

El monte mediterráneo en Andalucía

Edita: Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía

CONSEJERA DE MEDIO AMBIENTE

Fuensanta Coves Botella

VICECONSEJERO DE MEDIO AMBIENTE

Juan Espadas Cejas

DIRECTOR GENERAL DE GESTIÓN DEL MEDIO NATURAL

José Guirado Romero

DIRECCIÓN FACULTATIVA DE LA EDICIÓN

José M^a Fernández-Palacios Carmona

Este libro es resultado del "Convenio de Colaboración entre la Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía y el Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC) para Compendiar y Elaborar Información sobre el Monte Mediterráneo de Andalucía", suscrito el 18 de diciembre de 2001.

COORDINACIÓN CIENTÍFICA

Carlos M. Herrera

DISEÑO GRÁFICO Y MAQUETACIÓN

Manuel Ortiz

GRÁFICOS

Bella Moreno y Viqui R. Gallardo

FOTOMECÁNICA E IMPRESIÓN

Gandolfo

© 2004, Fundación Gypaetus.

Primera edición financiada por la Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía. Ejemplar de difusión gratuita.

Quedan rigurosamente prohibidas, sin la autorización escrita del titular del «Copyright» y bajo las sanciones establecidas en las leyes, la reproducción total o parcial de esta obra por cualquier medio o procedimiento, comprendidos la reprografía y el tratamiento informático, y la distribución de ella mediante venta o alquiler.

ISBN: 84-933537-4-4

Depósito legal: SE-2073-04

Impreso en España

2004, Sevilla

Este libro debe citarse como:

Herrera, C. M. (coordinador). 2004. El *monte mediterráneo en Andalucía. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, 206 pp. Sevilla*

Un capítulo debe citarse como:

Carrión, J. S y Díez, M. J. 2004. «Origen y evolución de la vegetación mediterránea en Andalucía a través del registro fósil». Herrera, C. M. (coordinador). 2004. El *monte mediterráneo en Andalucía. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, pp 21-27. Sevilla*

9. Biología de la reproducción de las plantas del monte mediterráneo



JAVIER HERRERA



nax en flor de *Senecio jacobaea*

na anterior, Hierba de la criadilla (*guttata*)

Introducción

Es probable que, para muchas personas, la diferencia básica entre animales y plantas sea que los animales se mueven y las plantas no. Y la verdad es que esa diferencia no es trivial, por superficial que parezca y aunque esté a la vista de todo el mundo. La condición sésil (inmóvil) ha condicionado muchas características en las plantas, entre otras las reproductivas. Así, en la mayoría de los animales la reproducción se produce gracias a conductas activas de búsqueda de pareja, mientras que en las plantas los individuos fértiles no pueden ponerse en contacto físico directo (y salvo excepciones) dependen de un intermediario. Este intermediario que transporta los gametos masculinos desde unas plantas a otras puede ser un agente físico (como el viento) o biológico (un animal), y se le denomina vector de polinización. También podríamos encontrar un fenómeno parecido en el mundo animal si nos fijáramos en seres inmóviles, como los corales, en los que los gametos son liberados a una corriente marina (el vector) que los transporta a distancia impredecible.

El problema más grave de reproducirse así es que la densidad de partículas viajeras disminuye exponencialmente con la distancia a la fuente que las produce. Dicho de otra forma, si el polen viaja sin dirección y siguiendo solo las reglas del azar hay que producir cantidades enormes de él para que al menos algunos gametos lleguen a buen puerto. En un contexto como ese, cualquier modificación del proceso que haga más eficaz el transporte (que mejore la 'puntería', por así decir) será ventajosa para el individuo que lo posea, ya que además de engendrar mayor número de descendientes podrá dedicar más energía y recursos materiales a otras funciones, como por ejemplo crecer. Las modificaciones o refinamientos que la evolución ha inducido en las plantas para mejorar su puntería inclu-

yen el condicionar la conducta de un animal para que busque activamente el objetivo, mediante el truco de presentar el polen asociado con una recompensa alimenticia y con un reclamo visual u olfativo. La gama de formas, colores y olores que encontramos en las flores (al menos en las polinizadas por animales) corresponden a diversas soluciones evolutivas para contrarrestar el carácter incierto que, en seres incapaces de moverse, tiene la reproducción.

Cuando se habla de polinización es práctica común resaltar los ejemplos llamativos, los casos extremadamente elaborados, espectaculares y asombrosos. Lo malo de esta visión sesgada (el equivalente científico del periodismo sensacionalista) es que podemos llegar a creer equivocadamente que el proceso de polinización se caracteriza en general por una gran exactitud cuando, en realidad, la mayoría de las especies de plantas no presentan niveles destacables de sofisticación. Muy al contrario, los procesos de polinización suelen dejar bastante que desear en cuanto a precisión (mucho polen se desperdicia, algunas flores quedan sin fertilizar, aparecen animales que roban la recompensa pero no polinizan, etc.), y esto ocurre incluso en los casos en que las estructuras florales son muy elaboradas morfológicamente. A alguien que quiera escuchar una bonita historia de plantas 'perfectas' que se reproducen de forma optimizada y exacta esta característica quizás le parezca decepcionante, pero por otra parte también es muy instructiva: nos indica que las soluciones desarrolladas por las plantas para polinizarse no son más que aproximaciones aceptables (léase eficaces) teniendo en cuenta el 'material' de que disponían. Dicho material es simplemente la variabilidad entre individuos de una especie, y esa variabilidad está muy lejos de ser infinita. Tampoco hay que olvidar que la sencillez de funcionamiento implica tolerancia, flexibili-

