

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE ALGUNAS ESPECIES DEL MATORRAL DE DOÑANA

por
JAVIER HERRERA *

Resumen

HERRERA, J. (1987). Biología reproductiva de algunas especies del matorral de Doñana. *Anales Jard. Bot. Madrid* 44(2): 483-497.

Se exponen detalles de la biología floral y niveles de fructificación en quince táxones del matorral de Doñana pertenecientes a las familias *Cistaceae*, *Ericaceae*, *Labiatae*, *Leguminosae* y *Thymelaeaceae*. Las especies de las cuatro primeras familias tienen generalmente una gran dependencia de los vectores de polinización para producir semillas, no mostrando niveles importantes de autogamia. En algunos casos (*Leguminosae* y *Cistaceae*) los resultados sugieren que puede haber mecanismos genéticos de autoincompatibilidad. La polinización por el viento se da únicamente en *Calluna vulgaris* y *Erica scoparia*. En la primera de ellas también los insectos contribuyen a la polinización. Las especies de *Cistaceae* y *Leguminosae* tienen mecanismos reproductivos muy homogéneos en cada familia, mientras que en *Labiatae* y *Ericaceae* hay diferencias considerables entre los géneros. *Daphne gnidium* muestra un comportamiento reproductivo complejo, caracterizado por una larga época de floración (seis meses) y escasísima fructificación (menos del 2%), debido al gran número de frutos abortados.

Palabras clave: *Cistaceae*, *Ericaceae*, *Leguminosae*, *Labiatae*, *Thymelaeaceae*, polinización, fructificación, matorral, Doñana, España.

Abstract

HERRERA, J. (1987). Reproductive biology of some species of the Doñana scrub. *Anales Jard. Bot. Madrid* 44(2): 483-497 (in Spanish).

Particularities of the flower and fruit biology of fifteen shrub taxa of Doñana are reported. The taxa are in the families *Cistaceae*, *Ericaceae*, *Labiatae*, *Leguminosae* and *Thymelaeaceae*. Species rely largely on pollination vectors for fruiting: intensity of fruiting was low or even zero when pollinators were excluded. Wind pollination is restricted to two taxa in the *Ericaceae*, namely *Calluna vulgaris* and *Erica scoparia*. Moreover, the pollination system of the former is intermediate between anemophily and entomophily. Both *Cistaceae* and *Leguminosae* exhibit very similar reproductive traits for any species within the family. The *Labiatae* and *Ericaceae* show considerable dissimilarities among genera. *Daphne gnidium* has a complex reproductive behaviour, in which the flowering season extends through six months but fruiting is scarce due to continuous abortion of developing fruits.

Key words: *Cistaceae*, *Ericaceae*, *Leguminosae*, *Labiatae*, *Thymelaeaceae*, pollination, fructification, scrub, Doñana, Spain.

* Departamento de Botánica, Facultad de Biología. Apartado 1095. 41080 Sevilla.

INTRODUCCIÓN

Las características reproductivas de gran parte de los táxones que integran la flora de la Península Ibérica son todavía poco conocidas. El objetivo del presente trabajo es aportar información sobre las formas de reproducción en una muestra relativamente pequeña de dicha flora: quince especies del matorral de la Reserva Biológica de Doñana. Las especies se han seleccionado con el criterio de que representaran a familias concretas de especial interés en la formación vegetal conocida como matorral mediterráneo. El trabajo original en que se basa el presente estudio se realizó con un total de treinta especies y sirvió para la elaboración de la tesis doctoral del autor. Otros resultados de dicho trabajo han sido publicados aparte (HERRERA, 1986, 1987) y completan la exposición de los modos de reproducción en el matorral de Doñana.

ÁREA DE ESTUDIO Y MÉTODO

El estudio fue realizado en la Reserva Biológica de Doñana (Parque Nacional de Doñana, Huelva). La zona en que se llevó a cabo la mayor parte del trabajo de campo se encuentra cerca de la laguna del Ojillo, y contiene los dos tipos principales de matorral que se desarrollan en Doñana: el "monte blanco" o matorral xerofítico, y el "monte negro" o matorral higrofito. La primera de estas formaciones crece en lugares donde la capa freática está relativamente profunda con respecto al nivel del suelo, y la segunda donde hay condiciones de encharcamiento invernal (GONZÁLEZ BERNÁLDEZ, 1977; RAMÍREZ DÍAZ & *al.* 1977). Para una descripción completa de la vegetación de Doñana, véase RIVAS MARTÍNEZ & *al.* (1980).

Para el estudio se seleccionaron las especies más características y abundantes del matorral hasta un total de treinta. En el presente trabajo se exponen parte de los resultados correspondientes a quince de esas especies. Esta selección se ha hecho sobre la base de que éstas pertenecen a las familias mejor representadas en el matorral de Doñana y, en general, en el matorral del sur de España. Los resultados pueden dar una buena orientación sobre las tendencias que sigue el matorral en cuanto a su reproducción. *Daphne gnidium* ha sido incluida, en primer lugar, por tener características muy llamativas que contrastan con las de las otras especies, y en segundo lugar por tratarse de una especie muy común. Los datos correspondientes a las especies no incluidas en el presente trabajo pueden encontrarse en HERRERA (1986, 1987).

La zona de estudio fue visitada semanalmente desde diciembre de 1982 hasta marzo de 1984. Durante ese período de tiempo se realizó el trabajo de campo, consistente en determinar la fenología de floración de las especies, los niveles de fructificación, y en tratar de aclarar tantos aspectos de la biología floral como fuera posible. Se marcaron individuos o parte de individuos, generalmente diez por cada especie, en los que se comprobaba periódicamente el número de flores y la presencia o ausencia de frutos. Datos detallados sobre la fenología de la floración y fructificación de las especies aquí tratadas y de las demás estudiadas pueden encontrarse en HERRERA (1986). En los individuos estudiados se realizaba el recuento de frutos producidos en condiciones de polinización natural y en ausencia de polinizadores (cubriendo ramas con bolsas de tela de nylon). Cuando exis-

tían motivos para suponer que también el viento podía actuar como vector de polinización (*Calluna vulgaris*, *Erica scoparia*) se cubrieron además otras ramas con bolsas de papel.

