

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

por

JUAN ANTONIO DEVESA, JUAN ARROYO & JAVIER HERRERA*

Resumen

DEVESA, J. A., J. ARROYO & J. HERRERA (1985). Contribución al conocimiento de la biología floral del género *Lavandula* L. *Anales Jard. Bot. Madrid* 42 (1): 165-186.

Se estudian algunos aspectos morfológicos y reproductivos de tres táxones del género *Lavandula* L.: *L. stoechas* subsp. *stoechas*, *L. stoechas* subsp. *sampaiana* y *L. stoechas* subsp. *luisieri*, representados en Andalucía occidental (SW de España). Se comparan los táxones en cuanto a la producción y morfología florales, producción de néctar y polen y fructificación, entre otros aspectos. Se aprecian diferencias en la duración de las inflorescencias y su producción floral, duración de las flores, características del néctar y, en general, en la mayor parte de los aspectos relacionados con la dinámica de la inflorescencia, si bien los tres táxones muestran también muchos puntos en común.

Abstract

DEVESA, J. A., J. ARROYO & J. HERRERA (1985). Contribution to the knowledge of the floral biology of the genus *Lavandula* L. *Anales Jard. Bot. Madrid* 42(1): 165-186 (in Spanish).

Morphologic and reproductive aspects of three taxa of *Lavandula*, *L. stoechas* subsp. *stoechas*, *L. stoechas* subsp. *sampaiana* and *L. stoechas* subsp. *luisieri*, living in western Andalusia (southern Spain) are studied. The taxa are compared in their flower morphology, flower, nectar and pollen production, fruit and seed set. Although all three taxa share basic reproductive traits, differences may be observed concerning the dynamics of the inflorescence (patterns of flower appearance, inflorescence and flower life span), characteristics of the nectar and flower morphology.

INTRODUCCIÓN

El género *Lavandula* L. comprende alrededor de unos 30 táxones, fundamentalmente arbustivos, de gran importancia en la vegetación mediterránea y cuya área de distribución abarca la totalidad de los países europeos de la cuenca mediterránea y territorios africanos por encima de los 10° de latitud N, extendiéndose por el W a Portugal, Islas Canarias, Azores y Madeira, y por el E hasta las penínsulas arábigas e india (CHAYTOR, 1937). Se considera dividido en la actualidad en cinco secciones: *Lavandula* (sect. *Spica* Ging.), *Stoechas* Ging., *Pterostoechas* Ging., *Chaetostachys* Bentham y *Subnuda* Chaytor (GINGINS DE LASSARAZ, 1826;

(*) Departamento de Botánica, Facultad de Biología. Sevilla.

BENTHAM, 1833; CHAYTOR, *l.c.*) que se separan fácilmente entre sí en base a caracteres relativos fundamentalmente a la inflorescencia, morfología foliar y hábito. De todas ellas solo las tres primeras están representadas prácticamente en toda el área de distribución, en tanto que la sect. *Subnuda* se restringe al S de Arabia e islas de Socotora, y la sect. *Chaetostachys* (única con representantes herbáceos), a la península índica.

La sect. *Stoechas* (en algunos de cuyos táxones se centra este estudio) se caracteriza fundamentalmente porque sus representantes llevan espigas de verticilastros densos, más o menos pedunculadas, con brácteas conspicuamente dimórficas, unas fértiles que portan en sus axilas las flores y otras estériles, generalmente coloreadas, situadas en el extremo distal de la inflorescencia y muy diferentes de las anteriores (fig. 1). Además, es característico que los cálices presenten el diente posterior prolongado en un apéndice conspicuo de morfología variable. Con la excepción de *L. dentata* L., única en el grupo con hojas pectinado-pinnatifidas o dentadas, el resto de los táxones de la sect. *Stoechas* presentan hojas enteras y muestran, en general, gran semejanza entre sí, lo que hace muy variable el tratamiento dado por los distintos autores que sobre ellos han trabajado, habiéndose descrito gran cantidad de táxones con categoría específica y, sobre todo, infraespecífica (véase CHAYTOR, *l.c.*; ROZEIRA, 1949). No obstante, parece haber unanimidad en segregar de este complejo *L. viridis* L'Hér., de brácteas estériles verdosas e indumento densamente hirsuto.

Es en la Península Ibérica y NW de África donde *L. stoechas* s.l. presenta la mayor variabilidad morfológica y de donde se ha descrito mayor número de híbridos, incluso con táxones pertenecientes a otras secciones, lo que parece indicar, según CHAYTOR (*l.c.*), que las regiones sudoriental de Portugal y sudoccidental de España constituyen un centro de diferenciación del grupo. Por este motivo, y ante la necesidad de una mejor comprensión del grupo en Andalucía occidental (*) se ha creído oportuno abordar el estudio de la biología floral de los táxones del complejo *L. stoechas* s.l. aquí representados, esto es, *L. stoechas* L. subsp. *stoechas*, *L. stoechas* subsp. *luisieri* (Rozeira) Rozeira y *L. stoechas* subsp. *sampaiana* Rozeira, todos ellos estrechamente relacionados fenéticamente y de gran importancia en la vegetación arbustiva de la zona.

Los tres táxones se separan por detalles de la flor e inflorescencia. Así, todos presentan en el tubo corolino pelos oclusivos encaminados a evitar la extracción del néctar por parte de insectos no estrictamente polinizadores (HERRERA & *al.*, 1984), pero sólo en *L. stoechas* subsp. *sampaiana* dichos pelos no son apreciables externamente a nivel de la garganta (fig. 1). *L. stoechas* subsp. *luisieri* y *L. stoechas* subsp. *stoechas* se distinguen entre sí por el indumento del dorso de sus brácteas fértiles, constituido por pelos estrellados menores de 0,1 mm en aquella y por pelos ramificados mayores de 0,5 mm en ésta. Por otro lado, *L. stoechas* subsp. *sampaiana* es, desde el punto de vista ecológico, la más adaptable, apareciendo en el área de estudio en hábitat y situaciones muy diversas; *L. stoechas* subsp. *luisieri* es particularmente abundante en el matorral de sotobosque y de sustitución de quejigares, alcornoques y encinares en el piso meso-mediterráneo, en tanto que *L. stoechas* subsp. *stoechas* parece sustituir a ésta en situaciones más térmicas.

(*) En la actualidad se está elaborando una Flora vascular de Andalucía occidental, para la que el primero de los autores ha revisado el género *Lavandula*.