dad, la cual puede ayudar muchas veces a asegurar la reproducción en un abanico amplio de circunstancias ambientales. Por ejemplo, es probable que las plantas con sistemas de polinización de tipo generalista sobreleven relativamente bien las alteraciones ambientales drásticas, mientras que las que poseen sistemas de polinización más sofisticados pueden verse en graves aprietos. El argumento anterior es válido especialmente para floras que, como en el caso de la Mediterránea, han experimentado oscilaciones climáticas severas por causas naturales durante milenios, a las que habría que añadir además las modificaciones inducidas por el hombre. Pero además de la búsqueda de pareja, el carácter inmóvil de las plantas les acarrea todavía más problemas. Porque el resultado natural y deseable de la fecundación es que se formen pequeñas plantas embrionarias (semillas), y éstas son tan incapaces de moverse por sí mismas como lo eran sus progenitores. Producir cientos o miles de descendientes que simplemente se quedaran adheridos a la planta madre acumulándose (quizás año tras año) como una inútil carga no tendría sentido. Una planta así, que retuviera sus semillas sobre sí misma, a lo más que podría aspirar es a que algún descendiente ocupara su sitio cuando ella muriera de vieja. Y eso suponiendo que ninguna catástrofe impredecible en su entorno (fuegos, vendavales, desprendimientos, heladas, sequías, predadores, etc.) la destruyera antes a ella y a todos sus hijos. La realidad es que en el mundo natural estos riesgos impredecibles son considerables, y casi todas las plantas se las arreglan para que sus descen-

dientes se alejen y colonicen nuevos fragmentos de hábitat, cubriéndose las espaldas frente al peligro de extinción local. En eso consiste el fenómeno de la dispersión, donde gracias a modificaciones morfológicas de las propias semillas o de los tejidos asociados a ellas (frutos), los descendientes emprenden un viaje de centímetros, metros o kilómetros (según la especie) que los aleja de la planta madre transportados por un vector. Las modificaciones morfológicas a que nos referimos son muy variadas, e incluyen estructuras que inventan la flotabilidad en el aire o el agua, tejidos carnosos que atraen a los animales, y un largo etcétera, pero sean del tipo que sean nunca garantizan completamente el éxito (al igual que ocurría en la polinización, donde hablábamos de 'aproximaciones aceptables'). Como la supervivencia de las semillas durante la dispersión es a cara o cruz (aunque quizás fuera más justo comparar dicha aventura con una ruleta rusa), las plantas tienen que formar muchas más semillas de las que finalmente pueden germinar y llegar a individuos adultos. Así pues, el proceso de dispersión y el de polinización son complementarios: los dos se encaminan a compensar la falta de movilidad (respectivamente, de los adultos y sus descendientes), y los dos se basan en la producción de cantidades ingentes de partículas relativamente pequeñas. La diferencia es que en la polinización lo que se mueven son gametos masculinos (polen), mientras que en la dispersión de semillas lo que viajan son plantas embrionarias en estado latente. El precio de la polinización normalmente es polen o néctar; el de la dispersión de semillas es, sobre todo, alta mortalidad infantil. Comentario inevitable antes de enumerar los sistemas de polinización y dispersión existentes en Andalucía es el del componente taxonómico. Como ocurre en cualquier región del mundo, las especies o géneros de plantas que están emparentados poseen siempre sistemas reproductivos similares o incluso iguales. Esto es debido a que las 'mejoras' del proceso de transporte de polen o semillas se realizan a base de modificar estructuras anatómicas heredadas de ancestros, y ello conduce a que las especies de una familia compartan cierto número de atributos reproductivos, las de un género todavía comparten más, etc. (Es algo análogo a lo que pasa en el mundo del diseño de coches, donde una marca determinada -el equivalente industrial de un linaje biológico- produce una gama de modelos -especies- que, aunque diferentes unos de otros, comparten suficientes rasgos internos y externos como para poderlos distinguir de modelos de otras marcas). Este condicionante filogenético, cuando

Figura 9.1
En *Cistus ladanifer*, gracias a la morfología de la corola (común a todas las Cistáceas) el polen y el néctar son fácilmente accesibles para un espectro diverso de insectos, incluyendo moscas (Callifóridos y Sífidos, entre otros), escarabajos (Escarabeidos y Maláquidos por ejemplo) y por supuesto abejas (Andrénidos, Halictidos, Ápidos). Las Cistáceas no suelen segregar néctar, pero en el caso de *Cistus ladanifer* éste sí se produce durante toda la vida de la flor, mientras que el polen suele desaparecer en pocas horas si el tiempo soleado y la temperatura alta han favorecido la actividad de los insectos.



hablamos de polinización, nos obligará a referirnos a familias y géneros de plantas, ya que la mayoría de los atributos reproductivos básicos (como el tipo de corola, androceo u ovario, por ejemplo) tienen un grado alto de atavismo, y por tanto van asociados a los linajes más que a las especies. Señalar también que los helechos, musgos y algas no tienen cabida en este capítulo porque se reproducen mediante esporas y, en ausencia de flores, el concepto de polinización no sería aplicable.

Animales polinizadores

Antes de continuar sería bueno dar alguna idea sobre qué animales actúan como polinizadores en el monte mediterráneo andaluz, y la primera puntualización necesaria es que siempre son insectos. La polinización por aves, murciélagos, roedores o reptiles es desconocida aquí, aunque eso no significa que sea imposible ver de vez en cuando en nuestra región a un pájaro alimentándose de flores o en las flores (por ejemplo, el Mosquitero Común, *Phylloscopus collybita*, o la Curruca Capirota, *Sylvia atricapilla*). Sin embargo es bastante dudoso que esa actividad tenga efectos positivos sobre la fecundidad de las plantas (a causa del manifiesto desajuste de tamaño entre aves y flores), y en estos casos más que de polinización habría que hablar de aprovechamiento oportunista de un recurso alimenticio (polen, néctar, insectos).

También dentro de los insectos existen grados de oportunismo (o su inverso, la dependencia) en la rela-

ción con las flores. Son cuatro los órdenes o grupos de insectos que vemos frecuentemente acudir a las flores en nuestra región: los Himenópteros (abejas, principalmente), los Lepidópteros (mariposas), los Dípteros (moscas) y los Coleópteros (escarabajos). En el caso de las abejas la dependencia de las flores es total, ya que tanto el insecto adulto como sus larvas se nutren exclusivamente de productos florales como el néctar y el polen. Por supuesto las larvas de las abejas no acuden nunca a las flores, pero el que necesiten néctar y polen para desarrollarse es crucial porque transforma a las abejas adultas en vectores muy 'motivados'. En las mariposas y moscas la dependencia varía mucho según la familia de que se trate: hay grupos que son dependientes durante la fase adulta y otros que no lo son, pero las larvas jamás dependen directamente del polen o el néctar (pueden ser herbívoras, carnívoras, etc.). En cuanto a los escarabajos, y a pesar de la enorme diversidad de especies que existen en el entorno Mediterráneo, la proporción detectable sobre las flores es increíblemente pequeña. El que pocos escarabajos hayan fundado una relación estable con las flores puede estar relacionado con su aparato bucal (siempre de tipo masticador), que los incapacita para trabajar las flores con eficacia, al mismo tiempo que los hace propensos a la destrucción o depredación floral.

