semillas por fruto) frente al peso de la semilla individual. Existe una correlación lineal altamente significativa entre esas dos variables ($r = 0.700$, $gl=23$, $p<0.001$) cuando son transformadas logarítmicamente. Las especies con frutos secos-semillas pequeñas produjeron can

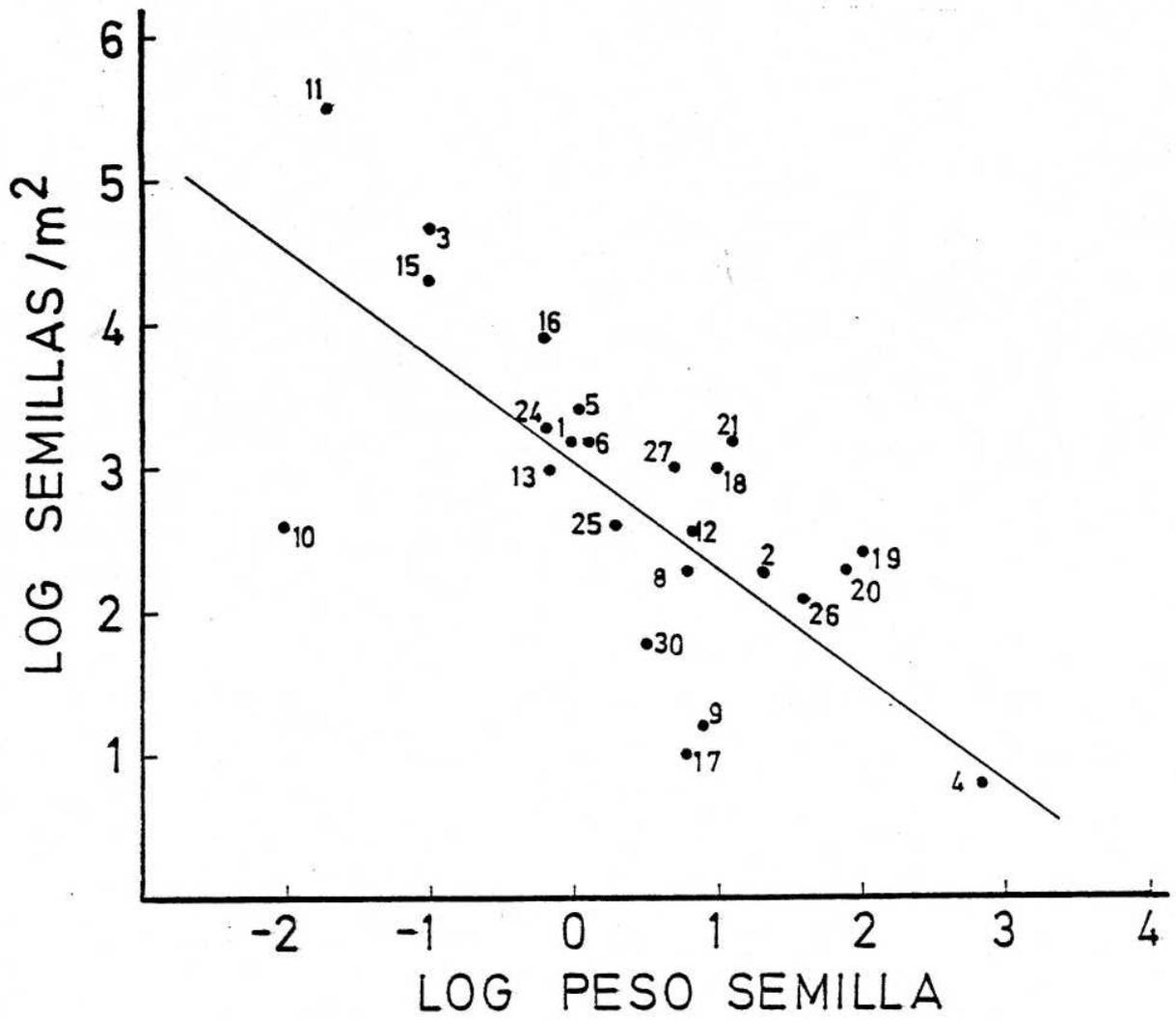
Tabla 5.8.- Resultados globales de la fructificación en condiciones normales de polinización y en ausencia de vectores (promedios basados en (3)-5-(10) plantas). Están excluidos de la muestra Corema album y Rhamnus lycioides. Se indica asimismo una estima del número de semillas producidas por metro cuadrado de planta (femenina en las dioicas) en las condiciones existentes durante el período de estudio. El porcentaje de fructificación en polinización libre indica el número de frutos producidos una vez descontados los que se perdieron por predación y aborto espontáneo.

ESPECIE	% fructificación		Semillas/m ²
	Polinización libre	Embolsadas	
<i>Armeria velutina</i>	59	3	1500
<i>Asparagus aphyllus</i>	24	-	200
<i>Calluna vulgaris</i>	88	24	52200
<i>Chamaerops humilis</i>	4	-	6
<i>Cistus libanotis</i>	59	0.2	2300
<i>Cistus salvifolius</i>	50	0	1700
<i>Cytisus grandiflorus</i>	12	0	200
<i>Daphne gnidium</i>	2	2	17
<i>Erica ciliaris</i>	45	2	420
<i>Erica scoparia</i>	89	31	330000
<i>Halimium commutatum</i>	92	0	600

Tabla 5.8.- (Continuación)

ESPECIE	Poliniza- ción libre	Embolsa- das	Semillas/m2
<i>Halimium halimifolium</i>	41	1	940
<i>Helianthemum croceum</i>	-	0	-
<i>Helichrysum picardii</i>	68	1	18000
<i>Lavandula stoechas</i>	69	0.4	7400
<i>Lonicera periclymenum</i>	8	4	9
<i>Myrtus communis</i>	68	23	1000
<i>Osyris alba</i>	7	-	250
<i>Osyris quadripartita</i>	5	-	180
<i>Phillyrea angustifolia</i>	14	0	1600
<i>Pistacia lentiscus</i>	16		
<i>Rosmarinus officinalis</i>	31	10	2000
<i>Rubus ulmifolius</i>	78	0	400
<i>Smilax aspera</i>	9	-	100
<i>Stauracanthus genistoides</i>	40	0.2	980
<i>Thymus tomentosus</i>	2	0	60
<i>Ulex parviflorus</i>	16	0	32
<i>Ulex minor</i>	5	0.2	70

FIGURA 5.5.- Relación existente entre el peso de la semilla y el número de semillas producidas por metro cuadrado (estimado a partir de valores medios de: el número de flores por metro cuadrado, el porcentaje de fructificación y el número de semillas por fruto). $y = -0.69 x + 3.08$; $r = 0.700$, $gl = 23$, $p < 0.001$. Las especies se identifican por sus números como en la Tabla 5.2.



tidades de semillas mucho mayores que las especies con frutos carnosos-semillas grandes.

5.5.- D i s c u s i ó n .

El conjunto de resultados aportados tiene en sí mismo un valor descriptivo, ya que nos ha permitido conocer determinadas particularidades reproductivas de la comunidad de plantas, pero también sería interesante encuadrar a dicha comunidad en un marco amplio y comparar sus patrones reproductivos con los de otras zonas en el mundo. Desgraciadamente son pocos los estudios disponibles para establecer esas comparaciones, y aún menos los que muestran datos en forma manejable. La mayoría se refieren a bosques tropicales o subtropicales, y en consecuencia no debe extrañar las continuas referencias a esas comunidades.

Por lo que respecta a la sexualidad, el matorral estudiado destaca por la elevada incidencia de la dioecia: alrededor del 30% de las especies, porcentaje comparable o incluso superior al que se encuentra en los bosques tropicales (BAWA & OPLER 1975, BAWA 1980) para los cuales se ha descrito la mayor proporción de especies con sexos separados. Las especies que se han estudiado aquí forman en realidad un subconjunto relativamente pequeño de la flora regional, caracterizadas todas ellas por el hábito leñoso. Dada la fuerte correlación que existe entre dioecia y hábito leñoso en-

todo el mundo (BAWA 1980) nuestra muestra está en realidad fuertemente sesgada. Dicho en otras palabras, nuestro ensamblaje de especies no es en absoluto representativo de una flora, sino de una comunidad. Esto - que resaltamos con respecto a la sexualidad, es también válido en cuanto a las demás particularidades reproductivas estudiadas, y deberá siempre ser tenido en cuenta.

El sistema de polinización dominante es la entomofilia, lo que una vez más acerca a nuestro matorral a los bosques tropicales y las comunidades leñosas de zonas áridas (desiertos norteamericano y australiano) y la diferencia de los bosques nórdicos y templados (REGAL 1982). Desde este punto de vista nuestra comunidad encaja bien en la tendencia geográfica incremento de la polinización zoófila en dirección Norte-Sur (WHITEHEAD 1983; ver también OSTLER & HARPER -- 1978), pero obsérvese que no se ha hecho referencia en ningún momento a comunidades herbáceas, y es que dicha tendencia no necesariamente tiene que ser paralela en agrupaciones vegetales fisonómicamente distintas (véase REGAL 1982 para una revisión).

Con respecto al sistema de dispersión de las semillas cabe decir lo mismo que con la dioecia. La correlación existente entre hábito leñoso, dioecia, y dispersión por vertebrados (BAWA & OPLER 1975, BAWA - 1980) origina una relativa superabundancia de especies con fruto carnoso- originada por la sistemática inclu-

sión de especies leñosas en la muestra. Si admitimos que las especies con frutos secos, dehiscentes y con numerosas semillas pequeñas (como Cistaceae y Ericaceae) corresponden a etapas de mayor degradación del matorral que las especies con fruto carnoso (como Lonicera, Pistacia o Phillyrea; GONZALEZ BERNALDEZ et al 1976, RIVAS MARTINEZ et al 1980, C.M. HERRERA en prensa c), la tendencia es una vez más consistente con la observada en la sucesión secundaria de los bosques tropicales (OPLER et al 1980) y con lo que se supone es un hecho generalizable para la mayoría de las comunidades vegetales (HARPER et al 1970, BAKER 1972; HARPER 1977).

El que sea el polen la principal recompensa que ofrecen una mayoría de especies es debido sin lugar a dudas a la gran importancia relativa que poseen las familias Cistaceae y Leguminosae. A una escala regional mucho más amplia (Andalucía Occidental) también se da este fenómeno, probablemente a causa del enorme número de especies leñosas que existen de estas familias, en comparación con el mucho menor que posee la familia Labiatae, que es la única verdaderamente nectarífera en el matorral (HERRERA 1982). En otras zonas del mundo la situación a este respecto es muy diferente, ya que por ejemplo en una muestra de especies leñosas de bosque seco tropical en Costa Rica, FRANKIE et al (1983) encontraron tan sólo 16 sobre un total de 71 (alrededor del 20%) que producían polen como principal recompensa, lo que contrasta con casi el 50% del pre-

sente estudio. Las especies verdaderamente nectaríferas son pocas (*Rubus ulmifolius*, *Rosmarinus officinalis*, *Lavandula stoechas*) aunque abundantes en cuanto a cobertura, lo que puede contribuir a equilibrar la "oferta" a los vectores.

La frecuencia de fenómenos como autogamia, cleistogamia y apomixis (que independizan a las plantas de los vectores polinizadores) ha sido relacionada directamente con la "severidad ambiental" (MOLDENKE 1975), la capacidad colonizadora que confieren a los individuos (LEVIN 1972; BAKER 1974) y en general con situaciones en que puede ser ventajoso reducir la variabilidad genética (STEBBINS 1957). Por lo tanto se trataría siempre de fenómenos derivados, siendo la condición anterior la polinización cruzada. Incluso en casos que podrían parecerse excepcionalmente adversos (HAGERUP 1932) prácticamente todas las comunidades de plantas perennes y leñosas son mayoritariamente dependientes de vectores para fructificar. Esta es la situación comprobada en bosques secos tropicales (RUIZ-ZAPATA & ARROYO 1978), bosque húmedo tropical (BAWA 1979, BAWA & BEACH 1983), brezales en zonas templadas (READER 1977) y tundra (BAUER 1983). El matorral estudiado aquí es también altamente dependiente de vectores (en su mayoría insectos, raramente el viento) para la reproducción. Buena parte de las especies son dioicas, y prácticamente todas las hermafroditas redujeron a niveles insignificantes la fructificación cuando se eliminaron los vectores. Los mecanismos por los que puede llegarse a una situación semejante son muy diversos, y la autoin-

compatibilidad de tipo genético (la tradicional reacción polen-estigma o polen-estilo) no es más que uno de ellos. La ausencia de fructificación en ausencia de vectores no indica más que exactamente eso: que la autofecundación no es el procedimiento reproductivo habitual, lo que puede deberse a (1) auténtica autoincompatibilidad, (2) imposibilidad física de depósito de polen en el estigma de una misma flor, siendo la planta a pesar de todo autocompatible, y (3) aborto sistemático de los embriones formados por auto o geitonogamia. Cualquiera de estos mecanismos sería igualmente efectivo, y podría originar un efecto equivalente, a saber, la dependencia de los vectores para llevar a cabo la reproducción. La existencia de mecanismos genéticos de autoincompatibilidad puede presumirse en algunas de nuestras especies, pero en realidad no se puede probar categóricamente con los resultados de este estudio.

La proposición inicial hecha por CRUDEN (1977) de que el cociente polen/primordios seminales (P/O) en una flor podría utilizarse como indicador del sistema reproductivo se basaba en la hipótesis de que ese cociente reflejaba la eficiencia del transporte de polen, y que por lo tanto P/O sería mayor en especies con polinización habitualmente cruzada que en especies con polinización normalmente autógena o cleistógama (máxima eficiencia de transporte). Aunque el razonamiento originario sigue siendo válido, se han hecho numerosas matizaciones posteriores que demuestran que el sistema reproductivo no se puede predecir tan sólo en base al factor cantidad relati

va de polen y de óvulos. La agregación del polen mediante sustancias viscosas (CRUDEN & JENSEN 1979) y la relación entre el tamaño del grano del polen y la superficie estigmática (CRUDEN & MILLER-WARD 1981) afectan a la eficiencia de transporte y depósito del polen en el estigma. No es de extrañar que en el conjunto de especies aquí estudiadas P/0 tenga apenas un valor orientativo y surjan numerosas "excepciones", ya que no toda la gama de factores potencialmente importantes ha sido contemplada.

La segregación de las especies en base a un criterio tan sencillo como el tipo de fruto, seco o carnoso, ha demostrado ser especialmente útil para extraer conclusiones sobre estrategias y sistemas reproductivos. En la Tabla 5.9 hemos resumido las principales características que diferencian a unas y otras especies.

Uno de los aspectos que convendría intentar explicar es la frecuencia significativamente distinta con que resultan dañados por predación los frutos secos y los carnosos. Uno de los factores que se han propuesto (C.M.HERRERA 1982, WILLSON, 1983c) y que puede determinar este hecho es de naturaleza fenológica, lo que demuestra que cuando se incluyen temas como biología de flores-frutos y fenología en bloques (capítulos) independientes, acaban siendo necesarias las referencias cruzadas. En las regiones templadas, la abundancia de insectos que son importantes predadores de frutos (JANZEN - 1971) fluctúa estacionalmente, siendo la máxima abundancia en la primavera y la menor en invierno (JORDANO -

Tabla 5.9.- Características diferenciales de las especies estudiadas con fruto seco (dispersión pasiva) y con fruto carnoso (dispersión por animales, endozoica).

		Especies con:	
		Fruto seco	Fruto carnoso
Flores:	tamaño	grandes o pequeñas	pequeñas
	sexualidad	hermafroditas	dioicas
Frutos:	tamaño	pequeños	grandes
	semillas	pequeñas, muchas por cada fruto.	grandes, pocas por cada fruto.
	EAC ⁽¹⁾	alto	bajo
	predación	frecuente	escasa
	Porcentaje de fructificación	alto	bajo
	Multiplicación vegetativa	no	sí

(1): peso seco relativo de estructuras accesorias.

1984). La mayoría de especies con fruto carnoso fructifican precisamente en otoño-invierno, momento en el que coinciden la mayor disponibilidad de dispersantes potenciales y la menor abundancia de potenciales predadores de frutos (JORDANO 1984). Los resultados del presente estudio corroboran la existencia de una mayor presión de insectos predadores sobre los frutos secos; al producirse la maduración de éstos preferentemente en primavera-verano (como se verá en un capítulo posterior) la diferencia con respecto a los frutos carnosos podría deberse simplemente a la diferente fenología. Otro factor que puede haber contribuido al hecho es la demostrada presencia en ciertos frutos carnosos (C.M. HERRERA 1982) de sustancias tóxicas. Desgraciadamente carecemos de información a este respecto sobre los frutos secos; la presencia o ausencia de defensas químicas en ellos es todavía un tema a investigar.

Como se indicó anteriormente, el porcentaje de fructificación medio en las especies con fruto carnoso resultó ser menor que en las especies con fruto seco. La escasísima producción de semillas en aquéllos probablemente sea el resultado de la suma de toda una serie de factores. El que un individuo de una determinada especie produzca frutos de tan sólo una pequeña parte de las flores que forma es reconocido como un hecho muy común (STEPHENSON 1981, STEPHENSON & BERTIN 1983). La falta de polinización es una de las causas en ciertos casos (BIERZYCHUDEK 1981, HEITHAUS et al 1982), pero en otros-

se ha demostrado que existe aborto sistemático de embriones debido a predación (BOUCHER & SORK 1979), o aparentemente como parte de la conducta reproductiva habitual de las especies (WYATT 1981, CASPER & WIENS 1981, CASPER -- 1983, BOOKMAN 1983a; BAWA & WEBB 1984; véase STEPHENSON-1981 para una revisión). Las flores que no llegan a producir fruto (aunque hayan sido polinizadas) son interpretadas con frecuencia en términos de contribución masculina (polen) a la reproducción (LLOYD 1979, 1982), además de al despliegue atractivo floral del individuo, y de -- ninguna manera puede decirse que supongan un desperdicio energético importante (WILLSON & PRICE 1877, WILLSON --- 1979, 1983, STEPHENSON 1981, WYATT 1982, BOOKMAN 1982a). En nuestro caso cualquiera de los factores enumerados puede ser válido. Los resultados sugieren que el bajo porcentaje de fructificación en las especies de fruto carnoso -- es parte de un mecanismo regulador por el cual dichas especies ponen en circulación un pequeño número de semillas voluminosas, por oposición a las especies con fruto seco, que liberan grandes cantidades de semillas pequeñas. Las -- dos estrategias supondrían los extremos de un gradiente, dado que la relación entre el peso de una semilla y el número de semillas producidas por unidad de área lineal. -- La dicotomía entre especies con fruto seco y especies -- con fruto carnoso se ha observado en otras comunidades -- mediterráneas de plantas leñosas (chaparral, BULLOCK - - 1978, Andalucía, JORDANO 1984, C.M. HERRERA en prensa c). En esas y otras comunidades, la producción de numerosas -- semillas pequeñas se supone ventajosa, para compensar la-

incapacidad de rebrotar después del fuego (KEELEY 1977, FULTON & CARPENTER 1979, CARPENTER & RECHER 1979), mientras que especies que sí poseen esa capacidad tienden a producir semillas mayores pero en menor número. Basta examinar el conjunto de especies estudiadas para comprobar que existe cierta asociación entre la capacidad de recuperación vegetativa y la dispersión de semillas por vertebrados (Daphne gnidium, Pistacia lentiscus, Lonicera periclymenum, Asparagus aphyllus, Smilax aspera, Rubus ulmifolius, etc.). Entre las de fruto seco la capacidad de rebrote se da en algunas (Ericaceae) y es dudosa o inexistente en otras (Cistaceae, Leguminosae, Labiatae).

Otro hecho interesante con respecto a la discutido anteriormente es la mayor diversidad taxonómica (más especies por género y por familia) en el grupo de especies con fruto seco. Este fenómeno ha sido observado también en otras comunidades mediterráneas (WELLS -- 1969, C.M. HERRERA en prensa \underline{c}) y aparenta ser debido a que bajo condiciones de fuegos frecuentes y/o presión de herbívoros, el número de generaciones sexuales es, para un intervalo de tiempo grande, mucho mayor si no hay capacidad de reproducirse vegetativamente. La táctica de rebrotar tras el fuego sería muy conservativa desde el punto de vista genético y evolutivo, y originaría menor intensidad de especiación.

Los resultados corroboran el análisis realizado por C.M. HERRERA (en prensa \underline{c}) sobre cuarenta géneros de

plantas leñosas mediterráneas, que demuestra la existencia de dos tipos de especies en el matorral: por una parte especies con flores hermafroditas y vistosas, fruto seco y semillas pequeñas (especies tipo I), y por otra parte especies con flores predominantemente unisexuales, poco llamativas, con semillas grandes y frutos carnosos (tipo II). Esta dicotomía afecta también a características no reproductivas (tipo de hojas, por ejemplo) y representa los extremos de un gradiente morfológico y funcional.

Por todo lo expuesto, las características reproductivas que afectan a flores y frutos no pueden ser vistas de manera independiente; para estudiar el proceso reproductivo es imprescindible una visión integrada de sus diversas fases. Pero además, este proceso tiene lugar a lo largo del tiempo y posee una duración, aspecto que se ha procurado evitar en este apartado y que se desarrollará ampliamente en el siguiente.

CAPITULO 6. FENOLOGIA

6.1.- Introducción

Las descripciones de flores y frutos dan idea sobre procesos que tienen lugar en el ciclo reproductivo de las especies, como son la polinización y la dispersión. Sin embargo, la misma idea de ciclo posee ya una connotación dinámica, de proceso secuencial, y por lo tanto en relación con el tiempo. En este capítulo se incluirá la dimensión temporal del proceso reproductivo (fenología): en qué momento del año y durante cuánto tiempo hay floración y fructificación. En la exposición de los resultados se ha seguido un esquema que muestra en primer lugar las conductas particulares de los individuos en cuanto al proceso de floración, y finaliza considerando la comunidad que constituyen los diversos individuos de las diversas especies estudiadas. El comienzo del esquema estaría centrado en la "microconducta" individual y el final en la "macroestructura", empleando la terminología de REAL (1983). Este esquema se reduce aquí prácticamente a la floración, pero puede extenderse a cualquier aspecto relacionado con la biología reproductiva de plantas (polinizadores, fructificación, características florales de las especies, etc.), y es el mismo que se ha venido empleando en capítulos anteriores.

6.2.- Variaciones intraespecíficas.

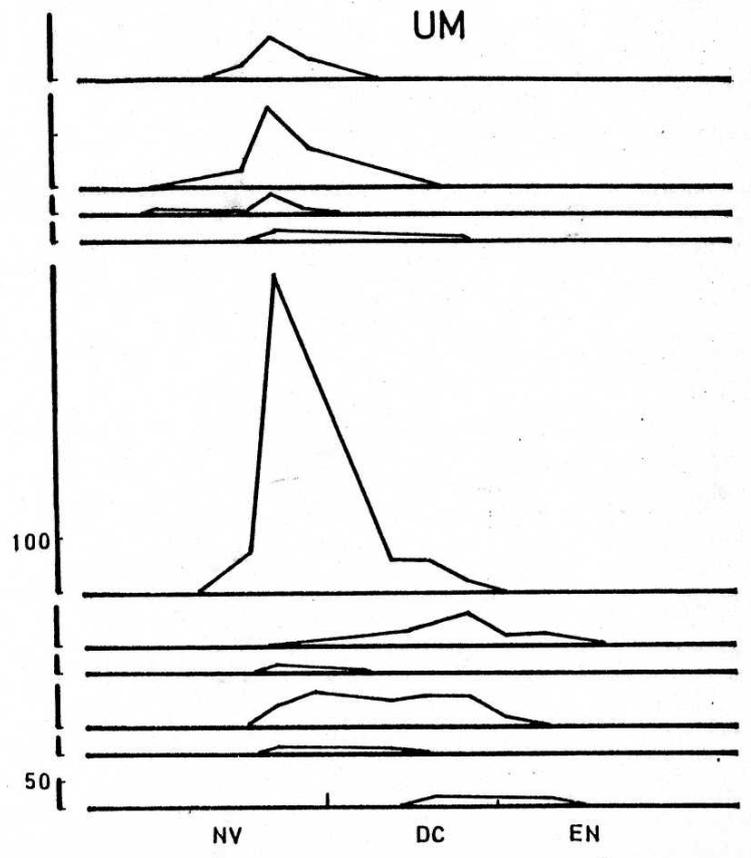
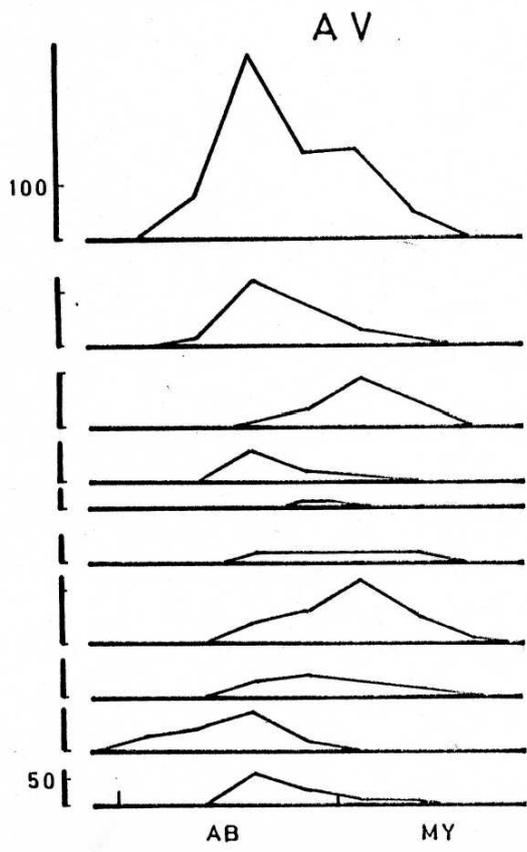
Sería erróneo suponer que todos los individuos de una especie se comportan de manera idéntica durante el proceso de reproducción. En apartados anteriores se-

ha ignorado la posible variación individual de atributos florales y de frutos que, aunque existente, es lo suficientemente pequeña como para que esos atributos sean precisamente el centro de los sistemas de clasificación. La situación es diferente en el tema de este capítulo. A título de ejemplo hemos representado (Figura 6.1) las curvas de floración de individuos concretos de Armeria velutina y Ulex minor. Es evidente que existen variaciones intraespecíficas en cuanto a la altura de las curvas (número de flores), en cuanto a la anchura de las curvas (amplitud de la floración) y en cuanto a situación de las curvas (momento en que se produce, por ejemplo, el máximo de floración). Existen por tanto tres fuentes potenciales de variabilidad interindividual en el proceso de floración: intensidad, duración y localización en el tiempo. A continuación se van a examinar esas fuentes de variación, tomando como unidad de muestreo el individuo (o parte de individuo).

Hemos calculado la intensidad relativa de floración de una planta haciendo igual a 100 el número de flores del individuo de esa especie estudiando con mayor número de flores, y expresando los valores máximos respectivos de los demás individuos de la misma especie como porcentaje. La duración relativa se calculó haciendo equivaler a 100 la duración de la floración (en días) del individuo de esa especie con floración más dilatada, y expresando las duraciones de los demás como porcentaje. La desviación relativa es la desviación (en días) -

FIGURA 6.1. Representación de las floraciones de diez individuos de Armeria velutina (izquierda) y de diez individuos Ulex minor (derecha).

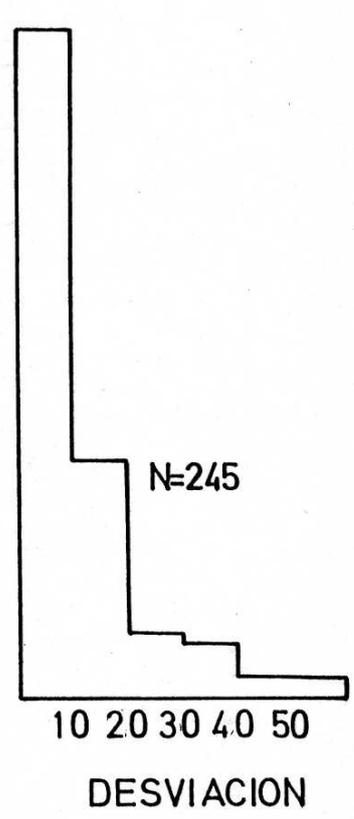
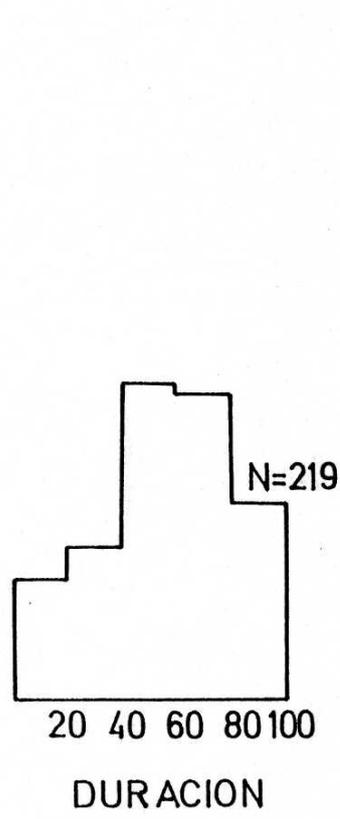
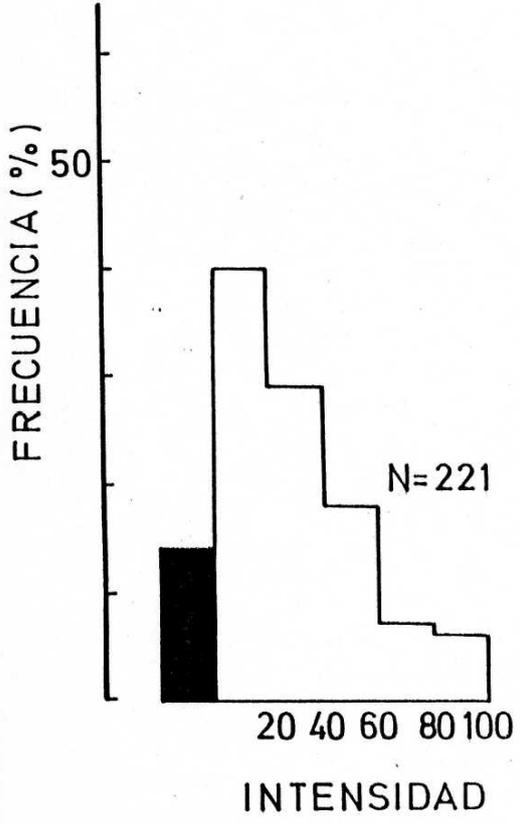
NUMERO DE FLORES



que sufre el máximo individual de floración con respecto al máximo de la floración global de los individuos de esa especie (máximo de la curva resultante de sumar las flores de todos ellos). Esta desviación se expresa como porcentaje de la amplitud total de la especie, para compensar las importantes diferencias que existen entre unos taxones y otros en cuanto a amplitud de la floración; por ejemplo, no sería comparable una desviación de 15 días respecto al máximo poblacional en un individuo de Daphne gnidium (especie con una floración larga) con una desviación equivalente en una planta de Cistus salviifolius (especie de floración corta).

Para cada una de las tres variables relativas hemos representado en la Figura 6.2 la distribución de frecuencias. Al estar las variables expresadas como porcentajes se pueden reunir en un sólo histograma plantas de diversas especies, de forma que las distribuciones no están basadas en taxones, sino en plantas individuales. Cada taxon está representado por un número de plantas muy parecido (de 4 a 14; moda 10), por lo que en la mezcla total las especies son más o menos equiabundantes. Los valores de simetría (g_1) y curtosis (g_2) son, respectivamente, para las tres distribuciones los siguientes: intensidad de floración, 1.59 y 0.03; duración, 1.43 y -0.03; desviación, 2.23 y 3.39. Las tres distribuciones son sesgadas a la derecha, pero especialmente lo es la correspondiente a la desviación, que además es fuertemen

FIGURA 6.2. Distribución de frecuencias de la intensidad relativa de floración (% del individuo con floración más larga) y de la desviación relativa del máximo de floración (número de días de desviación como % de la amplitud de floración poblacional). N es el número de plantas o partes de plantas marcadas y estudiadas individualmente, pertenecientes a 27 especies. El rectángulo negro representa el porcentaje de plantas marcadas que no florecieron.



mente leptocúrtica. La distribución de las duraciones-relativas es platicúrtica.

La distribución de la intensidad relativa de floración es muy sesgada: escasean las plantas con floraciones abundantes y son frecuentes las plantas con -- floraciones escasas. (Téngase en cuenta que a la hora de elegir los individuos para seguir la floración se rechazaron las plantas demasiado jóvenes y/o de aspecto -- poco saludable (ver MATERIAL Y METODOS) por lo que la -- distribución debería ser en realidad todavía más sesgada). De las 300 plantas (o partes de plantas) que originariamente fueron marcadas, el 14% no floreció en absoluto (se consideró floración la presencia de al menos una flor) por causa de muerte natural, muerte causada -- por animales o sin causas aparentes. A pesar de que la elección de los individuos no fué aleatoria, sino más -- bien al contrario, existe en la muestra una mayoría --- abrumadora de plantas que no florecieron o lo hicieron muy débilmente. Las plantas con floración espectacular (por lo abundante) resultaron ser desproporcionadamente escasas.

La distribución de frecuencias de las duraciones relativas de la floración indica que la mayoría de las plantas tienen duraciones cercanas a la media, no -- existiendo sesgo tan acusado como en la anterior distribución. Obsérvese que si la duración de la floración -- dependiera sólo de la intensidad de la misma, deberíamos

haber encontrado una distribución con un sesgo similar-, a la anterior.

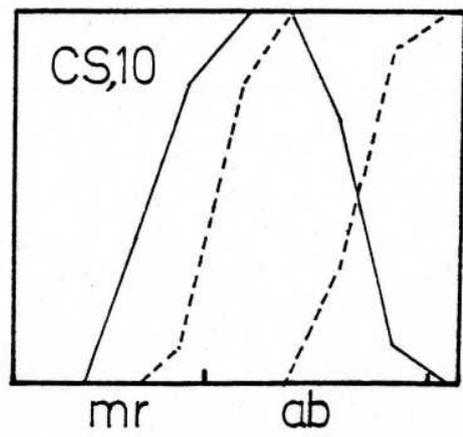
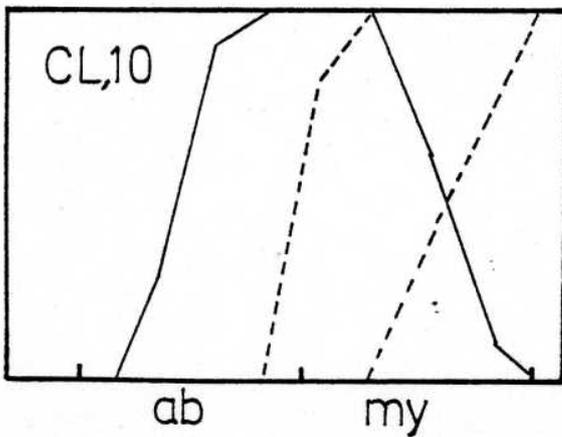
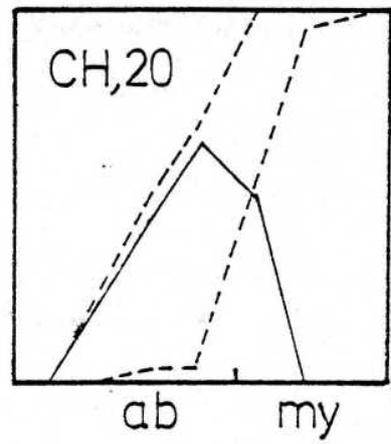
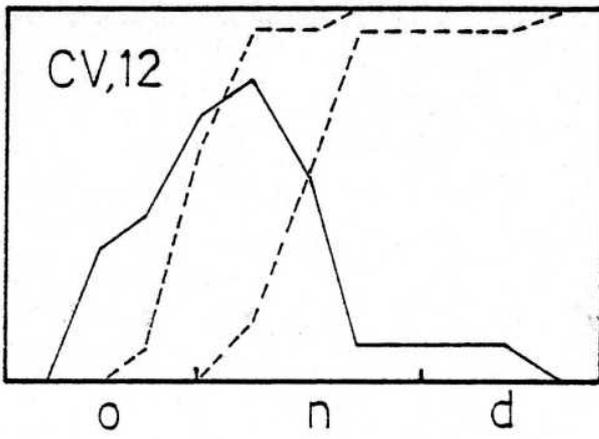
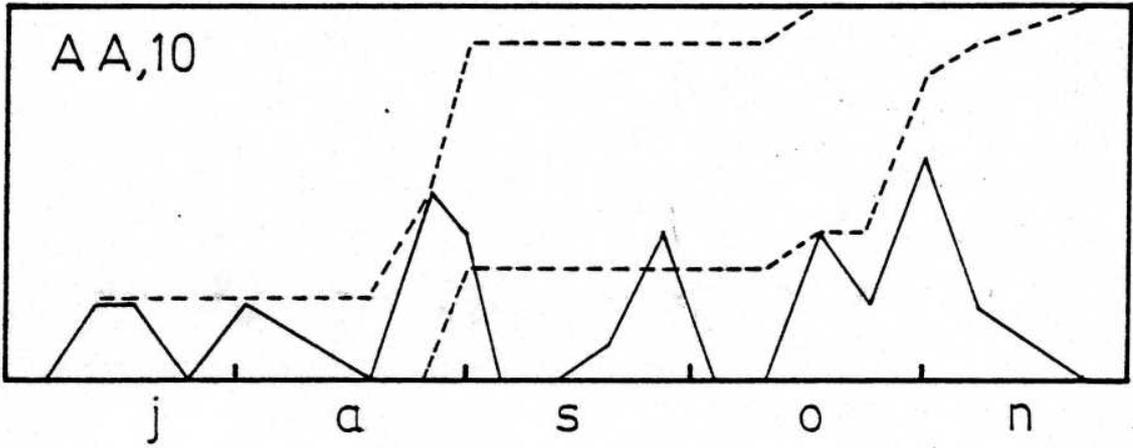
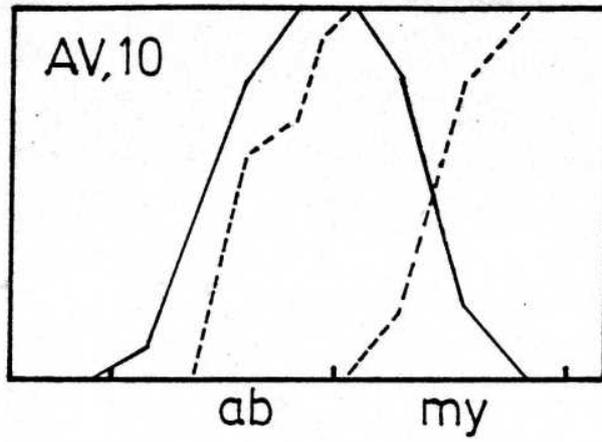
La distribución de frecuencias de la desviación relativa del máximo de floración individual respecto al poblacional es la más sesgada de todas: sólo el 2% de las plantas (N = 245) se desvió del comportamiento de la población más de la mitad del período total de floración. La inmensa mayoría de las plantas sufren desviaciones menores del 10%. La conclusión es que en este agregado multiespecífico de individuos una desviación notable del, pico de floración es un fenómeno muy raro;- la tendencia general es a una elevada sincronía intrapoblacional en el proceso de floración.

6.3.- Floración de las especies.

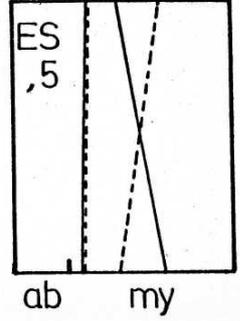
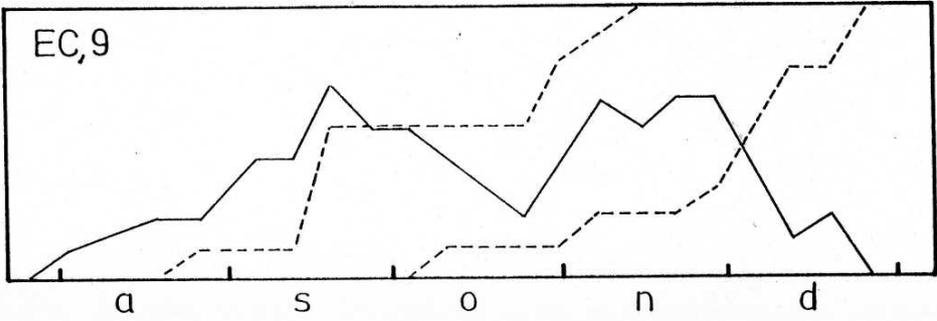
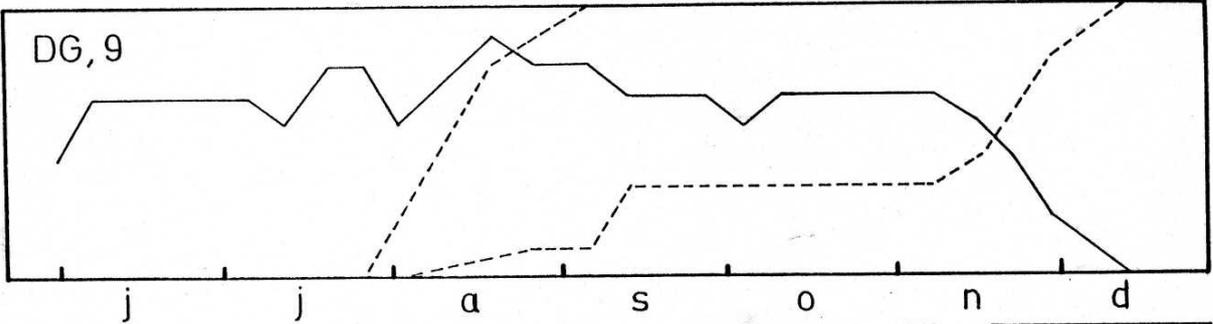
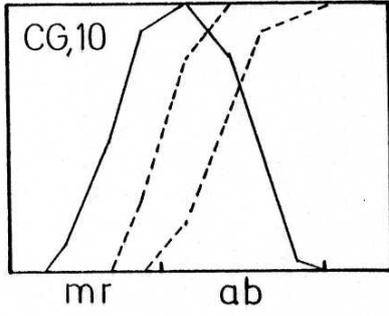
Hemos representado en la Figura 6.3 las curvas poblacionales de floración de las especies estudiadas. Basándonos simplemente en los porcentajes de plantas en flor, de plantas en plena floración, y de plantas que han acabado de florecer, podemos apreciar de qué manera se desarrolló la floración en las poblaciones. La pendiente de las curvas acumulativas de individuos en flor da idea de la velocidad con que las plantas se incorporan a la floración; por ejemplo, si las curvas son casi verticales deducimos que en muy poco tiempo todos los individuos de esa especie llegaron al máximo de floración, o bien que terminaron de florecer -

FIGURA 6.3. Floración en el año 1983 de 26 especies de matorral de la RBD, basada en plantas marcadas previamente a la floración. La línea continua es el % de plantas en flor; - las dos líneas de trazos son el % acumulado de plantas que han alcanzado el máximo de floración y el % acumulado de plantas que ha terminado de florecer. Las letras en un recuadro son las iniciales de ro y especie, seguidas del tamaño de la muestra. Para Chamaerops humilis (CH) el % indicado se refiere a inflorescencias.