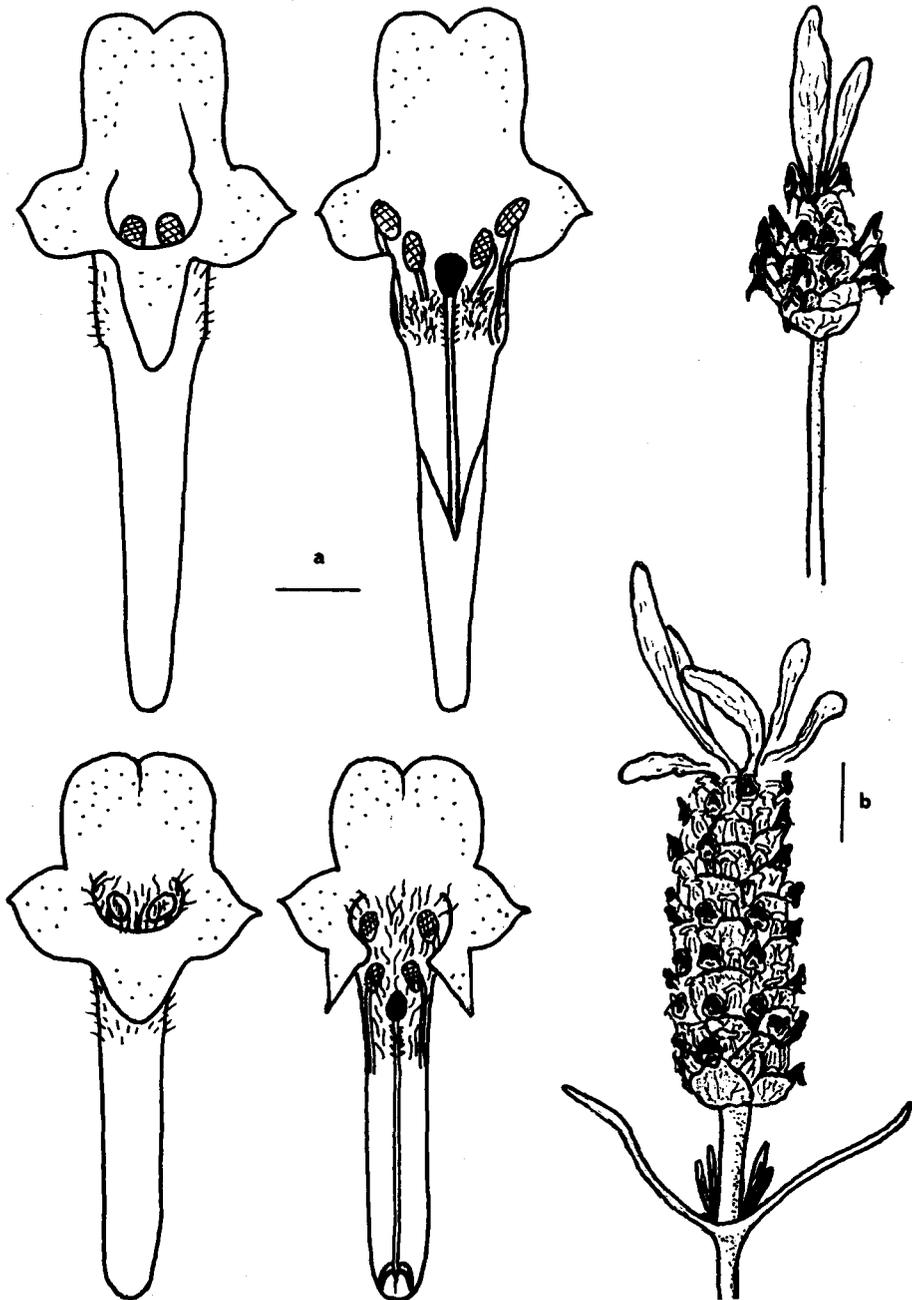


Fig. 1.—Morfología de flores e inflorescencias. Parte superior: *L. stoechas* subsp. *sampaiana*. Parte inferior: *L. stoechas* subsp. *stoechas*. a = 1 mm; b = 1 cm.

MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio directo sobre la inflorescencia y flor se efectuó a partir de individuos cultivados en el jardín experimental del Departamento de Botánica de la Facultad de Biología de Sevilla, donde fueron trasplantadas las plantas desde las poblaciones de origen*. Los datos obtenidos se sometieron generalmente a los oportunos "test" de significación, si bien hubiera sido deseable en algunos casos disponer de mayor número de datos para reforzar las generalizaciones.

Inflorescencia y flor: Con objeto de conocer el comportamiento de las inflorescencias en la producción de flores, el número de éstas que eran capaces de originar y el tiempo en que permanecían activas, se siguieron un total de 31 espigas correspondientes a los tres táxones (de 9 a 13 por taxon), en las que se registró la producción de flores durante todo su período de floración, anotándose cada día el número de flores nuevas producidas y su situación espacial en la inflorescencia.

Para el estudio del patrón de apertura de las flores se marcaron y numeraron 4-5 inflorescencias en 3-4 individuos de cada taxon. En cada inflorescencia se eliminaron al inicio de la experiencia todas las flores abiertas existentes, marcándose a continuación cada 8 horas las flores producidas durante las 40 horas siguientes.

La estimación de la duración floral se efectuó tras estudiar 31 espigas correspondientes a los tres táxones, utilizándose en cada una de ellas 10-11 flores (las situadas en los ángulos) que se marcaban y de las que se controlaba el día en que desaparecían. En cada espiga estudiada las flores podían ser recogidas el mismo día o en días consecutivos, para estimar así las posibles variaciones en la duración floral con el transcurso del tiempo. Igualmente, la elección de espigas se hizo en tiempos diferentes a lo largo del período de floración de cada taxon.

Al objeto de conocer —de manera aproximada— la producción de polen por flor se utilizaron 1-2 anteras procedentes de flores cerradas que se homogeneizaban en un volumen conocido de una solución de safranina a la que se habían añadido unas gotas de detergente. De la suspensión de polen se extraían sucesivas muestras (10 réplicas) de 5 μ l y se procedía en cada una al recuento de los granos de polen. El promedio de las 10 réplicas se multiplicaba por el factor de dilución, lo que permitía aproximar la producción de granos/antera para la flor analizada. En conjunto se analizaron de 5 a 12 flores para cada taxon.

Para el estudio de la producción de néctar se embolsaron ramas completas de

* *Lavandula stoechas* L., Sp. Pl.: 573 (1753) subsp. *stoechas*

L. stoechas subsp. *caesia* Borja & Rivas Goday in Rivas Goday & Esteve, Anales Acad. Farmacia (Madrid) 38: 458 (1972).

CADIZ: M1, Algeciras, c. El Tiradero, 31-X-1983, *J. Arroyo & M. Barrera*. M2, Barbate, 31-X-1983, *J. Arroyo & M. Barrera*.

Lavandula stoechas subsp. *luisieri* (Rozeira) Rozeira, Agron. Lusit. 24: 173 (1964)

L. stoechas var. *luisieri* Rozeira, Brotéria, Ser. Ci. Nat. 18: 69 (1949).

CÓRDOBA: M3, entre Trassiera y el castillo de la Albaida, 18-XI-1983, *J. Arroyo*.

HUELVA: M4, puerto del Moral, 12-XI-1983, *J. L. Pastor*.

Lavandula stoechas subsp. *sampaiana* Rozeira, Brotéria, Ser. Ci. Nat. 18: 70 (1949).

CÓRDOBA: M5, entre Trassiera y el castillo de la Albaida, 30-X-1983, *J. A. Devesa*. M6, ibídem, 18-XI-1983, *J. Arroyo*.

HUELVA: M7, Reserva Biológica de Doñana, sabinar del Ojillo, 10-XI-1983, *J. Herrera*. M8, ibídem, 20-XII-1983, *J. Herrera*.

individuos pertenecientes a los tres táxones. Al cabo de 24 horas se extraía el néctar acumulado durante el período, utilizándose para ello una micropipeta; se medía en mm la altura alcanzada por la columna de néctar y se expresaba finalmente el volumen en microlitros (μl). La concentración del néctar (generalmente el acumulado de varias flores) se midió con dos refractores de azúcares marca Atago (mods. N1 y N2) calibrados a la temperatura ambiente. Se obtuvo así una estimación de la cantidad de azúcar producido por flor al multiplicar el volumen de néctar producido por flor (μl) por la concentración de éste (expresada en tanto por ciento peso/peso), según el procedimiento habitual (CRUDEN & HERMANN, 1983).

Fructificación: Para calibrar la importancia de la visita de los polinizadores sobre la fructificación se embolsaron espigas individuales de los tres táxones, con objeto de impedir la visita de los insectos, utilizándose para ello mallas de "nylon" con poros de unos 0,2 mm de diámetro. Las espigas embolsadas eran marcadas y se sostenían erguidas mediante un soporte para evitar posibles efectos mecánicos de la bolsa sobre el normal desarrollo de la inflorescencia. Paralelamente se marcaron espigas (utilizadas como testigos) que quedaron en todo momento libremente expuestas a la visita de los polinizadores.

Cuando las espigas estaban totalmente maduras se procedió al recuento de frutos producidos en las espigas embolsadas y en las utilizadas como testigos, comparándose los valores encontrados entre unas y otras. Para cada individuo se utilizaron dos espigas, una embolsada y otra libremente polinizada.

Para comprobar si la presencia de brácteas estériles tenía o no un efecto inmediato sobre la atracción de los polinizadores (y en consecuencia en la fructificación) se marcó en cada individuo una espiga a la que antes de florecer se le suprimieron las brácteas. Posteriormente se efectuó el recuento de frutos y se comparó la producción con la habida en las espigas libremente polinizadas y provistas de brácteas estériles. De igual manera, en *L. stoechas* subsp. *luisieri* se procedió en un individuo a la eliminación de las brácteas estériles de todas sus inflorescencias, antes de que iniciaran la floración, con la intención de comparar más adelante si había diferencia significativa en la producción de frutos con respecto a individuos normales.

En todos los recuentos de frutos se tomaron sistemáticamente 20 cálices por inflorescencia, de los que 10 de ellos correspondían a las flores centrales de cada cima dicasial y las 10 restantes a flores laterales sin discriminación de orden. Se intentó así controlar las posibles variaciones existentes en la fructificación, a tenor de la posición de las flores en la inflorescencia.

RESULTADOS

A. Inflorescencia

Número de flores: El número de flores que produce cada inflorescencia está en función del número de brácteas fértiles que posea y del número de aquellas que llegan a desarrollarse en la axila de cada bráctea.

En todas las inflorescencias de los táxones estudiados, las brácteas fértiles se disponen en cuatro filas, opuestas dos a dos y decusadas, permaneciendo su

número constante desde un principio. Todas las filas poseen igual número de brácteas o, a veces, las dos cuyas brácteas inferiores se insertan más abajo poseen una menos. El número medio de brácteas es significativamente menor en la subsp. *sampaiana* respecto a las subespecies *stoechas* y *luisieri* (test *t* de Student para muestras con diferentes varianzas: $t=7,085$ y $t=6,747$, respectivamente; $p<0,001$ en los dos casos), no existiendo diferencias significativas entre las subespecies *stoechas* y *luisieri* ($t=0,809$; $p>0,5$), lo que evidentemente entraña una menor producción de flores por inflorescencia en la subsp. *sampaiana*, que en las subespecies *stoechas* y *luisieri* (tabla I).