La diversidad de abejas, mariposas y moscas que polinizan las flores del monte mediterráneo es tal que incluso una enumeración muy somera requeriría más espacio del disponible, pero es imprescindible señalar algo. Contra lo que mucha gente cree, la abeja de las colmenas (*Apis mellifera*) es tan sólo una de los muchos cientos, posiblemente miles de especies de abejas que acuden a las flores en el entorno Mediterráneo. La inmensa mayoría de ellas son abejas solitarias (no crean colonias formadas por muchos individuos) que construyen sus nidos en el suelo o la vegetación y vuelan solo durante un período concreto del año, a veces unas pocas semanas. En Andalucía las abejas solitarias aparecen en todos los hábitats, desde las dunas costeras a las cumbres de las sierras o las zonas agrícolas, y siempre dependen del polen y el néctar de las flores para sobrevivir. Solitarias o no, algunas abejas son relativamente flexibles en su alimentación y cualquier planta con flores puede servirles como fuente de polen y néctar (a éstas se las llama polilécticas; el mejor ejemplo es precisamente *Apis mellifera*), mientras que otras están más especializadas y dependen estrechamente de unas cuantas especies de plantas nutricias (abejas oligolécticas).

Orquídea silvestre (*Ophrys speculum*) y abeja polinizadora.



Figura 9.2

Cytisus grandiflorus. La mecánica de la polinización en las Genisteas se basa en que, al visitar las flores, las abejas entreabren los pétalos lo suficiente para que el conjunto de estambres, mantenido a presión dentro de ellos, se dispare violentamente golpeando al insecto y provocando una pequeña 'explosión' de polen en torno suyo. Visitas posteriores a la flor ya no serán tan efectivas en la dispersión de polen como la primera, aunque todavía puedan ser útiles en la fertilización del ovario.



Árboles

Salvo alguna excepción, las especies arbóreas que habitan el bosque mediterráneo se sirven del viento para transportar el polen de unas flores a otras (son anemófilas). Este sistema de polinización se basa en la producción de polen muy abundante, con granos secos, lisos y pequeños que se difunden por el aire con facilidad. Es muy eficaz si las plantas forman poblaciones densas como son (o podrían serlo en condiciones naturales) los bosques, si bien la humedad elevada y la lluvia le perjudican al lavar el aire y provocar la precipitación del polen. Además, al ser el viento un vector 'ciego' las flores anemófilas han convergido evolutivamente (lo que quiere decir que se parecen externamente, incluso perteneciendo a linajes diferentes) en el sentido de eliminar todo gasto inútil en recompensa o reclamo. El resultado es que los árboles anemófilos producen miles de flores muy pequeñas poco o nada coloridas, ya que no necesitan atraer a un vector cuya presencia está siempre más o menos garantizada. Por supuesto tampoco segregan néctar, y como el polen es difícil de recolectar a causa de su sequedad los insectos no se interesan mucho por sus flores. La convergencia de forma y función hace que encontremos flores de aspecto parecido en árboles tan alejados filogenéticamente como un pino (Pináceas), un alcornoque (Fagáceas), un olivo (Oleáceas), o un aliso (Betuláceas).

Seguramente la especie más característica del bosque y matorral mediterráneo es la encina (*Quercus ilex*). Las encinas son monoicas, lo que significa que cada árbol produce dos tipos de flores, unas masculinas y otras femeninas. A pesar de su escaso tamaño las masculinas son bien visibles al agruparse en inflorescencias colgantes de unos 5 cm de longitud (amentos). Éstos son tan abundantes que cuando llega la floración pueden llegar a cubrir todo el árbol, y cada amento libera millones de granos de polen. En contraste, las flores femeninas son pequeños abultamientos de unos pocos milímetros de diámetro, escasos y aislados unos de otros a lo largo de las ramas finas, lo que las hace francamente difíciles de ver. Indudablemente cualquier encina se esfuerza mucho (en términos de proteínas y nutrientes) por producir flores masculinas que liberen polen al aire, y en cambio dedica muy poco a formar flores femeninas, pero obsérvese que a partir de una pequeñísima flor femenina deberá formarse una bellota relativamente grande (i.e., el coste de la función masculina y el de la femenina quizás no sean tan dispares en estos árboles como podría parecer en un principio). La floración de las encinas tiene lugar al comienzo de la primavera y coincidiendo con la época de mayor actividad vegetativa, aunque el momento se retrasa algo en las zonas

altas de las sierras. Para finales de otoño el crecimiento de las bellotas es completo. Normalmente la floración no se repite con la misma intensidad dos años consecutivos, y a un año con fuerte floración suele seguirle otro en que ésta es escasa o nula. Ello tiene por efecto que las cosechas buenas de bellota se produzcan en años alternos, un fenómeno conocido como *vecería* que también aparece en otros árboles no emparentados con la encina, como los olivos o los pinos. Todas estas especies *veceras* suelen ser de vida larga y producir frutos relativamente grandes y costosos, lo que ha llevado a pensar que la alternancia de cosechas buenas y malas les ayuda a defenderse de las plagas de insectos predadores de semillas (quienes, al no disponer de una fuente constante de alimento todos los años, experimentarían una especie de control demográfico). Con sólo pequeñas variaciones, lo descrito es aplicable a las otras especies Mediterráneas del género *Quercus*, como alcornoques (*Q. suber*) o quejigos (*Q. faginea*). A diferencia de algunas especies americanas de *Quercus* en que las bellotas tardan dos años en completar su desarrollo, los frutos de todas las especies andaluzas de *Quercus* se desarrollan siempre a partir de las flores de la primavera anterior. El siguiente otoño, cuando están maduras y bien cargadas de almidón, las bellotas caen por su peso justo al pie del árbol que las produce y allí son aniquiladas por un diverso cortejo de animales grandes y pequeños que se ceban en ellas. Por suerte algunos de esos animales (arrendajos y ratones de campo) tienen por costumbre acaparar tantas bellotas como pueden en escondrijos subterráneos, y aunque su intención es usarlas como alimento, un cierto porcentaje de bellotas escapa a la destrucción porque nunca llega a ser comido. Suele decirse que las especies de *Quercus* tienen dispersión