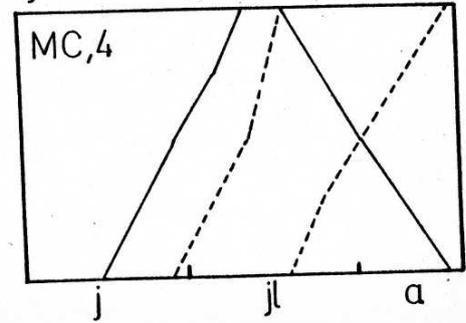
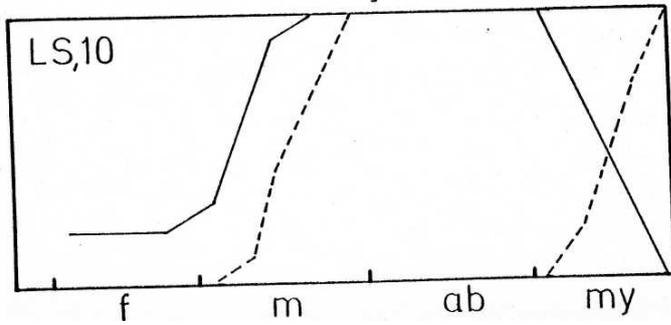
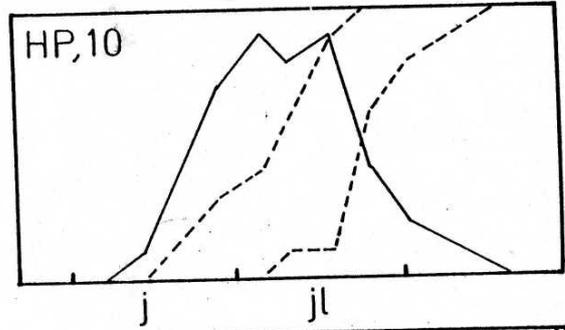
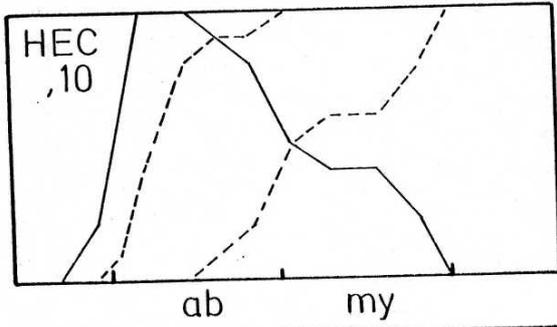
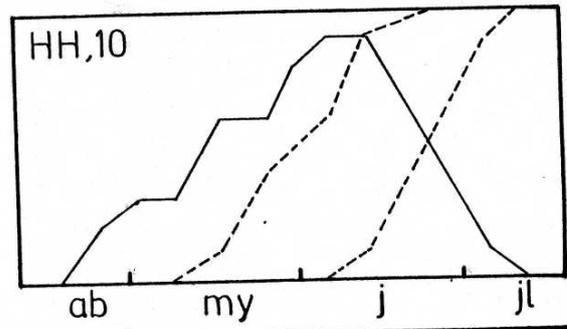
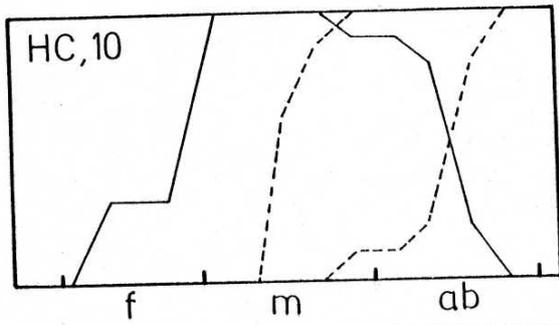
% DE PLANTAS



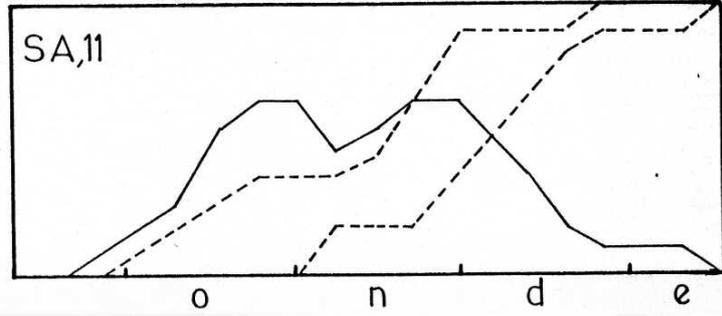
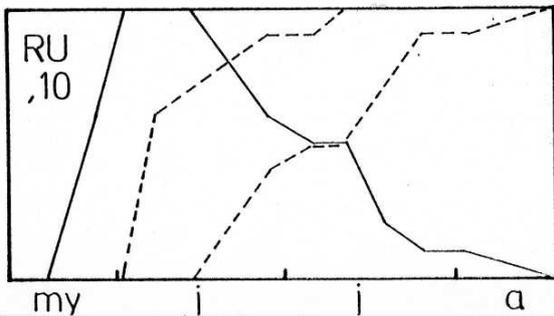
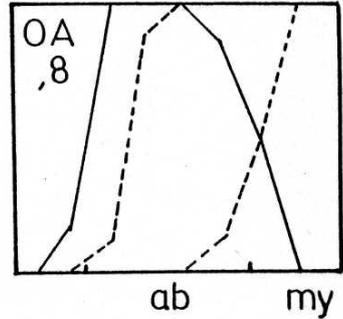
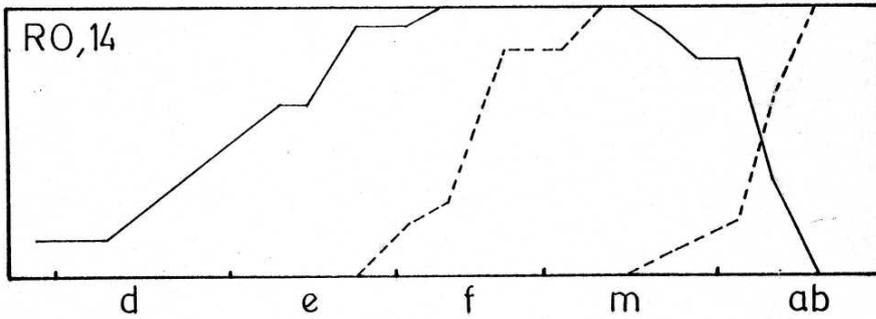
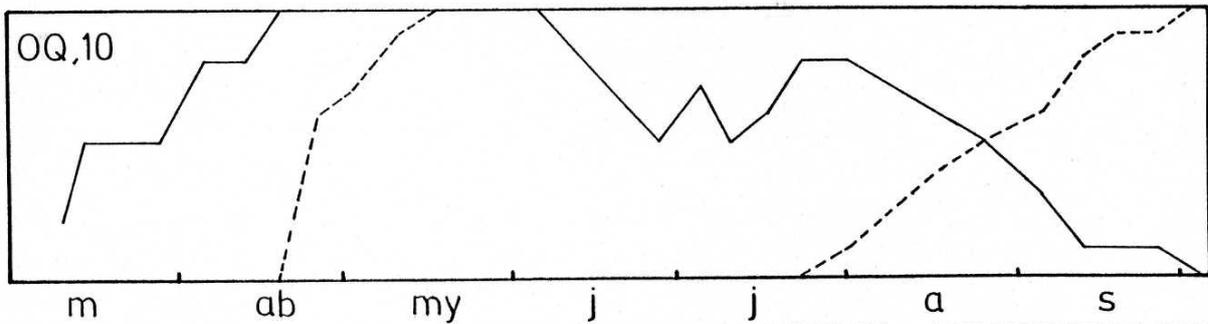
% DE PLANTAS



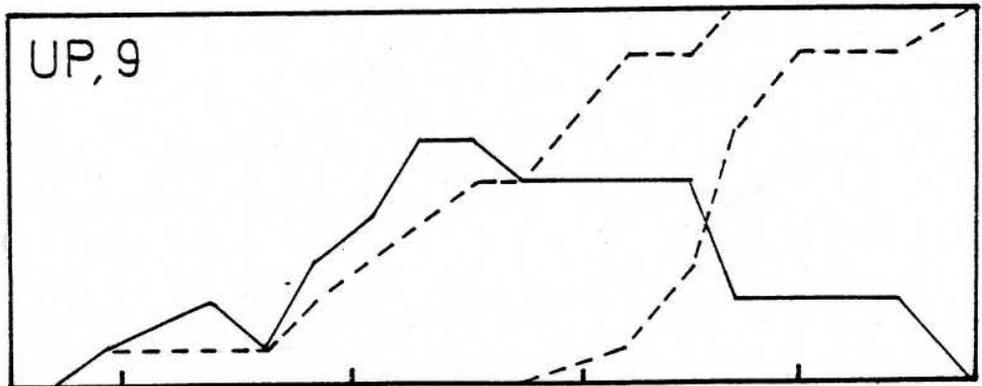
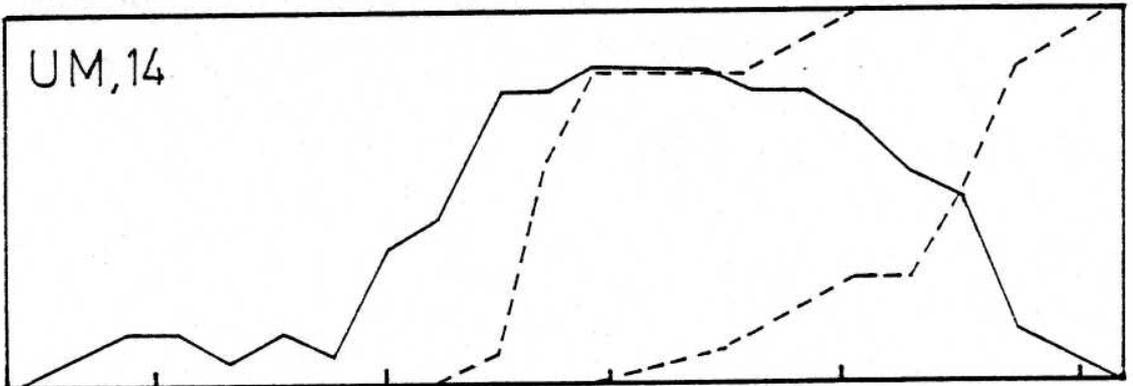
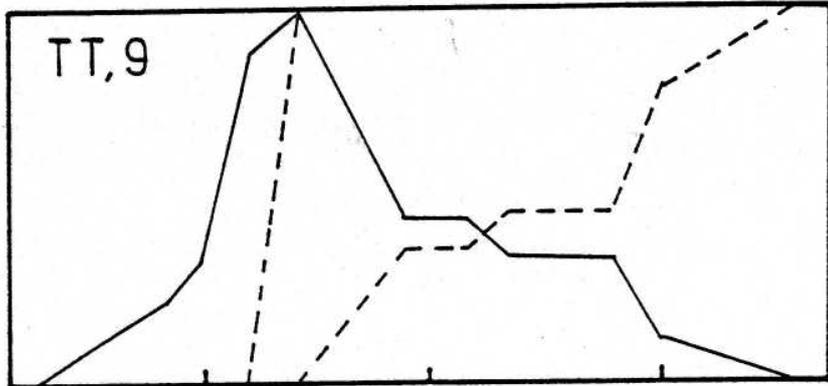
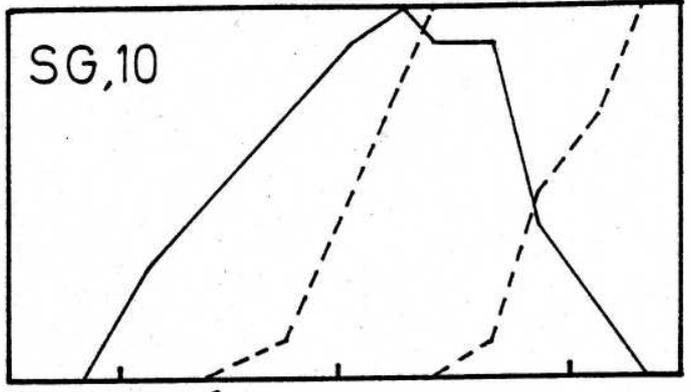
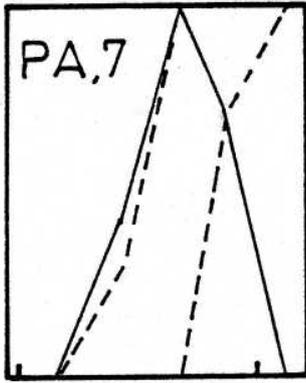
% DE PLANTAS



% DE PLANTAS



% DE PLANTAS



muy bruscamente.

La mayoría de las curvas son muy parecidas, - lo que indica que básicamente el comportamiento de las especies es similar. En general todos los individuos - llegan al máxima de floración en menos de treinta días. Las especies con floraciones largas son las que suelen poseer peor sincronización entre los individuos (ver -- Erica ciliaris, Asparagus aphyllus, Smilax aspera, por ejemplo). La mayor rapidez en llegar al máximo de floración se da en Erica scoparia; en un sólo día pasó de no tener ninguna planta en flor a encontrarse todas en plena floración.

La línea de trazos que indica el porcentaje - de plantas que había dejado de florecer es en muchas -- ocasiones menos vertical que la que indica el número de plantas que han llegado al máximo. Esto significaría - que los comienzos de floración son más sincrónicos entre individuos que los finales (floraciones sesgadas; ver - por ejemplo Osyris quadripartita, Daphne gnidium y -- Thymus tomentosus). A pesar de esto, la realidad es -- que las curvas son prácticamente iguales en muchos ca-- sos: un corto periodo central con todas o la mayoría - de las plantas en flor, y a los lados de ese intervalo una subida y una bajada bruscas. Esto coincide con lo que sugiere la distribución de frecuencias altamente -- sesgada de los valores de desviación relativa: una alta sincronía interindividual. El único caso de un pa--

trón de floración verdaderamente distinto es el de Asparagus aphyllus, que durante cuatro meses pasó alternativamente de tener plantas en flor a no tenerlas, nunca gándose a ver simultáneamente en flor a todas ellas. Este patrón tan atípico, compuesto de breves pulsos de floración repartidos a lo largo de varios meses, parece darse en otros taxones afines (A. acutifolius; VERNET 1971, JORDANO 1984).

Si en cuanto al esquema de la floración apenas hay diferencia entre unas especies y otras, sí las hay en cuanto a duración de la floración. En la Tabla 6.1 se dan tres medidas de la amplitud de floración: la amplitud total (período en que permanece con alguna flor al menos uno de los individuos seleccionados), la amplitud de floración "intensa" (período en que la suma de las flores de todos los individuos es al menos el 25% del máximo alcanzado) y la amplitud media individual. Esta última se refiere a la duración de la floración (al menos una flor) promedio de las plantas seleccionadas. La duración total y la Intensa están muy significativamente correlacionadas ($r_s = 0.728$, $gl=22$, $p < 0.001$) lo que quiere decir que la duración del período de floración intensa es proporcionado a la duración total, o que las "colas" (menos del 25%) no son arbitrariamente largas o cortas. Esto incide una vez más en una similitud global del desarrollo de la floración en las poblaciones estudiadas.

Tabla 6.1. Valores en días de la duración total de la floración (período comprendido entre la primera y la última flor aparecida en los individuos estudiados), de la floración intensa (más del 25% del máximo número de flores) y de la duración media de las floraciones individuales. e.s., error standard; N=número de plantas.

ESPECIE	DURACION DE LA FLORACION		INDIVIDUAL		
	TOTAL	INTENSA	x	es	N
<i>Armeria velutina</i>	41	28	24	2	10
<i>Asparagus aphyllus</i>	128	11	51	13	10
<i>Calluna vulgaris</i>	56	30	14	2	12
<i>Chamaerops humilis</i>	33	23	-	-	-
<i>Cistus libanotis</i>	45	28	28	1	10
<i>Cistus salvifolius</i>	34	16	21	1	10
<i>Corema album</i>	30	-	-	-	-
<i>Cytisus grandiiiorus</i>	42	24	20	2	10
<i>Daphne gnidium</i>	181	100	119	24	9
<i>Erica ciliaris</i>	140	78	61	15	9
<i>Erica scoparia</i>	6	6	6	0	5
<i>Halimium commutatum</i>	66	31	44	3	10
<i>Halimium halimifolium</i>	71	37	33	6	10
<i>Helianthemum croceum</i>	60	33	32	5	10
<i>Helichrysum picardii</i>	49	29	22	4	10
<i>Lavandula stoechas</i>	103	33	67	6	10

DURACION DE LA FLORACION

ESPECIE	TOTAL	INTENSA	INDIVIDUAL		
			×	es	N
<i>Lonicera periclymenum</i>	170	-	107	27	4
<i>Myrtus communis</i>	35	25	24	6	4
<i>Osyris alba</i>	35	18	24	2	8
<i>Osyris quadripartita</i>	200	52	141	13	10
<i>Phillyrea angustifolia</i>	14	8	8	2	7
<i>Pistacia lentiscus</i>	5	-	-	-	-
<i>Rhamnus lycioides</i>	26	-	-	-	-
<i>Rosmarinus officinalis</i>	142	79	85	6	14
<i>Rubus ulmifolius</i>	62	48	34	6	10
<i>Smilax aspera</i>	104	54	35	6	11
<i>Stauracanthus genitoides</i>	60	29	37	4	10
<i>Thymus tomentosus</i>	75	24	28	8	9
<i>Ulex minor</i>	125	43	63	7	14
<i>Ulex parviflorus</i>	105	80	46	8	9

Tanto la duración total como la media individual dependen, entre otros factores, del tamaño de las plantas. Sin embargo no son debidas a eso las enormes diferencias que hay entre las especies en cuanto a amplitud de floración. Por poner un par de ejemplos, las ramas de *Osyris quadripartita* estudiadas eran mucho más pequeñas que individuos enteros de las demás especies, y a pesar de ello permanecieron produciendo flores durante casi siete meses. Las de *Erica scoparia* eran, en cuanto a volumen y cobertura, más grandes que las de muchas especies (por ejemplo *Osyris quadripartita*) pero sólo estuvieron 6 días en flor. Las distintas duraciones son debidas a diferencias específicas en el comportamiento de floración y no al tamaño de las plantas.

En la Figura 6.4 se ha situado a las especies de manera que sean fácilmente visibles las diferentes amplitudes de floración. Existe una correlación muy significativa entre amplitud total y amplitud media ($r_s=0.917$, $g_l=23$, $p < 0.001$). Esto implica que las especies con floraciones extensas en el tiempo lo son porque sus individuos poseen floraciones amplias, y no porque éstos florezcan escalonadamente. Se observa también en la figura que la mayoría de las especies tienen amplitudes totales entre 30 y 80 días. Para especies anemófilas sólo vemos de datos adecuados en *Erica scoparia* y *Phillyrea angustifolia*; para ellas al menos está claro que tienen floraciones cortas en comparación con las entomófilas.

FIGURA 6.4. Situación de 26 especies de matorral en el plano definido por la duración total de la floración y la duración media individual.- El trazo horizontal representa la media y el vertical ± 1 error standard.

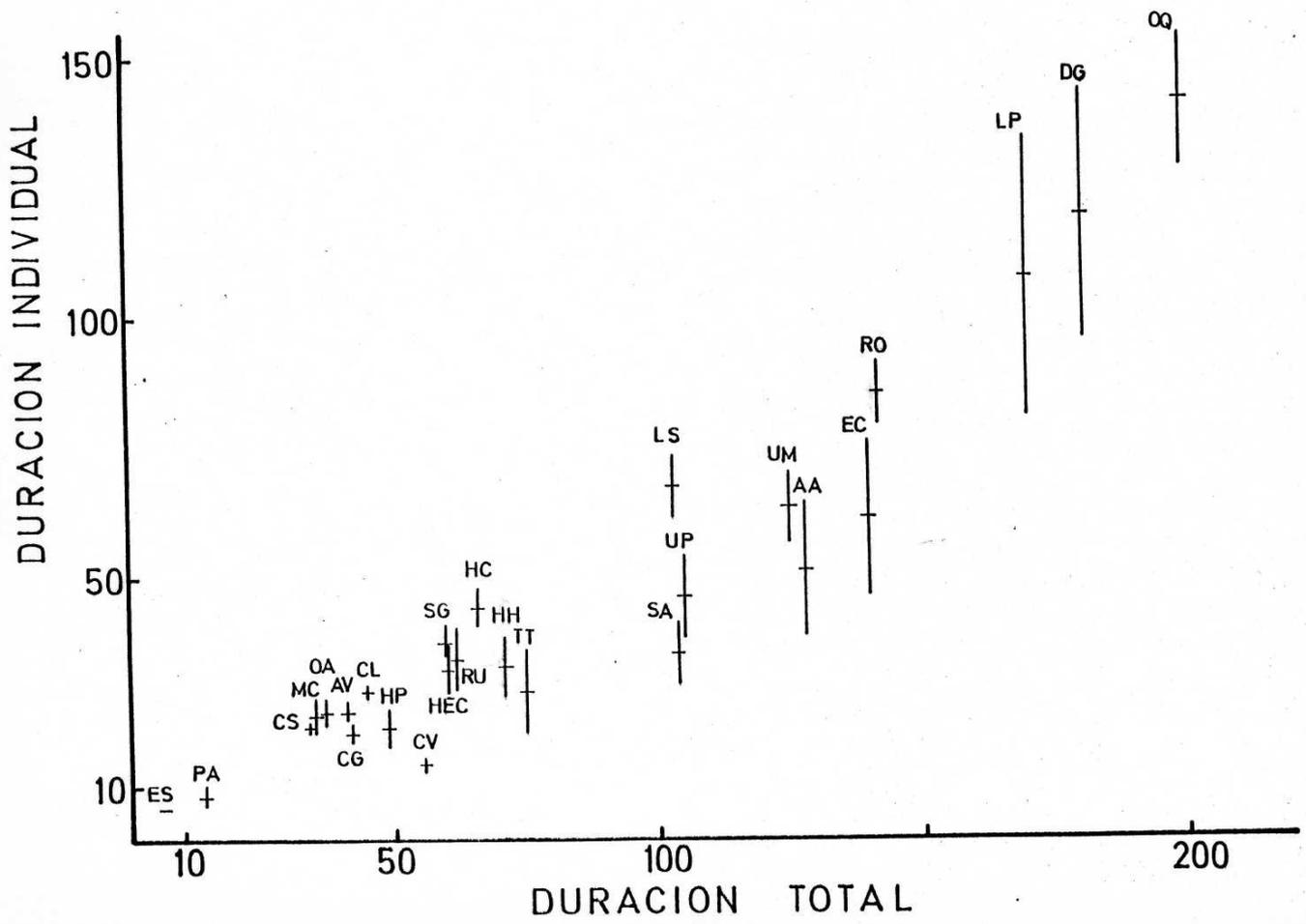
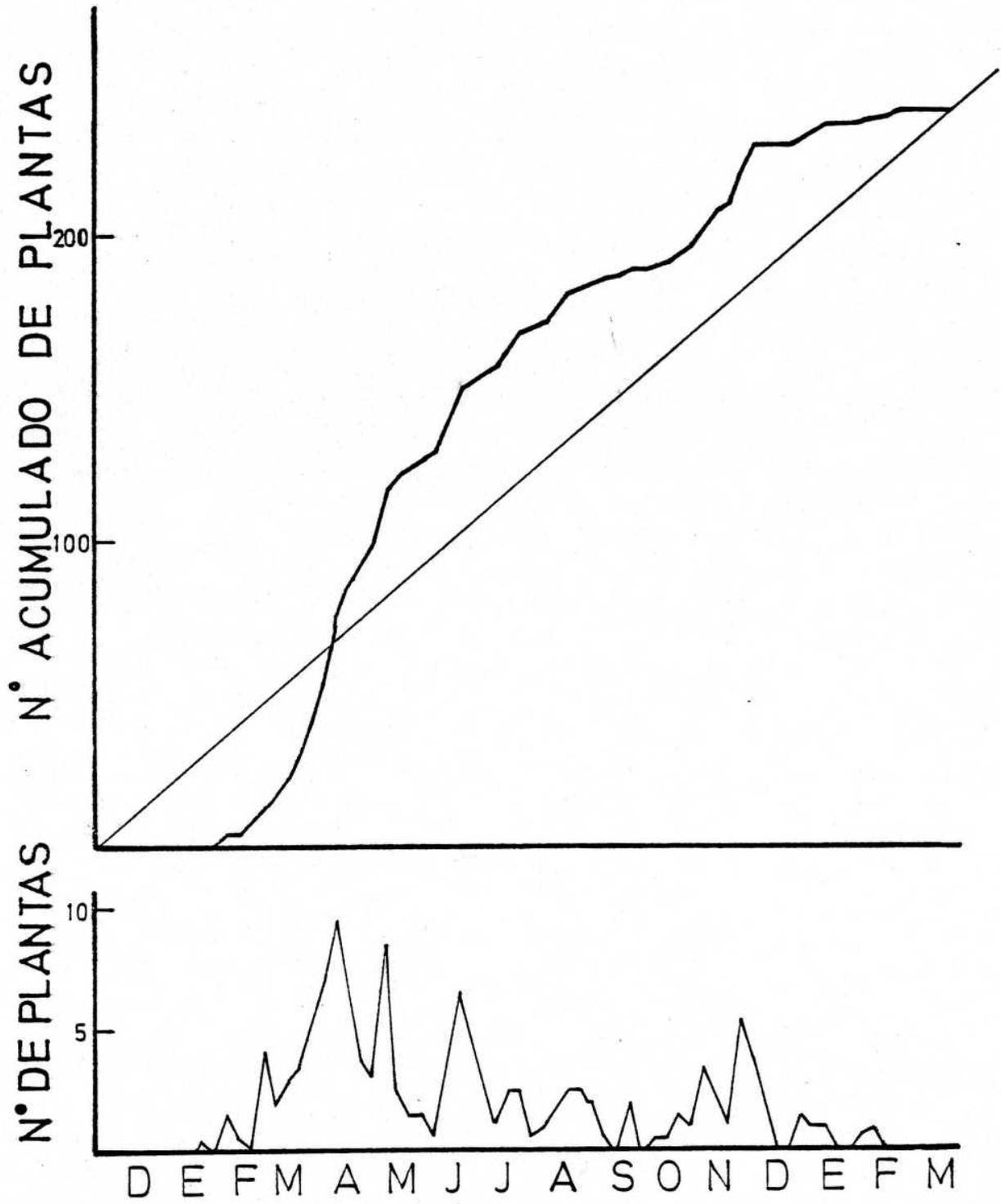


FIGURA 6.5. Evolución en el tiempo del número de individuos con plena floración (abajo) y del número acumulado (arriba). En total, 241 plantas pertenecientes a 24 especies. La recta en la figura superior representa la evolución del número acumulado de plantas con plena floración bajo la hipótesis de que la distribución en el tiempo de los máximos individuales es regular.



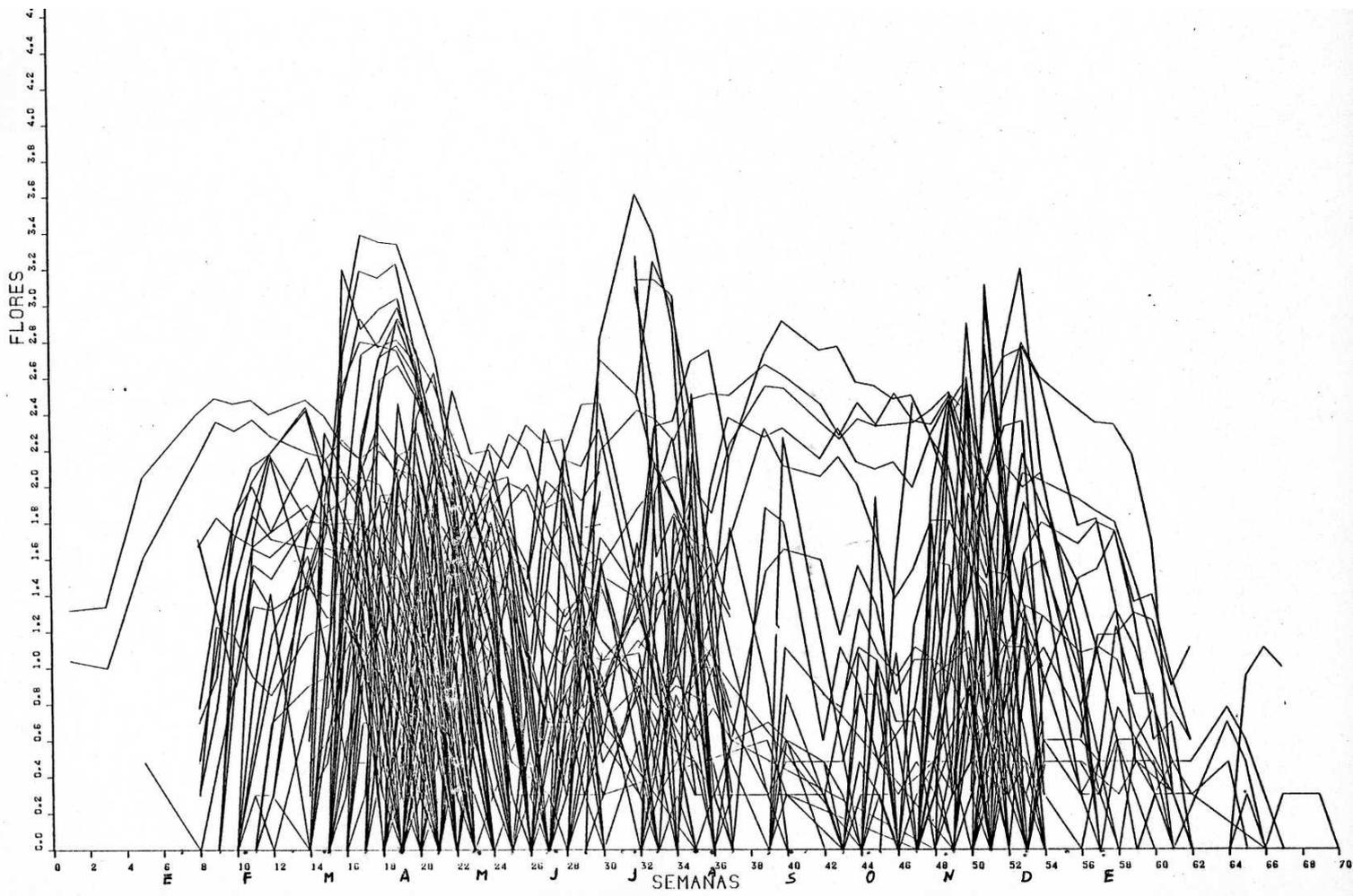
llegan a su punto máximo de floración es mayor de lo que cabría esperar bajo la hipótesis de regularidad. Obsérvese que no se ha expuesto este resultado en base a especies, sino en base a una mezcla de individuos en la que cada especie contribuye al total con un número similar de plantas.

6.4.- Floración y fructificación en la comunidad.

Como se ha visto anteriormente, hay una gran sincronía en la floración de los individuos de una especie, y es inevitable que aparezca la noción de una curva poblacional de floración (suma de las floraciones individuales). Este es el concepto que con más frecuencia se utiliza en los estudios fenológicos, y aquí se empleará también porque resulta problemático manejar simultáneamente más de doscientas curvas individuales. Pero conviene resaltar una vez más que los que florecen son los individuos; la curva poblacional es en realidad una abstracción que no resalta la variabilidad intraespecífica existente, ya sea grande o pequeña.

La floración de 229 plantas individuales registrada semanalmente se ha representado en la Figura 6.6.- En esta figura las zonas de gran densidad de trazas indican los períodos de máxima actividad de floración. Puede observarse uno entre las semanas 15 a 30 (marzo, abril, mayo y parte de junio), otro más corto en las semanas 47 a 54 (otoño) y un tercero entre las semanas 32 a 36 (julio). También se aprecia que durante todo el año

FIGURA 6.6. Floración de 229 plantas pertenecientes a 23 especies a lo largo del período de estudio. En el eje vertical, logaritmo del número de flores. La semana 7 es la primera semana de 1983 y la 59 es la primera de 1984.



aparecen plantas en flor. Las curvas poblacionales para esas mismas especies se representan en la Figura 6.7. El pulso primaveral de floración sigue siendo visualizable fácilmente, al igual que la actividad ininterrumpida a lo largo de todo el año. Hay diferencias importantes de unas especies a otras en el eje vertical (número de flores), a pesar de que la variable está transformada logarítmicamente y esto hace que unas curvas queden muy cubiertas por otras.

En la Figura 6.8 están representadas las secuencias de floración y fructificación (frutos maduros y dispersando semillas) de las especies a lo largo del período de estudio. Esta figura permite individualizar a las especies y al mismo tiempo da una imagen inmediata de la secuencia y separación en el tiempo de las secuencias de floración y fructificación. Salvo contadas excepciones (*Daphne gnidium*), no hay aparición de frutos maduros hasta bien pasado el momento de máxima floración (lo que en principio no tendría necesariamente que ser así, si los ovarios fecundados siguieran un desarrollo rápido). Es apreciable que la floración y la fructificación (entendida como dispersión de semillas) tienden a estar claramente separadas, independientemente de lo larga que sea la floración.

En la Figura 6.9 se representa como varió semanalmente en nuestro período de estudio el número de espe --

FIGURA 6.7. Curvas totales de floración de 23 especies. La curva de cada especie es resultante de sumar las flores de los respectivos individuos estudiados. Interpretación como en la Figura 6.6.

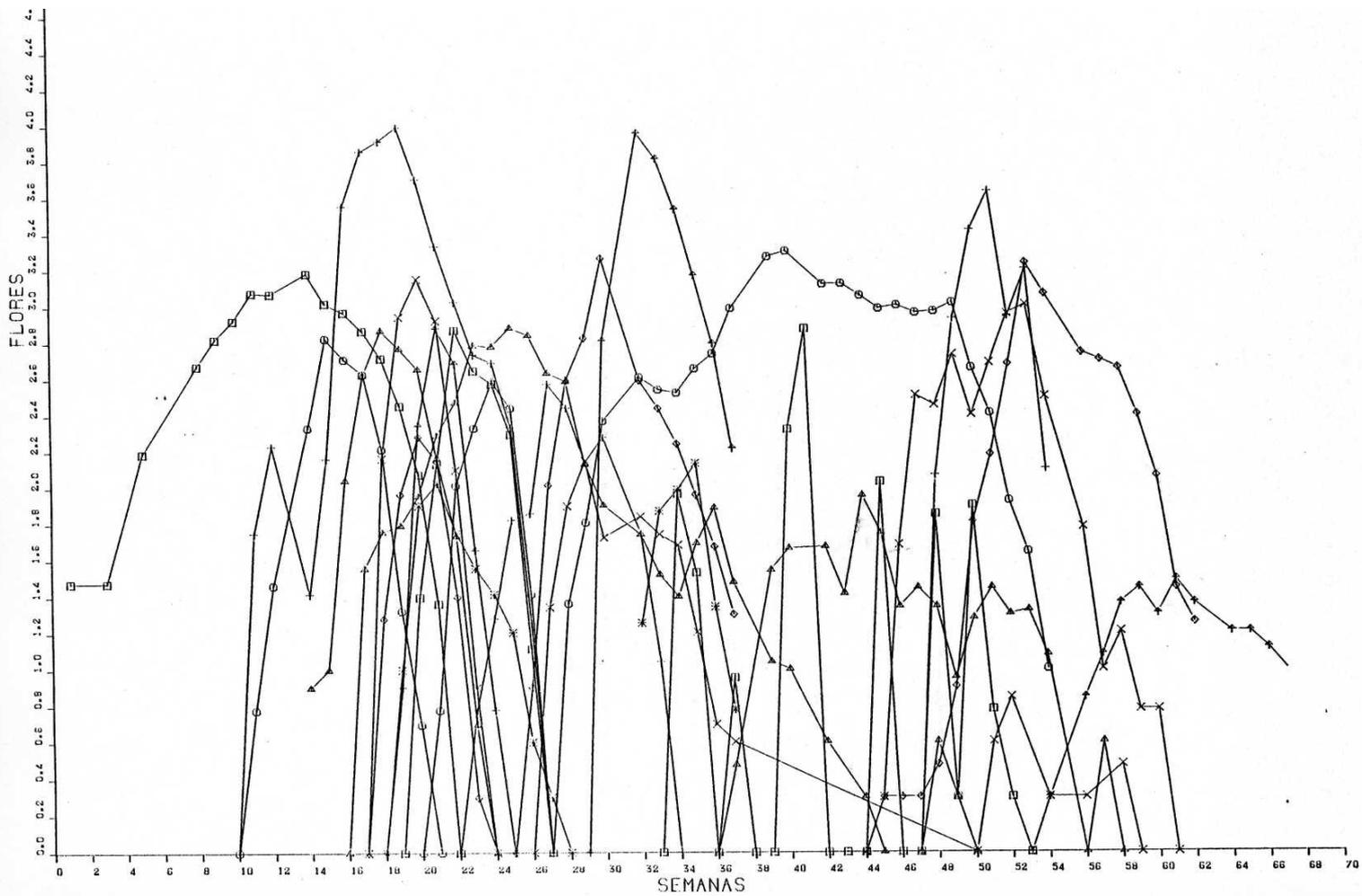


FIGURA 6.8. Fenología de floración y fructificación de treinta especies leñosas de la RBD durante el período de estudio. Para cada especie, el trazo vertical representa el momento de máxima floración, la barra horizontal el intervalo con floración intensa, y la línea continua abarca el período de floración completo. La línea de trazos indica la presencia de frutos maduros y dispersando semillas. Abreviatura de las especies como en la Figura 6.3. En Smilax áspera los frutos maduros que se indican proceden de la floración del año anterior.

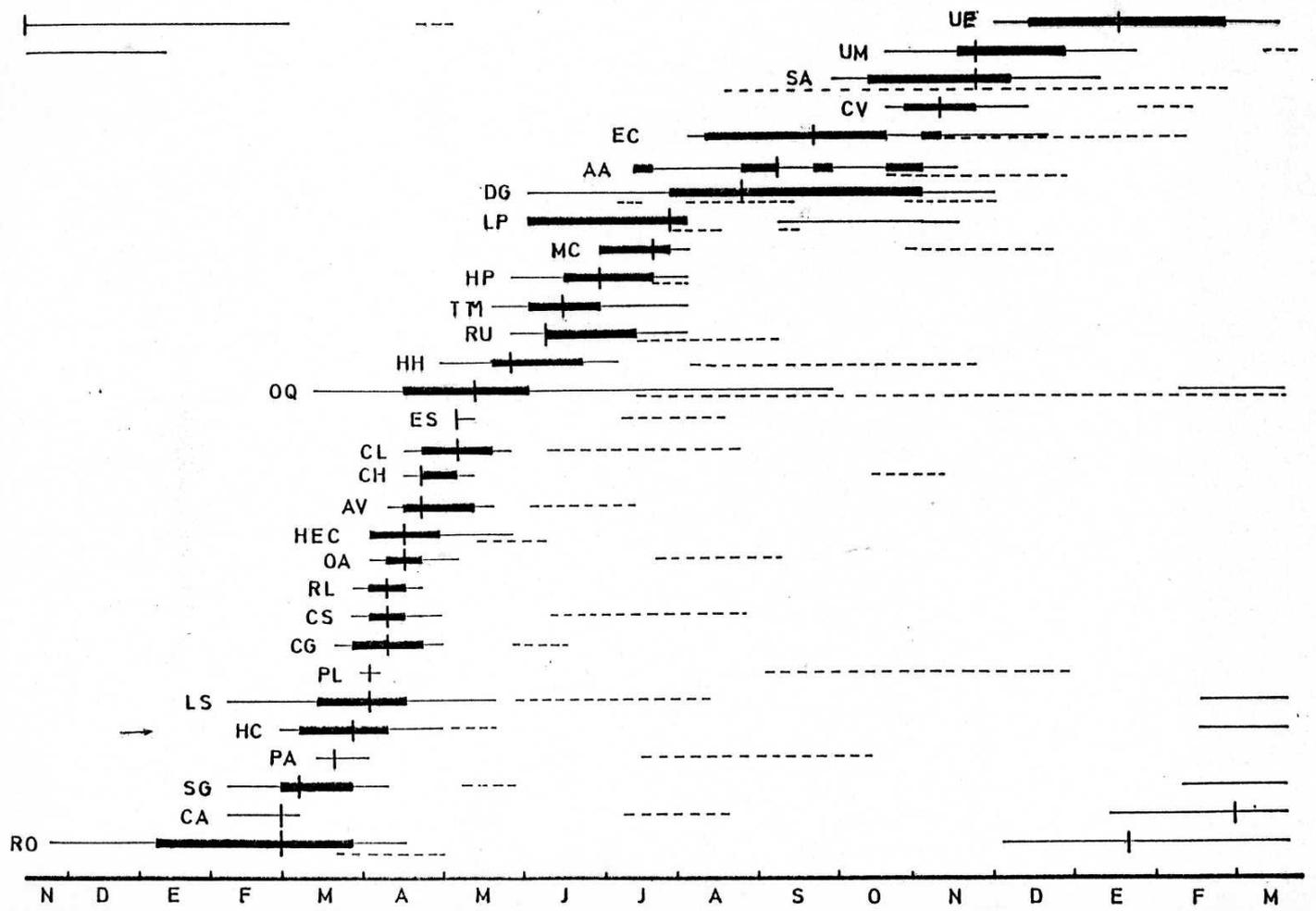
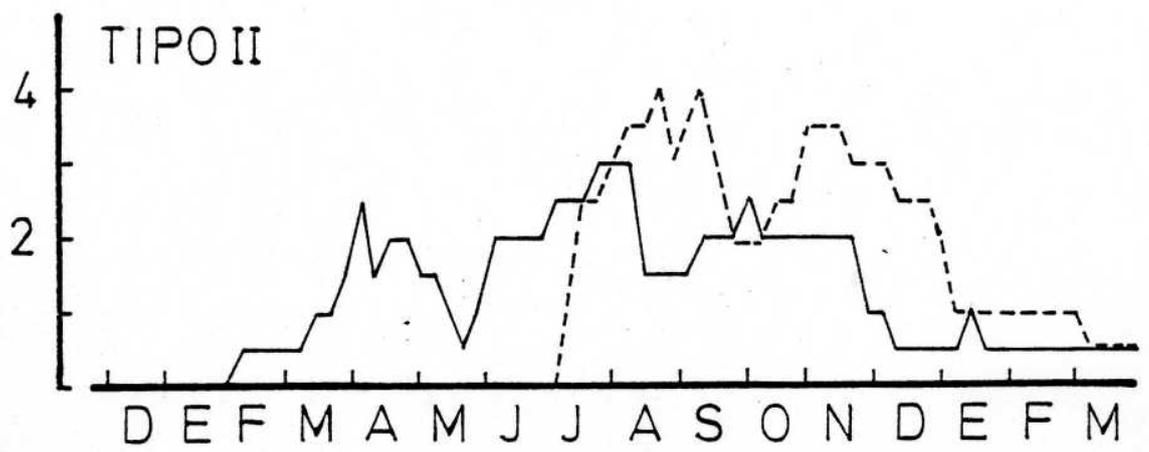
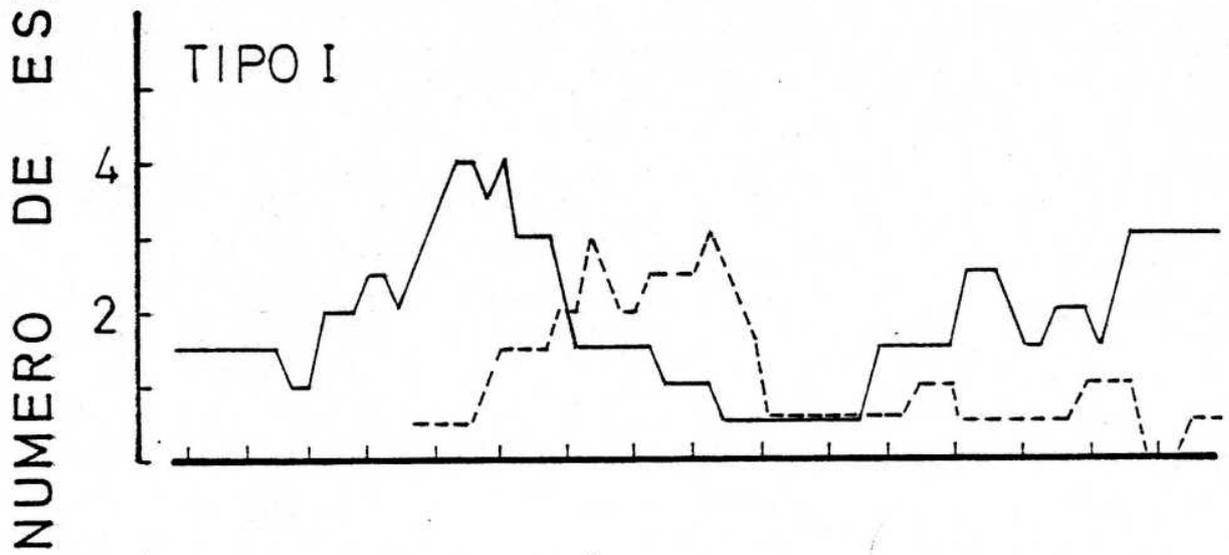
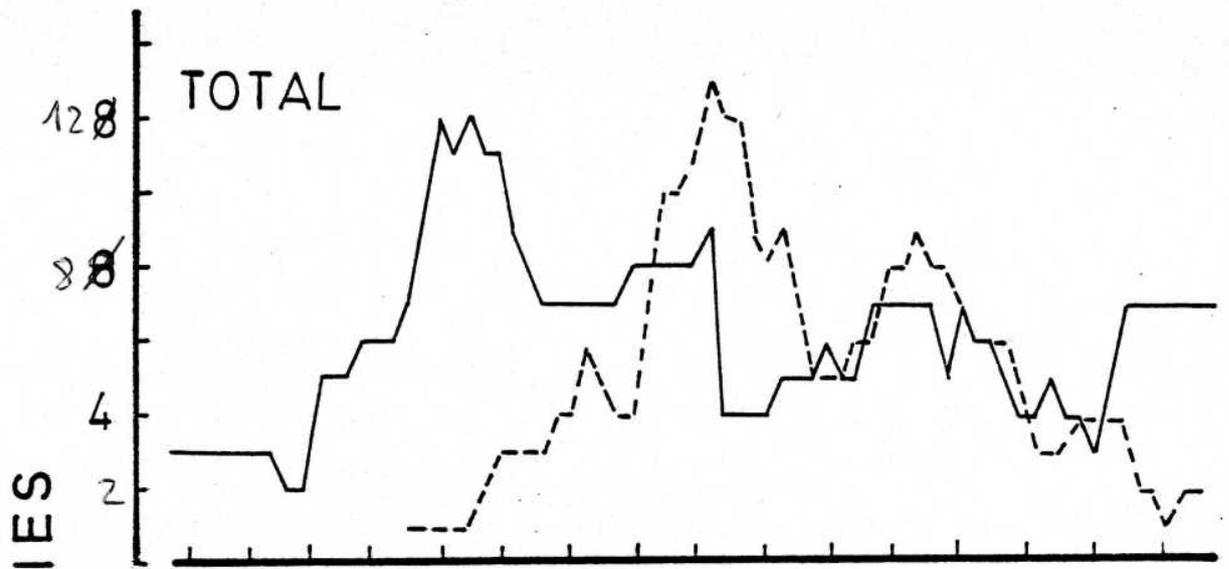


FIGURA 6.9. Número de especies en flor (línea continua) y con frutos maduros (línea de trazos). Tipo I, especies con frutos secos; Tipo II, - fruto carnosos.