Por otro lado, en las axilas de las brácteas fértiles se localizan las cimas dicasiales, integradas por 5-7(-9) flores sentadas que, aunque presentes siempre sus cálices, difícilmente llegan todas a florecer y mucho menos a fructificar. En *L. stoechas* subsp. *sampaiana* es donde se ha observado para cada bráctea el desarrollo de mayor número de flores; y es muy significativo el hecho de que es precisamente este taxon el que muestre espigas de menores dimensiones y menor número de brácteas fértiles (tabla I).

La mayor producción floral por inflorescencia se observó en *L. stoechas* subsp. *stoechas*, y la menor, en la subespecie *sampaiana*; en *L. stoechas* subsp. *luisieri* se observó una diferencia notable en la producción floral respecto a la subsp. *stoechas*, a pesar de tener ambas un promedio de brácteas fértiles muy similar, lo que se explica, sin duda, por el menor número de flores desarrolladas por bráctea en aquella (tabla I).

Patrón de floración: Se siguió la evolución de las inflorescencias a lo largo del tiempo, desde el momento en que aparecía la primera o primeras flores hasta que aquéllas dejaban de producirse. Se pudo constatar cómo la amplitud de floración de las espigas era muy variable y que la aparición de flores en una espiga en particular no es homogénea a lo largo del tiempo, sino que hay momentos de mayor actividad en este sentido.

La amplitud de la floración observada en las espigas de los ejemplares cultivados osciló entre 21 y 57 días (tabla I). Esta resultó ser máxima en *L. stoechas* subsp. *sampaiana* y mínima en la subsp. *luisieri*, habiéndose observado que existe una estrecha relación entre la amplitud de la floración de una espiga y el momento

TABLA I
CARACTERÍSTICAS DE LAS INFLORESCENCIAS Y GRANOS DE POLEN
PRODUCIDOS POR ANTERA

	ST			LU			SA		
	\bar{X}	es	n	\bar{X}	es	n	\bar{X}	es	n
N.º brácteas estériles	5,1	0,3	11	5,0	0,4	11	4,1	0,4	12
N.º brácteas fértiles	30,4	1,7	10	27,3	1,7	9	18,2	0,5	13
N.º flores/espiga	187,5	16,4	11	138,9	12,5	9	127,5	5,2	13
N.º flores/bráctea	6,1	0,3	10	5,1	0,3	9	7,0	0,2	13
Amplitud floración	41,2	2,8	11	29,9	1,3	9	47,8	1,3	13
Granos de polen/antera	1042	56	5	1282	149	5	1030	58	12

\bar{X} = media; es = error standard; n = n.º de datos. Amplitud de floración en días.

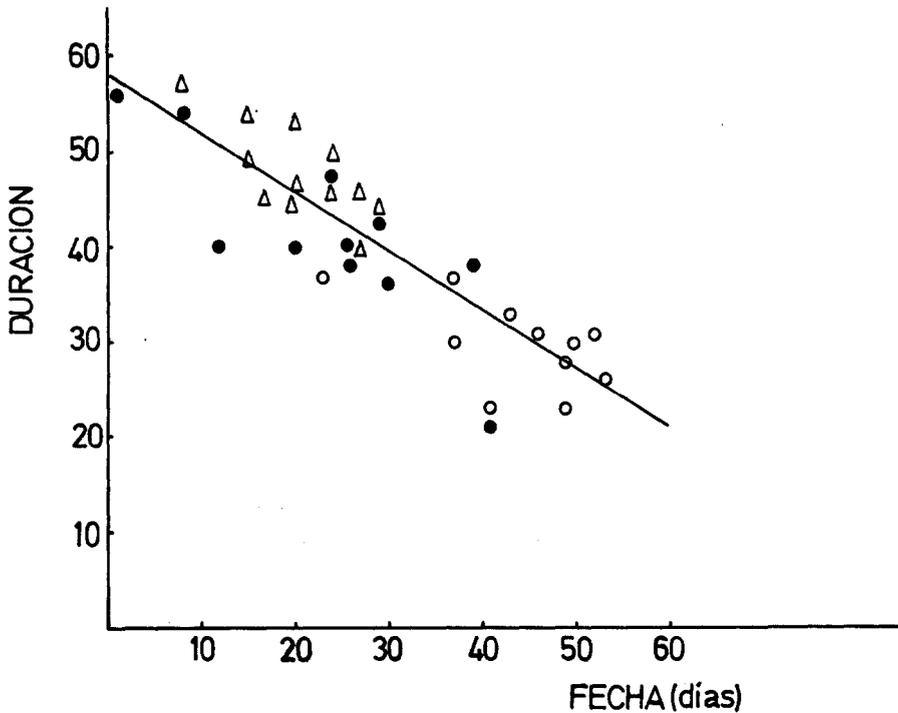


Fig. 2.—Relación entre la fecha de aparición de la primera flor de una espiga y la duración de la misma (número de días en que permanece con flores). El día número 1 en la abscisa corresponde al 21 de febrero. ● *L. stoechas* subsp. *stoechas*; ○ *L. stoechas* subsp. *luisieri*; △ *L. stoechas* subsp. *sampaiana*. $y = -0,62x + 57,74$; $r = -0,875$; $p < 0,001$; $n = 33$.

dentro del período de floración del taxon en que inicia la producción de flores: la amplitud es tanto menor cuanto más tardío haya sido el inicio de la floración de la espiga (fig. 2). Dado que el número de flores que se producen en la axila de cada bráctea está en función de la amplitud de floración de la espiga (fig 3), de tal manera que cuando ésta es menor, aquél también disminuye, y que, sin embargo, el número total de flores que cada espiga es capaz de producir no parece depender del momento en que ésta inicia la floración, es obvio que al disminuir la amplitud de floración debe aumentar la velocidad en la formación de flores. Cuanto más explosiva sea la floración y, consiguientemente, menos importantes sean las variaciones en la amplitud de floración de las espigas, menor será la necesidad de acelerar el proceso formador de flores.

La aparición de las flores en una espiga no es uniforme a lo largo del tiempo, comprobándose en este sentido la existencia de dos modelos distintos de comportamiento en el material cultivado. En *L. stoechas* subsp. *stoechas* y subsp. *sampaiana* (fig. 4) se aprecian 4-5 picos de intensa producción floral en la espiga, que vienen a corresponderse aproximadamente con los días 5.º, 15.º, 25.º, 35.º y 45.º tras el comienzo de la floración de ésta, es decir, a intervalos aproximados de 10 días. Se aprecia también que cuanto más tardío es el momento de la floración de

la espiga mayor es la tendencia a la "unión de picos" e incluso a la reducción de éstos, claro exponente de una aceleración en el proceso de formación de las flores. El caso de *L. stoechas* subsp. *luisieri* es sensiblemente diferente, ya que en las espigas estudiadas se aprecian solo dos picos de máxima producción floral, que se sitúan hacia los días 10.º y 20.º, manteniéndose este modelo a lo largo del tiempo sin cambios demasiado aparentes.

Al representar gráficamente, a intervalos de 5 días, la producción de flores de una espiga en un modelo desarrollado de ésta en el que se tiene en cuenta la situación espacial de cada flor producida, puede comprobarse cómo los momentos de máxima producción de flores en cada espiga coinciden con situaciones de ésta en que aparecen las flores alineadas en filas simples o dobles, dependiendo del rango que éstas posean en la cima dicasioal (figs. 5, 6). Así, las filas simples de flores son constituidas por las centrales de cada dicasio, que abren casi de manera simultánea o muy próximas en el tiempo. Las filas dobles, que pueden observarse tras la

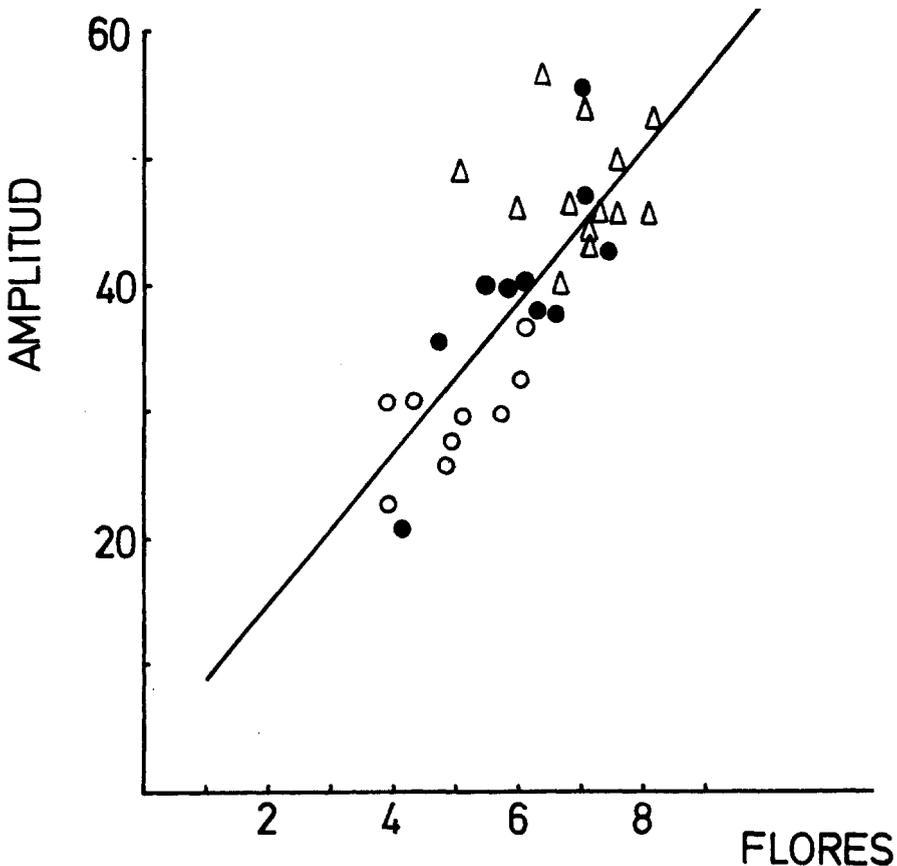


Fig. 3.—Correlación entre la amplitud de floración de una espiga (en días) y el número medio de flores producidas por verticilastro. ● *L. stoechas* subsp. *stoechas*; ○ *L. stoechas* subsp. *luisieri*; △ *L. stoechas* subsp. *sampaiana*. $r=0,768$; $p < 0,001$; $n=32$. Se ha dibujado la recta sólo a efecto orientativo.