'por olvido', ya que son precisamente estas bellotas olvidadas (normalmente enterradas, y en número relativamente pequeño) las que meses después se transforman en plantitas de encina, alcornoque, o quejigo. Entre los árboles del monte mediterráneo, el algarrobo (*Ceratonia siliqua*) es excepcional en cuanto a su forma de polinizarse, ya que el polen lo transportan insectos en vez del viento. Esta especie tiene un área de distribución amplia que abarca todos los contornos del mar Mediterráneo, y su sexualidad puede variar algo de unas zonas a otras: hay algunas poblaciones en las que los árboles tienen flores hermafroditas (con función masculina y femenina en la misma flor), otras en las que la sexualidad es como la de las encinas (aparecen flores masculinas separadas de las femeninas, pero sobre el mismo árbol), y finalmente otras en que los árboles son o totalmente masculinos o totalmente femeninos (*dioecia*). En Andalucía esto es lo más normal, aunque aparecen de vez en cuando poblaciones en que se han fabricado artificialmente plantas 'hermafroditas' injertado ramas masculinas sobre árboles femeninos. (El efecto buscado es aumentar la producción de fruto -las semillas de algarrobo tienen valor comercial-, ya que un árbol hembra injertado con ramas masculinas dispondría siempre de polen cercano y abundante).

El aspecto de las flores del algarrobo puede inducir a confusión sobre su sistema de polinización ya que, con independencia de su sexualidad, carecen de pétalos. Esto podría hacernos pensar que son flores anemófilas, pero en realidad son muy aromáticas, segregan abundante néctar rico en azúcar, y ello las hace ser buscadas por los insectos a pesar de carecer de vistosidad. Tanto las masculinas como las femeninas se agrupan en racimos erectos, caulógenos (que se forman en las ramas ya viejas, no en las finas), y aparecen en una época bastan-

Figura 9.3

Rosmarinus officinalis. Una peculiaridad del romero y otras Labiadas es que el polen se libera de los estambres cuando todavía el estigma no es receptivo, pasando cada flor por una fase masculina relativamente breve (un día) y una femenina más larga (tres días o más). A esta separación temporal de funciones se le llama protandria, y en el romero se aprecia especialmente bien por el cambio de forma que experimenta el estilo, recto el primer día (izquierda) y curvado a partir del segundo (derecha).



Figura 9.4
Nerium oleander. Las poblaciones naturales de adelfas siempre tienen flores rosadas (las de otros colores corresponden a variedades de jardinería) de 40 a 50 mm de diámetro, con cinco pétalos y un tubo que es ancho en la boca de la flor pero se estrecha a medida que se acerca a la base. El ovario mide sólo un par de milímetros pero se continúa en un estilo bastante largo que coloca al estigma justo en la boca del tubo floral. Hay cinco estambres, agrupados formando un cono en la boca del tubo, que se rematan con prolongaciones filamentosas de aspecto plumoso. El polen queda acumulado sobre el extremo del estilo formando una pequeña masa viscosa que es difícil de detectar a simple vista. Protegido del sol, el viento, y por supuesto los insectos, la única manera de que un animal averigüe lo que esconde la flor es que pruebe a introducir su probóscide por alguno de los estrechos pasillos que quedan entre unas anteras y otras, pero al hacerlo inevitablemente tocará la masa de polen y el estigma.



te inusual: el otoño. El crecimiento y maduración de los frutos tiene lugar durante el invierno, primavera y verano siguientes. Los insectos más frecuentes que podemos ver acudir a las flores de los algarrobos incluyen pequeñas avispas, moscas de diversos tipos, y por supuesto también el insecto más omnipresente en nuestra región, la abeja de la miel o *Apis mellifera*. Los frutos del algarrobo son legumbres de consistencia coriácea y color oscuro (algarrobos) con gran valor alimenticio. Sus paredes contienen mucho azúcar y son comidas, entre otros, por vacas y caballos, quienes actúan como vectores de dispersión. Las duras semillas contenidas en las algarrobos resisten bien la masticación y la digestión por estos grandes animales, quienes algún tiempo después de ingerirlas las arrojan junto con las heces.

Matorrales

Como ya se describió en detalle en el capítulo 2 de este volumen, los tipos de matorral que podemos encontrar en Andalucía van desde las comunidades cerradas tipo 'maquis', con arbustos a veces bastante altos como *Pistacia lentiscus* o *Phillyrea latifolia*, hasta formaciones bajas tipo tomillar, pasando por los frecuentísimos jarales y matorrales de Labiadas y Leguminosas. Los sistemas de polinización que encontramos en ellos están bastante mediatizadas por el componente taxonómico (véase lo dicho más arriba sobre el condicionante filogenético).

Matorral alto

Si la pluviosidad del lugar lo permite y la destrucción de la vegetación climática no data de muy antiguo, en Andalucía la vegetación dominante es con frecuencia el matorral alto, o 'monte noble'. Esta formación representa el estadio inmediatamente posterior a la desaparición del bosque, y muchas de las especies que la integran tienen afinidades ecológicas evidentes con el bosque propiamente dicho. Desde el punto de vista reproductivo se caracteriza porque las flores suelen ser poco vistosas, es frecuente la separación de sexos en individuos diferentes (dioecia), y la polinización la realizan o el viento o insectos pequeños relativamente oportunistas (e.g., moscas). Las abejas tienen muy poca presencia como polinizadores en esta clase de vegetación. Pero la característica reproductiva más extendida en esta clase de matorral no se refiere a la polinización, sino a la dispersión de semillas: la mayoría de las especies tienen frutos carnosos (drupas y bayas) que sirven de alimento a las aves.