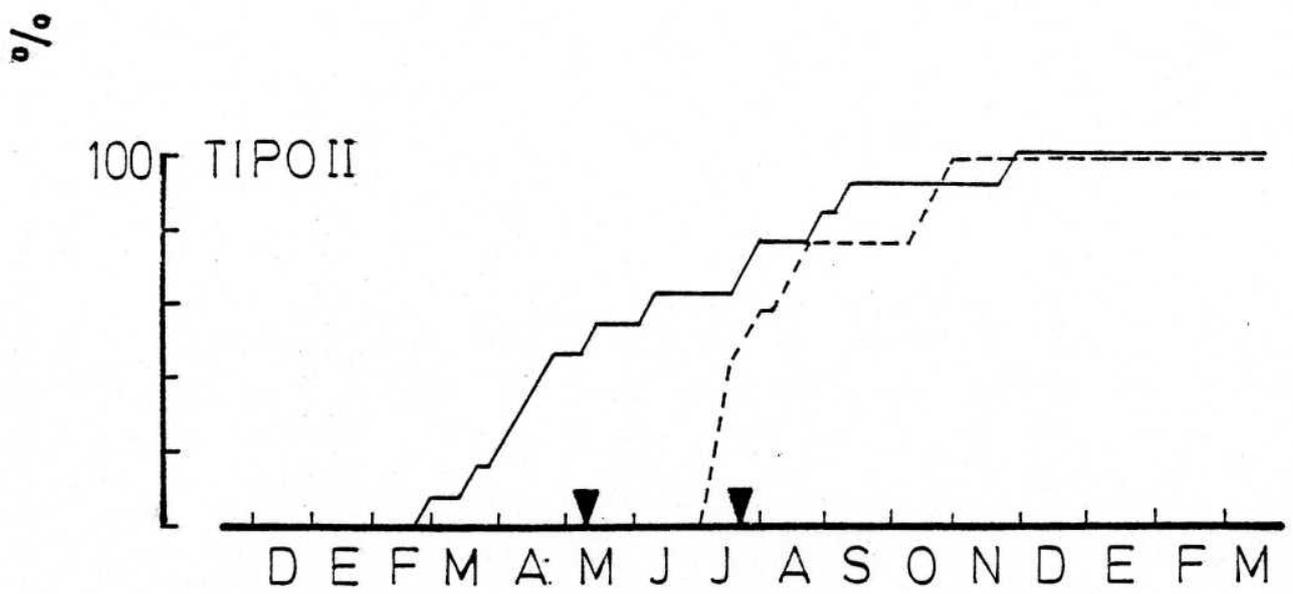
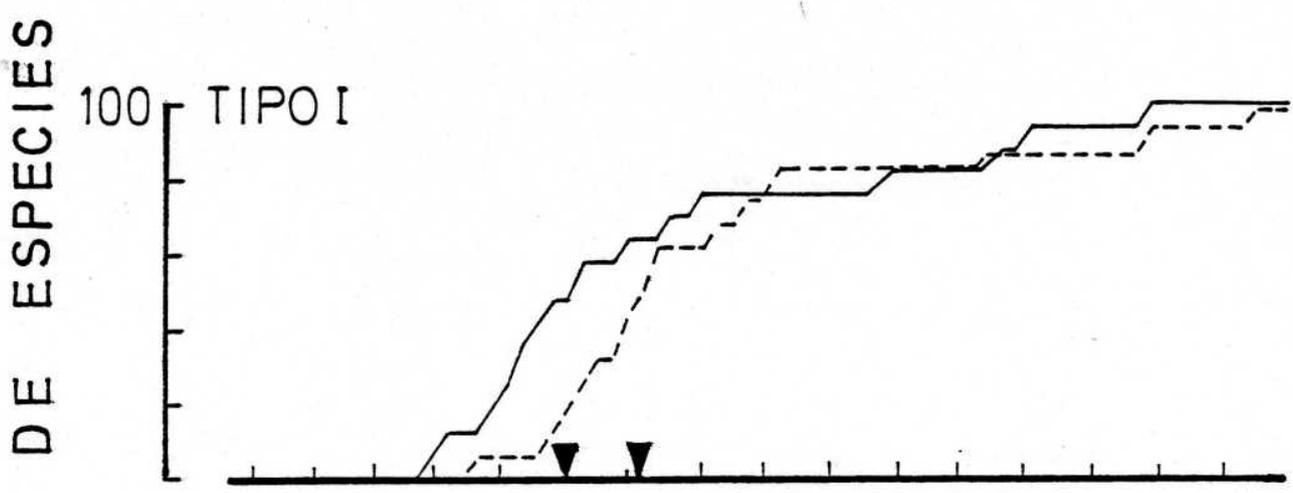
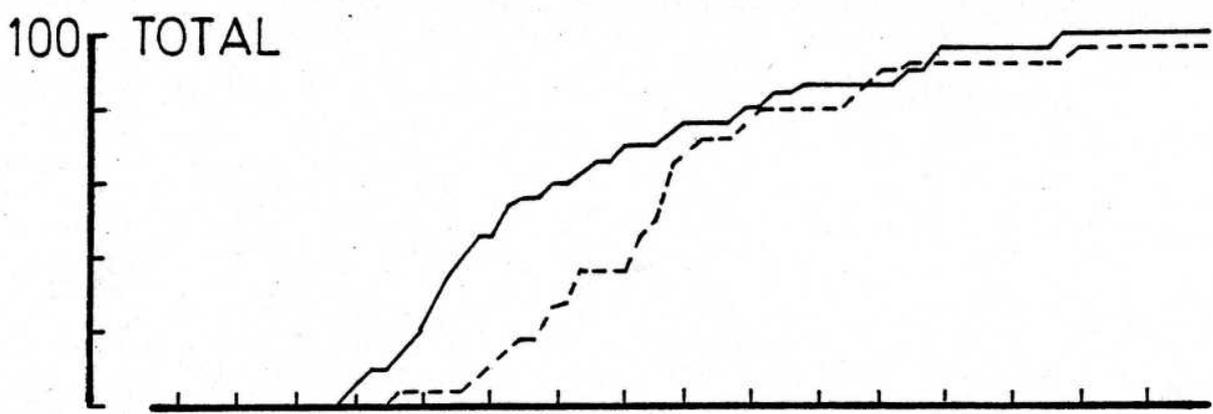


cies en flor y con frutos maduros. El máximo número de especies en flor se alcanzó entre finales de marzo y comienzos de abril, mientras que el más bajo está en los meses de enero de 1983 y 1984. Aunque existen un máximo y un mínimo definidos, la floración se extiende a lo largo de todo el año, existiendo siempre como mínimo dos especies en flor. El incremento al comenzar la primavera es mucho más claro que la disminución que se produce al finalizar ésta, ya que hay un número importante de especies (Helichrysum picardii, Myrtus communis, Lonicera riclymenum, Daphne gnidium y Asparagus aphyllus) que claramente florecen en pleno verano. Tampoco es despreciable la cantidad de especies que se pueden encontrar en flor durante los meses de otoño.

Por lo que respecta a la fructificación, el mayor número de especies con frutos maduros y dispersando semillas, se encuentra entre los meses de julio y agosto, momento en que el grueso de las especies con floración primaveral ha tenido tiempo suficiente para llevar a cabo la maduración. Como se anticipó en un apartado anterior, existen algunas diferencias fenológicas entre las especies con frutos secos (preferentemente con flores hermafroditas, vistosas, que originan abundantes semillas pequeñas; ver capítulo 5) y las especies con frutos carnosos (predominio de dioicas, flores pequeñas y semillas grandes dispersadas por vertebrados). En la Figura 6.9 se comprueba que las especies con fruto seco-

(tipo I; C.M. HERRERA en prensa) muestran un máximo de floración en primavera y otro menor en otoño (Calluna vulgaris, Ulex minor, Ulex parviflorus), mientras que su floración en el verano es muy reducida. Las especies con fruto carnoso (tipo II) florecen desde el invierno (Corema album) hasta el otoño (Smilax aspera), pero el máximo se produce precisamente en verano. La fructificación de estas especies es sobre todo en verano-otoño, mientras que para las de fruto seco es sobre todo en verano. Estas diferencias se aprecian bien en la Figura 6.10, donde se ha representado el porcentaje acumulado de especies que han alcanzado el punto máximo de floración, y el porcentaje acumulado de especies con frutos maduros. La distribución de frecuencias acumuladas dista mucho de ser regular tanto para la floración como para la fructificación: cuando se comparan las curvas observadas con las rectas que se generarían mediante una distribución regular hay que rechazar la hipótesis nula de regularidad en la floración ($D = 0.30$, $N=30$, $p<0.01$) y en la fructificación ($D = 0.34$, $N=28$, $p<0.05$). El desplazamiento de la curva de fructificación respecto a la de floración es muy marcado en el grupo de especies con fruto carnoso, lo que apunta a que algunas de ellas tardan considerablemente más en pasar de flor a fruto que las de fruto seco. El caso extremo en cuanto al tiempo que transcurre entre la flor y el fruto es Smilax aspera en que los frutos maduros presentes correspondían a la floración del año anterior (unos diez meses para pasar -

FIGURA 6.10. Porcentaje acumulado de especies en flor (línea continua) y con frutos maduros -- (línea de trazos). Tipo I, especies con fruto seco; Tipo II con fruto carnosos. - Los triángulos sobre el eje horizontal - indican el momento en que se alcanzó el 50% de especies en flor y fruto.



% DE ESPECIES

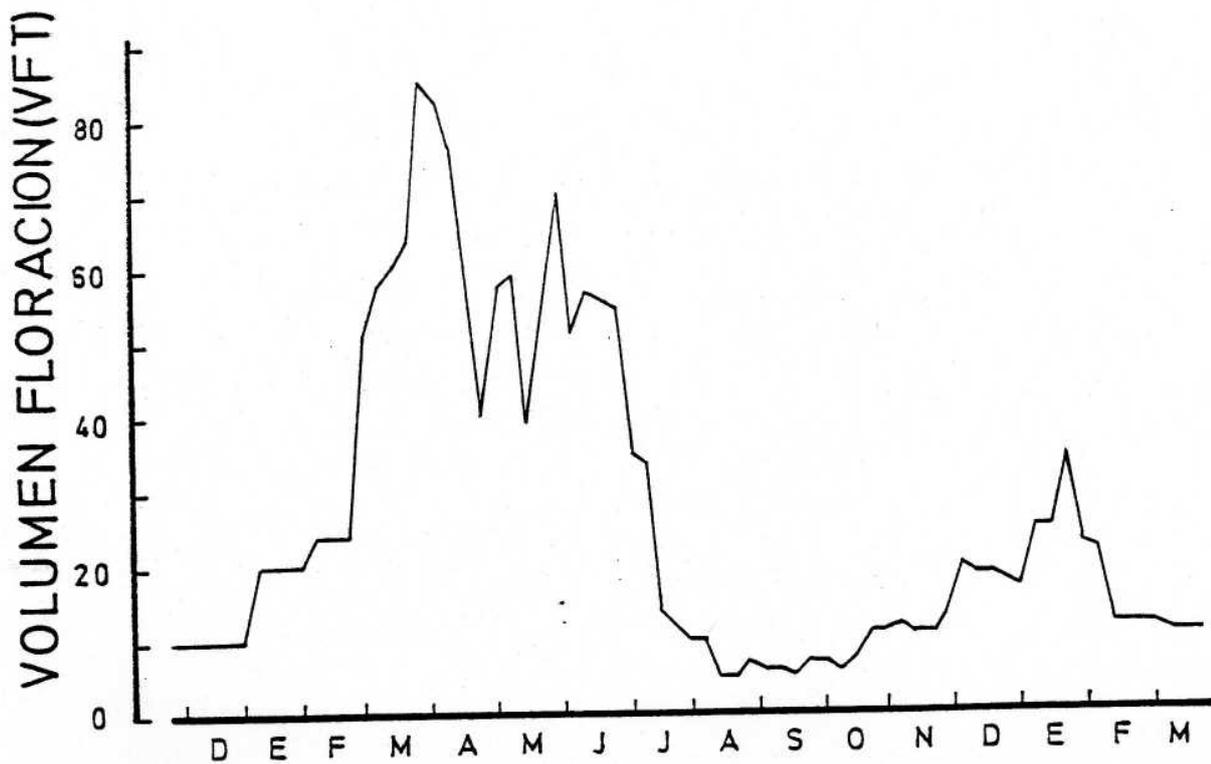
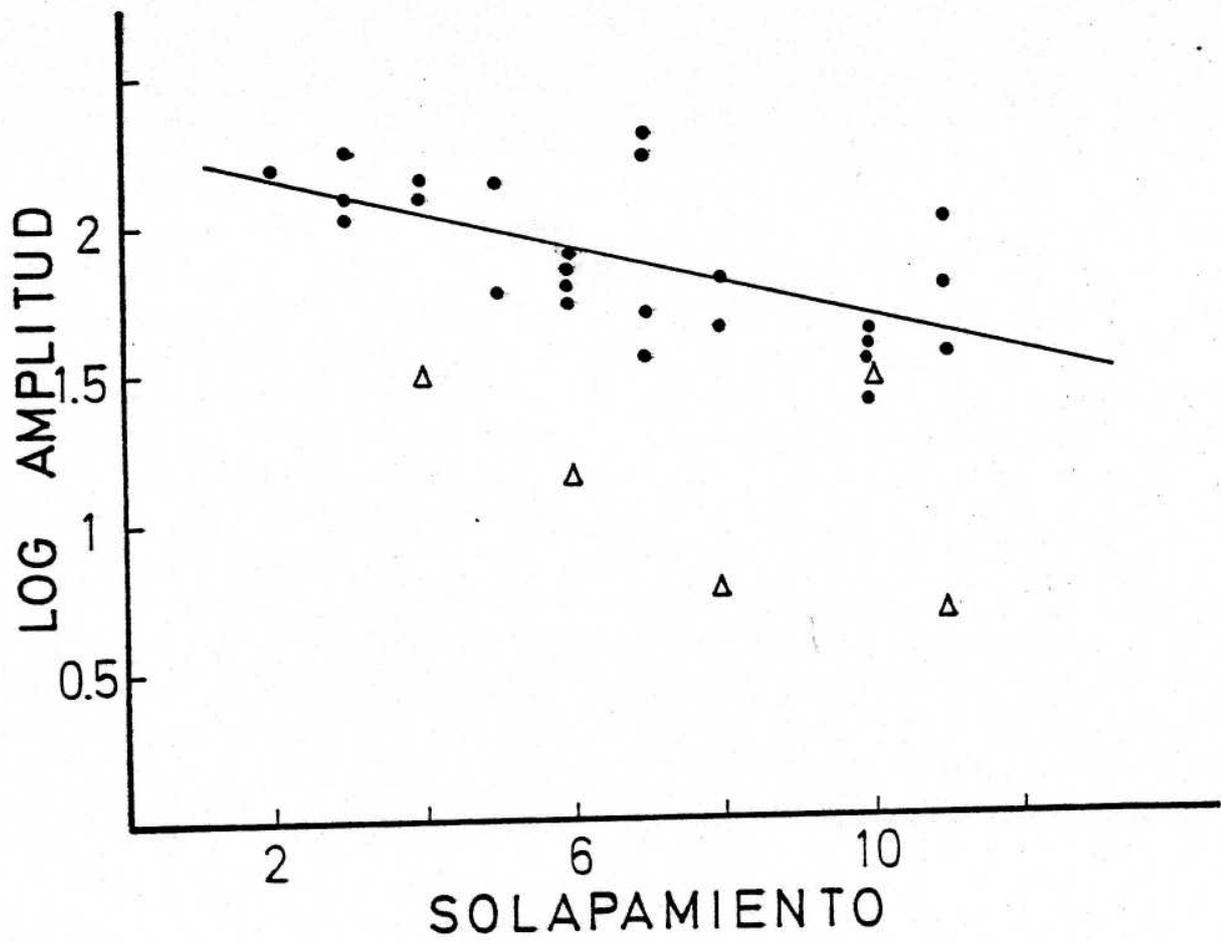
de flor a fruto maduro).

Anteriormente comprobamos (Figura 6.8) que -- las especies con floraciones más largas eran precisamente las que florecían en un momento del año en que había pocas especies en flor (por ejemplo Daphne gnidium, Rosmarinus officinalis. En cambio las que florecían en -- primavera tenían amplitudes considerablemente menores - (por ejemplo Cistus salvifolius, Cytisus grandiflorus. - De hecho hay una correlación inversa muy significativa- (Figura 6.11). entre la amplitud total de floración y el "solapamiento", definido éste como número de especies - en flor en el momento en que llega al máximo de flora-- ción la especie de que se trate ($r = -0.630$, $gl=23$, $p<0.001$; sólo con entomófilas). La relación permanece si se incluyen las especies anemófilas ($r = -0.504$, - - $gl=28$, $p< 0.005$), a pesar de que éstas tienen en comparación con las entomófilas amplitudes menores de lo que les correspondería para un solapamiento dado. La relación indica que florecer en un momento de baja actividad de floración en la comunidad implica hacerlo durante mucho tiempo y viceversa.

Es evidente que hay un fuerte componente estacional en la fenología de la comunidad. Sin embargo en este análisis no se ha considerado para nada la abundancia real de las especies, ya que tanto las escasas como las muy abundantes contribuían igualmente. En cambio, -

FIGURA 6.11. (Arriba) Relación entre el solapamiento sobre una especie y amplitud total de floración, en días. Círculos, entomófilas; - - triángulos, anemófilas. La recta de regresión corresponde a las entomófilas. $y = -0.06 x + 2.26$; $r = -0.630$, $gl=23$, $p<0.001$. Para cada especie se define el solapamiento como el número de especies simultáneamente en flor.

FIGURA 6.12. (Abajo). Variación a lo largo del período de estudio del volumen de floración total (VFT) en la Laguna del Ojillo. VFT se define para un momento dado del año como $VFT = \sum VF_i$, donde VF_i es el volumen de floración de la especie i (abundancia de la especie por intensidad de floración; ver Texto).



la visión que se obtiene de la floración o de la fructificación al seguir directamente esos procesos está influida por la abundancia de los taxones concretos. Por ejemplo, si la especie dominante en la comunidad hubiera sido Daphne gnidium habríamos observado que la floración realmente importante se producía en verano; si la especie más abundante fuera Rosmarinus officinalis se produciría en invierno. Es innecesario señalar la importancia que tendría esta estacionalidad real para vectores de polen o semillas.

A fin de realizar este análisis hemos empleado los valores de abundancia de las diversas especies que se dieron en un capítulo anterior (AREA DE ESTUDIO, Laguna del Ojillo). A las especies no presentes en el lugar se les ha dado una puntuación de 0; 1 a las que poseen frecuencia menor o igual al 1%; para las demás especies la puntuación asignada es igual al porcentaje de frecuencia. También se ha asignado una puntuación según la intensidad de floración en cada momento a cada especie, basándonos en la Figura 6.8: 0, no en flor; -1, si se encuentra con menos del 25% del máximo número de flores; 2, floración intensa; 3, máximo observado de floración.

Definimos ahora como variable el Volumen de Floración (VF) en el momento t para la especie i como:

$$VF_{i \ t} = A_i \times I_{i \ t}$$

donde A_i es la abundancia de la especie i en el lugar,

$I_{i \ t}$ es la intensidad de floración de la especie i en

en el momento t . Si para cada momento del período de estudio sumamos los $VF_{i,t}$ obtendremos:

$$VFT_t = \sum VF_{i,t}$$

que es el volumen de floración total en ese momento - (suma de todas las especies). En definitiva, al representar la variación de VFT a lo largo del tiempo veremos de manera más realista la estacionalidad en la zona. Las especies escasas contribuirán poco a VFT - aunque están en plena floración, mientras que una especie muy abundante va a contribuir mucho al efecto visual de floración que percibiríamos al llegar al lugar en un momento dado del año.

La Figura 6.12 muestra como varió el volumen de floración en el periodo de estudio en la Laguna del Ojillo. De las 25 especies presentes la mayoría florecen entre marzo y junio como ya sabíamos, y esto hace que VFT alcance entonces los máximos valores; -- las que florecen en verano son extraordinariamente escasas en términos de frecuencia, y el volumen de floración que crean es escaso. En resumen, la estacionalidad se ha visto acentuada (comparar con Figura 6.9) y el verano, en vez del invierno, aparece como el momento más bajo de todo el año en cuanto a floración. Este hecho se debe tanto a que las especies estivales son pocas como a que son escasas. Por su parte, el grupo de floración primaveral (además de ser el más nutrido) incluye especies muy abundantes (ver AREA DE ESTUDIO).

6.5.- Discusión.

El esquema de floración más frecuente que hemos encontrado en el matorral corresponde al tipo "cornucopia" (GENTRY 1974). En él la mayoría de los individuos de una población florecen a la vez, masivamente, una vez al año y durante un intervalo de tiempo variable según los casos. Este esquema es tan común en las zonas templadas que apenas sería necesario especificarlo. Asparagus aphyllus es la única especie con una conducta diferente, al producir cada vástago numerosas flores en un intervalo de pocos días (cf. VERNET 1971); si varios vástagos de una planta florecen en momentos distintos, el individuo está siguiendo un esquema parecido (aunque en menor escala temporal) al descrito para ciertas lianas de bosques tropicales ("múltiple bang", GENTRY 1974). Aparte de este caso totalmente atípico, todas las especies siguen el esquema habitual. La sincronía entre plantas de una especie es grande, existiendo muy pocos individuos realmente desfasados. Como se ha mostrado, la distribución en el tiempo de las floraciones individuales posee variabilidad pero es muy pequeña. La variabilidad es mucho mayor en cuanto a intensidad de floración, probablemente porque depende del tamaño y estado fisiológico de las plantas. Resulta interesante comprobar hasta qué punto el momento preciso de la floración es importante: es incluso más fácil predecir cuando tendrá lugar, que si el hecho se producirá o no. Este resultado es consistente con el punto central de todo estudio de fenología de la floración: para plantas que basan su

sistema reproductivo en el intercambio de genes resulta ventajoso florecer en el momento en que el máximo de individuos de su especie lo hagan también.

El resultado del fuerte solapamiento de floraciones masivas individuales es una floración masiva a nivel poblacional, caracterizada por (1) una fase inicial en la que hay pocos individuos en flor y con pocas flores por individuo, (2) una fase central o "pico" en que la mayoría de las plantas poseen muchas flores, y (3) una fase final en que los individuos dejan de florecer más o menos lentamente y poseen pocas flores. Este patrón tiene efectos notables sobre la atracción de polinizadores, ya que durante el pico de floración el número de flores por planta puede llegar a ser tan alto (y las recompensas florales estar tan cerca en el espacio) que los polinizadores apenas tienen necesidad de moverse entre flores de individuos distintos y causan (o causarían) gran cantidad de geitonogamia (HEINRICH & RAVEN 1972, STILES 1975, FRANKIE et al 1976, ARROYO 1976). El patrón de floración masiva es un verdadero dilema para plantas autoincompatibles o unisexuales: los vectores están tan "remunerados" por cada planta individual que casi no tiene interés para ellos moverse entre plantas. En nuestro estudio hemos demostrado que todas o casi todas las especies requieren vectores para fructificar, pero no hemos demostrado la existencia de mecanismos de autoincompatibilidad, por lo que no podemos saber la importancia potencial de la geitonogamia en nuestras especies. Sin embargo se han propuesto diversos

mecanismos por los que las plantas pueden eludir el dilema floración masiva-geitonogamia, basados en criterios muy dispares pero que podrían aplicarse a nuestro caso - (FRANKIE et al 1976, GENTRY 1978, THOMSON 1980, STEPHENSON 1982).

En algún caso se ha demostrado, por ejemplo, - que a veces la fase final de la floración posee una importancia máxima (que sería inesperada en base sólo al número de flores) para la polinización cruzada. La fase central y más llamativa de la floración actuaría condicionando a los polinizadores, los cuales realizarían lo que se pretende de ellos (alogamia) justamente al final de la floración, cuando la combinación de un bajo número de flores por planta y un alto número de polinizadores por flor llevarla a gran cantidad de visitas entre plantas - (por ejemplo en Catalpa speciosa; STEPHENSON 1982). Pero como sucede a menudo, hay datos contradictorios: cuando la floración está acabando los recursos de que -- disponen las plantas para desarrollar frutos se han reducido respecto al comienzo de la floración; si los recursos son limitantes, los últimos frutos formados tendrán que competir con los primeros por los recursos restantes (STEPHENSON 1981, STEPHENSON & BERTIN 1983) por lo que a veces no llegan a desarrollarse (WYATT 1980, BERTIN -- 1982).

El sesgo de las curvas de floración que hemos encontrado en algunas de nuestras especies es bastante común en muchas otras, y también se le ha atribuido un -

valor adaptativo en el sentido de que alargaría la fase final de la floración, donde supuestamente hay más polinización interindividual (THOMSON 1980). Ese valor adaptativo del sesgo es sin embargo puesto en duda por RABINOWITZ et al (1981) que encuentran sesgadas también las floraciones de plantas polinizadas por el viento.

En cuanto a la comunidad completa el patrón de floración que hemos encontrado es similar al de otras áreas mediterráneas (MOONEY et al 1974, CODY & MOONEY 1978, KUMMEROV 1983, READER 1984) y se caracteriza por una floración predominantemente primaveral. Todos los autores coinciden en que la primavera representa un momento óptimo para la mayoría de las especies, porque en ella se combinan temperaturas suaves y suficiente humedad en el suelo. También en zonas no mediterráneas, como los bosques tropicales secos, la mayor parte de las plantas florecen poco después de la estación de las lluvias, sincronizando así la floración con el período seco del año (FRANKIE et al 1974, OPLER et al 1976). En nuestro caso la cercanía al mar probablemente hace que nunca haya temperaturas suficientemente bajas como para impedir totalmente la floración, como sucede en otras zonas mediterráneas cercanas de mayor elevación (Sierra de Cazorla,

C.M. HERRERA 1984 a). De hecho, si juzgamos el grado de adversidad de un período del año en base al número de especies en flor, probablemente no sería en nuestro caso el invierno el más adverso, sino el verano. La gran sequía estival, que se extiende durante parte del otoño, quizás sea -

responsable de que únicamente las especies que florecen en esa época sean las que viven normalmente en lugares con -- suelo húmedo (Calluna vulgaris, Erica ciliaris, Lonicera periclymenum, Ulex minor), poseen algún órgano de reserva subterráneo (Asparagus aphyllus, Smilax aspera) o ambas cosas a la vez (Daphne gnidium). En contraste con estas especies estarían las que al tener sistemas radicales relativamente superficiales y carecer de órganos de reserva (Halimium spp., Cistus spp., Lavandula stoechas, y "monte -- blanco" en general; ALLIER et al 1974) florecen y maduran sus frutos rápidamente antes de que la sequedad del verano se lo impida. Finalmente encontraríamos una serie de especies que al poseer sistemas radicales profundos pueden florecer en el momento supuestamente óptimo (primavera) y madurar sus costosos frutos (con pocas y grandes semillas) a lo largo del verano, y encontrar dispersantes adecuados -- (aves migradoras en su mayoría; C.M. HERRERA 1984 a, JORDANO 1984) en otoño-invierno: Pistacia lentiscus, Phillyrea angustifolia, Rhamnus lycioides. Caso aparte serían las especies del género Osyris debido al hábito hemiparásito. -- una de ellas (O. quadripartita) posee un ciclo anual muy peculiar en el que la fructificación abarca prácticamente todo el año (C.M. HERRERA en prensa b y presente estudio).

Aunque empezamos hablando de floración, la referencia a la fructificación nos ha parecido aconsejable por que puede explicar aspectos del ciclo reproductivo que quedarían de otra manera ocultos. De acuerdo con WILLSON -- (1983 b), JORDANO (1984) y C.M. HERRERA (en prensa c) pen-

samos que el ciclo anual de una planta debe verse como un proceso integrado de varias fenofases: la maduración de frutos o el crecimiento vegetativo pueden forzar de alguna forma que la floración no tenga lugar en el momento óptimo desde el punto de vista de la polinización. Dicho de otra forma, la floración es preferentemente primaveral, pero ese hecho no debería verse aisladamente de las otras fases que integran el ciclo reproductivo. Cada especie tiene su propia manera de ajustarse a la situación existente, pero todas consiguen de alguna manera conjugar crecimiento, floración y fructificación, ya que no pueden renunciar a ninguna de esas actividades. Hay evidencia de que la diversificación de tácticas reproductivas también se encuentra en otras áreas mediterráneas (chaparral, -- BAKER et al 1982) y en áreas no mediterráneas donde la sequía es un factor revelante (desierto americano, KEMP -- 1983). Dado que el período de nuestro estudio sólo abarca un ciclo anual completo, sólo podríamos especular sobre la posible variación entre años de la fenología de las especies y de la comunidad. Los resultados de estudios anteriores realizados en la Reserva (HERRERA 1982) y en zonas cercanas (JORDANO 1984) sugieren que la variabilidad interanual existe pero no es grande. Las secuencias de floración y fructificación no deben sufrir alteraciones importantes; notables excepciones serían algunas especies -- con ciclos supraanuales (veceras) como Olea europaea y -- Phillyrea angustifolia (JORDANO 1984).

Entre los resultados expuestos se ha encontrado

una relación inversa entre la amplitud de floración de -- las especies y el número de otras especies que simulta--- nean su floración con ella. Es decir, . cuando encontrába--- mos muchas especies en flor, las floraciones eran cortas--- (primavera) y cuando el número de especies en flor era ba--- jo las amplitudes eran grandes (verano e invierno). Hay--- un gran número de estudios que relacionan escaso solapa--- miento de las floraciones en una comunidad de plantas con--- interacciones competitivas entre las especies por los po--- linizadores (MOSQUIN 1971, HEINRICH. 1975 a, 1976 b, READER 1975, STILES 1977, RANTA et al 1981) y también nuestro re--- sultado podría quizás sugerir que dichas interacciones --- existen o existieron en el pasado. Una secuencia de flo--- raciones en que las especies apenas se solapan y, además, existe una relación inversa entre solapamiento (como núme--- ro de especies que florecen simultáneamente) y amplitud --- lleva casi inevitablemente a pensar en la competencia por los polinizadores como factor determinante, pero hay in--- terpretaciones alternativas.

No intentaremos hacer aquí una revisión de esa--- ya antigua polémica (véase MOSQUIN 1971, WASER 1978 á, --- 1978 b, 1983, POOLE & RATHCKE 1979, AGREN & FAGERSTROM --- 1980, ZIMMERMAN 1980, GLEESON 1981, COLE 1981, RABINOWITZ et al 1981, RATHCKE 1983, REAL 1983) y nos limitaremos a--- señalar que para que exista competencia por los poliniza--- dores (1) estos deben haber sido limitantes durante largo--- tiempo (BIERZYCHUDEK 1981) y (2) las estructuras florales

de los supuestos competidores, su hábitat y sus vectores de polinización deben ser similares (LEVIN & ANDERSON - - 1970, ANDERSON & SCHELFOUT 1980). Al igual que se han documentado casos en que las plantas compiten por los polinizadores (GROSS & WERNER 1983, WASER 1978 b), también se han documentado otros en que los polinizadores parecen -- competir por las plantas (FRANKIE et al 1976, FEINSINGER-1978, ROUBIK 1982) y otros en que varias especies de plantas resultan incluso beneficiadas del solapamiento de sus floraciones y de poseer los mismos polinizadores (mutualismo en la floración; BROWN & KODRIC-BROWN 1979, WASER & REAL 1979). Todas las situaciones parecen posibles y las generalizaciones no son apropiadas. El procedimiento adecuado para dilucidar si hay o no competencia por los polinizadores es la realización de estudios experimentales (WASER 1983), lo que cae fuera del objetivo de este trabajo. La simple observación de una serie fenológica más o menos regular o agregada no dice nada sobre el tema, porque el solapamiento por sí sólo no es un buen indicador de interacciones subyacentes (THOMSON 1982). Además hay que recordar lo dicho anteriormente sobre el evidente ajuste entre fenofases: probablemente la época de floración no está sólo determinada por el momento óptimo en cuanto a posibilidades de polinización. En base a esto queremos - - ofrecer una hipótesis para explicar la relación inversa entre amplitud de floración y solapamiento encontrada en nuestro estudio.

Supongamos que la primavera es el momento-

óptimo para la floración, entre otros motivos porque los-
 vectores son muy abundantes (WASER 1979). Supongamos tam-
 bién que en cierta especie las necesidades de crecimien-
 to, polinización y fructificación entraron alguna vez en
 un conflicto en el cual la floración "perdió" y se vió --
 desplazada a un momento no óptimo del año. En esta si --
 tuación, una manera de compensar niveles insuficientes de
 polinización (a causa de la escasez de insectos) sería ---
 alargar el período de tiempo en que la planta exhibe sus-
 flores, ya que muchas flores quedarían sin ser visitadas-
 y habría un bajo porcentaje de fructificación. Apoya es-
 ta hipótesis el que los insectos sean efectivamente esca-
 sos en invierno y verano (JORDANO 1984, y presente estu--
 dio), y la existencia para nuestras especies de una corre-
 lación inversa entre amplitud de floración y porcentaje -
 de fructificación (especies entomófilas, $r_s = -0.842$, - -
 $gl=21$, $p < 0.05$; la relación no es significativa si se in-
 cluyen las especies anemófilas: $r_s = -0.300$, $gl=25$, - -
 $p > 0.10$). La apoyan igualmente los resultados de ARROYO
 et al (1981) quienes encontraron en comunidades de plan-
 tas de los Andes una tendencia a aumentar la amplitud de
 floración de las especies a medida que aumentaba la altu-
 ra sobre el nivel del mar y disminuía la disponibilidad -
 de insectos. Sin querer decir que la hipótesis expuesta-
 sea la única verdadera, sí sugerimos que el patrón obser-
 vado puede explicarse sin necesidad de recurrir al tópico
 de la competencia por polinizadores. La conducta global-
 de floración de una comunidad de plantas cualquiera resul

ta de la conducta de los individuos que la componen, pero esto no implica que realmente haya habido interacción entre los componentes (REAL 1983). La "macroestructura" observada puede surgir de una simple suma de conductas individuales, en respuesta a condiciones del ambiente, sin -- que las interacciones entre las especies jueguen necesariamente un papel decisivo.

A lo largo de este apartado nos hemos referido con frecuencia a los polinizadores de una manera global. De la misma forma que las plantas son diferentes unas de otras en los aspectos que estamos estudiando, incluir a todos los vectores en un solo grupo equivaldría a suponer que todos son iguales. En nuestro matorral los insectos (o el viento) son con frecuencia imprescindibles para la reproducción y constituyen otra parte del sistema, que no podemos ignorar. En el siguiente capítulo intentaremos completar la visión que tenemos hasta este momento de -- nuestra comunidad.

CAPITULO 7. LOS INSECTOS

En este capítulo describimos la composición del conjunto de visitantes florales encontrados en el matorral durante el periodo de estudio. Se hace un análisis de la diversidad de los principales órdenes de insectos aparecidos en las flores, y describe la variación estacional que sufre el ensamblaje de potenciales polinizadores. Hemos procurado describir ese conjunto sin hacer referencia al valor que podrían tener unos y otros grupos como vectores de polen, limitándonos a constatar su abundancia y su momento de aparición.

7.1.- Los órdenes de insectos.

7.1.1.- Coleópteros.

En la Tabla 7.1 se dan los nombres de las familias y géneros de coleópteros detectados mientras visitaban flores del matorral a lo largo del período de estudio. El número de insectos que se indica es el resultante de acumular los insectos observados durante los censos y los transectos que se realizaron por un recorrido fijo (véase Material y Métodos). En el Apéndice 1, puede encontrarse, menos condensada, la información de la tabla, dándose los nombres de las especies en los casos en que éstas se pudieron identificar.

En total se contabilizaron en el periodo de estudio 2.827 coleópteros, que se reparten entre 19 familias y, al menos, 27 géneros. La mayoría de las familias y géneros contribuyen muy poco individualmente al

Tabla 7.1.- Familias y géneros de Coleópteros registrados como visitantes florales de las especies de plantas estudiadas. NI, no identificado. Abreviaturas -- de las especies de plantas como en la Tabla - 5.2.

Familia	Género	N. de insectos. (%)	Especies de plantas
ALLECULIDAE	Heliotaurus	56 (2)	CL, HH
BRUCHIDAE	NI	1 (0.04)	HH
BUPRESTIDAE	Acmaeodera Anthaxia	9 (0.32)	HH, HC, CL
CANTHARIDAE	Maltodes, NI	7 (0.25)	CS, EH, CL, MC
CERAMBYCIDAE	Nustera, Dei ⁻ lus, NI	17 (0.60)	CS, CL, AV.
CETONIIDAE	Paleida, Tro ⁻ pinota	5 (0.18)	RO, CS, AV.
CHRYSOMELIDAE	Coptocephala	62 (2)	TT, HH.
CURCULIONIDAE	Tychius	1 (0.04)	AV.
DASYTIDAE	Psilothryx	339 (12)	HC, CS, CL, HH.
DERMESTIDAE	Anthrenus, - Attagenus.	1498 (53)	TT, HC, CS, HEC, OA.
ELATERIDAE	NI	3 (0.11)	CH, CL.
HELODIDAE	NI	1 (0.04)	CS.
MALACHIDAE	Malachius, NI	9 (0.32)	HC, CS, CL.
MELILIDAE	NI	8 (0.28)	CS, CL.
MELOIDAE	Mylabrix	70 (3)	HH.
MELOLONTIDAE	Chasmatopterus, Hymenoplia	132 (5)	CL, AV, HH.
MORDELLIDAE	NI	81 (3)	CL, AV, HEC, OA, CS.

Tabla 7.1.- (Continuación).

Familia	Género	Nº. de insectos (%)	Especies de plantas.
NITIDULIDAE	NI	404 (14)	AV, TT, HH.
OEDEMERIDAE	NI	1 (0.04)	HH.
NO IDENTIF.	-	123 (4)	RO, HC, CS, CL, AV.

total de coleópteros; sólo 8 familias y la categoría de "familia no identificada" superan el 1% respecto al total.

La familia Dermestidae es la mejor representada en cuanto a número de coleópteros visitando flores - (casi exclusivamente una especie del género Anthrenus), ya que por sí sola reúne más del 50% de los individuos registrados. Este insecto fué también el que se encontró en las flores de mayor número de especies de plantas, de las cuales la más temprana en cuanto a fenología de floración fué Halimium commutatum y la más tardía Helichrysum picardii. Numéricamente le sigue en importancia un coleóptero de género no identificado de Nitidulidae, que visitó las flores tan solo durante las dos primeras semanas del mes de julio, pero en tan gran número que llegó a totalizar el 14% de los coleópteros. Una especie no identificada del género Psilothryx (Dasytidae) es la siguiente en importancia numérica (12%). - Se trata en los tres casos de coleópteros pequeños (4, - 2 y 5 mm. de longitud respectivamente) que pueden llegar a acumularse en gran número, sobre todo en las plantas flores de las Cistaceae. No obstante su pequeño tamaño les permite introducirse también en corolas tubulares como las de Armeria velutina o Thymus tomentosus.

Con una importancia numérica mucho menor se encuentran los géneros Chasmatopterus (Melolontidae) y Coptocephala (Chrysomelidae) con el 5% y el 2%. Tam---

bién son escarabajos pequeños, de 5 y 4 mm. de longitud respectivamente, que visitan Cistaceae y, en la medida en que su tamaño se lo permite, se introducen en corollas tubulares o comen las anteras que sobresalen del tubo.

Finalmente hay un grupo de coleópteros que, aunque relativamente poco abundantes, pueden ser muy vistosos debido a su tamaño relativamente grande (13 mm. de longitud). Se trata de especies no identificadas de los géneros Heliotaurus (Alleculidae; 2% del total), Mylabrix (Meloidae; 3%) y Nustera (Cerambycidae, 0.4%). Estos coleópteros quedan restringidos a las flores de Cistaceae, donde consumen gran cantidad de anteras e incluso en ocasiones (Halimium halimifolium) la corola, ya sea totalmente o en parte. En ningún caso se observó que dañaran otras partes de la flor, como por ejemplo el ovario.

Los coleópteros consumen polen, néctar, pétalos y filamentos de estambres, pero además hay ocasiones en que las flores son empleadas como lugares de apareamiento, donde se producen acumulaciones importantes de insectos (por ejemplo, Psilothryx en Cistus salvifolius y Chasmatopterus en Cistus libanotis). Por otro lado, GRANT & CONNELL (1979) hacen notar que los escarabajos de la familia Nitidulidae, que aparecen en gran número en flores de Cactaceae, las utilizan como lugares para realizar la puesta. Las larvas se alimentan de partes florales y en poco tiempo pasan al suelo, don

de pupan. Es posible que esta conducta se de también en nuestro caso, pero no podemos afirmarlo categóricamente.

En la Figura 7.1 se ha representado la fenología de aparición en las flores de los seis taxones más abundantes, así como la variación en el tiempo del número total de coleópteros y del número de especies (en los casos en que la identificación completa no ha sido posible se ha asignado una especie por género, por lo que se trata del número mínimo de especies). Abril y mayo fueron con gran diferencia los meses con mayor número de coleópteros y con mayor número de especies. En realidad se trata de un período muy corto con superabundancia de coleópteros; fuera de primavera y comienzos del verano estuvieron totalmente ausentes de las flores.

7.1.2.- Dípteros.

Los dípteros observados totalizaron 1781 insectos. El 90% de ellos pertenecían a tan sólo tres familias: Bombyliidae, Syrphidae y Calliphoridae, siendo la primera de ellas la mejor representada (Tabla 7.2).- La familia Bombyliidae reúne por sí sola casi el 60% de todos los Dípteros, con un mínimo de 11 especies y 7 géneros. Es seguida por -Syrphidae, con el 17% de los -- Dípteros, 11 géneros y 16 especies (véase Apéndice 1).

Dentro de Bombyliidae fueron muy importantes durante los primeros meses del año diversas especies -- del género Bombylius, especialmente B. torquatus Loew.-

FIGURA 7.1. Fenología de los Coleópteros visitantes de las flores en el período de estudio. Arriba (a) periodos de actividad de los taxones numéricamente más importantes. La longitud de cada segmento indica el período entre la primera y la última observación. En el centro (b) variación del número de Coleópteros observados en las flores a lo largo del tiempo. Abajo (c) variación del número mínimo de especies (media mensual).