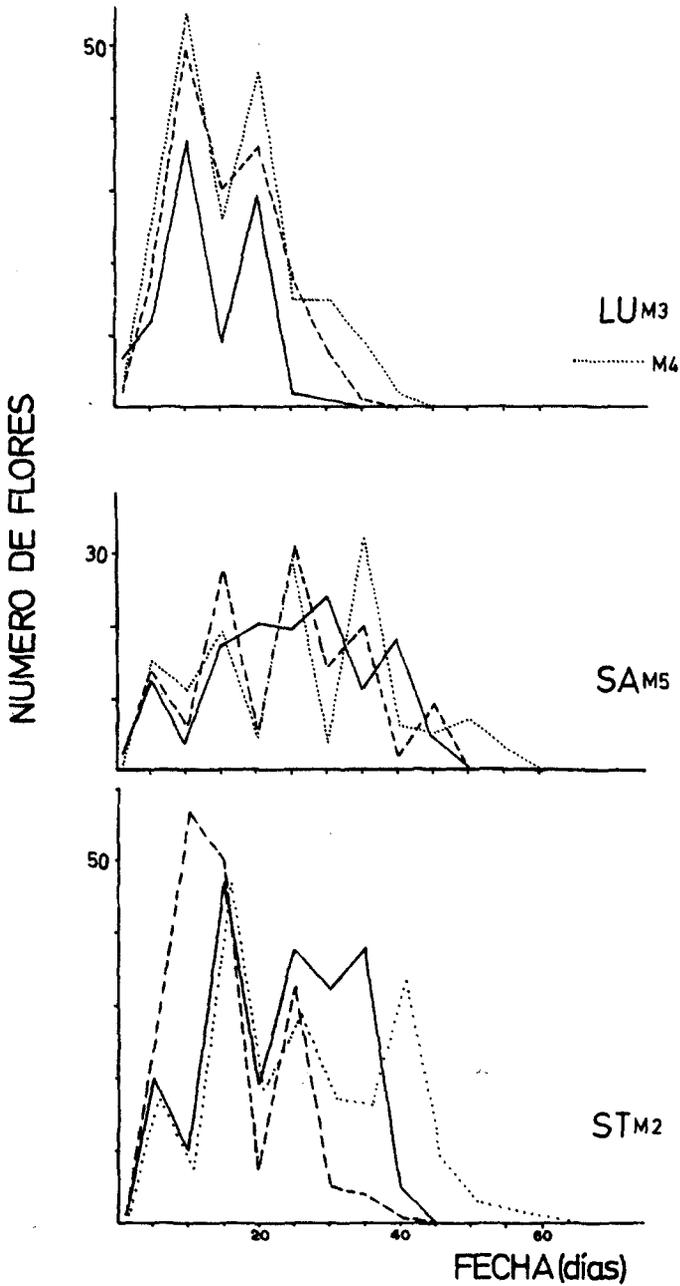


Fig. 4.—Régimen de aparición de flores en espigas de los táxones de *Lavandula* estudiados, contando a partir del día de aparición de la primera flor. En cada figura, la línea de puntos corresponde a la espiga más temprana de las tres representadas y la línea continua a la más tardía.

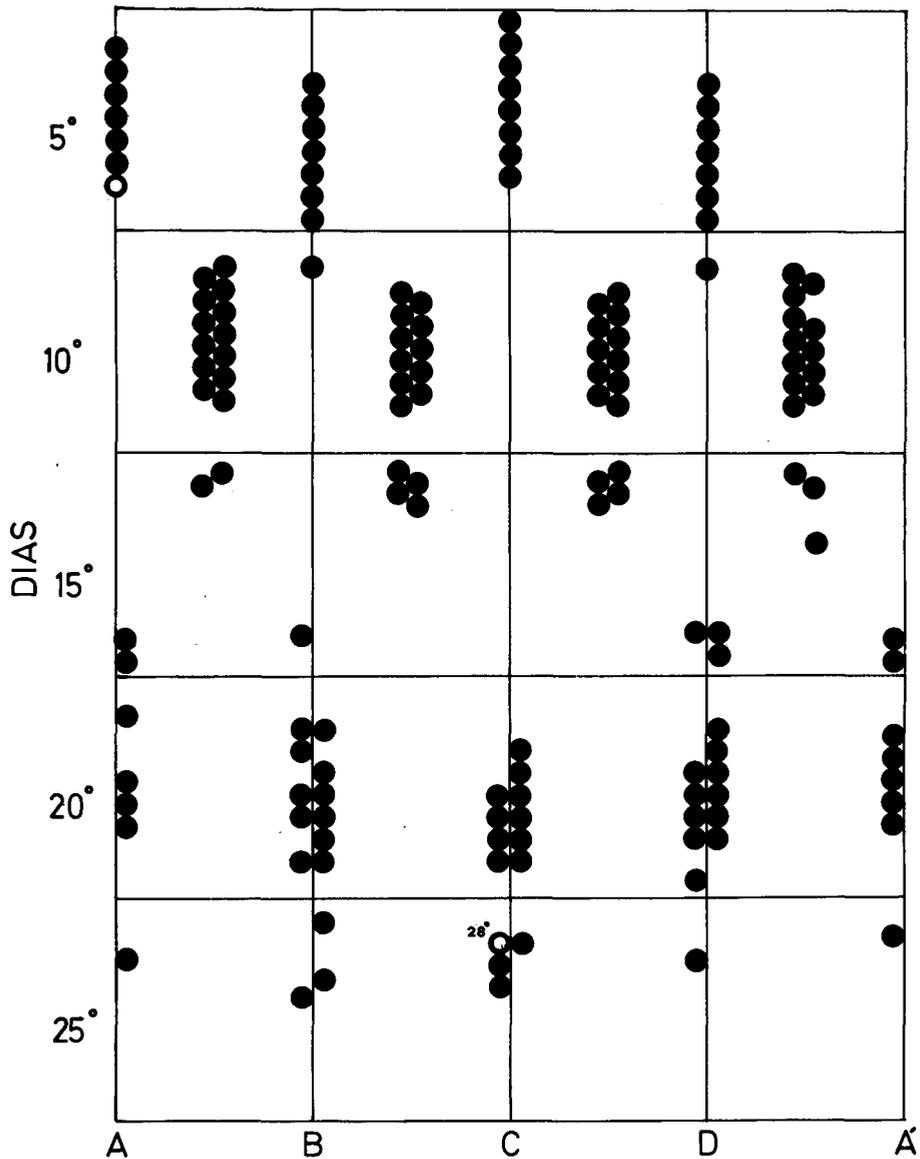


Fig. 5.—Disposición espacial de las flores en una inflorescencia de *L. stoechas* subsp. *luisieri* desarrollada en un plano. Se detalla la posición de las nuevas flores aparecidas a intervalos de 5 días mediante ●, los círculos blancos se corresponden con la primera y última flor. Las líneas verticales corresponden a los ángulos de la inflorescencia.