Las observaciones referentes a la biología floral incluyen la determinación de la duración y momento de apertura de las flores, cambios posteriores a la antesis de los estambres, el estilo o la corola (dicogamia, por ejemplo) y mecanismo de polinización. Para las observaciones que implicaban marcaje de flores o de frutos (*Daphne gnidium*) se emplearon pinturas de diversos colores, que se aplicaban a los pedicelos. Como parte del estudio de la biología de estas especies, se realizaron observaciones sobre su capacidad de rebrote —producción de nueva biomasa aérea a partir de las partes subterráneas. Estas observaciones se hicieron sobre plantas dañadas de forma fortuita por personas, animales o el fuego en el período 1983-85.

RESULTADOS

ERICACEAE

Calluna vulgaris (L.) Hull. es una de las especies más características del “monte negro” de Doñana. Sus flores son de color rosado con cuatro sépalos de mayor tamaño (3-4 mm de longitud) que la corola, la cual es insignificante y queda incluida dentro de los sépalos. Tiene ocho estambres cuyas anteras están estrecha y lateralmente unidas, formando un anillo alrededor del estilo. Al separarse las anteras, el anillo se abre y el polen sale a través de surcos longitudinales. Como la liberación del polen por las anteras es bastante brusca, éstas quedan rápidamente vacías, y es común la formación de nubes de polen al sacudir las plantas. El estilo se proyecta fuera de la corola y está curvado de manera que la superficie estigmática queda en posición aproximadamente horizontal. La falsa corola que forman los sépalos permanece coloreada y vistosa mucho tiempo después de que la flor ya no libere polen ni el estigma sea receptivo.

La llegada de los insectos a las flores es necesaria para que la fructificación sea máxima, pero el transporte por el viento del polen también juega cierto papel en la producción de frutos. Ramas de *C. vulgaris* cubiertas por bolsas de tela de nylon —polinización anemófila más autogamia— arrojaron un 41 % de fructificación, frente al 24 % de las ramas cubiertas con bolsas de papel —solo autogamia. Flores polinizadas libremente —insectos, más viento, más autogamia— tuvieron un 88 % de fructificación. Sugerimos que en esta especie el sistema es mixto entre anemofilia y entomofilia. PROCTOR & YEO (1973) lo señalan como una posibilidad en *C. vulgaris*, pero sin aportar datos concretos. El fruto es una cápsula que contiene hasta diez semillas muy pequeñas. La corola y los sépalos son persistentes en el fruto. Al abrirse las cápsulas las semillas son transportadas por el viento. Esta especie posee la capacidad de regenerarse vegetativamente a partir de la cepa cuando la parte aérea es destruida.

Erica ciliaris L. tiene inflorescencias terminales, con flores rosadas en número de cuatro a doce, de 6-10 mm de longitud. La corola es urceolada, curvada y ensanchada en la base. Los estambres tienen filamentos largos que sitúan a las anteras justo en el estrechamiento del tubo de la corola, obstruyendo la entrada.

La liberación del polen se produce por poros. La dehiscencia poricida es relativamente común en *Ericaceae* y está relacionada con fenómenos de polinización por vibración (BUCHMAN, 1983). El estilo es largo y sitúa al estigma fuera de la corola. El ovario de las flores de *E. ciliaris* contiene hasta cuatrocientos primordios seminales; el fruto es una cápsula que puede contener más de cien semillas pequeñísimas, que se dispersan con ayuda del viento. Estas semillas son las más pequeñas de las especies estudiadas del matorral, ya que pesan tan solo una centésima de miligramo. Las flores cubiertas con bolsas de tela no produjeron casi ningún fruto —1 %, frente al 45 % en polinización libre—, por lo que es necesario concluir que la polinización es única y exclusivamente entomófila.

Erica scoparia L. es uno de los componentes mayoritarios del brezal de Doñana. Produce pequeñas flores —2 mm de longitud—, de color blanco-verdoso, que se desarrollan sobre las ramas del año anterior, en grupos de dos, en las axilas de las hojas. La floración tiene lugar a comienzos de mayo (HERRERA, 1986) y, aunque los botones están formados desde febrero, las anteras no contienen polen hasta abril. El largo período que transcurre entre la aparición de los botones y la antesis hace que gran cantidad de ellos sean destruidos por insectos fitófagos. La corola es urceolada y contiene ocho estambres, cuyas anteras ocupan la mayor parte del espacio. Las anteras tienen grandes poros por los que sale el polen, seco y abundante, que vuela formando nubes al sacudir las ramas. No hemos observado en ningún momento néctar ni que las flores sean visitadas por insectos polinizadores. La superficie estigmática es grande en relación al tamaño de la flor, lo que facilita la captura del polen transportado por el viento. Flores de *E. scoparia* cubiertas con bolsas de tela tuvieron un 76 % de fructificación y las cubiertas con bolsas de papel un 31 %, mientras que las polinizadas libremente arrojaron un 89 %. El viento es un vector necesario —probablemente el único— para que la fructificación sea apreciable. Los frutos de *E. scoparia* son cápsulas que contienen de una a veinticuatro semillas muy pequeñas —dos centésimas de mg—. *E. scoparia* rebrota con fuerza a partir de las partes subterráneas.