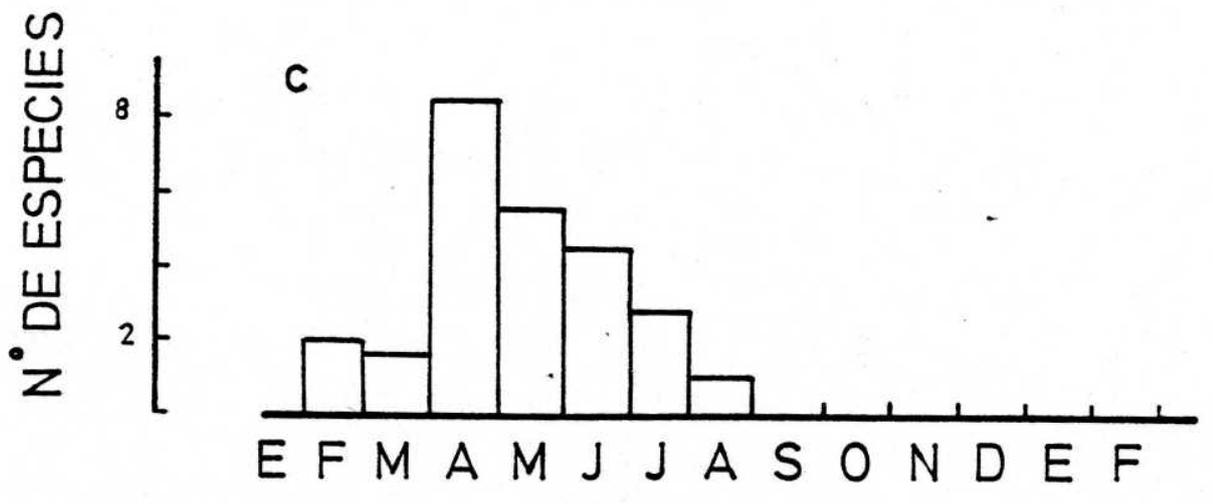
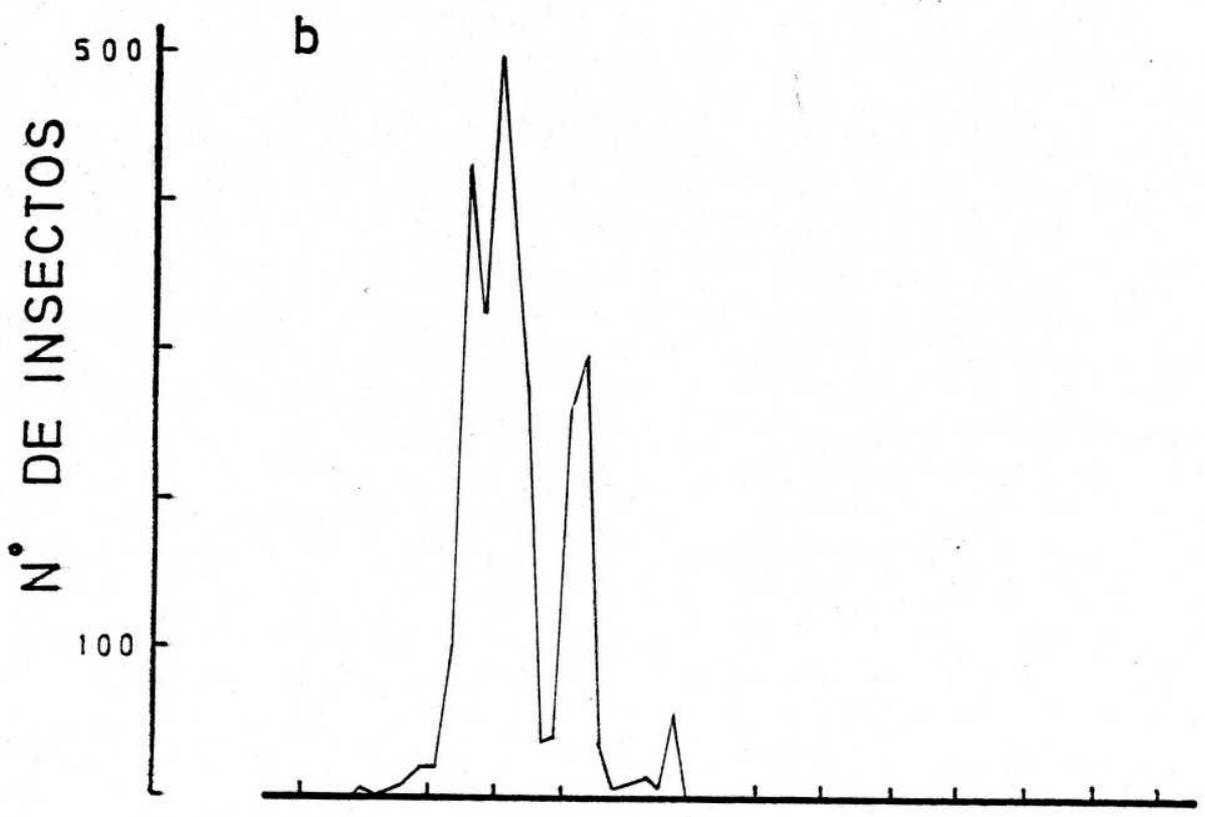
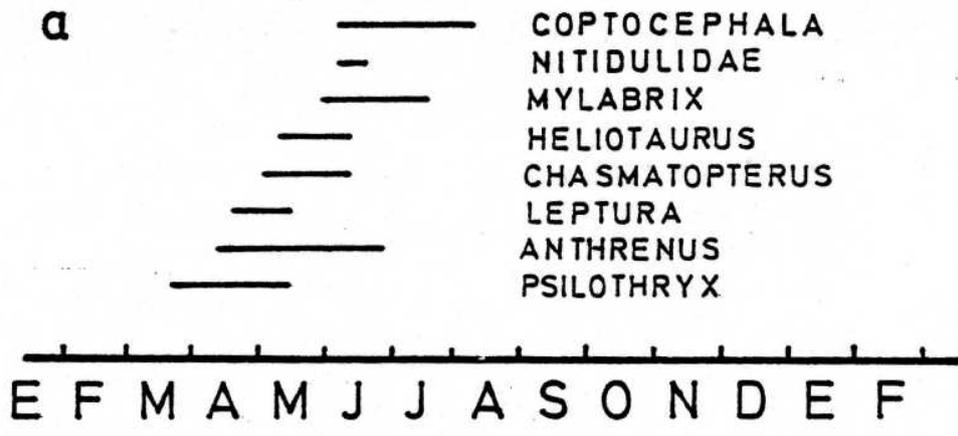


Tabla 7.2.- Nombres de las familias y géneros de Dípteros registrados visitando las flores en el período de estudio. NI, no identificado.

Familia.	Género	N° de insectos. (%)		Especies de plantas.
BOMBYLIIDAE	Bombylius, Conophorus, Dischistus Exoprosopa, Lomatia, Petrorossia, - Phthiria.	1.057	(59.3)	RO, LS, CL, HC, CS, TT, HH, HP, MC, DG, RU, AA, EC, CV.
CALLIPHORIDAE	NI	252	(14.1)	UP, RO, HC, LS, CS, OA, AV, CL, OQ, RU, TT, HP, AA, DG, SA, CV, UM.
MUSCIDAE	NI	30	(1.7)	RO, OQ, AA, DG, SA, CV, UM.
SYRPHIDAE	Eristalis, Eristalodes, Episyrphus, Chrysotoxum, Lathropthalmus, Mela nostoma, Metasyrphus, Sphaerophori Syritta, Paragus, Volucella.	307	(17.2)	RO, HC, LS, AV, OQ, RU, DG, TT, EC, CS, CV, AA, SA, UM, HP.
TACHINIDAE	NI	17	(1.0)	RO, OA, DG, SA.
OTRAS		118	(6.6)	RO, CS, CL, OQ, HH, HP, TT, AA, DG, EC, SA, CV, UM, HC, AV.

Es un insecto relativamente grande (unos 10 mm. de longitud) cuya probóscide rígida tiene aproximadamente la misma longitud que el cuerpo, al igual que las otras especies observadas de este género. Por el contrario las especies de los géneros Conophorus, Exoprosopa y Lomatia poseían probóscides relativamente cortas; los Bombyliidae del género Phthiria eran pequeños, de 4-5 mm. de longitud. Los insectos de esta familia visitaban una extensa gama de tipos florales; desde flores tubulares como las de Lavandula stoechas, hasta planas como las de Cistaceae,

De los 307 Dípteros de la familia Syrphidae - la mayoría (787) pertenecían a una sola especie, Eristalis tenax L. Es un insecto de 12 a 15 mm. de longitud, con un período de actividad muy amplio, y un espectro de flores visitadas también amplio (ver Apéndice 1). Las demás especies de esta familia pudieron verse en casi todo tipo de flores, e incluso en flores papilionadas que ya hubieran sido "abiertas" por algún otro insecto. Los representantes de la familia Calliphoridae también son extremadamente generalistas en cuanto a las flores que visitan, pudiéndoselos encontrar en papilionadas, tubulares, planas o las pequeñas flores verdosas de Osyris spp. En general, hay pocas especies de plantas que se vean privadas de Dípteros en sus flores. -- Sea por la heterogendidad del orden, o porque sus representantes poseen un período de actividad muy amplio, lo

cierto es que este grupo de insectos aparece en la mayoría de las especies del matorral, consumiendo polen y nectar.

En la Figura 7.2 se ha representado la evolución en el tiempo del número de Dípteros de las tres principales familias. Bombyliidae posee dos picos de abundancia, el primero de ellos correspondiente a la primavera temprana (hasta siete especies coexistiendo), y el segundo a finales de verano, que corresponde tan sólo a Phthiria sp. En cuanto a número de especies la primavera parece ser el momento de mayor abundancia. En Syrphidae la curva es casi complementaria de la de Bombyliidae, con el mayor número de insectos (Eristalis tenax sobre todo) y de especies claramente en otoño. La familia Calliphoridae también posee un patrón con dos picos de abundancia de insectos máxima en primavera y otoño, patrón que se repite cuando se representa el número total de Dípteros (Figura 7.3). Aparte de una relativa escasez en el verano los insectos de este Orden estuvieron presentes todo el año en las flores.

7.1.3.- Himenópteros.

Un mínimo de 46 géneros de Himenópteros fueron observados visitando las flores del matorral como puede comprobarse en la Tabla 7.3, la cual incluye trece familias. Setenta y seis especies fueron identifi-

FIGURA 7.2. Variación a lo largo del año del número de insectos de las familias de Dípteros más abundantes visitando las flores del matorral. -- Los números junto a las curvas de Bombyliidae y Syrphidae corresponden al número máximo de especies observado en primavera y otoño.

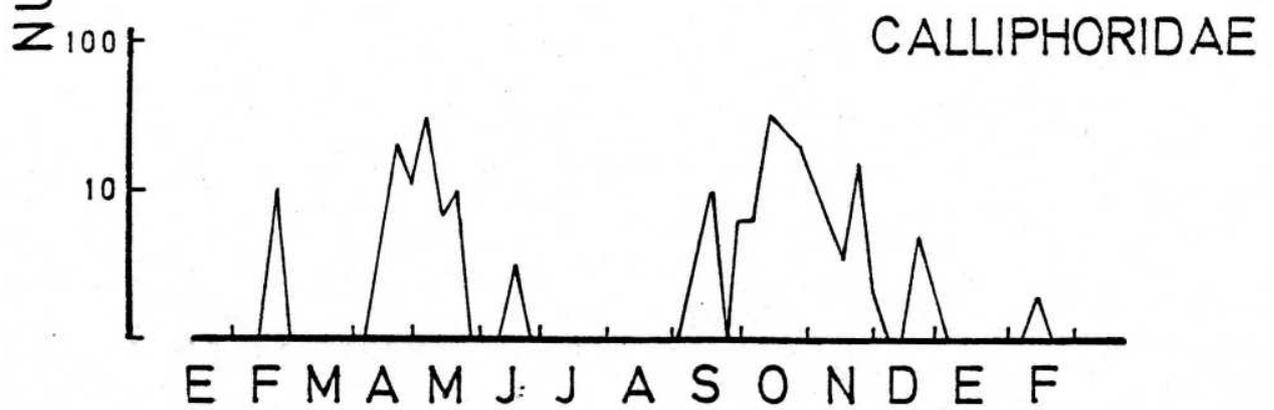
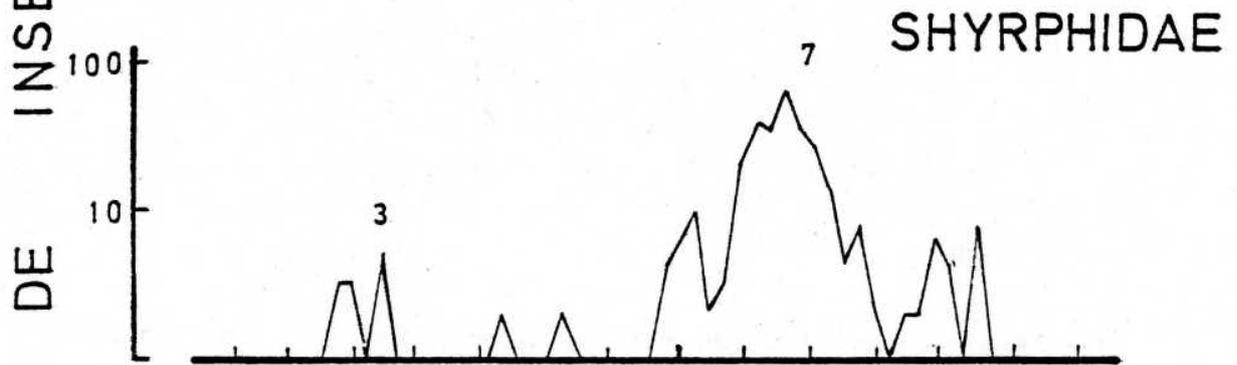
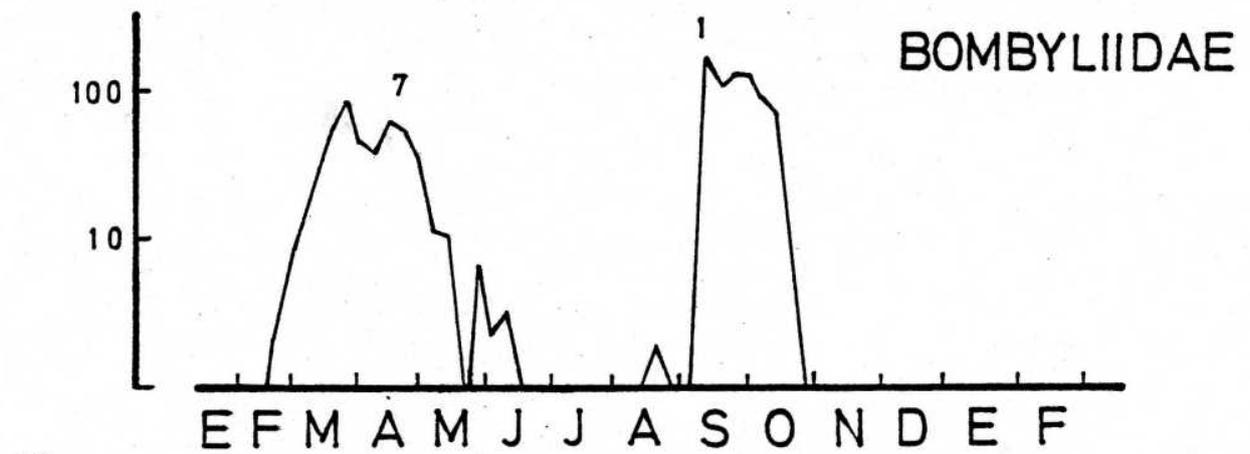


FIGURA 7.3. Arriba (a) número de Dípteros totales en las flores. Abajo (b) número medio mensual de especies de las familias Bombyliidae y Syrphidae.

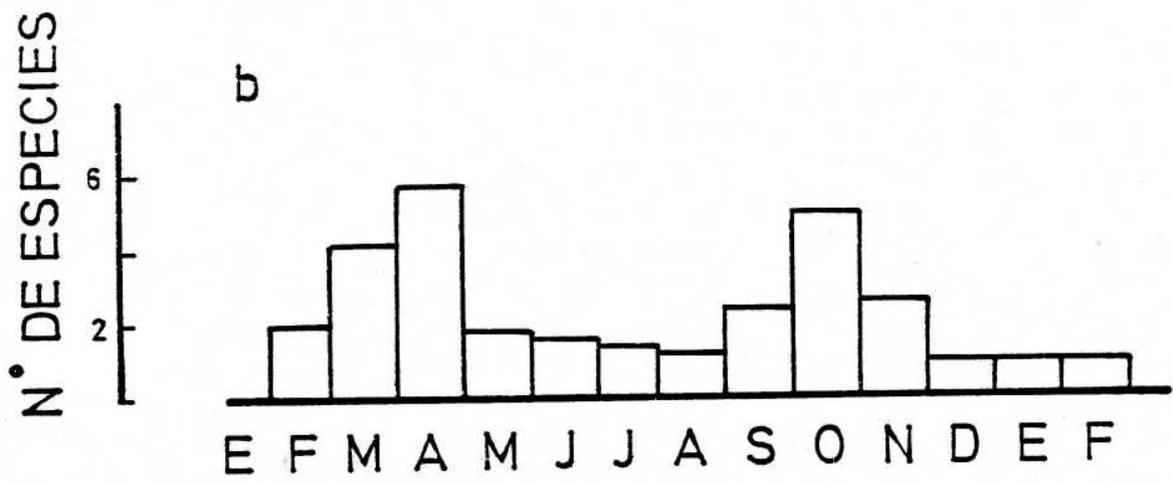
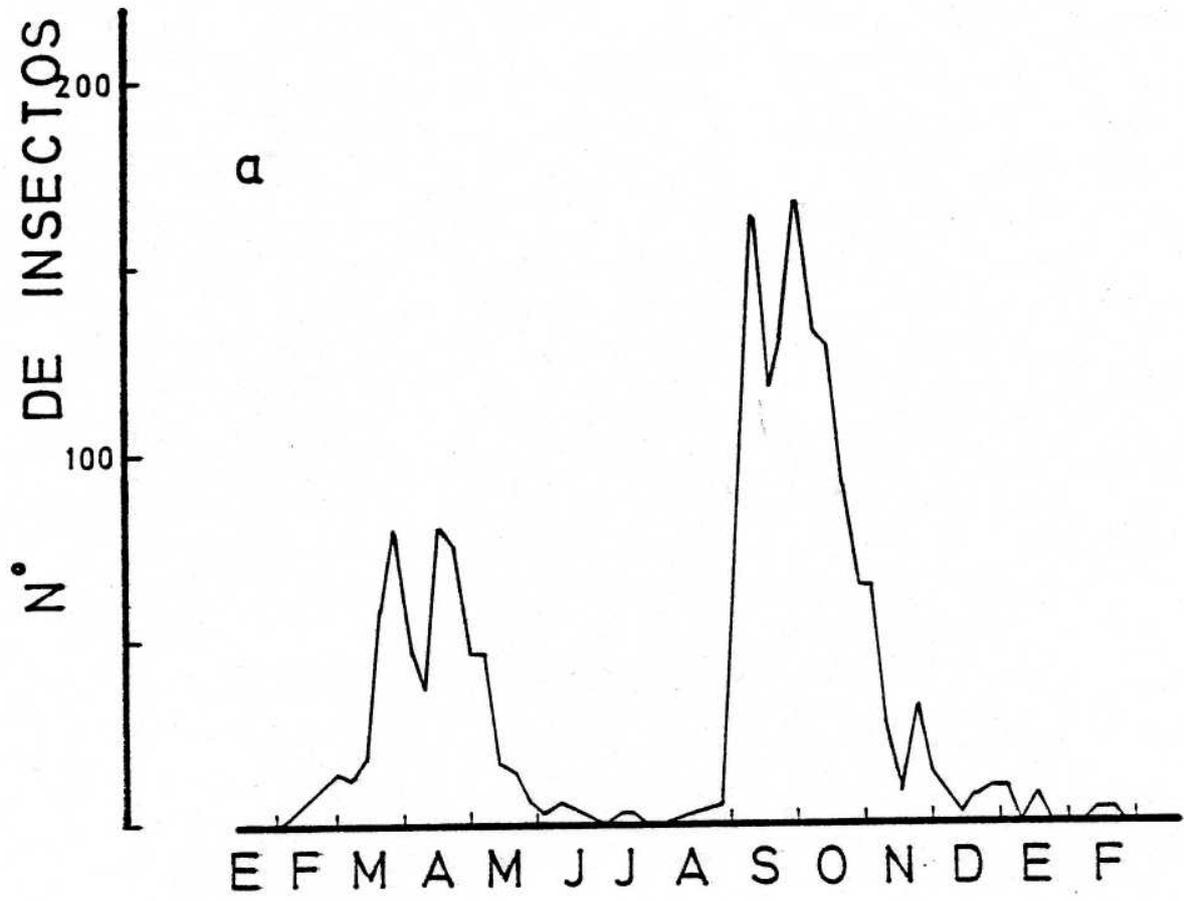


Tabla 7.3.- Familias y género de Himenópteros visitantes de las flores del matorral.

Familia	G é n e r o	N° de insectos (%)	Especies de plantas.
Apoidea			
APIDAE	Apis, Bombus	1287 (47)	UP, RO, HC, LS, SG, PA, CS, CL, OQ, HH, RU, CV, UM,
ANDRENIDAE	Andrena, Panurgus	86 (3)	RO, AV, OQ, RU, TT, CL, CS, HC.
ANTHOPHORIDAE	Amegilla, Anthophora, Ceratina, Epeolus, Eucera, Nomads, Tetralonia, Xylocopa.	318 (12)	DG, EC, AA, LP, RO, SG, LS, CV, CS, TT, MC, HP, CL.
COLLETIDAE	Colletes	33 (1)	CS, OQ, CV, UM, DG, AV, AA.
HALICTIDAE	Halictus, Lasioglossum, Sphecodes	715 (26)	DG, LS, RU, HP, I~), CL, CS, AV, HH, TT, EC, RO, AA; SA, CV, OA, OQ.
MEGACHILIDAE	Stelis, Anthidiellum, Megachile, Osmia, Heriades.	53 (2)	AV, DG, TT, RU, LP, EC, MC.
MELITTIDAE	Dasypoda	16 (0.6)	DG, AV, RU, TT, CL.
No Apoidea			
EUMENIDAE	Eumenes, Odyneus	41 (1)	DG, AA, CV.
FORMICIDAE	Camponotus, Cataglyphis, Crematogaster, Lasius, Leptothorax, Myrmica, Plagiolepis, Tapinoma.		OQ, CH, RL, AV, RO, CS, RU, AA, EC, SA, HP, CL.
POMPILIDAE	NI	4 (0.1)	TT, HP, OQ.
ESCOLIIDAE	Ells	13 (0.5)	TT, HP, DG.

Tabla 7.3 (Continuación)

Familia	G é n e r o	N° de insectos (%)	Especies de las plantas.
SPHECIDAE	Ammophila, Bembix, Cerceris, - Gorytes, Lindenius, Mellinus, - Philanthus, Podalonia, Pnyonix	93 (3)	DG, CV, SA, OQ, TT, CS, CL, HP, RO.
TIPHIIDAE	Meria, Tiphia.	37 (1)	TT, HP, DG, OQ, CL.
OTRAS	-	42 (1)	AV, CL, OQ, RU, DG, SA.

cadás (Apéndice 1).

Las abejas (Apoidea) reúnen más del 90% de los Himenópteros observados en las flores: 2508 sobre un total de 2738. De este total quedan excluidas las hormigas (Formicidae), que no fueron seguidas cuantitativamente. Apis mellifera L. representó por sí sola la mitad de todos los Himenópteros. Sólo dos insectos-del género Bombus (B. lucorum L.) aparecieron visitando las flores durante el período de estudio, lo que reduce su presencia a niveles anecdóticos. Después de la familia Apidae (virtualmente, Apis mellifera) se encontró muy bien representada la familia Halictidae, en particular-el género Lasioglossum (10 especies, véase Apéndice 1). Las abejas de este género suelen ser pequeñas (5 a 9 -- mm. de longitud), con probóscide corta, y abundaron especialmente en los meses de marzo y abril. En tercer lugar en cuanto a número de insectos aparece la familia Anthophoridae (12%), con una gran cantidad de géneros, entre los que destacan Ceratina (3 especies, 5% de los-Himenópteros) y Amegilla (2 especies, 4%). Las tres especies del género Ceratina, de las que la más abundante-fué C. cucurbitina Rossi, son insectos pequeños, de alrededor de 7 mm. de longitud, con probóscides relativamente largas; de las dos especies del género Amegilla - la más abundante fué A. fasciata F., una abeja de 12 -- mm. de longitud y probóscide casi igual de larga que el cuerpo; es muy activa durante el verano y su vuelo es - extremadamente rápido.

La familia Anthophoridae contiene no solo abejas pequeñas (Ceratina) o medianas (Amegilla), sino algunas de las abejas mayores entre todas las observadas, como Xylocopa cantabrita Lep. y X. violacea L., siendo esta última extremadamente escasa. X. cantabrita con frecuencia desarrollaba una conducta destructiva en las flores, por ejemplo al romper con sus mandíbulas las corolas de Lonicera periclymenum para alcanzar el néctar. Las especies de este género se comportan de esta forma en todas partes del mundo (BARROWS 1980).

Las familias Andrenidae y Megachilidae se encuentran a considerable distancia de las anteriores en cuanto a número de insectos en las flores, al igual que Colletidae y Melittidae. Entre lo que podríamos llamar "avispas" (Himenópteros aculeados no Apoidea) la familia Sphecidae es la única relativamente importante, con el 3% de los Himenópteros. En ella las especies del género Bembix son quizás las más representativas.

La presencia de hormigas en las flores resultó frecuente especialmente en la primavera (8 especies en abril). Su papel como dispersantes de polen es más que dudoso, y su actividad en las flores podría mejor definirse como la de "ladrones de néctar" (INOUE 1980, C.M. HERRERA et al 1984). Las especies que aparecieron en las flores de un mayor número de especies de plantas fueron Lasius niger (L.) y Plagiolepis schmitzii Forel.

A nivel de todo el Orden y sin considerar las hormigas los himenópteros observados en las flores oscilan en tamaño entre 5 mm. de longitud (Heriades crenulatus Nyl. , Megachilidae) y 17 mm. (Xylocopa cantabrita Lep., Anthophoridae). Sobre una muestra de 288 insectos de todas las familias la longitud media resultó ser de 8 mm.

Todas las especies entomófilas estudiadas fueron visitadas por himenópteros (Tabla 7.3). A esto contribuye la gran diversidad de conductas, de tamaños corporales y de probóscides que hemos observado, y por supuesto el período de actividad que abarca todo el año.- El período de presencia en las flores de las familias más importantes se puede ver en la Figura 7.4.

Apis mellifera era frecuente sobre todo en invierno y primavera, pero estuvo del todo ausente en verano. El mayor número de insectos de la familia Halictidae se encontró también en invierno y primavera. Las abejas de la familia Anthophoridae predominaron durante el verano, al igual que otra familia menos importante, como es Megachilidae. Globalmente el patrón de actividad de los Himenópteros en las flores a lo largo del año se ve muy afectado por el predominio numérico de A. mellifera y Halictidae (Figura 7.5). Al ser los grupos más abundantes, el mayor número de Himenópteros en las flores coincide con sus respectivos máximos.

FIGURA 7.4. Número de Himenópteros de los grupos numéricamente más importantes visitando las flores del matorral a lo largo del año.

NUMERO DE INSECTOS

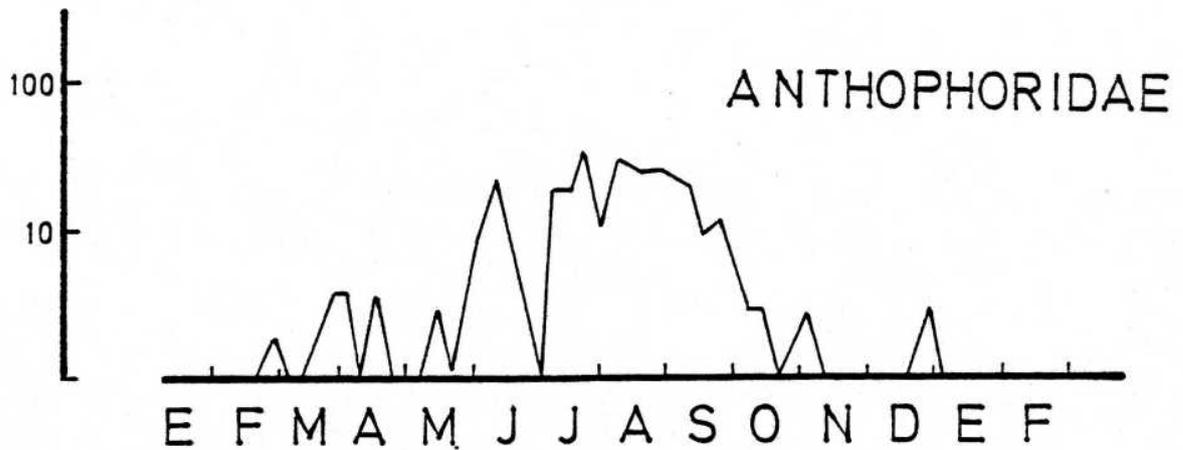
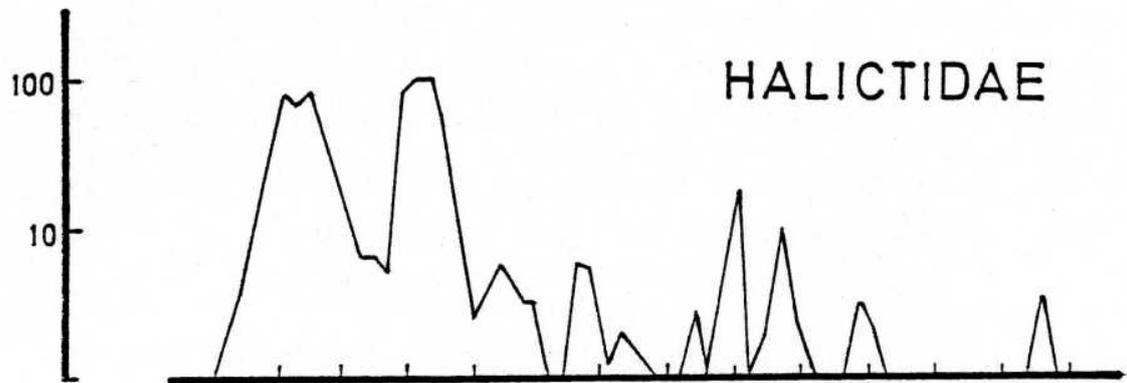
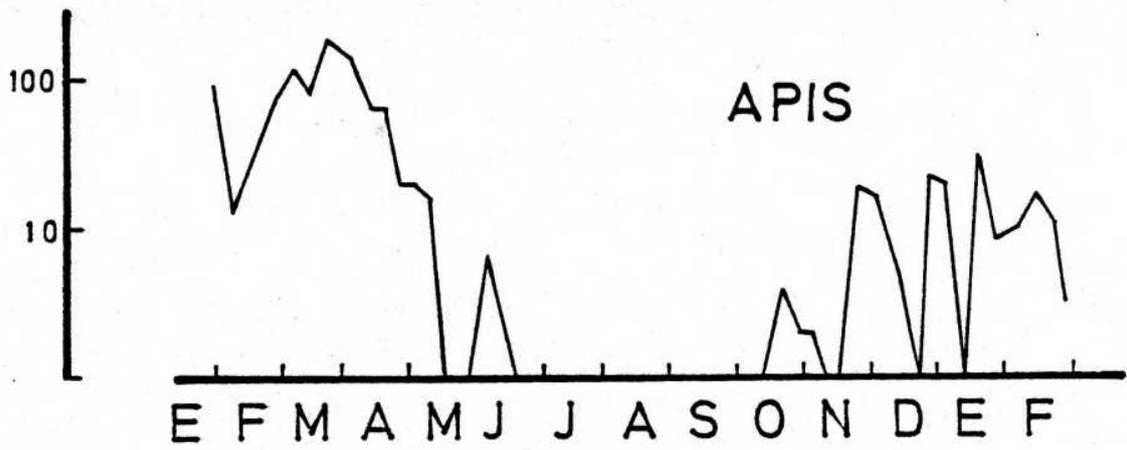


FIGURA 7.5. Arriba (a) variación del número de Himenópteros total (línea continua) y excluyendo Apis mellifera (línea de trazos) en las -- flores a lo largo del período de estudio.- Abajo (b) número de especies de Himenópteros (medias mensuales). En negro, número de especies de Himenópteros Aculeados no - Apoidea (Sphecidae, Tiphiidae, Scoliidae, - etc.

N° DE INSECTOS

200

100

a

E F M A M J J A S O N D E F

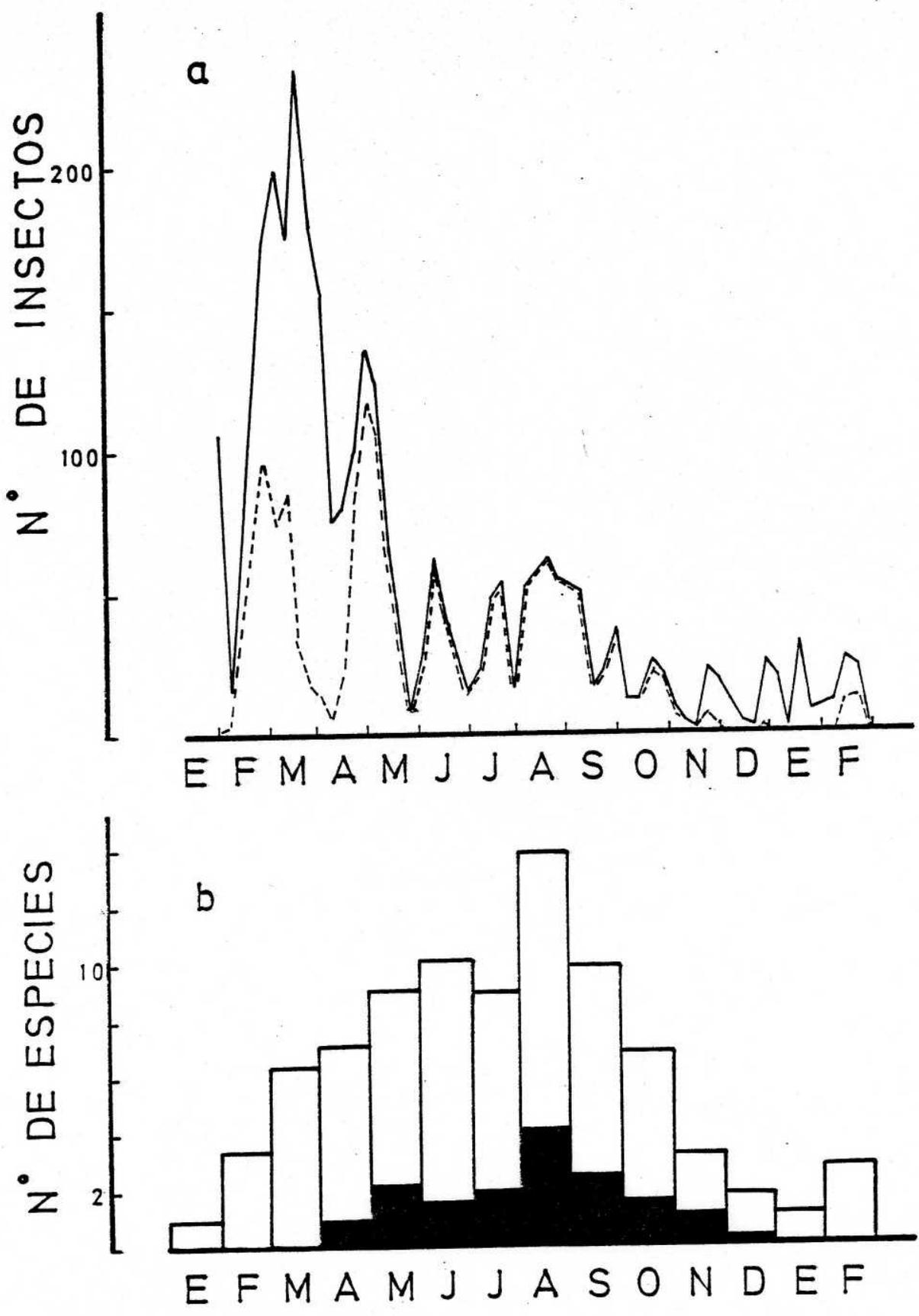
N° DE ESPECIES

10

2

b

E F M A M J J A S O N D E F



En los grupos tratados anteriormente (Coleópteros y Dípteros) el número de especies iba paralelo al número total de insectos, pero en este caso el mayor número de insectos se produce en invierno y primavera y lo determinan A. mellifera y Halictidae, mientras que el mayor número de especies se dió en el verano, y contribuyeron a él sobre todo Sphecidae, Anthophoridae y Megachilidae.

7.1.4.- Lepidópteros

En la Tabla 7.4 pueden verse las familias y géneros de Lepidópteros detectados visitando las flores del matorral. Se totalizaron 1063 individuos pertenecientes a un mínimo de 10 familias y 33 géneros. La familia más importante es Lycaenidae (71% de los Lepidópteros). En ella Plebejus argus L. y Syntarucus pirithou L. fueron las mariposas que visitaban las flores con más frecuencia. Las demás especies de esa familia aparecieron de forma muy ocasional, y lo mismo sucede con las especies de las familias Hesperidae, Pieridae y Satyridae. Macroglossum stellatarum L. (Sphingidae) es con P. argus y S. pirithous la única otra especie que se observó con cierta regularidad visitando flores (Lonicera periclymenum).

Las familias Arctiidae, Geometridae, Noctuidae, Phycitidae y Pyraustidae totalizaron conjuntamente el 21% de los Lepidópteros, con un mínimo de 19 géneros y 26 especies (véase Apéndice 1). Todo este grupo de

Tabla 7.4.- Familias y géneros de Lepidópteros visitantes de las flores del matorral. NI, no identificado.

Familia.	G é n e r o	Nº de insectos (%)	Especies de las plantas
LYCAENIDAE	Aricia, Laeosopsis, Lampides, - Lycaena, Plebejus, Polyommatus, Syntarucus.	755 (71)	RO,LS,TT,HP,RU,DG,EC,AA, CV.
HESPERIDAE	Gegenes	2 (0.2)	DG,EC.
PIERIDAE	Colias, Gonepteryx, Pieris, -- Pontia.	15 (1.4)	DG,RU,CL.
SATYRIDAE	Pyronia	2 (0.2)	RU
SPHINGIDAE	Macroglossum	24 (2.3)	LP,DG
Polillas			
ARCTIIDAE	Eilema		
NOCTUIDAE	Agrotis, Cerocala, Autographa, Discestra, Heliiothis, Hoplodri na, Metachrostis, Mythimna, -- Pechipogo, Spodoptera.	222 (21)	DG
PHYCITIDAE	Acrobasis, Pempeliella, Psorosa)		
PYRAUSTIDAE	Evergestis, Mecyna, Palpita, Udaea		
OTRAS Y NI	-	43 (4)	CS,AV,OA,CL,RU

mariposas se encontró en las flores de una sola especie, Daphne gnidium. Se trataba de polillas de 4 a 17 mm. de longitud que aparecieron en gran número en unas cuantas ocasiones, sobre todo en el mes de octubre.

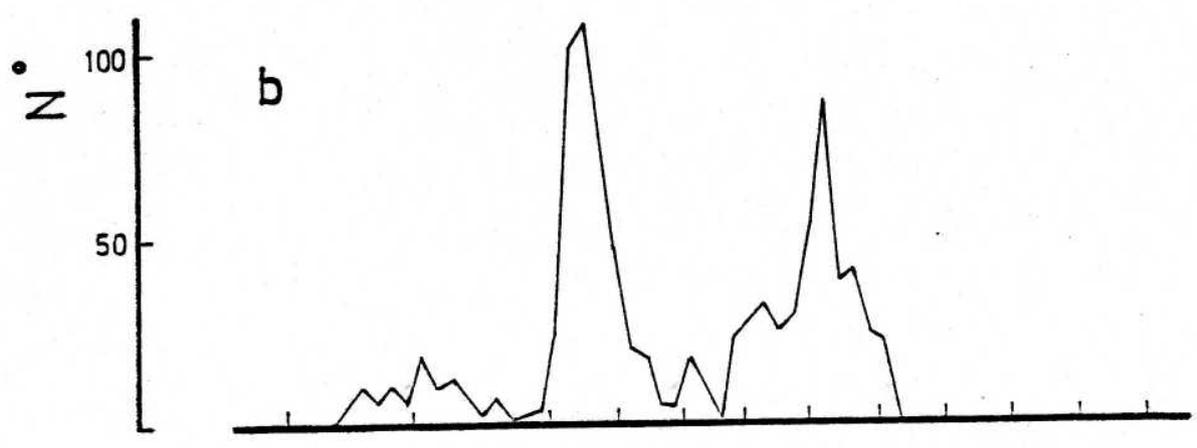
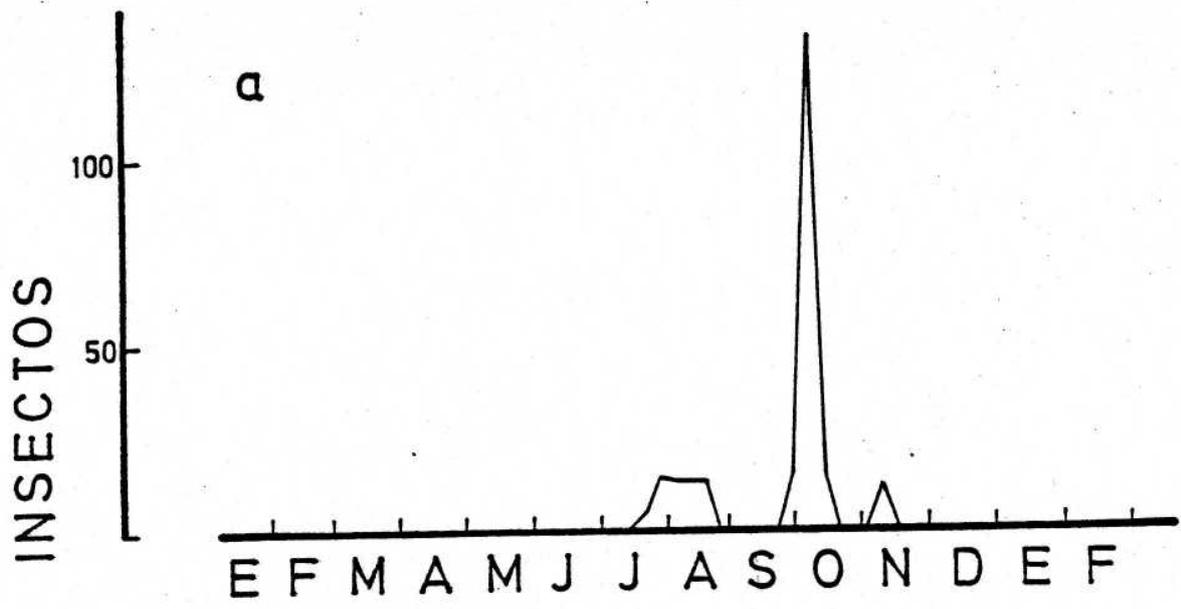
En la Figura 7.6 se ha representado por separado el número de Lepidópteros nocturnos de estas familias ("polillas") y de las demás familias. Son apreciables dos picos de actividad de mariposas: uno originado fundamentalmente por Plebejus argus en junio y otro por las diversas especies nocturnas, más Stntrarcus pirithous, en octubre. El número de especies tiende a ser máximo en verano-otoño, estando prácticamente ausentes de las floras durante el invierno.

7.1.5.- Otros grupos.

Se observaron a veces insectos de otros órdenes en las flores del matorral durante el período de estudio. Representaron muy poco numéricamente en comparación con los otros órdenes, pero señalaremos su presencia aunque ésta sea seguramente anecdótica.

Se observaron en total 33 insectos, pertenecientes a los órdenes Neuroptera (13 insectos), Orthoptera (13), Hemiptera (6) y Dictioptera (1). También se observó con frecuencia la presencia de Thysanoptera, pero estos no fueron registrados cuantitativamente. Los Neurópteros, Hemípteros y Dictiópteros en

FIGURA 7.6 Arriba (a) número de Lepidópteros nocturnos (polillas de las familias Arctiidae, Geometridae, Noctuidae, Phycitidae y Pyraustidae) visitando las flores a lo largo del año. En el centro (b) número de Lepidópteros de otras familias. Abajo (c) número de especies de Lepidópteros (medias mensuales) observados en las flores. En negro, de Lepidópteros nocturnos.



pleaban las flores como lugares de caza, y no utilizaban como alimento ningún material floral. Los Ortópteros, por su parte, tampoco se alimentaban en las flores y su actividad se limitaba a estar posados, tocando ocasionalmente el androceo o el gineceo de la flor.

Otros artrópodos empleaban las flores como lugares de caza, como por ejemplo Arácnidos. Prácticamente en todas las especies de plantas se podían ver arañas que cazaban los insectos visitantes de las flores.- Las presas de esas arañas incluían con frecuencia abejas (Apis mellifera), Bombyliidae, Syrphidae y Lycaenidae.

7.2.- Nivel general.

En la Tabla 7.5 puede verse como contribuyeron al total cada uno de los órdenes principales, y familias en ellos son más importantes en cuanto a número de insectos. Coleópteros e Himenópteros acaparan cada uno de ellos más del 30% de los insectos en las flores. Los Dípteros acumulan el 21%, y finalmente aparecen los Lepidópteros, con algo menos del 13%. La contribución de insectos de otros órdenes al total es menor del 1%.