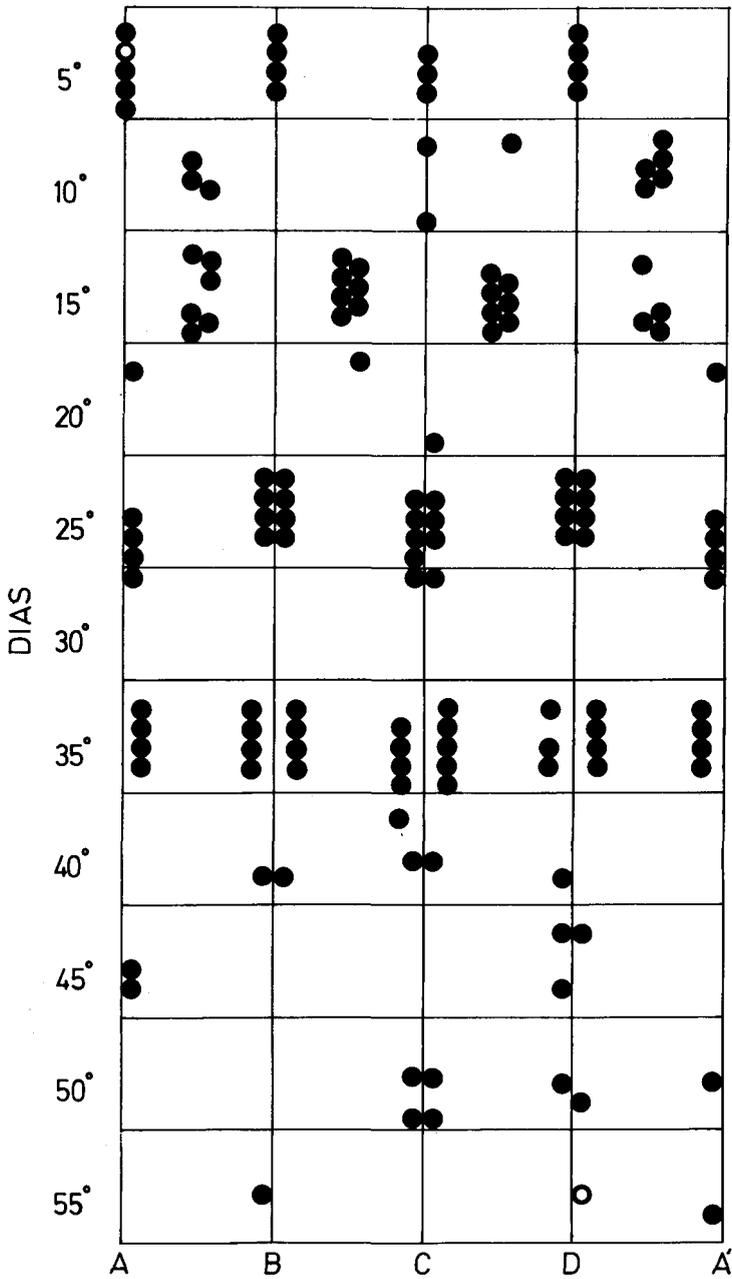


Fig. 6.—Disposición espacial de las flores en una inflorescencia de *L. stoechas* subsp. *sampaiana* desarrollada en un plano (explicación como en fig. 5).

desaparición (o no) de las filas simples —que coinciden con los ángulos de la espiga—, son originadas por las flores de segundo orden —que coinciden con las flores centrales de las ramas laterales reducidas de la cima dicasial—, que convergen alternativamente de las cimas contiguas en el centro de las caras de la espiga. Este especial proceso generativo de las flores puede continuar originando nuevas filas dobles de flores si entran en actividad flores de órdenes sucesivos. Este proceso, que es sumamente rápido en *L. stoechas* subsp. *luisieri* y menos en las subespecies *stoechas* y *sampaiana*, se traduce en los aspectos macroscópicos diferentes de las espigas (figs. 5, 6), que pueden complicarse aún más al introducir el factor duración floral en la espiga a lo largo del tiempo.

B. Flor

Patrón de apertura: En la fig. 7 se representa el patrón de presentación de nuevas flores tras haber estudiado 13 inflorescencias correspondientes a *L. stoechas* subsp. *stoechas*, 16 a la subsp. *luisieri* y 12 a la subsp. *sampaiana*. En todos los casos se comprobó que las flores abrían durante todo el día, mientras que a lo largo de la noche el proceso se detiene o está muy retardado. Asimismo, se constató la tendencia generalizada de las primeras flores de cada espiga en aparecer orientadas preferentemente hacia el sur (*L. stoechas* subsp. *stoechas*, 176,6°, $n=11$; *L. stoechas* subsp. *luisieri*, 170,7°, $n=9$; *L. stoechas* subsp. *sampaiana*, 193,7°, $n=13$).

Duración: La duración floral en el material cultivado osciló entre 1 y 8 días, si bien se observan diferencias apreciables entre los táxones estudiados (fig. 8). Así, *L. stoechas* subsp. *stoechas* y *L. stoechas* subsp. *luisieri* muestran gran similitud, ya que el 86,5% de las flores estudiadas de aquélla y el 91,2% de ésta presentaron una duración que oscila entre 3 y 5 días ($\bar{X}=4,05$ y $4,09$, respectivamente). En *L. stoechas* subsp. *sampaiana* la variabilidad en la duración floral fue mayor, ya que el 50,45% de las flores estudiadas duraron de 2-5 días, en tanto que el 48,58% lo hicieron de 6 a 9 días ($\bar{X}=5,20$), intervalo de duración este último que apenas aparece en los táxones anteriores (6,38 y 7,68%, respectivamente).

Además, la duración de las flores parece variar en función del momento en que éstas se abren a lo largo del período de floración del taxon e incluso dentro de una espiga, siendo mayor la duración en las primeras flores producidas (fig. 9).

Producción de polen: En la tabla I se muestra la producción de granos de polen por antera en los táxones estudiados. Se ha comprobado que no existen diferencias significativas entre táxones, ni siquiera al considerar los valores más distintos (test t de Student para muestras con varianzas desiguales; $t = 1,58$; $gl=8$; $p>0,10$). El número de granos por antera es equivalente al cociente polen/óvulos producidos en este taxon en particular, cociente que en los tres táxones corresponde al de las especies alógamas facultativas de CRUDEN (1977).

Producción de néctar: Se ha podido comprobar que el promedio de azúcar segregado en cada flor al cabo de 24 horas es semejante en los tres táxones, oscilando entre 0,11 mg (subsp. *stoechas*) y 0,18 mg (subsp. *luisieri*), resultado el que es de esperar en función del peso de la flor en estos táxones (HERRERA, 1985). Conviene resaltar que existen sin embargo diferencias en la concentración del néctar, así como en el volumen segregado por flor (fig. 10), ya que ambas magni-

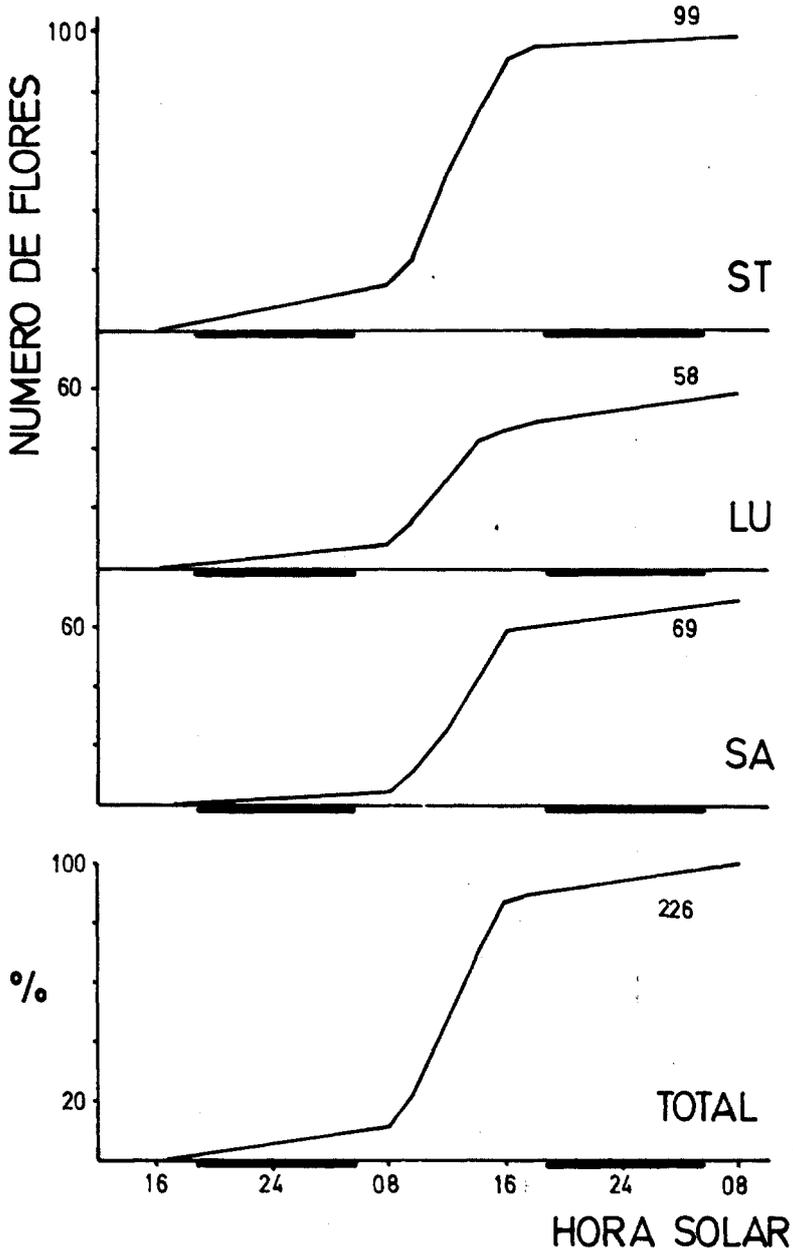


Fig. 7.—Patrón de apertura de las flores en los táxones estudiados. El trazo grueso sobre el eje horizontal señala el período nocturno.