CISTACEAE

Las especies de esta familia estudiadas aquí tienen atributos reproductivos muy similares. Hay pocas diferencias cualitativas entre ellas aparte del color de las flores. Tanto *Cistus salvifolius* L. como *C. libanotis* L. tienen flores blancas, mientras que las de las dos especies del género *Halimium* son amarillas. Por lo demás, su estructura floral es idéntica: los cinco pétalos se disponen en una superficie aproximadamente plana, en cuyo centro se encuentran numerosos estambres y el ovario. Naturalmente hay diferencias cuantitativas en el tamaño de las flores, en el número de estambres y de primordios seminales. En todas estas especies la recompensa floral principal o única es el polen. En las dos especies de *Cistus* se puede observar la presencia, bajo el ovario, de un disco nectarífero muy poco activo, que segrega minúsculas cantidades de néctar. Esta secreción no es lo suficientemente importante para oscurecer su carácter de típicas “flores de polen”. En las dos especies de *Halimium* no hemos observado ninguna secreción de néctar.

Otro aspecto en el que coinciden las *Cistaceae* es en el patrón diario de apertura y duración de las flores. En la figura 1 se ha representado dicho patrón para

C. libanotis, *Halimium commutatum* Pau y *H. halimifolium* (L.) Willk. En *C. salvifolius* el patrón es idéntico al de estas especies. Las flores comienzan a abrirse por la mañana y, cuando la corola está totalmente extendida, las anteras comienzan a liberar polen. Por la tarde los pétalos se desprenden y el cáliz vuelve a cerrarse, rodeando al ovario y los restos de estambres. La duración real de la flor es, por lo tanto, de unas cuantas horas. Cada planta renueva todos los días sus flores, y,

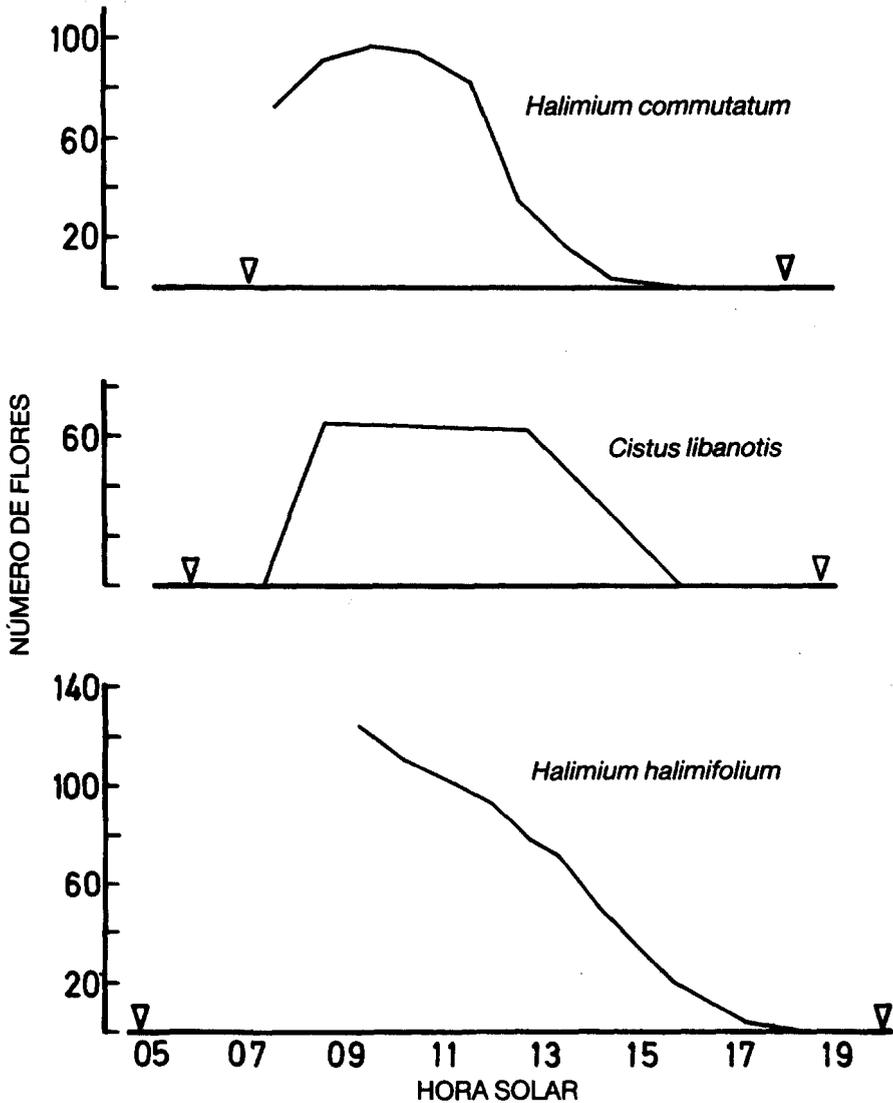


Fig. 1.—Patrón de apertura de las flores en tres especies de *Cistaceae*. Los triángulos sobre la abscisa indican las horas de salida y puesta del sol.

aunque las horas de extensión y caída de los pétalos pueden variar un poco de unos días a otros, observamos que el patrón se repite todos los días básicamente igual. También en todas las *Cistaceae* es necesaria la visita de los insectos para que haya una producción de semillas considerable. Las flores embolsadas producen frutos en un porcentaje siempre menor del 1% para cualquiera de las especies. En polinización libre la fructificación oscila entre el 92% de *Halimium commutatum* y el 41% de *H. halimifolium*.

TABLA 1

FRUCTIFICACIÓN EN FLORES POLINIZADAS LIBREMENTE DE *CISTUS LIBANOTIS* Y EN FLORES EN LAS QUE ADEMÁS DE LA POLINIZACIÓN POR LOS INSECTOS SE AÑADIÓ POLEN MANUALMENTE

Planta	Polinización libre		Polinización libre + manual	
	N.º de flores	N.º de frutos	N.º de flores	N.º de frutos
A	10	10	10	8
B	10	8	10	10
C	10	6	10	10
TOTAL	30	24(80%)	30	28(93%)

TABLA 2

EFFECTO DE DIVERSOS TRATAMIENTOS DE POLINIZACIÓN SOBRE LA FRUCTIFICACIÓN EN *CISTUS SALVIFOLIUS*

Tratamiento	N.º de flores	N.º de frutos	N.º de semillas por fruto
Polinización libre	15	14(93%)	28
Polen propio y embolsadas	18	7(39%)	10
Polen ajeno y embolsadas	17	16(94%)	47
Embolsadas	17	0	0