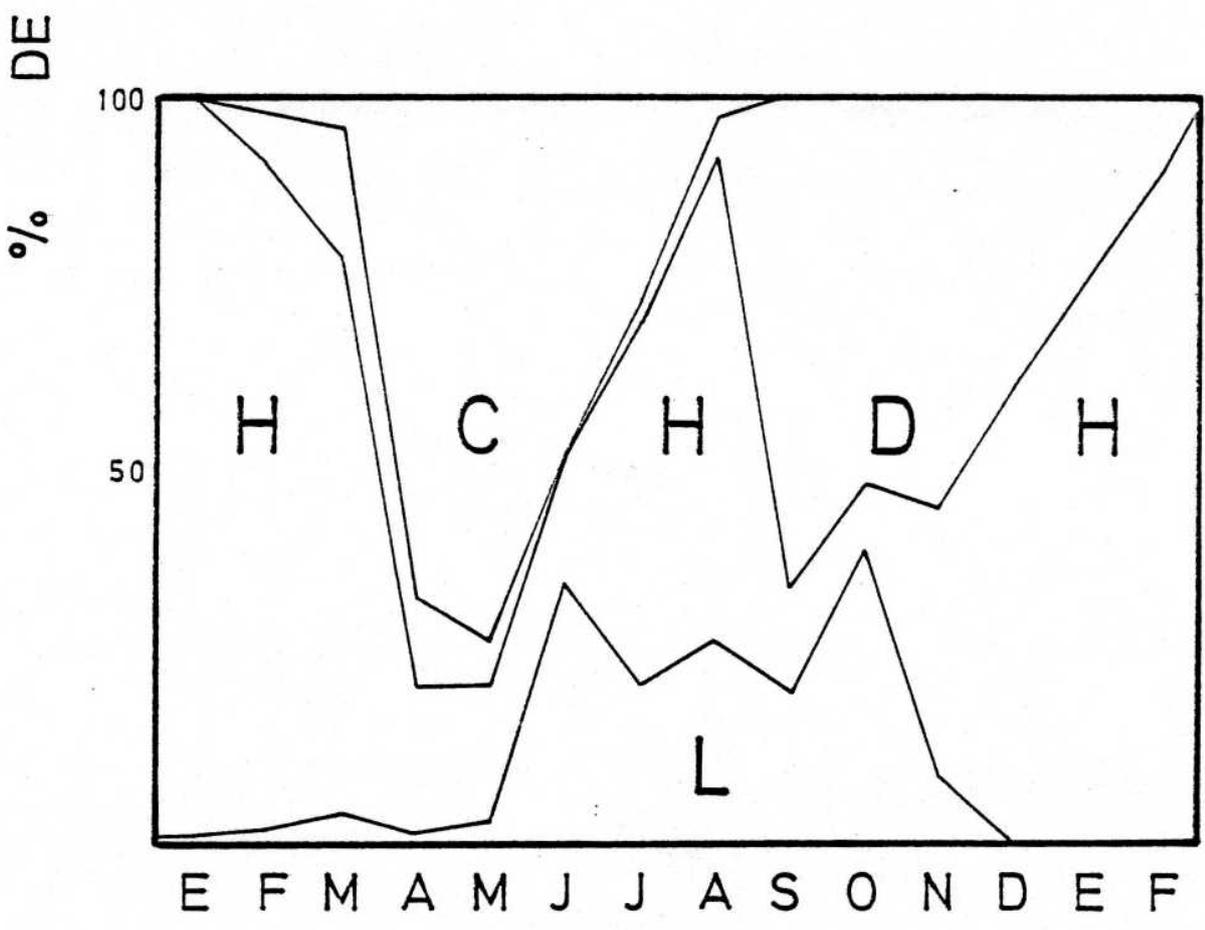
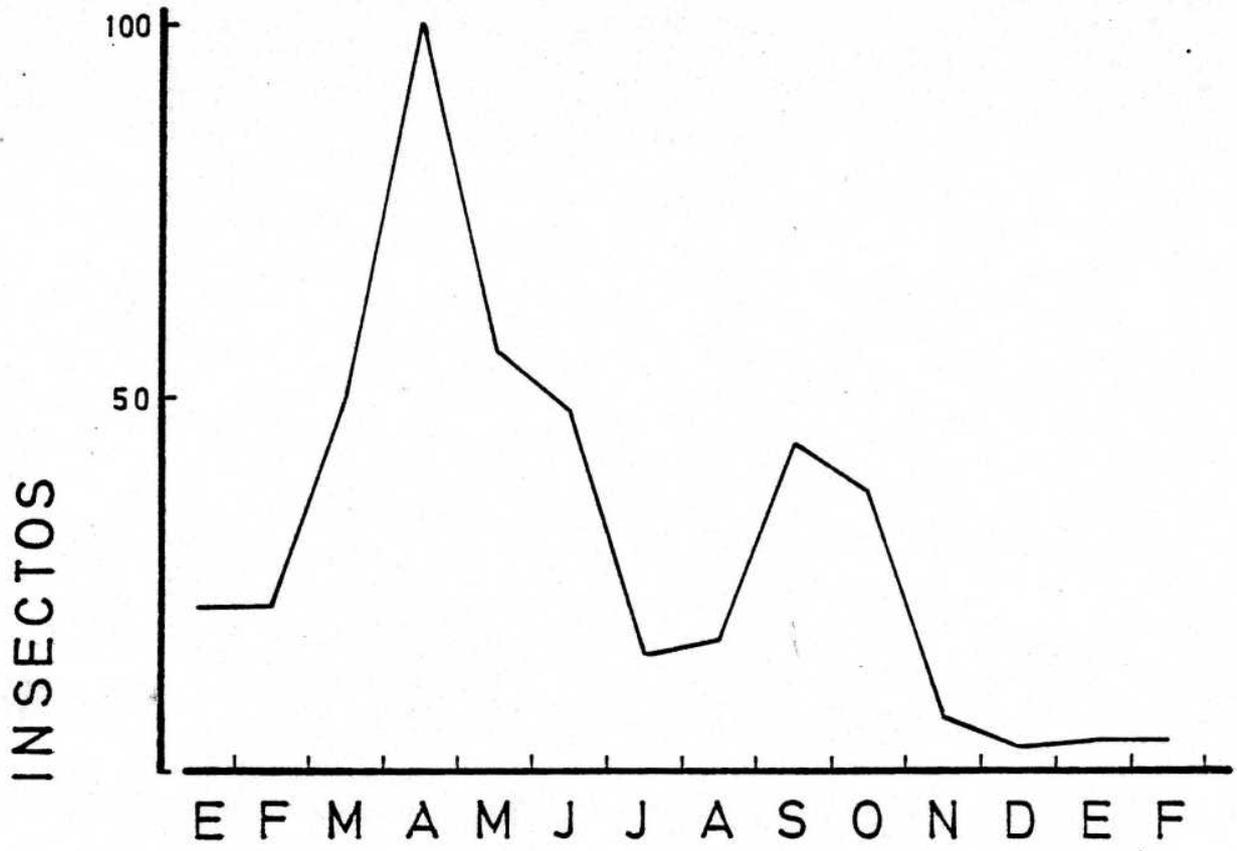
En la Figura 7.7 se ha representado el cambio estacional del número de insectos en las flores, tanto en el aspecto cuantitativo como cualitativo. Cuantita-

Tabla 7.5.- Principales familias de insectos visitantes de las flores del matorral.

ORDEN	FAMILIA	Nº DE INSECTOS	(%)
COLEOPTERA	Total	2827	(33.5)
	Dermeestidae	1498	
	Nitidulidae	404	
	Dasytidae	339	
	Otras	586	
DIPTERA	Total	1781	(21.1)
	Bombyliidae	1057	
	Syrphidae	307	
	Calliphoridae	252	
	Otras	165	
HYMENOPTERA	Total	2738	(32.4)
	Apidae	1287	
	Halictidae	715	
	Anthophoridae	318	
	Sphecidae	93	
	Otras	325	
LEPIDOPTERA	Total	1063	(12.6)
	Lycaenidae	755	
	Polillas(1)	222	
	Otras	86	
OTROS	Total	33	(0.4)

(1) - Incluye Arctiidae, Geometridae, Noctuidae, Phycitidae, y Pyraudidae.

FIGURA 7.7. Arriba, variación estacional del número de insectos en las flores (% del número máximo). Abajo, variación estacional de las proporciones de insectos de los órdenes Coleoptera (C), Diptera (D), Hymenoptera (H) y Lepidoptera (L).



tivamente destaca la primavera, con una mayor abundancia de insectos que cualquier otra época del año: a -- ello contribuyen la relativamente brusca aparición de -- ingentes cantidades de escarabajos, más la presencia im -- portantísima de Halictidae y Apidae. En realidad, si -- se exceptúan las mariposas, cualquier orden de i nsectos está bien representado en las flores durante la primave -- ra, ya sea en cuanto a especies o en cuanto a número de individuos. También se aprecia un máximo secundario -- muy claro en el otoño (septiembre y octubre). En la Fi -- gura 7.7 también se ha representado la variación cuali -- tativa que sufre el ensamblaje de insectos visitantes de las flores. En términos numéricos relativos los Coleóp -- teros dominan en primavera y los Dípteros en otoño; los Himenópteros (sobre todo abejas) están presentes torio --, -- el año, pero son relativamente menos importantes en pri -- mavera y otoño. Los Lepidópteros sólo alcanzan niveles relativos apreciables en verano y otoño, pero ni siquie -- ra en esas dos estaciones llegan a dominar.

Como vimos anteriormente escarabajos y abe --- jas contribuían aproximadamente igual al total de insec -- tos en las flores, pero el patrón f enológico de estos -- grupos es radicalmente distinto. Mientras los primeros alcanzan niveles de importancia relativa muy grandes a causa de su brusca aparición primaveral, los segundos -- aparecen visitando flores absolutamente todo el año.

En la Tabla 7.6 se comparan las abundancias - relativas de las 41 familias de insectos en que el ro de individuos pudo ser determinado con claridad (no- aparecen las diversas familias de Lepidópteros noctur- nos de pequeño tamaño que resultaban para nosotros total- mente indistinguibles en el campo). La mayoría de las- familias poseen una abundancia relativa pequeña: 23 fa- milias (56%) contribuyen con menos del 0.5% al total de insectos registrados. Con importancia relativa alta se encuentran tan sólo 5 familias, que contribuyen cada - una de ellas más del 5% de los insectos totales: éstas serían las familias de insectos que realmente se encuen- tran con asiduidad en las flores, y que por su abundan- cia son más fácilmente observables.

7.3.- Discusión.

Al igual que en capítulos anteriores, nos pare- ce que sería interesante comparar nuestro conjunto de - visitantes florales con los de otras zonas del mundo. - Es difícil hacer comparaciones porque generalmente los- estudios van encaminados a un subconjunto de plantas de la comunidad o, con gran frecuencia, a una o varias es- pecies solamente. Sin embargo el conjunto de visitan- tes que hemos descrito posee algunas características di- ferenciales propias que queremos resaltar.

Por ejemplo, es seguro que de habernos encontra- do en latitudes más bajas habríamos registrado en las -

Tabla 7.6. Abundancia relativa en las flores (% de insectos respecto al total) de 41 familias de insectos.

% de insectos respecto al total						
Menos del 0.5	0.5-1	1-2	2-3	3-4	4-5	Más del 5%,.
Bruchidae	Alleculidae	Melolontidae	Calliphoridae	Syrphidae	Dasytidae	Dermeestidae
Buprestidae	Chrysomelidae	Andrenidae		Anthophoridae	Nitidulidae	Bombyliidae
Cantharidae	Meloidae	Sphecidae				Apidae
Cerambycidae	Mordellidae					Halictidae
Cetoniidae	Megachilidae					Lycaenidae
Curculionidae						
Elateridae						
Helodidae						
Malachidae						
Melilidae						
Oedemeridae						
Muscidae						
Tachinidae						
Colletidae						
Melittidae						
Tiphiidae						
Scoliidae						
Eumenidae						
Pompilidae						
Hesperidae						
Pieridae						
Satyridae						
Sphingidae						

flores la presencia de aves o mamíferos, que allí son - frecuentes visitantes (PROCTOR & YEO 1973, STILES 1975, 1981, CARPENTER 1978, HOPPER 1980, HEITHAUS 1982). Esto no quiere decir que esos sean los principales visi-
tantes florales en esos lugares, ya que también allí - los insectos son los animales más frecuentes en las flores- (bosque húmedo tropical, HEITHAUS 1974, PERRY & STARRET 1980, APPANAH 1982; bosque seco tropical, HEITHAUS 1974, RUIZ-ZAPATA & ARROYO 1978; desierto norteamericano, - - GRANT & GRANT 1979). También caracteriza a nuestro en-
samblaje de visitantes florales la virtual ausencia de insectos del género Bombus, que son tan importantes en lugares más fríos (tundra, KEVAN 1972, BAUER 1983; brezales canadienses, READER 1975; Finlandia, RANTA et al- 1981; bosque centroeuropeo, ANASIEWICZ 1971, ANASIEWICZ & WARAKOMSKA 1977, PAWLIKOWSKI inédito).

Otra característica de nuestro conjunto de vi- sitantes flores es la gran contribución que realizan -- los Coleópteros al total. La mayoría de las familias- de escarabajos detectadas por nosotros en las flores -- han sido ya citadas anteriormente como "antófilas": Der mestidae; Nitidulidae, Melolontidae, Chrysomelidae, Mor dellidae, Alleculidae, etc. (PROCTOR & YEO 1973, CHINE RY 1977, GRANT & CONNELL 1979, HERRERA 1982, KEVAN & BA KER 1983). Sin embargo la gran importancia que han al- canzado los Coleópteros es inusual. Que nosotros sepa - mos sólo HEITHAUS (1974) documenta un caso, concretamen -

te. de bosque tropical seco, en que los escarabajos contribuyen considerablemente al total, al menos en cuanto a número de especies.

Por lo que respecta a los Dípteros, las familias Bombyliidae y Syrphidae se consideran las más especializadas como visitantes florales (PROCTOR & YEO -- 1973, PERCIVAL 1965, KEVAN & BAKER 1983), y son polinizadores importantes en ciertas zonas del mundo, como por ejemplo en comunidades de plantas alpinas en Nueva-Zelanda (PRIMACK 1978, 1983). En cuanto a los Lepidópteros, aunque en especies concretas de plantas pueden desempeñar un papel decisivo como polinizadores, cuando se consideran comunidades enteras o subconjuntos de ellas suelen pasar a segundo plano (KEVAN 1972, HEITHAUS 1974, RUIZ-ZAPATA & ARROYO 1978, ARROYO et al 1982).

Los Himenópteros, y concretamente las abejas, se consideran el grupo de insectos más especializado en la visita de flores, ya que tanto larvas como adultos dependen de sustancias florales para vivir (BAKER & HURD 1968, KEVAN & BAKER 1983). Por la información de que se dispone, en la mayor parte de las formaciones vegetales no anemófilas las abejas son el principal grupo de animales antófilos, aunque la composición de dichas formaciones sea muy distinta (ARMSTRONG 1979 y referencias anteriores).

Biogeográficamente las abejas están mejor re-

presentadas en cuanto a número de especies en las zonas semiáridas del mundo, y especialmente en las áreas mediterráneas (MICHENER 1979). En el conjunto de abejas que hemos detectado fueron Apis mellifera y diversas especies de Halictidae las que resultaron más abundantes. - A. mellifera es una especie eusocial, mientras que en Halictidae hay especies semisociales y solitarias (LINSLEY 1958, POURVIN & PLATEAUX-QUENU 1982). La mayoría de las demás especies de abejas detectadas son solitarias, aunque pueden mostrar cierto gregarismo en los lugares de nidificación, como por ejemplo en los géneros Andrena, Dasypoda y Anthophora (LINSLEY 1958, EICKWORT & GINSBERG 1980, y observación personal). A escala mundial la mayoría (85%) de las 20000 especies de abejas existentes son solitarias, nidifican en el suelo y puede decirse que llevan el peso de la polinización en un inmenso número de especies de plantas entomófilas (BATRA 1984). Debido a que realizan los nidos en el suelo, las condiciones de intensa pluviosidad les perjudican notablemente (LINSLEY 1958), y en nuestro caso esto podría relacionarse con algunas diferencias observadas entre los años 1982 y 1983. El otoño de 1982 fué relativamente seco, y la aparición de numerosos Halictidae en febrero de 1983 fué espectacular. Por el contrario, el otoño de 1983 fué relativamente lluvioso y la presencia de esos insectos en enero y febrero de 1984 fué mucho menos marcada. Esto parece indicar que los otoños secos tienen un efecto positivo sobre las poblaciones de estas abejas.

Sin duda también afecta a las poblaciones de abejas solitarias la presencia de Apis mellifera. Se ha comprobado que esta especie entra en competencia con los polinizadores autóctonos allí donde ha sido introducida, y en la mayoría de los casos los desplaza (SCHAFER et al 1983, EICKWORT & GINSBERG 1980, ROUBIK 1982). A. Mellifera es actualmente un insecto totalmente cosmopolita, capaz de desplazar de las fuentes de alimento (sin conducta agresiva) incluso a las abejas eusociales autóctonas, sobre todo los géneros tropicales Melipona y Trigona (Apidae: Meliponinae; ROUBIK 1978, - - 1980, 1982 b). Como se recordará, el mayor número de especies de abejas encontrado se situaba en el verano, momento en que A. mellifera estaba totalmente ausente. Esta ausencia podría muy bien deberse a la imposibilidad de encontrar agua durante el seco verano de 1983, ya que se ha demostrado que las colonias de esta especie poseen necesidades de agua muy importantes que llegan incluso a afectar a la selectividad del alimento -- que realizan los individuos (OHGUCHI & AOKI 1983). Podemos especular sobre el hecho de que A. mellifera ejerce dominancia sobre las otras abejas, y esto tiene por efecto disminuir el número de especies en la primavera, o bien explicarlo en términos de que A. mellifera y las abejas solitarias poseen diferentes requerimientos y diferente fenología. Sugerimos que la eliminación de A. mellifera podría tener un efecto positivo sobre las poblaciones de abejas solitarias.

La distribución de las abundancias de los taxones de insectos es sesgada, de manera que hay unas pocas familias verdaderamente abundantes y una mayoría de familias que contribuyen numéricamente poco al total de insectos en las flores (Tabla 7.6). Aunque los criterios sistemáticos que sirven para diferenciar las familias no tienen por qué ser equivalentes en cada uno de los cuatro órdenes, la tendencia al sesgo parece mantenerse en cada orden: hay una o dos familias de Coleópteros, o de Himenópteros, por ejemplo, que acaparan la mayoría de los insectos de ese orden, mientras que las demás familias contribuyen poco al total. Es más que probable que si hubiéramos analizado el ensamblaje de insectos a nivel genérico o específico hubiéramos obtenido también distribuciones de frecuencia sesgadas. HEITHAUS (1974) llega a un resultado parecido tratando un espectro de visitantes florales muy distinto. En realidad este tipo de distribución de frecuencia es perfectamente análogo al que se obtuvo cuando se determinó la abundancia de las especies de plantas en el lugar de estudio, o la distribución de frecuencia de atributos florales como peso seco o tamaño, o de atributos de los frutos, y parece reflejar una tendencia generalizada en la naturaleza (MARGALEF 1974). Desde el punto de vista de la polinización este hecho es de la mayor importancia, porque nos indica cómo es la posible gama de visitantes florales de que van a disponer las plantas para emplear como polinizadores.

Además, la particular fenología de cada grupo de insectos origina modificaciones cualitativas y cuantitativas en la distribución global de frecuencias: el resultado es que la comunidad de potenciales polinizadores varía entre un momento y otro del año (Figura 7.7). En nuestra comunidad el recambio o sustitución temporal de unos polinizadores por otros es evidente, como en otras en las que también existen plantas en flor durante todo el año al mismo tiempo que una marcada estacionalidad (bosque seco tropical, FRANKIE 1975).

Como resumen del contenido de este capítulo diremos que: 1) de la misma forma que la floración fué ininterrumpida a lo largo del año de estudio, también fué ininterrumpida la presencia de insectos en las flores; 2), la primavera y el otoño marcaron sendos máximos en la abundancia de insectos, y 3), el número de taxones de insectos que visitan las flores del matorral es muchas veces mayor que el número de especies de plantas. Sobre este último punto vamos a hacer algunos comentarios.

Es evidente que las flores les "sirven" a muchas especies de insectos, pero algunas de estas especies representan tan pocos individuos que difícilmente les "servirán" de algo a las plantas (como tales especies; al menos). Aunque la presencia de especies raras de insectos en las flores sea quizás anecdótica --

desde el punto de vista de la polinización, desde el punto de vista de un insecto concreto su presencia no tiene nada de anecdótica: puede ser vital para él alimentarse o realizar cualquier otra actividad precisamente allí. Además, aunque aquí hemos hecho hincapié en las abundancias, existen numerosos aspectos de la conducta que pueden conferir a un determinado insecto un valor como vector de polen desproporcionado a su abundancia (JANZEN 1971 b, CRUDEN 1972, PROCTOR & YEO 1973, SILANDER & PRIMACK 1975, WEBB & BAWA 1983, MURPHY 1984). Todos los insectos que hemos registrado en las flores podían en potencia actuar como vectores de polen, ya que entraban en contacto con las partes reproductivas de las flores, pero no podríamos más que especular sobre su calidad como vectores. De aquí que nuestra aproximación sea fundamentalmente cuantitativa. En el siguiente capítulo veremos como se reparten los insectos entre las diferentes especies de plantas y viceversa; en definitiva, qué relaciones planta-polinizador podemos encontrar en el matorral.

CAPITULO 8. RELACIONES ENTRE -
PLANTAS Y VECTORES

En este capítulo se van a usar dos aproximaciones diferentes para exponer lo que se refiere a las relaciones plantas-vectores de polinización (preferentemente insectos). En la primera de ellas se tendrá en cuenta sólo la presencia o ausencia de los taxones de insectos en las flores de una determinada planta; la presencia se entenderá como existencia de interacción de polinización (al menos potencial) y la ausencia como no interacción. En la segunda aproximación se verá la frecuencia con que un insecto aparece en las flores de una determinada planta, y se intentará relacionar la mayor o menor frecuencia de aparición con otras particularidades de las plantas que a priori cabe esperar que influyan sobre aquélla (por ejemplo atributos florales y fenología de floración).

Nos ha parecido conveniente aplicar este doble enfoque porque las dos aproximaciones poseen ventajas: con la primera se percibe la existencia de todos los vectores potenciales, ya sean escasos o abundantes, lo que nos permitió conocer la auténtica diversidad de relaciones; la segunda se centra más en el aspecto cuantitativo, y permitirá reducir información ya que se tratará fundamentalmente familias de insectos.

8.1.- Primera aproximación: presencia-ausencia.

La identidad de los taxones de insectos detectados en las flores se reseña detalladamente en los Apéndices 1 y 2, donde se indican en su caso también los insectos

tos observados en flores de especies anemófilas. Durante el período de estudio y con el tipo de muestreo empleado -- (ver Material y Métodos) se registraron 180 taxones (especies) de insectos en las flores. El número es conservativo, ya que en ciertos casos la identificación no fue total. Es razonable pensar que el número verdadero sea mayor, pero al menos 180 especies de insectos tuvieron relación con este conjunto de 30 especies de plantas.

La precisión en la identificación de los insectos no fué totalmente homogénea en los cuatro órdenes principales. En Himenópteros y Lepidópteros, así como en dos familias de Dípteros (Bombyliidae y Syrphidae) los insectos fueron determinados generalmente hasta el nivel específico. Entre los Coleópteros predominó el nivel genérico en las determinaciones, mientras que en los Dípteros no -- pertenecientes a las dos familias indicadas anteriormente -- las identificaciones se limitaron a la familia. Una fracción mayoritaria del total de insectos registrados pertenecía precisamente a los grupos en los que las determinaciones se hicieron con mayor precisión. Los insectos no identificados al menos hasta nivel de género suponen un porcentaje muy bajo del total (ver Capítulo 7).

El número total de taxones de insectos, y las -- proporciones de Coleópteros, Dípteros, Himenópteros y Lepidópteros se indican en la Tabla 8.1, y se han representado en la Figura 8.1 para facilitar la visualización de las di-

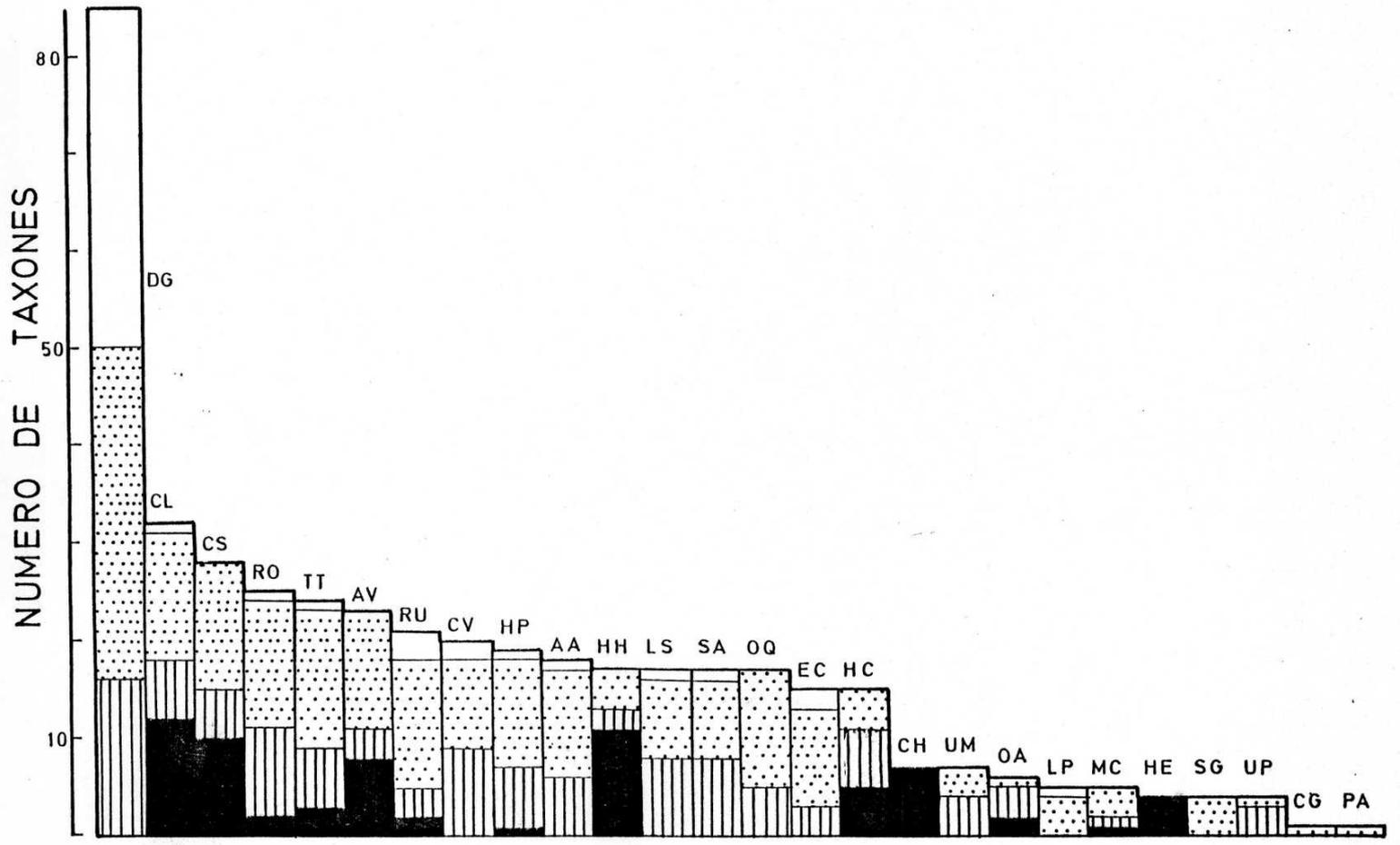
Tabla 8.1.- Número de taxones de insectos observados en las flores de las especies estudiadas. D, coleópteros, D, dípteros, H, himenópteros, L, lepidópteros.

E S P E C I E	C	D	H	L	TOTAL
Armeria velutina (AV)	8	3	12	0	23
Asparagus aphyllus (AA)	0	6	11	1	18
Calluna vulgaris (CV)	0	9	9	2	20
Chamaerops humilis (CH)	2	0	5	0	7
Cistus libanotis (CL)	12	6	13	1	32
Cistus salvifolius (CS)	10	5	13	0	28
Corema album (CA)	0	0	0	0	0
Cytisus grandiflorus (CG)	0	0	1	0	1
Daphne gnidium (DG)	0	16	34	37	87
Erica ciliaris (EC)	0	3	10	2	15
Erica scoparia (ES)	0	0	0	0	0
Halimium commutatum (HC)	5	6	4	0	15
Halimium halimifolium (HH)	11	2	4	0	17
Helianthemum croceum (HE)	4	0	0	0	4
Helichrysum picardii (HP)	1	6	11	1	19
Lavandula stoechas (LS)	0	8	8	1	17
Lonicera periclymenum (LP)	0	0	4	1	5
Myrtus communis (MC)	1	1	3	0	5
Osyris alba (OA)	2	3	1	0	6
Osyris quadripartita (OQ)	0	5	12	0	17
Phillyrea angustifolia (PA)	0	0	1	0	1
Pistacia lentiscus (PL)	0	0	0	0	0
Rhamnus lycioides (RL)-	0	1	0	0	1
Rosmarinus officinalis (RO)	2	9	13	1	25

Tabla 8.1.- (Continuación).

E S P E C I E	C	D	L	TOTAL	
Rubus ulmifolius (RU)	2	3	13	3	21
Smilax aspera (SA)	0	3	8	1	17
Stauracanthus genistoides (SG)	0	0	4	0	4
Thymus tomentosus (TT)	3	6	14	1	24
Ulex minor (UM)	0	4	3	0	7
Ulex parviflorus (UP)	0	3	1	0	4

FIGURA 8.1.- Número de taxones de Coleópteros (en negro), Dípteros (rayado), Himenópteros --- (punteado) y Lepidópteros (en blanco) observados en las flores de las especies -- del matorral. Abreviaturas de las especies como en la Tabla 8.1.

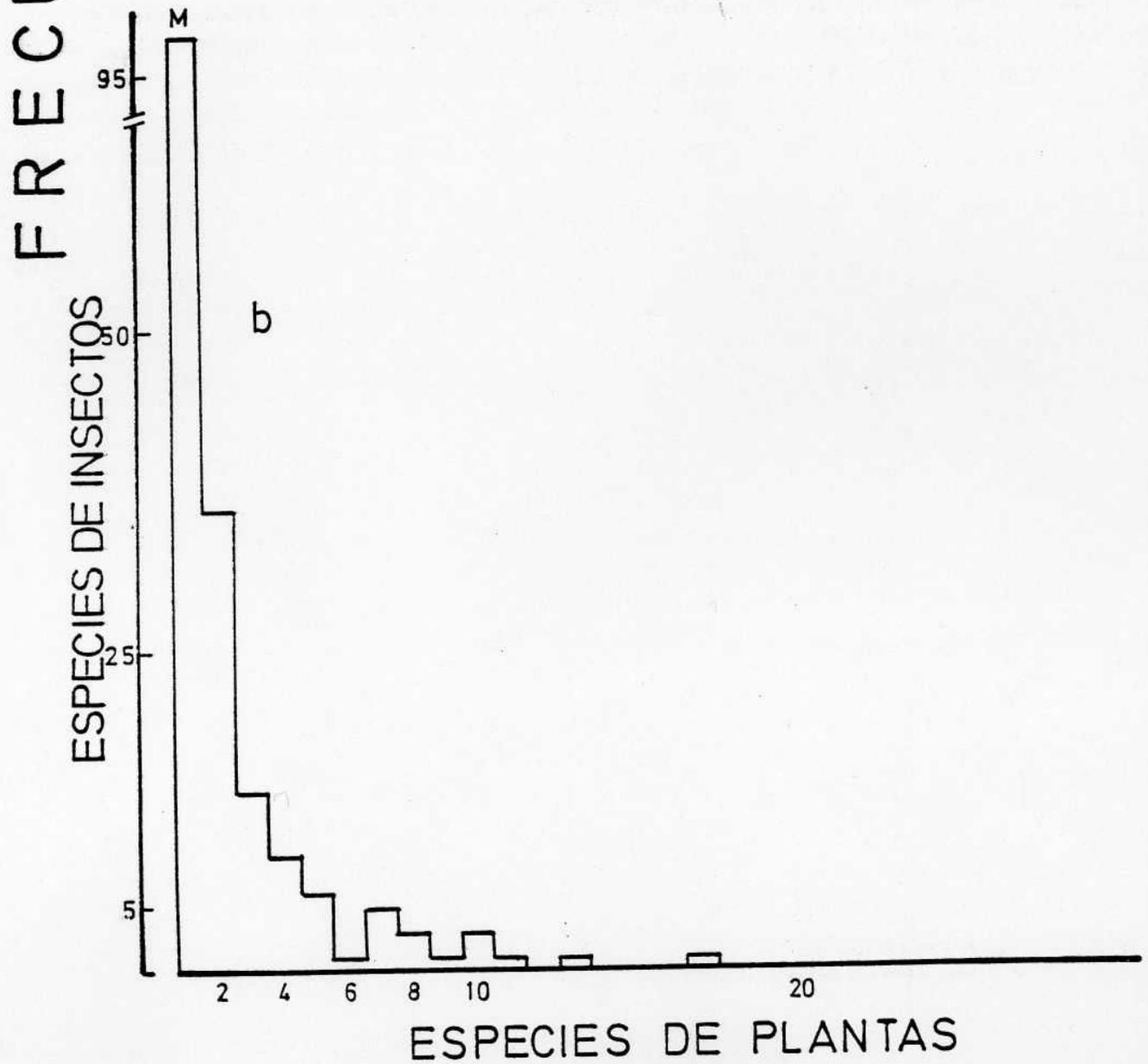
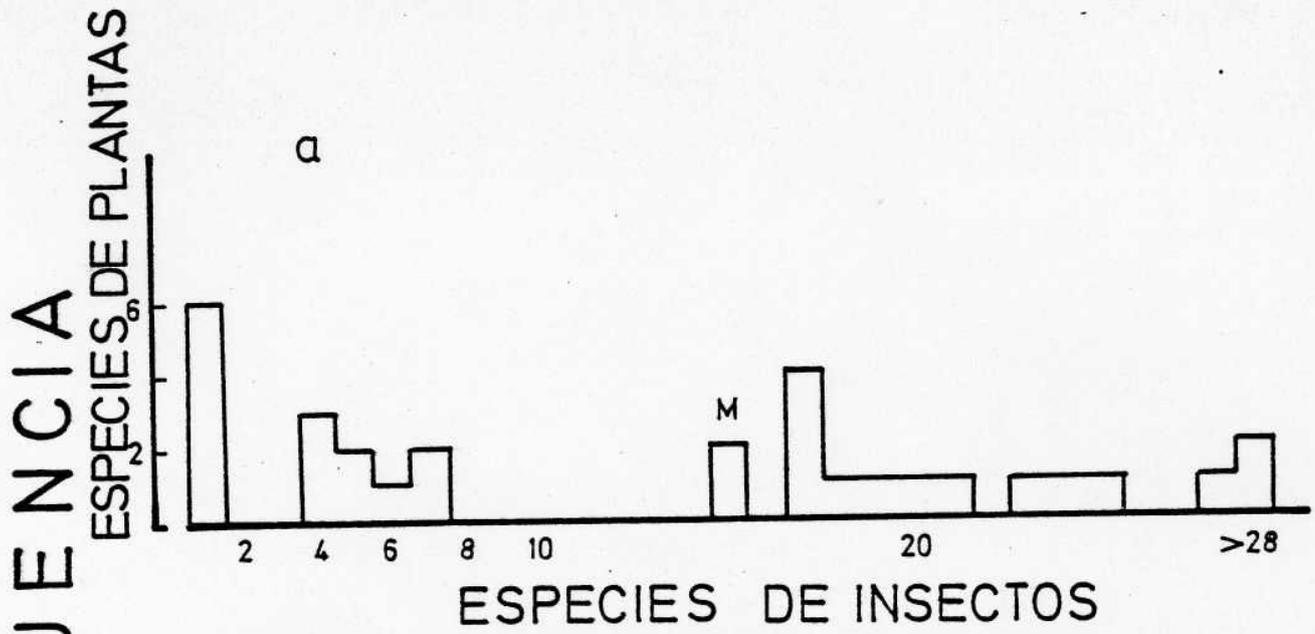


ferencias que hay entre las plantas a este respecto. El número total de taxones en cada planta puede sugerir la importancia que esa planta posee para que se mantenga la diversidad de polinizadores en el habitat. Este número oscila entre 0, para anemófilas como Corema album, Erica scoparia o Pistacia lentiscus, y 87 para Daphne gnidium. El número medio de taxones para todas las especies de plantas (N = 30) es 14.7 ± 3.04 .

Por su parte, el número medio de especies de plantas visitadas por cada taxón de insecto es de 2.4 ± 0.18 (N = 180) (ver Apéndice 1). En la Figura 8.2 hemos representado dos distribuciones de frecuencia: la del número de especies de plantas por taxón de insecto, y la del número de taxones de insectos por especie de planta. Existen claras diferencias entre las distribuciones, ya que mientras la mayoría de las plantas son visitadas por 15 o más taxones de insectos, la mayoría de las especies de insectos visitan sólo una especie de planta. Para entender esta asimetría en el grado de "especificidad" de la relación planta-vector conviene recordar que 1) la mayoría de los visitantes florales son escasos en términos relativos (Capítulo 7), y 2) el número de especies de plantas que precisan polinización es mucho menor que el número de especies de vectores disponibles para realizarla (ver Discusión).

El número total de especies de visitantes florales para cada planta puede verse determinado por al menos-

FIGURA 8.2- a, distribución de frecuencias del número de especies de insectos visitantes por especie de planta. b, distribución de frecuencias del número de especies de plantas visitadas por especie de insecto. M, mediana.



tres factores que no se excluyen mutuamente: la amplitud de floración, la arquitectura floral, y la diversidad de insectos en el momento en que la planta se encuentra en flor. Respecto al primer factor, cabría esperar que las plantas que florecen durante un período corto de tiempo reciban menos variedad de visitantes, por simple probabilidad. Sin embargo no hemos encontrado correlación significativa entre el número de taxones de insectos que visitan las flores de cada especie de planta y la amplitud de floración de dicha especie (Capítulo 6; $r_s = 0.199$, $gl=24$, $p > 0.2$). Respecto al segundo factor, sería lógico suponer que las plantas con flores planas y de morfología en general poco restrictiva, admitieran mayor diversidad de visitantes que las especies con flores restrictivas (tubular, campanulada o papilionada): sin embargo el número medio de taxones de insectos registrados no es significativamente distinto entre unas especies y otras (test de Mann-Whitney: $U = 96.5$, $n=12,13$, $p > 0.2$). De los tres factores enumerados más arriba probablemente sea el tercero el que explique mejor las diferencias entre las plantas. Las especies que recibirían mayor diversidad de visitantes serían las que florecieran en momentos del año caracterizados por una gran variedad de insectos (primavera y verano, véase Capítulo 7). Sin descartar la posibilidad de que en especies concretas la arquitectura floral efectivamente limite el acceso de visitantes (por ejemplo Lonicera periclymenum) estas especies serían la excepción más que la regla en nuestro conjunto de plantas. Recuérdese que el 50% de las especies recibieron 15 o más taxones de insectos en sus flores. Este resultado sugiere que para una mayoría de plantas las relaciones de polinización son más bien generalistas.

El total de especies de insectos para cada planta se reparte entre Coleópteros, Dípteros, Himenópteros y Lepidópteros. Globalmente, y promediando todas las plantas, se obtiene una media de 2.2 especies de coleópteros, 3.9 de dípteros, 7.3 de himenópteros y 1.8 de lepidópteros por especie de planta. La tendencia que sigue el número medio de taxones es Himenópteros Dípteros Coleópteros Lepidópteros, siendo estas diferencias altamente significativas (test de Kruskal-Wallis, $H = 27.89$, $gl = 3$, $p < 0.0001$). Resulta especialmente significativa la existente entre Himenópteros y los demás órdenes (Tabla 8.2). Es posible que esta tendencia se haya visto afectada hasta cierto punto por las diferencias, señaladas más arriba, en la precisión con que se realizaron las determinaciones de los insectos de los diversos órdenes. No pensamos sin embargo que sea debida exclusivamente a ese factor. Por ejemplo, Himenópteros y Lepidópteros fueron determinados con niveles de precisión parecidos y sin embargo la diferencia en el número medio de taxones de uno y otro orden es altamente significativa.

En la Figura 8.1 se observa cierta constancia en las proporciones de coleópteros, dípteros, etc., entre las especies de plantas. Para comprobar si las proporciones eran independientes de la especie de planta se ha realizado un test de independencia sobre los datos de la Tabla 8.1. Para ello se han eliminado del análisis las plantas con valor cero en alguna categoría (orden) y se ha fundido la columna de Coleópteros con la de lepidópteros. La hipó

Tabla 8.2,- Valores del estadístico T de Wilcoxon sobre los datos de la tabla 8.1. Se han hecho todas las comparaciones posibles entre los números medios de taxones de cada orden de insectos.

	Coleópteros	Dípteros	Himenópteros	Lepidópteros
Coleópteros	∞			
Dípteros	55.50 ^{ns}	0.00		
Himenópteros	33.00 ^{***}	20.00 ^{***}	0.00	
Lepidópteros	58.00 ^{ns}	21.00	6.50 ^{***}	0.00

ns, no significativo; **, p<0.01; *** , p <0.001

Tabla 8.3.- Valores del coeficiente de correlación de Spearman (r_s) sobre los datos de la Tabla 8.1. Se ha calculado la correlación entre los números de taxones de insectos en cada especie de planta para cada par de órdenes.

	Coleópteros	Dípteros	Himenópteros	Lepidópteros
Coleópteros	1.000			
Dípteros	0.120 ^{ns}	1.000		
Himenópteros	0.278 ^{ns}	0.738 ^{***}	1.000	
Lepidópteros	-0.086 ^{ns}	0.638 ^{***}	0.707*	1.000

ns, no significativo; *** , p<0.001

tesis nula de independencia es rechazada ($G = 70.06$, $gl=32$, $p < 0.001$), con lo que cabe concluir que la distribución de los órdenes entre las plantas no es homogénea. Para aclarar un poco más este aspecto, y decidir dentro de lo posible a cual o cuales de los órdenes se debe la no independencia hemos analizado una vez más los datos de la Tabla 8.1, calculando las correlaciones entre las variables número de taxones de coleópteros, de dípteros etc. Los resultados de este análisis se encuentran en la Tabla 8.3. El número de coleópteros no se correlaciona significativamente con ninguno de los otros órdenes, mientras que estos sí se correlacionan entre sí. Se puede concluir que los taxones de coleópteros se distribuyen entre las plantas según un patrón característico (marcado por su fenología; ver Capítulo 7), mientras que los demás órdenes siguen una pauta común.

8.2.- Segunda aproximación: frecuencias de aparición.

Los resultados que se van a exponer se basan en períodos discretos de cinco minutos de observación. Analizaremos primero el número medio de insectos por censo (8.2.1, Tasas de visita) y sus dos fuentes de variación principales: entre especies de plantas y entre meses del año. Después expondremos cuáles son las relaciones de polinización numéricamente más importantes en cada especie (8.2.2), para finalizar intentando explicar esas relaciones (8.2.3, Efecto de los atributos florales y la fenología).

8.2.1.- Tasas de visita.

En la Tabla 8.4 se recoge, para cada especie de planta en la que se realizaron censos, el número de ellos y el número medio de insectos por censo. El tiempo de observación es proporcional a la longitud de la floración de la especie (r_s , T 0.818, $gl=23$, $p < 0.001$), y es máximo para Daphne gnidium y mínimo para Phillyrea angustifolia. Por su parte el número medio de insectos difiere significativamente entre las especies (Test de Kruskal-Wallis, $H=374.83$, $p < 0.0001$ para una distribución Chi-cuadrado con 23 grados de libertad), y puede servirnos como medida de la densidad de polinizadores en torno a cada especie. Sin embargo, como no todos los momentos del año poseen la misma abundancia ni diversidad de insectos (ver Capítulo 7), el número medio de insectos por censo no puede tomarse como medida estándar de la atractividad intrínseca de la especie, ya que lleva información también de la abundancia de insectos en el momento de la floración. En base al número medio de insectos por censo sólo podremos decir que una especie es más atractiva que otra en caso de que ambas florezcan más o menos a la vez. Por ejemplo, Cistus salvifolius y Cytisus grandiflorus florecieron casi simultáneamente (Capítulo 6), pero mientras la primera de ellas posee una de las medias mayores la segunda tiene la menor. En este par concreto de especies la comparación es válida, pero no lo sería entre especies muy alejadas en el tiempo.