Al hablar de la fracción arbórea de la flora hemos comentado que su sistema de polinización es bastante monótono ya que, salvo raras excepciones, se poliniza gracias al viento. El matorral alto no es tan monótono, pero sólo parece haber dos alternativas: o viento o entomofilia poco sofisticada (insectos generalistas, pequeños, etc.). Una explicación de corte 'adaptacionista' para este hecho es que las plantas del matorral alto forman (o formarían, en condiciones naturales) comunidades densas en las que las plantas están bastante cerca unas de otras, y en ese contexto las flores coloreadas y llamativas probablemente no supondrían gran ventaja: vectores de polen poco selectivos como el viento o los insectos generalistas podrían ser lo suficientemente eficaces. Sin excluir ni contradecir este razonamiento de orientación adaptativa, lo cierto es que en familias como Anacardiáceas, Oleáceas o Rhamnáceas (a las que pertenecen buena parte de las especies del monte alto) los sistemas poco sofisticados de polinización son lo más frecuente.

El lentisco (*Pistacia lentiscus*) es un elemento clave dentro del matorral alto, tanto por lo abundante que es -o solía ser- como por su carácter de planta nutricia para muchos animales (e.g., aves migradoras; véase Cuadro 9.2). Los lentiscos son dioicos y anemófilos, y sus flores muestran el conjunto de características asociadas a esta forma de reproducción que ya hemos citado al hablar de los árboles. Las femeninas son pequeñísimas (alrededor de 1 mm), se reducen a un ovario y un esti-



Anémone (Anemone pafmota)

lo rojizos y desnudos, y serían muy difíciles de ver si no fuera porque se agrupan en pequeños racimos. Su período receptivo dura pocos días, durante los cuales el estigma (zona que captura el polen) tiene un aspecto suave y plumoso. Las masculinas son algo mayores (3-5 mm), tienen 8-10 estambres amarillos muy grandes relativamente y también están agrupadas en racimos. Cada flor masculina produce unos 50000 granos de polen, de manera que las plantas macho liberan auténticas nubes amarillas de polen. Además en los lentiscos es frecuente el dimorfismo de tamaño entre sexos: casi siempre las plantas más grandes de una población son las masculinas, mientras que las femeninas son menores. La floración tiene lugar durante unas pocas semanas de Abril o Mayo y los frutos que originan son drupas negras de unos 5 mm. Totalmente maduras el siguiente otoño e invierno, su riqueza en grasa (comparable a la que tiene la aceituna) las hace ser buscadas por muchas aves, como Currucas, Mirlos, Petirrojos, etc.

También son importantes en el matorral alto andaluz dos especies del género *Phillyrea* (Oleáceas). *Phillyrea angustifolia* (olivilla) abunda en las zonas más templadas y secas de Andalucía, normalmente a poca altura sobre el nivel del mar, mientras que *P. latifolia* (agracejo o

labiérnago) la encontramos en sitios más frescos y lluviosos. Ambas son polinizadas por el viento y funcionalmente dioicas. En realidad las flores de *Phillyrea* son casi iguales a las del olivo o acebuche (*Olea europaea*), con una pequeña corola blanca, estambres relativamente grandes y un pequeño ovario. Pero mientras en el acebuche todas las plantas liberan polen y producen fruto (hermafroditismo), en las *Phillyrea* sólo algunas plantas producen frutos (si bien el sexo de un arbusto no podrá detectarse por el aspecto sus flores). En las *Phillyrea* los frutos evocan el linaje al que pertenecen, la familia de las Oleáceas: se trata de drupas negras casi esféricas (5 a 7 mm de diámetro) parecidas a pequeñas aceitunas (ver Cuadro 9.2). La dispersión de semillas la realizan aves frugívoras similares a las que comen los frutos del lentisco.

El otro modo de polinización frecuente en el monte alto (la entomofilia) puede ser ilustrado por Rhamnáceas como *Rhamnus lycioides* o *Frangula alnus*, Rubiáceas como *Rubia peregrina*, Palmáceas como *Chamaerops humilis*, Ericáceas como *Arbutus unedo*, Caprifoliáceas como *Lonicera implexa* o Liliáceas como *Asparagus aphyllus*. Como se ve, hay demasiadas familias de Angiospermas representadas en este grupo para que se pueda generalizar sobre sus sistemas de polinización. Así por ejemplo en el madroño la polinización la hacen sobre todo abejas relativamente grandes como *Apis mellifera* y abejorros del género *Bombus*. En *Frangula alnus* veremos moscas de diversas familias (Sírfidos, Califóridos, etc.), en el palmito (*Chamaerops humilis*) lo más común son algunos tipos de escarabajos (Curculiónidos), mientras que las especies de *Lonicera* son polinizadas por grandes polillas crepusculares y nocturnas (Esfíngidos). En resumen, el matorral alto es muy heterogéneo taxonómicamente y sus especies tienen poco en común desde el punto de vista de la polinización. Más bien es la preferencia por hábitats boscosos y la posesión de semillas dispersadas por animales (casi siempre aves de tamaño mediano o pequeño) lo que da coherencia a este grupo de especies.

Matorrales abiertos

Los matorrales abiertos o bajos son muy ricos en especies, al tiempo que casi omnipresentes en Andalucía. Y habría que añadir que lamentablemente porque, aunque veamos variar de un sitio a otro las especies que lo componen, la propia existencia del monte bajo siempre indica una historia de perturbaciones recurrentes e intensas (incendios, sobrepastoreo, etc.) así como un



Cantueso (*Lavandula stoechas*)

incremento de la aridez. Poco relacionado ecológica y filogenéticamente con el bosque o el maquis al que reemplaza, está integrado por especies que se ven poco afectadas (cuando no directamente favorecidas) por las perturbaciones, y no ha parado de expandirse a costa de áreas cubiertas antes por bosque o matorral alto. Incluye plantas de crecimiento rápido, vida corta, buena tolerancia de la aridez, y que son poco apetecibles para los herbívoros por estar muy defendidas químicamente o ser espinosas. Las familias que encontramos en el matorral bajo (Cistáceas, Labiadas, Fabáceas) son absolutamente distintas de las que aparecen en el monte alto, y también desde el punto de vista reproductivo es clara la diferencia. Por ejemplo la dispersión de las semillas tiene poco que ver con los animales y normalmente se realiza autónomamente. Además, y como suele ocurrir en plantas que viven en ambientes bien iluminados y secos, las semillas casi siempre son pequeñas y se liberan en cantidades ingentes. Salvo raras excepciones las flores son polinizadas por insectos, y lo más frecuente es que éstos sean abejas.