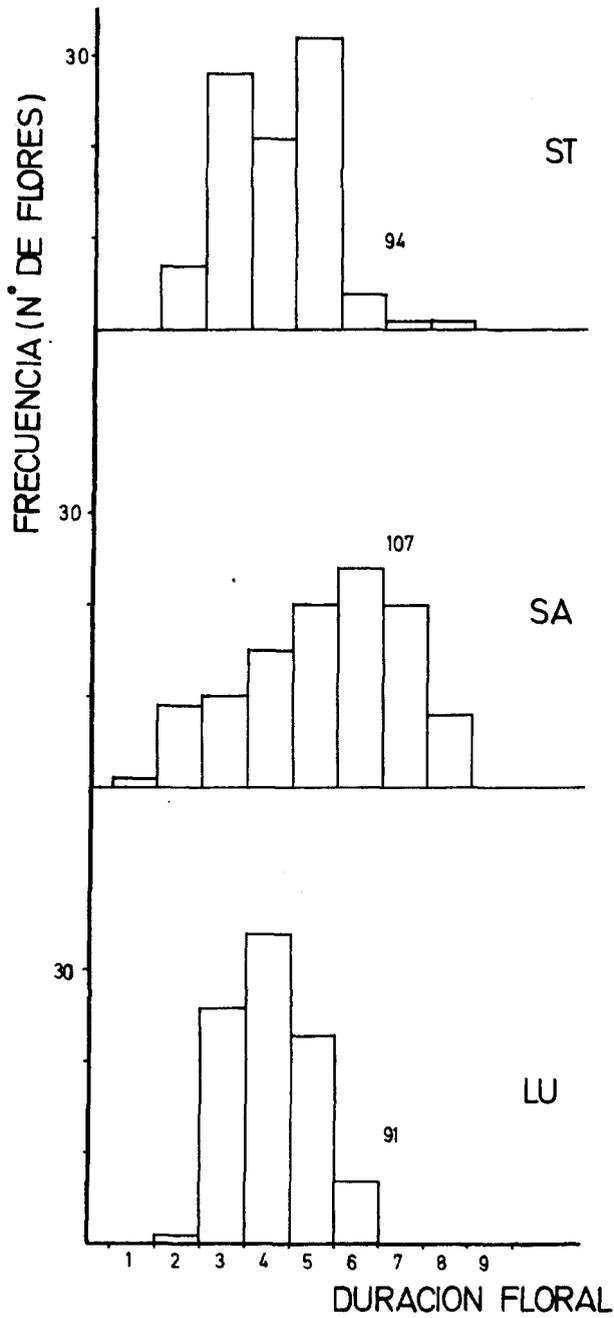


Fig. 8.—Duración floral en los táxones estudiados. Se indica en ordenadas el número de flores observadas, y en abscisas la duración en días.

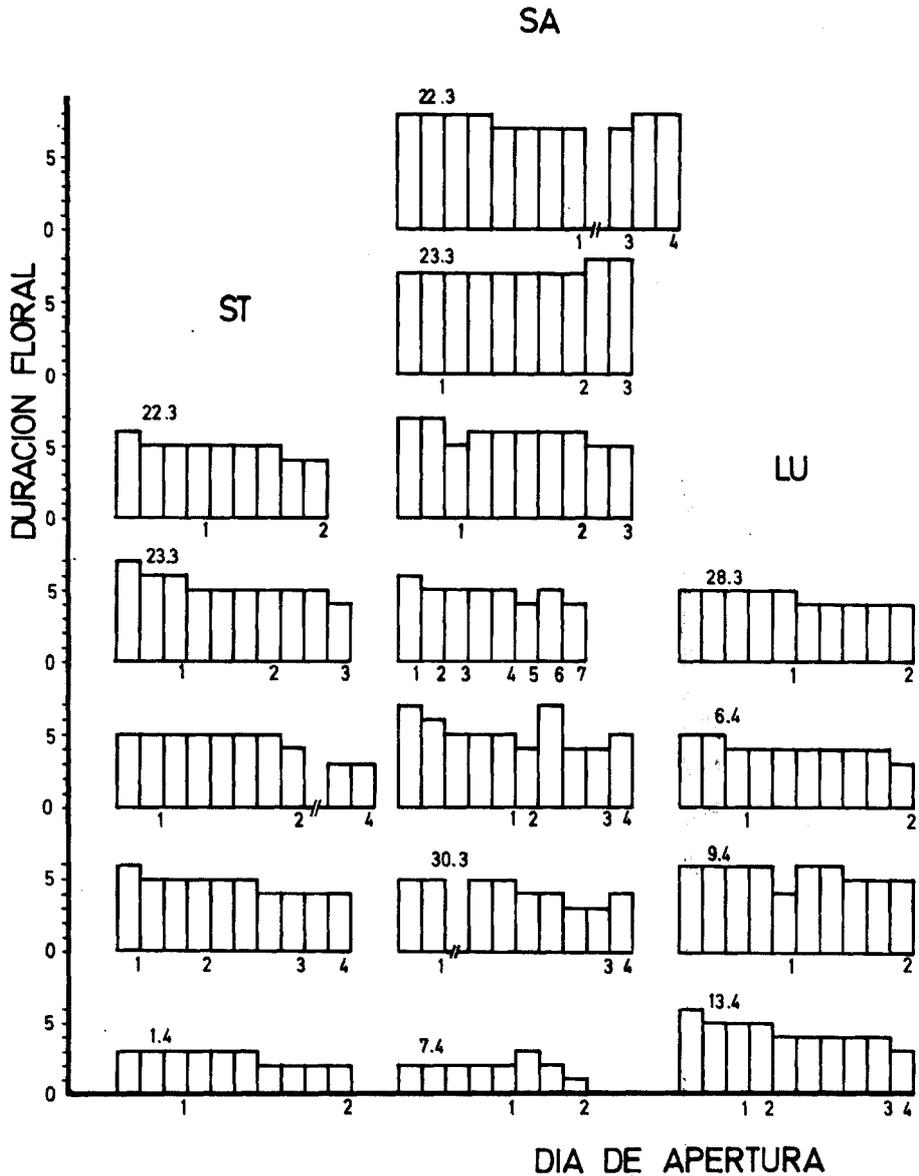


Fig. 9.—Duración de las flores dentro de la espiga en función del día de apertura. Cada histograma se corresponde con una espiga y cada barra con una flor. Los números sobre cada histograma corresponden a la fecha de comienzo de las observaciones (día, mes).

tudes varían inversamente según los táxones: los individuos estudiados de la subsp. *stoechas* produjeron la menor cantidad (como volumen) por flor y los de la subsp. *sampaiana* la mayor, diferencias que se ven compensadas por la distinta concentración del néctar.

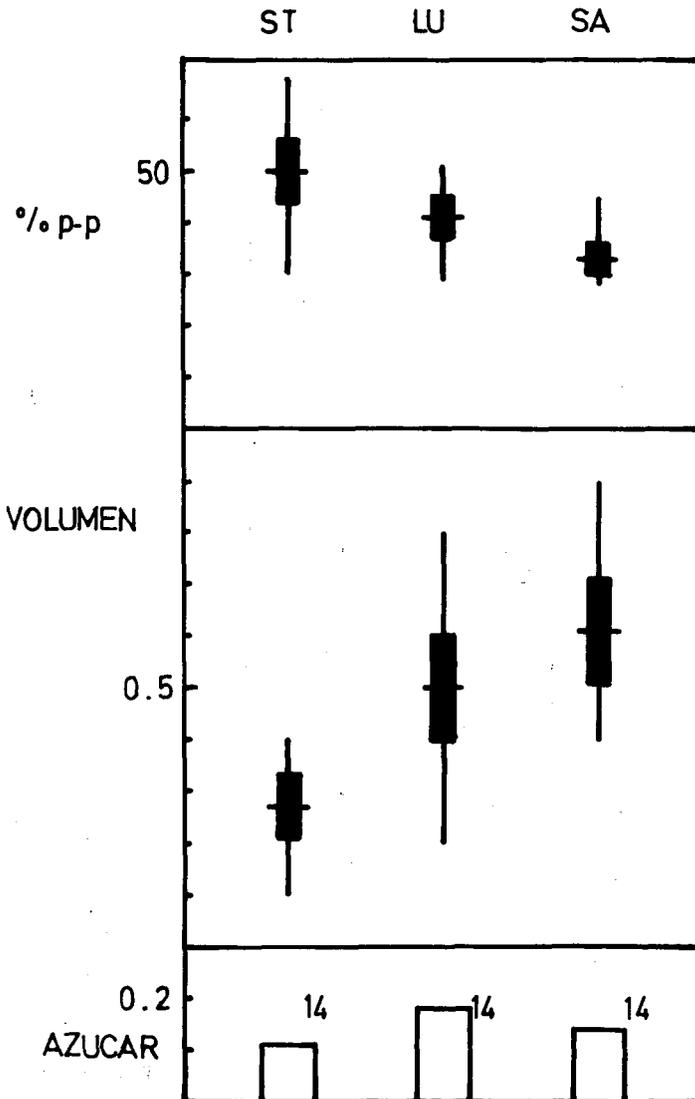


Fig. 10.—Características del néctar acumulado durante 24 horas en flores de los táxones estudiados. El trazo horizontal representa la media, la barra negra \pm errores standard y la línea vertical el rango. Volumen en μ l/flor, y azúcar en mg/flor.