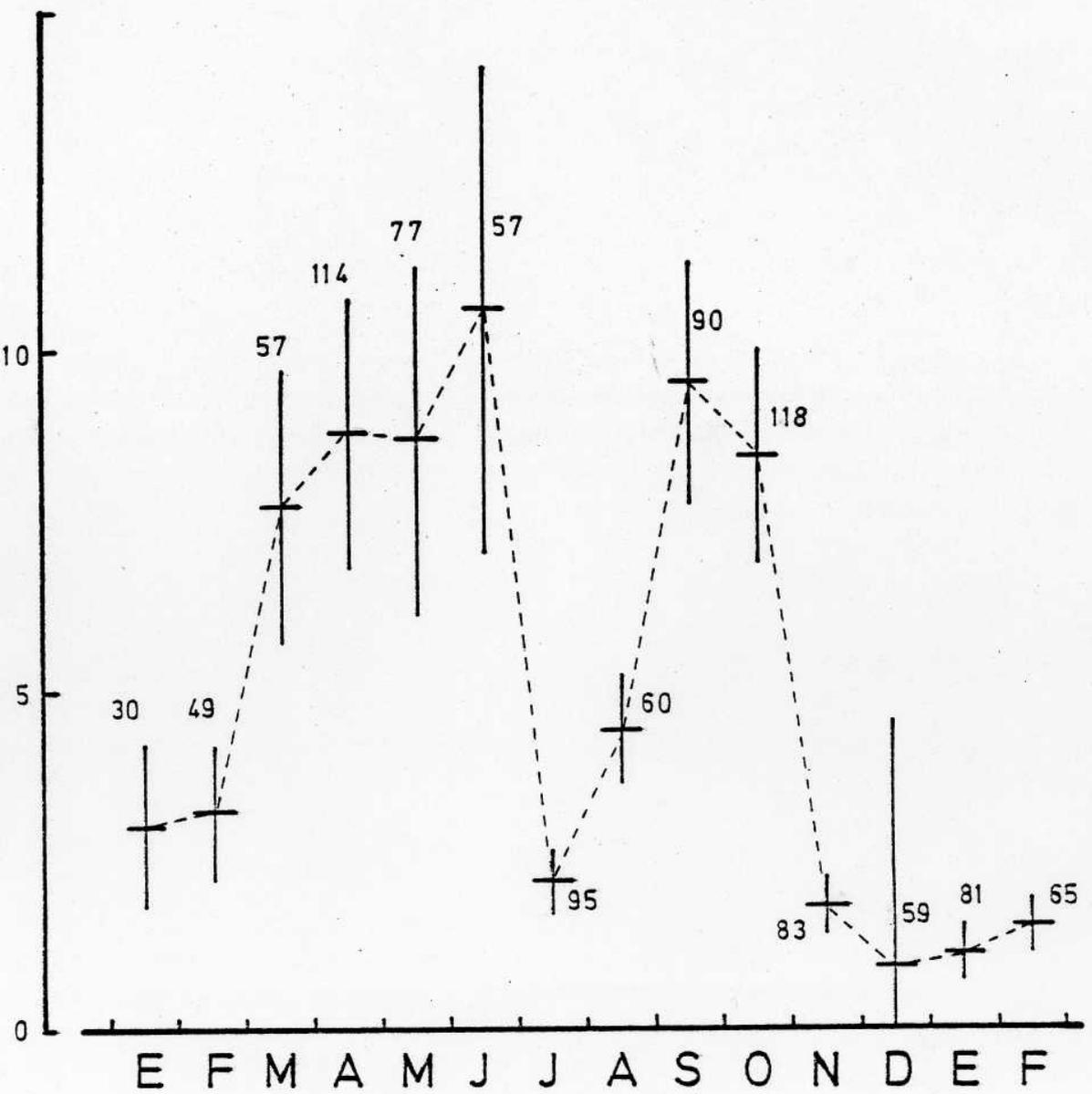
En la Figura 8.3 hemos representado la variación -

Tabla 8.4.- Número medio de insectos observados en flores - de las especies estudiadas durante censos de -- cinco minutos de duración. e.s., error estan-- dard de la media; N, número de censos realiza-- dos.

E S P E C I E	Número de insectos/censo		
	X	e.s.	N
<i>Armeria velutina</i>	24.9	2.2	21
<i>Asparagus aphyllus</i>	4.3	1.0	24
<i>Calluna vulgaris</i>	4.4	0.7	32
<i>Cistus libanotis</i>	22.5	2.3	30
<i>Cistus salvifolius</i>	19.7	3.4	9
<i>Cytisus grandiflorus</i>	0.0	0.0	12
<i>Daphne gnidium</i>	8.8	0.6	216
<i>Erica ciliaris</i>	1.3	0.2	47
<i>Halimium commutatum</i>	3.8	0.5	33
<i>Halimium halimifolium</i>	5.9	0.9	29
<i>Helianthemum croceum</i>	5.4	1.6	12
<i>Helichrysum picardii</i>	1.7	0-2	30
<i>Lavandula stoechas</i>	6.0	0.8	35
<i>Myrtus communis</i>	0.6	0.2	15
<i>Osyris alba</i>	4.2	0.6	17
<i>Osyris quadripartita</i>	1.7	0.3	59
<i>Phillyrea angustifolia</i>	3.2	2.3	6
<i>Rosmarinus officinalis</i>	3.6	0.4	143
<i>Rubus ulmifolius</i>	5.7	1.0	42
<i>Smilax aspera</i>	1.8	0.3	58
<i>Stauracanthus genistoides</i>	0.5	0.2	29
<i>Thymus tomentosus</i>	21.8	4.0	23
<i>Ulex minor</i>	1.5	0.3	43
<i>Ulex parviflorus</i>	0.6	0.1	78

FIGURA 8.3.- Variación estacional del número medio mensual de insectos observados en las flores durante censos de cinco minutos. La línea vertical representa ± 2 errores estándar de la media y los números indican el número de censos realizados en cada mes.

NUMERO DE INSECTOS



del número medio de insectos por cinco minutos de censo, - ahora en función del momento del año, e independientemente de las especies de plantas sobre las que se realizaron los censos. El número medio difiere significativamente entre - meses (test de Kruskal-Wallis, $H = 267.87$, $p < 0.0001$ para una distribución Chi-cuadrado con 13 grados de libertad). - El patrón estacional es característico, y notablemente parecido al que sigue la floración de las plantas (Capítulo 6), con máximos en primavera y otoño y mínimos en verano e invierno. Recalquemos que este patrón ha surgido a pesar de haber aglomerado los censos por meses, independientemente - de las plantas.

8.2.2.- Visitantes más frecuentes.

A continuación comentaremos los datos existentes sobre frecuencia de visitantes florales (Tabla 8.5). Los censos se realizaron en todas las especies inequívocamente entomófilas excepto Rhamnus lycioides, más una especie anemófila (Phillyrea angustifolia). En Lonicera periclymenum la duración de los censos se amplió a más de cinco minutos para compensar la escasez de visitantes (ver Material y Métodos).

Los comentarios que vamos a hacer a partir de - - aquí pretenden deliberadamente simplificar lo más posible - el espectro de relaciones plantas-vectores, y resaltar los - dos o tres familias de insectos que en base a observaciones de conducta, frecuencia de aparición y características de - las flores cabe esperar que realicen la mayor parte del - - transporte de polen. Para las características florales que comentaremos nos remitimos al Capítulo 4.

Tabla 8.5.- Familias y número de insectos observados visitando las flores de las especies estudiadas durante censos de cinco minutos. Tiempo de observación (T) en minutos. C, coleópteros, D, dípteros, H, himenópteros, L, lepidópteros.

E S P E C I E	T	VISITANTES FLORALES
Armeria velutina	105	C: Dermestidae 195, Otros 14; D: Calliphoridae 24, - otros 9; Halictidae 46, Andrenidae 2, Colletidae 1.
Asparagus aphyllus	120	D: Bombyliidae 36, Syrphidae 6, Calliphoridae 21, otros 5; H: Halictidae 23, Anthophoridae 7, Colletidae 1; L: Lycaenidae 5.
Calluna vulgaris	160	D: Syrphidae 17, Calliphoridae 28, Muscidae 4, otros 4; Halictidae 10, Colletidae 23, Apidae 8, otros 5; L: Lycaenidae 27, otros 8.
Cistus libanotis	155	C: Alleculidae 18, Dasytidae 63, Dermestidae 291, Melolonthidae 21, Mordellidae 21, otros 37; D: Bombyliidae 4, Calliphoridae 16, otros 46; H: Halictidae 113, Apidae 9, Andrenidae 2, Anthophoridae 2, otros 4; L: 4.
Cistus salvifolius	85	C: Dasytidae 119, Dermestidae 49, Mordellidae 6, otros 20; D: Bombyliidae 6, Syrphidae 1, Calliphoridae 1, otros 8; H: Halictidae 22, Andrenidae 3, Colletidae 1, Apidae 52, Anthophoridae 1, Sphenidae 1; L: 1.
Cytisus grandiflorus	60	-
Daphne gnidium	1080	D: Bombyliidae 611, Syrphidae 218, Calliphoridae 68, Muscidae 10, Tachinidae 11, otros 28; H: Halictidae 43, Megachilidae 30, Colletidae 3, Melittidae 5, Anthophoridae 163, Sphecidae 77, Eumenidae 29, otros 7; L: Lycaenidae 301, Sphingidae 3, Polillas 217, otros 6.
Erica ciliaris	235	D: Bombyliidae 1, Syrphidae 1; H: Halictidae 16, Megachilidae 2, Colletidae 1, Anthophoridae 29; L: Lycaenidae 13, otros 1.

Tabla 8.5.- (Continuación)

E S P E C I E	T	VISITANTES FLORALES
Halimium commutatum	165	C: Dasytidae 1, otros 8; D: Bombyliidae 3, Syrphidae 5, - Calliphoridae 11, Muscidae 1; H:Halictidae 46, Andreni -- dae 4, Apidae 37.
Halimium halimifolium	145	C: Alleculidae 20, Dasytidae 17, Dermestidae 1, Meloidae- 45, Melolontidae 4, Nitidulidae 44, otros 4; D: 8; H:Ha- - lictidae 15, Apidae 6.
Helianthemum croceum	60	C: Dasytidae 13, Dermestidae 6, Mordellidae 35, otros 10.
Helichrysum picardii	150	C: Mordellidae 3, otros 5; D:Bombyliidae 2, Syrphidae 1,- Calliphoridae 1, otros 1; H:Halictidae 7, Colletidae 2, - Anthophoridae 1, Tiphidae 3, Scoliidae 3, otros 1; L: Ly- caenidae 12, otros 1.
Lavandula stoechas	175	D:Bombyliidae 54, Calliphoridae 1; H:Halictidae 2, Andreni- dae 1, Apidae 148, Anthophoridae 3; L: 1.
Lonicera periclymenum	930	H: Halictidae 1, Megachilidae 1, Anthophoridae 28; L: Sphin- gidae 21.
Myrtus communis	75	C: 1; D: 1; H: Megachilidae 1, Anthophoridae 3.
Osyris alba	85	C: Dermestidae 11, Mordellidae 11, otros 12; D:Calliphori- dae 2, Tachinidae 2, otros 26; H:Halictidae 1; L: 2.
Osyris quadripartita	295	D: Syrphidae 2, Calliphoridae 37, Muscidae 2, otros 4; H:- Halictidae 4, Andrenidae 1, Colletidae 2, Apidae 6, Spheci- dae 4, Tiphidae 17, otros 2.
Phillyrea angustifolia	30	H: Apidae 19.

Tabla 8.5.- (Continuación)

E S P E C I E	T	VISITANTES FLORALES
Rosmarinus officinalis	715	D: Bombyliidae 7, Calliphoridae 9, Muscidae 8, Tachinidae 2, otros 1; H:Halictidae 79, Andrenidae 25, Apidae-357, Anthophoridae 6, otros 2; L: Lycanidae 1.
Rubus ulmifolius	210	C: Dermestidae 40, Nitidulidae 20; D: Bombyliidae 2, --Syrphidae 1, Calliphoridae 1; H: Halictidae 3, Andrenidae 79, Megachilidae 8, Melittidae 10, Apidae 2, Anthophoridae 36, otros 5; L:Lycaenidae 16.
Smilax aspera	290	D: Syrphidae 16, Calliphoridae 16, Muscidae 2, Tachinidae 2, otros 43; H: Halictidae 3, Colletidae 2, Sphecidae 2, otros 3; L:Lycaenidae 1, otros 1.
Stauracanthus genistoides	145	H: Halictidae 5, Colletidae 1, Apidae 9, Anthophoridae-1.
Thymus tomentosus	135	C: Dermestidae 1, Nitidulidae 404, otros 2; Bombyliidae 3, Syrphidae 2, Calliphoridae 3, otros 1; H: Halictidae 6, Andrenidae 3, Megachilidae 1, Melittidae 7, Anthophoridae 16, Sphecidae 3, otros 20; L: Lycaenidae 76, -- otros 1.
Ulex minor	215	D: Syrphidae 8, Calliphoridae 7, Muscidae 3, otros 1; - H: Halictidae 1, Colletidae 1, Apidae 43.
Ulex parviflorus	390	D: Syrphidae 11, Calliphoridae 1, Tachinidae 1; H:Api--dae 30.

Armeria velutina.

Los visitantes más frecuentes fueron coleópteros de tamaño pequeño (Anthrenus: Dermestidae) y abejas medianas y pequeñas (Lasioglossum: Halictidae), siguiéndoles en importancia a ambos los dípteros de la familia Callip. A pesar de que con anterioridad hemos definido -- las flores como de morfología relativamente restrictiva -- (infundibuliforme), cualquier insecto de los observados -- puede realizar la polinización, y hay pocos motivos es -- estructurales para que un vector determinado de entre los -- registrados pueda considerarse especialmente propicio con respecto a los otros.

Asparagus aphyllus

Los dípteros de la familia Bombyliidae observados en las flores pertenecían al género Phthiria, y eran de pequeño tamaño (unos 5 mm.). La morfología radiada de las flores probablemente hace que sean polinizadas más -- eficazmente por otros dípteros más voluminosos, especialmente Calliphoridae y Syrphidae. Lasioglossum: Halictidae y Amegilla: Anthophoridae (abejas pequeñas y medianas respectivamente) desempeñan un papel equivalente al -- de los dípteros, pero como la especie es dioica las abejas que exclusivamente recolecten polen perderán valor como polinizadores.

Calluna vulgaris

Syrphidae, Calliphoridae, Colletidae (Colletes) y Lycaenidae (Syntarucus pirithous) son las familias más representadas entre la extensa gama de visitantes florales. La morfología florales poco o nada restrictiva ya que el tubo de la corola es muy corto, y cualquier insecto de los observados es capaz de realizar polinización, El viento efectúa también transporte efectivo del polen (Capítulo 4).

Cistus libanotis

Los coleópteros son los visitantes más numerosos, y dentro de ellos dominan sobre todo los más pequeños (Anthrenus: Dermestidae). Los de mayor tamaño (Helictotaurus: Alleculidae) son relativamente más escasos, pero por sus dimensiones cabe esperar que transporten mayor cantidad de granos de polen. Abejas de tamaño mediano y pequeño (Lasioglossum: Halictidae) recolectan polen muy activamente y realizan gran parte de las visitas a las flores.

Cistus salvifolius

El espectro de visitantes es muy parecido al de C. libanotis, pero se diferencia por una presencia más frecuente de Apis mellifera, y por mayor frecuencia de coleópteros pequeños como Psilothryx (Dasytidae).

Cytisus grandiflorus

Durante sesenta minutos de observación no detectamos ningún visitante en las flores de esta especie. La morfología de la flor es realmente restrictiva, de tipo papilionado, y el tamaño es lo suficientemente grande como para hacer necesario un insecto también grande. La recompensa que ofrece la flor es polen solamente; dado que la floración se produce cuando también están en flor otras especies muy palinófilas con morfología poco restrictiva - - (Cistus salvifolius) no es de extrañar que la especie sea poco visitada. Apis mellifera fué observada ocasionalmente en las flores fuera del tiempo de los censos, y probablemente se debe a ella la producción de frutos observada. Sugerimos que los visitantes más aptos para estas flores son abejas más voluminosas que A. mellifera, las cuales escasean relativamente en el área (ver Capítulo 7).

Daphne gnidium

De todas las especies ésta es la que posee una mayor diversidad de visitantes florales. La morfología de la flor es tubular, pero el tubo es tan corto que insectos pequeños o grandes pueden realizar polinización de igual manera. Es la única especie que permanece en flor durante el período estival, momento caracterizado por gran diversidad de abejas, avispas, mariposas y dípteros; sólo los coleópteros se encuentran totalmente ausentes de sus flores.

Las flores se abren al anochecer, momento en el que comienzan a emitir aroma y liberar polen, por lo que -

el transporte por visitantes nocturnos debería estar favorecido, al menos teóricamente (polillas; ver Apéndice 2). Hemos observado que durante el día apenas queda resto de polen en las anteras, y en consecuencia es posible que la gran cantidad de visitantes diurnos realice poco o ningún transporte. En otras localidades o en hábitats en que escaseen las mariposas nocturnas es posible que las flores sean polinizadas realmente por vectores diurnos, especialmente por los primeros en llegar a las flores por las mañanas. La conducta reproductiva de esta especie es paradójica: a pesar de que la diversidad de visitantes y su número resultaron especialmente elevados, el porcentaje de fructificación resultó ínfimo (ver Capítulo 4).

Erica ciliaris

Anteras y estigmas están situados muy cerca en las flores (en la boca de la corola), por lo que el transporte y depósito de polen puede ser realizado eficazmente por insectos incluso muy pequeños. Sin embargo el néctar, que es la principal recompensa, se encuentra en el fondo del tubo. Esto hace que las flores sean visitadas sobre todo por mariposas (Syntarucus: Lycaenidae) y abejas con probóscides largas (Amegilla: Anthophoridae). Estas poseen mayor calidad como vectores que las mariposas debido a su superior movilidad, rapidez de vuelo y facilidad de manejo de las flores.

Halimium commutatum

De todas las Cistaceae estudiadas ésta es la que posee menor proporción de coleópteros entre sus visitantes florales. La floración se produce en un momento anterior a la "irrupción" de los coleópteros, pero coincidiendo con un período de gran actividad de Apis mellifera y Halictidae. Es un caso claro en el que los visitantes registrados están en función sobre todo de la fenología que la morfología poco restrictiva de las flores admitiría cualquier tipo de insecto (cf. H. halimifolium).

Halimium halimifolium

La mayor parte de las visitas la realizan coleópteros, y en mucho menor medida abejas (Lasioglossum: Halictidae y Apis mellifera). Dentro de los coleópteros son los de mayor tamaño (Heliotaurus: Alleculidae y Mylabrix: Meloidae) los que tienen mayor probabilidad de depositar polen en el estigma. Debido al desajuste de tamaño flor-insecto los coleópteros muy pequeños (Nitidulidae) parecen tener poco valor como vectores. No existen diferencias estructurales que afecten a la polinización entre las flores de esta especie y las de Halimium commutatum, y sin embargo el espectro de visitantes difiere notablemente a causa de la diferente fenología de floración.

Helianthemum croceum.

Todos los insectos observados eran coleópteros -

pequeños (Mordellidae, Dasytidae), pero a causa de la morfología nada restrictiva de las flores no se puede descartar que aparezcan a veces dípteros y/o himenópteros.

Helichrysum picardii

Las flores individuales son tubulares, pero al estar agrupadas en capítulos, y éstos a su vez en corimbos -- compuestos, la estructura que recibe a los visitantes es equivalente a una superficie plana cubierta por una fina capa de polen. A éste puede acceder cualquier tipo de insecto, aunque sugerimos que las abejas recolectoras de polen son las responsables de la mayor parte del transporte

Lavandula stoechas

La principal recompensa ofrecida es néctar, que se encuentra en el fondo del tubo de la corola (a unos 6 -- mm. de profundidad). De los insectos activos en el momento de la floración tan sólo Apis mellifera, especie de Bombylus (Bombyliidae) y Anthophora (Anthophoridae) poseen probóscides suficientemente largas como para alcanzar el fondo del tubo. Esos son precisamente los vectores más frecuentes en esta especie (Apis con gran diferencia sobre las demás).

Lonicera periclymenum

Macroglossum stellatarum (Sphingidae) puede considerarse el polinizador "legítimo". La longitud del tubo floral (unos 20 mm.) Impide a la mayoría de los insectos -- llegar al néctar, pero algunas abejas (Xylocopa: Anthophoridae) forzaban el acceso abriendo longitudinalmente la corola y ocasionalmente tocaban anteras y estigma.

Myrtus communis

Las flores de esta especie fueron muy poco visitadas, ya que tras setenta y cinco minutos de observación sólo se vieron seis insectos, concretamente dos especies de abejas (cuatro individuos), un coleóptero y un díptero. La flor no tiene néctar, produce abundante polen, y posee una estructura que admite gran diversidad de polinizadores.

Osyris alba

Coleópteros y dípteros fueron los vectores registrados de forma mayoritaria, ambos órdenes aproximadamente en la misma proporción. Se trataba en todo caso de insectos pequeños que, dado el tamaño de las flores, no tenían dificultades para alcanzar el escaso néctar y/o el polen (cf. Osyris quadripartita).

Osyris quadripartita

Al igual que en la especie anterior (O. alba) las flores son pequeñas, verdosas, unisexuales, y la recompensa ofrecida por cada flor es muy escasa (menos de 1 uL de néctar, más el polen en las masculinas). Pero a diferencia de O. alba el número de flores por planta (sobre todo en las masculinas) es lo suficientemente grande como para atraer tanto a insectos pequeños como a otros relativamente grandes (incluso Apis mellifera).

Phillyrea angustifolia

Se trata de una especie anemófila, pero los censos realizados revelaron que las flores pueden ser también visitadas por insectos. En 30 minutos de observación se registraron 19 abejas (Apis mellifera) que recolectaban polen. Esta tasa de visitas es superior incluso a la de algunas especies entomófilas, aunque con seguridad la contribución que los insectos efectúan a la polinización es muy inferior a la que realiza el viento.

Rhamnus lycioides

Es la única especie inequívocamente entomófila para la que no podemos aportar datos concretos sobre visitantes florales. La escasez de la floración en 1983 y 1984 impidió la realización de censos, pero de forma ocasional se observaron algunos insectos en las flores, tratándose en esos casos de dípteros.

Rosmarinus officinalis

Más del 50% de los visitantes observados pertenecían a una única especie, Apis mellifera, y los restantes se reparten sobre todo entre otras dos familias de abejas (Halictidae y Andrenidae) más algunas familias de dípteros. El néctar, que es la recompensa principal, es relativamente inaccesible para los insectos más pequeños, mientras que las abejas de tamaño similar a Apis mellifera, como Andrena y Anthophora, ajustan bien en la elaborada es-

estructura de la flor (ver Capítulo 4).

Rubus ulmifolius

La estructura florales claramente poco restrictiva, radiada, pero a diferencia de otras especies con esa morfología (Cistaceae, Myrtus) no es el polen la única o principal recompensa, sino que también produce néctar con relativa abundancia. Cada flor ofrece una recompensa abundante, lo que unido a la morfología generalizada hace que la gama de visitantes incluya desde pequeños coleópteros hasta abejas grandes (Xylocopa: Anthophoridae). La mayoría de las visitas las realizan abejas medianas o grandes (Andrenidae y Anthophoridae), pero la composición del espectro de visitantes es muy diferente en otras poblaciones de Rubus, donde los lepidópteros pueden suponer una fracción muy importante del total (Sierra Nevada y Sierra de Cazorla, observación personal).

Smilax aspera

Los dípteros son los visitantes más representados en esta especie, sobre todo las familias Syrphidae y Calliphoridae. Cada flor ofrece una recompensa muy reducida, -- que en el caso de las masculinas es el polen y en las femeninas es desconocida para nosotros (puede tratarse de una secreción estigmática, ver Capítulo 4). Las abejas observadas en las flores recolectaban exclusivamente polen, por lo que es probable que eviten las flores femeninas, y en consecuencia su valor como vectores es escaso. Por el contrario

los dípteros visitaban indistintamente flores de los sexos.

Stauracanthus genistoides

Las flores fueron muy poco visitadas, viéndose sólo 16 insectos a lo largo de 145 minutos de observación. Se trataba de abejas lo suficientemente fuertes como para abrir las flores, de morfología papilionada, que ofrecen polen como única recompensa. La especie no cubre extensiones grandes en el área de estudio y parece atraer poco a los insectos.

Thymus tomentosus

Numéricamente los visitantes más importantes fueron coleópteros pequeños (Nitidulidae) y lepidópteros (Lycaenidae). La escasa fructificación habida en esta especie (ver Capítulo 4) no podría explicarse en términos de escasez de vectores. Aunque la corola es tubular el tubo es demasiado corto para que suponga un impedimento a la mayoría de los insectos.

Ulex minor

Apis mellifera fué el principal visitante de las flores y sin ninguna duda el responsable de la mayoría del transporte de polen.

Ulex parviflorus

AL igual que en U. minor el vector principal es Apis mellifera. La intensidad de las visitas es baja, ya -

que sólo se contabilizaron 43 insectos en 390 minutos. Esta baja tasa de visitas debe atribuirse a que la floración tenga lugar en pleno invierno. La escasez de visitantes -- por unidad de tiempo se ve compensada por una floración -- muy prolongada (ver Capítulo 5).

Las relaciones de polinización comentadas anteriormente especie por especie se resumen en la Tabla 8.6.- De las treinta especies, cinco son anemófilas y veinticinco entomófilas; Calluna vulgaris participa de los dos sistemas de polinización. La mayoría (17) de las entomófilas son generalistas (por ejemplo Cistaceae), ya que las flores no discriminan a los visitantes, al menos estructuralmente, sin perjuicio de que otros factores como la cantidad y el tipo de recompensa originen efectivamente la atracción selectiva de algunos vectores. Sólo ocho especies -- tienen estructuras florales restrictivas: las cuatro especies de Leguminosae, que debido a una compleja morfología -- sólo pueden ser visitadas por abejas; Erica ciliaris, Lavandula stoechas y Lonicera periclymenum por poseer tubos -- relativamente largos y Rosmarinus officinalis, por la especial disposición de estambres y estilo. Todas estas especies precisan la visita de un tipo de polinizador que cumpla determinados requisitos.

Tabla 8.6.- Extracto simplificado de las relaciones de polinización en las especies de plantas estudiadas. Para cada especie se indica el sistema de polinización y cuáles son los vectores o tipos de vectores principales. Estos se han simplificado a partir de la Tabla 8.5 en base a frecuencia, eficacia en el transporte de polen y ajuste a las limitaciones morfológicas impuestas por las flores. La consideración de restrictivas o generalistas tiene en cuenta las particularidades estructurales de la flor en el sentido de limitar o no el acceso a ciertos insectos.

E S P E C I E.	Sistema de polinización (1)	Vectores principales
<i>Armeria velutina</i>	E. generalista	Dermeestidae, Halictidae, Calliphoridae
<i>Asparagus aphyllus</i>	E. generalista	Calliphoridae, Syrphidae, Halictidae, Anthophoridae.
<i>Calluna vulgaris</i>	E. generalista A.	Syrphidae, Calliphoridae, Colletidae, Lycaenidae, Viento.
<i>Chamaerops humilis</i>	A	Viento
<i>Cistus libanotis</i>	E. generalista	Dermeestidae, Alleculidae, Melolontidae, Halictidae.
<i>Cistus salvifolius</i>	E. generalista	Dasytidae, Apis
<i>Corema album</i>	A	Viento
<i>Cytisus grandiflorus</i>	E. restrictiva	Apis (Bombus ?)
<i>Daphne gnidium</i>	E. generalista	Polillas, Phthria, Lucaenidae, Ceratina, Amegilla, Sphecidae
<i>Erica ciliaris</i>	E. restrictiva	Anthophoridae, Halictidae, Lycaenidae

Tabla 8.6.- (Continuación)

E S P E C I E	Sistema de polinización (1)	Vectores principales.
Erica scoparia	A	Viento
Halimium commutatum	E. generalista	Halictidae, Apis, Calliphoridae.
Halimium halimifolium	E. generalista	Alleculidae, Meloidae, Halictidae
Helianthemum croceum	E. generalista	Coleópteros pequeños (Mordellidae, Dasytidae)
Helichrysum picardii	E. generalista	Halictidae, Lycaenidae
Lavandula stoechas	E. restrictiva	Apis, Bombyliidae
Lonicera periclymenum	E. restrictiva	Sphingidae
Myrtus communis	E. generalista	Anthophoridae, Megachilidae
Osyris alba	E. generalista	Coleópteros pequeños (Mordellidae), Dípteros
Osyris quadripartita	E. generalista	Calliphoridae, avispa (Tiphiidae, Sphecidae)
Phillyrea angustifolia	A	Viento
Pistacia lentiscus	A	Viento
Rhamnus lycioides	E. generalista	Dípteros
Rosmarinus officinalis	E. restrictiva	Apis, Andrenidae, Halictidae
Rubus ulmifolius	E. generalista	Andrenidae, Anthophoridae, Melittidae
Smilax aspera	E. generalista	Syrphidae, Calliphoridae
Stauracanthus genistoides	E. restrictiva	Apis, Halictidae

Tabla 8.6.- (Continuación)

E S P E C I E	Sistema de polinización (1)	Vectores principales
Thymus tomentosus	E. generalista	Lycaenidae, Nitidulidae
Ulex minor	E. restrictiva	Apis
Ulex parviflorus	E. restrictiva	Apis

(1): E, entomófila; A, anemófila.

8.2.3.- Efecto de los atributos florales y la fenología - sobre las relaciones planta-vector.

En este apartado intentaremos dilucidar hasta -- qué punto el espectro de visitantes de cada planta depende de características florales o de la coincidencia en el tiempo de flores e insectos. La idea de partida es que si realizamos clasificaciones de las plantas 1) en función de los vectores, 2) en función de los atributos florales y 3) en función de la fenología de floración, y a continuación contrastamos de alguna manera dichas clasificaciones, podremos decidir qué factor (fenología o tipo de flor) tiene mayor incidencia sobre la gama de vectores.

A partir de la Tabla 8.5, en la cual se indicaba el número de insectos de cada familia para cada especie de planta, hemos construido una matriz de treinta especies de plantas por treinta y ocho familias de insectos, y una categoría adicional de anemofilia. A continuación hemos realizado una clasificación de las plantas en función de los vectores, empleando como medida de disimilaridad o diferencia entre ellas un estadístico Chi-cuadrado (ya que los datos son frecuencias). El dendrograma resultante puede observarse en la Figura 8.4. Aparece un grupo muy homogéneo en el centro, formado por especies anemófilas más las dos especies de entomófilas_ con bajas tasas de visita (Cytisus Rhamnus). Otro grupo muy claro está formado por especies- en que Apis mellifera es el principal visitante: de Lavandula a Phillyrea; otro por especies con gran proporción -

FIGURA 8.4.- Clasificación de las especies en función de sus visitantes florales. x , valor medio de disimilaridad para la matriz original. Abreviaturas de las especies como - en la Tabla 8.1.-

DISIMILARIDAD DE VECTORES

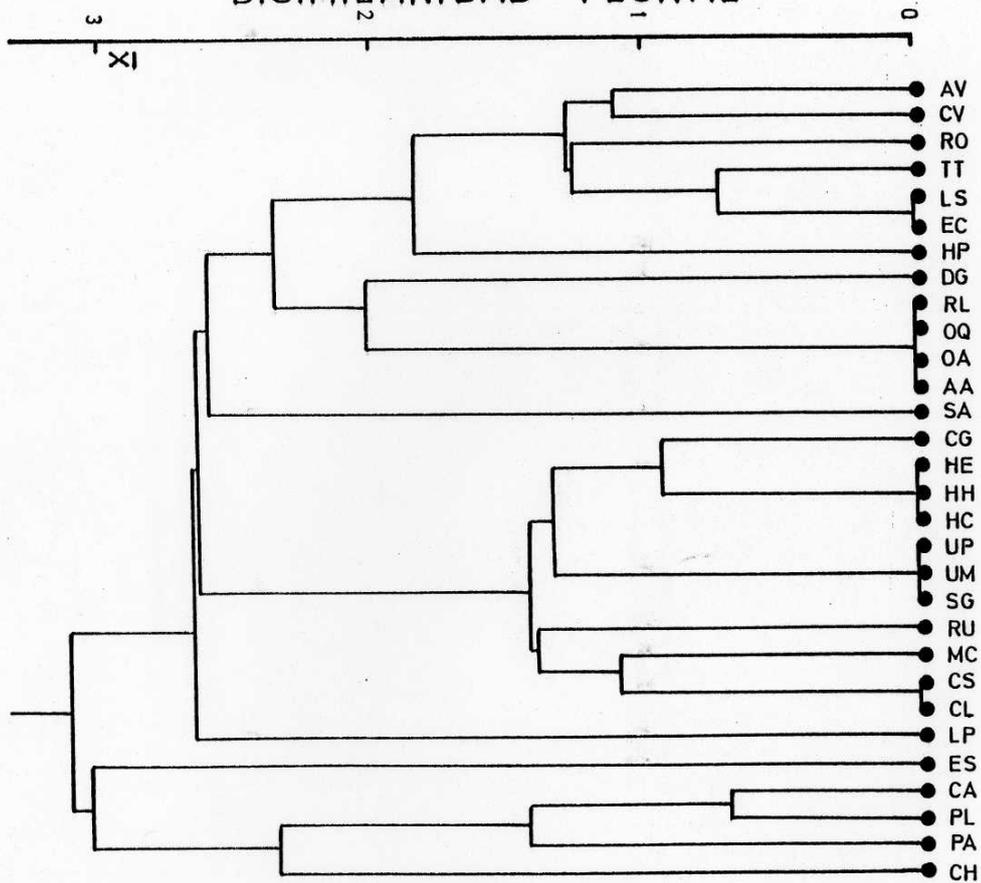


de coleópteros: Armeria, Cistus spp, Osyris alba, Halimium spp y Helianthemum. Las restantes especies se distribuyen en dos grupos poco definidos. En uno de ellos están Rubus, Thymus y Helichrysum, caracterizados por una proporción alta de Lycaenidae y de diversos tipos de abejas; el otro, - de Lonicera a Asparagus, es bastante heterogéneo: mientras algunas se caracterizan claramente por una alta presencia de Syrphidae y/o Calliphoridae, (Asparagus, Calluna, Smilax, Osyris quadripartita), las demás tienen realmente poco en común. Sugerimos que el grupo que incluye desde Lonicera a Asparagus se ha originado más por ausencia de ciertos -- vectores (coleópteros) que por verdadera similitud.

Para realizar la clasificación de las especies - en función de sus atributos florales hemos empleado datos ya mostrados anteriormente (Capítulos 4 y 5). Los atributos considerados han sido el tamaño de la flor (menor de - 10, entre 10 y 20, o mayor de 20 mm.), el color (amarillo, rosa, blanco, verde o crema), la recompensa ofrecida (néc - tar, polen, o ambos), y el tipo de corola (sin corola, plana, tubular, o papilionada). La medida de disimilaridad - empleada en la Figura 8.5 es la distancia euclidiana. El primer grupo que se separa es el de las anemófilas, que es bastante heterogéneo en morfología floral. Las restantes - se dividen en varios subgrupos. Desde Cytisus grandiflorus a Cistus libanotis están especies cuya principal recompensa es el polen (excepto Rubus) y la mayoría de las que - poseen flores amarillas. De Daphne a Asparagus encontra--

FIGURA 8.5.- Clasificación de las especies en función de sus características florales. Abreviaturas de las especies como en la Tabla 8.1.-

DISIMILARIDAD FLORAL



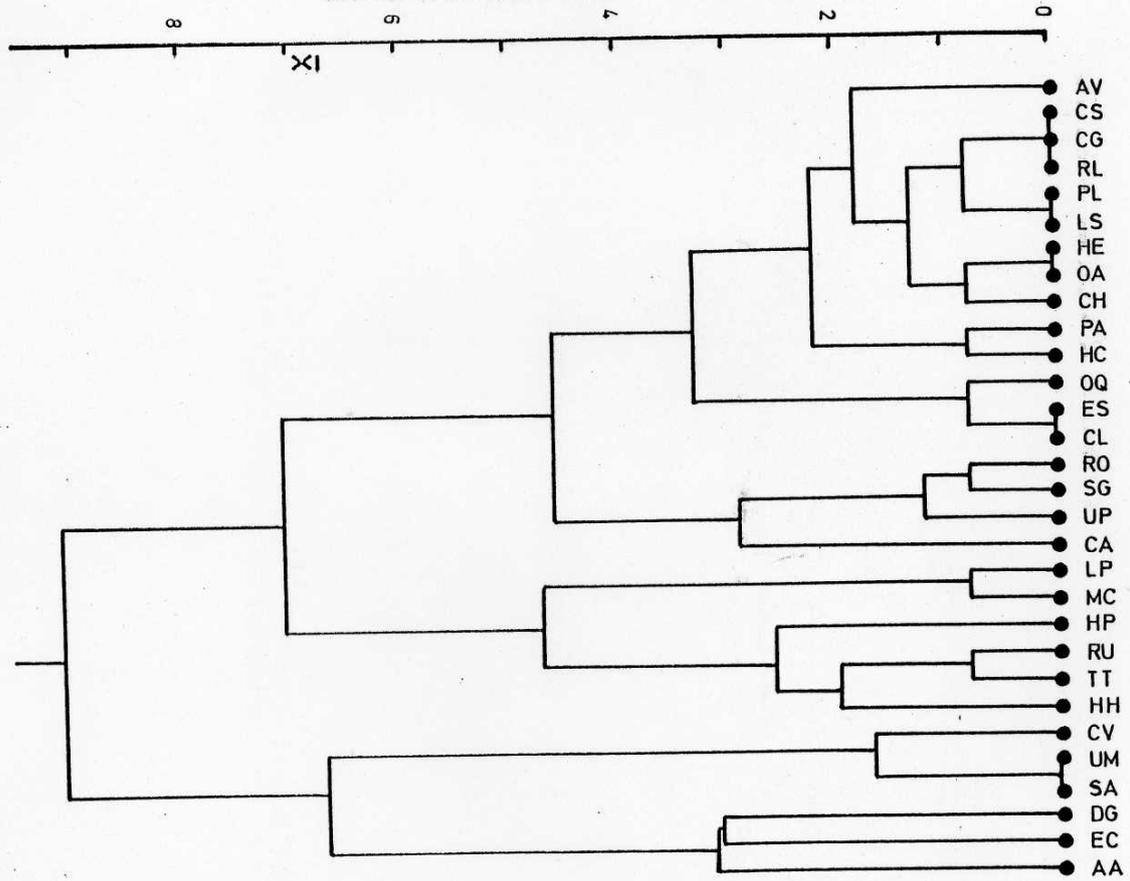
mos las que poseen el síndrome de la dioecia entomófila - (Capítulo 5), grupo del que queda excluida Smilax as Finalmente, de Helichrysum a Armeria están las especies - con flores tubulares y que en su mayoría ofrecen néctar - como principal recompensa.

La última clasificación que realizaremos tendrá en cuenta la fenología de floración de las especies. Para cada par de especies hemos calculado el número de semanas transcurrido entre sus respectivos máximos de floración - (capítulo 6). Así se ha formado una matriz 30 x 30 sobre la que se ha hecho la clasificación de manera análoga a -- las anteriores. La medida de disimilaridad empleada es la distancia euclidiana, y el dendrograma aparece en la Figura 8.6. Los primeros dos grupos que se separan son el de las especies otoñales o estivales (de Asparagus a Calluna) y el de las demás especies. El primero de estos dos grupos está nítidamente dividido en dos (verano y otoño) y el segundo incluye con una nitidez notable varios - subgrupos más: de Lonicera oerlymenum a Halimium hali mifolium quedan englobadas las especies que podríamos llamar de primavera tardía, de Rosmarinus a Corema las claramente invernales, y de Armeria a Cistus libanotis el gran grupo de las primaverales.

Las tres clasificaciones que hemos hecho tienen por objetivo el de ser comparadas unas con otras, y esa - es la razón de que no se hayan incluido en sus respecti - vos capítulos o apartados. Nos ha parecido conveniente -

FIGURA 8.6.- Clasificación de las especies en función de su fenología de floración. Abreviaturas de las especies como en la Tabla 8.1.-

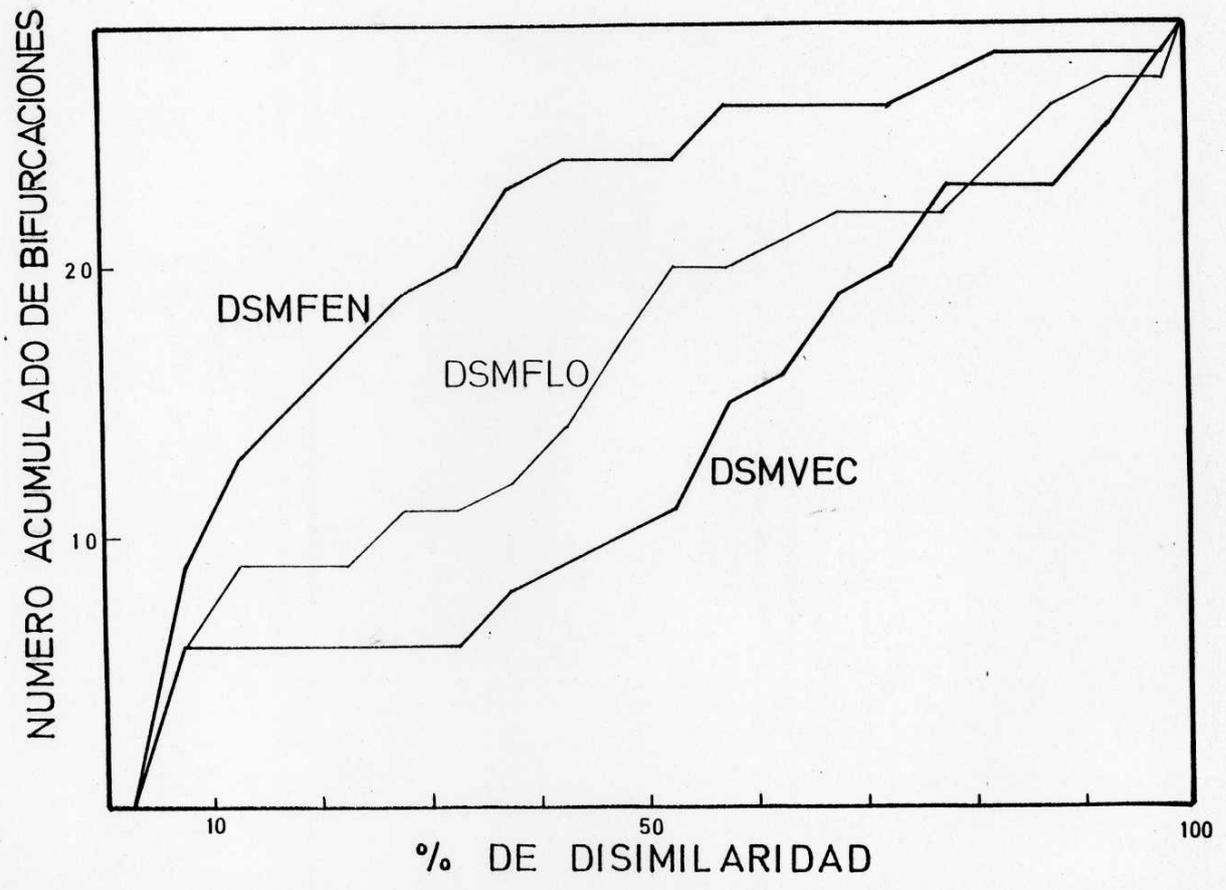
DISIMILARIDAD FENOLOGICA



una exposición conjunta para realizar comparaciones. A simple vista se aprecia escasa concordancia, por ejemplo, entre las clasificaciones en base a atributos florales y la clasificación según los vectores. Existen diferencias considerables en la estructura interna de los tres dendrogramas, como puede comprobarse en la Figura 8.7, donde hemos representado el número acumulado de bifurcaciones en cada dendrograma a intervalos crecientes de disimilaridad. Esto nos permite ver una especie de perfil simplificado de cada clasificación. En la clasificación hecha en base a disimilaridad genológica (DSMFEN) la mayoría de las bifurcaciones del dendrograma o, lo que es lo mismo, de grupos definidos se producen en la región de baja disimilaridad (menos del 20%). Esto indica que el grupo de especies analizado es relativamente homogéneo bajo un criterio fenológico, es decir, escasean los valores altos de disimilaridad entre especies. El perfil del dendrograma hecho en base a vectores (DSMVEC) muestra que la mayoría de los grupos definidos lo son en la región de disimilaridades altas (más del 50%), lo que denota una estructura interna heterogénea en el grupo analizado. La curva correspondiente al dendrograma de disimilaridad floral (DSMFLO) es intermedia entre las anteriores. A pesar de estas diferencias en estructura, la disimilaridad media se sitúa en regiones similares en cada dendrograma: la mayoría de los grupos se forman en la zona de disimilaridad inferior a la media global de la matriz.

Para probar estadísticamente la consistencia de -

FIGURA 8.7.- Comparación de las estructuras de los dendrogramas basados en disimilaridad de vectores (DSMVEC), floral (DSMFLO) y fenológica (DSMFett). Para cada uno de los tres criterios de clasificación se ha representado el número acumulado de bifurcaciones del dendrograma a intervalos crecientes de disimilaridad. Esta viene expresada como tanto por ciento de la disimilaridad para la bifurcación con disimilaridad mas alta del dendrograma.



las clasificaciones hemos empleado un procedimiento que se basa en comparar elemento a elemento las matrices origen - de los dendrogramas. Cada uno de los dendrogramas ha surgido de una matriz de disimilaridad simétrica de $i = 30$ filas y $j = 30$ columnas, en que los elementos a_{ij} son disimilaridades entre cada par de especies. En la primera clasificación la disimilaridad se refiere a los vectores (DSMVEC); en la segunda, a características florales (DSMFLO) y en la tercera a fenología de floración (DSNFEN). En el conjunto de 30 especies de plantas acabamos pues de definir tres nuevas variables sobre las que podemos hacer un análisis. Este análisis se basa en una hemimatriz (la matriz original es simétrica) de 435 elementos. Para subsanar el sesgo de las distribuciones las variables se han transformado logarítmicamente.

En la Tabla 8.7 se exponen los resultados de las correlaciones realizadas entre las tres variables de disimilaridad. La disimilaridad floral y la fenológica no muestran asociación o correlación significativa ($p > 0.5$), y tampoco las disimilaridades floral y de vectores ($p > 0.5$). En cambio sí existe correlación positiva, y altamente significativa ($p < 0.001$) entre las disimilaridades fenológica y de vectores ($gl = 433$ en todos los casos). Para tener en cuenta en el análisis las tres disimilaridades simultáneamente hemos hecho una regresión múltiple en que la variable dependiente es DSMVEC y las variables independientes son DEMFEN y DSNFLO. La regresión es significativa --

Tabla 8.7.- Matriz de coeficientes de correlación (r) - entre las variables: disimilaridad floral- (DSMFLO), disimilaridad fenológica (DSMFEN) y disimilaridad de vectores (DSMVEC). Grados de libertad = 433; ns, no significativo; xxx, $p < 0.001$.