Cistáceas. Esta familia alcanza la máxima diversidad precisamente en el área Mediterránea e incluye las jaras (*Cistus*) y los jaguarzos (*Halimium*). Son arbustos de flores muy vistosas, y tan frecuentes que es prácticamente imposible transitar por el monte mediterráneo durante la primavera sin verlos. Algunas Cistáceas toleran la sombra y viven bien en el sotobosque de encinares, alcornocales o pinares (e.g., *Cistus salvifolius*), pero la mayoría forman poblaciones espectaculares

sólo si el bosque o el maquis son eliminados o alterados por roza y quema. Por el número enorme de semillas que liberan, su crecimiento vegetativo rápido, y porque alcanzan la edad reproductora en poco tiempo la expansión de sus poblaciones es rapidísima. De presencias anecdóticas con unos cuantos ejemplares en las zonas más soleadas y secas de cualquier hábitat (claros, cunetas) se puede pasar a poblaciones densas en el transcurso de unos cuantos años. Como las semillas de Cistáceas pueden permanecer viables varios años en el suelo, una rápida invasión casi está garantizada cuando perturbamos la vegetación. Este carácter invasivo depende en parte de su conducta reproductiva, y como ejemplo de la misma puede servirnos la jara pringosa (*Cistus ladanifer*), una de las especies más frecuentes y que forma poblaciones más extensas en Andalucía.

Las jaras pringosas producen sus grandes flores blancas (6-7 cm de diámetro, las mayores de nuestra flora) en plena primavera, desde mediados de Marzo hasta Mayo (Figura 9.1). Cada flor dura entre uno y dos días, dependiendo de que el tiempo sea seco y cálido o más bien fresco. Todavía algo arrugados tras su encierro en el botón floral, los pétalos comienzan a extenderse por la mañana temprano, y poco tiempo después la corola adquiere su característico contorno circular y algo cóncavo. A veces los pétalos poseen manchas oscuras cerca de la base, pero otras veces la corola es totalmente blanca. En el centro de la flor aparece un grupo numeroso de estambres (de 200 a 250) que liberan abundante polen amarillo (entre 500 000 y 800 000 granos por flor). Mucho menos aparente que el polen es el néctar, viscoso y rico en azúcar, que impregna la base de los estambres y del ovario. La concentración en azúcares del néctar es muy variable, y si hace calor puede llegar incluso a cristalizar.

Se ha comprobado experimentalmente que al poner polen en el estigma de las flores de *Cistus ladanifer* no se originan frutos a menos que dicho polen proceda de una planta distinta, ya que un sistema de incompatibilidad impide la autofertilización. (Este mecanismo, denominado autoincompatibilidad, existe en muchas otras especies de plantas, y tiene por efecto el garantizar la fecundación cruzada mediante algo parecido a una reacción autoinmune). A pesar de eso la fecundidad de la jara pringosa es muy alta: si las plantas no están demasiado aisladas unas de otras originan fruto alrededor del 90 % de las flores. Como cada cápsula contiene unas 900 semillas es normal que una planta de tamaño mediano libere cerca de 30 000 semillas en una

sola primavera (individuos de tamaño grande pueden llegar a producir hasta 200.000 semillas en una sola temporada). La dispersión de semillas se produce a lo largo del verano y otoño siguientes, a medida que el viento, la lluvia, y las vibraciones hacen salir a las semillas de las cápsulas abiertas. No se requiere el concurso de ningún agente o vector biológico, aunque en ocasiones las hormigas pueden contribuir a la dispersión.

La morfología de las flores (que admite polinizadores grandes o pequeños de cualquier clase), la rica recompensa de polen y néctar ofrecida, el momento en que se produce la floración (coincidente con la actividad de muchas especies de insectos), y el gigantesco número de primordios seminales del ovario forman un equipo imbatible de características reproductivas que contribuyen a la alta fertilidad. Por si esto fuera poco las plantas alcanzan la madurez sexual con solo dos o tres años de edad, lo que favorece un "reclutamiento" rápido e incrementa la capacidad invasora. Las otras especies de jaras y jaguarzos se parecen mucho a *C. ladanifer* en la abundante producción de polen, gran diversidad de polinizadores, autoincompatibilidad, pequeño tamaño de las semillas, etc.

Genisteas. Constituyen otro componente básico de los matorrales de Andalucía, e incluyen las aulagas (*Ulex*), genistas (*Genista*) y retamas (*Retama*) entre otras. Todas pertenecen a la enorme familia Fabáceas o Leguminosas. A diferencia de las Cistáceas las Genisteas ocupan una diversidad de hábitats grande, y además esos lugares suelen ser muy característicos de cada especie: áreas encharcables (*Ulex minar*), arenales marítimos (*Retama monosperma*), zonas secas y sobrepastoreadas (*Retama sphaerocarpa*) o más húmedas y frías (*Erinacea anthyllis*). Normalmente son arbustos espinosos sin hojas - o con hojas poco aparentes - y flores casi siempre amarillas con morfología papilionada. (La morfología papilionada implica fuerte bilateralidad en la corola y una diferenciación morfológica clara de unos pétalos respecto a otros, pero en realidad este tipo floral se presenta en todas las Fabáceas, no solo en las Genisteas). El matorral de Genisteas no tiene una demografía tan agresivamente colonizadora como el de Cistáceas, ya que entre otras cosas las Genisteas toleran peor la aridez y producen menor lluvia de semillas. Es frecuente que se regeneren rebrotando desde las raíces tras una perturbación severa, cosa que nunca hacen las Cistáceas. Todas las Genisteas requieren el concurso de abejas para poder polinizarse, y salvo raras

excepciones (*Retama*, *Erinacea*) ofrecen únicamente polen como recompensa. Las diferencias más obvias entre unas especies y otras se dan en el tamaño de las flores y en la época de floración.