C. Fructificación

En la tabla II se muestra la producción de núculas en inflorescencias embolsadas —no visitadas por los insectos— y en inflorescencias libremente polinizadas por éstos —casi con exclusividad por *Apis mellifera* L.— en el jardín experimental. El porcentaje de fructificación oscila en este último caso entre el 86,8% (subsp. *stoechas*) y el 93,8% (subsp. *luisieri*). Por el contrario, las inflorescencias embolsadas de estos táxones no produjeron núcula alguna y solo se observaron dos, perfectamente conformadas, en la subsp. *sampaiana* (1,4% de un total de 140 flores estudiadas). De estos datos cabe deducir el alto grado de dependencia de la fructificación de la visita de los insectos.

Al estudiar la distribución de frecuencias del número de semillas por cáliz (0, 1, 2, 3 ó 4), se comprobó que no existían diferencias significativas entre las inflorescencias a las que previamente se había despojado de las brácteas estériles y aquéllas que las conservaban, que fueron utilizadas como control en el mismo individuo (test G de independencia en una tabla 2×5 ; $G = 6,29$, $gl = 4$, $p > 0,10$). Hay que aceptar, por tanto, la hipótesis nula, y afirmar que el número de semillas por cáliz es independiente del hecho de que una inflorescencia posea o no brácteas estériles (estando rodeada por muchas más inflorescencias que sí las poseen).

De igual manera, se obtuvo un resultado similar al anterior al comparar la fructificación de un individuo en el que todas las inflorescencias habían sido desprovistas de sus brácteas estériles con el resto de los individuos de la población, próximos a él y no manipulados ($G = 2,78$, $gl = 4$, $p > 0,5$). La hipótesis aceptada es que el número de semillas por cáliz es independiente de la presencia de brácteas estériles en la inflorescencia. A pesar de las limitaciones de este experimento —tan sólo se realizó sobre un individuo— surge el hecho evidente de que tal individuo fue visitado por insectos lo suficiente como para que la fructificación fuese normal.

En la fig. 11 se representa para los tres táxones estudiados la distribución de frecuencias del número de semillas por cáliz, en flores laterales y centrales de las cimas dicasiales. Puede apreciarse cómo las flores centrales tienden a tener más núculas por fruto (moda 3) que las laterales (moda 1 ó 2).

TABLA II

PRODUCCIÓN DE NÚCULAS EN LOS TÁXONES ESTUDIADOS DE *LAVANDULA*;
SE COMPARAN INFLORESCENCIAS EMBOLSADAS Y LIBREMENTE POLINIZADAS POR LOS INSECTOS

Taxon	Embolsadas				No embolsadas			
	NI	NF(*)	NN	%	NI	NF(*)	NN	%
<i>L. stoechas</i> subsp. <i>stoechas</i>	11	220	0		11	220	191	86,8
<i>L. stoechas</i> subsp. <i>luisieri</i>	7	140	0		9	180	169	93,8
<i>L. stoechas</i> subsp. <i>sampaiana</i>	7	140	2	1,4	10	200	169	89,5

NI = n.º de inflorescencias; NF = número de flores; NN = número de núculas.

(*) Se examinaron 20 flores por inflorescencia, 10 centrales y 10 laterales de cada cima dicasial.

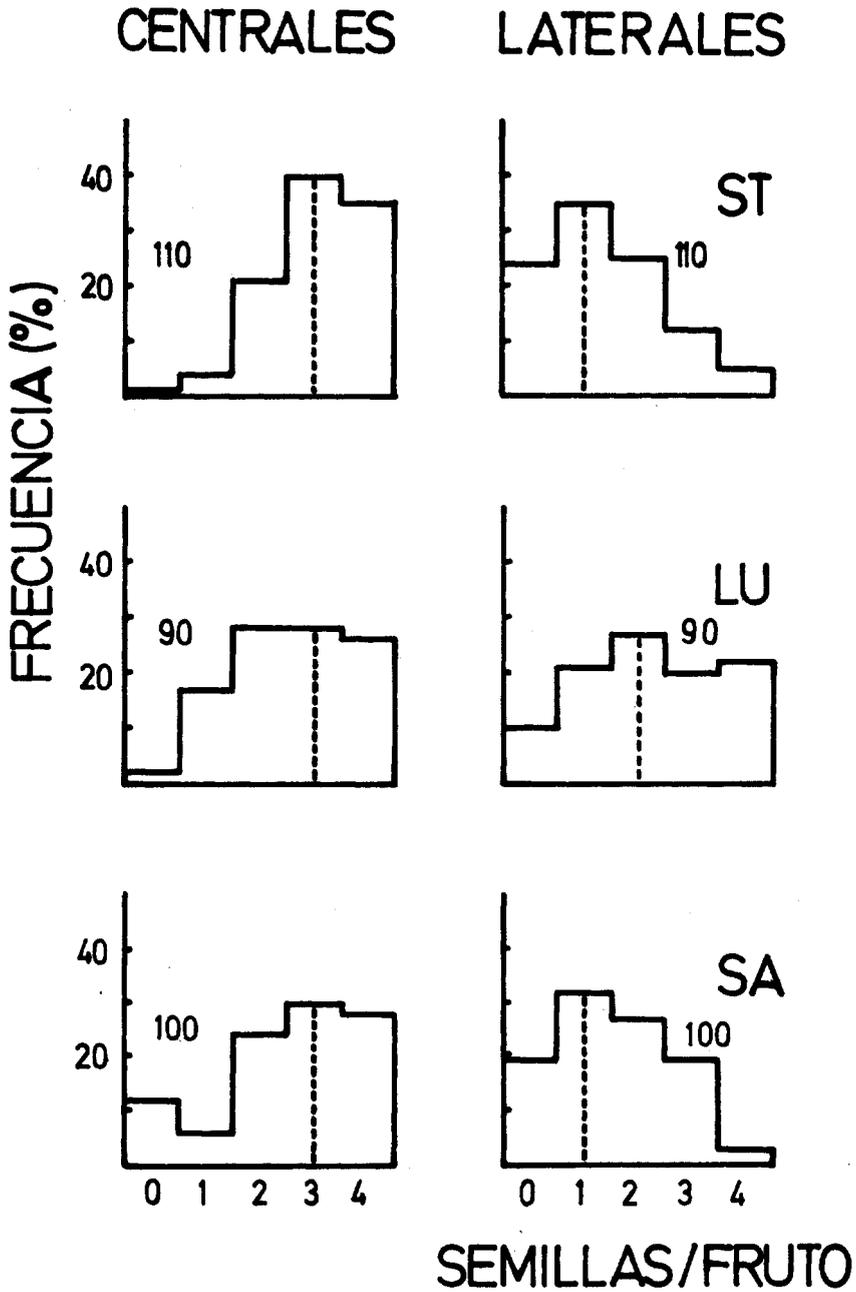


Fig 11.—Distribución de frecuencias del número de semillas por fruto en las flores centrales y laterales de un dicasio para cada uno de los táxones estudiados. La línea discontinua en cada histograma representa la mediana.

Para comprobar si esta diferencia es significativa se realizó un análisis trifactorial de independencia (cf. SOKAL & ROHLF, 1981) entre las variables siguientes: subespecie (*stoechas*, *luisieri* o *sampaiana*), posición de la flor en la inflorescencia (lateral o central) y número de núculas por cáliz (0, 1, 2, 3 ó 4). Los resultados del análisis se exponen en la tabla III, donde se comprueba cómo el número de núculas por fruto es independiente del taxon, tendiendo las tres subespecies a producir igual proporción de frutos con 0, 1, 2, 3 y 4 núculas. El número de ellas por fruto no es independiente de la posición de la flor en la inflorescencia, ya que los frutos procedentes de flores laterales tienden a producir menor número de semillas que los correspondientes a las flores centrales. El número de interacción significativo existente indica que la influencia del factor "posición" sobre la proporción de frutos con 0, 1, 2, 3 ó 4 semillas no es homogénea entre los tres táxones.

TABLA III

RESULTADOS DEL TEST DE INDEPENDENCIA SOBRE LOS FACTORES S, P Y F

Hipótesis	g1	G	
Independencia S × P	2	0,02	n.s.
Independencia S × F	8	12,38	n.s.
Independencia P × F	4	111,68	***
Interacción S × P × F	8	49,70	***
Independencia S × P × F	22	173,78	***

S = subespecie (*stoechas*, *sampaiana* o *luisieri*); P = posición de la flor en la inflorescencia (central o lateral) y F = número de semillas por fruto (0, 1, 2, 3 ó 4); n.s. = no significativo; *** = $p < 0,001$.