	DSMFLO	DSMFEN	DSMVEC
DSMFLO	1.000		
DSMFEN	-0.025 ^{ns}	1.000	
DSMVEC	-0.034 ^{ns}	0.211 ^{xxx}	1.000

($F_s = 10.133$, $p = 0.0001$) pero la contribución que realizó DSMFLO es despreciable ($T = -0.606$, $p > 0.5$) frente a la de DSNFEN ($T = 4.445$, $p < 0.0001$). El coeficiente de correlación múltiple es además casi idéntico al obtenido para DSMVEC y DSMFEN en la Tabla 8.7 ($R = 0.212$).

La conclusión que se extrae de lo anterior es -- que la disimilaridad de vectores entre dos especies puede ser explicada mucho más satisfactoriamente en función de -- lo parecidas que sean esas dos especies en cuanto a fenología de floración que en función de lo parecidas que sean -- en cuanto a atributos florales. En otras palabras, las -- especies que florecen cerca en el tiempo tienden a ser más parecidas entre sí en cuanto a visitantes florales que las que florecen en momentos muy distintos. El papel que juegan los atributos florales es muy secundario y no explica una fracción apreciable de la variación observada.

8.3.- Discusión.

A continuación haremos un pequeño resumen de los resultados antes de discutir aspectos concretos. La mayoría de las especies del matorral son entomófilas, con un sistema de polinización de tipo generalista en el que las flores pueden ser polinizadas por insectos poco especializados debido a que poseen morfologías poco restrictivas. -- Sólo unas cuantas especies son anemófilas y sólo unas cuantas son entomófilas especializadas. Cuando se simplifican las relaciones plantas-vectores y se consideran sólo los --

grupos verdaderamente abundantes de insectos, se comprueba que estos son abejas de pequeño o mediano tamaño (Apis, Halictidae y Anthophoridae principalmente), dípteros de las familias Syrphidae, Calliphoridae y Bombyliidae, Coleópteros pequeños (por ejemplo Dermestidae, Dasytidae y Mordellidae) y ocasionalmente lepidópteros (Lycaenidae y Sphingidae). La comunidad de visitantes florales es mucho más diversa en cuanto a número de especies que la comunidad de plantas y el espectro de visitantes de cada especie depende más del momento en que se produce la floración que de sus atributos florales, ya que existe una componente de variación estacional muy acusada en la composición del conjunto de polinizadores.

La diversidad de visitantes

La inclusión de las especies de plantas en grupos de polinización basados en características florales o síndromes (van der PIJL 1961, FAEGRI & van der PIJL 1979) supuso una primera aproximación a la definición de las relaciones de polinización. Este enfoque ha sido hasta cierto punto rechazado por excesivamente simplista (BAKER 1963, BAKER & HURD 1969). Como afirman estos autores, la definición de una especie como poseedora de "flores de abeja" o "flores de mariposa", por ejemplo, sólo en base a la morfología floral puede inducir a errores, y además la restricción de una flor a una clase particular de vector es más la excepción que la regla. Por poner dos ejemplos, Lonicera periclymenum posee el síndrome de la poli-

nización nocturna por Sphingidae (BRANTJES 1973); Ulex spp, al igual que las demás Leguminosae, tienen flores que deben ser polinizadas por abejas (LEPPIK 1966). Sin embargo Lonicera es visitada por abejas que recolectan el polen, y las especies de Ulex son visitadas secundariamente por dípteros (Apartado 8.2). Lo usual es que una especie posea - diversos visitantes de los cuales unos actúan como vectores de primer orden, otros de segundo, de tercer orden, -- etc. Es indudable que los polinizadores más eficaces en - el transporte de polen son los que rigen la evolución de la relación de polinización (el principio del "polinizador -- más efectivo", STEBBINS 1970), pero para BAKER et al (1971) los visitantes secundarios o incluso los ladrones de polen o néctar (INOUYE 1980) forman parte de una compleja trama de mantenimiento de la diversidad de vectores, de la cual - todas las especies salen beneficiadas . Por otra parte, visitantes muy poco frecuentes e irrelevantes para la polinización quizás son el resto de antiguas relaciones más estrechas (DRESSLER 1968), o el potencial para futuras relaciones ahora incipientes. En nuestra exposición de las relaciones de polinización del matorral hemos procurado reducir el número de juicios sobre el valor como vectores de los visitantes, y cuando nos hemos visto obligados a simplificar ha sido tras dejar sentado que la realidad es más compleja. En la mayor parte de las plantas los insectos que realizaban el grueso de las visitas eran de unos pocos tipos (Tabla 8.6) pero de ninguna manera puede decirse que sólo sean esos.

Un sistema generalista

La noción de la polinización como relación energética entre organismos (HEINRICH & RAVEN 1972) puede ayudarnos a aclarar algunos puntos. La idea básica es que la recompensa alimenticia que ofrece la planta en sus flores no debe ser tan escasa que los visitantes las abandonen definitivamente, pero no tan abundante como para que les sea rentable aprovechar el recurso sin necesidad de moverse: ambas alternativas eliminarían las posibilidades de transporte de polen entre las plantas.

En áreas tropicales el gran número de especies de plantas tiene como consecuencia densidades de población bajas (por ejemplo, 93 especies en dos hectáreas de bosque seco tropical: RUIZ-ZAPATA & ARROYO 2978). La recompensa energética que debe ofrecer una especie cuyos individuos están muy dispersos tiene que ser cuantiosa (polinización en "trap line", JANZEN 1971 b, GENTRY 1974, -- VOGEL 1983). En nuestro-caso, sin embargo, y como es característico en las zonas templadas, los individuos conspecíficos suelen estar lo suficientemente cerca como para que los vectores continúen visitando flores aunque la recompensa ofrecida sea pequeña. Nuestros resultados confirmarían este planteamiento, ya que la mayoría de las especies ofrecen poco o ningún néctar (Capítulos 4 y 5). Además la floración masiva (Capítulo 6) favorece todavía más la polinización por vectores poco exigentes energéticamente.

te y poco especializados. Los vectores con requerimientos energéticos más elevados como son los vertebrados (aves, -- mamíferos), Sphingidae y abejas de gran tamaño (Bombus) están ausentes de nuestra comunidad o escasean considerablemente. Por el contrario los grupos de vectores más abundantes encontrados (abejas pequeñas, dípteros, coleópteros) son de los que se consideran con necesidades energéticas más bajas (HEINRICH & RAVEN 1972, HEINRICH 1975 b).

Como se expuso anteriormente el número medio de especies de insectos que visitaban las flores de una especie de planta era aproximadamente 15, mientras que el número medio de especies de plantas que visitaba una especie de insecto era aproximadamente 2. Esto podría sugerir que el grado de especialización en la relación de polinización es mucho mayor del lado de los insectos que del lado de las plantas, y quizás el calificativo de generalista no podría aplicarse al conjunto de visitantes florales en la misma medida que al conjunto de plantas. Sin embargo queremos señalar que al ser mucho más numeroso el conjunto de taxones de visitantes que el de plantas (180 a 30) ese resultado era de esperar: si todos los insectos visitaran todas las plantas el número medio de taxones de insectos por planta sería 180, y el número medio de especies de plantas por insecto sería 30; el sistema sería igualmente generalista de los dos lados a pesar de la fuerte diferencia o asimetría en los números medios.

Salvo unas cuantas excepciones las plantas po --

seen flores poco restrictivas y por tanto no es de extrañar que el factor más determinante de la composición específica de vectores en una especie de planta sea la fenología de floración. Como vimos anteriormente, la distancia entre dos especies de plantas en cuanto a fenología de floración explicaba muy satisfactoriamente la diferencia entre sus respectivas gamas de visitantes. La explicación que damos a este hecho es que la comunidad de visitantes florales tiene una composición que varía a lo largo del año porque posee su propia fenología, la cual dependerá de múltiples factores según el caso concreto. Por ejemplo, la disponibilidad de alimento para las larvas de termina en los lepidópteros el período de vuelo de los adultos (TEMPLADO 1975); las condiciones de nidificación hacen lo mismo en las abejas (LINSLEY 1958). En la mayoría de los grupos de insectos se producen fenómenos migratorios asociados a diversas fases del ciclo vital, las cuales no tienen un origen simple (JOHNSON 1969). La variación estacional en la composición de comunidades de polinizadores es un fenómeno generalizado, incluso en zonas tropicales (ACKERMAN 1983). Por su parte, la comunidad de plantas tiene su correspondiente ritmo también (Capítulo 6). Ambas comunidades tienen ciclos fenológicos relativamente independientes, y las relaciones de polinización-observadas (o la mayoría de ellas) surgen de la coincidencia en el tiempo y en el espacio.

Sugerimos que la interacción entre una planta A y un insecto B depende en la mayoría de los casos de que -

ambas especies estén o no "ajustadas" fenológicamente. El ajuste fenológico sería una condición necesaria, pero no suficiente, para determinar la interacción de polinización ya que, por descontado, en las escasas especies en que la morfología floral realiza selección de los visitantes tendrá que cumplirse las dos condiciones simultáneamente: ajuste morfológico y-ajuste fenológico.

En un ambiente que, como el nuestro, está sujeto a cambios interanuales importantes y poco predecibles es probable que la adopción de un sistema de polinización muy especializado suponga cierto riesgo para la reproducción de una planta. Según HEITHAUS (1974) y MOLDENKE (1975) las relaciones de polinización generalistas son especialmente adaptativas en aquellas comunidades sometidas a cambios ambientales impredecibles. Las comunidades con escasa probabilidad de sufrir cambios ambientales notables mostrarían menor proporción de relaciones generalistas y mayor de relaciones especializadas. Si esto es cierto la comunidad estudiada por nosotros se encontraría entre las primeras. Aunque carecemos por desgracia de un estudio equivalente para probar la hipótesis, sugerimos que en agrupaciones de plantas leñosas entomófilas no tan afectadas por la variabilidad interanual de la precipitación, la proporción de relaciones de polinización no generalistas será mayor. Algunas observaciones personales (Sierra de Cazorla) apoyan esta sugerencia.

9. DISCUSSION GENERAL

Desde el punto de vista reproductivo los aspectos más sobresalientes de nuestra comunidad de plantas son: a) el predominio de la entomofilia, b) la alta dependencia de los vectores de polinización para que tenga lugar la reproducción, y c) el carácter generalista y poco especializado de la mayor parte de las relaciones de polinización. A continuación comentaremos algunos factores que probablemente han operado conformando así esta comunidad, haciendo antes una exposición de sucesos históricos referentes al matorral.

Durante el Terciario la región circummediterránea estaba cubierta por bosques perennifolios subtropicales, cuya riqueza en especies de plantas era mucho mayor que la de la vegetación actual (AXELROD 1973). Algunas de aquellas especies, especialmente las de carácter más xerofítico, subsisten en la actualidad (como por ejemplo Arbutus unedo, Chamaerops humilis, Nerium oleander, Olea europaea, Phillyrea angustifolia y Quercus suber) pero otras sufrieron un proceso gradual de extinción a medida que la sequía estival iba imponiéndose (por ejemplo, representantes de los géneros Laurus, Ocotea y Persea; QUEZEL 1978).

El clima propiamente mediterráneo se originó a finales del Terciario coincidiendo con un aumento progresivo de la aridez que se produjo en el Pleistoceno. La flora mediterránea fué surgiendo durante un largo proce-

so por el que se sustituyeron comunidades de lugares sub húmedos por comunidades de lugares semiáridos (RAVEN - - 1973), que se veían sometidas periódicamente a los efectos del fuego incluso antes de la presencia humana (MOONEY & PARSONS 1973). El matorral mediterráneo como el estudiado por nosotros se compone de elementos con afinidades netamente subtropicales, y de elementos cuya distribución es cosmopolita o estrictamente mediterránea - - (GOOD 1974). Los primeros corresponden básicamente al matorral cuyas semillas son dispersadas por animales, -- siendo dichas especies verdaderas reliquias de una vegetación originada durante el Terciario, y por lo tanto, anteriores a las condiciones mediterráneas en las que ahora viven. (AXELROD 1975, C.M. HERRERA en prensa á). Los segundos elementos corresponden esencialmente a especies - con dispersión de semillas no endozoócora y son de origen mucho más reciente, como lo prueba el gran número de taxones endémicos del mediterráneo en géneros como Thymus, Cytisus, Helianthemum, Armeria y Lavandula (QUEZEL 1978).

A pesar de que las historias evolutivas de un tipo y otro de matorral son muy diferentes, los aspectos que hemos considerado más sobresalientes de su biología-reproductiva les son comunes. Esta concordancia entre taxones filogenéticamente tan dispares sugiere que dichos atributos son adaptativos en las condiciones mediterráneas de vida. La diferencia reside en que mientras el grupo más moderno filogenéticamente los habría adqui-

ruido en efecto bajo las condiciones actuales, el más antiguo los poseería por "preadaptación" (BAKER 1963).

Elementos subtropicales

Sabemos que la mayoría de nuestras especies en dozoócoras son además dioicas y también que, como ya se indicó en un capítulo anterior, el síndrome "hábito leñoso-dioecia-poseción de flores poco vistosas-polinización por insectos generalistas-dispersión de semillas por aves" es especialmente frecuente en comunidades tropicales actuales (BAWA 1980). Esta asociación de caracteres se considera muy adaptativa en comunidades boscosas, caracterizadas por una gran cobertura e iluminación relativamente escasa. Proponemos que los cambios climáticos que se produjeron durante el Pleistoceno, y que afectaron a la flora y a la fauna, eliminaron selectivamente a las especies que 1) no podían afrontar con éxito la aridez creciente, 2) poseían relaciones de polinización elaboradas o especializadas, o/y 3) utilizaban frugívoros especializados y de afinidades tropicales para la dispersión de sus semillas (véase JORDANO 1984).

El resultado final de esa extinción selectiva sería la persistencia de taxones con un nivel suficiente de xerofitismo y relaciones de polinización-dispersión generalistas, como por ejemplo Smilax aspera, Rhamnus spp., Asparagus spp. y Osyris spp., que no han cambiado mucho desde el Terciario, época en la que ya existían--

(RAVEN 1973, QUEZEL 1978). AXELROD (1975) señala que -- atributos esclerófilos que se dan en numerosos taxones - mediterráneos, como, : el follaje perennifolio , los siste- mas radicales profundos y la gran capacidad de rebrote, - representan características heredadas de ancestros que - vivían en bosques laurófilos somidos a un régimen climá tico de tipo monzónico. Este autor no duda en aplicar a esos taxones antiguos el calificativo de "ecológicamente generalistas", en el sentido de que pudieron afrontar di versas condiciones ambientales cambiantes de las que el clima mediterráneo fué una de las más recientes. El ca- rácter generalista, también, de sus relaciones de polini zación sería un factor más que ha contribuido a la per- sistencia de dichas especies de plantas.

Elementos mediterráneos

Las especies del matorral cuya dispersión de - semillas no es endozoócora coinciden con las anteriores- en tener sistemas reproductivos basados en la entomofi-- lia, ser altamente dependientes de los vectores rara la- reproducción, y tener relaciones de polinización genera- listas. Si exceptuamos a los géneros Calluna, Erica, -- Helichrysum y Ulex, los restantes tienen distribuciones- casi estrictamente mediterráneas (por ejemplo Thymus, -- Cistus, Lavandula, Armeria o Cytisus), y con seguridad - las especies incluidas en estos se han originado bajo -- condiciones de vida muy parecidas a las actuales. Las - principales diferencias respecto a las endozoócoras son -

la producción de grandes cantidades de semillas pequeña por unidad de superficie, la incapacidad generalizada de rebrotar y el despliegue atractivo floral relativamente mayor. Todas estas características van aparejadas con la pertenencia a estadios sucesionales relativamente tempranos.

A continuación vamos a comentar diversos factores que seguramente han influido en la evolución de la entomofilia, de la dependencia obligada de vectores y de las relaciones de polinización generalistas en nuestro grupo de taxones. típicamente mediterráneos.

A) Entomofilia. Como se apuntó en un capítulo anterior, el factor que hace a la entomofilia el sistema de polinización dominante en comunidades como la nuestra es que el número de especies es demasiado alto, y la densidad de las poblaciones de cada especie demasiado baja, como para que la anemofilia sea un sistema de efectividad superior (REGAL 1982, WHITEHEAD 1983). Al mismo tiempo el origen en última instancia subtropical de los géneros típicamente mediterráneos (AXELROD 1973) también apunta hacia la entomofilia, ya que el empleo del viento como vector de polen es más bien un fenómeno de zonas templadas (HEINRICH & RAVEN 1972, WHITEHEAD 1983). El mayor tamaño medio y vistosidad de las flores en las especies con dispersión de semillas no endozoócora en comparación con las de fruto carnoso, sugiere que un aumento de vistosidad de la unidad floral en comunidades abiertas y bien iluminadas incrementa las

posibilidades de reproducción.

B) Dependencia de vectores. El hecho de que prácticamente todas las especies del matorral sean dependientes de insectos para reproducirse apunta a que la disponibilidad de estos vectores no ha cesado a lo largo de la historia evolutiva de las plantas. El ambiente no habría sido tan claramente adverso para los insectos (puede ser el caso en regiones más norteñas y frías; KEVAN 1972, MOLDENKE & LINCOLN 1979, KEVAN & BAKER 1983) como para que su escasez se convirtiera en una fuerza selectiva importante, capaz de hacer surgir mecanismos de autopolinización. El clima relativamente seco es muy favorable para algunos insectos, como por ejemplo las abejas (LINSLEY 1958), y las condiciones mediterráneas que substituyen al clima subhúmedo del Terciario no debieron suponer una perturbación grave para estos insectos (importantes polinizadores de nuestro matorral) sino más bien al contrario. Apoya esta idea el que la cuenca mediterránea sea la zona con más especies de abejas del mundo, mientras que las áreas tropicales son relativamente pobres en abundancia y diversidad (MICHENER 1979). Por lo tanto, al menos en lo que respecta a las abejas, las plantas han podido disponer de ellas en abundancia durante su historia evolutiva, sin que se haya hecho preciso recurrir a la autopolinización. Este razonamiento sería válido tanto para explicar la dependencia de vectores en las especies no endozoócoras (hermafroditas) como la supervivencia de las especies endozoócoras (dioicas).

C) Relaciones generalistas de polinización. -

Debido a que la arquitectura floral en la mayoría de nuestras especies no impone restricciones importantes a los visitantes florales, las relaciones de polinización son mayoritariamente de tipo generalista: - la polinización puede ser llevada a cabo por insectos de muy diversa morfología y tamaño. El predominio de especies cuya recompensa floral principal es el polen con -- cuerda con la tendencia detectada a escala regional en - el matorral del suroeste español (HERRERA en prensa), y también este hecho sugiere relaciones de polinización po co especializadas.

Según KEVAN & BAKER (1983) las comunidades con predominio de relaciones de polinización generalistas -- son la mayoría en el mundo porque, aunque existan fuer-- zas selectivas que favorecen la especialización, con fre cuencia es preferible el mantenimiento de cierta flexibi lidad. Algunos autores explican la ausencia de relacio nes estrechas en sistemas mutualistas de polinización en base a limitaciones ambientales externas (PRIMACK 1978, - 1983, BAUER 1983). La fuerte estacionalidad y la varia -- bilidad interanual de la precipitación probablemente -- han sido factores críticos en la evolución de la vegeta -- ción mediterránea (DI CASTRI 1973). Estos factores pue den haber hecho inviable en gran medida el establecimien to de relaciones especializadas en la comunidad estu diada, tal y como lo han hecho en comunidades de tundra - (BAUER 1983), que al igual que la nuestra se han origina do en época relativamente reciente.

Otros autores señalan que el desarrollo de relaciones de polinización especializadas (coevolucionadas) entre pares de especies se ve en muchos casos dificultada por la fuerte "asimetría" de la relación (SCHEMSKE -- 1983b). La idea básica de este razonamiento es que el efecto selectivo de los vectores realmente especializados sobre las características florales de una planta, se diluye cuando esas flores son visitadas también por otros muchos tipos de vectores no especializados (como podría ser el caso en gran parte de las especies estudiadas por nosotros): aunque el insecto A esté especializado en visitar las flores de la planta B, ésta no dispone únicamente de A para la polinización, por lo que surge una asimetría en la interdependencia entre A y B que corta la posibilidad de especialización recíproca (auténtica coevolución; JANZEN 1980, SCHEMSKE 1983.

Las dos especies de plantas visitadas por especie de insecto frente a las 15 especies de insectos que por término medio visitan las flores de una especie de planta denotan claramente que la especialización puede ser unilateral, no necesariamente recíproca.

La intervención de organismos externos a la interacción impone también límites restrictivos al máximo grado de especialización alcanzable en sistemas mutualistas de dispersión de semillas (C.M. HERRERA 1984 b y c), y otro tanto sucede seguramente en el campo de la polinización.

Coevolución.

Aunque en la inmensa mayoría de las especies -- estudiadas por nosotros hemos definido las relaciones de polinización como generalistas, en algunos casos éstas son apreciablemente menos generalizadas de lo usual. Cabría preguntarse si al menos en estos casos de relaciones relativamente estrechas, la especialización ha surgido como consecuencia de coevolución. Por poner un par de ejemplos, la morfología floral y la fenología de floración de Rosmarinus officinalis, se ajustan notablemente bien con la morfología corporal y el período de actividad de Apis mellifera; algo equivalente sucede entre Lonicera periclymenum y Macroglossum stellatarum. ¿Quiere eso decir que estos pares de especies han coevolucionado?.

El concepto de coevolución ha sido muy empleado en el contexto de las relaciones de polinización (por -- ejemplo GILBERT 1975) y de dispersión de semillas (McKEY-1975). Con frecuencia el término ha sido usado impropia- mente como sinónimo de "interacción" o "mutualismo" (JAN- ZEN 1980) cuando en realidad debería reservarse para de- signar sólo aquellos casos en que un par de especies ha -- sufrido cambios evolutivos simultáneos y recíprocos como consecuencia de una interacción (no necesariamente mutua- lista) (véase SCHEMSKE 1983 b). Respecto a los sistemas de polinización BAKER (1963) señala que aunque ciertas -- plantas y ciertos vectores hayan desarrollado caracterís- ticas que los hagan interaccionar de manera muy estrecha

no hay por qué pensar que la evolución de dichos atributos haya sido simultánea en ambas partes. Dicho autor sugiere que preadaptaciones unidas a factores geográficos pueden dar la apariencia de relaciones de polinización coevolucionadas (por ejemplo, quiropterofilia en Parkia). En el terreno de los sistemas de dispersión de semillas C.M. HERRERA (1984 a) y JORDANO (1984) señalan que las relaciones mutualistas (a veces espectaculares) que se dan actualmente entre aves frugívoras y plantas del sur de España no han surgido como resultado de adaptaciones mutuas simultáneas (coevolución) sino por factores diversos que incluyen preadaptaciones y selección mutua, por ejemplo.

Pensamos que en aquellas especies estudiadas por nosotros en que las relaciones de polinización son relativamente estrechas (como en los ejemplos citados -- más arriba) no hay justificación para plantear el problema en términos de que haya habido coevolución. Sin embargo, no descartamos la existencia de procesos coevolutivos más o menos sutiles que van operando actualmente -- en todo el conjunto de plantas estudiado (no sólo en los taxones con polinización relativamente especializada). -- Los efectos de esos procesos sobre las especies del matorral serían en todo caso poco llamativos e incipientes, pero precisamente por ello su investigación sería del máximo interés. Creemos que nuestro trabajo apenas ha iniciado lo que es un camino de estudio altamente sugestivo y prometedor.

- 1.- La entomofilia es el sistema dominante de polinización. La mayor parte de las especies poseen flores hermafroditas, pero una fracción relativamente importante son dioicas.
- 2.- Entre las especies entomófilas la recompensa ofrecida a los insectos suele ser polen. El néctar escasea como recompensa floral en cuanto a número de especies que lo ofrecen.
- 3.- Tanto las especies dioicas como las hermafroditas requieren el concurso de un vector (insectos o viento) para que haya transporte de polen y reproducción. En ausencia de vectores la producción de frutos y semillas se ve en general drásticamente disminuida, ya que no existen mecanismos que conviertan a la autofecundación en el procedimiento reproductivo habitual.
- 4.- Las especies del matorral se separan con claridad en dos grupos muy diferentes en cuanto a comportamiento reproductivo. Por un lado existen especies con flores hermafroditas y frutos cuyas semillas se dispersan pasivamente; por otro, especies dioicas con flores poco vistosas y frutos carnosos que son consumidos por vertebrados (los cuales dispersan las semillas).
- 5.- Las especies con fruto seco produjeron grandes cantidades de semillas por unidad de superficie,

y las especies con fruto carnosos cantidades mucho menores. Esto es debido a que las primeras tienen en general porcentajes de fructificación altos y frutos con numerosas semillas pequeñas, mientras que las segundas poseen porcentajes bajos de fructificación y frutos con pocas semillas grandes.

- 6.- La mayor parte de los individuos estudiados tuvieron floraciones poco intensas, siendo desproporcionadamente escasas las plantas con floraciones abundantes. En general existe gran sincronía entre los individuos de una población a la hora de florecer, lo que origina floraciones altamente gregarias, con bajas desviaciones individuales.
- 7.- Se encontraron especies en flor durante todo el año, pero la mayoría de ellas florecieron en primavera. Lo hicieron también en esa época las que son más abundantes en cuanto a cobertura o frecuencia en la zona estudiada. Se produjeron otros dos pulsos de floración menores, uno en otoño y otro a comienzos del verano. La fructificación tiene lugar preferentemente en verano (especies con fruto seco) u otoño (especies con fruto carnosos).
- 8.- El número de especies de insectos que visitan las flores del matorral es mucho mayor que el -

número de especies de plantas. Pertenecen fundamentalmente a los órdenes Hymenoptera, Coleoptera, Diptera y Lepidoptera (de mayor a menor número de especies). Cada uno de estos órdenes posee un patrón fenológico característico, y su abundancia relativa cambia apreciablemente a lo largo del año.

- 9.- De 42 familias de insectos registrados en las flores del matorral la mayoría contribuyen al total con un número muy bajo de individuos: sólo 5 familias (Dermestidae, Bombyliidae, Halictidae, Apidae y Lycaenidae) poseen una importancia relativa superior al 57 del total de insectos. Diversas especies de abejas (sobre todo Halictidae y Apis mellifera) son los visitantes florales mayoritarios en gran número de especies de plantas.
- 10.- La comunidad de plantas estudiada posee un sistema global de polinización de tipo generalista, ya que escasean las especies de plantas con morfologías florales especializadas o restrictivas. La fenología de floración de una planta es la que en la mayoría de los casos determina la identidad de los insectos que visitaran las flores.

B I B L I O G R A F I A

- ACKERMAN, J.D. 1983 .Diversity and seasonality of male Euglossine bees (Hymenoptera: Apidae) in Central Panama Ecology 64:274-283.
- AGREN , G.I. & FAGERSTROM, T. 1980 .Increased or decreased separation of flowering times?. The joint effect of competition for space and pollination in plants. - Oikos 35:161-164.
- AGUILAR-AMAT, J. , MONTES DEL OLMO, C. RAMIREZ-DIAZ, L. & TORRES MARTINEZ, A. 1979. Mapa ecológico del Parque Nacional de Doñana. Ministerio de Agricultura. ICONA.
- ALLIER, C., GONZALEZ BERNALDEZ, F. & RAMIREZ-DIAZ, L. 1974. Reserva Biológica de Doñana. Ecological Map. Estación Biológica de Doñana, CSIC: Sevilla.
- AMARAL FRANCO, J. do 1980. Chamaerops . En Tutin et al (eds) Flora Europaea Vol. 5, p 267.
- ANASIEWICZ, A. 1971. Observations on the bumblebees in Lublin. Ekologia Polska 19:401-417.
- - - & WARAKOMSKA, Z. 1977. Pollen food of the bumble-bees (Bombus Latr. Hymenoptera) and their association with the plant species in the Lublin region, Ekologia Polska 25:309-322.
- ANDERSON, R.C. & SCHELFHOUT, S. 1980. Phenological patterns among tallgrass prairie plants and their implications for pollinator competition. Am. Mid. Nat. 104:253-263.
- APPANAH, S. 1982. Pollination of androdioecious Xerospermum intermedium Radlk. (Sapindaceae) in a rain forest. Biol. J. Linn. Soc. 18:11-34.
- ARMSTRONG, J.A. 1979. Biotic pollination mechanisms in the Australian flora- a review. N. Z. J. Bot. 17:467-508.

- ARROYO, M.T.K. 1976. Geitonogamy in animal pollinated tropical angiosperms. A stimulus for the evolution of self-incompatibility. *Taxon* 25:543-548.
- - - , ARMESTO, J.J. & VILLAGRAN, C. 1981. Plant phenological patterns in the high Andean Cordillera of Central Chile. *J. Ecol.* 69:205-223.
- - - , PRIMACK, R. & ARMESTO, J. 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.
- ASCHMANN, H. 1973. Distribution and peculiarity of Mediterranean ecosystems. En Di Castri, F. & H.A. Mooney (eds) *Mediterranean Type Ecosystems*. Springer Verlag: New York, pp 11-19.
- AXELROD, D.I. 1973. History of the Mediterranean ecosystems in California. En Di Castri, F. & H.A. Mooney (eds) *Mediterranean Type Ecosystems*. Springer Verlag: New York, pp 225-277.
- 1975. Evolution and biogeography of the Madrean-Tethyan sclerophyll vegetation. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62:284-334.
- BAKER, G.A., RUNDEL, P.W. & PARSONS, D.J. 1982. Comparative phenology and growth in three chaparral shrubs. *Bot. Gaz.* 143:94-100.
- BAKER, H.G. 1963. Evolutionary mechanisms in pollination biology. *Science* 139:877-883.
- - - 1972. Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology* 53:997-1010.
- - - 1974. The evolution of weeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5:1-24.
- - - 1983. An outline of the history of anthecology or pollination biology. En Real, L. (ed) *Pollination Biology* Academic Press: Orlando, pp 7-28.

- BAKER, H.G. & BAKER, I. 1975. Studies of nectar-constitution and plant-pollinator coevolution. En Gilbert, L.E. & Raven, P.H. (eds) *Coevolution of animals and plants*. Univ. Texas Press: Austin, pp 100-140.
- - - & - - - 1983. A brief historical review of the chemistry of floral nectar. En Bentley, B. & T. Elias (eds). *The Biology of nectaries*. Columbia Univ. Press: New York, pp 126-152.
- - - , CRUDEN, R.W. & BAKER, I. 1971. Minor parasitism in pollination biology and its community function: the case of *Ceiba acuminata*. *BioScience* 21:1127-1130.
- - - & HURD, P.D. Intrafloral ecology. *Ann. Rev. Entomol.* 13:385-414.
- BARROWS, E.M. 1980. Robbing of exotic plants by introduced carpenter and honey bees in Hawaii with comparative notes. *Biotropica* 12:23-29.
- BATRA, S.W.T. 1984. Solitary bees. *Scientific American* 250: 120-127.
- BAUER, P.J. 1983. Bumblebee pollination relationships on the Beartooth Plateau tundra of southern Montana. *Amer. J. Bot.* 70:134-144.
- BAWA, K.S. 1979. Breeding systems of trees in a tropical wet forest. *N.Z. J. Bot.* 17:521-524.
- - - 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11:15-39.
- - - & BEACH, J.H. 1983. Self-incompatibility systems in the Rubiaceae of a tropical lowland wet forest. *Amer. J. Bot.* 70:1281-1288.
- - - & OPLER, P.A. 1975. Dioecism in tropical forest trees. *Evolution* 29:167-179.

- BAWA, K.S. & WEBB, C.J. 1984. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees : implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. *Amer. J. Bot.* 71:736-751.
- BERTIN, R.I. 1982. Paternity and fruit production in trumpet creeper (*Campsis radicans*) . *American Naturalist* 119: 694-709.
- BIERZYCHUDEK, P. 1981. Pollinator limitation of plant reproductive effort. *American Naturalist* 117:838-840.
- BOLTEN, A.B., FEINSINGER, P., BAKER, H.G. & BAKER, I. 1979. On the calculation of sugar concentration in flower nectar. *Oecologia* 41:301-304.
- BOOKMAN, S.S. 1983 a. Costs and benefits of flower abscission and fruit abortion in *Asclepias speciosa*. *Ecology* 64: 264-273.
- - - 1983 b. Effects of pollination timing on fruiting in *Asclepias speciosa* Torr. (*Asclepiadaceae*). *Amer. J. Bot.* 70:897-905.
- BOUCHER, D.H. & SORK, V.L. 1979. Early drop of nuts in response to insect infestation. *Oikos* 33:440-443.
- BRANTJES, N.B.M. 1973. Sphingophilous flowers, function of their scent. In Brantjes, N.B.M. & H.F. Linskens (eds) *Pollination and dispersal*. Publication of the Department of Botany, University of Nijmegen, pp 27-46.
- BROWN, J. & KODRIC-BROWN, A. 1979. Convergence, competition and mimicry in a temperate community of humming-bird pollinated flowers. *Ecology* 60:1022-1035.
- BULLOCK, S.H. 1978. Plant abundance and distribution in relation to types of seed dispersal in Chaparral. *Madrocho* 25:104-105.

- CARPENTER, F.L. 1978. Hooks for mammal pollination? *Oecologia* 35:123-132.
- - - & RECHER, H.F. 1979. Pollination, reproduction and fire. *American Naturalist* 113:871-879.
- CASPER, B.B. 1983. The efficiency of pollen transfer and rates of embryo initiation in Cryptantha (Boraginaceae). *Oecologia* 59:262-268.
- - - & WIENS, D. 1981. Fixed rates of random ovule abortion in Cryptantha *flava* (Boraginaceae) and its possible relation to seed dispersal. *Ecology* 62:866-869.
- CHINERY, M. 1977. Guía de campo de los insectos de España y de Europa. Omega:Barcelona.
- CODY, M.L. & MOONEY, H.A. 1978. Convergence versus non-convergence in Mediterranean-climate ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9:265-321.
- COLE, B.J. 1981. Overlap, regularity and flowering phenologies. *American Naturalist* 117:993-997.
- CORBET, S.A., WILLMER, P.G., BEAMENT, J.W.L., UNWIN, D.M. & PRYS-JONES, O.E. 1979 a. Post secretory determinants of sugar concentration in nectar. *Plant Cell & Environment* 2:293-308.
- - - , UNWIN, D.M. & PRYS-JONES, O.E. 1979 b. Humidity, nectar and insect visits to flowers, with special reference to Crataegus, Tilia and Echium. *Ecol. Entomol.* 4: 9-22.
- CRANE, J.C. 1973. Parthenocarpy- a factor contributing to the production of blank pistachios. *Hortscience* 8: 388-390.
- - - 1975. The role of seed abortion and parthenocarpy in the production of blank pistachio nuts as affected by rootstock. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 100:267-270.

- CREPET, W.L. 1983. The role of insect pollination in the evolution of the angiosperms. En Real, L. (ed) *Pollination Biology*. Academic Press:Orlando, pp 29-50.
- DI CASTRI, F. 1973. Climatographical comparisons between Chile and the western coast of North America. En Di Castri, F. & H.A. Mooney (eds) *Mediterranean Type Ecosystems*. Springer Verlag:New York, pp 22-36.
- CRUDEN, R.W. 1972. Pollinators in high-elevation ecosystems: relative effectiveness of birds and bees. *Science* 176:1439-1440.
- - - 1976. Fecundity as a function of nectar production and pollen-ovule ratios. En Burley, J. & B.T. Styles (eds) *Tropical trees. Variation, breeding and conservation*. Academic Press, pp 171-178.
 - - - 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31:32-46.
 - - - & HERMANN, S.M. 1983. Studying nectar? Some observations on the art. En Bentley, B. & T. Elias (eds) *The Biology of nectaries*. Columbia Univ. Press:New York, pp 223-242.
 - - - & JENSEN, K.G. 1979. Viscin threads, pollination efficiency and low pollen-ovule ratios. *Amer. J. Bot.* 66:875-879.
 - - - & MILLER-WARD, S. 1981. Pollen-ovule ratio, pollen size and the ratio of stigmatic area to the pollen bearing area of the pollinator: an hypothesis. *Evolution* 35:964-974.
- DAFNI, A. & IVRI, Y. 1981. Floral mimicry between Orchis israelitica Baumann and Dafni (Orchidaceae) and Bellevalia flexuosa Boiss. (Liliaceae). *Oecologia* 49:229-232.

- DAFNI, A., IVRI, Y. & BRANTJES, N.B.M. 1981. Pollination of Serapias vomeracea Briq. (Orchidaceae) by imitation of holes for sleeping solitary male bees (Hymenoptera). *Acta Botanica Neerl.* 30:69-73.
- DARWIN, C. 1876. Des effets de la fécondation croisée et de la fécondation directe dans le règne vegetal. Trd. E. Heckel, C. Reinwald et Cie :Paris.
- DIXON, W.J. (ed) 1981. Statistical software. Univ. California Press:Berkeley.
- DRESSLER, R.L. 1968. Pollination by Euglossine bees. *Evolution* 22:202-210.
- EICKWORT, G.C. & GINSBERG, H.S. 1980. Foraging and mating behavior in Apoidea. *Ann. Rev. Entomol.* 25:421-446.
- ERICKSON, E.H. 1983. Pollination of entomophylous hybrid seed parents. En Jones, C.E. & R.J. Little (eds) *Handbook of experimental pollination biology*. Scientific & Academic Editions:New York, pp 493-535.
- ESTABROCK, G.F., WINSOR, J.A., STEPHENSON, A.G. & HOWE, H.F. 1982. When are two phenological patterns different? *Bot. Gaz.* 143:374-378.
- ESTES, J.R., AMOS, B.B. & SULLIVAN, J.R. 1983. Pollination from two perspectives: the agricultural and biological sciences. En Jones, C.E. & R.J. Little (eds) *Handbook of experimental pollination biology*. Scientific & Academic Editions:New York, pp 536-554.
- FAEGRI, K. & van der PIJL, L. 1979. Principles of pollination ecology. 3^a ed. rev. Pergamon Press:Oxford.
- FEINSINGER, P. 1978. Ecological interactions between plants and hummingbirds in a succesional tropical community. *Ecol. Monogr.* 48:269-287.

- FERNANDEZ, I. & DEVESA, J.A. 1983. Nuevos casos de dimorfismo polínico en el género Armeria .En Solé de Porta, N. & M. Suárez Cervera (eds) Actas del IV Simposio de Palinología. Publicacions i edicions de la Universitat de Barcelona: Barcelona, pp 71-83.
- FRANKIE, G.W. 1975. Tropical forest phenology and pollinator-plant coevolution. En Gilbert, L.E. & P. Raven (eds) Coevolution of animals and plants. Univ. of Texas Press: Austin, pp 192-209.
- - - , BAKER, H.G. & OPLER, P.A. 1974. Comparative phenological studies in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. J. Ecol. 62:881-919.
- - - , HABER, W.A., OPLER, P.A. & BAWA, K.S. 1983. Characteristics and organization of the large bee pollination system in the Costa Rican dry forest. En Jones, C.E. & R.J. Little (eds) Handbook of experimental pollination biology. Scientific & Academic Editions: New York, pp 411-447.
- - - , OPLER, P.A. & BAWA, K.S. 1976. Foraging behavior of solitary bees: implications for outcrossing of a neotropical forest tree species. J. Ecol. 64:1049-1057.
- FRYXELL, P.A. 1957. Mode of reproduction of higher plants. Botanical Review 23:135-233.
- FULTON, R.E. & CARPENTER, F.L. 1979. Pollination, reproduction and fire in California Arctostaphylos. Oecologia 38: 147-157.
- GENTRY, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. Biotropica 6:64-68.
- - - 1978. Anti-pollinators for mass-flowering plants? Biotropica 10:68-69.

- GILBERT, L.E. 1975. Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants. En Gilbert L.E. & P.H. Raven (eds) Coevolution of animals and plants. Univ. of Texas Press: Austin, pp 159-191.
- GLEESON, S.K. 1981. Character displacement in flowering phenologies. *Oecologia* 51:294-295.
- GONZALEZ BERNALDEZ, F. 1977. Síntesis de los ecosistemas del Bajo Guadalquivir. ICONA, Monografías 18:9-21.
- POU, A., RAMIREZ-DIAZ, L. & SANCHO, F. 1976. Estudios ecológicos en Sierra Morena. ICONA, Monografías 8:1-80.
- GOOD, R. 1974. The geography of the flowering plants 4^a ed. Longman: London.
- GRANT, V. 1949. Arthur Dobbs (1750) and the discovery of the pollination of flowers by insects. *Bull. Torr. Bot. Club* 76:217-219.
- & CONNELL, W.A. 1979. The association between *Carpophilus* beetles and cactus flowers. *Pl. Syst. Evol.* 133:99-102.
- & GRANT, K.A. 1979. The pollination spectrum in the Southwestern American cactus flora. (Pollination of North American Cacti, V). *Pl. Syst. Evol.* 133:29-37.
- GROSS, R.S. & WERNER, P.A. 1983. Relationships among flowering phenology, insect visitors and seed set of individuals: experimental studies on four co-occurring species of Goldenrod (*Solidago*: Compositae). *Ecol. Monogr.* 53:95-117.
- GRUNDWAG, M. 1975. Seed set in some *Pistacia* (Anacardiaceae) species after inter- and intra-specific pollination. *Israel J. Bot.* 24:205-211.
- & FAHN, A. 1969. The relation of embryology to the low seed set In *Pistacia vera* (Anacardiaceae). *Phytomorphology* 19:225-235.

- HAGERUP, O. 1932. On pollination in the extremely hot air at Timbuctú. *Dansk Botanisk Arkiv* 8:1-20.
- HARDE, K.W. & SEVERA, F. 1984. *Guía de campo de los Coleópteros de Europa*. Omega:Barcelona.
- HARPER, J.L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press:London.
- - - , LOVELL, P.H. & MOORE, K.G. 1970. The shapes and sizes of seeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1:327-356.
- HEINRICH, B. 1975 a. Bee flowers: a hypothesis on flower variety and blooming times. *Evolution* 29:325-334.
- - - 1975 b. Energetics of pollination. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 6:139-170.
- - - 1976 a. Bumble bee foraging and the economics of sociality. *American Scientist* 64:384-395.
- - - 1976 b. Flowering phenologies: bog, woodland and disturbed habitats. *Ecology* 57:890-399.
- - - 1981. The energetics of pollination. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68:370-378.
- - - & RAVE, P.H. 1972. Energetics and pollination ecology. *Science* 176:597-602.
- HEITHAUS, E.R. 1974. The role of plant-pollinator interactions in determining community structure. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61:657-691.
- - - 1982. Coevolution between bats and plants. En Kunz, T.H. (ed) *Ecology of Bats*. Plenum Publishing Corp., pp 327-367.
- - - , STASHKO, E. & ANDERSON, P.K. 1982. Cumulative effects of plant-animal interactions on seed production by Bauhinia unguolata, a neotropical legume. *Ecology* 63:1294-1302.

- HERRERA, C.M. 1981 a. Are tropical fruits more rewarding to dispersers than temperate ones? *American Naturalist* 118:896-907.
- - - 1981 b. Fruit variation and competition for dispersers in natural populations of Smilax aspera. *Oikos* 36:51-58.
 - - - 1982. Defense of ripe fruits from pests: its significance in relation to plant-disperser interactions. *American Naturalist* 120:218-241.
 - - - 1984 a. A study of avian frugivores, bird-dispersed plants and their interactions in mediterranean scrublands. *Ecol. Monogr.* 54:1-23.
 - - - 1984 b. Avian interference of insect frugivory: an exploration into the plant-bird-fruit pest evolutionary triad. *Oikos* 42:203-210.
 - - - 1984 c. Seed dispersal and fitness determinants in wild rose: combined effects of hawthorn, birds, mice and browsing ungulates. *Oecologia* 63:386-393.
 - - - en prensa a. Patrones morfológicos y funcionales en plantas del matorral mediterráneo del sur de España. *Studia. Oecologica*.
 - - - en prensa b. The annual cycle of Osyris quadripartita, a hemiparasitic dioecious shrub of mediterranean scrublands. *Bot. J. Linn. Soc.*
 - - - en prensa c. Predispersal reproductive biology of female Osyris quadripartita (Santalaceae), a hemiparasitic dioecious shrub of mediterranean scrublands. *J. Ecol.*
 - - - , HERRERA, J. & ESPADALER, X. 1984. Nectar thievery by ants from southern Spanish insect pollinated flowers. *Insectes Sociaux* 31 : 142-154.