Desde las especies de *Ulex*, que florecen sobre todo durante el invierno, hasta la *Retama sphaerocarpa*, que lo hace a comienzos del verano, podemos encontrar Genisteas con flores durante toda la primavera. En cuanto al tamaño de las flores, las de *Genista triacanthos* son de las más pequeñas (unos 6 mm), mientras que en *Cytisus grandiflorus* superan los 20 mm (Figura 9.2). Las flores son en ambas especies amarillas y con una morfología y mecanismo de funcionamiento tan similares como los tendrían dos copias a distinta escala del mismo modelo, si bien los tamaños dispares determinan distintos espectros de polinizadores (abejas normalmente pequeñas en *G. triacanthos*, y abejas mayores en *C. grandiflorus*). La existencia de autoincompatibilidad no es fácil de ver a primera vista en las Genisteas porque el polen propio es capaz de germinar en el estigma, crecer por el estilo e incluso penetrar los primordios seminales fecundándolos. Sin embargo los embriones así formados se malogran tempranamente, cuando tienen apenas unas pocas células, y no dan lugar a semillas. Este fenómeno se conoce como incompatibilidad de acción *tardía* y, aunque lo presentan muchas plantas leñosas de todo el mundo, en las Genisteas no se había descrito hasta hace un par de años. Con tasas de transformación de flores en frutos casi siempre inferiores al 50 %, y un escaso número de semillas contenido en cada legumbre (normalmente menos de 10), la fertilidad absoluta de las Genisteas es relativamente modesta. En una planta de *Cytisus grandiflorus*, *Genista hirsuta* o *Ulex australis* por ejemplo, la producción anual de semillas raramente superará las 1000, cantidad 30 veces inferior a la que produciría una planta de *Cistus ladanifer* de tamaño similar. En muchas especies de Genisteas la dispersión de las semillas se produce cuando las legumbres maduras se abren bruscamente, con un pequeño estallido que dispara a la semilla a alguna distancia (uno o dos metros). Secundariamente pueden ser recogidas por hormigas, sobre todo en aquellas especies que poseen un cuerpo nutritivo (*carúncula*) unido a la semilla.

Labiadas. En el monte bajo esta familia está representada por especies como el romero (*Rosmarinus officinalis*), los tomillos (*Thymus*) o el cantueso (*Lavandula stoechas*). En comparación con Cistáceas o Genisteas, las

Labiadas son diversas en colores y sistemas de polinización. Sus pétalos están soldados unos con otros, y eso ha abierto el camino a una gama amplia de arquitecturas de la corola (que abarcan desde las fuertemente bilabiadas de *Rosmarinus officinalis* a las tubulares de *Lavandula stoechas*). La recompensa principal que ofrecen a sus polinizadores es néctar, pero al estar oculto en el fondo de un tubo más o menos largo los insectos deben poseer una probóscide de longitud adecuada. Este requisito reduce el espectro de polinizadores potenciales a ciertas abejas, más unas pocas clases de moscas y mariposas (al menos en teoría, ya que los tubos son tan cortos a veces - por ser las flores muy pequeñas - que su capacidad para restringir el acceso al néctar parece un poco dudosa).

Rosmarinus officinalis es frecuente en Andalucía desde zonas cálidas a nivel del mar hasta enclaves a más de 1000 m de altura en solanas templadas y relativamente secas de las sierras. Florece en pleno invierno en las zonas bajas y algo más metido en la primavera en las montañas, pero cualquiera que sea su hábitat las condiciones meteorológicas no son entonces muy favorables para la mayoría de los insectos. Por ese motivo los principales polinizadores del romero son abejas medianas y grandes (*Apis mellifera*, *Bombus* spp) que permanecen activas en el período invernal y recolectan ávidamente el néctar acumulado en el corto tubo de las flores (Figura 9.3). A pesar de la apariencia sofisticada de sus flores las plantas son auto-compatibles, y como en cada arbusto coexisten flores en fase masculina con otras en fase femenina es más que probable que haya

polinización entre flores de un mismo individuo. Resultado de la compatibilidad y del interés con que las abejas buscan el néctar, los romeros producen semillas incluso si los insectos escasean o las plantas están muy lejos unas de otras. Por otro lado el número de primordios seminales del ovario es fijo (cada fruto puede contener un máximo de cuatro semillas), pero el gran número de flores que llegan a abrirse tiene un efecto compensatorio: un arbusto de romero de tamaño mediano genera alrededor de 1.000 semillas cada primavera. En otra Labiada frecuente en el matorral como es *Lavandula stoechas* la producción es cercana a 8.000 por arbusto y año. Los frutos y semillas no presentan modificaciones morfológicas aparentes que faciliten su dispersión, la cual se produce gracias a agentes inanimados como el viento o la lluvia.

Matorrales y bosques de ribera

La vegetación adyacente a arroyos y ríos tiene poco que ver ecológica y taxonómicamente con el monte alto o los matorrales de degradación, ya que en esas ubicaciones la vegetación disfruta de humedad abundante incluso durante el verano. Los fresnos (*Fraxinus angustifolia*) o los alisos (*Alnus glutinosa*), por ejemplo, son incapaces de subsistir si el suelo se seca totalmente, y en ese sentido son distintos de los demás árboles mediterráneos. La polinización y la dispersión de semillas en estas especies se realiza gracias al viento.

También son características de las formaciones ribereñas en Andalucía las adelfas (*Nerium oleander*). Ausentes de los tramos cercanos al mar y de las zonas más altas de los ríos, suelen ocupar el tramo medio de los arroyos por toda la región, desde Almería a Huelva. Pertenecen a una familia cuyos representantes viven sobre todo en regiones tropicales (Apocináceas) y, aunque típicamente Mediterráneas por distribución geográfica, son un tanto 'exóticas' en sus características reproductivas. Para empezar producen las vistosas flores durante el verano, cuando han florecido ya la mayoría de las especies del matorral mediterráneo. Eso las hace destacar mucho pero, como puede comprobar cualquiera que se entretenga cerca de una adelfa, los insectos acuden muy poco a las flores. El motivo es que a pesar del impresionante despliegue visual y olfativo las flores no producen néctar, e incluso el polen está tan escondido que no se puede recolectar (Figura 9.4). Coloquialmente podríamos decir que son publicidad engañosa, un verdadero fraude, ya que los insectos que acuden a visitarlas no son recompensados. Por supues-

1 en flor



al con Correhuela Tricolor
(*volvulus tricolor*)



to los animales aprenden con rapidez y normalmente las ignoran, pero siempre hay algún inexperto que 'pica'. Por si tuviéramos alguna duda sobre la eficacia de este sistema (ejemplos en las sociedades humanas no faltan), los abundantes frutos que exhibe cualquier adelfa son la mejor demostración de que el procedimiento funciona. Los insectos que caen víctimas de las falsas expectativas suelen ser mariposas nocturnas, diurnas y abejas. Además las adelfas son autocompatibles, y los frutos se producen incluso si el polen va a parar a otra flor en la misma planta. Repletos de cientos de semillas, los largos folículos se abren durante el invierno, y como las semillas son prácticamente insumergibles gracias al mechón de pelos hidrófugos que las rodea, las que caen en el agua pueden flotar durante semanas para ir colonizando las orillas de los arroyos.