DISCUSIÓN

Los tres táxones estudiados presentan el mismo tipo de inflorescencia, una espiga de verticilastros muy condensada, cuyas ventajas respecto de otras inflorescencias no condensadas ha sido explicada en términos generales de muy diversas maneras. Así, una inflorescencia de este tipo podría ser ventajosa —entre otros motivos— de cara a la protección del néctar (Fogg, 1950, sec. PROCTOR & YEO, 1973), o bien en cuanto que la asociación de numerosas flores en una inflorescencia ofrece un aspecto más llamativo para los polinizadores que si éstas permanecían aisladas (MÜLLER, 1883), aunque ello implique claras desventajas biológicas al favorecer la geitonogamia (WYATT, 1981). Es interesante destacar el papel atractivo atribuido por algunos autores a las brácteas estériles de la inflorescencia de *Lavandula* (FAEGRI & VANDER PIJL, 1966), si bien el papel de éstas ha de ser relativizado, al menos dentro del contexto de una población integrada por individuos con espigas normales; el desproveer a espigas aisladas de sus brácteas estériles o, incluso a individuos enteros, no implica disminución del poder atrayente, expresado éste en cantidad de frutos desarrollados en las espigas mani-

puladas (véase apartado C). Es posible, sin embargo, que aquellos individuos cuyas espigas no desarrollen brácteas estériles y aparezcan aislados sí acusen la falta de éstas.

La inflorescencia va a producir un número variable de flores dependiendo del taxon en particular (tabla I), que va en los individuos estudiados desde 95 a 255 flores, número que depende, al menos potencialmente, del tamaño de la inflorescencia y del número de botones florales existentes en la axila de cada bráctea fértil (tabla I). De gran importancia de cara al número total de flores a producir en cada espiga es el momento en que ésta inicia la floración, ya que este factor incide en la amplitud de floración de la espiga y en el número de flores que se van a desarrollar por bráctea, de tal forma que para comienzos de floración más tardíos cabe esperar amplitudes de floración más cortas y menor número de flores por bráctea (figs. 2, 3).

La duración de las flores no es igual en los tres táxones (fig. 8) ni permanece constante a lo largo del tiempo. En *L. stoechas* subsp. *stoechas* y *L. stoechas* subsp. *luisieri*, la duración floral presenta un intervalo mucho menor que en *L. stoechas* subsp. *sampaiana*, taxon éste que presenta en general mayor número de flores por bráctea (tabla I), lo que se explica si se tiene en cuenta la disminución de la duración floral dentro de una espiga para las flores producidas más tardíamente (fig. 9), fenómeno éste semejante al observado en *Linaria vulgaris* (ARNOLD, 1982). Además, se aprecia en general una duración floral más breve en aquellas espigas que inician su floración más tarde (fig. 9), fenómeno éste que está íntimamente relacionado con la especial disposición de las flores en la inflorescencia. En efecto, la maduración simultánea de las flores de igual rango en la inflorescencia, que ya fue observada por GINGINS DE LASSARAZ (1826), comporta el que sobre la inflorescencia vayan apareciendo líneas coloreadas (constituidas por alineamientos simples o dobles de flores) que probablemente actúan como señales o pistas para los polinizadores (figs. 5, 6); dichas señales, que se van sucediendo en el tiempo, no se harían evidentes si no hubiese una progresiva disminución de la duración floral. Por último, conviene resaltar que las flores no polinizadas, en ocasiones, duran más que las polinizadas (GORI, 1983), lo que podría explicar parte de la variabilidad observada en la duración floral.

En todos los individuos estudiados, las inflorescencias han producido sus primeras flores orientadas preferentemente hacia el S, el lado de la espiga más soleado, y la apertura de las flores ha tenido lugar en todos los casos durante el día (fig. 7); no en vano los principales polinizadores observados han sido insectos de hábitos diurnos (*Apis mellifera* L., fundamentalmente). Sin embargo, la manera como van apareciendo las flores a lo largo del tiempo, es decir, la manera en que se suceden las señales en la inflorescencia, obedece en los táxones estudiados en el jardín experimental a dos modelos diferentes (fig. 4). Un modelo es el que presentan *L. stoechas* subsp. *stoechas* y *L. stoechas* subsp. *sampaiana*, que muestran 4-5 momentos de máximo despliegue floral separados por intervalos aproximados de 10 días, que coinciden con la aparición de señales en la inflorescencia (fig. 6). A medida que la espiga comienza su floración más tardíamente tiende a producir las flores de manera más acelerada, sucediéndose las señales con mayor rapidez. En *L. stoechas* subsp. *luisieri*, que presentó en el jardín experimental el menor período de floración y la menor duración de las inflorescencias (tabla I), se obser-

varon únicamente dos máximos de producción floral (fig. 4), consecuencia de la alta velocidad de formación de flores ya desde un principio, sucediéndose las señales casi de manera inmediata (fig. 5).

La importancia de los polinizadores en los táxones estudiados es grande, ya que se ha podido comprobar que las inflorescencias a las que se ha impedido el acceso de éstos no han producido semillas o lo han hecho en un porcentaje despreciable (tabla II). Resulta interesante destacar que las flores centrales de las cimas dicasiales producen una cantidad significativamente mayor de semillas que las laterales (fig. 11), lo que ha sido interpretado en casos semejantes como un comportamiento especial de la inflorescencia, en la que las primeras flores actuarían funcionalmente como hermafroditas y el resto lo haría fundamentalmente como donadoras de polen, es decir, funcionalmente masculinas (véase WILLSON & PRICE, 1977; WYATT, 1982; BOOKMAN, 1983); una situación inversa ha sido observada en *Catalpa speciosa* por STEPHENSON (1981). Todas, sin duda, contribuirían a la atracción de los insectos polinizadores mediante la recompensa del néctar que, si bien en los tres táxones estudiados presenta una cantidad neta de azúcares similar, se diferencia en la concentración respectiva, lo que se ve compensado por el volumen que de néctar se produce en las flores, ya que ambos factores están inversamente relacionados (fig. 10).

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su agradecimiento a los Doctores Carlos M. Herrera, del C.S.I.C.; P. E. Gibbs, de la Universidad de St. Andrews, y S. Talavera, de la Universidad de Sevilla, por sus comentarios sobre la primera versión del manuscrito. Uno de los autores (J. Herrera) disfrutó durante la realización del trabajo de una beca de la CAICYT, adscrita al proyecto de investigación sobre la "Flora Melitófila de Andalucía occidental", que dirige el Prof. Doctor S. Talavera.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARNOLD, R. M. (1982). Pollination and seed set in *Linaria vulgaris*. *Amer. Midl. Naturalist* 107: 360-369.
- BENTHAM, G. (1832-1836). *Labiatarum Genera et Species*. London.
- BOOKMAN, S. S. (1983). Effects of pollination timing on fruiting in *Asclepias speciosa* Torr. (Asclepiadaceae). *Amer. J. Bot.* 70: 897-905.
- CHAYTOR, D. A. (1937). A taxonomic study of the genus *Lavandula*. *Journ. Linn. Soc., Bot.* 51: 153-204.
- CRUDEN, R. W. (1976). Pollen ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31: 32-46.
- CRUDEN, R. W. & S. M. HERMANN (1983). *Studying nectar? Some observations on the art*. In: B. Bentley & T. Elías (Eds.), *The Biology of nectaries*, 223-241. New York.
- FAEGRI, K. & L. VAN DER PIJL (1966). *The principles of pollination ecology*. Oxford.
- GINGINS DE LASSARAZ, F. C. J. (1826). *Histoire naturelle des lavandes*. Genève, Paris.
- GORI, D. F. (1983). *Post-pollination phenomena and adaptative floral changes*. In: C. E. Jones & R. J. Little (Eds.), *Handbook of experimental pollination biology*: 31-49. New York.
- HERRERA, J. (1985). Nectar secretion patterns in southern Spanish mediterranean scrublands. *Israel J. Bot.* 34(1) (en prensa).
- HERRERA, C. M., J. HERRERA & X. ESPADALER (1984). Nectar thievery by ants from southern spanish insect-pollinated flowers. *Ins. Soc.* 31: 142-154.
- MÜLLER, H. (1883). *The fertilization of flowers*. London.
- PROCTOR, P. & M. YEO (1973). *The pollination of flowers*. London.

- ROZEIRA, A. (1949). A Secção *Stoechas* Gingins, do Género *Lavandula* Linn. *Brotéria, Ser. Ci. Nat.* 18: 5-84.
- SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF (1981). *Biometry*. 2.ª ed, San Francisco.
- STEPHENSON, A. G. (1981). Flowers and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12: 253-279.
- WILLSON, M. F. & P. W. PRICE (1977). The evolution of inflorescence size in *Asclepias* (Asclepiadaceae). *Evolution* 31: 495-511.
- WYATT, R. (1981). The reproductive biology of *Asclepias tuberosa*, II. Factors determining fruit set. *New Phytol.* 88: 375-385.
- WYATT, R. (1982). Inflorescence architecture: how flower number, arrangement, and phenology affect pollination and fruit set. *Amer. J. Bot.* 69: 585-594.

Aceptado para publicación: 17-IV-85