- HERRERA, J. 1982. Introducción al estudio de la biología floral del matorral andaluz. Tesina de Licenciatura. Universidad de Sevilla: Sevilla.
- - - en prensa. Nectar secretion patterns in southern Spanish mediterranean scrublands. Israel J. Bot.
- HESLOP-HARRISON, Y. 1968. Rubus. En Tutin et al (eds) Flora Europaea , Vol 2, pp 7-25.
- HIGGINS, L.G. & RILEY, N. 1980. Guía de campo de las mariposas de España y Europa. Omega: Barcelona.
- HOPPER, S.D. 1980. Bird and mammal pollen vectors in Banksia communities at Cheyne Beach, western Australia. Aust. J. Bot. 28:61-75.
- INOUE, D.W. 1980. The terminology of floral larceny. Ecology . 61:1251-1253 .
- JALAS, J. 1972. Thymus . En Tutin et al (eds) Flora Europaea Vol 3, pp 172-182.
- JANZEN, D.H. 1971 a. Seed predation by animals. Ann. Rev. Ecol. Syst. 2:465-492.
- - - 1971 b. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. Science 171:203-205.
- - - 1980. When is it coevolution? Evolution 34:611-612.
- - - 1983. Physiological ecology of fruits and their seeds. En Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmonct, C.B. & Ziegler, H. (eds) Physiological Plant Ecology III. Springer Verlag: Berlin, pp 626-655.
- JOHNSON, C.G. 1969. Migration and dispersal of insects by flight. Methuen Ltd.: London.
- JORDANO, P. 1982. Migrant birds are the main seed dispersers of blackberries in southern Spain. Oikos 38:183-193.

- JORDANO, P. 1984. Relaciones entre plantas y aves frugívoras en el matorral mediterráneo del Area de Doñana. Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla: Sevilla.
- KEELEY, J.E. 1977. Seed production, seed populations in soil and seedling production after fire for two congeneric pairs of sprouting and non-sprouting Chaparral shrubs. *Ecology* 58:820-829.
- KEMP, P.R. 1983. Phenological patterns of Chihuahuan desert plants in relation to the timing of water availability. *J. Ecol.* 71:427-436.
- KEVAN, P.G. 1972. Insect pollination of high Arctic flowers. *J. Ecol.* 60:831-847.
- - - 1975. Sun-tracking furnaces in high Arctic flowers: significance for pollination and insects. *Science* 189:723-726.
- - - & BAKER, H.G. 1983. Insects as flower visitors and pollinators. *Ann. Rev. Entomol.* 28:407-453.
- KUMMEROV, J. 1983. Comparative phenology of Mediterranean type plant communities. En Kruger, F.J., D Mitchell & J.U.M. Jarvis (eds) *Mediterranean Type Ecosystems, Ecological Studies* 43. S pringer Verlag: Berlin, pp 300-317.
- LEPPIK, E.E. 1966. Floral evolution and pollination in the Leguminosae. *Ann. Bot. Fenn.* 3:299-308.
- LEVIN, D.A. 1972. Competition for pollinator service: a stimulus for the evolution of autogamy. *Evolution* 26:668-674.
- - - 1984. Inbreeding depression and proximity-dependent crossing success in Phlox drummondii. *Evolution* 38:116-127.
- - - & KERSTER, H.W. 1969. The dependence of bee-mediated pollen and gene dispersal upon plant density. *Evolution* 23:560-571.

- LEVIN, D.A. & KERSTER, H.W. 1974. Gene flow in seed plants. *Evolutionary Biology* 7:139-220.
- - - & ANDERSON, W. 1970. Competition for pollinators between simultaneously flowering species. *American Naturalist* 104:455-467.
- LINES ESCARDO, A. 1970. The climate of the Iberian Peninsula. En Wallen, C.C. (ed) *Climates of northern and western Europe*. Elsevier:Amsterdam, pp 195-239.
- LINSLEY, E.G. 1958. The ecology of solitary bees. *Hilgardia* 27: 543-599.
- LLOYD, D.G. 1979. Parental strategies in angiosperms. *N.Z.J.Bot.* 17:595-606.
- - - 1982. Selection of combined versus separate sexes in seed plants. *American Naturalist* 120:571-585.
- - - & YATES, J.M.A. 1982. Intrasexual selection and the segregation of pollen and stigmas in hermaphrodite plants, exemplified by Wahlenbergia albomarginata. *Evolution* 36:903-913.
- - - & WEBB, 1977. Secondary sex characters in seed plants. *Bot.Rev.* 43:177-216.
- - - & BAWA, K.S. 1984. Modification of the gender of seed plants in varying conditions. *Evolutionary Biology* 17: 255-238.
- MARGALEF, R. 1974. *Ecología*. Omega:Barcelona.
- MCKEY, D. 1975. The ecology of coevolved seed dispersal systems. En Gilbert, L.E. & P.H. Raven (eds) *Coevolution of animals and plants*. Univ. of Texas Press: Austin, pp 159-191.
- MICHENER, C.D. 1979. Biogeography of the bees. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 66:277-347.

- MOLDENKE, A.R. 1975. Niche specialization and species diversity along a California transect. *Oecologia* 21:219-242.
- - - & LINCOLN, P.G. 1979. Pollination ecology in montane Colorado: a community analysis. *Phytologia* 42:349-379.
- MOONEY, H.A. & PARSONS, D.J. 1973. Structure and function of the California chaparral—an example from San Dimas. En Di castrì, F. & H.A. Mooney (eds) *Mediterranean Type Ecosystems*. Springer Verlag: New York, pp 83-112.
- - - & - - - 1974. Plant development in mediterranean climates. En Lieth, H. (ed) *Phenology and Seasonality Modeling*. Springer Verlag: New York, pp 255-267.
- MORA-URPI, J. & SOLIS, E.M. 1980. Polinización en Bactris gasipaes H.B.K. (Palmae). *Rev. Biol. Trop.* 28:153-174.
- MOSQUIN, T. 1971. Competition for pollinators as a stimulus for the evolution of flowering time. *Oikos* 22:398-402.
- MULCAHY, D.L., CURTIS, P.S. & SNOW, A.A. 1983. Pollen competition in a natural population. En Jones, C.E. & R.J. Little (eds) *Handbook of experimental pollination biology*. Scientific & Academic Editions: New York, pp 330-337.
- MULLER, P. 1933. Verbreitungsbioogie der Garigueflora. *Beih. Bot. Centralbl.* 50:395-469.
- MURPHY, D.D. 1984. Butterflies and their nectar plants: the role of the checkerspot butterfly Euphydryas editha as a pollen vector. *Oikos* 43:113-117.
- NETTANCOURT, D. de 1977. *Incompatibility in Angiosperms*. Springer Verlag: Berlin.
- OHGUCHI, O. & AOKI, K. 1983. Effects of colony need for water on optimal food choice in honey-bees. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 12:77-84.

- OPLER, P.A. 1983. Nectar production in a tropical ecosystem. En Bentley, B. & T. Elias (eds) The biology of nectaries. Columbia Univ. Press: New York, pp 30-79.
- - - , FRANKIE, G.W. & BAKER, H.G. 1976. Rainfall as a factor in the release, timing and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. J. Biogeogr. 3:231-236.
- - - , BAKER, H.G. & FRANKIE, G.W. 1980. Plant reproductive characteristics during secondary succession in Neotropical lowland forest ecosystems. Biotropica (Tropical Succession) :40-46.
- OSTLER, W.K. & HARPER, K.T. 1978. Floral ecology in relation to plant species diversity in the Wasatch Mountains of Utah and Idaho. Ecology 59:848-861.
- PAWLIKOWSKI, T. inédito. Function of the wild bee communities (Apoidea) in relation to plant communities in the reserve "Las Piwnicki" and its protection zone.
- PERCIVAL, M.S. 1955. The presentation of pollen in certain angiosperms and its collection by Apis mellifera . New Phytol. 54:353-368.
- - - 1961. Types of nectar in angiosperms. New Phytol. 60: 235-281.
- - - 1965. Floral Biology. Pergamon Press: Oxford.
- PEREZ-IÑIGO MORA, C. 1981. Las familias y géneros de las abejas en España. Publ. Univ. Complutense: Madrid.
- PERRY, D.R. & STARRETT, T. 1980. The pollination ecology and blooming strategy of a neotropical emergent tree, Dipteryx panamensis. Biotropica 12:307-313.
- PIJL, L. van der 1961. Ecological aspects of flower evolution III. Zoophilous flower classes. Evolution 15:44-59.
- - - 1972. Principles of dispersal in higher plants. 2^a ed. Springer Verlag: Berlin.

- PINTO DA SILVA, A.R. 1972. Armeria. En Tutin et al (eds) Flora Europaea Vol. 3, pp 30-38.
- POOLE, R. & RATHCKE, B. 1979. Regularity, randomness and aggregation in flowering phenologies. Science 203: 470-471.
- POURSIN, J.M. & PLATEAUX-QUENU, C. 1982. Niches écologiques de quelques Halictinae: I, Cycles d'activité. Apidologie 13:215-226.
- PRIMACK, R.B. 1978. Variability in New Zealand montane and alpine pollinator assemblages. N.Z.J.Ecol. 1:66-73.
- - - 1983. Insect pollination in the New Zealand mountain flora. N.Z.J.Bot. 21:317-333.
- - - & SILANDER, J.A. 1975. Measuring the relative importance of different pollinators to plants. Nature 255:143-144.
- PROCTOR, M.C.F. 1978. Insect pollination syndromes in an evolutionary and ecosystemic context. En Richards, A.7. (ed) The pollination of flowers by insects. Academic Press: London, pp 105-116.
- - - & YEO, P. 1973. The pollination of flowers. Collins: London.
- QUEZEL, P. 1978. Analysis of the flora of the Mediterranean acid Saharan Africa. Ann. Missouri Bot. Gard. 65:479-534.
- RABINOWITZ, D., RAPP, J.K., SORK, V.L., RATHCKE, B.J., REESE, G. & WEAVER, J. 1981. Phenological properties of wind- and insect-pollinated prairie plants. Ecology 62:49-56.
- RAMIREZ-DIAZ, L., GARCIA NOVO, F., MERINO ORTEGA, J. & GONZALEZ BERNALDEZ, F. 1977. Sistemas de dunas y arenas establecidas de la Reserva Biológica de Doñana. ICONA, Monografías 18:159-193.
- RANTA, E., TERAS, I. & LUNDBERG, H. 1981. Phenological spread in flowering of bumblebee-pollinated plants. Ann. Bot. Fenn. 18:229-336.

- RATHCKE, B. 1983. Competition and facilitation among plants for pollination. En Real, L. (ed) *Pollination Biology*. Academic Press: Orlando, pp 305-329.
- RAVEN, P.H. 1973. The evolution of mediterranean floras. En Di Castri, F. & H.A. Mooney (eds) *Mediterranean Type Ecosystems*. Springer Verlag: New York, pp 213-224.
- READER, R.J. 1975. Competitive relationships of some bog ericads for major insect pollinators. *Can. J. Bot.* 53:1300-1305.
- - - 1977. Bog ericad flowers: self-compatibility and relative attractiveness to bees. *Can. J. Bot.* 55:2279-2287.
 - - - 1984. Comparison of the annual flowering schedules for Scottish heathland and Mediterranean-type shrublands. *Oikos* 43:1-8.
- REAL, L. 1983. Microbehavior and macrostructure in plant-pollinator interactions. En Real, L. (ed) *Pollination Biology*. Academic Press: Orlando, pp 287-304.
- REGAL, P.J. 1982. Pollination by wind and animals: ecology of geographic patterns. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13:497-524.
- RIDLEY, H.N. 1930. *The dispersal of plants throughout the world*. Ashford: Reeve .
- RIVAS-MARTINEZ, S., COSTA, M. CASTROVIEJO, S. & VALDES, E. 1980. Vegetación de Doñana (Huelva, España). *Lazaroa* 2:5-189.
- ROUBIK, D.W. 1978. 1978. Competitive interactions between neotropical pollinators and africanized honeybees. *Science* 201: 1030-1032.
- - - 1980. Foraging behavior of competing africanized honeybees and stingless bees. *Ecology* 61:836-845.
 - - - 1982 a. The ecological impact of nectar-robbing bees and pollinating hummingbirds on a tropical shrub. *Ecology* 63:354-360.

- ROUBIK ,D.W. 1982 b. Ecological impact of africanized honeybees on native neotropical pollinators.En Jaisson,P. (ed) Social Insects in the Tropics. Univ. Paris-Nord.
- RUIZ-ZAPATA,T. & ARROYO, M.T.K. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous forest in Venezuela. Biotropica 10:221-230.
- SCHAAL,B.A. 1980. Measurement of gene flow in Lupinus texensis .Nature 284:450-451.
- SCHAFFER,W.M., ZEH,D.W.,BUCHMANN,S.L.,KLEINHANS,S.;SCHAFFER, M.V..& ANTRIM,J. 1983. Competition for nectar between introduced honeybees and native north American bees and ants.Ecology 64:564-577.
- SCHEMSKE,D.W. 1983 a.Breeding system and habitat effects on fitness components in three neotropical Costus (Zingiberaceae).Evolution 37:523-539.
- - 1983 b.Limits to specialization and coevolution in plant-animal mutualisms. En Nitecki,M.H. (ed) Coevolution.Univ.Chicago Press: Chicago,pp 67-110.
- SCHMITT ,J. 1983. Density-dependent pollinator foraging , flowering phenology, and temporal pollen dispersal patterns in Linanthus bicolor.Evolution 37:1247-1257.
- SILANDER,J.A. & PRIMACK, R.B. 1978. Pollination intensity and seed set in the Evening Primrose (Oenothera fruticosa). Am. Midl.Nat. 100:213-216.
- SOKAL,R.R. & ROHLF,F.J. 1981. Biometry.2^a ed. Freeman:San Francisco.
- SOUTHWICK,E.E. 1980. Energy efficiency in commercial honey production. American Bee Journal 120:633-635.
- STEBBINS,G.L. 1957. Self fertilization and population variability in the higher plants.American Naturalist 91: 337-354.

- STEBBINS, G.L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: pollination mechanisms. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1:307-326.
- STEINER, K.E. 1981. Nectarivory and potential pollination by a neotropical marsupial. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68:505-513.
- STEPHENSON, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12:253-279.
- - - 1982. When does outcrossing occur in a mass-flowering plant? *Evolution* 36:762-767.
- - - & BERTIN, R. I. 1983. Male competition, female choice, and sexual selection in plants. En Real, L. (ed) *Pollination Biology*. Academic Press: Orlando, pp 109-149.
- STILES, F.G. 1975. Ecology, flowering phenology and hummingbird pollination in some Costa Rican Heliconia species. *Ecology* 56:285-301.
- - - 1977. Coadapted competitors: the flowering seasons of hummingbird pollinated plants in a tropical forest. *Science* 198:1177-1178.
- - - 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68:323-351.
- STRAHLER, A.N. 1979. *Geografía física*. Omega: Barcelona.
- TEMPLADO, J. La sincronización del ciclo biológico de los lepidópteros con el ciclo estacional de las plantas. *P. Centr. Pir. Biol. Exp.* 7:45-54.
- - - 1977. Evolución, plantas y lepidópteros. *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat.* 75: 53-62.
- THOMSON, J.D. 1980. Skewed flowering distribution and pollinator attraction. *Ecology* 61:572-579.

- THOMSON, J.D. 1982. Patterns of visitation by animal pollinators. *Oikos* 39:241-250.
- TOMLINSON, P.B. 1979. Systematics and ecology of the Palmae. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10:85-107.
- TURNER, V. 1984. Banksia pollen as a source of protein in the diet of two Australian marsupials, *Cercartetus nanus* and *Tarsipes rostratus*. *Oikos* 43:53-61.
- TUTUIN, T.G. 1968. *Rhamnus*. En Tutin et al (eds) *Flora Europaea* Vol 2, pp 244-245.
- TUTIN, T.G., HEYWOOD, V.H., BURGESS, N.A., MOORE, D.M., VALENTINE, D.H., WALTERS, S.M. & WEBB, D.A. (eds) 1964-1980. *Flora Europaea*, 5 Vols. Cambridge Univ. Press: London.
- UHL, N.W. & MOORE, H.E. 1977e. Correlations of inflorescence, flower structure, and floral anatomy with pollination in some palms. *Biotropica* 9:170-190.
- - - & - - - 1977b. Centrifugal stamen initiation in Phyllocladoid palms. *Amer. J. Bot.* 64:1152-1161.
- VALDES, B. 1980. Asparagus. En Tutin et al (eds) *Flora Europaea* Vol 5, pp 71-73.
- VAN DER PIJL, L. ver PIJL, L. van der.
- VERNE!, P. 1971. Quelques données sur la biologie d'Asparagus acutifolius L. *Naturalia Monspeliensia* 22:177-200.
- VOGEL, S. 1983. Ecophysiology of zoophilic pollination. En Lange, O.L., P.S. Nobel, C.B. Osmond, & H. Ziegler (eds) *Encyclopedia of Plant Physiology, Physiological Plant Ecology III*. Springer Verlag: Berlin, pp 560-624.
- WADDINGTON, K.D. 1981. Factors influencing pollen flow in bumblebee-pollinated Delphinium virescens. *Oikos* 37: 153-159.
- - & HOLDEN, L.R. 1979. Optimal foraging: on flower selection by bees. *American Naturalist* 114:179-196.

- WALLER, D.M. 1984. Differences in fitness between seedlings derived from cleistogamous and chasmogamous flowers in Impatiens capensis. *Evolution* 38:427-440.
- WASER, N.M. 1978 a. Interspecific pollen transfer and competition between co-occurring plant species. *Oecologia* 36:223-236.
- - - 1978 b. Competition for pollination. and sequential flowering in two Colorado wild flowers. *Ecology* 59: 934-944.
- - - 1979. Pollinator availability as a determinant of flowering time in Ocotillo (*Fouquieria splendens*). *Oecologia* 39:107-121.
- - - 1983. Competition for pollination and floral character differences among sympatric plant species :a review of evidence. En Jones, C.E. & R.J. Little (eds) *Handbook of experimental pollination biology*. Scientific & Academic Editions: New York, pp 277-293.
- - - & REAL, L.A. 1979. Effective mutualism between sequentially flowering plant species. *Nature* 281:670-671.
- WEBB, C.J. & BAWA, K.S. 1983. Pollen dispersal by hummingbirds and butterflies: a comparative study of two lowland tropical plants. *Evolution* 37:1258-1270.
- WELLS, P.V. 1969. The relation between mode of reproduction and extent of speciation in woody genera of the California chaparral. *Evolution* 23:264-267.
- WHITEHEAD, D.R. 1983. Wind pollination: some ecological and evolutionary perspectives. En Real, L. (ed) *Pollination biology*. Academic Press: Orlando, pp 97-108.
- WILLSON, M.F. 1979. Sexual selection in plants. *American Naturalist* 113:777-790.

- WILLSON, M.F. 1983 a. Sexual systems. En Plant Reproductive Ecology. Wiley & Sons: New York, pp 45-122.
- - - 1983 b. Mating. En Plant Reproductive Ecology. Wiley & Sons : New York, pp 123-176.
 - - - 1983 c. Offspring. En Plant Reproductive Ecology. Wiley & Sons: New York, pp 177-266.
 - - & PRICE, P.W. 1977. The evolution of inflorescence size in *Asclepias* (Asclepiadaceae). *Evolution* 31:495-511.
- WYATT, R. 1980. The reproductive biology of *Asclepias tuberosa* I: flower number, arrangement and fruit set. *New Phytol.* 85: 119-131.
- - - 1981. The reproductive biology of *Asclepias tuberosa* II: factors determining fruit set. *New Phytol.* 88:375-385.
 - - - 1982. Inflorescence architecture: how flower number, arrangement and phenology affect pollination and fruit set. *Amer. J. Bot.* 69:585-594.
- ZIMMERMAN; M. 1982 a. Optimal foraging: random movement by pollen collecting bumblebees. *Oecologia* 53:394-398.
- - - 1982 b. The effect of nectar production on neighborhood size. *Oecologia* 52:104-108.
 - - - 1980. Reproduction in *Polemonium*: competition for pollinators. *Ecology* 61:497-501.

A P E N D I C E S

APENDICE 1 . Familias, géneros y especies de insectos detectados en las flores de las especies estudiadas del matorral de la Reserva Biológica de Doñana. Entre paréntesis se indican las especies de plantas en cuyas flores se encontró a cada insecto, abreviadas a la primera letra del género y - la primera del epíteto específico. NI, no identificado.

COLEOPTEROS : ALLECULIDAE : Heliotaurus sp(CL,HH);

BRUCHIDAE:NI(HH);BUPRESTIDAE: Anthaxia sp(HH,HC,CL) ,
Acmaeodera sp(HH,HP);CANTHARIDAE : Malthodes sp(CS),
 NI, CS,HH,CL,MC);CERAMBYCIDAE: Nustera distigma Charpentier (CL,AV), Deilus sp(CS,CL),NI (CS);CETONIIDAE :
Palleida femorata (AV), Tropinota squalida (RO,CS) ;
 CHRYSOMELIDAE: Coptocephala unifasciata Scop.(TT,HH),
 C. scopolina L.(HH);CURCULIONIDAE: Tychius sp(AV),NI
 (CH);DASYTIDAE: Psilothryx sp(HC,HEC,CS,CL,HH);DERMESTI
 DAE: Anthrenus sp(TT,HEC,CS,OA,HP,AV,CL,HH,RU),Attagenus
 sp(HC);ELATERIDAE: NI(CL);HELODIDAE: NI(CS);MALACHIDAE :
Malachius sp(HC,CS,CL),NI(CS);MELILIDAE:NI(CS,CL);MELOI
 DAE: Mylabrix sp(HH);MELOLONTIDAE:Chasmatopterus sp(CL,
 HH),Hymenoplia sp (AV);MORDELLIDAE:NI(CL,HEC,CS,OA,AV);
 NITIDULIDAE:NI(AV,RU,TT,HH);OEDEMERIDAE:NI(HH) .

DIPTEROS : BOMBYLIIDAE: Bombylius argentifrons Loew(LS)

B. ater L.(LS,CL), B. fulvescens Wied.(LS), B. medius L.
 (LS),B. torquatus Loew (LS,RO,HC),Dischistus senex Mg.
 (LS),Conophorus fuminervis Dufour (CS,CL), Lomatia infer-
nalis Schiner (CL,TT), Exoprosopa italica Meigen (HP),
Petrorossia sp (MC,DG), Phthiria sp(CL,RU,TT,HP,AA,DG,EC
 ,CV,HH,RO,HC); CALLIPHORIDAE :NI (UP,RO,HC,LS,CS,OA,AV,
 CL,OQ,RU,TT,HP,AA,DG,SA,CV,UM) ;MUSCIDAE :NI (RO,OQ,AA, ,
 DG,SA,CV,UM);SYRPHIDAE:Eristalis tenax L.(RO,HC,LS,AV,
 OQ,RU,DG,EC,UP,CV) , E. arbustorum L.(DG),E. pratorum Mei
 gen (CS,DG,CV), Eristalodes taeniops Wied.(DG,AA,CV),

APENDICE 1 (Continuación)

Episyrphus balteatus De Geer (DG, SA, CV), E. ayricollis Meigen (RO, DG, SA, UM), Chrysotoxum intermedium MG. (SA), Lathrophtalmus aeneus Scop. (HC, DG), L. quinquelineatus Fabr. (DG, CV), Melanostoma mellinum L. (SA), Metasyrphus corollae Fabr. (RO, OQ, DG, SA, UM), Sphaerophoria scripta L. (CS, TT, HP, DG, CV), S. rueppelli Wied (TT), Syrirta pipiens L. (AA), Paragus tibialis Tallen (HP), Volucella elegans Lw. (DG); TACHINIDAE : NI (RO, OA, DG, SA, UP).

HIMENOPTEROS : Apoidea : ANDRENIDAE: Andrena bimaculata War. (OQ), A. hispania War. (RO, AV, RU, TT), A. nigroaenea DRs. (CL, CS), A. squalida Pérez (RO, HC), Andrena sp (RU, CL, CS, RO), Panurgus sp (CS); ANTHOPHORIDAE: Amegilla fasciata F. (DG, MC, EC, AA), A. 4-fasciata Vill (LP, EC), Anthophora acervorum L. (LS), A. dispar Lepeletier (RO, LS), Epeolus tristis Sm. (CV), Eucera hispaliensis Per. (LS), Ceratina cucurbitina Rossi (LS, CS, RU, TT, MC, DG, CV), C. cyanea K. (HP, AA, DG, EC), C. mocsaryi Fr. (DG, EC, RO), Nomada antigana, Pér. (RO), N. ilustris (TT), Tetralonia Berlandi Dusmet (LS, RO), Xylocopa cantabrita Lep. (RO, RU, CL, LP, EC, CV, DG), X. violacea L. (LP); APIDAE: Apis mellifera L. (UP, RO, LS, HC, SG, PA, CS, CL, CQ, HH, RU, CV, UM), Bombus lucorum L. (LS, RU); COLLETIDAE: Colletes acutus Pér. (CS, OQ), Colletes sp (CV, UM, DG, AV, AA, HP, SA, SG); HALICTIDAE: Lasioglossum aegyptiellum Stdr. (DG), L. albocinctum Luc. (LS, RU, HP, DG), L. callizonium P6r. (DG), L. immunitum Vach. (HC, CL, CS, AV, HH, TT, DG, EC), L. littorale Blüt. (CL, RO, AV, AA, DG, SA, CV), L. pallens Br. (OA), L. prasinum Sm. (HC, AV, CL, OQ, RU, HH, AA, DG, SA, CV), L. punctatissimum Schck. (CL, HP, AA, TT, DG, EC, CV), L. villosulum K. (SA), Lasioglossum sp (RO, UM, OQ, AA; DG, SG),

APENDICE 1 (Continuación)

Halictus 4-cinctus F. (LS, CS, TT, HP, HH, DG), H. fulvipes Kl. (DG), H. gemmeus Dours. (DG), H. scabiosae Rossi (DB), H. seladonia-smaragdulus Vach. (AA), Sphecodes pellucidus Sm. (CS); MEGACHILIDAE: Anthidiellum strigatum Pz. (TT, DG), Stelis signata Latr. (AV, DG), Megachile maritima K. (RU, LP, EC), Megachile sp (MC, DG, EC), Heriades crenulatus Nyl. (DG), Osmia sp (DG); MELITTIDAE: Dasypoda cingulata Erich. (AV, RU, TT, DG), D. iberica War. (CL);

H MENOPTEROS :No Apoidea : EUMENIDAE : Eumenes dubius Saussure (DG), Odynerus sp (DG), NI (AA; DG, CV); FORMICIDAE : Camponotus lateralis (Oliv.) (CS; CH), C. sicheli Mayr. (RL; CQ), Cataglyphis viatica (Fabr.) (AA), Crematogaster auberti Emery (AV), Lasius niger (L.) (CH, CL, HP, AV, RO, GS, RU, SA); Leptothorax sp- (AV, CH), Myrmica aloba Forel (EC), Plagiolepis pygmaea (Latr.) (RU), P. schmitzii Forel (CH, HP, CS, AV, SA, RU, AA), Tapinoma erraticum (Latr.) (CH), Tapinoma sp (AV); POMPILIDAE: NI (TT, HP, OQ); SCOLIIDAE: Elis villosa Fabr. (TT, HP, DG); SPHECIDAE: Ammophila heydeni Dahlbom (DG), Bembix flavescens bolivari Handlirsch (DG), B. olivacea Fabr. (DG), Cerceris arenara L. (SA, CV), C. rybiensis L. (CQ, TT), Diodontus insidiosus Spooner (CS), Gorytes sp (DG), Lindenius luteiventris A. Moravitz (CL, HP), Mellinus arvensis L. (CV), Philanthus triangulum Fabr. (CQ), Ph. aff. venustus Rossi (TT), Podalonia tydei senilis Dahlbom (RO), Pryoriiz kirbii Vander Linden (DG); TIPHIIDAE: Meria tripunctata Rossi (TT, HP, DG), Meria sp (OQ, TT, DG), Tiphia morio Fabr. (CL, OQ).

LEPIDOPTEROS :ARCTIIDAE :Eilema complana L. (DG); GEOMETRIDAE: Rhodometra sacraria L. (DG), NI-1 (DG), NI-2 (DG), NI-3 (DG);

LYCAENIDAE: Aricia cramera Eschscholtz (DG, CV), Laeosopis roboris Esper (RU), Lampides baeticus L. (DG), Lycaena phleas L. (RO), Plebejus argus L. (RU, TT, HP), Polyommatus icarus Rottemburg (LS, DG), Syntarucus pirithous L. (DG, EC, AA, CV, SA); HESPERIDAE: Gegenes sp (DG, EC); NOCTUIDAE: Hoplodrina ambigua Schiff. (DG), Agrotis puta Hb. (DG), Mythimna vitellina Hb. (DG), Metachrostis velox Hb. (DG), M. dardouini B. (DG), Heliothis armigera Hb. (DG), H. nubigera H.S. (DG), H. peltigera Schiff. (DG), Cerocala scapulosa Hb. (DG), Discestra sodae Rbr. (DG), Pechipogo plumigeralis Hb. (DG), Autographa gamma L. (DG), Spodop-⁻tera exigua Hb. (DG); PIERIDAE Colias croceus Fourc. (DG), Gonepteryx cleopatra L. (CL), Pieris brassicae L. (DG), P. rapae L. (DG, RU), Pontia daplidice L. (DG); PHYCITIDAE: Acrobasis porphyrella Dup. (DG), Pempeliella plumbella Schiff. (DG), Psorosa brephiella Stgr. (DG), P. genistella Dup. (DG); PYRAUSTIDAE: Evergestis politalis Schiff. (DG), Mecyna sp (DG), Palpita unionalis Hb. (DG), Udaea martialis Gn. (DG); SATYRIDAE: Pyronia cecilia Vallantin (DG); SPHINGIDAE: Macroglossum stella tarum L. (DG, LP).

APÉNDICE 2 . Visitantes observados en las flores de las especies de matorral estudiadas. COL, coleópteros; DYP, dípteros; HYM, himenópteros; LEP, lepidópteros; NI, no identificado. Para las especies anemófilas se indican también los visitantes - observados accidentalmente.

Armeria velutina C OL: Cerambycidae: *Nustera distigma*; Cetoniidae: *Palleida femorata*; Curculionidae: *Tychius* sp; Dermestidae: *Arthrenus* sp; Melolontidae: *Hymenoplia* sp; - Mordellidae: NI; Nitidulidae: NI; DYP: Calliphoridae: NI; Syrphidae: *Eristalis tenax*; HYM: Halictidae: *Lasioglossum immunitum*, *L. littorale*, *L. prasinum*; Andrenidae: *Andrena hispania*; Colletidae: *Colletes* sp; Megachilidae: *Stelis signata*; Melittidae: *Dasypoda cingulata*; Formicidae: *Crematogaster auberti*, *Lasius niger*, *Leptothorax* sp, *Plagiolepis schmitzii*, *Tapinoma* sp .

Asparagus aphyllus : DYP: Bombyliidae: *Phthiria* sp; Calliphoridae: NI; Muscidae: NI; Syrphidae: *Eristalodes taeniops*, *Syrpitta pipiens*; HYM: Halictidae: *Lasioglossum littorale*, *L. prasinum*, *L. punctatissimum*, *Lasioglossum* sp, *Halictus seladonia smaragdulus*; Anthophoridae: *Amegilla fasciata*, *Ceratina cianea*; Colletidae: *Colletes* sp; Formicidae: *Cataglyphis viatica*, *Plagiolepis schmitzii*; Eumenidae: NI; LEP: Lycaenidae: *Syntarucus pirithous*.

Calluna vulgaris : DYP: Bombyliidae: *Phthiria* sp; Calliphoridae: NI; Muscidae: NI; Syrphidae: *Eristalis tenax*, *E. pratorum*, *Eristalodes taeniops*, *Episyrphus balteatus*, *Lathyrphthalmus quinquelineatus*, *Sphaerophoria scripta*; HYM : Halictidae: *Lasioglossum littorale*, *L. prasinum*, *L. punctatissimum*; Anthophoridae: *Epeolus tristis*, *Ceratina cucurbitina*, *Xylocopa cantabrita*; Colletidae: *Colletes* sp; Apidae: *Apis mellifera*; Eumenidae: NI; Sphecidae: *Cerceris*

APENDICE 2. (Continuación)

arenaria, Mellinus arvensis; LEP: Lycaenidae: Aricia
cramera, Syntarucus pirithous.

Chamaerops humilis: COL: Elateridae: NI; Curculionidae: NI; HYM:
Formicidae: Camponotus lateralis, Lasius niger,
Leptothorax sp, Plagiolepis schmitzii, Tapinoma erraticum.

Cistus libanotis: COL: Alleculidae: Heliotaurus sp; Buprestidae
: Anthaxia sp; Cantharidae: NI; Cerambycidae: Nustera distigma,
eilus sp; Dasytidae: Psilothryx sp; Dermestidae
: Anthrenus sp; Elateridae: NI; Malachidae: Malachius sp;
Melilidae: NI; Melolontidae: Chasmatopterus sp; Mordellidae: NI;
DYP: Bombyliidae: Bombylius ater, Conophorus fuminervis,
Lomatia infernalis, Phthiria sp; Calliphoridae: NI; HYM: Halictidae:
Lasioglossum immunitum, L. littorale, L. prasinum, L. punctatissimum;
Andrenidae: Andrena nigroaenea, Andrena sp; Anthophoridae: Xylocopa cantabrita;
Melittidae: Dasypoda iberica; Apidae: Apis mellifera;
Formicidae: Lasius niger; Sphecidae: Lindenius luteiventris;
LEP: Pieridae: Gcnepteryx cleopatra.

Cistus salvifolius: COL: Cantharidae: Mallothodes sp, NI; Cerambycidae:
Deilus sp, NI; Cetoniidae: Tropinota squalida; dasytidae: Psilothryx sp;
Dermestidae: Anthrenus sp; Helodidae: NI; Malachidae: Malachius sp, NI;
Melilidae: NI; Mordellidae: NI; DYP: Bombyliidae: Conophorus fuminervis;
Calliphoridae: NI; Syrphidae: Eristalis pratorum, Sphaerophoria scripta;
HYM: Halictidae: Lasioglossum immunitum, Halictus 4-cinctus,
Sphecodes pellucidus; Andrenidae: Andrena nigroaenea, Andrena sp,
fanurgus sp; Anthophoridae: Ceratina cucurbitina; Colletidae: Colletes acutus;
Apidae: Apis mellifera; Formicidae: Camponotus lateralis, Lasius niger,

APENDICE 2 (Continuación)

Plagiolepis schmitzii; Sphecidae: *Diodontus insidiosos*.
Cytisus grandiflorus: HYM: Apidae: *Apis mellifera*.
Daphne gnidium: DYP: Bombyliidae: *Petrorossia* sp, *Phthiria* sp;
 Calliphoridae: NI; Muscidae: NI; Syrphidae: *Eristalis tenax*,
E. arbustorum, *E. pratorum*, *Eristalodes taeniops*,
Episyrphus balteatus, *E. auricollis*, *Lathrophtalmus*
aeneus, *L. quinquelineatus*, *Metasyrphus corollae*, *Sphae*
rrophia scripta, *S. rueppelli*, *Volucella elegans*; Tachi
 nidae: NI; HYM: Halictidae: *Lasioglossum aegyptiellum*, *L.*
albocinctum, *L. callizonium*, *L. immunitum*, *L. littorale*,
L. punctatissimum, *L. prasinum*, *Lasioglossum* sp, *Halictus*
4-cinctus, *H. fulvipes*, *H. gemmeus*, *H. scabiosae*; Anthopho
 ridae: *Amegilla fasciata*, *Ceratina cucurbitina*, *C. cyanea*
, C. mocsaryi, *Wylocopa cantabrita*; Colletidae: *Colletes*
 sp; Megachilidae: *Stelis signata*, *Anthidiellum strigatum*
, Megachile sp, *Heriades crenulatus*, *Osmia* sp; Melittidae
 : *Dasypoda cingulata*; Eumenidae: *Eumenes dubius*, *Odynerus*
 sp, NI; Scoliidae: *Elis villosa*; Sphecidae: *Ammophila heyde*
ni, *Bembix flavescens bolivari*, *B. olivacea*, *Gorytes* sp,
Pryonix kirbii; Tiphiidae: *Meria tripunctata*, *Meria* sp;
 LEP: Arctiidae: *Eilema complana*; Geometridae: *Rhodometra*
sacraria, NI-1, NI-2, NI-3; Lycaenidae: *Aricia cramera*,
Lampides baeticus, *Polyommatus icarus*, *Syntarucus piri*
thous; Hesperidae: *Gegenes* sp; Noctuidae: *Hoplodrina ambi*
gua, *Agrotis puta*, *Mythimna vitellina*, *Metachrostis dar*
douinii, *M. velox*, *Heliothis nubigera*, *H. arnrigera*, *H.*
peltigera, *Cerocala scapulosa.*, *Discestra sodae*, *Pechipogo*
plumigeralis, *Autographa gamma*, *Spodoptera exigua*; Pieri
 dae: *Cclias croceus*, *Pontia daplidice*, *Pieris brassicae*,
P. rapae; Phycitidae: *Acrobasis porphyrella*, *Pempeliella*
plumbella, *Psorosa brephiella*, *P. genistella*; Pyraustidae:

Evergestis politalis, Mecyna sp, Palpita unionalis,
 Udaea martialis; Satyridae: Pyronia cecilia; Sphingi
 dae: Macroglossum stellatarum.

Erica ciliaris: DYP: Bombyliidae: Phthiria sp; Syrphidae: Eris
 talis tenax; HYM: Halictidae: Lasioglossum immunitum,
 L. punctatissimum; Anthophoridae: Amegilla fasciata,
 A. 4-fasciata, Ceratina cyanea, C. mocsaryi, Xylocopa
 cantabrita; Megachilidae: Megachile maritima, Megachile
 sp; Formicidae: Myrmica aloba; LEP: Lycaenidae: Syntarucus
 pirithous; Hesperidae: Gegenes sp.

Halimium commutatum COL: Buprestidae: Anthaxia sp; Dasytidae:
 Psilothryx sp; Dermestidae: Attagenus sp; Malachidae:
 Malachius sp; DYP: Calliphoridae: NI; Syrphidae: Erista
 lis terax, Lathropthalmus aereus; HYM: Halictidae:
 Lasioglossum immunitum, L. prasinum; Apidae: Apis melli
 fera .

Halimium halimifolium: COL: Alleculidae: Heliotaurus sp; Bruchi
 dae: NI; Buprestidae: Anthaxia sp, Acmaeodera sp; Canthari
 dae: NI; Chrysomelidae: Coptocephala uni fasciata, C.
 scopolina ; Dasytidae: Psilothryx sp; Dermestidae: Anthre
 nus sp; Meloidae: Mylabrix sp; Melolontidae: Chasmatopte
 rus sp; Nitidulidae: NI; Oedemeridae: NI; DYP: Bombyliidae
 : Phthiria sp; HYM: Halictidae: Lasioglossum immunitum,
 L. prasinum, Halictus 4-cinctus; Apidae: Apis mellifera.

Helianthemum croceum: COL: Dermestidae: Anthrenus sp; Mordelli
 dae: NI; Dasytidae: Psilothryx sp.

Helichrysum plicatoides: COL: Buprestidae: Acmaeodera sp; Dermesti
 dae: Anthrenus sp; DYP: Bombyliidae: Exoprosopa italica,
 Phthiria sp; Calliphoridae: NI; Syrphidae: Sphaerophoria
 scripta, Paragus tibialis; HYM: Halictidae: Lasioglossum

punctatissimum, Halictus 4-cinctus; Anthophoridae:
 Ceratina cyanea; Colletidae: Colletes sp; Formicidae:
 Lasius niger, Plagiolepis schmitzii; Pompiliidae: NI;
 Scoliidae: Elis villosa; Sphecidae: Lindenius luteiven
 tris; Tiphiidae: Meria tripunctata; LEP: Lycaenidae:
 Plebejus argus.

Lavandula stoechas: DYP: Bombyliidae: Bombylius argentifrons
 , B. ater, B. fulvescens, B. medius, B. torquatus, Dischis
 tus senex; Calliphoridae: NT; Syrphidae: Eristalis tenax;
 HYM: Halictidae: Lasioglossum albocinctum, Halictus 4-
 cinctus; Anthophoridae: Anthophora acervorum, A. dispar,
 Eucera hispalensis, Ceratina cucurbitina, Tetralonia
 Berlandi; Apidae: Apis mellifera, Bombus lucorum; LEP:
 Lycaenidae: Polyommatus icarus.

Lonicera periclymenum: HYM: Halictidae: Lasioglossum sp; Antr
 phoridae: Amegilla 4-fasciata, Xylocopa cantabrita, X.
 violacea; Megachilidae: Megachile maritima; LEP: Sphingi
 dae: Macroglossum stellatarum.

Myrtus communis: CCL: Cantharidae: NI; DYP: Bombyliidae: Petrorosia
 sp; HYM: Anthophoridae: Amegilla fasciata, Ceratina cucur
 bitina; Megachilidae: Megachile sp.

Osyris alba: COL: Dermestidae: Anthrenus sp; Mordellidae: NI; DYP:
 Calliphoridae: NI; Tachinidae: NI; HYM: Halictidae: Lasioglos
 sum pallens.

Osyris quadripartita: DYP: Calliphoridae: NI; Muscidae: NI; Syrphi
 dae: Eristalis tenax, Metasyrphus corollae; HYM: Halicti
 dae: Lasioglossum prasinum, Lasioglossum sp; Andrenidae
 : Andrena bimaculata; Colletidae: Colletes acutus; Apidae
 : Apis mellifera; Formicidae: Camponotus sichelii; Pompili
 dae: NI; Sphecidae : Cerceris rybiensis, Philanthus trian
 gulum; Tiphiidae: Meria sp, Tiphia morio.

Phillyrea angustifolia:HYM:Apidae:Apis mellifera.

Rhamnus lycioides:DYP:NI.

Rubus ulmifolius:COL:Dermostidae:Anthrenus sp;Nitidulidae:
NI;DYP:Bombyliidae:Phthiria sp;Calliphoridae:NI;
Syrphidae:Eristalis tenax;HYM:Halictidae:Lasioglossum
albocinctum,L. prasinum;Andrenidae:Andrena hispania,
Andrena sp;Anthophoridae:Ceratina cucurbitina,Xyloco
pa cantabrita;Megachilidae:Megachile maritima;Melitti
dae:Dasytida cingulata;Apidae:Apis mellifera,Bombus
lucorum;Formicidae:Lasius niger,Plagiolepis pygmaea,
P. schmitzii;LEP:Lycaenidae:Laeosopsis roboris,Plebejus
argus;Pieridae:Pieris rapae.

Rosmarinus officinalis:COL:Cetoniidae:Tropinota squalida;
DYP:Bombyliidae:Bombylius torquatus,Phthiria sp;Calli
phoridae:NI;Syrphidae:Eristalis tenax,Episyrphus au
ricollis,Metasyrphus corollae;Tachinidae:NI;HYM:Halicti
dae:Lasioglossum littorale,Lasioglossum sp;Andrenidae
:Andrena squalida,A. hispania, Andrena sp; Anthophoridae
:Anthophora dispar, Ceratina. mocsaryi,Nomada antigana,
Tetralonia Berlandi, Xylocopa cantabrita; Apidae: Apis
mellifera; Formicidae:Lasius niger; Sphecidae:Podalonia
tydei senilis; LEP:Lycaenidae:Lycaena phlaeas.

Smilax aspera:DYP:Calliphoridae:NI;Muscidae:NI;Syrphidae:
Episyrphus auricollis;E. balteatus,Chrysotoxum inter
medium,Melanostoma mellinum,Metasyrphus corollae;
Tachinidae:NI;HYM:Halictidae:Lasioglossum littorale,
L. prasinum,L. villosulum;Colletidae:Colletes sp;
Formicidae:Lasius niger,Plagiolepis schmitzii;Spheci
dae :Cerceris arenaria;LEP:Lycaenidae:Syntarucus piri
thous.

APÉNDICE 2 (Continuación)

- Stauracanthus genistoides: HYM:Halictidae: Lasioglossum sp
 Anthophoridae:Anthophora sp; Colletidae:Colletes sp
 ;Apidae: Apis mellifera.
- Thymus tomentosus: COL:Chrysomelidae: Coptocephala unifascia
 ta; Dermestidae:Anthrenus sp;Nitidulidae:NI; DYP:
 Bcmbyliidae:Lomatia infernalis,Phthiria sp; Callipho
 ridae:NI;Syrphidae:Sphaerophoria scripta,S. rueppelli
 ;HYM:Halictidae:Lasioglossum immunitum,L. punctatissi
 mum,Halictus 4-cinctus;Andrenidae:Andrena hispania;
 Anthophoridae:Ceratina cucurbitina ,Nomada ilustris
 ;Megachilidae: Anthidiellum strigatum;Melittidae:
 Dasypoda cingulata;Pompilidae:NI;Scoliidae:Elis villo
 sa;Sphecidae:Cerceris rybiensis,Philanthus aff. venus
 tus; Tiphiidae:Meria tripunctata,Meria sp;LEP: Lycaeni
 dae:Plebejus argus.
- Ulex minor: DYP: Calliphoridae: NI;Muscidae: NI; Syrphidae: Episyr
 phus auricollis,Metasyrphus corollae;HYM:Halictidae
 :Lasioglossum sp;Colletidae:Colletes sp;Apidae:Apis
 mellifera.
- Ulex parviflorus: DYP:Calliphoridae:NI; Syrphidae:Eristalis
 tenax; Tachinidae:NI;HYM:Apidae:Apis mellifera.