TABLA 3

FRUCTIFICACIÓN EN FLORES DE *HALIMIUM COMMUTATUM* POLINIZADAS MANUALMENTE CON POLEN DE DIVERSAS PROCEDENCIAS

Planta	Polen propio y embolsadas		Polen ajeno y embolsadas	
	N.º de flores	N.º de frutos	N.º de flores	N.º de frutos
A	5	0	5	5
B	5	0	5	5
C	5	0	5	5
TOTAL	15	0	15	15

En *Cistus libanotis* el fruto es una cápsula que se desprende de la planta tan pronto alcanza la madurez y se abre una vez en el suelo, dejando en libertad las semillas. En un intento de determinar si la intensidad de fructificación en *C. libanotis* estaba limitada por la cantidad de insectos, se realizó un experimento en el que se comparó la producción de frutos en flores polinizadas libremente y en flores en las que, además de permitir el acceso de los insectos, se polinizó suplementariamente a mano con polen procedente de otras plantas. Los resultados se reflejan en la tabla 1. No hay diferencias significativas entre las proporciones de flores que llegaron a producir fruto entre uno y otro tratamiento ($G=0,158$, g.l. = 1, $p>0,25$), ni tampoco en el número medio de semillas por cápsula ($t=0,928$, g.l. = 47, $p=0,25$). 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 había limitación de polinizadores, ya que el proporcionar polen adicional a los estigmas no contribuyó a incrementar la fructificación.

En la tabla 2 se muestran los resultados de una serie de polinizaciones hechas manualmente entre plantas de *Cistus salvifolius* para averiguar el efecto de la procedencia del polen sobre la fructificación. Las flores polinizadas con polen procedente de una flor en la misma planta (geitonogamia) 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. Estos resultados ponen en duda el que exista un mecanismo de autoincompatibilidad. En *C. salvifolius* las cápsulas no se desprenden de la planta al madurar, sino que permanecen unidas a ella liberando las semillas poco a poco.

Los resultados de una serie de polinizaciones controladas realizadas en *Halimium commutatum* se reflejan en la tabla 3. Son estos muy parecidos a los obtenidos en *C. salvifolius*, estribando la diferencia en que la fructificación es nula cuando el polen procede de la propia planta, lo que sugiere la existencia de autoincompatibilidad. Al igual que sucede en *C. libanotis*, las cápsulas de *H. commutatum* se desprenden de la planta cerradas y no se abren, para liberar las semillas, hasta que se han secado convenientemente en el suelo. Una particularidad de las flores de *H. commutatum* es que los estambres son sensibles de modo que al tocarlos reaccionan acercándose al centro de la flor para minutos después volver lentamente a separarse del ovario. Las flores de *H. halimifolium* no presentan esta característica. Las cápsulas de *H. halimifolium* no se desprenden de la planta al madurar, sino que la dehiscencia tiene lugar cuando todavía están unidas a ella, y la liberación de semillas es mucho más paulatina.

Por lo que respecta a la capacidad de regeneración vegetativa, hay que señalar que nunca hemos observado que las *Cistaceae* rebroten de la cepa tras la destrucción de su parte aérea. El mantenimiento de las poblaciones descansa en una abundante producción de semillas y en alcanzar tempranamente la edad reproductiva (2-3 años en *Halimium halimifolium*, *Cistus albidus* y *C. ladanifer*).

LEGUMINOSAE

La biología floral de todas estas especies se basa en la corola de morfología papilionada, típica de la familia, en la que una serie de modificaciones de los pétalos dan a la flor su forma característica. La corola es amarilla en todos los casos y

el polen es la única recompensa que reciben los insectos al no haber secreción de néctar.

Cytisus grandiflorus DC. es la especie que tiene la flor de mayor tamaño—de 30-40 mm— de las cuatro estudiadas. El conjunto de estambres y estilo—que es largo y recurvado— está mantenido a presión dentro de la quilla en el momento de la antesis y cuando ésta tiene lugar el polen ya ha sido liberado casi en su totalidad de las anteras. Cuando un insecto entreabre la quilla, el conjunto de estructuras mantenido allí se dispara hacia arriba, y se produce una pequeña nube de polen que cubre al insecto. Aunque el polen puede depositarse en cualquier lugar del cuerpo del insecto, su captura por el estigma se realiza sobre todo en el dorso del mismo, debido a la fuerte curvatura del estilo. Este es un mecanismo de polinización “nototribico” (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979), que es una peculiaridad exclusiva de *C. grandiflorus* si se compara con las otras especies de *Leguminosae*, en las que la captura de polen por el estigma se realiza siempre en la cara ventral del insecto—mecanismo “esternotribico”. Tras la primera visita de un polinizador, que en *C. grandiflorus* es siempre una abeja, la flor no recupera su forma inicial, sino que el conjunto de estambres y estilo queda expuesto al exterior. Esto es también una diferencia con respecto a *Ulex* y *Stauracanthus*, en los que el androceo y el gineceo vuelven generalmente al interior de la quilla. El fruto de *C. grandiflorus* es una legumbre que puede contener hasta doce semillas. En la madurez la legumbre se abre y libera con violencia las semillas. Éstas poseen una carúncula que se ha relacionado (RIDLEY, 1930) con la dispersión por hormigas. La liberación violenta de semillas y la presencia de carúncula se da también en las otras *Leguminosae* del matorral de Doñana. *C. grandiflorus* no es capaz de rebrotar cuando sus partes aéreas son destruidas.