Comunidades de herbáceas

Un relato sobre los modos de polinización del bosque y matorral mediterráneos no debería finalizar sin mencionar al menos las hierbas que viven bajo el dosel de

arbustos. En el estrato herbáceo los modos de polinización son más diversos que en la fracción leñosa del monte, aunque sólo sea porque hay más especies de hierbas que de arbustos y árboles, y además pertenecen a un mayor número de familias y géneros. Los procedimientos de polinización entre las hierbas incluyen todo lo enumerado antes (desde las flores anemófilas a las que dependen de abejas especializadas) más algunas otras modalidades que nunca se dan en leñosas de vida relativamente larga. Por ejemplo existen 'flores trampa', como las de *Arum italicum* o *Arisarum simorrhinum*, que retienen pequeñas moscas durante horas y después las ponen en libertad. En ciertas Orquidáceas (*Ophrys*) las flores son parecidas en olor, tacto y color a abejas, y la polinización se realiza cuando una abeja macho intenta copular con las flores. En muchas otras hierbas, finalmente, la producción de semillas está siempre garantizada porque las flores se autopolinizan de forma espontánea sin que intervenga ningún vector de polinización (autogamia) o incluso sin abrirse siquiera (cleistogamia). Pero esa, como suele decirse, es otra historia.

Cuadro 9.1

Flores y polinización

Javier Herrera

1) Árboles
 la Quercus. Las flores masculinas de encinas, robles y quejigos se agrupan en inflorescencias colgantes llamadas amemos. Estas inflorescencias son visitadas por insectos sólo en raras ocasiones, pero gracias a lo seco y suelto que es el polen el viento lo dispersa con facilidad. Las flores femeninas, que formarán las bellotas, son mucho más escasas que las

masculinas y aparecen dispersas a lo largo de las ramas finas.
1b *Ceratonia siliqua*. Aunque carecen de pétalos, las flores de algarrobo son atractivas para los insectos gracias al néctar que producen y al olor dulzón que desprenden. Los algarrobos son dioicos, de manera que existen plantas que sólo liberan polen (masculinas) y otras que producen frutos (femeninas).



2) Matorral alto
2a *Pistacia lentiscus*. Algunas de las especies más frecuentes en el maquis son polinizadas por el viento, como por ejemplo el lentisco. Las flores masculinas carecen de corola y en ellas lo único que destaca es el grupo de estambres. Las femeninas se reducen al ovario con un estigma rojizo que se divide en varias ramas. Cada planta de lentisco produce flores de un solo tipo.

casi al nivel del suelo. El polen puede ser transportado por el viento y también por escarabajos (Curculiónidos).
2d *Lonicera implexa*. Las flores aromáticas y tubulares de las madre selvas son visitadas sobre todo por mariposas crepusculares (Esfingidos), que emplean su larga probóscide para retirar el néctar. Es muy frecuente observar flores en las que el acceso al néctar ha sido 'forzado' cortando el tubo floral cerca de la base para llegar al néctar. Los responsables de esto suelen ser principalmente abejas.
2e *Arbutus unedo*. En el madroño las flores tienen una corola en forma de farolillo cuya apertura está orientada hacia abajo. Esto obliga a los insectos (en su mayoría abejas) a colgarse de las flores para introducir su probóscide en la flor y poder así extraer el néctar.



2b *Phillyrea angustifolia*. Las flores de *Phillyrea* (olivilla) son muy semejantes a las del olivo y dependen del viento para dispersar y captar el polen. El gran tamaño relativo de las cámaras, el polen seco y abundante que producen, y la amplia superficie del estigma facilitan la anemofilia.
2c *Chamaerops humilis*. En el palmito las flores se agrupan en racimos que, como las plantas suelen ser bajas, están

3) Matorral bajo

3a Cistáceas. Las flores de las Cistáceas son prácticamente planas y en ellas podemos encontrar casi cualquier tipo de insecto, aunque los más frecuentes son abejas y escarabajos. Son flores efímeras que abren a primera hora de la mañana y arrojan sus pétalos al suelo cuando cae la tarde.

3b Genisteas, Son flores de morfología papilionada, casi

siempre amarillas. De todos los tipos de insectos, sólo las abejas son capaces de visitarlas con efectividad para recolectar su polen que, en la mayoría de los casos, es la única recompensa ofrecida. La estructura y funcionamiento mecánico de estas flores es similar en todas, a pesar de las grandes variaciones de tamaño que existen de unas especies a otras (e.g., *Cytisus grandiflorus*).

3c Labiadas. La morfología de

la corola en las Labiadas es extremadamente variable de unas especies a otras, pero para su polinización todas dependen del abundante y rico néctar que segregan en el fondo del tubo floral. Cuando las flores son relativamente grandes (*Phlomis purpurea*) los polinizadores efectivos normalmente sólo son abejas de tamaño mediano o grande



4) Matorrales ribereños

4a *Nerium oleander*. Las adelfas dependen del engaño a los insectos para su polinización. Las vistosas flores rosadas no segregan néctar, mientras que el polen es escaso y difícilmente accesible. Las víctimas de este engaño suelen ser insectos inexpertos con probóscide relativamente larga (mariposas diurnas o nocturnas, y abejas)



5) Comunidades de herbáceas

5a *Arisarum simorhinum* se poliniza gracias a pequeños insectos (frecuentemente Dípteros) que quedan recluidos en el interior de sus inflorescencias sin conseguir salir durante algún tiempo ("flores trampa").

5 b *Ophrys lutea*. En este género de Orquídeas las flores

poseen aspecto, tacto, e incluso olor similares a los de las hembras de ciertas especies de abejas. La polinización se realiza cuando las abejas macho pretenden copular con las flores. En las abejas, la emergencia y vuelo de los machos antes que el de las hembras favorece esta clase de 'lapsus'.