Las flores de *Stauracanthus genistoides* se abren durante el día, sobre todo a las horas de mayor calor. El estandarte se despliega hacia arriba y queda erguido o incluso plegado hacia atrás. En esta situación es cuando la vistosidad de la flor es máxima y los insectos la visitan. Al llegar la tarde la mayoría de las flores comienzan a plegar el estandarte hacia abajo y pierden gran parte de su vistosidad. Por lo tanto, el máximo atractivo y la duración funcional de la flor se reducen a unas cuantas horas. Durante la noche no hay apertura de flores, y al día siguiente vuelve a repetirse el proceso. Los resultados de una serie de polinizaciones llevadas a cabo manualmente sugieren que puede existir, al igual que en otras *Leguminosae* (NETTANCOURT, 1977), un mecanismo de autoincompatibilidad; veinte flores (en cuatro plantas) a las que se aplicó polen de otra flor en la misma planta (geitonogamia) no produjeron ningún fruto, mientras que otras veinte polinizadas con polen ajeno (alogamia) originaron quince frutos.

En las cuatro especies de *Leguminosae* estudiadas las flores embolsadas no producían fruto, mientras que las polinizadas libremente alcanzaban porcentajes modestos: 5% en *Ulex minor*, 12% en *Cytisus grandiflorus*, 16% en *Ulex australis* y 40% en *Stauracanthus genistoides*. Tanto *S. genistoides* como las dos especies de *Ulex* son capaces de rebrotar de la cepa, de forma que no dependen exclusivamente de la producción de semillas para mantener sus poblaciones.

LABIATAE

Lavandula stoechas L. forma al comienzo de la primavera inflorescencias espiciformes constituidas por un eje en torno al que se disponen cuatro hileras vertica-

les de brácteas. Para un mayor número de detalles sobre la inflorescencia de *L. stoechas*, véase DEVESA & al. (1985). Las flores son tubulares, con cuatro estambres. El néctar es la principal recompensa de estas flores y por él son visitadas por los insectos. La liberación del polen tiene lugar incluso antes de la apertura de la flor y su dispersión, por los insectos, se realiza sobre todo el primer o segundo día de apertura. A partir de entonces la flor queda en estado receptivo. Se trata de una flor protándrica, aunque el fenómeno de dicogamia no sea tan fácil de percibir como en otras *Labiatae* (v.gr., *Rosmarinus officinalis*). El fruto de *L. stoechas* es una tetranúcula. La probabilidad de que una flor fructifique no depende solo de que haya polinización, sino también de la posición de la flor dentro de la inflorescencia (DEVESA & al., 1985). Las semillas maduras quedan reunidas dentro del cáliz y van saliendo a medida que el lóbulo superior del mismo, que actúa como opérculo, lo permite. Las flores polinizadas libremente fructificaron en un 69 %, mientras que flores embolsadas lo hicieron tan solo en un 4 %. *L. stoechas* carece de la capacidad de rebrotar y depende para su mantenimiento exclusivamente de la producción de semillas.

La floración de *Rosmarinus officinalis* tiene lugar en Doñana desde finales de otoño hasta comienzos de la primavera (HERRERA, 1986). Sus flores son bilabiadas, el labio inferior es el de mayor tamaño y está surcado por guías nectaríferas que forman hileras de pequeños puntos azules. El tubo de la corola queda parcialmente incluido en el cáliz y tiene de 5-6 mm de longitud. Presenta en la zona media una pequeña dilatación sacciforme (espolón) y dos invaginaciones que provocan un estrechamiento del tubo. Solo tiene dos estambres, con filamentos largos y curvados, que terminan cada uno en media antera. La terminación del estilo es bifida, aunque a veces uno de los lóbulos es muy corto. Las flores segregan néctar sólo durante el día y éste se acumula en el tubo de la corola. El polen es relativamente escaso y representa una recompensa secundaria para los insectos.

En la figura 2 se ha representado el patrón de apertura de las flores de *R. officinalis*, construido a partir de ochenta botones marcados y numerados individualmente y observados periódicamente en días sucesivos. La apertura de las flores se produce sobre todo durante la primera mitad del día. En las flores recién abiertas el estilo está erguido y su extremo queda fuera de la trayectoria previsible de un

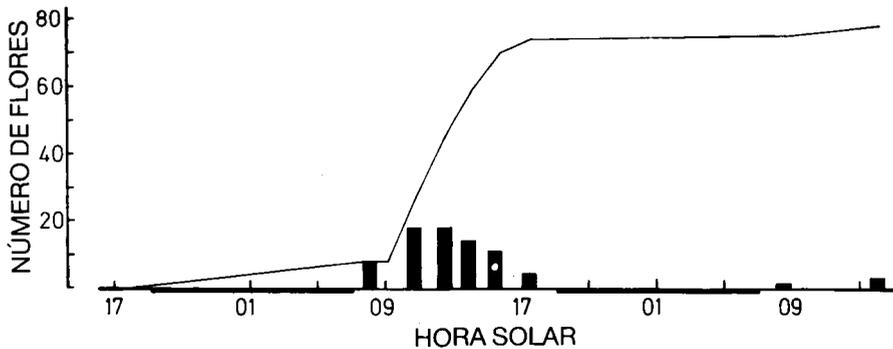


Fig. 2.—Patrón de apertura de flores en *Rosmarinus officinalis*. Las barras negras indican el número de flores nuevas en cada intervalo de tiempo.

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

El fruto de *R. officinalis* es una tetranúcula. La dispersión se produce por desprendimiento del fruto completo o de las semillas individualmente. Éstas presentan carúncula y son buscadas y transportadas por las hormigas, que podrían jugar cierto papel en la dispersión. Esta especie no es autoincompatible y puede producir cierta cantidad de semillas normales en ausencia de insectos (13% de fructificación en flores embolsadas). En condiciones de polinización libre se dieron importantísimas pérdidas de frutos verdes por aborto, lo que redujo la fertilidad al 31%. A esto hay que añadir que las tres cuartas partes de las semillas maduras eran inviables por carecer de embrión y, en consecuencia, la fertilidad real se redujo al 8%. El gran número de frutos verdes producidos para más tarde abortar, hace pensar en un mecanismo de aborto selectivo (NETTANCOURT, 1977; SEAVEY & BAWA, 1986).

La población de *Thymus mastichina* estudiada pertenecía a la subespecie *mastichina*. Una particularidad de este taxon es la ginodioecia, tan común en el género *Thymus* y en las *Labiatae* en general (JALAS, 1972). La corola es de color blanco, suavemente bilabiada y con el tubo, en gran parte (hermafroditas) o totalmente (femeninas), incluido en el cáliz. En las flores hermafroditas la corola tiene de 5-6 mm de longitud, mientras que en las femeninas, mucho menos vistosas, tiene 4 mm y los cuatro estambres están reducidos a estaminodios que no liberan polen. En ambos tipos florales la recompensa para los insectos polinizadores es el néctar. La fructificación fue extremadamente escasa en polinización libre (2%) y por ello los resultados de los embolsamientos (0% de fructificación) son poco concluyentes. La baja fertilidad espontánea podría deberse a una mayor proporción de plantas femeninas que de masculinas en la población (DOMMEE & *al.*, 1978). En la población estudiada las plantas hermafroditas representaban solo el 34% del total. Esta especie no rebrota y por tanto, al igual que las otras *Labiatae*, depende de la producción de semillas para su mantenimiento.

THYMELAEACEAE

Daphne gnidium suele encontrarse en Doñana formando parte de la vegetación perilacunar. El crecimiento vegetativo lo realiza en primavera y al llegar el verano florece. En el extremo de las ramas se forman inflorescencias terminales con 10-60 flores. Finalizada la floración y la fructificación, la planta queda en reposo durante el invierno. En primavera los extremos de las ramas del año anterior se ramifican dando lugar a cuatro o cinco nuevas ramas en cuyos extremos aparecerán las inflorescencias. Precisamente a este patrón de crecimiento se debe la estructura simpódica de las plantas y el que tanto las flores como los frutos estén

siempre expuestos sobre la parte superior de la planta. Esta especie posee gruesas raíces tuberosas a partir de las que la planta rebrota con extraordinaria fuerza, originando individuos cespitosos. Hemos comprobado, con frecuencia, que lo que parecen individuos distintos, situados a más de tres metros de distancia, son en realidad partes de un mismo individuo comunicadas a través del suelo por las raíces.

Las flores no presentan corola. Tienen un hipanto tubular y cuatro sépalos de color crema. Las flores segregan néctar y además desprenden un aroma suave, que se percibe bien por la noche. La antesis tiene lugar en el crepúsculo, como se comprueba en la figura 3. Es en ese momento cuando las anteras comienzan a liberar polen. Esas características definen el síndrome de la polinización nocturna por polillas o falenofilia (PIJL, 1961). En efecto, polillas de varias familias visitaban las flores durante la noche, pero también durante el día lo hacían numerosas abejas, avispas, lepidópteros y dípteros. *D. gnidium* es un ejemplo excelente de que las características de un síndrome no excluyen necesariamente a todos los demás polinizadores.

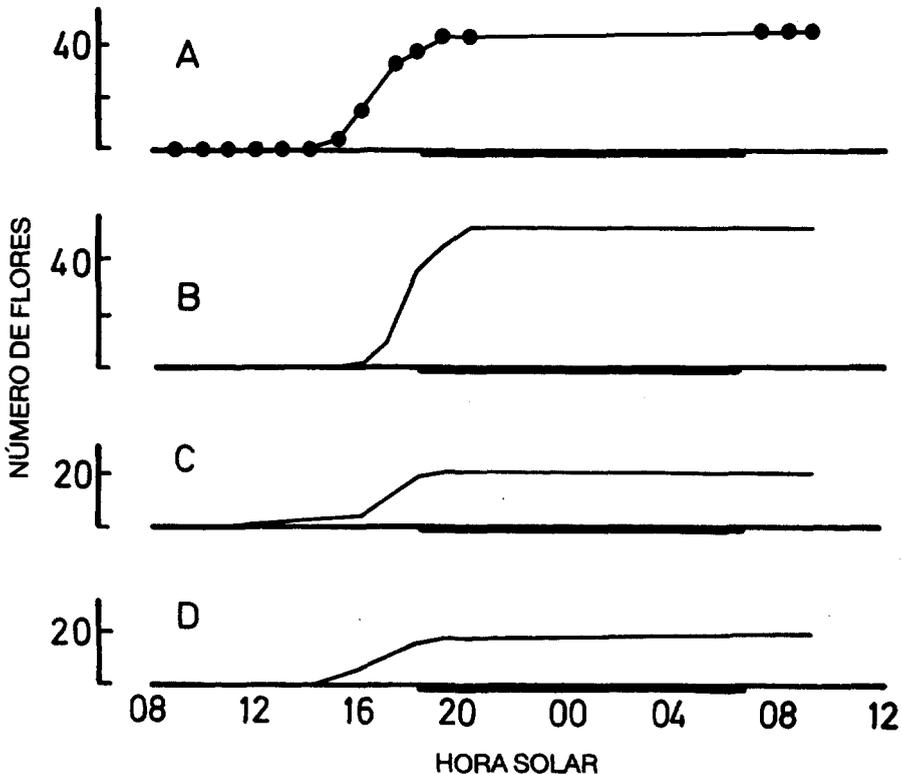


Fig. 3.—Patrón de apertura de flores en 4 individuos de *Daphne gnidium*. Los puntos negros indican las horas a las que se revisaron las flores.

La floración se extiende de junio a septiembre (fig. 4). Aunque prácticamente durante toda la época de floración hay frutos verdes, la mayoría de ellos se desprenden sin llegar a madurar. De un total de 496 frutos verdes marcados a lo largo de los meses de agosto, septiembre y octubre, tan solo 63 (13%) maduraron. Este comportamiento cambió radicalmente al llegar noviembre, mes en el que se aprecia un verdadero pico de aparición de frutos maduros (fig. 4), al bajar el número de abortos. Los escasos frutos que conseguían madurar antes de noviembre tenían semillas sin embrión. En resumen, la producción de flores desde junio a septiembre parece ser inútil por lo que a producción de semillas se refiere. Los frutos de *D. gnidium* son drupas, rojas cuando están maduras, que al ser consumidas por las aves dispersan las semillas (RIDLEY, 1930).

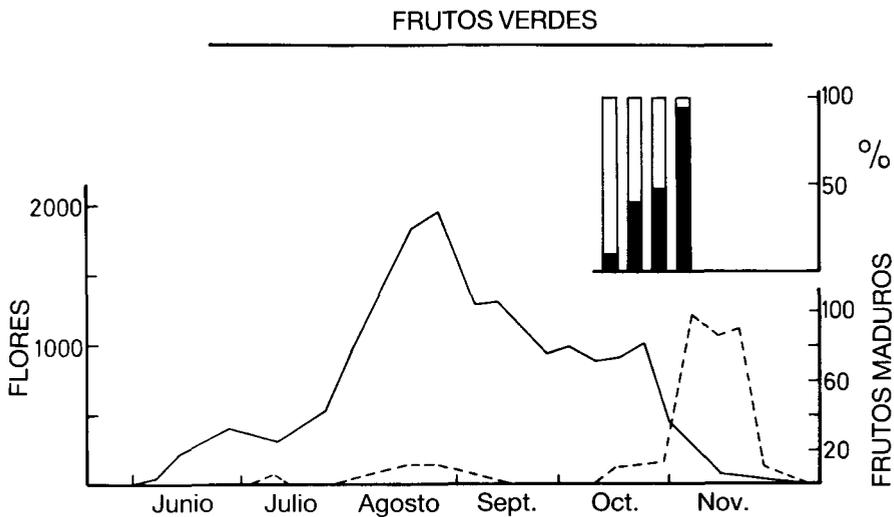


Fig. 4.—Curva de floración (línea continua) y de fructificación (línea discontinua) en *Daphne gnidium*. El histograma señala la proporción de semillas sin embrión (barras blancas) y con embrión (barras negras) en los frutos madurados en octubre y noviembre.

Los resultados de fructificación no hacen sino añadir más incógnitas a la biología de la especie. En polinización libre el porcentaje de fructificación fue solo de 1,4%, lo que se explica con relativa facilidad si se piensa que las plantas “renunciaban” a madurar sus frutos durante la mayor parte de la floración. Las flores embolsadas mostraron una intensidad de fructificación del 1,6%, que es estadísticamente igual ($G = 0,626$, g.l. = 1, $p > 0,25$) a la fructificación en polinización libre. Embolsar las flores no tuvo efecto alguno sobre la fructificación, lo que se contradice con el alto cociente entre número de granos de polen/número de primordios seminales que en esta especie oscila entre 6400 y 11000 (HERRERA, 1987). Según CRUDEN (1977) esos cocientes tan altos son característicos de plantas alógamas obligadas y *D. gnidium* no parece serlo.

DISCUSIÓN

Las especies incluidas en este trabajo son solo una muestra pequeña de la flora leñosa que constituye el matorral. Dicha formación ni siquiera es homogénea en cuanto a composición florística en todo el ámbito que la caracteriza (QUEZEL, 1981), y sería por tanto irreal pretender que los datos aportados resuman toda la complejidad de mecanismos reproductivos en el matorral. Nuestra intención ha sido más bien aportar datos que, al señalar aspectos de interés, faciliten futuros estudios. Una consecuencia fácilmente deducible es el importante componente taxonómico que existirá en cualquier estudio de mecanismos reproductivos, si los táxones pertenecen a unas pocas familias. Hay una limitación filogenética (BAKER, 1983) subyacente que se debe tener en cuenta al analizar los sistemas de reproducción en una muestra pluriespecífica.

La frecuencia de fenómenos como la autogamia, cleistogamia, apomixis, que independizan a las plantas de los vectores de polinización, ha sido relacionada con la "severidad ambiental" (MOLDENKE, 1975), la capacidad colonizadora que confieren a las plantas (LEVIN, 1972; BAKER, 1974) y, en general, con situaciones en que puede ser ventajoso reducir la variabilidad de la progenie (STEBBINS, 1957). Se trataría siempre de fenómenos derivados, siendo la condición anterior la polinización cruzada y los mecanismos abiertos de recombinación. La mayoría de las especies que pertenecen a comunidades de plantas perennes y leñosas dependen de vectores de polinización para reproducirse (v.gr., el bosque seco tropical, RUIZ ZAPATA & ARROYO, 1978; el bosque húmedo tropical, BAWA, 1979, BAWA & BEACH, 1983; los brezales en zonas templadas, READER, 1977). Las especies del matorral mediterráneo estudiadas aquí se inscriben mayoritariamente también en esa tendencia, ya que la fructificación se reduce a niveles insignificantes si se excluye a los polinizadores. Los mecanismos por los que puede llegarse a esa situación son diversos y la autoincompatibilidad genética solo es uno de ellos (STEPHENSON, 1981; SEAVEY & BAWA, 1986).

Daphne gnidium presenta un comportamiento reproductivo extraño. Contribuye a ello la ausencia de fructificación durante buena parte de la floración, y el porcentaje de autogamia que, a pesar de ser bajo, es indistinguible de la fructificación en polinización libre. Sugerimos que esta especie depende para su subsistencia de la capacidad de rebrotar y de la multiplicación vegetativa y, en menor medida, de plántulas procedentes de semillas. La fructificación escasa es la regla en todas las poblaciones observadas hasta la fecha, y es razonable suponer que se trata de un taxon parcialmente apomíctico. El género *Daphne* se incluye dentro de un grupo o elemento premiocénico de la flora mediterránea, junto con géneros como *Chamaerops*, *Olea*, *Juniperus*, *Pistacia* y *Osyris*, por ejemplo (RAVEN, 1973). Se trata de un género que existía antes de la implantación del clima mediterráneo y que con toda seguridad sufrió los avatares climáticos de las glaciaciones. Estrategias reproductivas que tienden a la apomixis son relativamente comunes en los grupos de plantas que, además de ser muy antiguos, han sufrido perturbaciones intensas en sus hábitat por las glaciaciones (v.gr., en los géneros *Sorbus* y *Rubus*).

Por el contrario, en táxones tan típicos del Mediterráneo —y que posiblemente evolucionaron en condiciones climáticas parecidas a las actuales; RAVEN, 1973— como las especies de los géneros *Cistus* y *Halimium*, la estrategia repro-

ductiva es muy diferente: abundantísima producción de semillas y nula multiplicación vegetativa. Podemos imaginar un continuo de sistemas reproductivos, en uno de cuyos extremos encontraríamos a *Daphne gnidium* y las especies que se comportan como ella, y en el otro a las que lo hacen como las *Cistaceae*. Entre ambos extremos podríamos situar a los representantes de *Labiatae*, *Ericaceae*, *Leguminosae*, etc. En última instancia, la diversidad de mecanismos reproductivos en el matorral estará en relación con la diversidad taxonómica de las especies que lo componen y sus respectivas historias evolutivas.

AGRADECIMIENTOS

Estudio realizado con cargo al proyecto 264/82 de la CAICYT dirigido por el Prof. Dr. Salvador Talavera. El autor agradece a S. Talavera los comentarios al manuscrito; a la Estación Biológica de Doñana (C.S.I.C.), las facilidades para trabajar en la Reserva, y al Departamento de Botánica, Facultad de Biología, Sevilla, la ayuda prestada.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BAKER, H. G. (1974). The evolution of weeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 1-24.
- BAKER, H. G. (1983). An outline of the history of anthecology or pollination-biology. In: L. Real (Ed.), *Pollination Biology*: 7-28. Orlando.
- BAWA, K. S. (1979). Breeding systems of trees in a tropical wet forest. *New Zealand J. Bot.* 17: 521-524.
- BAWA, K. S. & J. H. BEACH (1983). Self-incompatibility systems in the Rubiaceae of a tropical lowland wet forest. *Amer. J. Bot.* 70: 1281-1288.
- BUCHMANN, S. L. (1983). Buzz pollination in angiosperms. In: C. E. Jones & R. J. Little (Eds.), *Handbook of experimental pollination biology*: 73-113. New York.
- CRUDEN, R. W. (1977). Pollen-ovule ratios: a conservation indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31: 32-46.
- DEVESA, J. A., J. ARROYO & J. HERRERA (1985). Contribución al conocimiento de la biología floral del género *Lavandula* L. *Anales Jard. Bot. Madrid* 42: 165-186.
- DOMMEE, B., M. W. ASSOUD & G. VALDEYRON (1978). Natural selection and gynodioecy in *Thymus vulgaris* L. *Bot. J. Linn. Soc.* 77: 17-28.
- FAEGRI, K. & L. VANDER PIJL (1979). *Principles of pollination ecology*. 3rd ed. Oxford.
- GONZÁLEZ BERNÁLDEZ, F. (1977). Síntesis de los ecosistemas del Bajo Guadalquivir. *Monografías ICONA* 18: 9-21.
- HERRERA, J. (1986). Flowering and fruiting phenology in the coastal shrublands of Doñana, south Spain. *Vegetatio* 68: 91-98.
- HERRERA, J. (1987). Flower and fruit biology in southern Spanish mediterranean shrublands. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 74: 69-78.
- JALAS, J. (1972). *Thymus*. In: T. G. Tutin & al. (Eds.), *Flora Europaea* 3: 172-182. Cambridge.
- LEVIN, D. A. (1972). Competition for pollinator service: a stimulus for the evolution of autogamy. *Evolution* 26: 668-674.
- MOLDENKE, A. R. (1975). Niche specialization and species diversity along a California transect. *Oecologia* 21: 219-242.
- NETTANCOURT, D. DE (1977). *Incompatibility in angiosperms*. Berlin.
- PIJL, L. VAN DER (1961). Ecological aspects of flower evolution. III. Zoophilous flower classes. *Evolution* 15: 44-59.
- PROCTOR, M. C. F. & P. YEO (1973). *The pollination of flowers*. London.
- QUEZEL, P. (1981). Floristic composition and phytosociological structure of sclerophyllous matorral around the Mediterranean. In: F. di Castri & H. A. Mooney (Eds.), *Mediterranean-type ecosystems*: 213-224. New York.
- RAMÍREZ-DÍAZ, L., F. GARCÍA NOVO, J. MERINO ORTEGA & F. GONZÁLEZ-BERNÁLDEZ (1977). Sistemas de arenas y dunas estabilizadas de la Reserva Biológica de Doñana. *Monografías ICONA* 18: 159-193.

- RAVEN, P. H. (1973). The evolution of mediterranean floras. In: F. di Castri & H. A. Mooney (Eds.), *Mediterranean-type ecosystems*: 213-224. New York.
- READER, R. J. (1977). Bog ericad flowers: self-compatibility and relative attractiveness to bees. *Canad. J. Bot.* 55: 2279-2287.
- RIDLEY, H. N. (1930). *The dispersal of plants throughout the world*. Ashford.
- RIVAS MARTÍNEZ, S., M. COSTA, S. CASTROVIEJO & E. VALDÉS (1980). Vegetación de Doñana (Huelva-España). *Lazaroa* 2: 5-189.
- RUIZ ZAPATA, T. & M. T. K. ARROYO (1978). Plant reproductive ecology of a secondary deciduous forest in Venezuela. *Biotropica* 10: 221-230.
- SEAVEY, S. R. & K. S. BAWA (1986). Late-acting self-incompatibility in angiosperms. *Bot. Rev.* 52: 195-219.
- STEBBINS, G. L. (1957). Self fertilization and population variability in the higher plants. *Amer. Naturalist* 91: 337-354.
- STEPHENSON, A. G. (1981). Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12: 253-279.

Aceptado para publicación: 28-IV-1987